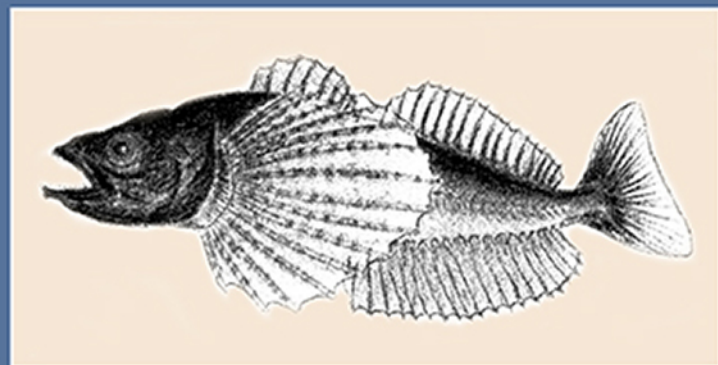


Ж.А. Черняев

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ  
И РАЗВИТИЯ ЭНДЕМИЧНЫХ  
КОТТОИДНЫХ РЫБ  
ОЗЕРА БАЙКАЛ



Москва ❖ 2019

**Ж.А. ЧЕРНЯЕВ**

**БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ  
И РАЗВИТИЯ ЭНДЕМИЧНЫХ  
КОТТОИДНЫХ РЫБ  
ОЗЕРА БАЙКАЛ**



Товарищество научных изданий КМК

Москва 2019

**Ж.А. Черняев.** Биология размножения и развития эндемичных коттоидных рыб озера Байкал. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2019. 235 с.

Книга содержит материалы многолетних исследований эмбрионально-личиночного развития семи видов байкальских бычков-подкаменщиков – представителей близкородственных семейств: Cottocomphoridae, Comphoridae и Abyssocottidae. Освещаются морфо-экологические особенности размножения, специальные стороны пищевого поведения личинок и их роль в формировании трофических цепей в озере Байкал. Обобщены собственные и литературные данные о генезисе этой многочисленной группы байкальской ихтиофауны. Книга представляет научный интерес как для преподавателей вузов на кафедрах зоологии, ихтиологии, эмбриологии и гидробиологии, так и для учебных заведений, готовящих рыбоводов и специалистов рыбохозяйственного профиля.

Рецензент:

д.б.н., профессор Ярославского государственного университета  
*В.П. Семерной*

Редактор:

*С.Н. Посувалюк*

*Эту работу посвящаю памяти моего отца Александра Петровича Черняева, сына кубанского казака, красногвардейца 5-й Ударной армии, кинолога МУРа, сотрудника ГРУ, воевавшего в рядах 150-й стрелковой дивизии РККА в звании старшего лейтенанта, ушедшего в разведку 30 ноября 1941 г. и пропавшего без вести при обороне Москвы.*

*Книга выходит в свет при спонсорской финансовой помощи моего внука Черняева Сергея Максимовича.*

*Ж.А.Черняев*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта работа доктора биологических наук, старшего научного сотрудника Института Проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН Жерара Александровича Черняева содержит статьи разных лет (1962–2017), объединённых одной темой: биология размножения и развития эндемичных коттоидных рыб озера Байкал – представителей трех близкородственных семейств отряда Scorpaeniformes, подотряда – Cottoidei: Cottocomphoridae, Comphoridae и Abyssocottidae. Рассматриваются особенности размножения и развития нерестующих на литорали, sublиторали и в пелагиали «бычков-подкаменщиков», обладающих личиночным типом постэмбрионального метаморфоза широколобок: песчаной *Leocottus kesslerii* (Dyb.), желтокрылой *Cottocomphorus grewingkii* (Dyb.) и длиннокрылой *Cottocomphorus inermis* (Jak.). Сравниваются особенности биологии размножения и развития широколобок с личиночным типом и бентических видов с мальковым типом постэмбриогенеза: большеголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Dyb.) и каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dyb), предположительно являющейся потомком предковой формы и родоначальником всех байкальских донных широколобок (Талиев, 1955). Также обобщены данные по биологии двух видов байкальских живородящих рыб: большой *Comphorus baicalensis* (Pallas) и малой *Comphorus dybowski* (Kor.) голомянок, которые проходят этапы постэмбрионального метаморфоза в ихтиопланктоне пелагиали озера.

Следует особо выделить высокопрофессиональные оригинальные достижения автора в изучении способов размножения и охраны потомства коттоидных рыб, анатомии воспроизводительных систем, специфики пищевого поведения личинок и их роли в формировании трофических цепей в пелагиали озера Байкал. Показан своеобразный каннибализм старших возрастных групп личинок, более крупных, относительно более мелких личинок младших возрастных групп последующих нерестовых кампаний.

Особый научный интерес представляют данные известных (Черняев, 1971, 1974) и новых исследований автора по биологии живородящих голомянок. В Сборнике читатели найдут оригинальные рисунки автора анатомического строения органов размножения

голомянок, особенно самцов большой голомянки, что является новым для этого вида.

Исследована роль голомянок в переносе биогенных веществ из донных отложений в эпилимнион озера при активном питании в поверхностном слое грунта олигохетами (*Oligochaeta*), моллюсками (*Mollusca*), гаммаридами (*Gammaridae*), личинками хирономид (*Chironomidae*) и ручейников (*Trichoptera*). Установлен факт подъёма голомянками биогенных веществ в виде мягких фракций донных отложений в поверхностный слой вод озера за счёт вертикальных (никтимеральных) миграций.

При погружении на подводном аппарате «Мир-1» в 2009 году на глубину около 700 м я сам наблюдал, как мелкие голомянки в массе совершают резкие вертикальные занырявания в грунт. После питания в толще грунта они выносят на своём теле тонкие фракции ила и переносят его в верхние слои воды. При этом происходит, с одной стороны, аэрация ила, а с другой, обогащение воды биогенами для фотосинтеза водорослей. Пищевая цепь голомянок замыкается на байкальской нерпе, для которой они являются основным кормовым объектом. Таким образом, органические остатки голомянок через фекалии нерпы уже в виде биогенов включаются в процесс трансформации вещества и энергии в озере Байкал, способствуя развитию его обильной и чрезвычайно разнообразной фауны и флоры. Автором дана ориентировочная оценка вклада голомянок в первичную продукцию озера через вынос биогенов из донных отложений.

Отдельный практический интерес представляет наглядно изложенный оригинальный «Метод вертикального микроскопирования», разработанный автором ещё в 1959–1960 годах (Черняев, 1962), с применением специальной вертикальной камеры. Этот метод позволил проводить исследования и рисовать стадии развития живой развивающейся икры в полевых и лабораторных условиях, на судне. Данным методом широко пользуются отечественные и зарубежные учёные ихтиологи-эмбриологи.

В заключительной статье представлен обзор некоторых современных научных работ по геологической истории Байкала в связи с генезисом эндемичной ихтиофауны озера, в частности коттоидных рыб, что представляет существенный интерес не только для биологов, но и учёных геологического и географического профиля. Рассматриваются адаптационные приспособления коттоидных рыб к обитанию в условиях глубоководного ультраолиготрофного озера. Сделана попытка выявления эволюционных механизмов образования видовой многообразия.

Не будучи ихтиологом, но являясь профессионалом-байкаловедом в области морфологии, систематики, экологии и эволюции малощетинковых червей (*Oligochaeta*) Байкала и его бассейна, считаю сборник статей Ж.А. Черняева заслуживающим большого внимания ихтиологов разных направлений. Сведение в одной книге многолетних, разбросанных в разных изданиях исследовательских данных автора представляет несомненный значительный научный и практический интерес для учёных и практиков многих специальностей – ихтиологов, ихтиологов-эмбриологов, преподавателей вузов, рыбоводов, исследователей-байкаловедов, географов и эволюционистов.

Профессор Ярославского государственного университета,  
доктор биологических наук *В.П. Семерной*

## ИСТОРИЯ НАКОПЛЕНИЯ СВЕДЕНИЙ О ПРИРОДЕ БАЙКАЛА

До 1636 года, когда из Енисейского острога Елеско Юрьев со служилыми людьми пришел на Ламу (так в те времена обозначался местными народами Байкал, «наполненный стоячей и пресной водой»), сведения о Байкале для европейцев полностью отсутствовали. Название Байкал на языках населявших его берега народов означало: по-китайски «северный водоем», по-алтайски «золотой», у кочевых мунгал (монголов), которые по Селенге ходили в государство Китай – «море», а «бракские» народы (буряты) называли Байкал «огненным». Коренные народы тунгусы, или эвенки, вытесненные бурятами на западный берег озера, называли его «Ламой». Якуты же под Ламой подразумевали «богатое» озеро (Галкина, 2012).

Первым исследователем, который составил «первый чертёж Байкала и о реках в него падающих» и оставил сведения для потомков о рыбах озера и пушных зверях прибрежной тайги, следует считать казачьего пятидесятника, землепроходца Курбата Иванова. В 1643 г., выйдя из Верхоленинского острога с «ватагой из 74 охочих служилых казаков и промышленных и гулящих людей», он поднялся вверх по реке Лене и её притоку Иликте, перевалил через Приморский хребет и по руслу реки Сармы 2 июля достиг западного берега озера, а затем побывал на острове Ольхон (Галазий, 1988). В 1675 г. по пути к китайскому богдыхану Байкал посетил посол царя Алексея Михайловича Романова Николай Гаврилович Милеску – Спафарий, давший в дорожном дневнике довольно подробное географическое и этнографическое описание Байкала, Сибири и Китая. Долгое время эти записи служили главным источником сведений в Европе об этом регионе.

Из учёных-естествоиспытателей первым, изучавшим южный Байкал в 1720–1727 гг., был приглашённый на русскую службу Петром I Данила Готлиб Мессершмидт, выполнявший программу исследований по заданию придворного историка и географа В.Н. Татищева. Собранные обширные материалы долгое время хранились в Библиотеке Академии Наук СССР и были исследованы и частично опубликованы лишь в 1936 году.



## ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ БАЙКАЛЬСКОЙ ИХТИОФАУНЫ

Посланная под руководством Витуса Беринга Российской Академией наук «Вторая Камчатская экспедиция» (1733–1743 гг.) собрала обширный материал по флоре и фауне Сибири и опубликовала ряд научных сообщений по озеру Байкал. В рамках той же экспедиции позже, в 1778 и 1811 гг. были обнародованы данные по материалам, собранным отрядом, руководимым академиком Петром Симоном Палласом, которого Екатерина Вторая пригласила на службу в Российскую Академию Наук. В научных отчётах Второй Камчатской экспедиции был приведен список отловленных представителей ихтиофауны Байкала и, в частности, впервые была описана большая голомянка *Comephorus baicalensis* (Pallas).

Достойным продолжателем исследователя ихтиофауны Байкала П.С. Палласа стал его ученик Иоганн Готтлиб Георги, который вместе со штурманом Пушкарёвым начал в 1773 году съёмку береговой линии озера протяжённостью 2000 километров и завершил «Чертеж Байкала» в 1806 г. (Галкина, 2012).

Сосланный после подавления польского восстания 1830 г. в самый южный район озера Байкал, в посёлок Култук, адъюнкт кафедры Зоологии Варшавского университета Бенедикт Дыбовский вместе со своим другом Виктором Годлевским приступили к интенсивным исследованиям представителей фауны озера. При материальной поддержке «Иркутского отделения Императорского географического общества России» эти исследователи провели с применением конной тяги траления вдоль юго-восточного берега дна Байкала по станovým щелям (термическим швам ледяного покрова) от залива Култук до Селенгинского мелководья протяжённостью порядка 270 км. Ими был собран обширный материал по гаммаридам, планариям, олигохетам, губкам, моллюскам и рыбам. Вернувшись в Польшу в 1883 г. и получив кафедру зоологии в Львовском университете, Бенедикт Дыбовский<sup>1</sup> приступил к раз-

---

<sup>1</sup> Портрет опубликован в статье К.Дабровского 2016 г. Benedykt Dybowski and discovery of Lake Baikal to science The author is in the School of Natural Resources, Ohio State University, Columbus, OH 43210, USA.

бору и систематизации собранных на Байкале коллекций, которыми он занимался вплоть до своей кончины в 1930 г. В 1876 г. им была опубликована монография «Рыбы системы озера Байкал», в которой описан 21 вид байкальских рыб, среди которых оказалось 6 новых видов бычкообразных (Cottidae). При исследовании голомянок им был установлен факт их размножения путем живорождения.

В 1901 г. профессор Киевского университета Александр Коротнев был приглашен Байкальскими рыбопромышленниками – прасолами выяснить причины резкого снижения рыбопродукции Байкала. Используя писчие

книги Посольского монастыря, в которых записывались уловы омуля на принадлежавших духовенству монастырей тонях на реках Селенга, Баргузин и Верхняя Ангара за более чем столетний период промысла к 1900 году, А.А. Коротнев смог выявить динамику продукционных процессов в озере Байкал и установил причину резкого падения уловов омуля. Безоглядный вылов идущих на нерест производителей и привёл к резкому снижению численности стада главного промыслового вида – омуля (*Coregonus autumnnalis* Pallas). А.А. Коротнев охватил исследованиями практически всю акваторию озера и собрал большую коллекцию рыб, которую впоследствии разбирали и систематизировали многие крупные ихтиологи, включая Л.С. Берга. Именно Коротнев сделал научное описание малой голомянки *Comephorus dybowski* (Korotneff, 1904) и назвал её в честь заслуг Бенедикта Ивановича Дыбовского перед отечественной и мировой наукой (Галкина, 2012).

Настоятельная необходимость стационарного изучения озера Байкал привела к созданию в 1916 г. «Комиссии по изучению Байкала» (КИБ) при Российской Академии наук в Санкт-Петербурге под председательством академика Н.В. Насонова. В комиссию вошли академики – «энтузиасты»: Л.С. Берг, В.А. Обручев, А.Н. Северцов, а также «молодые» исследователи – профессионалы: В.Ч. Дорогостайский и Г.Ю. Верещагин. Основанная в 1916 году Байкальская биологическая станция сначала базировалась в Больших Котах. Первый рейс через Байкал научно-исследовательского катера «Чайка» был совершен в 1917 году в Чивыркуйский залив, а членами экспедиционного отряда под руководством профессора МГУ



Б.Н. Дыбовский (1833–1930)

В.Ч. Дорогостайского состояли: ассистент И.И. Месяцев и студенты Л.Л. Россолимо и Л.А. Зенкевич, в дальнейшем выдающиеся учёные-гидробиологи.

В 1919 году по приказу Верховного правителя Сибири адмирала Александра Васильевича Колчака был создан Иркутский Государственный университет. В обозе штаба Колчака, в ожидании победы над «красными», кроме частей охраны золотого запаса Царской России, находилось значительное количество известных ученых различных специальностей. Многие из них, как и сам А.В. Колчак, имели непосредственное отношение к водной среде: гидробиологи, ихтиологи, гидрохимики и другие научные сотрудники Московского и Санкт-Петербургского университетов. В Иркутске их застала Гражданская война и переворот белочехов на Транссибе, и некоторые специалисты поступили на Байкальскую гидробиологическую станцию в качестве научных сотрудников Иркутского университета. Иркутск был освобождён частями 5-ой Ударной Армии Василия Константиновича Блюхера, в составе которой служил мой отец – 19-летний, недоучившийся студент 3 курса Красноярского межевого института – Александр Петрович Черняев (*прим. автора*).

В советский период Байкальская лимнологическая станция Академии наук СССР была окончательно перемещена в 1930 г. в село Лиственичное<sup>2</sup> у истока Ангары, и её возглавил лимнолог Глеб Юрьевич Верещагин. Именно в это время на БЛС пришел ихтиолог, сотрудник Ленинградского Зоологического института, специалист по коттоидным рыбам – Дмитрий Николаевич Талиев, который вплотную занялся изучением байкальских коттид. Применяв впервые серологический метод исследования рыб, он сделал попытку выявить путем сравнения филогенетические связи у представителей байкальской ихтиофауны биохимическим путем.

Исследования эмбриогенеза байкальских эндемиков *Cottoidei* начались в середине 1930-х годов, когда основатель эколого-морфологического направления в ихтиологии, профессор Биолого-почвенного факультета МГУ Сергей Григорьевич Крыжановский опубликовал рисунки и описал несколько стадий развития голомянок на поздних этапах органогенеза в фундаментальном труде «Теоретические основы эмбриологии рыб» (1950). Первые детальные описания эмбрионального развития наиболее доступных каменной *Paracottus knerii* и желтокрылой *Cottocomephorus grewinkii* широколобок сделал Дмитрий Николаевич Талиев (1955). Весной 1959 г.

---

<sup>2</sup> Современное название *Листвянка*.

доцент кафедры ихтиологии Сергей Гаврилович Соин и аспирант Алексей Фёдорович Турдаков исследовали эмбриогенез желтокрылки *Cottocomephorus grewingkii*, каменной широколобки *Paracottus knerii* и песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* в устье реки Тельной недалеко от города Бабушкин на Байкале (Соин, Турдаков, 1966).

В 1960 году Лимнологический институт Сибирского отделения АН СССР, по инициативе начальника Отдела Морских экспедиций Академии наук СССР Ивана Дмитриевича Папанина, получил средний рыболовный траулер (СРТ) водоизмещением в 550 тонн, оборудованный траловой лебедкой, позволившей вести траления и отбор проб грунта с предельных глубин Байкала 1620 м. Это всепогодное судно ледового класса «Г.Ю. Верещагин», построенное на Киевской судовой верфи «Ленинская кузница», позволило производить рыбопоисковые, гидробиологические, гидрохимические и гидрофизические исследования с начала таяния льда на Байкале в апреле (на юге озера) и вплоть до ледостава в конце года.

Судно было оснащено разноглубинным депрессорным тралом типа «Айзекс-Кидда» и удобными для обработки материала лабораториями. Стало возможным проводить исследования даже при отрицательных температурах воздуха, в частности, исследовать эмбрионально-личиночное развитие живородящих голомянок, которые спариваются на глубинах порядка 500 м в декабре, а также других эндемиков Байкала (Черняев, 1971, 1973, 1974, 1977, 1984, 1985, 2012, 2015). Исследовательская работа была связана со значительными техническими трудностями. Траления обычно происходили ночью, так как в светлое время суток траловые лебедки использовались другими специалистами. При тралениях в столь специфических условиях (ночь, мороз) палуба покрывалась льдом, а выходящая с глубины сетка трала мгновенно замерзала. При скорости ветра порядка 20–30 м/сек, когда за бортом отрицательная температура, волн высоких нет, только летит водяная пыль, покрывающая судно коркой всё нарастающего льда и делаая его похожим на айсберг. Требуется регулярные авралы по обкалыванию льда, чтобы сохранить остойчивость судна и не допустить аварии.

Траления расширили глубоководные зоны поиска новых видов коттид и других разновидностей гидробионтов, ранее недостижимых научному сообществу. Исследования Д.Н. Талиева (1955) были продолжены Евгением Алексеевичем Коряковым (1964, 1968, 1972), Геннадием Васильевичем Стариковым (1977), Валентиной Николаевной Сиделёвой (1982, 2002, 2010) и многими другими специалистами – ихтиологами, внесшими свой профессиональный вклад в познание этой эндемичной группы рыб Байкала.

Важным моментом в исследованиях обитателей подводного мира Байкала, в том числе байкальских бычков *Cottoidei*, оказался приезд в 1960 г. на Байкал группы харьковских высококлассных аквалангистов: Николая Сергеевича Резинкова, Владимира Абрамовича Фиалкова, Александра Мурахвери и москвича Бориса Дмитриева. Эти специалисты были способны просто на «воздушной смеси» в отечественных аквалангах собирать кладки икры подкаменщиков вплоть до глубин 60–80 метров! Такие специалисты в значительной степени интенсифицировали подводные исследования и в Лимнологической институте, и в Иркутском университете и других научных центрах. Погружения совершались сначала в «сухих» гидрокостюмах «Садко» и лёгочных автоматах «АВМ-1М». При участии главного заинтересованного водолазными работами – младшего научного сотрудника ЛИИ СО АН СССР Черняева Ж.А. появились немецкие «мокрые» гидрокостюмы «Nasbibet» и французские тоже «мокрые» гидрокостюмы «Superlourmet», созданные из пористого неопрена на фирме «Spirotechnika» и лёгочные автоматы «Mistral-Royal» и «Physalis». Такое оснащение позволило производить погружения под ледяной покров Байкала и вести продолжительное время (до 30 минут) непосредственное наблюдение за поведением производителей в охраняемых самцами гнёздах под камнями.



1970 г. Ж.А. Черняев и Н.С. Резинков в гидрокостюмах «Superlourmet» перед погружением под лед у истока Ангары (фото В.А.Фиалкова).

В 1964 году начались регулярные исследования эмбрионально-личиночного развития байкальских бычков – подкаменщиков, с опорой на стационар Лимнологического института на Большом Ушканьем острове (деревянный пятистенок: первая половина сруба – жилое пространство, вторая половина – лаборатория). Исследователи забрасывались на автомашинах и гусеничном вездеходе ГАЗ-70 по льду в конце февраля и проводили исследова-



1970 г. Черняев Ж.А. в сухом гидрокостюме «Садко» при исследовании кладок икры подкаменщиков на биостанции ИГУ «Большие Коты».

ния до конца августа. Исследования с применением легководолазной техники охватывали полный цикл размножения от обустройства гнёзд и нереста вплоть до пищевого поведения выклюнувшейся молоди подкаменщиков на личиночных этапах развития. Расположенный в самом центре Байкала стационар обеспечивал отслеживание последовательности кампаний размножения по мере освобождения разными видами производителей нерестовых субстратов под камнями поочередно. Это позволяло подробно изучать особенности эмбриогенеза различных видов подкаменщиков при весенней смене фенофазы – гидрологических параметров литорали и сублиторали Байкала, таких как прогрев поверхностных вод, развитие фито- и зоопланктона и активизация хищников – потребителей ихтиопланктона, а также воздействие волнобоя и прочих факторов внешней среды на кладки икры после таяния ледяного покрова. Нередко приходилось наблюдать подход косяков хариуса, активно пожирающих и кладки икры и самих охраняющих гнездо самцов. Охраняющие кладки икры самцы каменной широколобки при атаке хариуса выбрасывались на камни выше уреза воды и порядка 10 минут «выжидали», пока хищники уйдут с мелководья, за тем спрыгивали в воду, продолжая окрывать своё потомство.

Новую страницу исследований поведения байкальских подкаменщиков открыли последователи Юрия Борисовича Мантейфеля – Т.М. Дмитриева и др. (1984) и автор этих строк (Черняев, 1984, 1985). Была обнаружена ферромонная функция мочи самцов подкаменщиков с целью привлечения к гнездам самок в период размножения. Готовя гнездо под камнями, для прочной адгезии кладок икры к поверхности камней, самец активно телом и перерожденными в «брачный наряд» грудными плавниками очищает поверхность камней от биологической пленки, покрывающей все подводные предметы (Черняев, 1971, 1974, 2011; Майборода и др., 1975). Слизистый покров «биологической плёнки» состоит из синцития – совокупности водорослей, микробов, низших грибов и прочих органических остатков, выполняя важную функцию разложения и минерализации органических веществ, очищая водную среду, но препятствует адгезии кладок икры к субстрату.

В 1970 году Госкомитет по науке и технике СССР предложил директору Лимнологического института Сибирского Отделения АН СССР академику Григорию Ивановичу Галазию начать исследования Байкала при помощи батискафов – автономных, достигающих дна подводных аппаратов. Однако руководство Лимнологического института интереса к новым возможностям исследований не проявило, и только прибытие в 1977 г. на озеро двух спускаемых аппаратов Института океанологии АН СССР «Pices» позволило экипажу в составе: О.М. Кожова, Н.С. Резинков, Г.Н. Сиделёв и водитель А. Подражанский увидеть своими глазами «таинственный подводный мир» Бога Байкала – Бурхана! В последующие годы на Байкале совершали научно-исследовательские погружения более совершенные батискафы серии «Мир» под руководством гидрогеолога – директора Байкальского музея опытного подводника Владимира Фиалкова.

## МЕТОД БОКОВОГО МИКРОСКОПИРОВАНИЯ С ПРИМЕНЕНИЕМ ВЕРТИКАЛЬНОЙ КАМЕРЫ ДЛЯ ПРИЖИЗНЕННОГО ИССЛЕДОВАНИЯ РАЗВИТИЯ ИКРЫ РЫБ<sup>1</sup>

До недавнего времени эмбриологические исследования рыб велись преимущественно на фиксированном материале и при помощи микросрезов. Изучалось микроскопическое строение и процессы формирования зародыша. Однако фиксация сильно искажает внешнее морфологическое строение зародыша, а внутренняя структура ввиду свертывания и помутнения белка делается невидимой. Это касается в особенности кровеносной системы, наблюдать же за поведением зародыша становится невозможным.

Основателем морфоэкологического направления в эмбриологии рыб С.Г. Крыжановским и его учениками была разработана методика наблюдения и зарисовки живой развивающейся икры. Икру помещают в сферическую кювету или часовое стекло и рассматривают под микроскопом, обычно при слабом увеличении объектива ( $\times 8$  в случае мелкой икры,  $\times 3,7$  – более крупной и  $\times 1$  – очень крупной). Плазменные и клеточные структуры живой икры, в отличие от фиксированной, прозрачны, благодаря чему можно рассматривать всю её толщу. Если эмбрионы подвижны, на них воздействуют наркотиками: уретаном, хлор-этаном, спиртом (для осетровых), разведенными водой до 0,5%-ного раствора, прибавляя их по каплям.

Время, прошедшее после опубликования методики бокового микроскопирования для исследования икры рыб (Черняев, 1962), показало, что данный способ изучения и описания икры костистых рыб получил признание у многих исследователей эмбрионального развития (Рябов, 1975; Макеева, 1976; Житенев, Калинин, Абаев, 1976) и, главным образом, на кафедре ихтиологии Биологического факультета МГУ под руководством С.Г. Соина. Следует отметить, что Т.А. Детлаф и А.С. Гинзбург (1954), Н.Н. Дислер (1957) и А.И. Зотин (1961), по-видимому, пользовались сходной методикой, так как упоминают о применении вертикальной камеры и приводят сделанные при её помощи рисунки и фотографии. Но сама камера и метод работы с нею не были описаны.

---

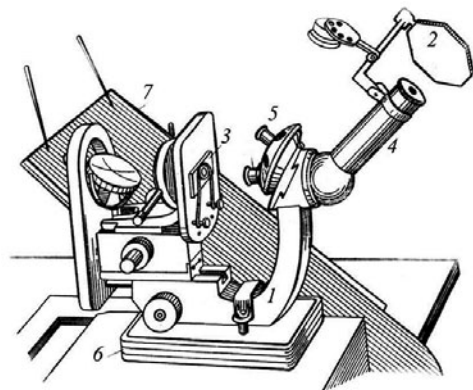
<sup>1</sup> Первая публикация: Черняев Ж.А. 1962. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб. *Вопр. ихтиологии*, т. 2, вып. 3 (24), с. 558-560.



При исследовании икры возникают следующие трудности: икра сига и лососей крупная (2–6 мм) и содержит много каротиноидных пигментов, которые окрашивают икру, в зависимости от её величины и условий развития, в цвета от бледно-жёлтого до ярко-оранжевого. Интенсивнее всего окрашены жировые капли, которые, подстилая на анимальном полюсе развивающийся зародыш, выполняют гидростатическую функцию. Вследствие этого зародыш постоянно находится в верхнем положении внутри яйцевой оболочки, то есть в наиболее обширной части перивителлинового пространства. При рассмотрении икры в проходящем свете с анимального полюса свет, идущий от конденсора микроскопа, в значительной степени поглощается в толще окрашенной икринки. Ввиду прозрачности клеток зародыша, расположенного над интенсивно окрашенными жировыми каплями, наблюдать и зарисовывать его строение затруднительно.

При изучении пелагической икры камбал и других морских рыб исследователи сталкиваются с обратной полярностью икры: гидростатические свойства икринок таковы, что анимальный полюс располагается в нижней части яйца. При обычном микроскопировании живой икры, ориентированной анимальным полюсом вниз, наблюдатель вынужден просматривать всю толщу икринки. Икра же морских рыб часто содержит крупные жировые капли, либо желток её состоит из малопрозрачных глыбок белка или гранул. Всё это затрудняет эффективное применение метода обычного микроскопирования.

При исследовании развития икры байкальского хариуса, омуля, сига, а также байкальских бычков-подкаменщиков (широколобок и голомянок) была успешно применена методика бокового микроскопирования (Черняев, 1968, 1971, 1973, 1974, 1977). Использовалось свойство икринок быть постоянно ориентированными анимальным полюсом вверх, как это наблюдается у лососевых рыб, или анималь-

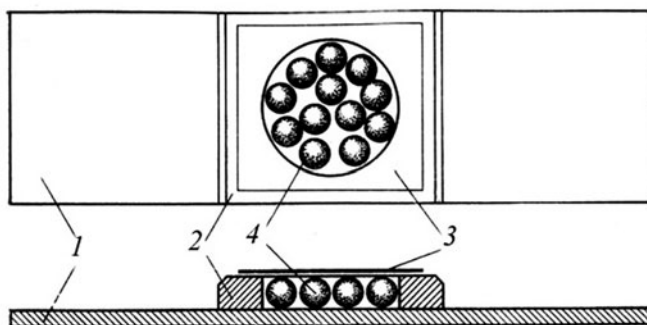


**Рис. 1.** Общий вид микроскопа в рабочем положении. 1 – тубусодержатель; 2 – зеркало рисовального аппарата РА-4; 3 – камера для икры; 4 – тубус с рисовальным аппаратом; 5 – объектив микроскопа; 6 – подставка для удержания микроскопа; 7 – рисовальный столик.

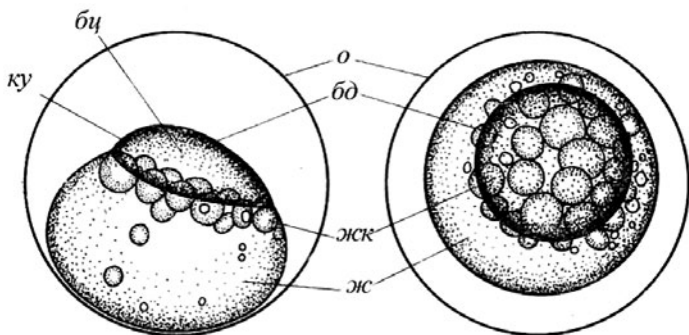
ным полюсом вбок – у широколобок. При этом методе микроскопирования клеточные структуры зародыша не налагаются на светопоглощающие структуры яйца – либо окрашенные пигментом жировые капли, либо гранулы желтка. Это позволяет обнаруживать структуры, незаметные при обычном микроскопировании.

Для рассмотрения икры сбоку микроскоп горизонтально закрепляется в специальную подставку, и оптическая ось объектива принимает горизонтальное направление. Предметный столик располагается вертикально. Наклонный тубус, повернутый в сторону наблюдателя, сохраняет обычное положение под углом 45 градусов (рис. 1). Икру помещают в камеру из органического стекла (рис. 2). Камера состоит из пластинки органического стекла толщиной 1–3 мм, размером с обычное предметное стекло. На нее дихлорэтаном, хлороформом или уксусной кислотой приклеивается другая пластинка размером немного больше покровного стекла и толщиной чуть больше диаметра исследуемой икры. В центре её просверлено отверстие диаметром 16 мм – немного меньше размеров покровного стекла. В это отверстие вносят пипеткой несколько живых икринок, камеру заполняют водой и покрывают покровным стеклом, так чтобы в ней не образовалось пузырьков воздуха. В силу поверхностного натяжения покровное стекло своими краями плотно прилегает к краям камеры. Камеру зажимают в клеммы предметного столика микроскопа. Вследствие упомянутых свойств икринок поворачиваются в поле зрения микроскопа анимальным полюсом вверх, и их рассматривают сбоку.

На рис. 3 (справа) изображена икринка омуля на стадии бластулы, как она видна в обычный микроскоп. Бластодиск, образованный очень мелкими клетками, почти не заметен. Жировые капли,



**Рис. 2.** Вертикальная камера (вид сверху и сбоку). 1 – несущая пластинка; 2 – пластинка-корпус камеры; 3 – покровное стекло; 4 – икринки в камере.



**Рис. 3.** Икра байкальского омуля на стадии бластулы. Справа – обычное микро-  
скопирование; слева – микрофотографирование в вертикальной камере: *о* – оболочка  
икринки, *жс* – желток, *бд* – бластодиск, *бц* – бластоцель, *жк* – жировые капли, *ку* –  
краевой узелок.

интенсивно окрашенные каротиноидами в ярко-оранжевый цвет, собраны под бластодиском и сильно поглощают свет. (Сам желточный мешок также окрашен в оранжевый цвет и при таком увеличении кажется желтым). Бластоцель только угадывается по граничащему с ним сгущению клеток в области краевого узелка, оболочка яйца при таком рассматривании икринки равноудалена от желточного мешка. Все это крайне затрудняет наблюдение за икрой, особенно на ранних стадиях развития.

На рис. 3 (слева) изображена та же икринка, обозреваемая способом бокового микрофотографирования. Бластодиск чётко выделяется на фоне перивителлиновой полости; в нем ясно заметны бластоцель и сгущение клеток краевого узелка. Жировые капли собраны под бластодиском. При таком способе обозрения икринки клеточные структуры не заслоняются жировыми каплями и хорошо видны, получается лучшее представление о положении зародыша относительно субстрата и желточного мешка внутри оболочки. Описанная методика позволяет наблюдать за развитием икры, очень точно определять стадии развития, особенно ранние, не фиксируя зародыш, и делать рисунки при помощи рисовального аппарата и рисовального столика, наклоненного плоскостью к исследователю под углом 45 градусов.

Вертикальная камера удобна при массовом просмотре икры и отдельном её изучении, для получения чётких рисунков и хороших контрастных фотографий, для проведения всевозможных прижизненных опытов. Форма, размеры и объём камеры могут быть самыми разнообразными в зависимости от характера объекта ис-

следования. Вертикальной камерой можно пользоваться для изучения развития рыб на крупных исследовательских судах во время рейса, так как подвижность икры в камере ограничена. Так, нами проводилось микрофотографирование и зарисовка стадий развития икры живородящих голомянок на борту среднего рыболовного траулера во время шестибального шторма, при дополнительной вибрации корпуса от главного и вспомогательных двигательных установок судна. Возможность просматривать сразу массовый материал

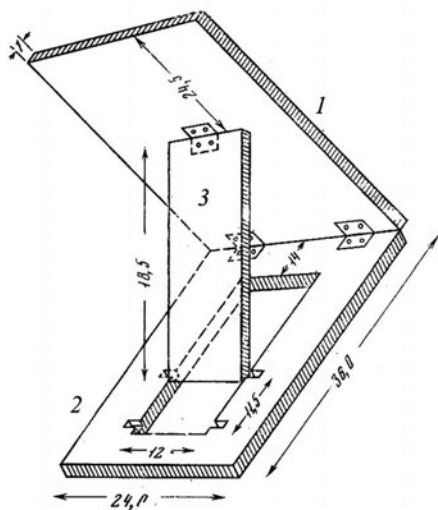
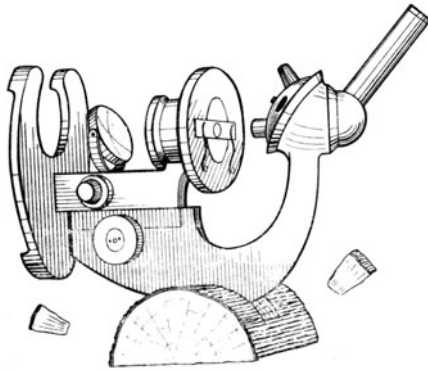


Рис. 4. Складной рисовальный столик.

позволяет рыбоведам вести наблюдения за развитием икры на рыбо-водных заводах, устанавливать процент её оплодотворения, определять стадии развития (что очень важно при перевозках икры).

Для зарисовок икры и эмбрионов нами применялся складной рисовальный столик (рис. 4) размером 36 см × 24 см, сделанный из многослойной фанеры толщиной 1 см. В опорной плоскости рисовального столика прорезано отверстие 18,5 см × 12 см, в которое при сложении столика вкладывается упорная планка, удерживающая рисовальный столик (его верхнюю поверхность) в рабочем положении под углом 45 градусов к плоскости рабочего стола, на котором установлен микроскоп. По краям отверстия опорной плоскости рисовального столика имеются пазы, а в дистальном конце упорной планки ввернуты штифты для удержания планки в рабочем положении. В полевых условиях подставка для микроскопа изготавливается путём пропиливания в толстом куске дерева паза шириной с тубусодержатель (рис. 5), который фиксируется любыми щепками в виде клиньев.

В заключение можно сказать, что методика бокового микрофотографирования с применением вертикальной камеры даёт очень чёткое и конкретное изображение с большой глубиной резкости, что позволяет фотографировать живую икру, а наличие достаточно большого объёма воды в камере обеспечивает наблюдение за жизненными процессами в икре довольно длительное время.



**Рис. 5.** Способ установки микроскопа для ориентации предметного столика в вертикальном положении в полевых условиях на бревне с пазом.

Этот метод позволяет также быстро производить измерения отдельных структур икры, особенно в процессе набухания и в начале дробления, так как в любой момент развития икры микроскоп может быть ориентирован оптической осью объектива вниз, тубус микроскопа может быть развернут в сторону исследователя для наблюдения и контролирования за происходящими в яйце структурными изменениями, как и при обычном микроскопировании.

Убеждённым пропагандистом «метода бокового микроскопирования» на международном уровне был Евгений Балон (Е.К. Balon, 1958, 1984; Ch. Flegler-Balon, 1985) – выдающийся эмбриолог рыб, выпускник Карлова университета в Праге, считавший себя продолжателем эволюционных идей С.Г. Крыжановского. Этим исследователем были проведены работы сначала по эмбриональному развитию рыб бассейна Дуная, затем исследовались особенности эмбрионально-личиночного развития рыб африканских озёр. Вторую половину жизни Е. Балон посвятил исследованию биологии рыб Канады и развитию теоретических концепций эволюционного процесса в классе Рыб. Им созданы школы блестящих эмбриологов рыб в Брно, Братиславе, в Чешской республике (Павлов, Павлов, Смирнов, Черняев, 2017).

## О СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ И ГЕНЕЗИСЕ БАЙКАЛЬСКИХ КОТТОИДНЫХ РЫБ<sup>1</sup>

В научной литературе разных лет имеются расхождения в наименовании (на русском языке) коттоидных рыб и определении их принадлежности к определённым семействам. Например: бычкообразные, бычковые (Коряков, 1958, 1972), бычки, бычки-подкаменщики (Талиев, 1955 и др.), бычок-песчанка (Мамонтов, 1977), подкаменщиковые (Сиделёв Г.Н., Сиделёва В.Г., 1983), керчаковые (Сиделёва, Механикова, 1990), рогатковые (Богданов, 2007). Согласно Словарю названий животных «РЫБЫ» под ред. В.Е. Соколова (1989) байкальские эндемичные коттоидные рыбы («бычки-подкаменщики») относятся к Отряду **Scorpaeniformes** Скорпенообразные, Подотряду **Cottoidei**, включающему семейство **Cottidae** *Richardson* – рогатковые, керчаковые с 1 видом: **каменная широколобка** – *Paracottus knerii* (Dybowski). В самом многочисленном семействе **Abyssocottidae** (25 видов) выделено подсемейство **Cottocomphoridae**, в него отнесены **Песчаная, Желтокрылая и Длиннокрылая широколобки**. Живородящие формы составляют самостоятельное эндемичное семейство Голомянковых – **Comphoridae** (2 вида).

По международному каталогу «Catalog of Fishes. SPECIES BY FAMILY, version 06/2018», эндемики Байкала подотряда Cottoidei представлены тремя семействами, включающими 35 видов:

**Cottocomphoridae** Большеголовые бычки **9 видов**.

**Comphoridae** – Голомянки **2 вида**.

**Abyssocottidae** – Глубоководные широколобки **24 вида**.

Сем. **Cottidae** по Catalog of Fishes насчитывает **257** видов, но ни одного из них в Байкале нет!

Тем не менее, в отечественной научной литературе преобладает классификация в соответствии с Атласом пресноводных рыб России 2002 года, по которому семейство **Cottidae** (Керчаковых) включает 18 видов широколобок, из которых **9** видов – эндемики Байкала, **22** вида глубоководных широколобок входят в сем. **Abyssocottidae**, **2** вида голомянков – в сем. **Comphoridae** (всего **33** вида).

<sup>1</sup> Частично изменённая статья: Черняев Ж.А. 1973. О генезисе фауны байкальских бычков-подкаменщиков (Cottoidei). Зоологический журн. Т. LII, вып. 3.

В отличие от Catalog of Fishes, в соответствии с которым пять видов исследованных нами рыб (Каменная, Песчаная, Желтокрылая, Длиннокрылая, а также Большеголовая широколобки) относятся к семейству **Cottocomphoridae**, по Атласу (2002) те же пять видов включены в сем. **Cottidae**.

При определении систематической принадлежности рыб не всегда принимаются во внимание строение икры, плодовитость, особенности эмбрионально-личиночного развития и др. Рядом исследователей (Соин, Макеева, 1967) показано, что эти характеристики в определённых пределах могут служить систематическими признаками. Так, Т.С. Расс (Rass, 1936) на примере икры камбаловых (Pleuronectidae), тресковых (Gadidae) и сельдевых (Clupeidae) показал, что строение оболочки икры, размер перивителлинового пространства, наличие или отсутствие жировой капли, структура желтка имеют таксономическое значение. Крыжановский и Пчелина (1941) отмечали, что при построении системы рыб (в частности, Gobiidae) необходимо учитывать соотношение плазмы и желтка икры, строение и форму оболочек. На основании образа жизни личинок авторы даже делают предположение о происхождении той или иной группы Gobiidae. Примером использования эмбриологических исследований в систематике может служить работа С.Г. Соина (1961), в которой сравнением морфологических особенностей эмбрионов и личинок показано, что сходство развития лабиринтовых рыб (Anabantidae) и змееголовов (Ophyocephalidae) не конвергентное, а отражает их родство.

Мы исследовали эмбрионально-личиночное развитие 8 видов литоральных, сублиторальных и пелагических коттоидных рыб Байкала. Для выяснения закономерностей адаптации бычковых к различным экологическим нишам Байкала нами были составлены сравнительные ряды признаков (см. таблицу и рисунок). Анализ таблицы и рисунка показывает, что в Байкале можно выделить три группы коттид.

1. У трёх изученных видов – песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* (L.) и голомянок *Comephorus baicalensis* (Pal.) и *Comephorus dybowskii* Кор. икра однотипная, и морфологически очень сходные личинки. Икра этих видов близка по размерам и относится к мезоплазматическому типу, она содержит одну относительно крупную жировую каплю. Личинки трёх описываемых видов типично пелагические, слабо дифференцированы и почти лишены пигментных клеток.

2. Несколько обособленной группой стоят два вида широколобок: длиннокрылая *Cottocomphorus inermis* и желтокрылая *C. grewingkii*. Икра этих батипелагических видов несколько более круп-

**Таблица.** Некоторые биолого-экологические показатели байкальских бычков

Виды бычков	Местообитание	Нерестовый субстрат	Плодовитость	Образ жизни личинок	Сроки развития, сут.	Время нереста, месяцы	Число позвонков	Количество лучей в <i>A</i>
Большая голомянка <i>Comephorus baicalensis</i> (Pal.)	Пелагиаль-абиссаль, 25-700 м	Живорожденные	1955 (1330-3850)	Пелагические	90	IV-VII, спаривание	49	30-36
Малая голомянка <i>Comephorus dybowskii</i> Kor.	Пелагиаль-абиссаль, 10-500 м	То же	1870 (373-4660)	То же	120	X-II, спаривание	49	32-36
Песчаная широколобка <i>Leocottus kesslerii</i> (Dyb.)	Дно, 0-70 м	Под камнями среди песка, литораль 0-2 м	7500 (5920-10520)	То же	30	VII-VIII	38	20-22
Желтокрылый бычок <i>Cottocomephorus grewingkii</i> (Dyb.)	Прибрежно-пелагический 25-150 м	Под камнями, литораль 0-2 м	1700 (1000-2400)	То же	30	IV-V, VII-VIII	39	19-22
Длиннокрылый бычок <i>Cottocomephorus inermis</i> (Jak.)	Придонно-пелагический 50-250 м	Щели в скалах, среди валунов, 15-25 м	3600 (3100-3900)	То же	90	III-IV	39	20-22
Каменная широколобка <i>Paracottus knerii</i> (Dyb.)	Литораль, 40-50 м	Под камнями, литораль	610 (350-700)	Донные	30	VI-VII	35	12-14
Большеголовая широколобка <i>Batrachocottus baicalensis</i> (Dyb.)	Сублитораль, 6-120 м	Под крупными валунами, 2-8 м	1070 (614-1430)	То же	90	IV-V	32	10-13
Большая широколобка <i>Procottus major</i> Tal.	Сублитораль-профундаль, 100-600 м	Под камнями в щелях скал, 2-20 м	1980 (795-5070)	То же	220	XII, VI	35	12-16

ная, чем у предыдущих форм, но также относится к мезоплазматическому типу. Жировых капель несколько, их относительный объём меньше, по сравнению с предыдущей группой. Личинки, сохраняя общие черты пелагических форм, более крупные и выклеваются более сформированными, а в плавниках закладываются костные лучи, тело более пигментировано.

3. Ещё три из рассматриваемых видов – каменная широколобка *Paracottus knerii* (Dyb.), большоголовая широколобка *Batrachocottus baicalensis* (Dyb.) и большая широколобка *Procottus major* (Tal.). Икра и личинки у них очень морфологически сходны и резко отли-



чаются от предыдущих двух групп. Икра крупная, олигоплазматического типа. Жировых капель несколько, но их относительный объём по сравнению с массой желточного мешка ничтожен. Крупные донные личинки выклёвываются вполне сформированными обитателями дна, вооруженные псевдовентральной присоской, образующейся из расправленных грудных плавников и препятствующей сносу личинок при волнобое. Пигментация их в общих чертах такая же, как у взрослых рыб.

Эмбрионально-личиночное развитие байкальских бычков-подкаменщиков, и в особенности песчаной широколобки, частично освещено рядом исследователей. Кратко описан эмбриогенез песчаной широколобки в сравнительно-морфологическом аспекте с развитием желтокрылого бычка *Cottocomephorus grewinkii* Dyb. и каменной широколобки *Paracottus knerii* Dyb (Соин, 1962; Соин, Турдаков, 1966). Приводится описание личинок песчаной широколобки (Талиев, 1955), описаны отдельные стадии личиночного развития этого вида для сравнения с личинками других пелагических бычков (Коряков, 1972). Исследуя приспособительные особенности развития различных групп рыб, С.Г. Соин (1968) рассматривал взаимозависимость между размерами икринок, окраской желтка и дыхательными функциями каротиноидных пигментов с развитием эмбриональной системы кровообращения и строением личинок байкальских бычков в момент выклева.

Рассматривая формирование Байкала с точки зрения смены нерестового субстрата для бычков, можно отметить, что илисто-песчаный, а затем и песчаные субстраты замещались в самом озере каменистым и скальным. С появлением больших глубин возникла абиссально-пелагическая область. И.И. Шмальгаузен (1968) писал: «Богатая радиация глубоководных бычков (*Cottoidei*) оз. Байкал связана с разнообразием грунтов и сложным рельефом дна». Исходные формы получили возможность либо осваивать опускающиеся береговые склоны озера, либо проникнуть в пелагиаль. В Байкале бычки при благоприятных условиях питания сильно размножились и, под влиянием взаимной конкуренции, распределились по различным экологическим нишам.

Исходные формы бычков-подкаменщиков, давшие начало многообразию видов широколобок Байкала, как и современные формы, откладывали икру на нижнюю наиболее защищенную сторону камней, так же как на каменистой литорали Северо-Западной части Пацифики, откуда они проникли в Байкальский регион. Однако для освоения пелагиали озера необходима была высокая плодовитость, ввиду того что в данной зоне повышена элиминация из-за колебаний численности кормовых объектов и интенсивного вые-

дания хищниками. Таким образом, одна группа бычков, обладавшая повышенной плодовитостью, у которой были пелагические личинки (брюшная присоска отсутствовала) смогла образовать придонно-пелагические и пелагические формы. Другая группа широколобок, имевшая низкую плодовитость, но у которой из икры выклевываются приспособленные к донному образу жизни мальки, обладающие брюшной присоской, смогла заселить, кроме литорали, сублитораль и абиссаль озера.

Образование обширной зоны пелагиали в Байкале позволило широколобкам в процессе эволюции создать живородящие формы, так как способ размножения пелагической икрой для заселения всей водной толщи озера, очевидно, был неприемлем из-за малой плотности байкальской воды<sup>2</sup> и низкой её температуры (3,6 °С на глубинах свыше 200 м). Единственно возможным путём для эволюции «бычков-подкаменщиков» при освоении пелагиали и абиссали оказалось живорождение, что и привело к образованию живородящих голомянок.

Как показали наши исследования, икра голомянок в опыте длительное время инкубируется в чистой байкальской воде (Черняев, 1971). Это говорит о том, что голомянки перешли к живорождению в уже сложившихся природных условиях современного Байкала. Для других живородящих рыб инкубация икры в искусственных условиях требует специальных растворов с повышенным содержанием определённых химических компонентов (жидкость Гольдфреттера).

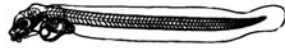
Очевидно, эволюционный процесс следовал за изменяющейся геоморфологической и климатологической обстановкой: от тёплого мелководья, песчаного дна и высокоминерализованной воды к холодному, глубокому со скалистыми берегами водоёму со слабо минерализованной водой с высоким содержанием кислорода.

Чтобы подняться к истокам фауны байкальских бычков необходимо посмотреть, какие виды сохранили приверженность к «старым привычкам». Родоначальников байкальской фауны следует искать среди теплолюбивых форм (Берг, 1902), к которым можно отнести летне-нерестующих широколобок – песчаную *Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874) и каменную *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874). Об этих видах Талиев (1955) писал: «По-видимому, в Байкале они – *Paracottus (Leocottus) kesslerii* и *Paracottus knerii* – положили начало двум различным группам форм, с которыми по строе-

---

<sup>2</sup> Плотность байкальской воды близка к плотности дистиллированной воды, она отличается низкой минерализацией: 96,4 мг/л, а также высоким содержанием кислорода: до 14 мг/л, что в 2,5 раза больше, чем в других озёрах (Вотинцев, 1962).

1



*Comephorus baikalensis* (Pal.)

2

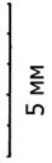


*Comephorus dybowskii* Kor.

3



*Paracottus kesslerii* (Dyb.)



масштаб

4



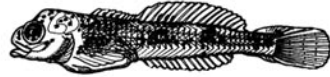
*Cottocomephorus grewingkii* (Dyb.)

5



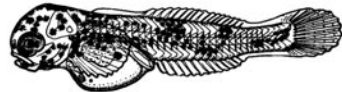
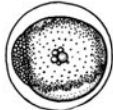
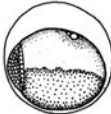
*Cottocomephorus inermis* (Jak.)

6



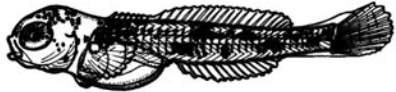
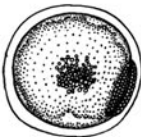
*Paracottus knerii* (Dyb.)

7



*Batrachocottus baikalensis* (Dyb.)

8



*Procottus major* Tal.

нию черепа и других отделов скелета они даже имеют больше сходства, чем друг с другом». Во время нереста к песчаным грунтам тяготеет только песчаная широколобка.

Предполагается, что предки и песчаной, и каменной широколобок проникли в Байкальский регион по речным системам в конце плиоцена (3.6 млн. лет назад). В эоплейстоцене (1.8 млн. лет) близкородственные представители этих видов господствовали, имея высокую численность, а крайне уклоняющиеся формы дивергировали в пелагиаль. К этому времени можно отнести появление на берегах каменистого и крупно-обломочного материала. Это позволило получить нерестовый субстрат песчаной широколобке, а её дериватам начать заселение глубин, спускаясь по береговому склону. Так или иначе, но предки песчаной широколобки были эстуарными формами и имели пелагических личинок, а предки каменной широколобки были реофилами, о чём свидетельствует наличие вентральной присоски у личинок каменной широколобки и её отсутствие у песчаной широколобки. Тем не менее, сравнительно-анатомический анализ этих двух видов всё же вынудил Талиева (1955) объединить их в один род *Paracottus*.

Однако, анализируя данные таблицы и рисунка и учитывая особенности строения икры и личинок, мы приходим к заключению, что эти два вида систематически довольно далеки друг от друга. Так, икра песчаной широколобки относится к мезоплазматическому типу, мелкая (1,6 мм в диаметре), имеет прозрачную оболочку. Плодовитость данного вида по сравнению с остальными бычками Байкала наиболее высокая. Личинки при выклеве пелагические и проходят этапы личиночного развития в толще вод. У каменной широколобки икра олигоплазматического типа, сравнительно крупная (3,2 мм в диаметре), оболочка непрозрачная, а плодовитость ограничивается несколькими сотнями икринок. Личинки выклевываются уже сформированными, приспособленными к донному образу жизни.

---

**Рис.** Икра и личинки байкальских бычков. Икра изображена на этапе дробления: слева – при **боковом** микрокопировании, справа – при **обычном** микрокопировании; личинки изображены в момент выклева для всех видов;; 1 – большая голомянка – *Comephorus baicalensis* (Pal.), 2 – малая голомянка – *Comephorus dybowski* Kor., 3 – песчаная широколобка – *Paracottus (Leocottus) kessleri* (Dyb.), 4 – желтокрылый бычок – *Cottocomephorus grewingki* (Dyb.), 5 – длиннокрылый бычок – *Cottocomephorus inermis* (Jak.), 6 – каменная широколобка – *Paracottus knerii* (Dyb.), 7 – большеголовая широколобка – *Batrachocottus baicalensis* (Dyb.), 8 – большая широколобка – *Procottus major* Tal.

Масштаб изображения на всех рисунках одинаков.

Т.С. Расс (1935, 1986) показал, что распределение икринок рыб по размерам довольно хорошо соответствует генезису видов: диаметр икринок увеличивается с увеличением географической широты обитания рыб. Соответственно размерам икринок, личинки у северных форм обычно крупнее, чем у более южных. С другой стороны, Крыжановский и Пчелина (1941), рассматривая особенности развития представителей подотряда Gobioidei, близких по систематическому положению к подотряду Cottoidei, отмечали, что яйца мелких размеров всегда отличаются особенностями развития от крупных яиц. Из мелкой икры выклёвываются пелагические личинки, не похожие на взрослых рыб, а из крупной икры – мальки с родовыми и видовыми признаками взрослых, ведущих донный образ жизни. Далее, группируя Gobiidae по плодовитости, размерам икры и особенностям строения личинок, эти авторы указывали на неправомотность оставления в одном роде рыб со столь различными типами размножения и развития.

Аналогичная ситуация обнаружилась в роде *Paracottus*. Но учитывая морфологические особенности взрослых особей, Талиев (1955), разделил род *Paracottus* на подроды *Paracottus* и *Leocottus*. Нам представляется, что на основании приведённых выше фактов эти группы следует рассматривать как два самостоятельных рода (Черняев, 1973).

*Примечание.* В «Словаре названий животных, РЫБЫ» с 1989 г. за песчаной широколобкой закреплено родовое название *Leocottus*, что отражено и в действующем Каталоге рыб (Catalog of Fishes. 2018).

\*\*\*

В последующих главах дано описание эмбрионально-личиночного развития семи видов наиболее распространенных представителей многочисленной группы байкальских эндемиков – бычков-подкаменщиков. В заключительной главе настоящего сборника рассматриваются различные мнения о генезисе байкальской ихтиофауны, в частности, коттоидных рыб, даны примеры их адаптационных преобразований в процессе эволюции. Сделана попытка выявления эволюционных механизмов образования видового многообразия.

## МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ПЕСЧАНОЙ ШИРОКОЛОБКИ *PARACOTTUS (LEOCOTTUS) KESSLERII* (ДУБ.) ОЗ. БАЙКАЛ<sup>1</sup>

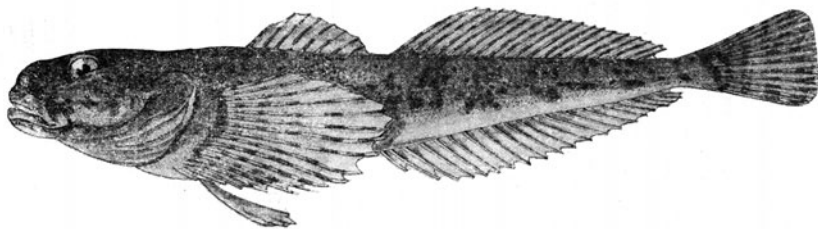
Исследована биология байкальской песчаной широколобки *Paracottus (Leocottus) kesslerii* (Dyb.) – одного из двух видов эндемичных бычков-подкаменщиков, ареал которых выходит за пределы оз. Байкал. Дается морфологическое описание эмбрионально-личиночного развития, рассматриваются предположительные пути эволюции, приведшие предков песчаной широколобки к образованию исходных форм живородящих голомянок, на что указывает анализ их эмбрионально-личиночного развития.

Разработка единой концепции экосистемы оз. Байкал и появление новых геологических и палеонтологических данных о формировании данного водоема привлекает внимание ихтиологов к исследованию эндемичных бычков-подкаменщиков. Изучение особенностей размножения и развития байкальских бычков теснейшим образом связано с особенностями озера, так как сроки размножения и развития, приверженность производителей к определенному нерестовому субстрату, образ жизни личинок и поведение молоди не только отражают специфичность существования эндемичных видов бычков в сложившихся условиях, но и позволяет заглянуть в их прошлое и может явиться ключом к пониманию процессов эволюции и выяснению форм видообразования в данном озере.

Целью нашего исследования было изучение размножения и развития песчаной широколобки *Paracottus (Leocottus) kesslerii* (Dyb.) ввиду необычности биологического цикла этого вида, а также в связи с нашим предположением (Черняев, 1973) о том, что предки данного вида являются родоначальниками живородящих голомянок – *Comerphoridae*. Одновременно мы сделали попытку обобщить данные предыдущих исследователей и дать объяснение некоторым особенностям развития песчаной широколобки.

---

<sup>1</sup> Черняев Ж.А. 1977. Морфоэкологические особенности размножения и развития песчаной широколобки *Paracottus (Leocottus) kesslerii* (Dyb.) озера Байкал // Вопросы ихтиологии, Т. 17, в. 6, (107). С. 1055-1070.



**Рис 1.** Песчаная широколобка *Paracottus kesslerii* (Dyb.)

Основной материал для данной работы собирали в экспедиции 1969 г. Лимнологического института Сибирского отделения АН СССР на Большом Ушканьем острове на границе вод Среднего и Северного Байкала. Сведения о размножении песчаной широколобки в районе Ушканьего архипелага до работ нашей экспедиции отсутствовали. Сбор производителей и кладок икры, осмотр нерестилищ и наблюдение за поведением бычков проводились с применением легководолазной техники. Кладки икры песчаной широколобки снимались с нижней поверхности камней, расчленялись по возможности на отдельные икринки и их инкубация осуществлялась в чашках Петри. Этапы и стадии развития последовательно зарисовывались с применением разработанной ранее методики бокового микроскопирования (Черняев, 1962, 1981)<sup>2</sup>.

### **Биологическая характеристика песчаной широколобки**

Песчаная широколобка распространена по всем берегам Байкала, но более многочисленна в южной и средней частях озера. Она заходит в большинство притоков Байкала, а по р. Селенге известна до р. Иро-(Еро-гол), в 300 км от устья (Талиев, 1955). Песчаная широколобка обитает в оз. Гусином и в системе Арахлейских озер. По р. Ангаре встречалась до Братских порогов, а в реке Лене распространена в верхнем её течении (Кожов, 1972). После образования Братского водохранилища песчаная широколобка стала в нём массовым видом донной ихтиофауны (Мамонтов, 1971).

В Байкале песчаная широколобка обитает на песчаных, каменисто-песчаных или илистых грунтах, в больших количествах населяет мелководные заливы (соры) и приустьевые участки озера. По данным Д.Н. Талиева (1955), песчаная широколобка летом (с

---

<sup>2</sup> Автор приносит благодарность студентам Красноярского университета М.И. Матюниной и Н.И. Рязанцевой за помощь в сборе и обработке данного материала.

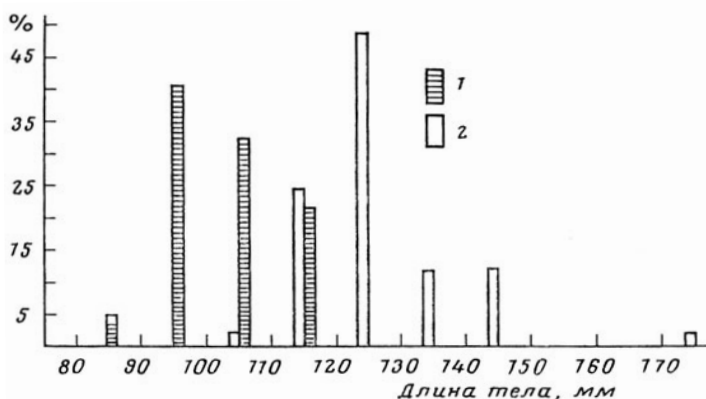


Рис. 2. Диаграмма процентного распределения размерных классов нерестовой популяции песчаной широколобки. 1 – самки; 2 – самцы.

июля) держится от уреза воды до глубины 50–70 м. В конце сентября – октябре подходит к берегам на глубину 3–15 м. В конце марта – начале апреля, когда поверхность Байкала скована полуметровым слоем льда, и полностью отсутствует волновая деятельность, производители начинают концентрироваться на песчано-каменистых грунтах близ нерестилищ на глубине 3–5 м. Основные нерестилища песчаной широколобки расположены на западном берегу в бухтах: Анга, Песчаная, в районе Малых Ольхонских ворот, по восточному берегу: в районе Култука, Мурино, дельты р. Селенги и Баргузинского залива. Нерестовые участки обычно представляют собой несколько защищенные от волнобоя заливы и бухты с песчаным грунтом.

В преднерестовый период песчаные широколобки часто собираются в значительные стаи и в сумерки мигрируют вдоль берега на глубине 3–5 м. Днём стайки рыб залегают на дно и закапываются в песок, оставляя над поверхностью только глаза, но при угрозе нападения налима, сига, осетра или нерпы закапываются полностью. По данным Л.А. Гуровой и В.Д. Пастухова (1974), личинки песчаной широколобки в июле-августе входят в состав питания байкальского омуля, а взрослые формы летом и осенью довольно обычны в питании байкальской нерпы.

Ввиду полного отсутствия данных о нерестовом стаде песчаной широколобки Ушканьих островов мы приведём характеристику производителей этого интереснейшего в геоморфологическом отношении района Байкала.

Половой диморфизм у песчаной широколобки ярко выражен: у самцов сплюснутая спереди, закруглённая голова с выпуклыми



глазами, лучи плавников толстые, тело довольно массивное. Во время нереста окраска тела самцов из серовато-зелёной с чёрными пятнами становится тёмно-серой, почти чёрной с голубым отливом. Кожные покровы тела и грудных плавников утолщаются за счёт развития соединительной ткани и слизистых клеток плоского эпителия (Майборода и др., 1975). Самки имеют более тонкое тело, сжатую с боков голову, заострённое рыло и тонкие лучи плавников. Окраска самцов и самок изменяется в зависимости от освещения и характера грунта, но у самок преобладает зеленоватый оттенок. Во время нереста видимых изменений строения и окраски тела самок не обнаружено, окраска остаётся зеленовато-серой. Вся брюшная полость заполнена мелкой желтоватой икрой.

Сначала в районе нерестилищ преобладают самцы, которые находятся у отдельных камней или затонувших предметов среди песка в 1–4 м от берега в местах перехода прибойной зоны, состоящей из крупной гальки, в литораль, где начинается граница песка с одиночными крупными камнями и валунами. Зимой эта часть акватории глубиной 1–3 м промерзает до дна и после исчезновения ледяного покрова некоторое время остаётся свободной от обрастания водорослями *Ulotrix sp.* (Ижболдина, 1971). Самцы начинают расчищать гнёзда под камнями, делая в песке довольно значительные углубления. Ртом и грудными плавниками самцы очищают от биологической плёнки нижнюю поверхность выбранных камней. В это время между самцами происходят ожесточённые драки за обладание гнездовыми участками, либо за доминантное положение в гнезде.

На рис. 2 и в таблице приведены линейные и весовые характеристики производителей песчаной широколобки Ушканьих островов. Самцы характеризуются большей длиной тела и весом. По данным Д.И. Талиева (1955), песчаная широколобка становится половозрелой на 3–4-ом году жизни. На основании наших данных о линейных и весовых соотношениях предполагается, что на нерест пришло несколько возрастных групп: 3+ у самок и 4+ у самцов.

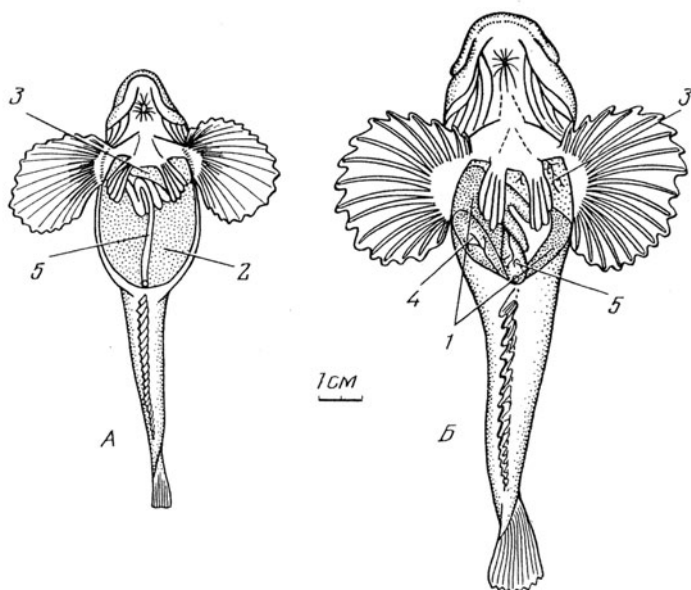
Плодовитость самок песчаной широколобки, определённая нами у 16 разноразмерных особей, колебалась в зависимости от размерно-весовых параметров и возраста половозрелых производителей (3–4 лет) от 5836 до 10531 икринок (в среднем 7547 шт.). Д.Н. Талиев (1955) указывает, что в Южном Байкале плодовитость самок колеблется от 6200 до 7168 икринок (в среднем 6525). По подсчётам А.Ф. Турдакова (Соин, 1962), плодовитость одной самки песчаной широколобки из Южного Байкала равнялась 3242 икринкам. Ушканское стадо песчаной широколобки имеет наивысшую плодовитость по сравнению как с остальными популяциями,

**Таблица.** Длина тела и вес песчаной широколобки (50 экз.)

Пол	Длина тела, мм		Вес, г	
	колебания	средняя	колебания	средний
Самцы	108.4-145.4	125.0	20.0-50.6	34.0
Самки	90.0-117.0	107.3	14.0-23.2	19,3

так и среди всех представителей коттоидных рыб (*Cottoidei*) в Байкале.

В 1969 году подход производителей к Большому Ушканьему острову наблюдался 8–10 июня, через несколько дней после очищения поверхности озера ото льда. На Южном Байкале нерест песчаной широколобки начинается с первой половины мая при температуре воды 4–5°, тоже после окончания ледостава (Талиев, 1955). Размножение песчаной широколобки на Ушканьем острове началось ночью 17 июня, а массовый нерест произошёл 20–23 июня. Обычно нерест происходил ночью или утром. Производители переворачивались брюшком вверх, самки откладывали икру на очищенную самцами нижнюю поверхность камней. В нересте участвовало несколько самцов, под одним камнем нами было обнаружено 7 самцов в брачном наряде (один крупный и несколько помельче), а в гнезде имелось 5 кладок.



**Рис. 3.** Самка (А) и самец (Б) песчаной широколобки со вскрытой брюшной полостью. 1 – гонады самца; 2 – гонады самки; 3 – печень; 4 – мочевой пузырь; 5 – задний отдел кишечника.

Температура воды в период нереста колебалась в пределах 6,3–7,8°, и было отмечено поднятие уровня озера на 0,7 м за счёт весеннего паводка на притоках Байкала.

После нереста самки покидают гнездо и уходят в литораль и сублитораль, где через несколько суток часть из них гибнет. Погибают в основном, вероятно, особи старших возрастных групп. О повторности нереста самок можно предполагать на основании значительной разноразмерности производителей (средние размеры самок: 96, 108 и 117 мм).

На рис. 3, А изображена вскрытая самка песчаной широколобки с брюшной стороны. Гонады с икрой на IV стадии зрелости наполняют всю брюшную полость.

Кладки песчаной широколобки имеют форму утоньшающихся к краям округлых «лепёшек» от светлого жёлто-зелёного до почти белого цвета. Диаметр кладок колеблется в пределах 6–9 см. Икринки в кладках расположены в несколько слоев, число которых в центре равно 14–17. На нижней поверхности камней кладки располагаются таким образом, что «лепёшки» лишь краями налегают друг на друга. Прекрасные иллюстрации кладок песчаной широколобки приведены в работе С.Г. Соина (1962). Интересен случай обнаружения кладки *Batrachocottus* sp., покинутой самцом, вокруг которой были расположены кладки песчаной широколобки. Такое смешанное гнездо охранялось самцами песчаной широколобки. Об аналогичном случае сообщает Е.А. Коряков (1972). Им описано гнездо с кладками песчаной широколобки, желтокрылого бычка и большеголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis*.

Обычно вокруг кладки в радиусе нескольких сантиметров под камнем располагаются плоские черви – планарии, за ними на некотором расстоянии также кольцом расположены донные Gammaridae, привлечённые присутствием кладок икры и рыб. Однако на самих кладках планарии и гаммариды встречаются редко. Самец, охраняя гнездо, постоянно чистит кладки ртом, обмахивает грудными плавниками и создаёт проточность у гнезда спинными, анальным и хвостовым плавниками, имитируя плавательные движения.

Необходимо отметить ещё одну особенность: у самцов во время нереста и охраны потомства сильно увеличивается объём мочевого пузыря. На рис 3. Б изображен самец песчаной широколобки с брюшной стороны со вскрытой полостью тела. Как мы предполагаем, мочевого пузыря наполнен выделениями почки с примесью спермы. Вероятно, до нереста запах этих выделений служит для привлечения самок к подготовленным гнёздам. После окончания нереста мочевого пузыря продолжает оставаться гипертрофированным. Нам представляется, что выделения мочевого пузыря, веро-

ятно, являются репеллентами, отпугивающими от кладок беспозвоночных – пожирателей икры.

После выклева предличинок самцы остаются и погибают в гнёздах или поблизости. На погибших производителях, в особенности на жабрах, обнаруживается большое количество мелких жёлтых планарий.

С.Г. Соиным и А.Ф. Турдаковым (1966) у гнёзд песчаной широколобки самцы не были обнаружены. Это объясняется, вероятно, тем обстоятельством, что либо самцы закопались у гнезда, либо стремительно переместились под соседние камни. Песчаная широколобка прекрасно плавает, при опасности совершает броски, после чего опускается на дно и зарывается в грунт.

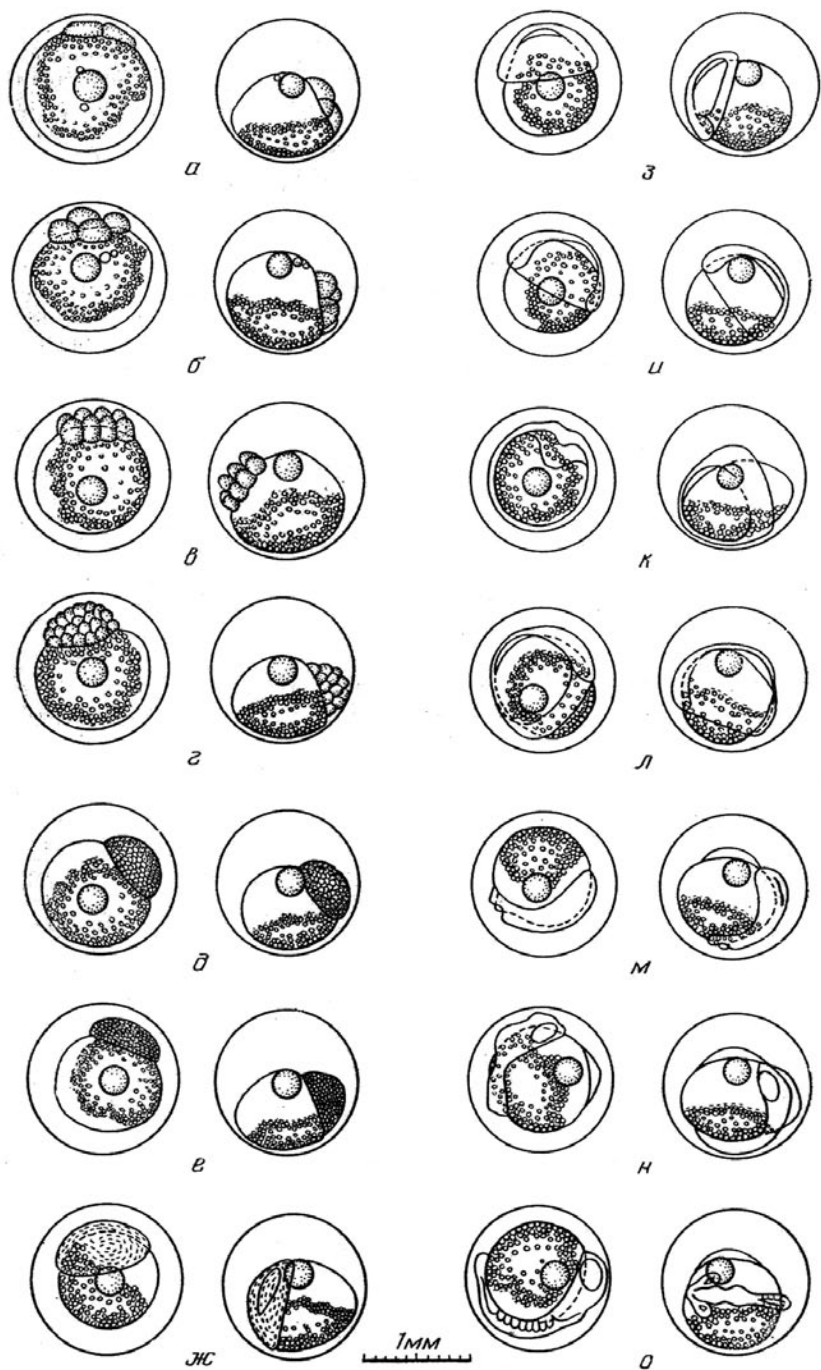
Под нашим наблюдением находилось несколько гнёзд песчаной широколобки. Во время шторма несколько суток мы не имели возможности осматривать гнёзда. С установлением тихой погоды, погружившись в легководолазном снаряжении, мы обнаружили гнёзда покрытыми 10–20-сантиметровым слоем песка. После расчистки камней было констатировано, что самцы и икра остались живыми. Возможно, к замыванию гнёзд песком песчаная широколобка вполне приспособлена и может изнутри гнезда производить расчистку выхода.

## **Эмбрионально-личиночное развитие песчаной широколобки**

### *Эмбриональный период развития*

Зрелая ненабухшая икра песчаной широколобки, взятая из яиц самки, имеет средний диаметр 1,3 мм. При набухании её диаметр увеличивается до 1,45 мм. Желток средним диаметром 1,0 мм имеет овальную форму. Его содержимое разделено на две разные по структуре части: верхняя часть желтка гомогенная, прозрачная, окрашена в светло-жёлтый цвет, нижняя, более плотная, состоит из мелких желточных гранул. В верхней части желтка обычно располагается одна крупная жировая капля диаметром 0,3 мм, реже бывает две и ещё реже три более мелких капли. Оболочка икры прозрачная. Относительное (к желтку) количество плазмы в набухшем яйце в среднем равно 0,25, т.е. икра принадлежит к мезоплазматическому типу, относительный размер перивителлинового пространства достаточно велик и равен 1,3. Наши данные хорошо согласуются с материалами С.Г. Соина и А.Ф. Турдакова (1966).

Икра песчаной широколобки, взятая из гнезда, находилась на стадии двух бластомеров (рис. 4, а), её возраст был нами принят за 11 час. с момента оплодотворения, согласно положению Т.А. Детлаф и А.А. Детлаф (1960) о безразмерных характеристиках продолжительности развития.



*Этап дробления* при температуре воды 7–10 °С продолжался 39 час. Стадия 4 бластомеров наблюдалась через 45 мин. после начала наблюдений, а 8 бластомеров – ещё через 4 часа (рис. 4, б). На рис. 4, в-е показано развитие икры до стадии мелкоклеточной морулы, которая наступила в возрасте 2 суток 2 часов. Каждая стадия зарисована как при помощи обычного, так и бокового микрофотографирования, что позволяет чётко проследить за расположением всех частей икринки при её развитии. На этапе дробления отмечена слабая эмбриональная моторика за счёт сокращения цитоплазматического слоя желточного мешка.

В возрасте 2 суток 7 часов внутри бластодиска обнаруживается полость бластоцеля (рис. 4, ж). Дальнейшее наблюдение показало, что полость увеличивается в размере и бластоцель превращается в перибластический синус (Соин, Черняев, 1961).

*Этап гастрюляции* наступает через 59 час. развития после оплодотворения и заканчивается на 3 сутки и 15 часов, т. е. на 87-м часе развития, что определяет его длительность в 28 час. при средней температуре воды 12°, с суточной амплитудой колебания 9–15 °С.

Д.Тринкау (1972), основываясь на результатах опытов прижизненного мечения бластомеров, показал, что процесс гастрюляции при дискоидальном типе дробления начинается с уплощения бластодермы и её распластывания по желтку – эпиболии.

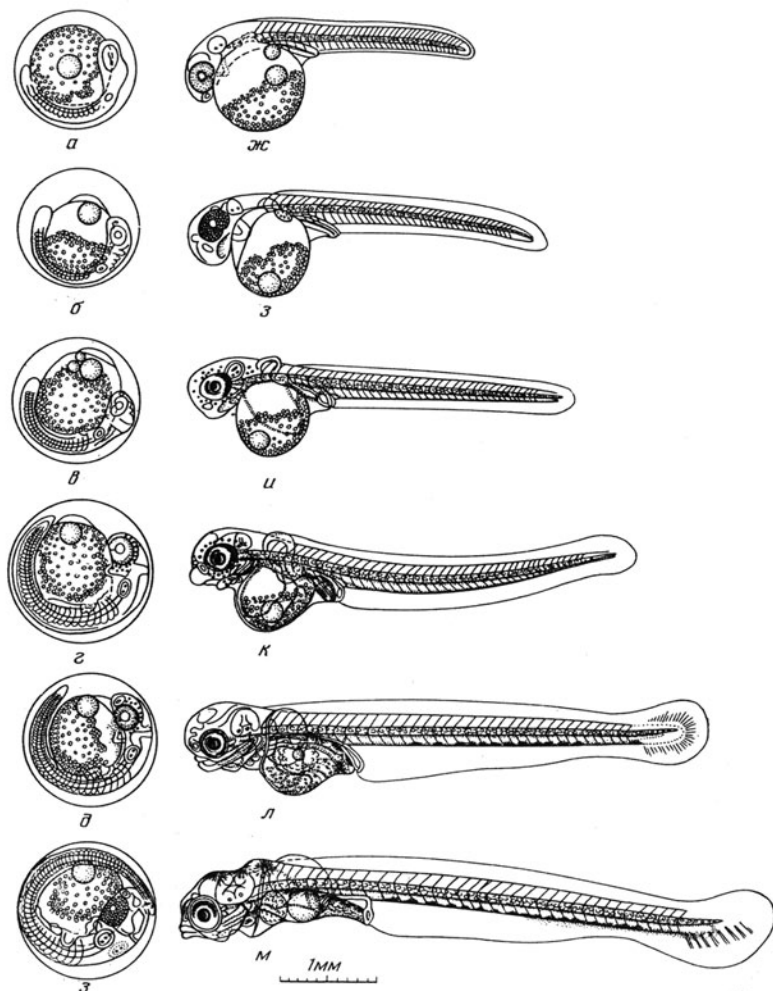
Вскоре после начала обрастания желтка краевая зона бластодермы утолщается, образуя зародышевое кольцо. Клетки этой утолщенной области без инвагинации и вворачивания клеточного материала перемещаются в дорзальном направлении и концентрируются, образуя широкий и толстый зародышевый щиток, из которого формируется собственно зародыш. Непрерывно растущий в сторону вегетативного полюса зародышевый щиток удлиняется и дифференцируется на зародышевые листки и зачатки органов.

Через 6 час. после начала гастрюляции 1/3 желточного мешка покрыта бластодермой зародыша (рис. 4, з). Через 12 час. половина желточного мешка покрыта бластодермой, а ещё через 1 час. (общий возраст 2 суток 22 часа) 2/3 желточного мешка покрыто бластодермой зародыша, на спинной стороне которого заметна не-

---

**Рис. 4.** Этапы дробления, бластулы, гастрюляции и органогенеза икры песчаной широколобки. а – 2 бластомера; б – 4 бластомера; в – 8 бластомеров; г – ранняя морула; д – средняя морула; е – поздняя морула; жс – бластула; з – начало гастрюляции; и – 1/2 желточного мешка покрыта бластодермой зародыша; к – нервная бороздка; л – 2/3 желточного мешка покрыты бластодермой; м – замыкание желточной пробки; н – образование глазного бокала; о – в теле эмбриона 8 митотомов. Левые рисунки выполнены при обычном микрофотографировании, правые – при боковом.

рвная бороздка (рис. 3, *к*). Замыкание желточной пробки происходит на 3-и сутки 15 часов от момента оплодотворения при длине тела эмбриона 1,3 мм (рис. 6, *н*). Головной отдел дифференцирован на первичные мозговые пузыри, образованы глазные бокалы.



**Рис. 5.** Этапы органогенеза, формирования эмбриональной системы кровообращения, развития жаберно-челюстного аппарата и выклева.  
*а* – образование слуховой плакиды; *б* – образование хрусталика; *в* – образование слуховой капсулы; *г* – начало пигментации глаз; *д, ж* – образованно зачатка печени; *е, к* – полная пигментация глаз меланином; *и* – пигментация глаз гуанином; *к* – начало подвижного состояния нижней челюсти; *л* – выклев; *м* – переход на активное питание.

*Этап органогенеза.* Первый мезодермальный сегмент появляется в возрасте 4 суток 7 часов. В возрасте 4 суток 23 часов в теле зародыша образовано 6 мезодермальных сегментов. В возрасте 5 суток 19 часов в теле зародыша образовано 12 сегментов, в глазных бокалах начинают формироваться хрусталики, на некотором расстоянии позади глазных бокалов закладываются слуховые плакоды, начинает просматриваться хорда (рис. 5, а).

Спустя 12 час. число миотомов достигает 20, в головном отделе продолжается дальнейшее формирование мозговых пузырей. Произошло обособление хрусталика. Внутри слуховой плакоды появляется полость – образуется слуховой пузырёк. Впереди глаз закладываются обонятельные плакоды. Начинает обособляться хвостовой отдел (рис. 5, б).

Первые зафиксированные нами движения зародыша при мышечных сокращениях, выраженные в боковых изгибах тела и хвоста, наблюдаются в возрасте 6 суток 23 часа при наличии в теле 26 сегментов, из которых 8 приходится на хвостовой отдел. В перикардальной полости формируется сердечная трубка, по бокам тела в области 4–5-го сегментов образуются зачатки грудных плавников. Длина тела зародыша 1,7 мм (рис. 5, в).

В возрасте 8 суток в теле зародыша имеется 33 миотома: 18 туловищных и 15 хвостовых (рис. 5, г). Сердечная трубка принимает изогнутую форму, стенки её начинают слабо сокращаться. На голове в области глаз появляются железы вылупления, длина эмбриона равна 2,5 мм. В слуховой капсуле образовано 2 отолита, начинается пигментация глаз. Зачатки грудных плавников покрыты крупными железистыми клетками. На 9-е сутки и 2 часа развития с момента оплодотворения в теле зародыша образовано 35–36 миотомов (рис. 5, д, ж). Вдоль спинной и хвостовой части тела образуется непарная плавниковая складка. Происходит формирование кишечной трубки и печени, продолжается пигментация глаз. Длина тела эмбриона равна 2,9 мм.

*Этап образования и развития эмбриональной системы кровообращения.* В возрасте 12 суток 5 часов (температура воды 9°) при длине тела 3,9 мм начинается процесс кровообращения (рис. 5, е, з). Путь тока плазмы крови определяется по отдельным форменным элементам. Плазма крови циркулирует по следующему кругу: сердце, брюшная аорта, мандибулярные дуги аорты, спинная аорта, хвостовая артерия, хвостовая вена, задние кардинальные вены и через кювьеровы протоки – венозный синус. В теле зародыша 38–39 сегментов (9–10 в туловищном). Голова отделена от желточного мешка, под ней образована ротовая воронка. Позади грудных плавников слева от кишечной трубки образован зачаток печени.



Произошла полная пигментация глаз меланином, спереди глаз сформированы обонятельные ямки. Зародыш подвижен и меняет своё положение внутри оболочки, способствуя перемешиванию перивителлиновой жидкости и тем самым газообмену с окружающей средой. Необходимо отметить, что в момент полной пигментации глаз меланином в кровяном русле появляются форменные элементы крови, а в теле эмбриона прекращается образование новых сегментов. Это явление наблюдалось нами ранее и на сиговых рыбах (Черняев, 1968). В возрасте 14 суток 5 часов при длине тела 4,2 мм (рис. 5, и) глаза зародыша приобретают блестящий оттенок благодаря образованию гуанина в иридоцитах. На дне ротовой воронки образован зачаток нижней челюсти. Формируется хвостовая лопасть плавниковой складки. В слуховых капсулах появились полукружные каналы. На левой стороне желточного мешка образуется подкишечно-желточная вена, в которую кровь поступает из хвостовой вены и из брыжжеечной артерии. Сердце разделено на два отдела (предсердие и желудочек), ритм сердца – 100–120 пульсаций в минуту.

В возрасте 15 суток 11 часов (рис. 5, к) длина тела эмбриона равна 4,8 мм. Над кишечной трубкой образованы два крупных меланофора и один под ней. Хвостовая вена теряет связь с подкишечной и продолжается вперёд в виде задней кардинальной вены, которая в области венозного синуса сливается с передними кардинальными венами и через кювьеровы протоки впадает в венозный синус. Задняя часть кишечника снабжается кровью от короткой задней брыжжеечной артерии, которая образует сеть капилляров, омывающих кишечную трубку, собирается в подкишечную вену и поступает по ней в печень. Размеры печени к этому моменту значительно увеличиваются. От спинной артерии отходит короткий сосуд печёночной артерии, который тоже впадает в печень. Из печени по одному неветвящемуся сосуду (печёчно-желточной вене) кровь проходит по левой стороне желточного мешка и впадает в венозный синус.

*Этап развития подвижного жаберно-челюстного аппарата.* На 16-е сутки и 11 часов развития при длине эмбриона 5,0 мм нижняя челюсть становится подвижной. Жаберная крышка закрывает 3 жаберные дужки. Основания грудных плавников принимают вертикальное положение по отношению к продольной оси тела. Вокруг кишечной трубки образовано 4 крупных меланофора. В хвостовом отделе под хордой образуется 2 ветвистых меланофора. Наблюдается некоторое размягчение оболочки икринки, вероятно, за счёт выделения некоторого количества секрета желёз вылупления.

В возрасте 18 суток 12 часов длина эмбриона равна 5,4 мм. На нижней части хвостового стебля образовано 6 меланофоров, над кишечной трубкой – 4. Желточно-кишечная вена слабо ветвится по левой и нижней стороне поверхности желточного мешка, размеры которого начинают уменьшаться. В теле эмбриона образованы сегментальные сосуды. Зародыши очень подвижны.

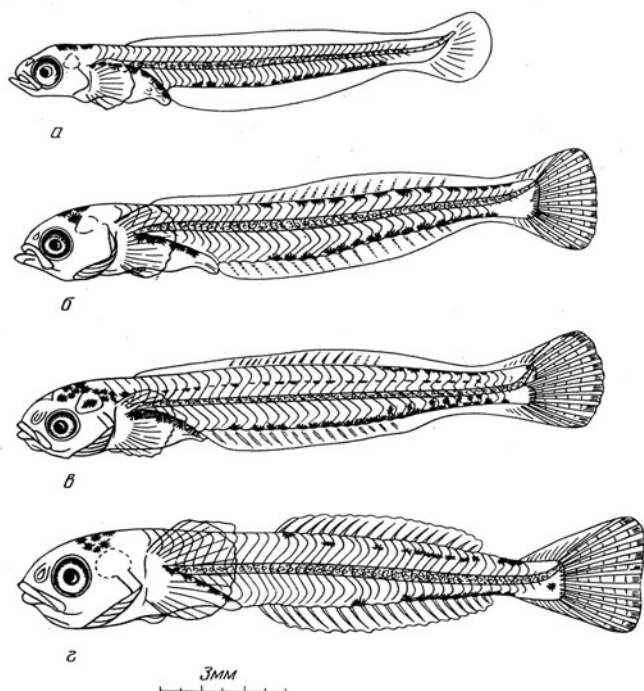
*Этап выклева.* Первые эмбрионы выклюнулись в возрасте 19 суток 6 часов при температуре воды 14°. Длина их колебалась в пределах 5,2–5,4 мм. Общее число миотомов равно 38 (рис. 5, л). Желточный мешок значительно сократился. Непарная плавниковая складка лишена зачатков лучей. Над кишечной трубкой образовано 5 меланофоров. 13 меланофоров расположены на нижней части хвостового отдела. Жаберно-челюстной аппарат развит довольно слабо, жаберных лепестков ещё нет, а из висцеральных сосудов функционируют только мандибулярная дуга аорты и 3 жаберных сосуда. Кровеносная сеть желточных сосудов на левой стороне желточного мешка выражена только 4-мя слабоветвящимися сосудами.

Выклюнувшиеся предличинки довольно подвижны, имеют положительный фототаксис и плавают в поверхностных слоях воды. Переход на активное питание происходит на 2–3-е сутки после выклева.

По наблюдениям под водой и при помощи тралений с мотобота установлено, что предличинки первое время ведут пелагический образ жизни в прибрежных участках литорали. В дальнейшем (после 21 июля) личинки исчезли из сетных уловов. По мнению Е.А. Корякова (1972), молодь песчаной широколобки скапливается в наиболее прогреваемых местах в непосредственной близости от береговой линии.

### Личиночное развитие

Нам удалось содержать личинки песчаной широколобки некоторое время в достаточно большом объёме воды, однако попытки кормить их личинками *Epischura* на науплиальных и копеподитных стадиях успехом не увенчались, и все личинки погибли. Вероятно, столь мелкие личинки вначале питаются инфузориями и коловратками. На рис. 5, м изображена личинка песчаной широколобки через 10 суток после выклева на стадии формирования костных лучей в хвостовом плавнике. Длина её 6,2 мм, на голове 3 крупных меланофора, над кишечной трубкой 6 крупных меланофоров, желток полностью резорбирован. Грудные плавники сильно увеличены, хвост гетероцеркальный за счёт развития лучей в



**Рис. 6.** Личиночное развитие: *а* – пелагическая личинка с верхним ртом; *б* – личинка с полностью сформированными костными лучами хвостового плавника; *в* – личинки с сформированными лучами анального плавника; *г* – личинка со сформированными костными лучами второго спинного плавника

нижней лопасти. В просвете кишечника просматривается заглоченный пузырёк воздуха.

9 августа всё же была поймана одна личинка длиной 11,5 мм (рис. 6, *а*). Ориентировочно её возраст определен равным 20–25 суток после выклева. Рот верхний, нижняя челюсть выступает вперед. В грудных и хвостовом плавниках сформированы лепидотрихии. В туловищной мускулатуре образованы отделы спинной и брюшной мускулатуры.

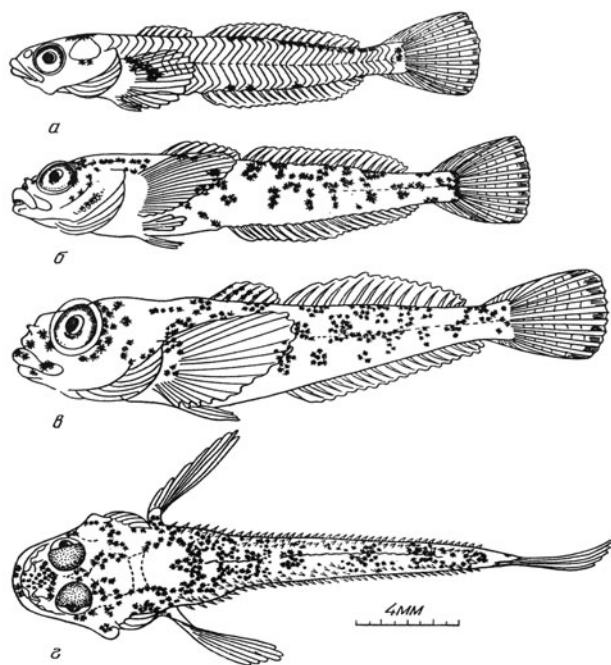
Ввиду того что во время экспедиции не удалось собрать материал по личиночному развитию песчаной широколобки, были использованы данные, предоставленные нам Е.А. Коряковым. Ориентировочные расчёты линейных приростов личинок по времени позволили связать возраст развития личинок с морфологическими и линейными показателями.

На рис. 6, *б* изображена личинка длиной 13,4 мм, приблизительный возраст 30–33 суток. На месте образования будущих лу-

чей в спинном плавнике просматриваются скопления мезенхимы. Хвостовой плавник становится гомоцеркальным. Рот верхний. На спинной стороне хвостового отдела появляются меланофоры. Непарная плавниковая складка увеличивается в местах образования костных лучей. Имеются зачатки брюшных плавников.

На рис. 6, в показана личинка длиной 13,6 мм, ориентировочный возраст ее 34–35 суток. По сравнению с предыдущей стадией развития линейный прирост личинки увеличился всего на 2 мм, однако у неё произошли существенные преобразования. В спинном и анальном плавниках образовано соответственно 14 и 17 костных элементов, над нервной трубкой появились мелкие меланофоры. Рот становится конечным. Плавниковая складка сохраняется полностью.

Личинка длиной 14,5 мм (ориентировочный возраст 37–39 суток) изображена на рис 6, г. Произошло разделение спинной плавниковой складки на передний и задние отделы. Передний отдел



**Рис. 7.** Мальковый период развития, а – малёк со сформированными костными лучами первого спинного плавника; б – малек, у которого началась пигментация боков тела; в – малёк с нижним ртом и характерной окраской (пигментными клетками) первого спинного плавника; г – тот же малёк (вид сверху), по бокам тела которого видны костные шипики.

костных элементов не содержит, во втором спинном плавнике 17, а в анальном 20 костных лучей. Грудные плавники значительно увеличились и почти достигают анального отверстия.

### **Мальковый период развития**

На рис. 7, а показан малёк длиной 18,0 мм ориентировочный возраст его 42–48 суток. В первом спинном плавнике образовано 7 костных лучей. Полиостью сформированы брюшные плавники, в них образовано по 3 костных луча. Грудные плавники, занимавшие до данного момента латеральное положение, начинают опускаться к вентральной части. В области слуховой капсулы появляются меланофоры. Малёк ведёт пелагический образ жизни.

На рис. 7, б длина малька равна 20,0 мм, ориентировочный возраст 50–53 суток. Рот становится нижним, грудные плавники ещё больше опускаются к брюшной части тела, бока тела малька пигментируются меланофорами, образуя тёмные пятна, сливающиеся в поперечные полосы. По сравнению с предыдущей стадией малькового периода развития происходит увеличение ширины головы и высоты тела. Носовое отверстие приобретает вид небольшой трубочки. Мальки, вероятно, начинают покидать пелагиаль и опускаются в придонные слои воды.

На рис. 7, в, г длина малька 23,0 мм, ориентировочный возраст 65–67 суток после выклева. Рот нижний. Тело и головной отдел покрываются характерным рисунком меланофоров, образуя пятна по бокам и спине. Вдоль боковой линии и по бокам тела на коже образованы костные шипики. Чётким специфичным для рода отличительным признаком является пигментация первого спинного плавника меланофорами, располагающимися вдоль первых четырёх лучей. Малёк держится у дна.

Личинки и мальки песчаной широколобки во время своего развития долго держатся в прогретой прибрежной воде и питаются зоопланктоном. В конце лета, достигнув длины порядка 20 мм, мальки опускаются в придонные слои и становятся бентофагами. Таким образом, в отличие от других широколобок, молодь которых после выклева сразу переходит к донному образу жизни, песчаная широколобка длительный отрезок онтогенеза, включающий личиночный и часть малькового периоды, проводит в пелагиали.

## Выводы

1. Песчаная широколобка является донным байкальским бычком – литофилом, кладки икры которого находятся под отдельными камнями среди песчаного грунта на грани зоны заплеска и литорали (эта зона полностью промерзает зимой, а весной свободна от обрастаний).

2. Нерест происходит через 7–10 суток после очищения поверхности озера ото льда. Развитие икры в охраняемых самцами кладках происходит при температуре воды 9–14 °С в течение 19 суток 6 часов.

3. Песчаная широколобка, по сравнению с другими бычковыми рыбами Байкала, имеет наибольшую плодовитость (свыше 10 тыс. икринок).

4. В эмбриональном периоде развития выделено 8 этапов: набухания икры (12 час.), дробления (39 час.), бластулы (через 55 час. после оплодотворения), гастрюляции (30 час.), органогенеза (7 суток), развития эмбриональной системы кровообращения (4 суток), появления и развития жаберно-челюстного аппарата (2,5 суток).

5. Личиночный период развития заканчивается на 45-е сутки после выклева, а мальковый период – на 50–53-и сутки при достижении мальками длины 20 мм. Тело их покрывается шипиками, они опускаются в придонные слои воды и становятся бентофагами. Это указывает на то, что пелагический период охватывает не только личиночный, но и мальковый периоды жизни песчаной широколобки.

6. Сходство ранних стадий развития песчаной широколобки и голомянок даёт возможность представить путь перехода предков голомянок к жизни в пелагиали как усиление особенностей онтогенеза, отмеченных для песчаной широколобки.

## РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ МАЛОЙ ГОЛОМЯНКИ *COMEPHORUS DYBOWSKII* KOROTNEFF<sup>1</sup>

Эндемичный бычок Байкала – малая голомянка (*Comephorus dybowski* Kоротн.) – самая многочисленная рыба пелагиали озера. Размножается путём живорождения: самка вымётывает в толщу вод несколько тысяч личинок. На территории СССР, кроме акклиматизированной на Кавказе и в Средней Азии гамбузии *Gambusia affinis* (Baird et Girard) и четырехролого бычка *Myoxocephalus* (синоним *Trigloopsis quadricornis* (L.)) из оз. Кета (Михаилев, 1964), пресноводных живородящих рыб больше нет. Нами исследовано размножение и развитие малой голомянки в целях выяснения особенностей её эмбриогенеза в связи с живорождением.

По эмбриональному развитию живородящих рыб существует довольно обширная зарубежная литература. За последние годы вышло несколько обзорных работ по развитию живородящих рыб. По акуловым – Будкер (Budker, 1958), по костистым – Бертен (Bertin, 1968). Среди отечественных публикаций необходимо отметить работы С.Г. Соина (1962, 1965, 1968а) по костистым и Н.Н. Дислера (1967) по акуловым рыбам. М.В. Гулидов (1963) опубликовал интересный обзор литературы по приспособлению к дыханию эмбрионов живородящих рыб. Попытки описания эмбрионального развития голомянки находим у С.Г. Крыжановского (1950) и Е.А. Корякова (1964), которым удалось сделать несколько рисунков эмбрионов на разных этапах развития.

### Материал и методика исследования

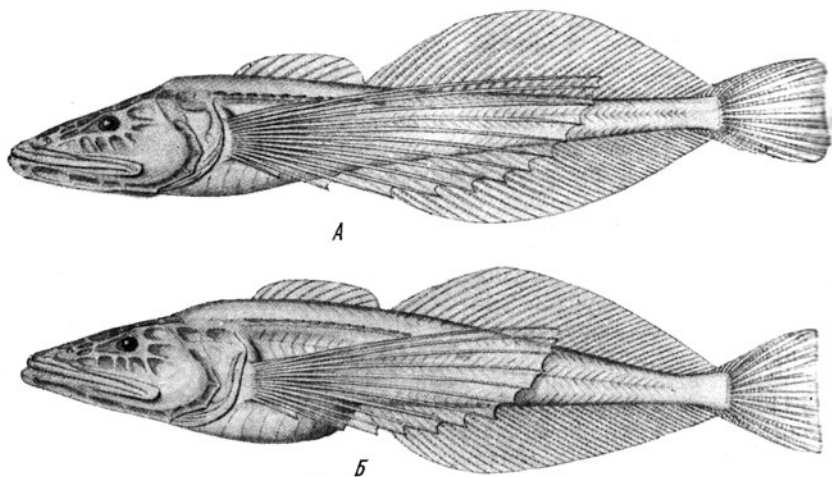
Исследование эмбриогенеза живородящих рыб сопряжено с определенными трудностями, так как при вскрытии полости тела самки и извлечении икры или эмбрионов материнский организм погибает и икра может развиваться дальше только в искусственной среде.

Материал по биологии развития и размножения малой голомянки собран нами в оз. Байкал с борта СРТ «Верещагин» летом и осенью 1966–1970 гг. Лов проводили разноглубинным депрессорным тралом Айзекс-Кидда (Шехватов, 1960) площадью раскрытия

<sup>1</sup> Черняев Ж.А. 1971. Некоторые данные о размножении и развитии малой голомянки *Comephorus dybowski* Korotneff // Вопр. ихтиологии, Т. 11, вып. 5 (70). С.820-831.

около 10 кв. метров. Траления проводили днём и ночью по всей акватории озера на глубинах 50, 150, 350, 750 и 1100 м. Уловы обрабатывали сразу после поднятия трала, пока голомянки были ещё живыми, или на следующий день после передерживания рыб в марлевых мешочках без воды в холодильнике «Саратов» ( $T = 3-5^{\circ}\text{C}$ ). В этих условиях голомянки были живы утром, о чем свидетельствовало сокращение их относительно крупных сердец.

В зимний период для поимки голомянок ставили подлёдные сети на глубине 150–250 м. Пойманных рыб помещали в термосы во избежание их замерзания. Полость тела самок вскрывали, икру отделяли пинцетом от стромы гонад и помещали в чашки Петри, которые затем выдерживали в холодильнике при  $24^{\circ}\text{C}$ . Специальные среды для выдерживания икры не применялись. Икра малой голомянки хорошо инкубировалась в течение месяца в чистой байкальской воде. Необходимо отметить, что поимка голомянки, особенно на ранних этапах развития, затруднительна. Спаривание малой голомянки происходит осенью во время штормов, при которых траления не всегда возможны и не всякий улов приносит нужный материал. Живую икру зарисовывали путём обычного микрофотографирования и при помощи разработанного нами метода (Черняев, 1962). Применение камеры для бокового микрофотографирования позволило делать рисунки и исследовать икру даже при вибрации корпуса судна во время работы двигателя и в шторм.



*Comephorus dybowskii* Korotn. – малая голомянка: А – самец, против губы Хакусы, глубина 325 м. Б – самка, против ст. Маритуй, гл. 250 м.



## Особенности биологии малой голомянки

Основные данные по биологии малой голомянки почерпнуты из работ Талиева (1955), Корякова (1964), частично использованы и наши наблюдения. Малая голомянка является бычковой рыбой, полностью перешедшей к пелагическому образу жизни. Именно живорождение позволило ей стать важнейшим биологическим звеном пелагиали Байкала и населить толщу его вод от поверхности до значительных глубин довольно равномерно по всей акватории озера. Голомянка ежедневно совершает вертикальные никтимеральные миграции: днём – вниз, ночью – вверх, с амплитудой от 200 до 400 м.

По материалам Корякова (1964) из сетных уловов, соотношение полов у малой голомянки равно 1:1. По размерным группам это соотношение видно из Таблицы 1.

Половозрелость у малой голомянки наступает при длине самок 95 мм, самцов – 75 мм; возраст тех и других равен 2+. Плодовитость самок малой голомянки довольно высокая для живородящих рыб (Табл. 2).

Спаривание малой голомянки происходит осенью (в сентябре — октябре) и в начале зимы (в ноябре – январе). Сезоны года для оз. Байкал удобней принимать по Кожову (1955), который на осно-

**Таблица 1.** Количество самцов и самок в разноразмерных группах малой голомянки, шт. (по Е.А.Корякову, 1964)

Длина, мм	Самцы	Самки	Длина, мм	Самцы	Самки
55-65	18	29	115-125	82	460
65-75	52	33	125-135	15	591
75-85	113	95	135-145	2	399
85-95	175	132	145-155	-	91
95-105	230	98	155-165	-	1
105-115	172	182	-	-	-

**Таблица 2.** Зависимость плодовитости малой голомянки от длины и среднего веса самок (n = 120) (по Корякову, 1964)

Длина рыб, мм	Вес рыб, г	Плодовитость	
		колебания	средняя
95-105	5.0	373-664	495
105-115	7.0	635-1462	950
115-125	9.5	788-2387	1366
125-135	12.5	1010-3882	2145
135-145	14.5	1187-3865	2538
145-155	32.5	2254-4660	3375

вании гидрологических и гидробиологических циклов считал зимний период с декабря по январь, весенний – с февраля по июнь, летний – с июля по август и осенний – с сентября по декабрь. В наших траловых уловах в период спаривания попадалось значительно больше самцов, чем самок. Это, видимо, связано с тем, что после спаривания оплодотворенные самки перестают совершать значительные вертикальные миграции. Самки с эмбрионами на этапе дробления попадались в траловых уловах только с глубин, превышающих 200 м. В верхних горизонтах воды начинают попадаться самки только с эмбрионами на этапе органогенеза. Во время вынашивания икры самки малой голомянки совершенно прекращают питание и существуют за счёт внутренних жировых запасов. Вымет личинок происходит с конца февраля по май. По данным Корякова (1955), большая часть самок после вымета личинок погибает, однако 17% самок повторно нерестуют. Повторность нереста устанавливается по остаткам невыметанных эмбрионов в гонадах самок.

Самки малой голомянки начинают созревать к середине лета и осенью имеют половые продукты на III–IV стадиях зрелости. Происходит ли завершение созревания икры до спаривания производителей или после, сказать трудно. Неоплодотворённая икра, которая развивается партеногенетически в строме гонад, составляет 1–2%.

### **Эмбриональное развитие малой голомянки**

*Этап набухания икры.* Диаметр зрелой неоплодотворённой икры малой голомянки равен 1 мм. Оболочка икры прозрачная. Находясь в строме гонад, икринки имеют угловатую форму, плотно прилегая друг к другу. Однако извлечённые из гонад и помещённые в воду, они принимают округлую форму (рис. 1, а). Яйцеклетки содержат крупную жировую каплю. В них также наблюдаются вакуоли диаметром около 0,05 мм, которые исчезают при оводнении яйцеклетки, начиная с анимального полюса желточного мешка. Происходит поляризация икры: на верхнем полюсе желточного мешка располагается крупная жировая капля, а на нижнем концентрируются гранулы желтка. Плазменный диск расположен сбоку желточного мешка. Содержимое желточного мешка икринки малой голомянки довольно слабо окрашено каротиноидными пигментами и в светло-жёлтый цвет.

*Этап дробления.* На стадии двух бластомеров (рис. 1, б) диаметр оболочки икры колеблется у разных самок от 0,9 до 1,1 мм. Диаметр желточного мешка 0,8–0,9 мм, основания бластодиска 0,7 мм, а жировой капли 0,3–0,4 мм. Яйца относятся к мезоплазматич-

ческому типу, так как отношение плазменного бугорка к желточному мешку составляет 30%. Бластомеры окрашены каротиноидными пигментами, менее интенсивно, чем желточный мешок. По нашим наблюдениям, икра других живородящих рыб *Lebistes*, *Derthogenis* более интенсивно окрашена каротиноидами, которые играют роль дыхательного пигмента (Смирнов, 1950; Соин, 1962, 1965).

Стадия 4 бластомеров при  $t$  2–4 °С наблюдается через 12 час, после первой борозды дробления (рис. 1, в). Еще через 12 час. при тех же условиях наступает стадия 8 бластомеров (рис. 1, з).

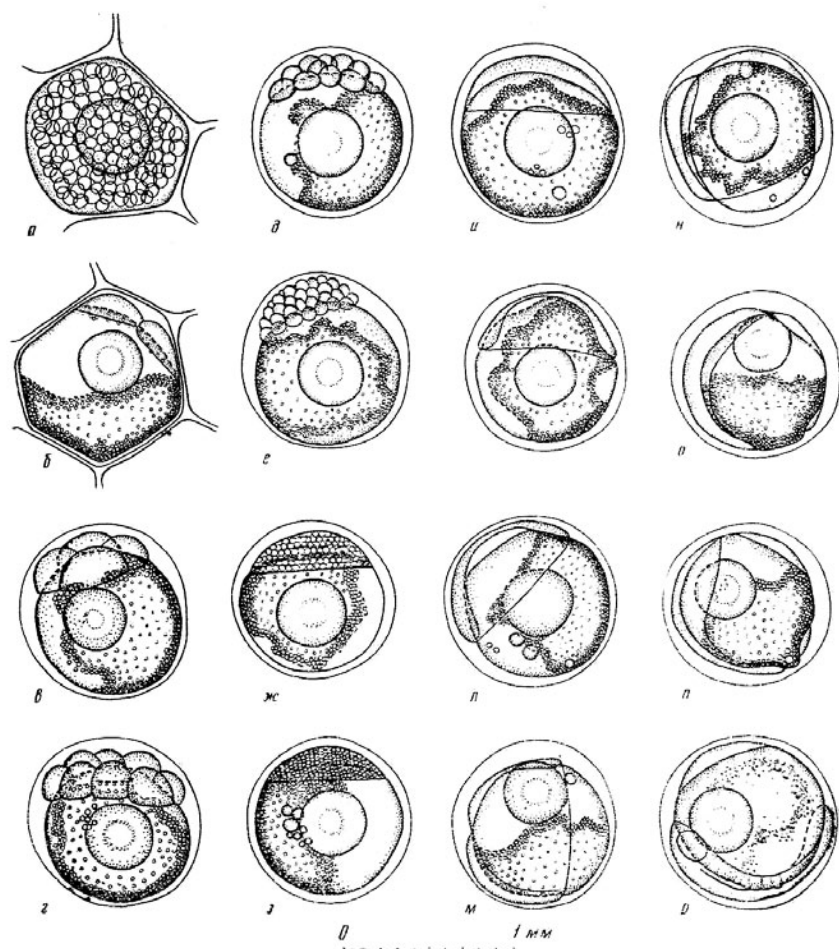


Рис. 1. Этапы набухания икры, дробления, бластулы, гастролы и органогенеза малой голомянки.

Весь этап дробления (рис. 1, б–з) в искусственных условиях при температуре 2–4 °С продолжается 7 суток. На этапе дробления яйцо совершает вращательные движения в довольно ограниченной перивителлиновой полости вследствие изменения поверхностного натяжения верхнего протоплазматического слоя желточного мешка. Такая эмбриональная моторика способствует перемешиванию перивителлиновой жидкости и диффузному газообмену икры со стромой гонад, которая пронизана сетью капиллярных кровеносных сосудов.

*Этап бластулы.* Полость бластоцеля в развивающемся яйце обнаруживается внутри бластодиска на 7–8-е сутки развития (рис. 1, и).

*Этап гастрюляции.* Процесс гастрюляции наблюдается на 8–9-е сутки развития эмбриона при температуре воды 2–4 °С. Он сопровождается обрастанием желточного мешка бластодермой зародыша от анимального полюса к вегетативному. В месте закладки зародыша происходит подворот бластодермы внутрь и образование трёхслойного зародышевого пласта. Начало процесса гастрюляции определяется морфологически по появлению на краю бластодиска краевого узелка (рис. 1, к). В дальнейшем этот участок зародыша удлиняется и превращается в краевой язычок по мере нарастания клеточного материала (эпиболии) на желточный мешок.

На 12-е сутки развития наблюдается стадия краевого язычка (рис. 1, л), 1/3 желточного мешка покрыта бластодермой зародыша, длина тела которого равна 0,7 мм. На рис. 1, м, сделанном при помощи бокового микроскопирования, видно, что перибластический синус, описанный нами ранее (Соин, Черняев, 1961), располагается спереди головного отдела эмбриона. Положение жировой капли обеспечивает пространственную ориентацию зародыша таким образом, что головной отдел обращен к наиболее обширной области перивителлинового пространства.

На 14-е сутки развития 2/3 желточного мешка покрыты бластодермой зародыша, длина которого составляет 0,8 мм (рис. 1, н). Замыкание бластопора происходит на 18-е сутки развития. Длина эмбриона 1,4 мм (рис. 1, н). В теле зародыша миотомов ещё нет, головной отдел эмбриона значительно утолщен. Диаметры желточного мешка, жировой капли и оболочки икры остаются прежними.

Этап гастрюляции от этапа бластулы до замыкания желточной пробки происходит за 9 суток при температуре 2–4 °С.

*Этап органогенеза.* На данном этапе развития эмбриона происходит образование нервного тяжа, хорды, мускулатуры и дифференцировка головного отдела.

На 20-е сутки развития в туловище эмбриона образуется три мезодермальных сегмента (рис. 1, р). Длина эмбриона достигает

1,5 мм. По бокам головного отдела образовались глазные пузыри. На данном этапе развития происходит увеличение диаметра оболочки икры малой голомянки на 0,2 мм за счёт дополнительного оводнения перивителлинового пространства.

В возрасте 23 суток при длине эмбриона 1,7 мм в теле просматриваются 8 миотомов (рис. 2, а). Позади глазных бокалов по обеим сторонам головы закладываются слуховые плакоды. Диаметр основания перибластического синуса достигает максимальных размеров – 0,7 мм. Диаметр оболочки икринки увеличился до 1,2 мм.

В возрасте 27 суток (длина эмбриона 2,3 мм) в туловищном отделе имеется 17 миотомов (рис. 2, б; боковое микроскопирование). Внутри слуховой плакоды появилась полость слухового пузырька.

В возрасте 30 суток длина эмбриона остаётся прежней – 2,3 мм (рис. 2, в), в туловище имеется 23 миотома. Дальнейший рост эмбриона по поверхности желточного мешка, очевидно, невозможен. Образуется хвостовая почка, за счёт роста которой и происходит последующее увеличение длины тела и количества миотомов.

В глазных бокалах появились хрусталики. В головном отделе обособились передний и задний отделы мозга. Основание перибластического синуса уменьшилось до 0,4 мм. Хорошо просматривается хорда.

В возрасте 32 суток длина эмбриона 2,4 мм (рис. 2, г; боковое микроскопирование). Образована прямая сердечная трубка. В теле эмбриона 27 миотомов. Диаметр желточного мешка уменьшается с 0,8 до 0,7 мм за счёт расходования запасов питательных веществ на органогенез и обменные функции. Диаметр жировой капли остаётся неизменным.

*Этап образования эмбриональной системы кровообращения.* В возрасте 37 суток (рис. 2, е; боковое микроскопирование) сердечная трубка S-образно изогнута и начинает слабо пульсировать, форменных элементов крови и сосудов не обнаружено. Длина эмбриона 2,7 мм; в туловище насчитывается 36 миотомов. Впереди глаз по бокам головы образованы обонятельные плакоды. Глаза начинают пигментироваться меланином. Формируется кишечная трубка.

В возрасте 39 суток (рис. 2, ж) длина эмбриона 3 мм, в туловище насчитывается 40 сегментов. Диаметр оболочки икры увеличился до 1,4 мм. Эмбрион подвижен, сердце активно пульсирует. Глаза продолжают пигментироваться меланином. В слуховой капсуле появляются два отолита. Образована обонятельная ямка. По бокам тела на уровне четвёртого миотома появляются складки – зачатки грудных плавников. Вокруг хвостового отдела начинает образовываться непарная плавниковая складка.

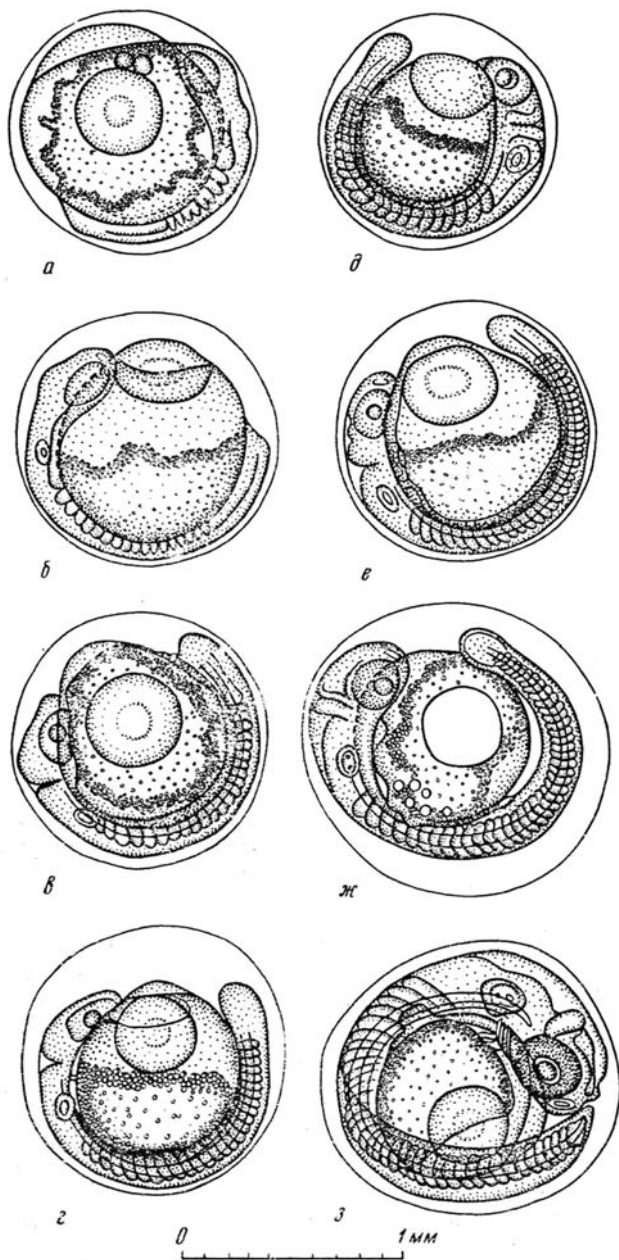
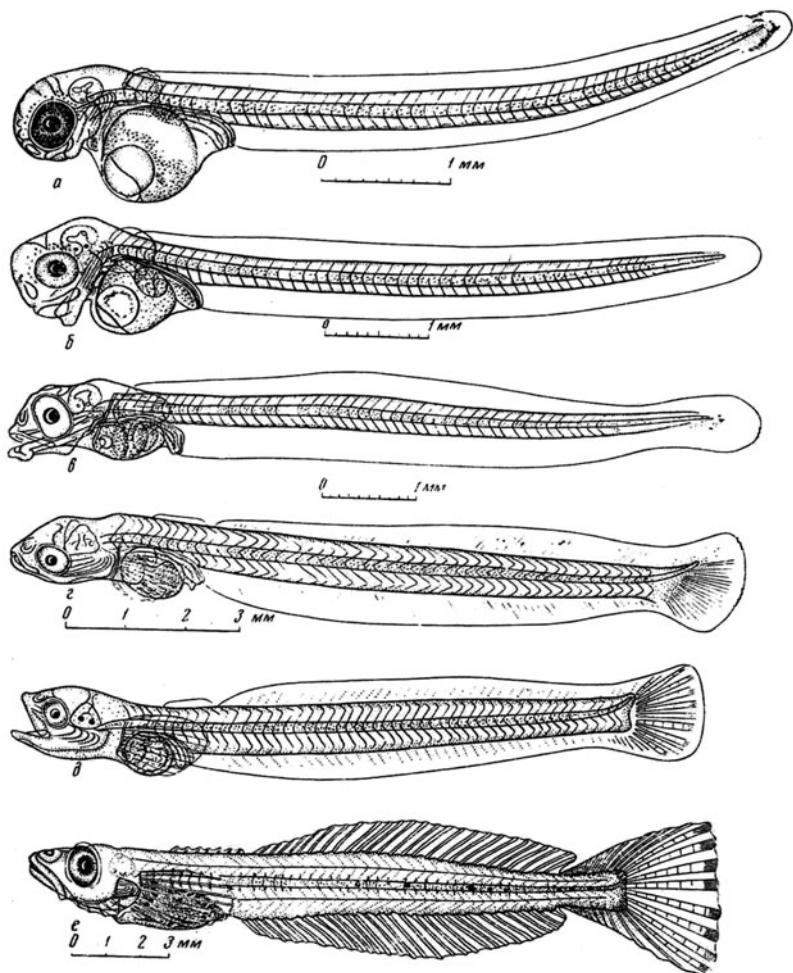


Рис. 2. Этап органогенеза малой голомянки.

В возрасте около 50 суток (рис. 2, з) длина эмбриона 3,5 мм. Процесс сегментации мезодермы завершён. В туловище насчитывается 46–47 миотомов. Произошла полная пигментация глаз меланином. Диаметр желточного мешка уменьшился до 0,6 мм, а жировой капли всё ещё остаётся постоянным. Тело эмбриона обрамлено непарной плавниковой складкой. По бокам головы образованы жаберные щели. Сердце активно пульсирует. В сосудах отмечены одиночные форменные элементы крови. Описания кровеносной системы на данной стадии развития составить не удалось. На-



**Рис. 3.** Этапы развития жаберно-челюстного аппарата эмбрионов, личинок и мальков.

ружный край грудных плавников покрыт железистыми клетками. Диаметр слуховой капсулы увеличился с 0,1 до 0,2 мм. Эмбрион подвижен.

*Этап развития подвижного жаберно-челюстного аппарата.* Приблизительный возраст 60 суток (рис. 3, а). Длина эмбриона 5,8 мм. Начиная с этого этапа развития, эмбрионы зарисованы извлечёнными из оболочки и обездвиженными 0,5%-ным раствором уретана.

Глаза эмбриона полностью пигментированы меланином, в отдельных местах появилось блестящие островки гуанина. На дне ротовой воронки образуется зачаток нижней челюсти. Жаберная крышка ещё рудиментарна и не закрывает первой жаберной дужки. Кишечник имеет вид прямой трубки. Слева от неё закладывается зачаток печени, состоящий из крупных прозрачных клеток. На уровне второго мезодермального сегмента под хордой появляется гломус предпочки, окрашенный кровью пронизывающих его капилляров в красноватый цвет. Вокруг глаз и на зачатках жаберных крышек появилось небольшое количество слабо заметных желёз вылупления. Кровь из сердца по парным мандибулярным дугам аорты поступает в спинную аорту и парные сонные артерии. Дойдя по спинной аорте, а затем по хвостовой артерии до конца сегментированной части хвоста, кровь из хвостовой вены по парным кардинальным венам впадает через кювьеровы протоки в венозный синус. Там она сливается с кровью, принесенной из головного отдела по передним кардинальным венам. Желточная вена рудиментарна и у многих эмбрионов отсутствует. Эмбрионы очень нежны и при микроскопировании быстро погибают.

Ориентировочный возраст 80 суток (рис. 3, б) Длина эмбриона 7,1 мм. Глаза эмбриона полностью пигментированы гуанином. Голова принимает несколько угловатую форму в связи с интенсивным ростом верхней и нижней челюстей. Жаберная крышка не закрывает верхних частей жаберных дужек. Вокруг глаз и на жаберной крышке количество желёз вылупления несколько возрастает по сравнению с предыдущей стадией развития. Длина грудных плавников увеличивается с 0,25 мм на предыдущей стадии развития до 0,4 мм. Кишечная трубка образует петлю, средняя часть которой представляет собой зачаток желудка. В каудальной части кишечной трубки есть складки слизистой оболочки. Печень увеличилась, но продолжает оставаться малозаметной. Кровь омывает жаберные дуги. Дыхательной сети кровеносных сосудов на желточном мешке, свойственной коттоидным рыбам (Соин, 1962), нет.

*Этап выклева.* Ориентировочный возраст 100–120 суток (рис. 3, в). Длина эмбриона в момент выклева 82 мм. Желточный мешок почти полностью резорбировался. Вокруг жировой капли, диаметр



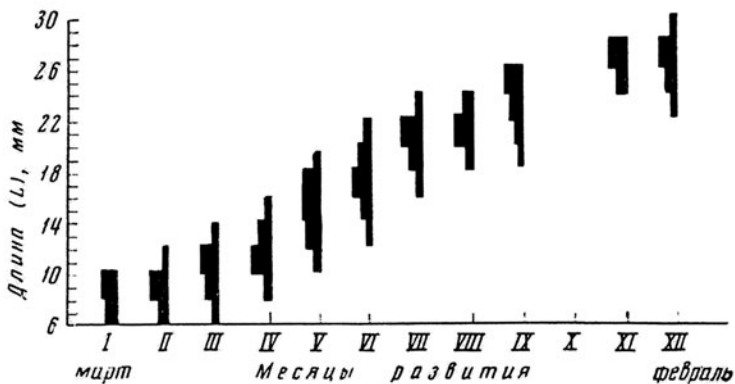
которой уменьшился с 0,4 до 0,15 мм, наблюдается небольшое скопление гранул желтка. Печень увеличена в размерах, но очень слабо заметна, так как ткани её прозрачны. Пищеварительный тракт на данном этапе дифференцирован на глотку, пищевод, округлый желудок, слизистая которого образует отчётливые складки, и далее на тонкую и прямую кишку, слизистая которых тоже образует хорошо выраженные складки. Жаберно-челюстной аппарат хорошо развит. Нижняя челюсть имеет сложное строение, обеспечивающее очень широкое раскрытие рта. Жаберных лепестков ещё нет, глаза имеют несколько вытянутую форму. Грудные плавники 0,7 мм длиной имеют в своём основании зачатки плечевого пояса. Дифференцирование непарной плавниковой складки ещё не началось. Личинки, попадая в воду, сразу начинают плавать, совершая змеевидные движения всем телом. Ввиду того что запасы питательных веществ к моменту вылупления почти израсходованы, внешнее питание личинок должно начинаться вскоре после вымета.

Самки малой голомянки перед рождением личинок поднимаются в верхние, наиболее обеспеченные кормом слои воды. По данным Корякова (1964), наибольшие скопления личинок малой голомянки обнаружены в верхнем 100-метровом слое; в этом же слое наблюдаются наибольшие скопления науплиусов *Epischura* – основного кормового объекта молоди голомянок. Суточных вертикальных миграций личинки малой голомянки совершать не могут. По нашим наблюдениям, пелагические рачки *Macrohectopus bransikii* охотятся за молодью малой голомянки.

### Этапы личиночного развития

*Ориентировочный возраст 2,5 месяца после выклева.* Расчёт возраста личинок произведён по данным Корякова (1964) и приведён на рис. 4. Длина личинки 13 мм (рис. 3, з). Жаберно-челюстной аппарат в основном сформирован, жаберные крышки полностью закрывают жаберные дуги. В грудных и хвостовом плавниках происходит закладка костных лучей. Спинная плавниковая складка разделена на переднюю и заднюю плавниковые складки. Желудок наполнен науплиусами *Epischura*. В туловищной мускулатуре появляются дорсальные и вентральные миомеры, в связи с чем движения личинок становятся более совершенными.

*Ориентировочный возраст 3,5 месяца после выклева.* Длина личинки 15,5 мм (рис. 3, д). Происходит дальнейшее совершенствование плавников. В хвостовом и грудных плавниках образуются костные лучи. Во втором спинном и анальном плавниках происходит формирование лучей. Длина грудного плавника увеличи-



**Рис. 4.** Генерация молоди малой голомянки, по размерному составу в уловах (по Е.Л. Корякову, 1964).

лась с 1,2 до 2,1 мм. Личинки продолжают интенсивно питаться. Их желудки, наполненные молодой *Epischura*, имеют светло-оранжевую окраску.

*Мальковый этап развития.* Ориентировочный возраст 5 месяцев. Длина личинки 21,5 мм (рис. 3, е). Формирование лучей плавников полностью закончено. Брюшные плавники, как это свойственно голомянкам, полностью отсутствуют. Обращает на себя внимание относительно крупный хвостовой плавник. На верхней стороне брюшной полости образованы меланофоры. Небольшое количество меланофоров расположено вдоль боковой линии. Благодаря прозрачности тканей вокруг хорды можно наблюдать образование позвонков.

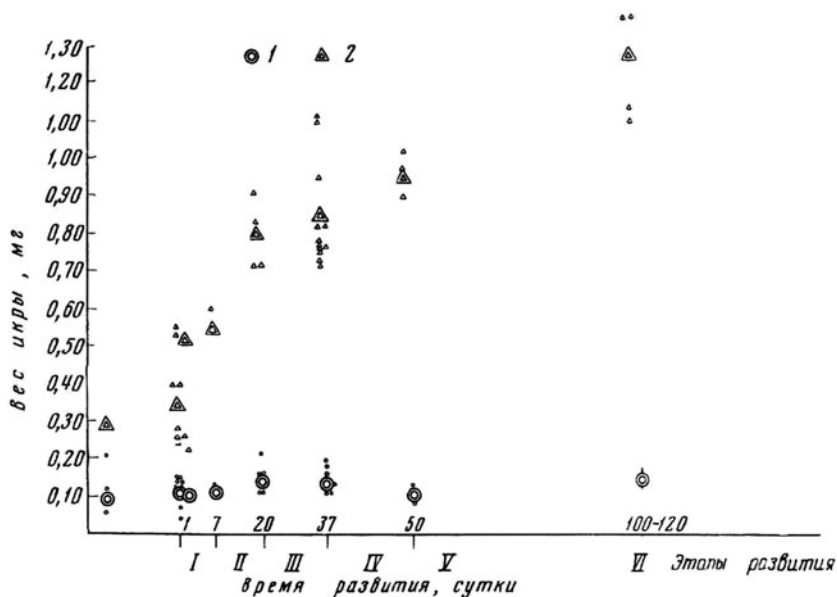
*На челюстях появляются мелкие зубы.* На данном этапе развития зрительный аппарат, вероятно, играет значительную роль, так как величина глаз у молоди составляет 25% длины головы, а у взрослых — только 8.5%. Об этом упоминал Крыжановский (1950). Молодь малой голомянки довольно подвижна и избегает медленных орудий лова типа планктонной сети Джели, а попадает только в скоростную сеть Яшнова.

### **Некоторые особенности эмбриогенеза малой голомянки**

Изучение эмбрионального развития живородящих рыб рядом зарубежных учёных (Scrimshaw, 1944, 1945; Bertin, 1958) показало, что по характеру трофических взаимоотношений существуют три типа развития эмбрионов внутри выводковых полостей самок рыб.

Первый тип развития у живородящих рыб заключается в простом вынашивании икры, при котором самки играют роль «подвижного субстрата», а эмбрионы при развитии не получают от материнского организма дополнительных питательных веществ к запасам желточного мешка. Такой способ вынашивания наблюдается у *Sebastes marinus* (L.) (Scrimshaw, 1944). В данном случае в процессе эмбриогенеза сухой вес икры снижается по мере развития эмбриона вследствие расходования запасов питательных веществ на обменные процессы и формирование зародыша. Рождающиеся свободные эмбрионы слабо дифференцированы и проходят затем личиночные этапы в водной среде за счёт экзогенного питания, как это наблюдается у голомянок.

Второй и третий типы характеризуются развитием эмбриона как за счёт запасов желточного мешка, так и путём усвоения питательных веществ, получаемых от материнского организма. При втором типе развития имеет место плацентарное питание зародыша, присущее рыбам с фолликулярной беременностью. Приток питательных веществ происходит из кровеносных сосудов стромы гонад осмотическим путём сквозь оболочку икры. Сухой вес эмбрионов за время развития не уменьшается, но и не возрастает. Рожда-



**Рис. 5.** Изменение среднего сухого (1) и сырого (2) веса икры малой голомянки в процессе развития. I – дробление; II – гастрюла; III – органогенез; IV – развитие кровеносной системы; V – полная пигментация глаз; VI – выклев.

ющиеся личинки довольно высоко организованы и могут сразу после попадания во внешнюю среду активно питаться довольно крупным кормом. Плодовитость таких рыб, как правило, ниже плодовитости рыб с первым типом развития, так как выживаемость личинок гораздо выше. К такому типу развития живородящих пресноводных рыб относятся *Xiphophorus helleri*, *Mollienisia velifera*, *Goddea attripinis*, *Dermogenys pusilis*, (Scrimshaw, 1945; Turner, 1947).

Третий тип развития характеризуется псевдоплацентарным питанием, свойственным рыбам с внутриовариальной беременностью. На стенках псевдоплаценты образуются выросты, по которым в ротовую полость эмбрионов поступает «молочко» – питательный раствор из организма самки. Вес рождающихся личинок при данном типе развития намного превышает исходный вес оплодотворенной икры. Попав во внешнюю среду, молодь данных видов рыб сразу переходит на активное питание крупными кормовыми объектами, так как личиночные этапы развития у большинства рассматриваемых рыб проходят внутри овариальной камеры самки. Этот подтип развития характерен для *Heterandria*, *Aulophalus*, *Belonesox* (Turner, 1947).

Исследование эмбрионального развития малой голомянки показало, что её эмбриогенез проходит в строме гонад интравариально, довольно сходно с первым типом развития.

На рис. 5 приведены данные по изменению веса развивающейся икры малой голомянки. Видно, что сухой вес эмбрионов в процессе развития не меняется. То обстоятельство, что сухой вес икры не уменьшается в связи с энергетическими затратами на обмен веществ, доказывает наличие некоторой трофической функции организма самки при развитии эмбриона малой голомянки. Возможно, эмбрион получает некоторое количество питательных веществ из полостной (овариальной) жидкости самки, которая проникает в икринку при оводнении. Действительно, количество воды в пересчёте на одну икринку в процессе развития постоянно увеличивается. После оплодотворения средний вес икринки повышается с 0,34 мг на пятой стадии развития гонад до 0,46 мг и держится примерно на данном уровне до этапа органогенеза. На этапе органогенеза средний вес сырой икринки увеличивается до 0,74 мг, а на этапе образования эмбриональной системы кровообращения (полная пигментация глаз) доходит до 0,88 мг. Перед выклевом личинок происходит увеличение диаметра икринки за счёт максимального оводнения перивителлинового пространства. Средний сырой вес икринки достигает 1,2 мг. Данное явление, вероятно, вызвано необходимостью обеспечения условий дыхания эмбриона внутри овариальной камеры самки.

Интересно, что у эмбрионов малой голомянки отсутствуют провизорные органы дыхания: система кровеносных сосудов на желточном мешке, сеть кровеносных сосудов на зачатках жаберных крышек и непарной плавниковой складке, которые Соин (1965) связывает с дыхательной функцией у эмбрионов рыб. Кроме того, желточный мешок эмбрионов малой голомянки содержит незначительное количество дыхательных каротиноидных пигментов.

Самым необычным нам представляется чрезвычайно слабое развитие жаберных лепестков как у взрослых рыб, так и у мальков малой голомянки: на жаберных дугах располагается лишь несколько веточек рудиментарных жаберных лепестков. В качестве объяснения столь слабого развития дыхательной системы можно предположить наличие высокого парциального давления кислорода на глубинах Байкала. По данным Вотинцева (1961), на глубинах от 100 до 500 м (основные места обитания малой голомянки) содержание кислорода колеблется в пределах 11,60–10,30 мг/л, что при температуре воды около 3,5° даёт насыщение кислородом около 100%. Учитывая давление от 10 до 50 атмосфер на указанных глубинах, мы вправе предположить высокое парциальное давление кислорода, что обеспечивает самок малой голомянки и её эмбрионы достаточным количеством кислорода для дыхания.

Образование больших глубин в оз. Байкал открыло огромную экологическую нишу – пелагиаль. Однако существование рыб пелагофильной группы оказалось невозможным ввиду слабой минерализации воды – около 120 мг/л, при сумме ионов 96,7 мг/л (Вотинцев, 1962), что потребовало бы исключительно низкий удельный вес пелагической икры. Таким образом, освоение пелагиали байкальскими широколобками шло по пути перехода к живорождению. Икра малой голомянки нормально инкубируется в опыте в чистой байкальской воде. Это говорит о том, что малая голомянка сравнительно недавно перешла к живорождению в уже сложившихся специфических условиях Байкала.

## Выводы

1. Эмбриональное развитие малой голомянки происходит ориентировочно за 120 суток.

2. Развитие эмбрионов осуществляется интравариально, преимущественно за счёт запасов желточного мешка.

3. Специфических провизорных органов дыхания у эмбрионов малой голомянки нет, что позволяет предположить, что обеспечению газообмена внутри овариальной камеры самки способствует увеличение перивителлинового пространства икринки в процессе развития зародыша.

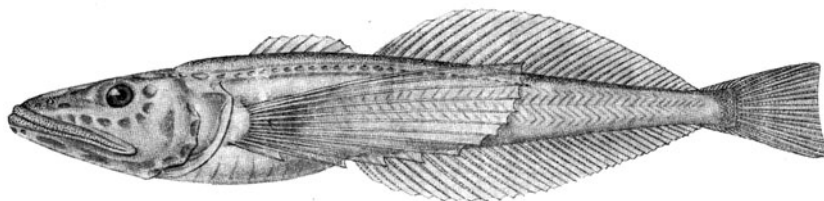
4. Выклев и вымет личинок у малой голомянки совмещены, потомство появляется на личиночном этапе развития. После вымета личинки начинают активное питание науплиусами *Epishura*.

5. Живорождение малой голомянки можно рассматривать как приспособление данного вида к существованию в пелагиали.

## РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ БОЛЬШОЙ ГОЛОМЯНКИ *COMEPHORUS BAICALENSIS* (PALLAS)<sup>1</sup>

Рассматриваются особенности строения полового аппарата самцов и самок живородящей рыбы Байкала – большой голомянки *Comephorus baicalensis* (Pall.). Описывается эмбриогенез с начала дробления зародыша до выклева личинок и их вымета из тела самки. Выдвигается гипотеза механизма оплодотворения икры голомянок в строге гонад. Сроки созревания гонад, периодов спаривания производителей, длительности внутриутробного вынашивания и вымета личинок сопоставляются с экологическими особенностями оз. Байкал.

В настоящей работе мы поставили задачу исследовать особенности строения полового аппарата самцов и самок большой голомянки *Comephorus baicalensis* (Pall.), по возможности подробно описать эмбриональное развитие, сравнив его с таковым у малой голомянки, и выявить специфичность экологии размножения этих двух эндемичных для Байкала видов рыб. Данные по эмбриональному развитию большой голомянки в литературе отсутствуют. Е.А. Коряковым (1964) подробно описаны постэмбриональные стадии и этапы развития этого вида. При исследовании развития большой голомянки применялась описанная ранее методика (Черняев, 1962, 1971). Следует отметить, что сбор материала по раннему эмбриогенезу большой голомянки представлял большие трудности, и дан-



*Comephorus baicalensis* (Pall.) Против ст. Маритуй, глубина 150 м (рис. Талиев, 1955).

<sup>1</sup> Черняев Ж.А. 1974. Морфоэкологические особенности размножения и развития большой голомянки *Comephorus baicalensis* (Pall.). //Вопр. ихтиол, т. 14, вып. 6 (88). С. 990-1003.

ная работа – результат обработки уловов свыше 600 тралений, проведенных в 1966–1971 гг.

### Особенности экологии большой голомянки

Большая голомянка – глубоководная, пелагическая, живородящая рыба оз. Байкал. Главные районы обитания этого эндемичного для Байкала вида – средняя и южная акватории озера. В северной части Байкала, где глубины не превышают 900 м, большая голомянка встречается значительно реже (Талиев, 1955).

Самки большой голомянки достигают длины 225 мм, самцы – 145 мм. Таким образом, большая голомянка – наиболее крупная рыба абиссали Байкала. Питается она пелагическим рачком *Macrohectopus branicki* Дуб. и молодью голомянок (Коряков, 1964). Большая голомянка населяет глубины от 100 до 1000 м, а в поверхностных слоях встречаются главным образом всплывшие погибшие самки, жирность которых по данным И.В. Глазунова (К.К. Вотинцев, И.В. Глазунов, 1963), достигает 35%. Частота встречаемости большой голомянки в пищевом рационе байкальской нерпы (*Phoca (Pusa) sibirica* Gmel.) составляет только 6,7%, а менее глубоководной малой голомянки – 84% (Пастухов и др., 1969). Вероятно, большая голомянка становится объектом питания нерпы только ночью, когда, совершая ежесуточные никтимеральные миграции с амплитудой от 300 до 500 м и больше, она поднимается с глубин в верхние слои вод озера.

Половозрелость самцов наступает при длине тела 105 мм и возрасте 3+, самок – при длине 118 мм и возрасте 4+ (Коряков, 1964).

Половой диморфизм у большой голомянки, помимо разноразмерности одновозрастных рыб и наличия копулятивного органа у самцов, выражен ещё и тем, что у самок глаза имеют обычное расположение по бокам головы, а у самцов они «телескопически» направлены вверх и вперёд, что, вероятно, имеет определённое значение при спаривании производителей. По данным Е.А. Корякова (1964), в популяции большой голомянки самки составляют 93,4%, самцы – 6,6%. Однако при сравнении одноразмерных самок и самцов их соотношение близко к 1 : 1.

По нашим наблюдениям, самки большой голомянки начинают созревать в начале весны. В марте-апреле появляются самки со зрелыми половыми продуктами. Спаривание происходит весной и значительно растянуто (апрель – июль). Необходимо отметить, что можно встретить единичных самок с развивающимися эмбрионами круглый год. В течение месяца после оплодотворения икры самки большой голомянки либо полностью прекращают вертикальные



миграции, либо амплитуда их значительно сокращается, так как в верхнем 200-метровом слое воды самки с икрой на ранних этапах развития эмбрионов не попадают. В тралы на глубине до 200 м попадают исключительно самки с эмбрионами на этапах развития, начиная с органогенеза. Во время вынашивания эмбрионов самки не питаются и существуют за счёт собственных жировых запасов.

Вымет личинок происходит с конца июня по октябрь. 89% самок после нереста погибают, однако оставшиеся в живых идут на повторный нерест (Коряков 1964).

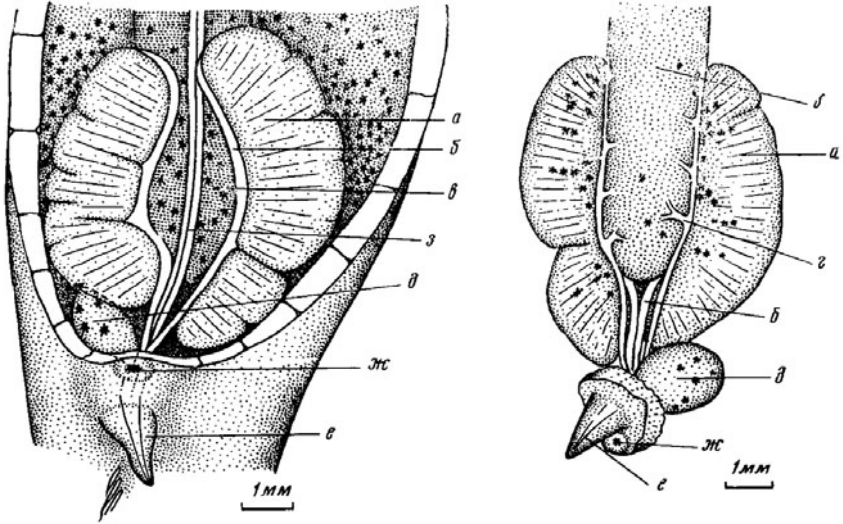
### **Анатомическое строение полового аппарата**

Е.А. Коряков (1964) приводит описание копулятивного органа самца малой голомянки. Но о строении полового аппарата самца большой голомянки сведения в научной литературе отсутствуют. Ниже мы даём описание половых аппаратов самца и самки, приспособленных к внутреннему оплодотворению. Это вызывает особый интерес, поскольку на основании наших исследований (Черняев, 1971; Tcherniaev, 1971), мы пришли к заключению, что голомянки сравнительно недавно произошли от общих предков с донным эндемичным байкальским бычком-подкаменщиком – песчаной широколобкой *Leocottus kesslerii* (Dyb.), откладывающей икру на нижнюю поверхность камней (Черняев, 1973).

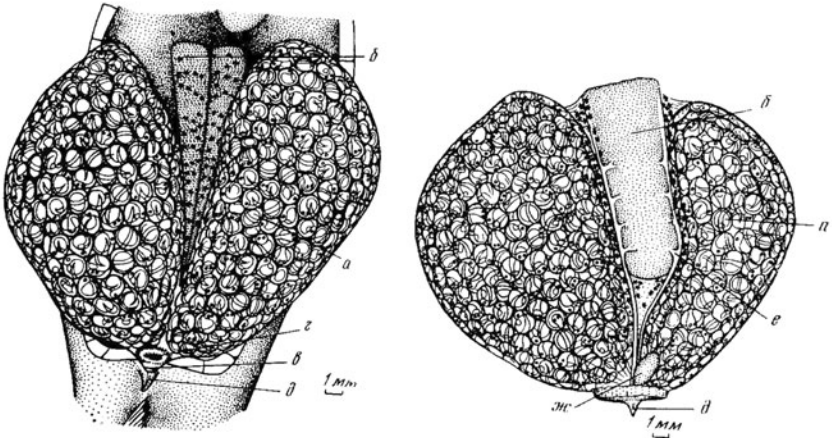
Половой аппарат самца состоит из парных, изогнутых лопастных семенников, соединенных семяпроводами с уrogenитальным сосочком, который расположен позади анального отверстия (рис. 1). Как это свойственно отряду окунеобразных, семенники большой голомянки имеют радиальное строение. От оболочки семенников внутрь отходит развитая система радиальных канальцев.

После созревания сперматозоиды из ампул поступают в систему лакун и далее в общий выводящий проток (Суворов, 1948; Турдаков, 1972). Перед впадением семяпроводов в уrogenитальный сосочек происходит слияние мочеточников с семяпроводами, так как в период спаривания мочевого пузыря у самцов наполнен выделениями почки с примесью некоторого количества спермы. Уrogenитальный сосочек вытянут в трубчатую конусообразную папиллу – копулятивный орган. При спаривании копулятивный орган самца подвергается эрекции и вводится в половое отверстие самки.

Гонады (оварии) самок парные, не слитые в своей каудальной части, как это имеет место у донных бычков (широколобок), они покрыты общей оболочкой – текой. Гонады относятся к типу овариев с энтовариальным яйцеводом, который образуется соедине-



**Рис. 1.** Анатомическое строение полового аппарата самца (внутренности удалены из полости тела); слева – вид с брюшной, справа – со спинной стороны. *а* – семенники; *б* – семяпровод; *в* – почка; *г* – мочеточник; *д* – мочевого пузыря; *е* – копулятивный орган (урогенитальный сосочек); *жс* – анальное отверстие; *з* – задняя кардинальная вена.



**Рис. 2.** Анатомическое строение полового аппарата самки; слева – вид с брюшной, справа – со спинной стороны. *а* – гонады, внутри которых находятся икринки с развитыми эмбрионами; *б* – почка; *в* – половое отверстие; *г* – анальное отверстие; *д* – мочевыделительный сосочек; *е* – мочеточник; *жс* – мочевого пузыря. Внутренности удалены, в верхней части полости тела видна каудальная часть желудка.

**Таблица.** Зависимость плодовитости большой голомянки от длины и среднего веса самок (n = 60)

Длина тела, см	Средний вес рыб, г	n	Абсолютная плодовитость, шт. икринок	
			колебания	средняя
11,5-16,5	33,0	1	-	1860
16,5—17,5	32,0	5	748-1978	1434
17,5-18,5	36,4	13	960- 2152	1591
18,5-19,5	41,3	20	1225-3900	2160
19,5-20,5	44,0	15	1690—3210	2316
20,5-21,5	105,2	5	1375-3780	2560
21,5—22,5	74,0	1	—	1900

нием двух складок. Внутри яичника имеется канал, продолжающийся назад в яйцевод и открывающийся половым отверстием. Как это присуще большинству семейств костистых рыб, у большой голомянки происходит непосредственное слияние яйцеводов с яичниками, а половые протоки полностью независимы от выделительных – мочеточников (рис. 2).

У неполовозрелых и яловых (пропускающих нерест) самок обнаружить гонады довольно трудно, поскольку брюшная полость тела заполнена большим количеством жировых отложений (в брыжжейке), которые в этот период составляют более 50% веса внутренностей (Коряков, 1964). Созревшие гонады самок большой голомянки достигают при их максимальном развитии 20% веса тела рыбы.

Плодовитость большой голомянки, по нашим данным, в таблице.

### Оплодотворение

В научной литературе отсутствует объяснение механизма внутреннего оплодотворения у голомянок. Предположительно процесс оплодотворения и набухания икры происходит следующим образом.

При спаривании самец, помимо спермы, вводит в половые пути самки некоторое количество жидкости, содержащейся в мочевом пузыре. За счёт осмотического неравенства через половое отверстие самки по яйцеводу в оварии поступает необходимое для набухания икры количество воды. Изолированные собственной оболочкой от полости тела гонады временно уподобляются осмотическому насосу. При вскрытии голомянок, пойманных во время спаривания, нам представился только один случай наблюдать наполненный жидкостью вздувшийся непарный яйцевод. С током воды по гонадам разносится активированная сперма, и происходит оплодотворение и набухание икринок. Остановка процесса набухания

икры в чистой байкальской воде подтверждает необходимость присутствия во время набухания и оплодотворения икры иного жидкого компонента, чем вода. Ввиду того, что ток воды в гонадах направлен к поверхности оболочек набухающих яйцеклеток, случаи неоплодотворения икры крайне редки.

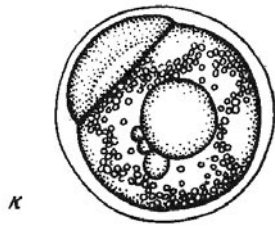
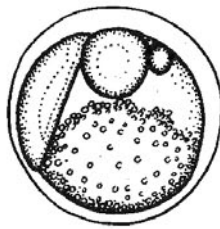
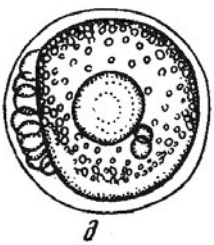
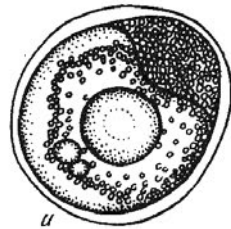
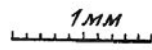
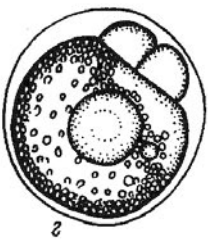
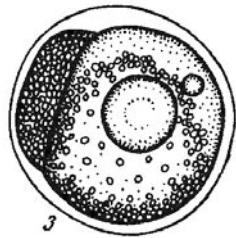
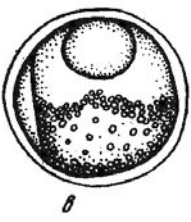
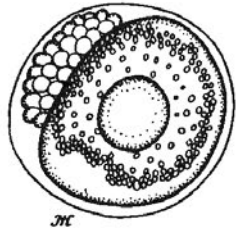
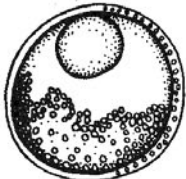
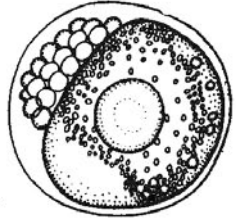
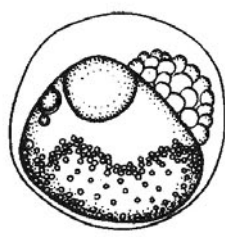
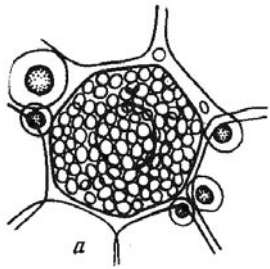
Икра после овуляции и оплодотворения остаётся в полости гонад, которые по мере развития эмбрионов и последующего увеличения диаметра икринок увеличиваются настолько, что заполняют всю брюшную полость и приводят к её значительному выпячиванию.

### Эмбриональное развитие

*I этап – оплодотворение и набухание икры.* Диаметр зрелой неоплодотворенной икры большой голомянки в среднем равен 1,1 мм (рис. 3, а). Оболочка икры прозрачная, в центре желтка расположена одна крупная жировая капля диаметром около 0,5 мм. Протоплазма яйцеклетки содержит крупные вакуоли. Находясь в строге гонад, икринки плотно прилегают друг к другу и имеют угловатую форму. При овуляции вакуоли исчезают, начиная с анимального полюса. Происходит поляризация икры, при которой жировая капля перемещается вверх, а гранулы желтка оседают в нижней части желточного мешка. В момент оводнения икринки (рис. 3, б) между оболочкой и желточным мешком появляется содержимое кортикальных альвеол, что приводит к отслаиванию оболочки икры от желточного мешка и образованию перивителлинового пространства.

Желток икринки слабо окрашен каротиноидными пигментами в желтый цвет. На рис. 3, в изображена икринка при вертикальном микроскопировании. Анимальный полюс, как это свойственно «бычкам-подкаменщикам» – широколобкам и другим окунеобразным, находится сбоку икринки. Данная «боковая» поляризация икры обеспечивается гидростатическими свойствами желточного мешка.

*II этап – дробление.* На стадии 2-х бластомеров (рис. 3, г) можно констатировать, что икра большой голомянки относится к мезоплазматическому типу, так как плазма составляет 22% объёма желточного мешка, а диаметр основания бластодиска равен 0,7 мм. Бластомеры слабо окрашены в жёлтый цвет. Диаметр набухших оболочек колеблется от 1,3 до 1,5 мм. Стадия 8 бластомеров наблюдается через 24 час. после появления первой борозды дробления (рис. 3, д). Ещё через 12 час. икра имеет 10 бластомеров (рис. 3, е), а ещё через 12 и 24 час. икра проходит соответственно стадии 32 и 64 бластомеров (рис. 3, ж, з). Весь этап дробления (рис 3,



*a – u*) в искусственных условиях при температуре 3–4 °С продолжается 7 суток. На данном этапе наблюдается слабая цитоплазматическая моторика, при которой происходит вращение яйца внутри оболочки икры.

*III этап – бластула.* Перед образованием полости бластоцеля внутри бластодиска заметно небольшое потемнение. Вскоре на этом месте образуется полость бластоцеля (рис. 3, *u*). В плане бластоцель округлый, а при боковом микроскопировании – линзообразный (рис. 3, *к*). Закладывается он несколько эксцентрично по отношению к центру бластодиска и просматривается в виде светлой полости на 8-е сутки развития.

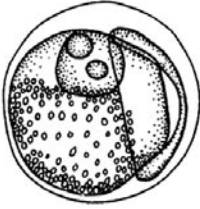
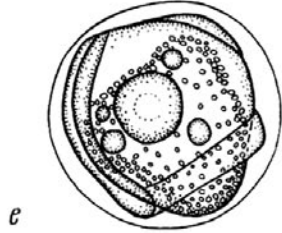
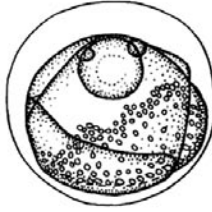
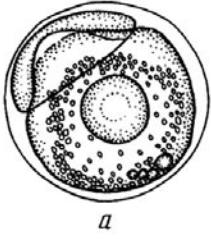
*IV этап – гастрюляция.* Этап гастрюляции наступает на 9-е сутки развития и, протекая за 8 суток, завершается на 16-е сутки развития. Начало гастрюляции (рис. 4, *a*). Бластодерма зародыша начинает обрастать желточный мешок. На рис. 4, *б, в* видно формирование краевого узелка и образование из полости бластоцеля пузыревидного вздутия перибластического синуса. На 3-и сутки гастрюляции 1/3 желточного мешка покрыта бластодермой зародыша. На 12–13-е сутки развития наблюдается стадия краевого язычка, при которой 1/2 желточного мешка покрыта бластодермой, а длина зачатка эмбриона равна 1 мм (рис. 4, *з*). Диаметр оболочки икринки увеличился до 1,5 мм. На 14-е сутки развития 2/3 желточного мешка покрыты бластодермой, длина зародыша равна 1,2 мм (рис. 4, *д*). На 15-е сутки развития наблюдается стадия большой желточной пробки (рис. 4, *е*). Сделанные в двух проекциях рисунки с одной икринки показывают, что длина тела эмбриона достигла 1,6 мм.

*V этап – органогенез.* На 16-е сутки развития начинает дифференцироваться головной отдел эмбриона (рис. 4, *ж*); на 17-е сутки на стадии малой желточной пробки образованы глазные бокалы (рис. 4, *з*). В этот момент прекращается цитоплазматическая моторика. На 18-е сутки развития в момент замыкания бластопора при длине тела эмбриона 2 мм уже образованы 4 мезодермальных сегмента (рис. 4, *и*). Исследование развития малой голомянки (Черняев, 1971) показало, что образование сегментов у неё происходит после замыкания бластопора.

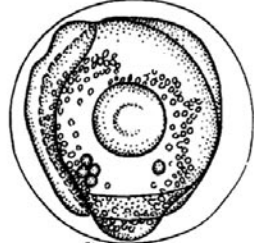
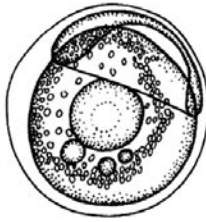
Интересен факт обнаружения живой неоплодотворенной икры в гонадах большой голомянки (рис. 4, *к*) в тот момент, когда нор-

---

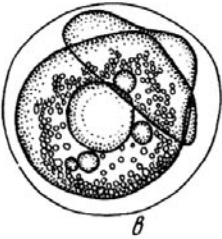
**Рис. 3.** Этапы набухания и дробления икры. *a* – икринка в строме гонад на 4 стадии зрелости; *б* – икринка в момент набухания; *в* – образование плазменного бугорка; *г* – 2 бластомера; *д* – 8 бластомеров; *е* – 32 бластомера; *ж* – 64 бластомера; *з, и* – поздняя морула; *к* – бластула (рисунки *б, в, а* также левые *е, к* выполнены при боковом микроскопировании).



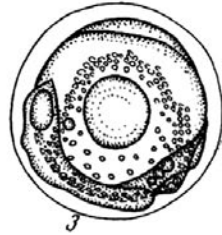
*δ*



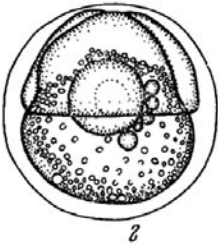
*ж*



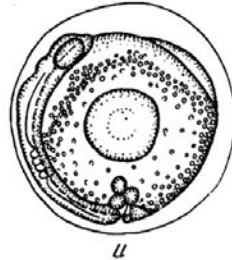
*θ*



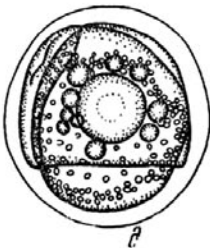
*з*



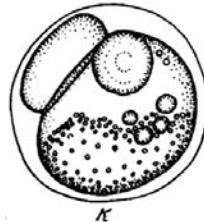
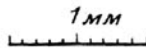
*и*



*у*



*ф*



*к*

мально развивающиеся эмбрионы переходят на этап органогенеза. Если у развивающейся оплодотворенной икры диаметр оболочки увеличился до 1,6 мм, то у неоплодотворенной икры он был равен 1,4 мм. Столь длительное существование неоплодотворенной икры большой голомянки без прохождения дальнейших стадий партеногенетического развития можно рассматривать как приспособление к длительному вынашиванию эмбрионов в гонадах, где гибель неоплодотворенной икры могла бы оказать неблагоприятное воздействие как на окружающие эмбрионы, так и на материнский организм в целом.

На 19-е сутки развития в туловищном отделе эмбриона, который достиг длины 2,5 мм, насчитывается 10 миотомов (рис. 5, *а*). На 22-е сутки развития при длине тела эмбриона 2,9 мм в туловище насчитывается 15 миотомов (рис. 5, *б*). По бокам головы на уровне последних мозговых пузырей закладываются слуховые плакоды. Увеличение длины зародыша осуществляется теперь за счёт роста хвостовой почки.

На 24-е сутки развития длина тела эмбриона достигает 3,1 мм (рис. 5, *в*). В теле просматривается 20 миотомов. В глазных бокалах образованы хрусталики. Диаметр основания перибластического синуса достигает максимальных размеров (0,5 мм).

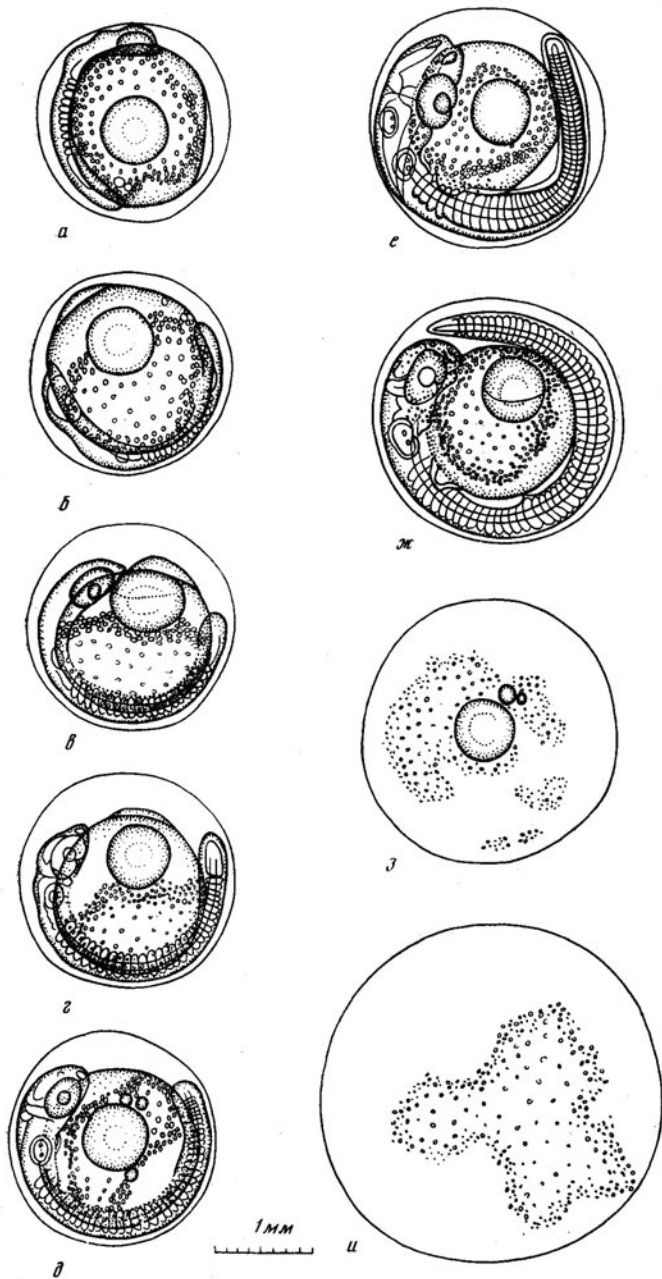
На 29-е сутки развития при длине эмбриона 3,3 мм в туловище насчитывается 30 сегментов (рис. 5, *г*). В головном отделе дифференцируются отделы мозга, в области продолговатого мозга просматриваются энцефаломеры, внутри слуховой плакоды появилась полость – образовался слуховой пузырёк. Впереди глаз произошла закладка обонятельных плакод. Между головным отделом и желточным мешком сформирована прямая сердечная трубка.

На 35-е сутки развития при длине эмбриона 3,8 мм в туловище и хвосте насчитывается 40 сегментов (рис. 5, *в*). В глазах появляются первые пигментные клетки, содержащие чёрный пигмент меланин. Образована обонятельная ямка, в слуховом пузырьке появились 2 отолита. В области 3-го туловищного сегмента по обеим сторонам тела на границе с желточным мешком заложилась зачатки грудных плавников. Сердечная трубка изогнута.

---

**Рис. 4.** Этап гастрюляции. *а* – начало гастрюляции; *б, в* – образование краевого узелка; *г* – стадия краевого язычка; *д* – стадия нервной бороздки; *е* – стадия большой желточной пробки; *ж* – дифференцировка головного отдела; *з* – появление глазных бокалов; *и* – стадия замыкания бластопора, в теле зародыша 4 мезодермальных сегмента; *к* – неоплодотворенная икра (левые рисунки *б, в, е, к* выполнены при боковом микрофотографировании).





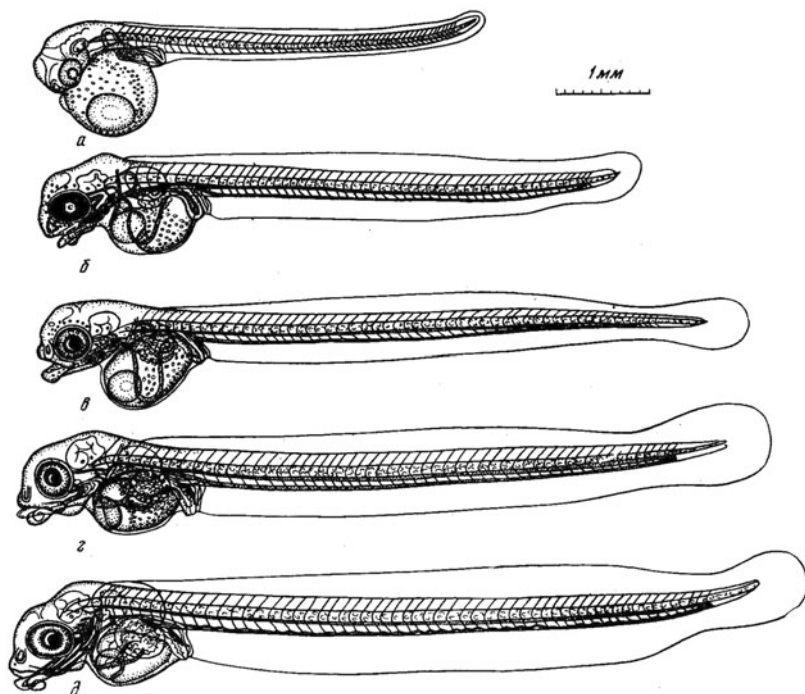
**Рис. 5.** Этап органогенеза. *а* – стадия 10 миотомов; *б* – 15 миотомов; *в* – 20 миотомов; *г* – 30 миотомов; *е* – 50 миотомов; *ж* – 55 миотомов; *з* – икринка, погибшая на этапе гаструляции; *и* – икринка, погибшая на этапе органогенеза.

На 39–40-е сутки развития при длине эмбриона 4,5 мм в его теле насчитывается 50 миотомов (рис. 5, *е*). Эмбрион подвижен, переворачивается внутри оболочки и совершает ритмичные движения хвостовым отделом. Зачатки грудных плавников покрыты крупными железистыми клетками. Диаметр оболочки икры увеличился до 1,8 мм.

На 43–45-е сутки развития при длине эмбриона 5,8 мм процесс сегментации мезодермы завершается, в теле эмбриона 55 миотомов (рис. 5, *ж*). Глаза продолжают пигментироваться, появляется зачаток нижней челюсти, образована кишечная трубка, грудные плавники обрамлены небольшой плавниковой складкой. Сердце активно пульсирует, появляются единичные форменные элементы крови. На голове вокруг глаз образованы железы вылупления. На данной стадии развития завершается этап органогенеза.

На рис. 5 изображены две погибшие икринки. Рис. 5, *а* изображает погибшую икринку на этапе дробления, её диаметр равен 2,1 мм, а на рис. 5, *и* изображена погибшая икринка на этапе органогенеза, её диаметр равен 2,7 мм. Как правило, оболочки погибших икринок в силу нарушения осморегуляторного аппарата, вызванного гибелью эмбриона, растягиваются до предельных размеров за счёт поступления воды под оболочку. Это происходит в результате тока воды через первичную оболочку икры в гипертонический раствор, образованный в результате автолиза тканей эмбриона. Сравнивая диаметры погибших икринок, мы констатируем их значительные различия. Это явление может быть объяснено следующим образом: на этапе дробления за счёт набухания икры произошло увеличение диаметра икринки. На следующем этапе происходит в норме дальнейшее увеличение оболочки икры, вероятно, для создания более оптимальных условий дыхания зародыша. Таким образом, мы вправе предположить на этапе органогенеза ферментативную деятельность эмбриона, которая, размягчая оболочку, позволяет её дальнейшее растяжение. Это явление хорошо согласуется с данными А.И. Зотина (1961) и Г.А. Бузникова (1961), которые описывали выделение ферментов вылупления (в частности – гиалуронидазы) у других рыб с ранним развитием эмбриональной системы кровообращения.

Чувствительность к механическим воздействиям, выявленная при извлечении икринок пинцетом из гонад, следующая: на этапе дробления оболочка и зародыш травмируются мало, на этапе гаструляции оболочка остаётся достаточно прочной, но зародыш легко повреждается, на этапе органогенеза и до выклева оболочка становится чрезвычайно нежной, а зародыш мало чувствителен к механическим воздействиям.



**Рис. 6.** Этапы образования эмбриональной системы кровообращения и жаберно-челюстного аппарата, *a* – начало пигментации глаз; *б* – полная пигментация глаз; *в* – появление в глазах иридоцитов; *г* – полная пигментация глаз гуанином; *д* – выклев эмбриона из оболочки.

*VI этап – образование кровеносной системы.* Исследование данного и последующих этапов развития проводилось на извлеченных из оболочек эмбрионах, обездвиженных 0,5%-ным раствором уретана. Дальнейшие сроки развития рассчитываются и приводятся ориентировочно.

50-е сутки развития (рис. 6, *a*). Длина эмбриона 5,8 мм. Глаза окрашены в равномерный серый цвет. Появился зачаток жаберной крышки. Между кишечной трубкой и хордой от пронефроса до мочевого пузыря проходит мочеточник. Высота грудных плавников 0,2 мм. Диаметр основания перибластического синуса сократился до 0,15 мм. Сердечная трубка пульсирует, но одиночные форменные элементы крови не позволили проследить строение кровеносной системы на данной стадии развития, так как эмбрионы были ещё очень нежны и быстро погибали при микроскопировании от нагрева камеры при ее освещении.

*VII этап – развитие подвижного жаберно-челюстного аппарата.* На 60-е сутки развития происходит полная пигментация глаз меланином (рис. 6, б). Длина эмбриона равна 6,8 мм. Эмбриональная система кровообращения уже сформирована. Кровь из сердца поступает по короткой брюшной аорте в две передние жаберные артерии, а затем в спинную аорту. Образованы хвостовая артерия и хвостовая вена. По левой поверхности желточного мешка делает петлю печеночно-желточная вена, которая впадает через левый кювьеров проток в венозный синус. Количество форменных элементов крови крайне мало и сосудистая сеть слабо выражена. Ввиду этого, возможно, были пропущены следующие сосуды: мандибулярные и гиоидные дуги аорты, кишечная вена и артерии. Ткани печени из-за их прозрачности просматриваются с большим трудом. Нижняя челюсть формируется и достигает переднего края головы. На месте образования желудка наблюдается расширение кишечной трубки. Желточный мешок уменьшился наполовину, но диаметр жировой капли почти не изменился. Длина грудного плавника равна 0,5 мм; образован зачаток коракоида.

На 70-е сутки развития длина эмбриона равна 8,1 мм (рис. 6, в). В глазах появились иридоциты, содержащие блестящий пигмент гуанин. Диаметр жировой капли уменьшился до 0,4 мм. Идёт процесс формирования желудка. Вокруг глаз, на жаберной крышке и на нижней челюсти увеличивается число желёз вылупления.

На 80-е сутки развития эмбриона его длина равна 8,6 мм (рис. 6, г). В глазах образуется много иридоцитов, которые отсвечивают тёмносиним цветом. У заднего края глаз появились зачатки псевдобранхий. На дорзальной стороне прямой кишки образовал один крупный меланофор. Очень короткий желудочно-кишечный тракт разделён на пищевод, округлый желудок, стенки которого покрыты складками слизистой оболочки, и тонкую и прямую кишку, внутренняя поверхность которых тоже имеет складчатое строение. Нижняя челюсть сформирована таким образом, что позволяет очень широкое раскрытие рта. По всем четырём жаберным сосудам циркулирует кровь. Из совершенно прозрачной печени кровь по двум печёночным венам, объединяющимся далее в одну, поступает в венозный синус. Размеры желточного мешка значительно уменьшились.

*VIII этап – выклев эмбриона из оболочки.* Ориентировочно на 90-е сутки развития происходит выклев эмбриона из оболочки, длина его равна 9,4 мм (рис. 6, д). Формирование нижней челюсти завершилось, и при раскрытии рта личинки могут заглатывать довольно крупных зоопланктнёров. Длина грудных плавников увеличилась до 0,7 мм. За желудком, в начале кишечника появляется

второй крупный меланофор. Особенно увеличилась непарная плавниковая складка, обеспечивая значительную плавучесть личинкам и делая их сходными с личинками сельдей. На этой стадии стали просматриваться мандибулярные и впадающие в них гиоидные сосуды. Хвостовая вена извивается, прободая каждую миосепту. Жаберная крышка почти полностью закрывает ещё лишённые лепестков жаберные дужки.

Выклев эмбрионов из икринок начинается в каудальной части гонад близ полового отверстия самки и по мере выхода их из тела матери распространяется на более отдалённые отделы овария. Сильно вытянутые в длину, выклюнувшиеся хвостовым отделом эмбрионы, с оболочкой икринки на голове совершают змеевидные движения и движутся по энтовариальному яйцеводу. Выходя через половое отверстие, личинки удаляют из тела самки оболочки икринок, от которых они освобождаются уже в воде, прижимая хвостовым отделом оболочку к голове и «стаскивая её с головы». Движению эмбрионов к половому отверстию способствует, с одной стороны, давление тканей сильно раздутого тела самки, а с другой – непосредственное движение эмбрионов, вероятно, обладающих положительным хемотаксисом на просачивание в овариальную воду. Личиночным этапам развития большой голомянки посвятил значительную часть своих исследований Е.А. Коряков (1964).

### **Экология размножения большой голомянки**

Завершая описание морфогенеза большой голомянки, рассмотрим экологические аспекты размножения этой представительницы байкальского батипелагического комплекса животных.

Как известно (Верещагин, 1949; Вотинцев, 1961; Кожов, 1962; Россолимо, 1966; Галазий, 1988), Байкал являет собой пример исключительной стабильности абиотических и относительной стабильности биотических параметров. Температура поверхностных вод в течение года колеблется от 0 до 12 °С, а на глубине свыше 200 м постоянно равна 3,6 °С. Вода озера слабо минерализована и содержит 96,7 мг/л растворённых химических компонентов. Насыщение вод Байкала кислородом превышает 11 мг/л. Таким образом, существующие физические и гидрохимические факторы определяют ультраолиготрофность этого водоёма, средняя глубина которого равна 744,4 м, а максимальная достигает 1642 м.

Небольшое по отношению к общему объёму водных масс количество биогенов, которое вносится в озеро главными притоками весной и в конце лета, существенно ограничивает биопroduкцию озера, и довольно значительная суммарная солнечная радиация,

поглощаемая озером, расположенного на высоте 500 м над уровнем океана, расходуется при существующих абиотических параметрах главным образом на нагрев и испарение воды и только в незначительной степени на фотосинтез.

Специфика климатического пояса, в котором расположено оз. Байкал, определяет двухфазовость продукционного периода (летний и зимний). Летний продукционный период протекает с июня по октябрь, когда под воздействием солнечной энергии и при наличии биогенов происходит «цветение» воды. Массовое размножение водорослей вызывает развитие и зоопланктона.

В ноябре-декабре при последовательном уменьшении потока солнечной энергии и понижении температуры наступает период осенних штормов. Происходит выхолаживание водных масс поверхностного слоя вплоть до «гомотермии». В это время температура водных масс поверхностного слоя и придонных слоев одинаковая, и бурное перемешивание вод Байкала штормовыми ветрами насыщает глубинные воды кислородом. Эти факторы вызывают приостановку вегетирования водорослей.

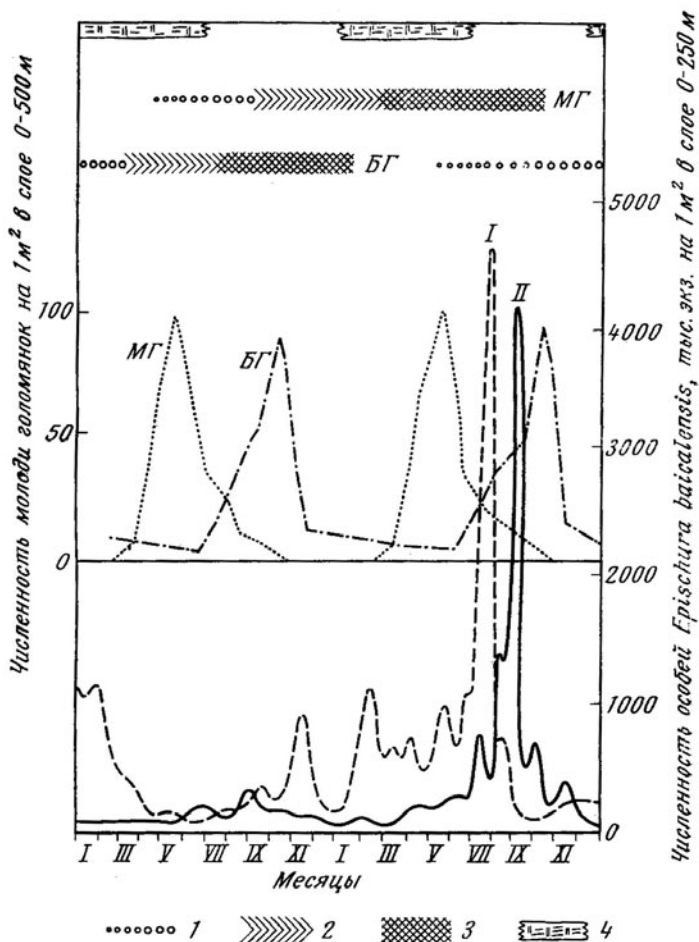
В январе, после образования ледяного покрова, солнечная радиация вновь со всё возрастающей интенсивностью поглощается подлёдными слоями воды. В феврале наблюдается начало зимнего «цветения» в основном диатомовых водорослей. Лёд на Байкале играет роль гигантского «парника», обеспечивая стабильные гидрологические условия и освещённость. Зимнее цветение вод озера наблюдается до середины мая – начала июня. В июне под воздействием тепла и сильных ветров озеро вскрывается и полностью очищается ото льда, но происходит мощный процесс туманообразования и новое перемешивание водных масс поверхностного слоя. Наступает прекращение подлёдного вегетирования водорослей, на базе которого развивались науплиальные и копеподитные стадии планктонных ракообразных.

Как показали исследования Д.Н. Талиева (1955), Е.А. Корякова (1964) и наши наблюдения, существует строгая приуроченность циклов размножения байкальских широколобок именно к периодам «цветения» вод и повышенной продуктивности молоди зоопланктона.

Один из ответственных моментов в онтогенезе любого вида животных – переход молодых особей на активное питание. Именно эту приуроченность вымета личинок к периодам появления молоди планктонных ракообразных мы и наблюдаем у двух видов байкальских пелагических широколобок: малой и большой голомянок. Сопоставление графиков (рис. 7), полученных разными авторами (Кожов, 1962; Коряков, 1964) и нашими наблюдениями,

указывает на тесную взаимосвязь между сроками созревания гонад, периодов спаривания, эмбрионального развития, выклева личинок и появлением в планктоне соответствующего им по размерам корма.

Анализ приведенных на графике данных показывает, что малая голомянка относится к «осенненерестующим» рыбам, осваивая зимне-весенний период цветения озера, а большая голомянка – «весенненерестующая» форма, вымётывающая своих личинок во



**Рис 7.** Схематическое отображение биотических и абиотических факторов среды и циклы размножения большой голомянки (БГ) и малой голомянки (МГ). I – развитие гонад; 2 – период спаривания; 3 – вымет личинок; 4 – период ледостава. I – науплиальная стадия, II – копеподитная стадия *Epischura baicalensis*.

время летнего «цветения» Байкала. Летом условия «цветения» менее стабильны и в значительной степени подвержены воздействию гидрометеорологических факторов, соответственно с этим вымет личинок большой голомянки более растянут и менее ограничен сроками, нежели у малой голомянки.

Таким образом, выявляется межвидовая дивергенция малой и большой голомянок не только по глубинам распределения (малая голомянка менее глубоководная), но и по срокам размножения (Черняев, 1971). Эти данные свидетельствуют о том, что процесс видообразования малой голомянки от большой голомянки шёл не только по пути освоения больших глубин Байкала при их возникновении в относительно *недалёком* прошлом<sup>2</sup>, но и в направлении расхождения по времени размножения этих двух близких видов ввиду значительной напряжённости взаимоотношений в пищевых цепях пелагиали озера.

---

<sup>2</sup> Это мнение опровергается позднейшими геологическими данными. Вопросы генезиса Байкала и его фауны рассмотрены в заключительной статье.



## Выводы

1. Для большой голомянки установлена овариальная беременность.

2. Эмбриональное развитие, в котором выделено 8 этапов, совершается ориентировочно за 90 суток. Этап дробления протекает за 7 суток, гастрюляции – за 8 суток, органогенеза – за 39 суток.

3. При развитии эмбрионов в гонадах происходит последовательное увеличение диаметра оболочек икринок. Это происходит за счёт ферментативной деятельности развивающихся эмбрионов и способствует обеспечению всё возрастающего газообмена зародышей.

4. Обнаружение в строме гонад неоплодотворённой живой икры через 20 суток после оплодотворения остальной массы икры, находящейся на этапе органогенеза, показывает, что столь продолжительное существование неоплодотворённой икры без партеногенетического развития является приспособлением к длительному вынашиванию.

5. Экологически большая голомянка относится к весеннерестующему типу, а вымет личинок приурочен к середине лета, к периоду цветения вод Байкала и массовому развитию молоди планктонных ракообразных.

6. Процесс видообразования малой голомянки шёл не только по пути освоения больших глубин Байкала как новых экологических ниш, но и в направлении расхождения по времени размножения с большой голомянкой ввиду значительного напряжения отношений в пищевых цепях ультраолиготрофной пелагиали озера.

## РАЗМНОЖЕНИЕ И РАННЕЕ РАЗВИТИЕ ЖЕЛТОКРЫЛОЙ ШИРОКОЛОБКИ *COTTOCOMEPHORUS GREWINGKII* (DYBOWSKI, 1874)<sup>1</sup>

Пелагические эндемичные бычки – широколобки рода *Cottocomephorus* оз. Байкал – желтокрылый бычок, или желтокрылка (*C. grewingki*), и длиннокрылый бычок, или длиннокрылка (*C. inermis*), – играют важную роль в экосистемах пелагиали озера, его литорали и сублиторали. Взрослые особи этих видов являются объектом питания омуля, сига, хариуса, ленка, тайменя и нерпы (Гурова, Пастухов, 1974). Согласно Е.А. Корякову (1972), нагульные косяки омуля, хариуса, длиннокрылого бычка и другие потребители ихтиопланктона поедают с июля по сентябрь 4,6 млрд. личинок желтокрылого бычка, что по весу составляет около 200 т. По данным же В.Д. Пастухова, нерпа ежегодно потребляет 1,4–1,8 тыс. т желтокрылки и от 16,6 до 22,1 тыс. т длиннокрылки (Гурова, Пастухов, 1974; Пастухов, 1977). С 1942 по 1970 г. на Байкале был организован промышленный лов желтокрылого бычка, уловы которого колебались в пределах 1,4–18,5 тыс. ц (среднее – 8,44 тыс. ц) (Коряков, 1972). В настоящее время наблюдается начавшееся с конца 1960-х годов резкое снижение численности желтокрылого бычка, что в значительной степени сказалось на взаимоотношениях верхних звеньев трофической цепи пелагиали Байкала.

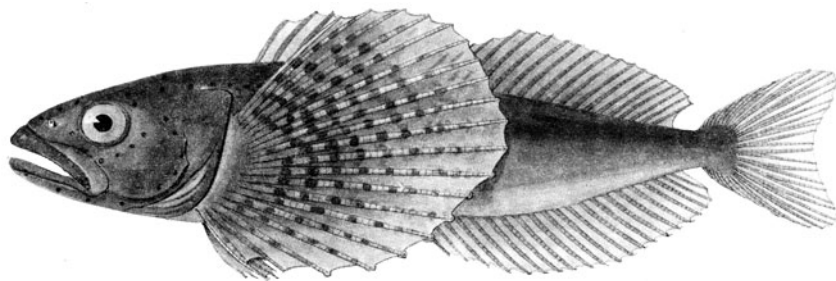
Данное исследование, помимо чисто теоретических аспектов, преследует цель выяснить причины снижения численности столь важного в экономике озера желтокрылого бычка. Конкретной задачей исследования является сравнение эмбрионального развития двух чрезвычайно близких по типу развития видов одного рода (*Cottocomephorus grewingkii* и *C. inermis*) путём использования морфологических и экологических критериев, а также предложенной рядом зарубежных исследователей (Oppenheimer, 1937; Lindroth, 1946; Hisaoka et Battle, 1958; Armstrong, Child, 1962; Vernier, 1969) сравнительной хронологической таблицы эмбрионального развития.

---

<sup>1</sup> Черняев Ж.А. 1984. Сравнительный эколого-морфологический анализ размножения и развития пелагических бычков-подкаменщиков рода *Cottocomephorus*.// Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М.: Наука. С. 149–167.

Описание условий размножения и развития длиннокрылого бычка в научной литературе полностью отсутствует. У Д.Н. Талиева (1955) и у Е.А. Корякова (1958, 1972) имеются краткие описания личиночных и мальковых этапов развития желтокрылого и длиннокрылого бычков. В работе С.Г. Соина (1962) приводится описание некоторых морфологических структур эмбриогенеза желтокрылого бычка, связанных с особенностями дыхания, а в статье С.Г. Соина и А.Ф. Турдакова (1966) приводится достаточно полное описание его эмбрионально-личиночного развития. В настоящей статье при рассмотрении эмбриогенеза желтокрылого бычка в сравнении с развитием длиннокрылого бычка мы будем опираться на две последние работы.

Материал для настоящей работы собирался в акватории среднего Байкала в экспедициях 1967, 1969, 1973 и 1974 годов, организованных Лимнологическим институтом Сибирского отделения АН СССР и Институтом эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР на стационаре Большого Ушканьего острова, у северной оконечности острова Ольхон и нижнего изголовья полуострова Святой Нос. Производителей длиннокрылого и желтокрылого бычков отлавливали подлёдными сетями. Тралениями икорной сеткой отлавливали личинок. Поиск кладок икры и наблюдения за поведением самцов и самок на нерестилищах проводили с использованием легководолазной техники. Оплодотворение икры бычков проводили сухим способом, далее икру инкубировали в чашках Петри в лабораторных условиях и в садках в Байкале. Стадии развития зарисовывали при помощи микроскопа МБД общепринятым способом и разработанным нами (Черняев, 1962, 1981) методом бокового микроскопирования с применением вертикальной камеры.



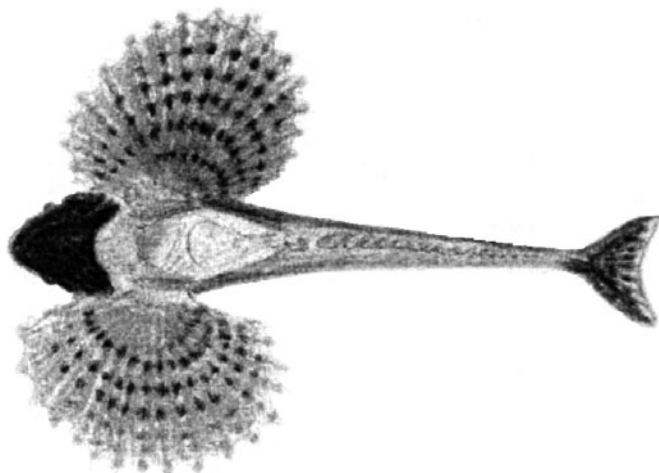
*Cottocomephorus grewingkii alexandrae* Tal. – северобайкальская желтокрылка (самец) (рис. Талиев, 1955).

## Особенности размножения и развития желтокрылого бычка *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874)

Описание проводится на основании материалов исследований нерестовой популяции Ушканьих островов.

В период нереста у бычка-желтокрылки резко выражен половой диморфизм. Самцы приобретают брачный наряд: спина чернеет, на ней слабо различимы тёмные пятна, голова становится фиолетово-чёрного оттенка. Бока отливают розовато-фиолетовым цветом. Грудные плавники принимают лимонно-жёлтую окраску, на них резко выделяются бурые пятна, сливающиеся в поперечные полосы (по шести рядов). Межлучевые перепонки грубеют, а на внутренней стороне лучей появляются соединительнотканые бугорки. Оба спинных и хвостовой плавники также желтеют, но имеют коричневый оттенок, на хвостовом плавнике четыре ряда поперечных полос бурого цвета (Майборода, Черняев, Федорова, 1975).

При образовании брачного наряда кожные покровы самца становятся утолщенными по сравнению с кожей самцов в нагульный период и кожей нерестовых самок. Общая толщина эпителия увеличивается за счёт слизистых клеток с 42 до 130 мкм, а толщина кориума за счёт разрастания коллагеновых волокон – с 62 до 190 мкм. Таким образом, толщина кожных покровов достигает у самцов во время нереста 320 мкм. Самки во время нереста не изменяют окраску, тело у них более светлое, чем у самцов. Спина сверху бурая с зеленовато-коричневыми пятнами, грудные, спинные и хвостовой



Желтокрылка со вскрытой брюшной полостью. Рис. Черняев Ж.А.

плавники светло-коричневые. На грудных плавниках три-четыре ряда коричневых пятен образуют полосы. Анальные плавники, как у самцов, так и у самок серовато-голубые (Майборода, и др. 1975).

Промеры производителей желтокрылого бычка (105 самцов и 61 самки) показали, что длина самцов колебалась от 79 до 115 мм с модальной группой 105 мм, а самок – от 64 до 100 мм с модальной группой 85 мм (рис. 1). Вес самцов колебался от 5 до 20 г (средний вес 14 г), а самок – от 2 до 14 г (средний вес 7 г). Таким образом, самцы, как по величине, так и по весовым показателям крупнее самок.

Определение плодовитости было проведено у 30 самок со степенью зрелости гонад IV. Индивидуальная плодовитость варьировала в зависимости от возраста и размеров самок от 270 до 1330 икринок. Наиболее часто плодовитость самок находилась в пределах 400–800 икринок. Наблюдается довольно тесная зависимость плодовитости от длины и веса самок: с увеличением линейно-весовых показателей увеличивается и плодовитость (рис. 2).

Массовый ход на нерест производителей желтокрылого бычка имеет место в конце апреля – начале мая, ещё подо льдом. Широколобки подходят к нерестилищам с глубин свыше 100 м в стадии зрелости гонад у самцов V, а у самок IV. Основные нерестилища желтокрылого бычка расположены в юго-западной части Большого Ушканьего острова. К началу нереста поверхность озера ещё покрыта толстым ледяным покровом, но у берега уже образовались свободные ото льда закраины.

Нерестилища желтокрылки расположены на глубинах от 20–30 см до 2,5 м и представляют собой крупную окатанную гальку и валуны белого мрамора, иногда сильно выщелоченные. Во время нереста часть камней, используемых под нерестовый субстрат, лишь частично скрыта водой. Значительная же инсоляция в этот период нагревает камни, и температура окружающей их воды в дневное время поднимается до +10° С. Всё это имеет место в 1,5–2 м от кромки льда, выдерживающего вес человека.

Нерест бычков происходит в утренние часы. Стимулируемые самцами самки собираются под камнями, переворачиваются вверх брюшком и мечут икру на нижнюю сторону камней, которые перед этим самцы ртом и грудными плавниками очистили от обрастаний. Находящиеся рядом самцы последовательно оплодотворяют икринки, выпуская на кладку молоки, также располагаясь вверх брюхом. Чаще всего под одним камнем гнездятся несколько самцов, среди которых главенствует самый активный. Остальные самцы несут вспомогательную функцию при нересте. Часто из-за мест в иерархической лестнице у гнездовой между самцами происхо-

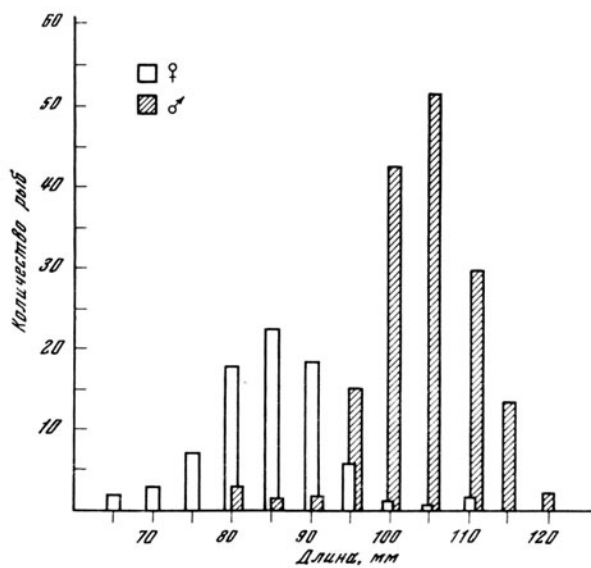


Рис. 1. Размерный состав производителей желтокрылой широколобки.

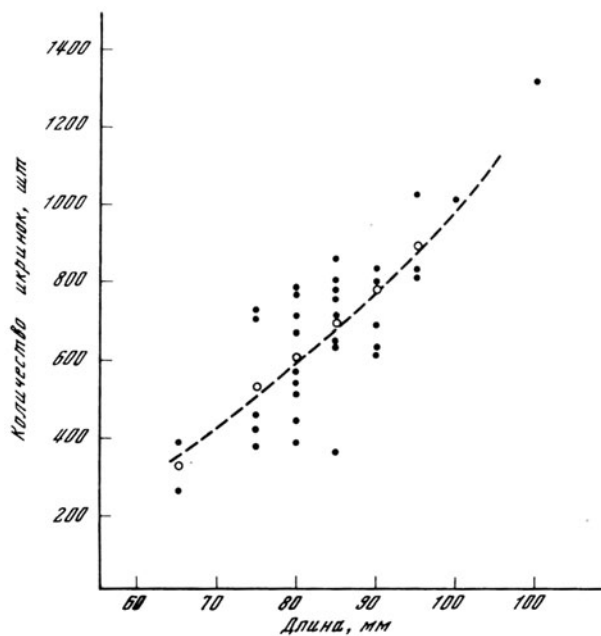


Рис. 2. Зависимость плодовитости самок желтокрылой широколобки от длины тела.

дят драки. Самцы широко раскрывают рот и кидаются друг на друга. Как правило, более крупный самец захватывает голову противника и «вышвыривает» его к границе охраняемого участка.

Выметанная икра приклеивается к нижней стороне камней, и образуется кладка, имеющая вид лепёшки диаметром 3–5 см, несколько эллиптической формы. В кладке от 200 до 1100 икринок и больше. Икринки расположены в 7–15 слоёв и тесно склеены друг с другом. Несколько кладок от разных самок, а иногда и разного времени нереста образуют гнездо, в котором может находиться до 10–15 кладок. Иногда встречаются смешанные кладки: старая кладка с живой икрой большеголовой широколобки, рядом икра желтокрылого бычка и песчаной широколобки. Инкубирует же эту «общественную» кладку либо самец желтокрылого бычка, либо самец песчаной широколобки (Коряков, 1972; Черняев, 1977).

Цвет кладок от разных самок варьирует от матового или белого, переходит через все оттенки жёлтого цвета до ярко-оранжевого. Наблюдения показали, что при инкубировании в искусственных условиях наиболее жизнестойка икра, интенсивнее окрашенная каротиноидами, что полностью согласуется с данными С.Г. Соина и А.Е. Микулина (Соин, 1962, 1968; Микулин, Соин, 1975). Отнерестившиеся самки отходят на глубины и в прибрежной зоне позже не встречаются. Большая часть их гибнет, но около 20% идёт на повторный нерест (Талиев, 1955; Коряков, 1958, 1972).

Самцы остаются под камнями охранять кладки до выклева личинок, а затем погибают. Во время охраны потомства самцы не питаются. Энергично взмахивая грудными плавниками, кружась вокруг кладки, они создают ток воды, обеспечивая лучшие условия дыхания эмбрионам.

Во время нереста объём мочевого пузыря самцов увеличивается и постоянно заполняется смешанными со спермой выделениями. Можно предположить, что, с одной стороны, эти выделения своим запахом привлекают самок, а с другой стороны, отпугивают беспозвоночных. Обычно на нижней поверхности камня вокруг кладки кольцом на некотором отдалении располагаются планарии и донные гаммариды. В случае отсутствия самца эти предаторы набрасываются на кладку, повреждая и поедая значительное количество икры.

В мае-июне по открытой воде к Ушканьим островам подходят преднерестовые косяки черного и серого байкальского хариуса, которые усиленно потребляют, помимо крылатых форм ручейников, покрывающих в этот период поверхность воды, икру широколобок и самих самцов. При опасности желтокрылки или забиваются в узкие щели под камнями, или выбрасываются на берег и нахо-

дятся на воздухе от 5 до 8 мин, но не уходят на глубину, даже если их отпугивать в сторону озера. Полежав некоторое время на камнях, желтокрылки «спрыгивают» в воду и возвращаются к охране гнёзд без видимых повреждений.

### **Эмбриональное развитие желтокрылого бычка**

*I этап* – оводнение икры, образование перивителлинового пространства, образование бластодиска. При попадании икринок в воду их наружная, вторичная оболочка (*chorion*) становится клейкой, благодаря чему икринки приклеиваются к нижней поверхности камней и друг к другу. Одновременно с этим сквозь первичную оболочку (*zona radiata*), пронизанную очень мелкими трубочками, проникает вода, которая реагирует с кортикальными гранулами, вызывая их набухание, растворение и образование перивителлиновой жидкости (Зотин, 1961). Тургор перивителлиновой жидкости растягивает оболочку икры, которая еще не затвердела. Диаметр икры изменяется от 1,9 до 2 мм. На рис. 3, *A–D* показаны разные фазы набухания икры и уплотнения желточного мешка при оводнении икры, поворот желточного мешка жировыми каплями вверх и скопления гранул желтка в нижней части желточного мешка. Через 30 мин после оводнения набухание икры прекращается. Перивителлиновая полость достигает максимальных размеров, желточный мешок занимает приблизительно половину объёма икринки.

Через час после оводнения икры наблюдается изменение формы желточного мешка. Он принимает форму, несколько напоминающую треугольную, но чаще гантелеобразную. На одном из таких выпячиваний желточного мешка расположен бластодиск (рис. 3, *E*) – плавно очерченный бугорок плазмы на анимальном полюсе. Диаметр основания бластодиска 0,7 мм, высота 0,12 мм. Расчёты показывают, что плазменный бугорок составляет 7,3% массы желтка. Это позволяет отнести яйцо желтокрылки к олигоплазматическому типу. Процесс набухания происходит при средней температуре 3° С.

#### *II этап* – дробление бластодиска

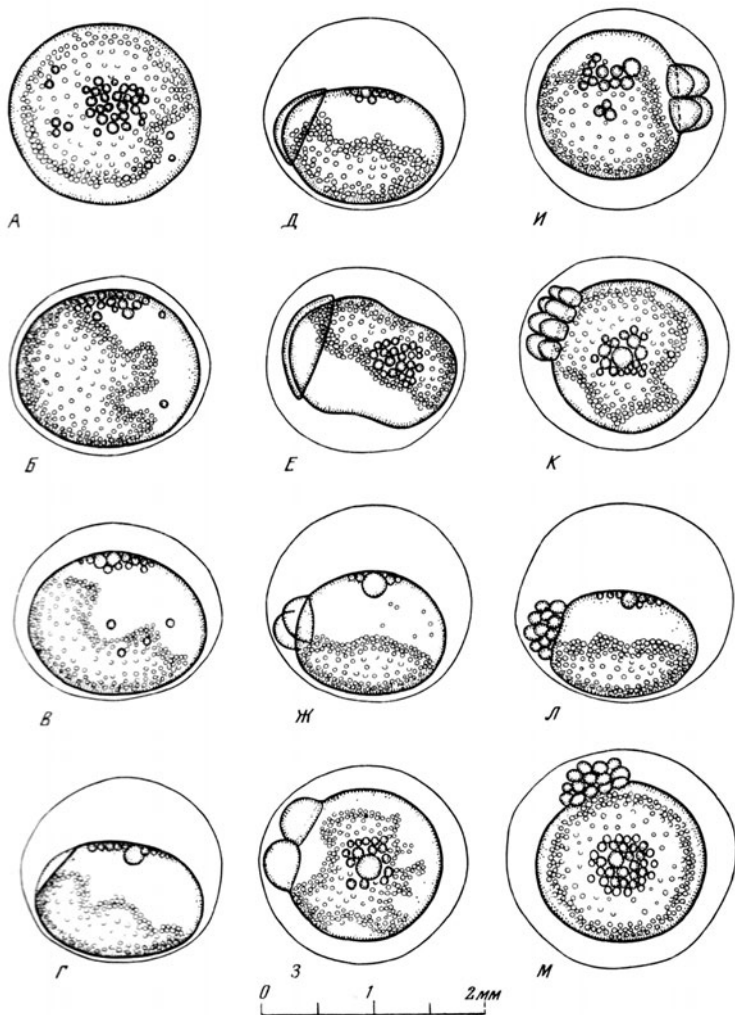
Возраст 4 ч – появление первой борозды дробления, происходит образование двух бластомеров (рис. 3, *Ж*, 3).

Возраст 7 ч – образование четырех бластомеров (рис. 3, *И*). Вторая борозда дробления проходит строго перпендикулярно через середину первой. Диаметр основания бластомеров 0,38 мм.

Возраст 8 ч – образование 8 бластомеров (рис. 3, *К*). Бластомеры продолжают располагаться в один слой на поверхности желтка.

Возраст 12 ч – образование 16 бластомеров – стадия крупной





**Рис. 3.** Этапы набухания и дробления яйца желтокрылки. Рисунки *А, Б, В, Г, Д, Ж, Л* выполнены с применением техники бокового микрофотоирования, остальные рисунки – с применением обычной методики.

морулы (рис. 3, *л, м*). Борозды дробления направлены как вертикально, так и горизонтально к вертикальной оси бластодиска. Это приводит к тому, что часть бластомеров больше не соприкасается с желточным мешком.

Возраст 16 ч – стадия средней морулы (рис. 4, *а, б*). Диаметр бластомеров уменьшается до 0,05 мм. Происходит некоторое слияние жировых капель и их укрупнение.

Возраст 22 ч – стадия поздней морулы (рис. 4, в). Клетки очень малы и почти незаметны. Внутри бластодиска видна тёмная зона скопления мелких бластомеров. Весь этап дробления протекает за 48 ч. Средняя температура развития на этом этапе составила 6–8 °С. Во время этапа дробления зародыш совершает внутри оболочки вращательные движения за счет сокращений цитоплазматической оболочки желточного мешка. При повышении температуры или при недостаточности газообмена скорость вращения зародыша увеличивается. Приспособительное значение данной моторики заключается в перемешивании первителлиновой жидкости для ускорения процессов диффузии газов и газообмена (Резниченко, 1964).

### *III этап – бластула. Возраст 2 сут (рис. 4, з, д)*

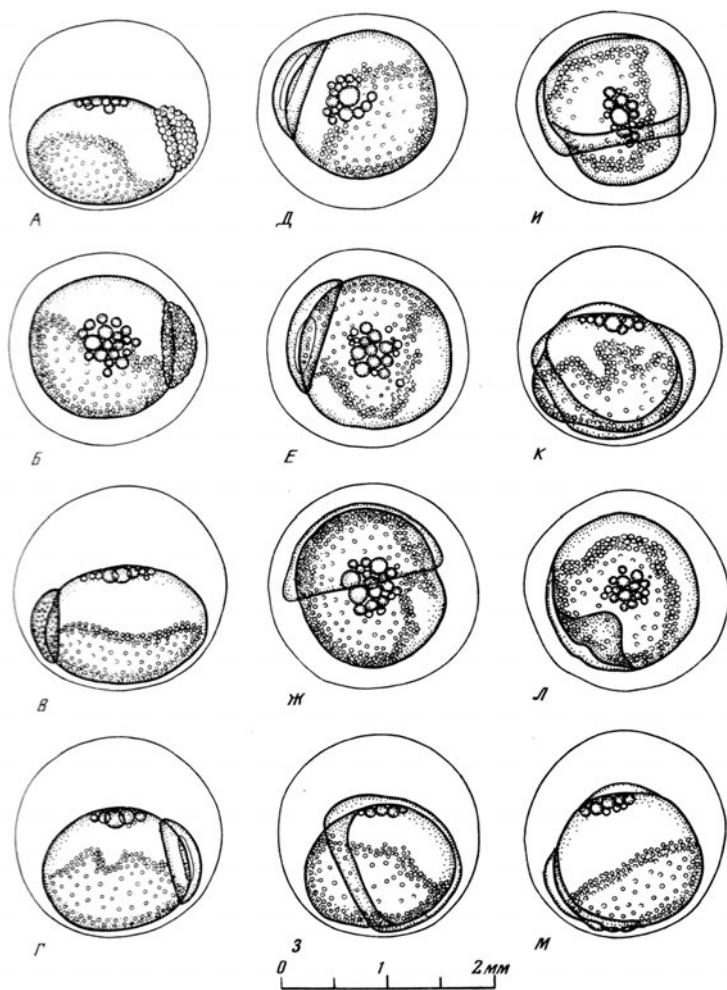
В результате дальнейшего процесса развития на анимальном полюсе образуется шапочка очень мелких бластомеров, внутри которой просматривается полость бластоцеля, которая закладывается эксцентрично относительно центра зародыша на этапе бластулы. Как показали исследования ряда учёных (Deviller, 1951; Ballard, 1966; Тринкауз, 1972; Игнатьева, 1979), у костистых рыб с дискоидальным типом дробления инвагинации, т. е. подворота клеточного материала во внутрь, при образовании зачатка трехслойного зародыша нет. При эпиболии клеточного материала по поверхности желтка процесса гастрюляции, т. е. образования первичной кишки – гастрюцеля, как это имеет место у амфибий и осетровых рыб, не происходит. Как показали исследования (Ballard, 1973), образование бластоцеля сопровождается направленными передвижениями внутренних клеток, которые, определённым образом соединившись, образуют зародышевое начало – гипобласт, за счёт репликации которого в дальнейшем увеличивается длина зачатка зародыша. Наружные же клетки перидермы, кроме процесса обрастания и эпителиальных образований, иных функций не несут.

### *IV этап – гастрюляция*

Возраст 2 сут 12 ч. – образование краевого язычка, (рис. 4, Ж-И).

Диаметр бластодиска увеличивается с 0,9 до 1,5 мм. Бластодерма начинает перемещаться в сторону вегетативного полюса, все более охватывая желточный мешок. Слой клеток бластодермы при этом уменьшается, а наиболее утолщенная часть бластодиска образует краевой узелок. Увеличиваясь в длину, последний расслаивается на экто-, энго- и мезодерму и принимает вид краевого язычка.

Возраст 3 сут (рис. 4, К, Л). Длина тела зародыша 1 мм. Впереди головного отдела верхняя стенка бластоцеля уменьшается и выпячивается, приобретая полусферическую форму. Этот участок



**Рис. 4.** Этапы дробления, бластулы и гастрюлы, сопровождающиеся обрастанием желточного мешка. Рисунки ,4, B, Г, З, К, М выполнены боковым микрофотографированием.

бластоцеля, ограниченный снизу перибластом, назван (Соин, Черняев, 1961) перибластическим синусом. Этот временный орган принимает на себя совместно с жировыми каплями, вероятно, гидростатическую функцию, удерживая головной отдел зародыша в наиболее обширной части перивителлинового пространства. Как показали исследования Д.А. Павлова (1979), полость перибластического синуса ограничена клетками перидермы, размеры которых в

несколько раз превышают размеры внутренних клеток зародышевого диска.

Возраст 4 сут (рис. 4, *М*). Бластодерма последовательно обрастает свободную часть желточного мешка, которая принимает образное название желточной пробки. Желточная пробка оконтурена валиком утолщенной перидермы. Тело эмбриона охватывает около 1/3 окружности желтка, головной отдел утолщен. Средняя температура развития на данном этапе 9 °С, время его прохождения 3 сут.

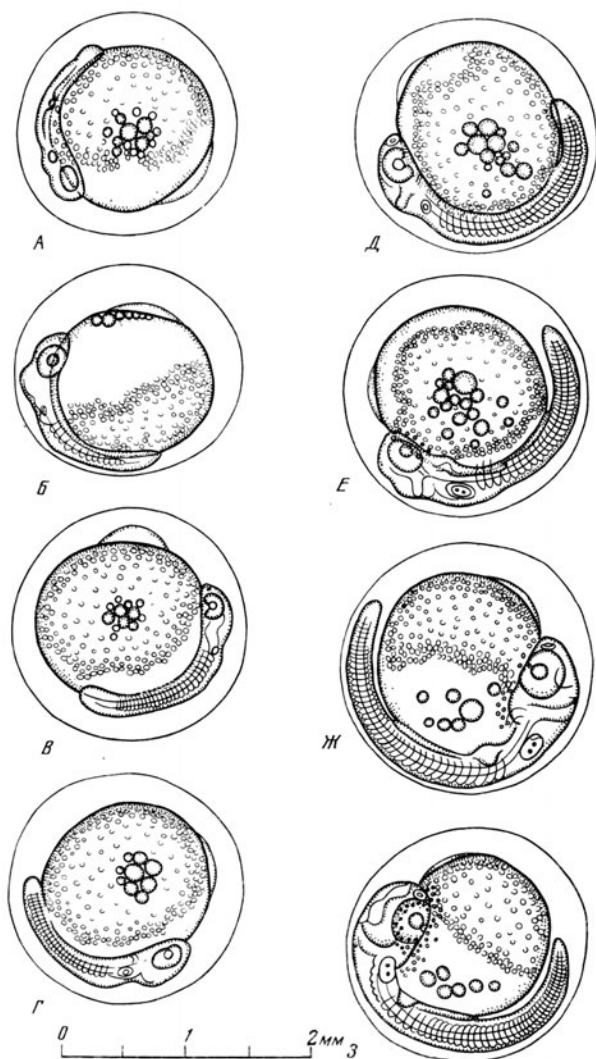
*V этап – органогенез*, образование нервной трубки, хорды, мускулатуры, отделов мозга и дальнейшее увеличение длины тела за счет роста хвостовой почки. Время 5 сут (рис. 5, *а*). Желточная пробка полностью замкнута. Примерно в середине тела зародыша, длина которого составляет 1,6 мм, образован первый мезодермальный сегмент. По бокам головы выпячиваются глазные пузыри, позади них на некотором расстоянии заложены слуховые плакоды. Возраст 7 сут – образование хрусталика в глазах эмбриона (рис. 5, *б*). В туловище насчитывается 15 миотомов, длина эмбриона 1,78 мм. В головном отделе произошло формирование переднего, среднего и заднего отделов мозга. На переднем конце головы образованы обонятельные плакоды.

Возраст 8 сут – начало роста хвостовой почки (рис. 5, *в*). В теле эмбриона 22 сегмента. Происходит отделение хвостового отдела от желточного мешка и дальнейшее увеличение числа миотомов за счет удлинения хвостового отдела. Хорошо просматривается хорда.

Возраст 10–12 сут – появление сердечной трубки (рис. 5, *г*).

Под передним отделом головы, при длине эмбриона 2,5 мм, появляется прямая сердечная трубка. Перед глазами по обеим сторонам головы образуются обонятельные ямки. Слуховые плакоды, в которых появились полости, превращаются в слуховые капсулы. В теле зародыша 29 сегментов. Средняя температура развития на данном этапе, который проходит за 10 сут, составила 9,5 °С.

*VI этап – образование эмбриональной системы кровообращения.* Происходит закладка грудного пояса, печени, кишечной трубки и пигментация глаз. Возраст 15 сут – образование форменных элементов крови и начало пульсации сердечной трубки (рис. 5, *ж*). Длина эмбриона 4,3 мм. Сердечная трубка разделена на передний и задний отделы и активно пульсирует, но форменные элементы имеются только справа от венозного синуса, где образован кроветворный мешочек, описанный нами у эмбрионов байкальского омуля и сига (Черняев, 1964). У основания первых трех миотомов появляются по бокам тела зачатки грудных плавников. В слуховых



**Рис. 5.** Этап органогенеза (пояснения в тексте).

капсулах образованы два отолита. Формируется кишечная трубка. Слева от нее появляется печень, имеющая крупноклеточное строение. В теле эмбриона 36 сегментов (14 туловищных и 22–24 хвостовых). Тело эмбриона окружено непарной плавниковой складкой. Изгибая хвостовой отдел то вправо, то влево, зародыш переваливается з/три оболочки с боку на бок, изменяя центр тяжести. Пе-

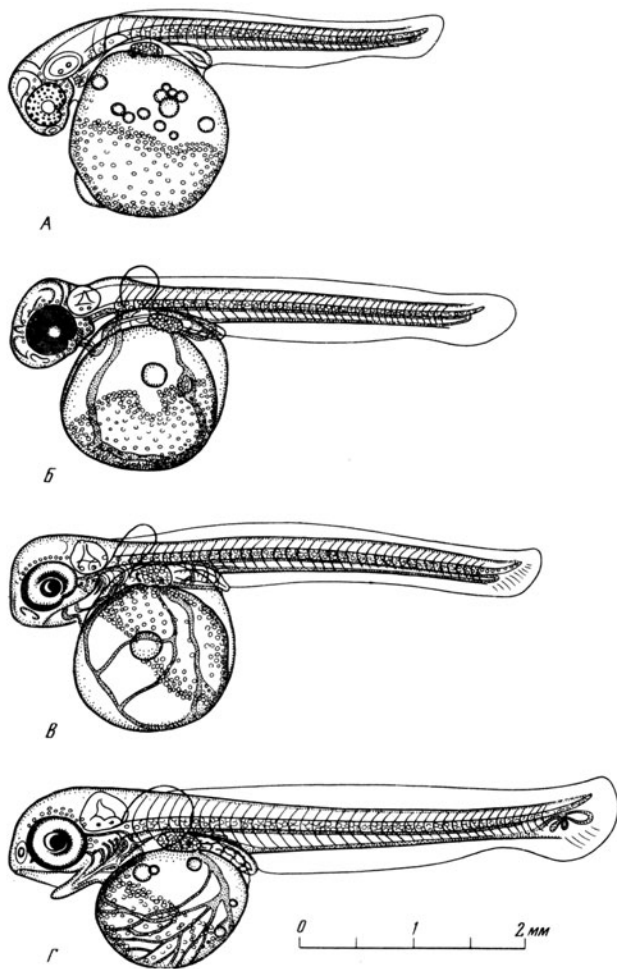
риодические перемещения зародыша внутри икринки способствуют перемешиванию перивителлиновой жидкости и газообмену.

Возраст 16–17 сут – начало пигментации глаз и появление форменных элементов крови (рис. 5, з; 6, а). Начиная с этой стадии развития и до выклева, эмбрионы зарисовывались вынутыми из оболочки и обездвиженные с помощью наркоза – 0,5%-ного водного раствора уретана.

В глазах эмбриона появляется чёрный пигмент меланин. В слуховых капсулах образуются полукружные каналы. Размеры грудных плавников увеличиваются. Печень полностью обособляется от кишечника, в котором наблюдается слабая перистальтика. Головной отдел эмбриона начинает отделяться от желточного мешка. Появляется зачаток жаберной крышки. Вокруг глаз и на желточном мешке образуются железы вылупления. Сегментация мезодермы заканчивается: в теле эмбриона 12 туловищных и 26–28 хвостовых сегментов. Кровь из сердечной трубки по короткой брюшной аорте поступает в спинную аорту, затем по хвостовой артерии и вене омывает хвостовой отдел, доходит до кишечной трубки, загибается под неё и по подкишечной вене впадает через левый кювьеров проток в венозный синус.

Возраст 19 сут – полная пигментация глаз (рис. 6, б). Длина эмбриона 4,5 мм. Кровеносная система усложняется. Появляется парная мандибулярная дуга аорты. Кровь из хвостового отдела по парным задним кардинальным венам поступает через кювьеровы протоки в венозный синус. Появляется кишечная артерия, кровь из которой омывает кишечную трубку, затем по подкишечной вене собирается в печень и из печени выходит на желточный мешок, где ветвится в виде печёочно-желточной вены, омывая левую сторону желточного мешка, и впадает через левый кювьеров проток в венозный синус сердца. Эмбрион активно ворочается внутри оболочки, перемешивая перивителлиновую жидкость, и мелкие жировые капли собираются в одну крупную каплю диаметром около 0,25 мм. Размеры перибластического синуса сокращаются до минимума, и к концу этапа этот провизорный орган редуцируется полностью. Размеры грудных плавников и печени увеличиваются. Температура развития на данном этапе 9–10 °С.

*VII этап – образование подвижного жаберно-челюстного аппарата.* Возраст 22 сут (рис. 6, в). Глаза покрываются гуанином, зрачок становится чёрным. Длина эмбриона 5 мм. В хвостовой части плавниковой каймы появляются зачатки опорных элементов, плавниковых лучей, образуется зачаток нижней челюсти. По первым двум жаберным сосудам кровь начинает омывать жаберные



**Рис. 6.** Этап развития эмбриональной системы кровообращения (пояснения в тексте).

дужки. Печёночно-желточная вена начинает ветвиться по левой стороне желточного мешка.

Возраст 24 сут (рис. 6, г). Начало пигментации туловища. Длина эмбриона 5,5 мм. Над кишечной трубкой образуются первые три меланофора. Все жаберные сосуды наполнены кровью. В мандибулярную дугу аорты впадает гиоидный сосуд. Появляется зачаток псевдобранхий. Хвостовая артерия выходит на хвостовую плавниковую складку и ветвится по ней, образуя дополнительную сеть

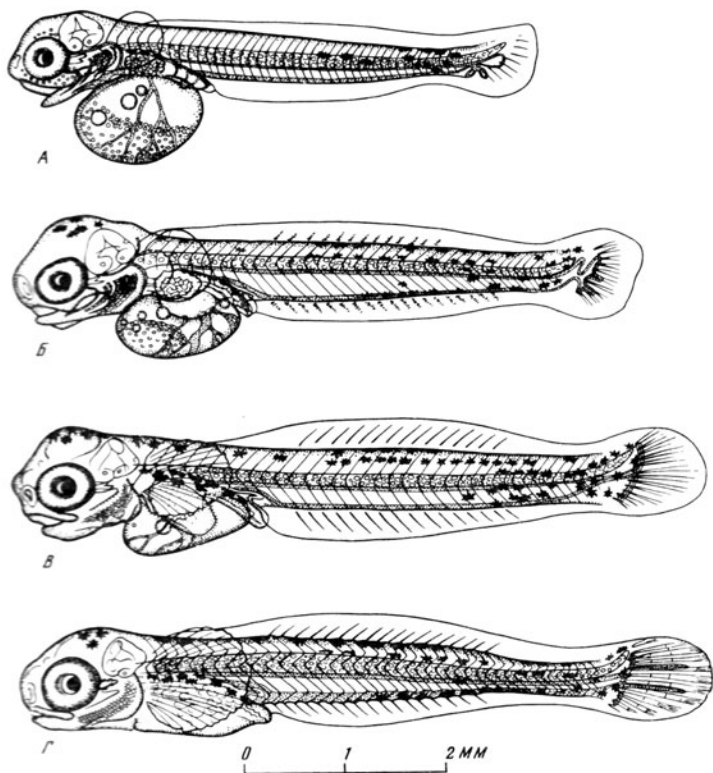
капилляров, компенсирующих сокращающуюся сеть на желточном мешке, которая несет дыхательную функцию (Соин, 1968). Густая сеть кровеносных сосудов омывает левую и нижнюю части желточного мешка. Длина грудных плавников достигает 0,6 мм. Диаметр желточного мешка сокращается ещё более.

На рис. 7, а-г изображены эмбрионы желтокрылого бычка в возрасте 26, 28, 30 и 34 суток развития. Происходит подготовка эмбриона к выклеву из оболочек и переходу к жизни во внешней среде. По мере сокращения размеров желточного мешка сокращается и сеть капиллярных кровеносных сосудов на его поверхности. В силу этого хвостовая артерия все более интенсивно ветвится по лопасти хвостового плавника, протягивая свои капилляры даже вдоль формирующихся костных лучей. На жаберных дужках образуются жаберные лепестки. Тело эмбриона постепенно покрывается меланофорами, которые сначала группируются вдоль кишечной трубки. На 26-е сутки развития несколько пигментных клеток образуются в хвостовой части тела эмбриона.

На 28-е сутки развития меланофоры появляются в головном отделе, вдоль спинного и брюшного краёв тела. Стенки кишечной трубки покрываются складками, около печени кишечная трубка делает сначала петлю, которая затем превращается в желудок. Сверху над кишечной трубкой заметен мочеточник, соединяющий пронефрос с мочевым пузырём. Жаберно-челюстной аппарат начинает функционировать. Длина грудных плавников увеличивается с 0,6 до 1,2 мм. Начиная с 28-х суток развития, формируются лучи спинного, анального и хвостового непарных плавников, а позже и грудных.

*VIII этап – выклев эмбриона из оболочки.* Возраст 34 сут (рис. 7, г). Желточный мешок значительно сократился. Большую часть брюшной полости занимает сильно увеличившаяся в размерах печень с желчным пузырем, а также желудок. В желточном мешке сохраняется небольшая жировая капля. После выклева личинки в вечернее время всплывают к поверхности и начинают активно питаться зоопланктоном. В Байкале выклев происходит в середине июля при температуре воды 10–12 °С. Фактически выклев желтокрылки происходит на этапе смешанного питания. Эмбрион после выклева в естественных условиях имеет длину 7,6 мм. Во втором спинном плавнике сформировано 17 лучей, в анальном – 17, в хвостовом – 11, а в грудных – по 13–14 лучей. Появляются зачатки лучей в первом спинном плавнике. Крупные пигментные клетки – меланофоры расположены в четыре ряда над кишечником и в три





**Рис. 7.** Этапы формирования подвижного жаберно-челюстного аппарата и выклева (пояснения в тексте).

ряда вдоль хвостового отдела. Под глазами сохраняется несколько желёз вылупления.

### **Личиночный период развития желтокрылки**

*IX этап – смешанное питание.* Возраст 10 сут после выклева (рис. 8, а). Длина личинки 8,5 мм. Рот полулунный. В первом спинном плавнике заложено шесть костных лучей. На брюшной стороне тела закладываются брюшные плавники. На спинной и брюшной сторонах тела сформирована косая мускулатура, что позволяет личинкам совершать уже более сложные плавательные движения.

*X этап – полное экзогенное питание.* Возраст 12 сут. после выклева. Длина личинки 13,7 мм. Грудные плавники достигают аналь-

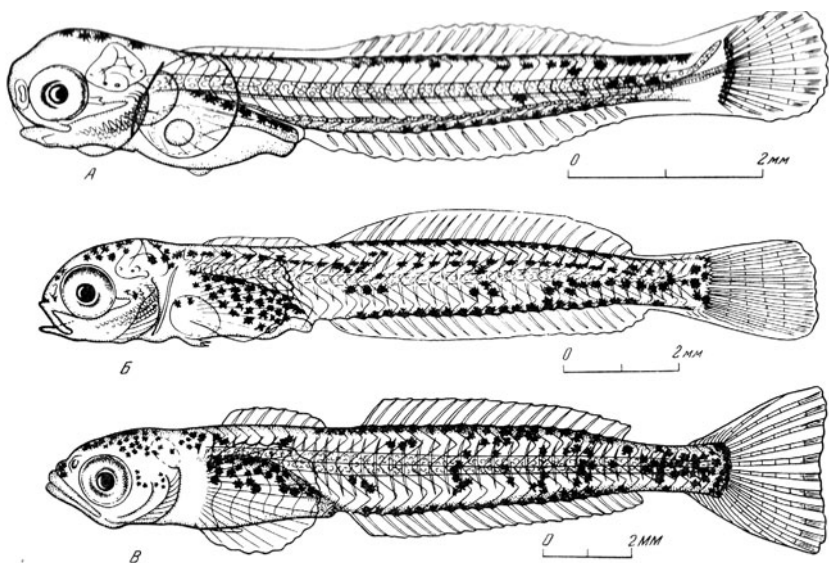


Рис. 8. Этапы личиночного развития желтокрылого бычка.

ного отверстия, длина их составляет 1,4 мм. Первый спинной плавник, в котором образовано восемь костных лучей, обособляется от второго спинного, высота которого увеличивается. В анальном плавнике 21–22 луча. Увеличивается членистость лучей хвостового плавника. Формируются части осевого скелета, появляются зачатки гемальных и невралных дуг позвонков. По бокам тела и на брюшной стороне появляются серебристые клетки – иридоциты. Меланофоры, скапливаясь на голове, на желточном мешке и на хвостовом отделе, образуют там поперечные полосы, расчленяя контуры тела личинки, и создают покровительственную окраску. Личинки ловятся в 200–600 м от берега, в основном ночью, так как днём избегают орудий лова.

*XI этап – мальковый.* Возраст 28 сут после выклева (рис. 8, б).

Длина молоди желтокрылой широколобки 21,2 мм. Плавники полностью сформированы, хвостовой плавник имеет выемку. Тело становится почти непрозрачным. Однако остистые отростки позвонков ещё просвечивают. Бока тела всё больше покрываются иридоцитами, и малёк приобретает пелагическую окраску. Заострённое рыло малька завершает большой полунижний рот. Возраст 31 сут (конец августа). Малёк достиг размеров 22,2 мм (рис. 8, б). На

Таблица. Сравнение развития желтокрылого и длиннокрылого бычков

Температура воды, продолжительность развития, морфологические параметры на этапах развития	Желтокрылый бычок	Длиннокрылый бычок	Примечания	
I. Этап оплодотворения. Активации и набухания икры				
Диаметр ненабухшей зрелой яйцеклетки, мм	1,6-1,7	1,5-1,6	Икра желтокрылого бычка имеет скопления гранул желтка у нижнего полюса желтка. Икра длиннокрылого бычка, помимо нижнего скопления гранул, имеет скопления мелких гранул у верхнего полюса желтка рядом с немногочисленными жировыми каплями	
Диаметр набухшей зрелой яйцеклетки, мм	1,9-2,0	2,0-2,1		
Диаметр желтка после набухания, мм	1,4	1,4		
Относительная величина перивителлинового пространства (отношение диаметра яйца к диаметру икринки)	1,39	1,46		
Относительная величина плазмы и желтка	0,73	0,7		
Количество жировых капелек, шт.	15-26	1-5		
Температура воды на этапе, °С	3,0	0,6		
Время прохождения этапа, ч	4	9		
II. Этап дробления бластодиска				
Время наступления этапа, сут	1	1		
Продолжительность этапа развития, сут	2	10-11		
Температура воды, °С	6-8	0,6		
III. Этап бластулы				
Время наступления этапа, сут	2	11-12		
Продолжительность этапа, сут	3	9-10		
Время начала эпимболии до замыкания желточной пробки, сут	3	8		
Температура воды, °С	9,0	0,6		
IV. Этап гаструляции (опущен из-за трудности морфологического выделения)				
V. Этап органогенеза				
Время наступления этапа, сут	5	20-21	Первый миготом появляется у желтокрылого бычка после замыкания желточной пробки. У длиннокрылого бычка первый мезодермальный сегмент образуется до полного замыкания желточной пробки	
Прохождение этапа, сут	10	28-29		
Длина тела эмбриона в момент формирования первого мезодермального сегмента, мм	2	1,5		
Температура воды на этапе, °С	9,5	2,5		

VI. Этап образования эмбриональной системы кровообращения		У обоих видов начало развития эмбриональной системы кровообращения совпадает с началом пигментации глаз. Появляется железа вылупления.
Время наступления этапа, сут	15	
Продолжительность этапа, сут	5-7	20-22
Количество сегментов в начале этапа	36	55
Длина тела эмбриона, мм	4,3	4,3
Температура воды на этапе, °С	9-10	4,0
VII. Этап образования подвижного жаберно-челюстного аппарата		
Время наступления этапа, сут	20-22	68-70
Продолжительность этапа, сут	12-14	20-30
Длина тела эмбриона, мм	5	6,5
Температура воды на этапе, °С	10-11	6
VIII. Этап выклева		
Время наступления этапа, сут	33-35	90-100
Количество сегментов, шт.	38(11+27)	48(11+37)
Длина тела эмбриона, мм	7,6	13,5
Температура воды на этапе, °С	10-12	10-12
Количество лучей в плавниках		
I Д	7	8
II Д	17	19
A	21	22
P	15	19
C	11	12
У желтокрылого бычка меланофоры появляются на хвостовой части и в один ряд вдоль кишечной трубки. У длиннокрылого бычка меланофоры скапливаются на голове, в хвостовой части и в три ряда над кишечной трубкой		
Меланофоры у желтокрылого бычка вдоль кишечной трубки располагаются в один ряд, у длиннокрылого бычка — четыре-пять рядов		

туловище малька меланофоры и ксантофоры образуют 8–10 поперечных полос. Бока тела из-за множества иридоцитов отливают сербристой окраской. Мальки держатся большими стаями в верхних слоях воды в 500 м и более от берега.

### Заключение

Наши исследования (Черняев, 1973) показали, что принципиальные различия в морфогенезе между желтокрылой (*Cottocomephorus grewingkii*) и длиннокрылой (*C. inermis*) широколобками установить достаточно трудно. Однако, учитывая, что условия развития этих видов несколько отличается (нерестилища длиннокрылого бычка расположены на глубинах свыше 15 м, нерест происходит подо льдом на месяц раньше, чем у желтокрылого), мы делаем попытку, помимо морфологических критериев, сравнить темпы развития этих видов. Для этого несколько иначе составлены сравнительные таблицы, примененные (Дислером, 1957 и Vernier, 1969) для сравнения развития близкородственных форм рода *Salmo*.

Анализ таблицы сравнения эмбрионального развития желтокрылой и длиннокрылой широколобками показывает, что, несмотря на большое морфологическое сходство развития этих видов, наблюдаются и значительные отличия, главным образом в темпах прохождения как отдельных этапов развития, так и всего эмбриогенеза в целом. Различия начинаются уже со зрелых ооцитов: разное количество жировых капель, иное пространственное расположение гранулированного желтка. Темп развития желтокрылки достаточно высокий: развитие проходит за 34 дня на фоне повышения температуры воды с 3 до 12 °С. Эмбриональное развитие длиннокрылки проходит за 90–100 сут на фоне изменения температур с 0,6 до 12 °С. Отмечено, что на этапе органогенеза увеличение длины тела зародыша у желтокрылки происходит быстрее, чем у длиннокрылки, а на этапе развития эмбриональной системы кровообращения размеры тела эмбриона у обоих видов становятся одинаковыми, в момент же выклева длина тела длиннокрылого бычка на 1/3 больше, чем желтокрылого.

Рассмотрение выклюнувшихся эмбрионов ещё раз подтверждает правило Джордана (Jordan, 1891) об увеличении числа меристических признаков у рыб, развивающихся в более холодных условиях. Большее количество сегментов в хвостовой части эмбриона (на 10 миотомов) хорошо иллюстрирует предположение о том, что длиннокрылка произошла от желтокрылки в период последнего похолодания климата и поднятия уровня озера (Черняев, 1973). Новый вид образовался путём приспособления к изменившимся

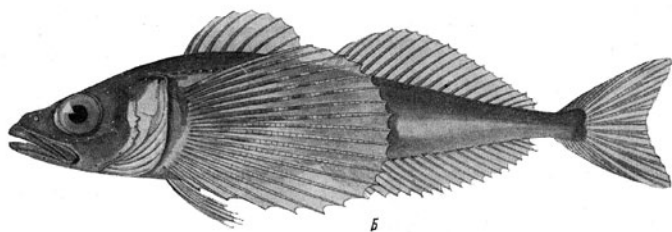
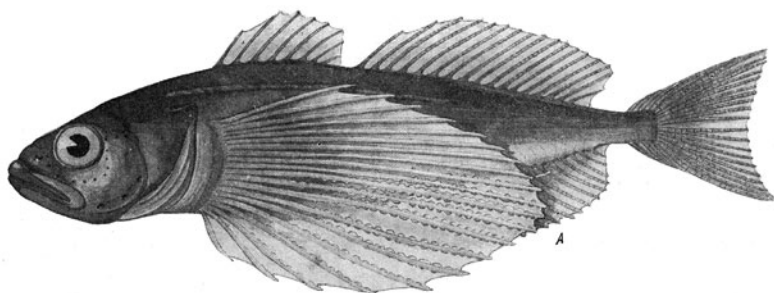
условиям размножения на ушедших в глубину нерестилищах при более низких температурах. Желтокрылка же, которую мы выводим от песчаной широколобки (Черняев, 1977), осталась более теплолюбивой, как, вероятно, и большинство исходных форм, давших столь яркий пример радиации видов-эндемиков в оз. Байкал (Шмальгаузен, 1968).

## РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ДЛИННОКРЫЛОЙ ШИРОКОЛОБКИ *COTTOCOMEPHORUS INERMIS* (ЖАК)<sup>1</sup>

Рассмотрены вопросы экологии размножения и раннего онтогенеза длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Жак.), размножающейся у Ушканьего архипелага Байкала. Данная работа является продолжением публикаций автором результатов исследований размножения и развития эндемичных коттоидных (Cottoidei) рыб Байкала (Черняев, 1971, 1973, 1974, 1977, 1979, 1984; Майборода и др., 1975; Tcherniaev, 1976). Цель настоящего исследования состоит в изучении и описании размножения и развития длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Жак.) — единственного активного хищника дна и пелагиали (Талиев, 1955; Коряков, 1972; Гурова, Пастухов, 1977).

Материал собран в 1967, 1969, 1973 и 1974 гг. Район исследований охватывал южный Байкал, северную оконечность о-ва Ольхон, п-ов Святой Нос и архипелаг Ушканьих островов. Для отлова производителей длиннокрылой широколобки с конца февраля в районе Ушканьих островов со льда толщиной 110–135 см выставляли ставные сети с ячеей 28, 32, 36 и 40 мм на глубинах 20, 50, 80, 110 и 180 м. Всего за 1967–1969 гг. проанализировано 2270 экз. широколобки. С целью обнаружения и исследования нерестилищ под руководством водолазного специалиста Н.С. Резинкова проведено обследование литорали, сублиторали и свала шельфа как подо льдом, так и по открытой воде от уреза до глубины 60 м. Личинок и молодь широколобки в весенний и летний периоды отлавливали большой икорной сетью Расса, буксируемой ботом в ночное время. Для выдерживания самцов, которые на неделю раньше самок подходят к нерестилищам, во льду вырубали садки размером 1 × 1 м и глубиной около 1 м, заполняемые водой через отверстие в дне. В таких садках зрелых самцов выдерживали до подхода самок, а затем использовали для искусственного осеменения икры. Икру инкубировали как в проруби в сетчатом садке, так и в закрытом помещении в чашках Петри. Рисунки стадий развития выполнены при помощи микроскопа и рисовального аппарата как обычным способом, так и разработанным нами методом бокового микрофотографирования с использованием вертикальной камеры (Черняев, 1981).

<sup>1</sup> Черняев Ж.А. 1985. Размножение и развитие длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Jakowlew), (Cottidae) озера Байкал // Вопросы ихтиол., Т. 25, в. 5, С. 794–807.



*Cottocomephorus inermis* (Jak.) – длиннокрылая широколобка Рис. Талиев, 1955.  
А – пос. Лиственичное, глубина 25 м; Б – против северного изголовья Северного Носа, глубина 540 м.

Описание условий размножения и эмбрионального развития длиннокрылой широколобки в литературе отсутствует. Имеются краткие сведения о личиночных и мальковых стадиях развития (Талиев, 1955; Коряков, 1958, 1972). При исследовании эмбриогенеза длиннокрылой широколобки использовалась работа С.Г. Соина и А.Ф. Турдакова (1966), которые описали развитие близкой в систематическом отношении желтокрылки *C. grewingkii* (Dybowski), а также нашу работу (Черняев, 1984), в которой приведены детальные сведения по размножению и развитию желтокрылки популяции Ушканьих о-вов и дана сравнительная таблица морфогенеза и темпа развития с описываемым в данной работе видом.

### Биология размножения

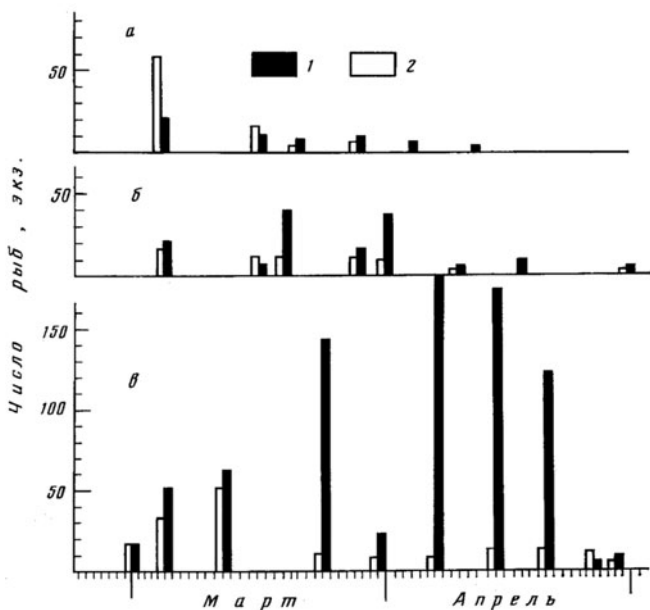
Длиннокрылая широколобка является хищником пелагиали Байкала и активно конкурирует с омулем *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) и большой голомянкой *Comephorus baicalensis* (Pallas), спектр питания с которыми соответственно совпадает на 75–100 и 39–88% (Гурова, Пастухов, 1974). Длиннокрылая широколобка лишь до двухлетнего возраста питается мелким зоопланктоном – *Ephishura* и *Cyclops*. Основными компонентами питания взрослых особей служат планктонные бокоплавы *Macrohectopus* и



молодь бычковых, которые чередуются в зависимости от сезона года, от района озера и численности пищевых объектов. Так, летом 1966 г. в рационе широколобки планктонный рачок-бокоплав *Macrohectopus branitski* составлял 72%, рыба – 24%, а зимой 1967 г. тот же вид составил 3%, рыба 97%. Прожорливость длиннокрылки очень высока, индексы наполнения желудков могут достигать 90% (Гурова, Пастухов, 1974). В свою очередь, длиннокрылка является объектом питания промысловых рыб Байкала – омуля, сига *Coregonus lavaretus* (L.), ленка *Brachymystax lenok* (Pall.), тайменя *Hucho taimen* (Pall.) и др. Только омуль съедает ~ 0,5 тыс. т. молоди длиннокрылки в год (Гурова, Пастухов, 1974). Согласно данным В.Д. Пастухова (1977), байкальская нерпа потребляет взрослых особей *Cottocomephorus inermis* от 16,6 до 22,1 тыс. т в год, что составляет 20,7% от годового рациона стада тюленей или от 6,1 до 22,8% от других пищевых объектов, потребляемых этим видом, что выводит длиннокрылку на второе место в рационе нерпы после малой голомянки *Comephorus dybowskii*. По средним данным, возрастной состав потребляемой широколобки следующий: 1+ составил 40,5%; 2+ – 25,6%; 3+ – 28,2%; 4+ – 4,5%; 5+ – 1,1% (Гурова, Пастухов, 1974). Основываясь на этих данных, В.Д. Пастухов предполагал, что запасы этого вида в Байкале находятся в пределах 30,0 тыс. т.

Длиннокрылая широколобка распространена по всей акватории озера, однако в северной части Байкала она встречается несколько чаще, чем в южной (Коряков, 1972). По вертикали широколобка распространена от 10–15 до 1000 м и более. Рыбы совершают вертикальные миграции днём в глубины, а ночью к поверхности. Летом широколобка придерживается глубин 200–1000 м, а зимой 5–700 м (Галиев, 1955). Погружение в батискафах летом 1977 г. показало, что широколобка встречалась до глубин свыше 400 м (Кожова и др., 1979).

Со второй половины февраля к берегу подходят прекратившие питание самки с гонадами IV стадии зрелости и распространяются на глубинах порядка 20 м. Подошедшие через некоторое время самцы распределяются по нерестилищам, и только после этого самки опускаются к районам нерестилищ. По нашим наблюдениям, косяки самцов и самок следуют к нерестилищам отдельно (или косяк состоит из одноразмерных особей). Это вызвано хищничеством самцов, которые продолжают питаться до приобретения брачного наряда, и случаи каннибализма наблюдаются довольно часто. Нами был пойман крупный самец, брюшная полость которого была непомерно растянута. При вскрытии в его желудке обнаружили четырёх икранных самок того же вида. Ткани, покрывающие брюшинную полость самца, были настолько растянуты, что проглоченные

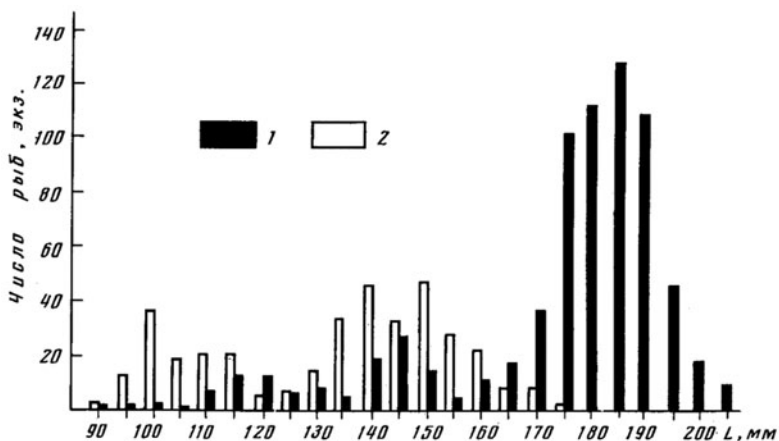


**Рис. 1.** Динамика уловов производителей длиннокрылой широколобки. На разных глубинах – 20 (а), 50 (б) и 80 (в) метров в 1967 г. 1 – самцы, 2 – самки.

рыбы просвечивали, так же как это наблюдал при погружениях в батисфере в океанские глубины у Бермудских островов океанолог Вильям Биб (1936) у глубоководной рыбы хиазмодуса, у которого сквозь оостянутые ткани брюшной области просвечивали проглоченные им крупные рыбы!

В 1967 г. массовый подход самцов к нерестилищам наблюдался с 22 марта по 22 апреля с пиком хода 29 марта, а в 1969 г. с 13 марта по 30 апреля с пиком хода 26 марта. Подход самок к нерестилищам в 1967 г. наблюдали с 6 марта по 13 апреля без ярко выраженного пика, а в 1969 г. с 15 марта по 14 апреля с пиком хода 9 апреля. Начало нереста в 1967 г. наблюдали 20 марта, конец – 26 апреля. Самцы и самки с гонадами VI стадии зрелости появились в уловах 13 апреля. В 1969 г. начало нереста наблюдали 28 марта, конец – 14 апреля. Самки на VI стадии зрелости стали попадаться с 5 апреля. Таким образом, в 1967 г. нерест прошел за 36, а в 1969 г. за 18 сут (рис. 1). В 1967 г. соотношение самцов и самок составило 3: 1 (1800 экз.), а в 1969 г. 1:1,5 (475 экз.).

Анализ материалов размерного состава нерестового стада широколобки показал, что в 1967 г. наблюдались самцы трёх размерных групп: 115–120, 140–150 и 175–195 мм, а самки – двух групп:



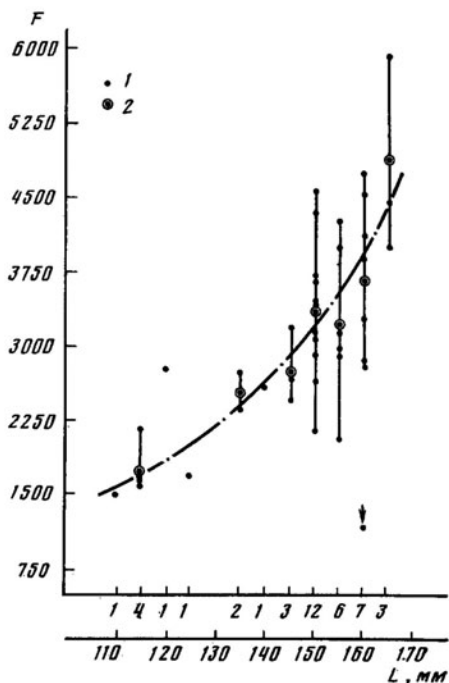
**Рис. 2.** Размерный состав нерестовой популяции длиннокрылой широколобки района Ушканьих островов. 1, 2, как на рис. 1. Самцов 740 экз., самок 357 экз.

95–115 и 130–160 мм. В 1969 г. размерный состав самцов также имел три группы: 100–120, 130–160 и 170–205 мм, размерный состав самок имел две группы: 100–140 и 150–170 мм (рис. 2).

Средняя плодовитость самок в 1967 г в возрасте 1+ была 1420 икринок при колебаниях 110–1900, в возрасте 2+ – 2660 икринок, с колебаниями 1500–3790 и в возрасте 3+ плодовитость несколько снизилась и составляла 2655 при колебаниях 2380–2880 икринок. Таким образом, средняя плодовитость по всем возрастным группам равнялась 2245 икринок. В 1969 г. плодовитость самок колебалась от 1250 до 3900 икринок со средним значением (по 42 экз.) 3130 шт. Зависимость плодовитости самок от длины тела отражена на рис. 3.

Обычная окраска самцов и самок пелагическая и, по описаниям Д.Н. Талиева (1955), следующая: спинная часть туловища чёрно-фиолетового цвета, в задней половине этот цвет резко отличается от серебристо-белых боков. В передней части туловища буровато-фиолетовый цвет спускается ниже и захватывает значительную часть области грудных плавников. Голова бурая. Нижняя часть туловища ярко-белая с серебристым отливом. Спинные и грудные плавники у самцов тёмно-коричневые с фиолетовым оттенком, у самок бурые. Брюшные плавники белые, анальный плавник светло-бурый, нередко с тёмной каёмкой на конце. Какие-либо пигментные пятна на теле отсутствуют.

В брачный период у самок наблюдаются незначительные изменения окраски: на боках тела появляется розовато-фиолетовый от-

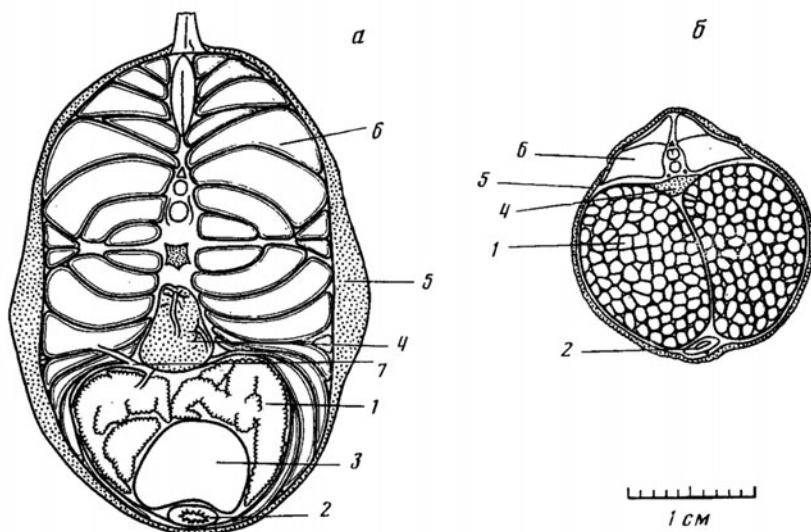


**Рис. 3.** Зависимость плодовитости (F) самок (41 экз.) длиннокрылой широколоб-ки от длины тела (A, мм). 1 – индивидуальная плодовитость; 2 – средняя для размерной группы. Стрелкой отмечена особь с одной гонадой.

лив и несколько чернеет верхняя часть туловища. Брачный наряд самца ярко выражен и характеризуется следующими морфологическими и цветовыми изменениями: всё тело и голова окрашиваются в чёрно-фиолетовый цвет, грудные плавники приобретают яркую жёлто-оранжевую окраску. Первый спинной плавник окрашивается в чёрно-фиолетовый цвет, но по его верхнему краю проходит ярко-жёлтая оторочка. Второй спинной плавник приобретает жёлтый оттенок на чёрном фоне. Анальный плавник становится жёлто-серым, а лучи его приобретают розоватый оттенок. На внутренней поверхности грудных плавников появляются роговые бугорки. При образовании брачного наряда самца происходит утолщение кожных покровов за счёт увеличения толщины эпителия от 43 до 130 мкм, и кориума от 34,6 до 190 мкм (Майборода и др., 1975). Таким образом, толщина кожных покровов у самца увеличивается от 77,6 до 320 мкм. Бугорки на внутренней поверхности грудных плавников состоят из коллагеновых волокон и расположены вдоль лучей грудных плавников, но не связаны с местами со-

членения лепидотрихий. Брачные бугорки у самцов после нереста не исчезают, самки же вскоре гибнут. Бугорки отсутствуют у молодых самцов, принадлежащих к группе пополнения.

Поперечные срезы через туловище самца и самки широколобки на IV стадии зрелости гонад, сделанные с замороженных экземпляров, представлены на рис. 4. Большая часть полости тела самца заполнена зрелыми гонадами и непомерно увеличенным мочевым пузырём. Нами (Черняев, 1973, 1977) уже отмечалось это явление и высказывалось предположение, что у байкальских бычков-подкаменщиков во время нереста и охраны гнезда резко усиливается функция почек и мочевого пузыря, в мочеполовом синусе примешивается и сперма. Мы также предположили (Черняев, 1979), что в период размножения выделения мочевого пузыря самцов, которые намного раньше самок приходят на нерестилища, играют для последних роль аттрактантов, так как гнездовые участки под камнями, доставшиеся в яростных дуэлях, будут немедленно заняты другими самцами в случае, если охранявший их самец пустится в поиски партнёрши. Исследования Т.М. Дмитриевой и В.А. Остроумова (1984) показали, что источником полового ферромона у желтокрылки является моча самца, действующая на обонятельные рецепторы самки даже в разведении  $10^{12}$ .



**Рис. 4.** Поперечные срезы через туловище самца (а) а самки (б). 1 – гонады, 2 – кишечник, 3 – мочевой пузырь, 4 – почки, 5 – кожные покровы, 6 – туловищная мускулатура, 7 – сосуды.

Наши исследования производителей, кладок и гнёзд желтокрылки обнаружили у этого вида ярко выраженный брачный наряд. В период, предшествующий нересту, грудные плавники самцов становятся ярко-лимонного цвета, а туловище чёрно-вороного отлива. Также в период размножения у самцов наблюдается гипертрофия мочевого пузыря. Кладку охраняет самый крупный и энергичный самец, и по периферии выбранного им камня располагаются мелкие самцы. Таким образом, в осеменении яиц в кладках и охране потомства принимают участие и другие самцы. Это явление наблюдалось нами у песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* (Dyb.) (Черняев, 1977) и у желтокрылки *Cottocomephorus grewingkii* (Черняев, 1984). Вполне вероятно, что такие способы откладки икры и охраны потомства осуществляются и производителями длиннокрылой широколобки.

Изучение кладок и гнёзд желтокрылки также показало, что на охраняемых самцами кладках, как правило, не бывает планарий, пиявок и гаммарид, истребляющих икру, хотя они плотным кольцом окружают кладку на расстоянии 5–7 см от неё. Это позволяет предположить, что удерживать на расстоянии беспозвоночных животных может только репеллент, выделяемый непосредственно самцом. Было также подмечено, что охраняемая самцом кладка никогда не поражается сапролегнией, несмотря на то что в кладке есть погибшие икринки. Если перенести кладку в искусственные условия, то на ней через некоторое время появляется сапролегния. На основании этих наблюдений можно предположить, что выделения почек помимо аттрактантной несут как репеллентную, так и бактерицидную функции. По данным Ю.В. Наточина (1979), почки пресноводных рыб реабсорбируют ионы из мочи, а у морских рыб важнейшей функцией почек является секреция ионов. Байкальские широколобки являются генеративно морскими формами, и свойство морских рыб выделять почками соли, вероятно, может «включаться» во время нереста. Совершенно не выдерживающие какое-либо увеличение минерализации воды байкальские беспозвоночные, вероятно, не могут преодолеть барьер растворов, выделяемых из мочевого пузыря самцами широколобок, и не нападают на кладки икры. В случае гибели самца у гнезда планарии и гаммариды сразу приступают к его пожиранию.

На рис. 4, а хорошо заметно утолщение кожных покровов самца. Эпителиальные ткани самки изменений почти не претерпевают, но вся их брюшная полость заполнена гонадами со зрелыми ооцитами (рис. 4, б).

Поведение самцов и самок на нерестилищах наблюдать нам не удалось, поскольку нерестилища не были обнаружены, несмотря

на значительный объём подлёдных водолазных работ до глубины 90 м. При тралениях весной в ночное время вокруг архипелага Ушканьи острова на поверхности воды над предполагаемыми нерестилищами нами обнаружены большие скопления вылупившихся личинок. Они находились над свалом глубин, в верховьях каньонов, у южного побережья Большого Ушканьего острова и у северо-восточной оконечности о-ва Топкий из группы Малых Ушканьих островов. Учитывая опросные данные исследователей и рыбаков, можно предположить, что нерестилища длиннокрылой широколобки расположены на свале глубин в скоплениях крупных валунов и нагромождениях крупного обломочного материала.

Д.Н. Талиев (1955) пишет о нахождении кладки длиннокрылой широколобки, которая попала вместе с охранявшим её самцом в ставные сети на глубине 10 м у мыса Арул в Малом море. Е.А. Коряков (1972) указывает, что им в июне 1964 г. была добыта кладка этого вида на коряге в проливе Пещерка между Большим и Малым Ушканьими островами на глубине 50 м. К сожалению, ни описаний, ни фотографий, ни размеров этих кладок не сохранилось. Но о мощности нерестилиц у Ушканьих островов можно судить по факту поимки в 35-метровый конец сети, за 1 сут. на глубине 80 м 460 производителей (450 самцов и 10 самок) общей массой 35 кг. По аналогии с самцами близкородственной желтокрылки мы предполагаем, что самцы длиннокрылой широколобки во время охраны гнезда не питаются и после вылупления личинок погибают. Нами в июле на глубине 60 м было поймано несколько экземпляров самцов чёрного цвета со слабыми признаками жизни. Пойманные самцы имели гонады на VI стадии зрелости, были крайне истощены, малоподвижны и не питались. По аналогии с самками желтокрылки, смертность которых после первого нереста составляет порядка 80% (Коряков, 1972), можно предположить, что большая часть самок длиннокрылой широколобки после нереста погибает. На повторный нерест остаются скорее всего молодые самки, сумевшие перейти на активное питание после нереста.

## Ранний онтогенез

### Эмбриональный период развития

9 апреля 1967 г. и 5 апреля 1969 г. было проведено искусственное осеменение икры длиннокрылой широколобки.

*I этап* (набухание икры, образование перивителлиновой полости и плазменного бугорка). Зрелая ненабухшая икринка широколобки имеет шарообразную форму, диаметр её в зависимости от размера и

возраста самок колеблется от 1,5 до 1,6 мм. Окраска икры у разных самок варьирует от светло-соломенной до тёмно-оранжевой, чаще всего – оранжевая. Яйца принадлежат к мезоплазматическому типу.

При оводнении икры наружная, вторичная оболочка становится клейкой, и икринки склеиваются между собой, а вся кладка приклеивается к субстрату. Клейкость наружной оболочки сохраняется около 1 ч, а затем способность к приклеиванию утрачивается, прочность же оболочек увеличивается. Под оболочку икринки при набухании проникает вода, и происходит её растяжение и увеличение диаметра икры до 2,0–2,2 мм. На рис. 5, *a – г* изображены различные фазы набухания икры через 1; 5; 20 и 60 мин. Анимально-вегетативная ось яйца располагается всегда горизонтально. В верхней части яйца находятся 3–4 мелкие жировые капли. В период созревания яйца наблюдается расслоение желтка. После прикрепления их к субстрату в нижней трети яйца располагаются мелкие белые гранулы, средняя часть заполнена прозрачным оранжевого цвета желтком, а верхняя часть – мелкими желтоватыми гранулами желтка (рис. 5, *a*). Это хорошо видно при рассмотрении яйцеклетки сбоку. Наличие скопления мелких гранул желтка в верхней части яйца вместе с жировыми каплями является видовым признаком длиннокрылой широколобки, у желтокрылки такого распределения желтка не наблюдается (Соин, Турдаков, 1966; Черняев, 1984).

Через 1 ч после попадания икринки в воду при температуре воды 0,6 °С на анимальном полюсе появляется плазменный бугорок диаметром 0,6 мм и высотой 0,2 мм (рис. 5, *г, д*). Наблюдаются необычные очертания желтка (рис. 5, *д*), вызванные сокращениями цитоплазматического слоя, что у других видов рыб было описано П.Н. Резниченко (1964). Такая эмбриональная моторика обычно предшествует появлению первой борозды дробления и образованию двух бластомеров.

*II этап (дробление).* Через 8,5–9 ч после оводнения и активации икры наблюдается образование двух бластомеров (рис. 5, *е, ж*). Для инкубации при естественной температуре воды 0,15° икра была опущена в прорубь. При данной температуре появление второй борозды дробления и образования 4 бластомеров произошло через 7 ч, т.е. в возрасте 16 ч (рис. 5, *з*). Формирование 8 бластомеров имело место в возрасте 2 сут 4 ч (рис. 5, *и*). В возрасте 4 сут. наблюдалась стадия средней морулы (рис. 5, *к*), а еще через 5 сут. – поздней морулы (рис. 5, *л, м*). Шапочка бластомеров состоит из очень мелких клеток. На этом этапе дробления, продолжавшийся 11 сут. при температуре 0,1–0,6°, заканчивался. С момента активации, яйцо за счёт сокращений цитоплазматического слоя желтка совер-



шает внутри перивителлинового пространства медленные вращательные движения, способствующие диффузному газообмену (Резниченко, 1964, 1982).

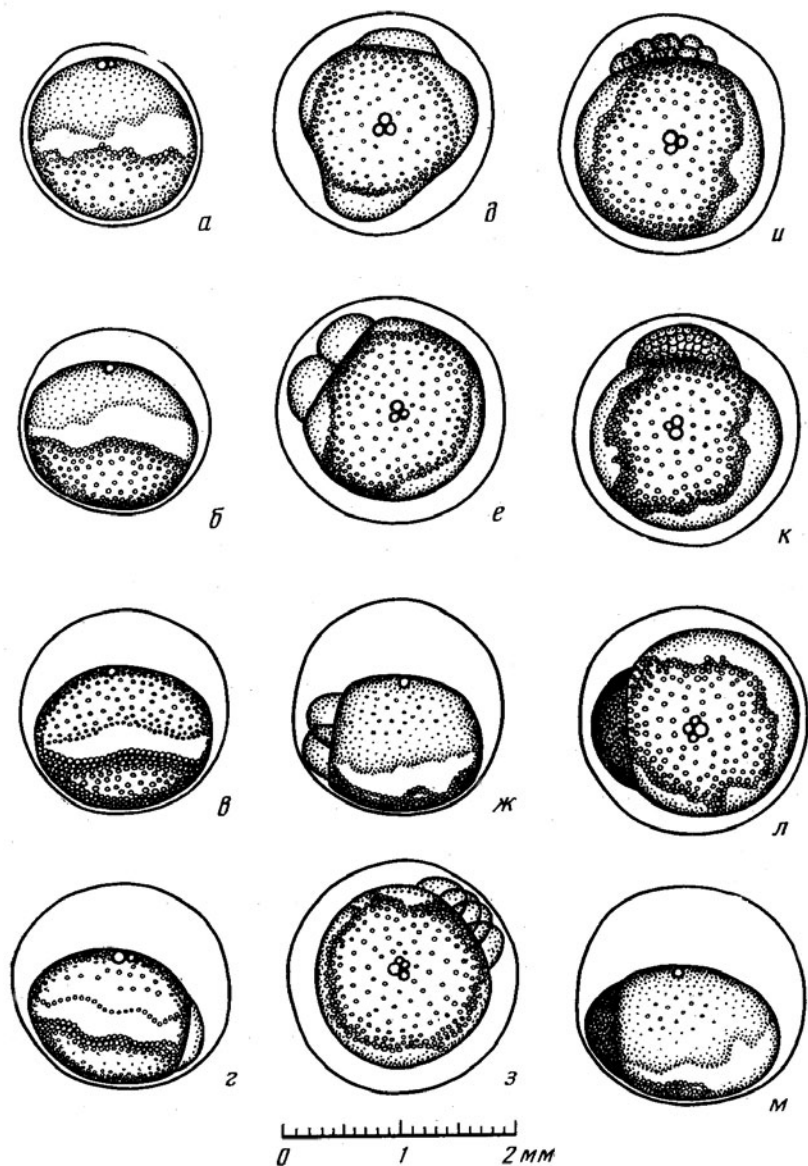


Рис. 5. Этапы набухания и дробления икры, *а-г, ж, м* – вид сбоку, остальные – вид сверху. Пояснения в тексте

*III этап (бластула).* На 11-е сутки развития внутри бластодиска просматривается полость бластоцеля (рис. 6, а), которая закладывается эксцентрично. Продолжительность этапа – 2 сут.

*IV этап (обрастание и гаструляция).* Через 2 суток после появления полости бластоцеля при температуре 0,6 °С начинается процесс обрастания желтка бластодермой. По мере увеличения диаметра бластодиска и его наползания на желток увеличивается полость бластоцеля. Слой клеток сверху утоньшается, и бластоцель превращается в провизорный орган – перибластический синус (Соин, Черняев, 1961). На рис. 6, в – д изображены различные фазы обрастания желтка бластодермой на 1/3 и S соответственно на 14-е и 15-е сут развития. На 16-е сут при температуре 0,4 °С на стадии большой желточной пробки (рис. 6, е) длина тела зародыша составляет 1,5 мм. Большая часть желточного мешка покрыта перидермой. На этой стадии развития хорошо выражено зародышевое кольцо. Дыхательная моторика за счет сокращения цитоплазматического слоя желтка прекращается. Возраст 17 сут. – стадия малой желточной пробки (рис. 6, ж). Эмбрион лежит неподвижно, ориентированный перибластическим синусом вверх. Продолжительность этого этапа при температуре 0,6 °С около 4 сут.

*V этап (органогенез).* На этом этапе происходит образование зачатка нервной трубки, хорды, мускулатуры, зачатка кишечника, формирование глаз, рост хвостовой почки. В возрасте 20–21 сут. развития начинается сегментация туловищной мезодермы, появляется первый сегмент (рис. 6, з). Головной отдел утолщен, длина эмбриона 1,2 мм. Желточная пробка замкнута, но на месте замыкания осталось небольшое углубление. При более высокой температуре воды 4–5 °С появление первого мезодермального сегмента происходит раньше: на 13-е сутки развития.

Возраст 23–24 сут. – появление глазных пузырей (рис. 6, м). Начинается дифференциация головного отдела, позади глазных пузырей закладываются слуховые плакоды. В туловище образовано три мезодермальных сегмента. Размеры перибластического синуса наибольшие, диаметр его основания 0,9 мм.

Возраст 34–36 сут. – образование хрусталика в глазах (рис. 6, к). Длина эмбриона 1,9 мм, в теле насчитывается 26 сегментов, хорошо просматривается хорда. Головной отдел отделяется от желточного мешка, впереди глаз образовались обонятельные плакоды. Хвостовой отдел увеличился и отделился от желточного мешка. Мозг эмбриона дифференцирован на передний, средний и задний отделы. Диаметр перибластического синуса уменьшился до 0,5 мм.

Возраст 43-44 сут — образование зачатков грудных плавников (рис. 6, л). Длина эмбриона 3,4 мм, в теле сформировано 45 сегментов, в головном отделе образовалась обонятельная ямка, в слуховой плакде — полость. Основание перибластического синуса

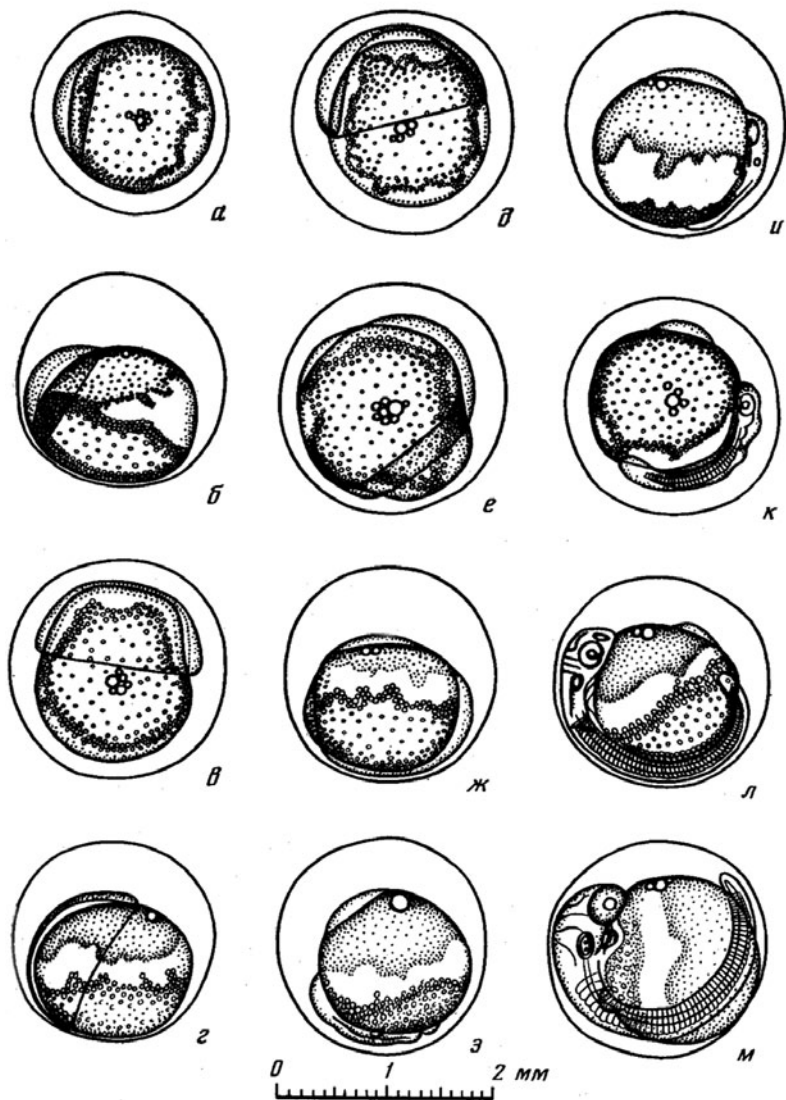


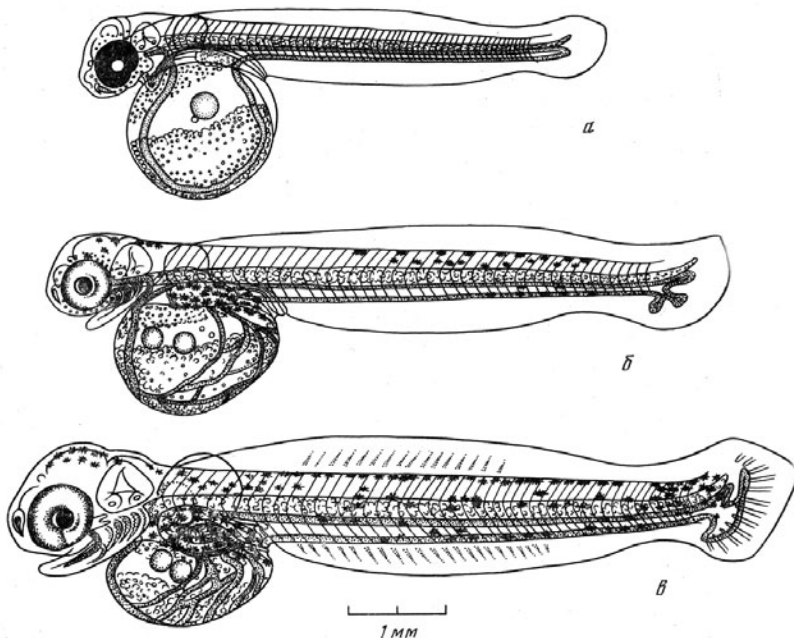
Рис. 6. Этапы бластулы, обрастания и гастрюляции, органогенеза, б, г, ж-и, л — вид сбоку, остальные — вид сверху. Пояснения в тексте.

уменьшилось до 0,4 мм. Под головным отделом сформирована изогнутая сердечная трубка. Эмбрион слабо подвижен, изгибаясь вправо и влево, он изменяет центр тяжести и переворачивается внутри перивителлиновой полости, при этом жидкость обтекает его, ускоряя диффузию газов через оболочку.

*VI этап (образование эмбриональной системы кровообращения).* Возраст 48–50 сут, начало пигментации глаз (рис. 6, м). Длина тела эмбриона 4,3 мм, в туловищном и хвостовом отделах образовано максимальное число сегментов – 55. В глазах появились отдельные скопления черных пигментных клеток, содержащих меланин. В слуховых капсулах образовано по два отолита. Грудные плавники немного увеличились, но ещё неподвижны. Сердечная трубка пульсирует, правым кьюьеровым протоком она соединена с кроветворным мешочком, наполненным форменными элементами крови. Аналогичный орган описан нами (Черняев, 1964) у зародышей омуля и сига. Эмбрион совершает активные машущие движения хвостовой частью. На протяжении этого этапа развития температура воды в Байкале составляла 2,5°C; уже наступил май, но озеро ещё сковано льдом.

Возраст 60 сут. Произошла полная пигментация глаз меланином (рис. 7, а). Сформирована замкнутая система эмбрионального кровообращения. Длина тела эмбриона примерно 5,5 мм. На зачатке жаберной крышки, на верхней челюсти и на голове вокруг глаз образовано большое число желёз вылупления. Как показали исследования ряда учёных (Зотин, 1954; Бузников, Игнатьева, 1958; Попов, Зотин, 1961), выделение фермента вылупления – гиалуронидазы на данном этапе развития вызывает увеличение проницаемости газов через оболочку икры и обеспечивает повышающийся уровень дыхательной активности в момент интенсивного развития эмбриональной системы кровообращения на желточном мешке (Соин, 1962). От кишечной трубки начинает обособляться печень. Жировые капли сливаются в одну. Температура воды – 4 °C. В 15-х числах июня поверхность озера полностью очищается ото льда.

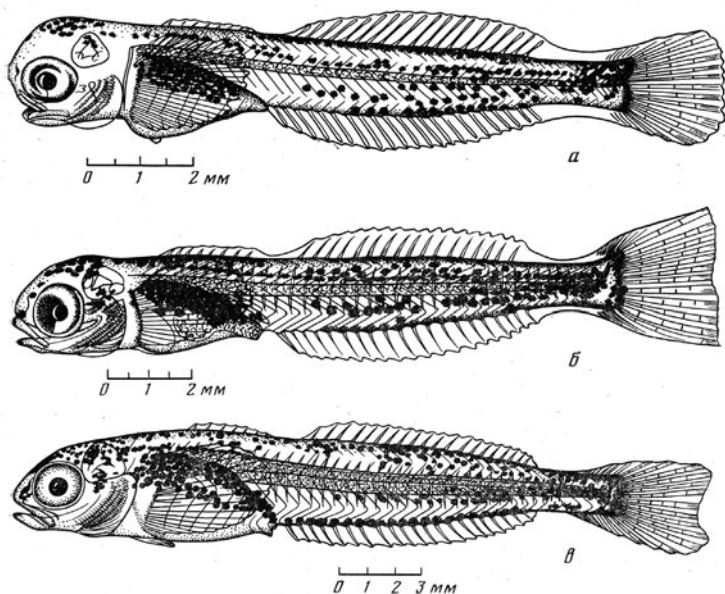
*VII этап (формирование подвижного жаберно-челюстного аппарата).* Возраст 70 сут. Произошла пигментация глаз гуанином, и они приняли бронзовый отлив (рис. 7, б). Длина тела 6,5 мм. На поверхности желточного мешка расположена сеть кровеносных сосудов, играющая дыхательную функцию (Сони, 1968). Образован зачаток нижней челюсти. Грудные плавники недвижные. На внутренней поверхности кишечной трубки появилась складчатость. Печень от кишечной трубки обособилась полностью. Размеры желточного мешка начинают немного сокращаться. На кишечнике по-



**Рис. 7.** Этапы формирования эмбриональной системы кровообращения и состояния жаберно-челюстного аппарата. Пояснения в тексте.

явились первые меланофоры. Температура воды в озере в это время повышается до 6,0 °С.

Возраст 80 сут. Жаберно-челюстной аппарат становится подвижным. Длина тела эмбриона 9,0 мм (рис. 7, в). В плавниковых складках появляются зачатки костных лучей второго спинного, анального и хвостового плавников. Объём желточного мешка значительно сократился. Мелкие меланофоры в пять рядов покрывают желточный мешок над кишечной трубкой. В небольшом количестве они появляются также на верхней части головы и у оснований зачатков спинных и анальных лучей плавниковой складки хвостового отдела. На жаберных дужках образовались зачатки жаберных лепестков, у заднего края глаз заметна псевдобранхия. Описываемое морфологическое состояние предшествует этапу вылупления. К этому времени верхний слой воды прогревается до 8–10 °С, и начинается второе «цветение» водорослей и развитие зоопланктона. Первых личинок у п-ова Святой Нос Г.И. Поповская собрала 6 июля, нами у Ушканьих островов впервые личинки пойманы 12 июля.



**Рис. 8.** Личиночные и мальковый этапы развития. Пояснения в тексте.

*VIII этап (вылупление).* Возраст 90–100 сут. (рис. 8, а). Первые предличинки были пойманы в вечернее время планктонными сетями в поверхностных слоях воды. Длина их 13,5 мм. В теле насчитывалось 48 миотомов. В первом спинном плавнике сформировано 8 лучей, во втором спинном – 19, в анальном – 22 луча, в хвостовом плавнике – 12 ветвистых костных лучей, разделенных сочленениями на четыре членика. В грудных плавниках сформировано 19 костных лучей. Зачатки брюшных плавников формируются на нижней стороне желточного мешка. Рот полунижний, жаберная крышка полностью закрывает дужки, на которых сформированы лепестки. Продольными соединительнотканными прослойками каждый миотом разделяется на верхнюю – спинную и нижнюю – брюшную части, что позволяет личинкам совершать более сложные плавательные движения. Пигментация тела имеет следующие особенности. На голове имеется небольшое скопление нескольких меланофоров, вдоль спины они образуют почти сплошную полосу, их скопление наблюдается также в хвостовом отделе. Все бока предличинки между спинным и анальным плавниками покрыты пигментными клетками. Одной из важных отличительных от желтокрылки особенностей является наличие пяти-шести рядов меланофоров, покрывающих бока тела предличинки над кишечной трубкой и печенью.

## Личиночный период развития

*I этап (смешанное питание).* Личинки всплывают над нерестилищами и держатся в верхних слоях воды, активно питаясь зоопланктоном. В полости тела у них наблюдаются незначительные запасы питательных веществ. Исследования К.И. Москальковой (1978) эмбриогенеза бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) выявили, что у этого вида происходит эмбрионизация личиночных этапов развития, и даже этап свободной личинки отсутствует. У исследуемого нами вида длиннокрылой широколобкой личиночный этап эндогенного питания тоже эмбрионизирован, и вылупление происходит на этапе смешанного питания. На примере судака *Stizostedion lucioperca* (L.) было показано, что вылупление зародышей в зависимости от внешних условий может происходить не только на разных стадиях, но даже на разных этапах развития (Мунтян, 1975; Мунтян и Резниченко, 1978).

*II этап (полное экзогенное питание).* Возраст 20 сут. после вылупления (рис. 8, б). Длина личинки 16,5 мм. Первый и второй спинной плавники ещё соединяются остатками непарной плавниковой складки. Хвостовой плавник также ещё связан остатками непарной плавниковой складки со спинным и анальным плавниками. Брюшные плавники увеличились до 0,5 мм. Сквозь тело личинки просвечивают остистые отростки формирующихся позвонков. Длина грудных плавников составляет 2,4 мм, их задний край достаёт до анального отверстия личинки. Пигментация личинок не меняется, но пигментных клеток становится больше, а на верхней стороне брюшной полости появляются иридоциты, содержащие блестящий пигмент – гуанин.

## Мальковый период развития

Возраст 35 сут после вылупления (рис. 8, в). Длина малька 25 мм. Тело становится более массивным, непарная плавниковая складка полностью редуцирована. В хвостовом плавнике появилась выемка, а в брюшных плавниках сформированы костные лучи, их длина 1,5 мм. Пигментация тела малька почти не меняется: пигментные клетки покрывают головной и спинной отделы, вдоль нижней стороны хвостовой части тянется ряд меланофоров. сконцентрированных у оснований лучей анального плавника. Бока тела в хвостовом отделе почти равномерно покрыты меланофорами. Верхняя сторона кишечника покрыта меланофорами и иридоцитами. Окраска малька становится пелагической. Мальки держатся крупными стаями в 500 м от берега над свалом глубин, в сумерки и

ночью поднимаются в верхние слои воды, где питаются эпишурой и личинками желтокрылки.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нерест длиннокрылой широколобки на нерестилищах Ушканьего архипелага происходит в начале апреля подо льдом. Несмотря на то, что точного местонахождения нерестилищ нам установить не удалось, мы предполагаем, что они находятся в сублиторали, в нагромождениях камней, на глубинах, превышающих 3 м – глубину нереста желтокрылки. Судя по сетевым материалам, самцы охраняют кладки весь период развития икры, а после этого погибают. Эмбриональное развитие происходит за 90–100 сут. при температуре от 0,1 до 6,0 °С с первых чисел апреля до начала июля. Икра широколобки относится к мезоплазматическому типу телолецитальных яиц. В отличие от икры близкого вида – желтокрылки, от которого, вероятно, этот вид и произошел, в яйце широколобки гранулированный желток располагается не только в нижней его части, но и в верхней, вместе с 3–4 мелкими жировыми каплями.

Этап набухания протекает за 8,5–9 ч, дробления – за 11 сут, бластулы – за 2 сут, обрастания и гастрюляции – за 4 сут, органогенеза – за 28–29 сут, образования эмбриональной системы кровообращения за –25 сут, формирования подвижного жаберно-челюстного аппарата за 20–30 сут. Вылупление имеет место на 90–100-е сутки развития.

Вылупление предличинок длиннокрылой широколобки происходит в период прогревания поверхностных вод, в момент появления мелкого рачкового планктона. Темп роста личинок и мальков очень высок, что позволяет этому активному хищнику пелагиали и батиали Байкала быстро опережать в росте личинок других пелагических широколобок (*Cottidae*) и переходить на питание ими в конце лета и осенью того же года. Эти пелагические хищники обладают на личиночных и мальковых этапах развития высоким темпом роста. Так, по нашим данным, из района Ушканьих островов личинки длиннокрылой широколобки через 5 суток после вылупления достигают длины 10 мм, через 10 сут – 18,5, а через 28 сут – 27 мм. В то же время личинки желтокрылки достигают тех же размеров через 29, 36 и 56 сут. Эти данные хорошо согласуются с материалами Е.А. Корякова (1972).



## МОРФО-ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ КОЖИ И ГРУДНЫХ ПЛАВНИКОВ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ БРАЧНОГО НАРЯДА У БАЙКАЛЬСКИХ БЫЧКОВ РОДА *COTTICOMEPHORUS* (COTTIDAE)<sup>1</sup>

В результате морфометрического (наружного) обследования байкальских Cottidae<sup>2</sup> установлено, что только у самцов двух видов: длиннокрылого бычка – *Cotticomephorus inermis* и желтокрылого бычка *Cotticomephorus grewingki* к началу нереста происходят утолщения кожных покровов и образование специализированных бугорков на грудных плавниках. Изучены гистоструктура и гистогенез этих брачных образований. Показано, что утолщение кожи у бычков происходит за счёт тотального разрастания соединительной ткани кориума и утолщения эпителия. Количественное соотношение эпителия и соединительной ткани в коже и в бугорках грудных плавников равно соответственно не более 1 : 2 и 1 : 8, т. е. доля массы соединительной ткани в формировании брачных образований широколобок больше толщины эпителия не менее чем в 2 раза.

В период нереста у разных видов рыб появляются своеобразные морфологические образования, именуемые брачным нарядом. Согласно мнению большинства авторов, функция брачного наряда заключается в поддержании контакта между обоими полами во время нереста, защите гнезда и, возможно, в стимуляции самок к спариванию, а также в защите нерестящихся особей от механических повреждений. Из литературы известно большое разнообразие морфологических структур брачных образований у рыб. Так, Леон Бертен (Bertin, 1958), описывая морфологию «жемчужной сыпи» и кожных выростов на голове лорикарид, указывает на костные образования, лежащие в основе этих выростов. Суворов (1948), Уайли и Коллетт (Wileu, Collette, 1970), Дженкинс (Jenkins, 1971) описали морфологию и гистологию брачных бугорков и показали, что

<sup>1</sup> Коллектив авторов: А.А. Майборода, Ж.А. Черняев, С.В. Фёдорова. Зоологический журнал, том LIV, вып. 9, 1975 г.

<sup>2</sup> Семейство Cottidae – по систематике Атласа пресноводных рыб России (2002). Однако по международной систематике (Catalog of Fishes – version 2018) оба вида *Cotticomephorus* отнесены к семейству Cottocomephoridae.

эти образования являются эпидермальными структурами, которые встречаются у рыб из отрядов лососеобразных, конорылообразных (отряд *Sonorhynchiformes*), карпообразных и окунеобразных. Бугорки образуются разрастанием эпидермиса, который конусовидно выдвигается наружу, выпячиваясь в то же время в кориум. Снаружи бугорки покрыты роговым веществом. Развиваясь в период размножения, они позже сбрасываются, не оставляя следов. После кастрации рыб «жемчужная сыпь» не образуется (Суворов, 1948; Дислер, 1960).

У байкальских бычков семейства *Cottidae*, по данным Талиева (1955), в период нереста грудные плавники самцов окрашиваются в лимонно-жёлтый цвет, а на лучах их внутренней поверхности появляются ороговевшие эпителиальные бугорки наподобие жемчужинок. У самок в период нереста плавники совершенно не меняют своей зеленовато-бурой окраски, и бугорки на лучах грудных плавников не развиваются.

Мы изучили брачный наряд, в том числе гистоструктуру и гистогенез покровных образований у различных видов байкальских *Cottidae*. Материал для морфометрических исследований собирали с 1967 по 1973 г. Голомянок и пелагических бычков ловили разноглубинным тралом с борта судна, а донные и придонные виды бычков – ставными сетями. Для этологических наблюдений использовалось легководолазное снаряжение. Материалы для гистологического изучения брачного наряда у длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* собирали у Ушканьих островов в 1969 г., а по желтокрылой широколобки *Cottocomephorus grewingki* – в южной части Байкала, как в нерестовый (март-май), так и в нагульный периоды. Участки кожи с головы, брюшной и спинной частей туловища, а также грудные плавники у самцов фиксировали 10%-ным нейтральным формалином по Лилли (1969) и жидкостью Буэна. Материал заливали в парафин. Серийные срезы толщиной 7 мк окрашивали гемато-ксилин-эозином, пикрофуксином по методу Ван-Гизона, Азур-эозином по методу Маллори. Применялся комплекс гистохимических реакций по современным прописям для выявления мукополисахаридов с различным содержанием сульфатных групп, а также для выявления реакционно-способных фосфатных групп РНК. Так как морфологические картины у обоих видов исследованных бычков в общей схеме не отличаются, то последующее описание и демонстративный материал приводятся по желтокрылой широколобке.

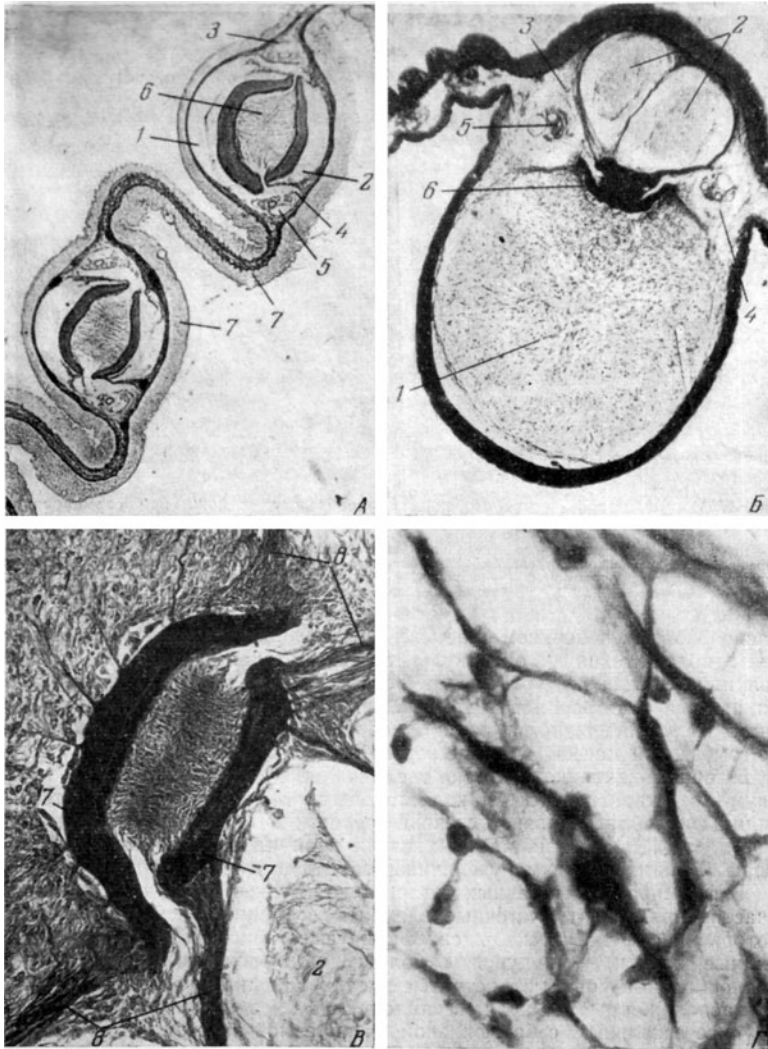
Наши наблюдения показали, что у голомянок (семейство *Comphoridae*) брачный наряд отсутствует полностью. Это положение относится и к роду *Batrachocottus*. Самцы родов *Procottus* и *Para-*

*cottus* во время нереста приобретают почти чёрную окраску, но заметно утолщения кожных покровов и появления бугорков на внутренних поверхностях грудных плавников не обнаруживается.

Чёткие морфологические изменения при образовании брачного наряда наблюдаются у самцов длиннокрылого и желтокрылого бычков. Помимо изменений, описанных Талиевым (1955), в брачном наряде самцов происходит заметное утолщение туловищного и головного отделов кожных покровов. На наш взгляд, эти изменения кожного покрова и грудных плавников несут защитную функцию. При подходе к нерестилищам между самцами исследуемых видов происходят яростные драки за обладание гнездовым участком – просветом между камнями. Самцы при этих своеобразных дуэлях бросаются друг на друга с широко раскрытыми ртами, и более крупный экземпляр, вцепившись в голову противника, отбрасывает его в сторону. Таким образом, утолщение кожи головного отдела и передней части тела обеспечивает защиту от укусов и травм.

После захвата гнездового участка самец переворачивается брюхом вверх и грудными плавниками, снабженными брачными бугорками, энергично счищает с нижней стороны камней биологическую пленку и детрит для создания очищенной поверхности, к которой при нересте прикрепляются кладки икры. В момент вымета икры производители располагаются брюхом вверх, прижимаясь к нижней стороне камня. Самец грудными плавниками плотно обхватывает самку, обеспечивая максимальное оплодотворение выделяемой икры и кучность кладки. При охране гнезда самец грудными плавниками обмахивает кладку, создавая ток воды, поддерживающий газовый режим, необходимый развивающимся эмбрионам. Самцы после нереста при охране гнезда несколько недель не питаются.

Морфологическое строение плавников у самцов и самок бычков в нагульный период типично для костистых рыб. Опорой плавника служат плавниковые лучи – лепидотрихии. Они состоят из двух костных пластинок, соединенных волокнистыми структурами, которые имеют вполне определённую архитектуру. По длине лепидотрихии расчленены на сегменты, соединённые волокнистой тканью. Основная масса волокнистых структур между лепидотрихиями окрашивается в синий цвет по Маллори и толуидиновым синим (pH–5,0) и в красный цвет пикрофуксином. В то же время в центральных частях звездообразных волокнистых образований между лепидотрихиями при окраске толуидиновым синим (pH–5,0) развивается метахромазия. Толщина нижней костной пластинки лепидотрихий грудного плавника у исследуемых видов бычков



**Рис. 1.** Морфо-гистологические особенности преобразования грудных плавников при формировании брачного наряда у байкальских бычков рода *Cottocomephorus*: *A* – поперечный срез луча грудного плавника желтокрылого бычка в нагульный период; окраска пикрофуксином по Ван-Гизон; *B* – поперечный срез через луч грудного плавника желтокрылого бычка в нерестовый период. Окраска пикрофуксином по Ван-Гизон; *B* – поперечный срез центральной части брачного бугорка. Окраска гематоксилин-эозином; *Г* – коллагеновые волокна и остатки клеток между ними в нижней части соединительнотканного брачного бугорка. Окраска толуидиновым синим; *1* – нижняя часть, *2* – верхняя часть, *3* – левая латеральная часть, *4* – правая латеральная часть, *5* – нервно-сосудистый пучок, *6* – лепидотрихий, *7* – эпителий, *8* – грубые коллагеновые волокна.

больше, чем верхней (соответственно 32 и 23 *мк*). Общая толщина плавникового луча равна у самцов в среднем 172 *мк* (рис. 1, *А*).

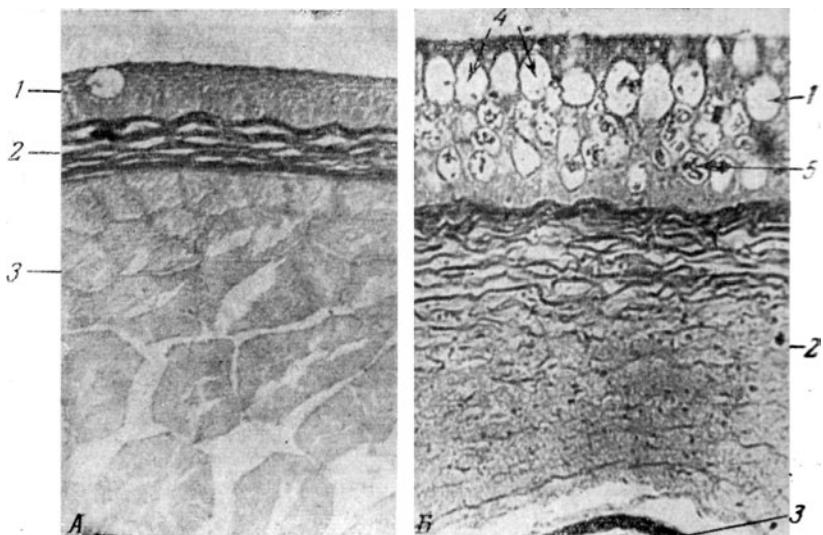
Лепидотрихии окружены участками соединительной ткани, которые отделены друг от друга коллагеновыми волокнами и условно названы нами: верхняя, нижняя, правая и левая латеральные части. Латеральные части соседних сегментов не разделяются перегородками соединительной ткани и являются как бы продолжением одна другой. В латеральных частях вдоль лепидотрихий проходят мощные кровеносные сосуды, артерии, вены, а также мелкие сосуды типа капилляров, среди которых видны нервные стволы. Лепидотрихии и окружающая их соединительная ткань покрыты многослойным плоским эпителием средней толщиной 36 *мк*. В толще эпителия имеются единичные слизистые бокаловидные клетки. Кожа туловищного отдела самцов желтокрылки в нагульный период имеет следующее строение: эпидермис представлен многослойным плоским эпителием средней толщиной 42 *мк*. В верхних слоях эпителия встречаются бокаловидные клетки. Под эпидермисом расположен внутренний слой кожи – кориум средней толщиной 62 *мк*. Он сложен проходящими параллельно друг другу волокнами соединительной ткани. В верхних слоях кориума находятся меланофоры в виде овальных образований чёрного цвета. У самок желтокрылки кожа имеет аналогичное строение (рис. 2, *А*).

У самцов к началу нереста происходит значительное, не менее чем в 4 раза, увеличение площади поперечного сечения каждого сегмента плавника (рис. 1, *Б*). Архитектоника волокон между лепидотрихиями соответствует подобной у особей в нагульный период, но среди волокон имеется большое количество клеточных элементов. Наибольшего развития достигает нижняя соединительная часть сегмента плавника, в формировании которой можно выделить 2 периода. Первый – период клеточных реакций. У рыб, пойманных за 15–20 суток до нереста, в зоне нервно-сосудистого пучка видны скопления веретеновидных клеток и лимфоцитов. Вокруг лепидотрихий расположены разнообразной формы отростчатые клетки с очень базофильной цитоплазмой, дающие реакции на реакционноспособные фосфатные группы РНК. Степень базофилии цитоплазмы в клетках понижается по мере удаления их от лепидотрихий, а форма клеток меняется от неопределенно отростчатой до веретеновидной. Между веретеновидными клеточными формами видны волоконца, в которых развивается метахромазия и которые красятся пикрофуксином в жёлтый цвет, что в целом указывает на их недавнее образование. Тяжи коллагеновых структур, отходящие от краев лепидотрихий и разделяющие соединительнотканную массу сегмента плавника на 4 участка, заметно утолщаются

ся, видимо, за счёт синтеза коллагеновых волокон клеточными элементами, которые в большом количестве находятся вокруг этих тяжей (рис. 1, *В*). Площадь поперечного сечения луча плавника не меняется от периода клеточных реакций до второго периода образования волокнистых структур, к началу которого по периферии нижней части брачного бугорка у молодых фибробластов исчезает цитоплазма, и остаются видимыми только контуры ядер в виде базофильных вытянутых образований, лежащих по ходу грубых коллагеновых волокон (рис. 1, *Г*). Верхняя соединительнотканная часть бугорка представлена во все периоды нежными волокнистыми структурами с молодыми фибробластами между ними.

Кожные покровы у самцов желтокрылки в нерестовый период претерпевают морфологические изменения, связанные с образованием брачного наряда. В эпителии появляются 2–3 ряда слизистых клеток двух типов. В бокаловидных (колбовидных по Суворову, 1948) клетках, расположенных в верхнем слое эпителия, содержатся вещества, дающие ШИК-положительную реакцию, окрашивающую препарат в темно-красный цвет, выявляющий полисахариды. При воздействии на исследуемые ткани альциановым синим красителем выявляются гранулы гликогена (Кирпичникова, Левинсон, 1962). Такая же метакромазия происходит при окраске толуидиновым синим (рН–5,0). Под слоем бокаловидных клеток располагается слой зернистых клеток, секрет которых проявляет те же гистохимические свойства, что и бокаловидные клетки, но располагается не гомогенной массой, а в виде зёрен.

За счёт слизистых клеток (рис. 2. *А, Б*) общая величина эпителия увеличивается в среднем до 130 мк. Кориум представлен грубыми коллагеновыми волокнами, среди которых видны фибробласты разной степени зрелости, а также лимфоцитоподобные клетки. В верхних плотных слоях кориума расположены меланофоры. Толщина кориума увеличивается и достигает в среднем 190 мк. В формировании брачных бугорков на грудных плавниках активное участие принимают клеточные элементы соединительной ткани, среди которых морфологически идентифицируются фибробласты (веретенновидные клетки) – продуценты коллагеновых волокон, лимфоциты разнообразной формы отростчатые клетки. Среди последних выделяются расположенные по краям лепидотрихий клетки, которые несколько крупнее остальных, с базофильной цитоплазмой за счёт цитоплазматической РНК, с чётко контурированным ядрышком. Перечисленные признаки типичны для трансформирующихся клеток. Есть основание предполагать, что эти blastные элементы являются предшественниками фибробластов, так как по мере удаления от лепидотрихий клетки дифференцируются в



**Рис. 2.** Морфо-гистологические особенности преобразования кожи при формировании брачного наряда у байкальских бычков рода *Cottocomephorus*: *A* – поперечный срез туловищного отдела кожи желтокрылого бычка в нагульный период; *B* – поперечный срез туловищного отдела кожи желтокрылого бычка в нерестовый период, оба препарата окрашены гематоксилин-эозином; 1 – эпителий, 2 – кориум, 3 – мышечный слой, 4 – бокаловидные клетки, 5 – зернистые клетки.

типичные фибробласты. Других видимых источников фибробластов, формирующих соединительнотканый бугорок, в данных структурах нет. Возможность местного образования фибробластов за счёт предшествующих сомнительна из-за того, что среди них не наблюдается митозов. Активную роль в формировании бугорка играют лимфоциты. Выяснение их конкретной роли требует специальных исследований, но факт их участия в данном процессе бесспорен, ибо в нерестовый период расположенные в правой и левой частях бугорка кровеносные сосуды, по сравнению с преднерестовым периодом, расширены; в них наблюдается краевое стояние лейкоцитов и накопление последних в основном веществе за стенкой сосудов.

Таким образом, к началу нерестового периода нижняя часть брачного бугорка представлена соединительнотканым комплексом, состоящим из фибробластов и продуцированных ими коллагеновых волокон. Площадь поперечного сечения этого образования не менее чем в 4 раза больше, чем у особей в нагульный период. Снаружи бугорок покрыт многослойным плоским эпителием, толщина которого в 1,5–2 раза увеличивается по сравнению с на-

гульным периодом. Верхняя часть бугорка также образована соединительнотканым комплексом с более нежными коллагеновыми волокнами. Лепидотрихии видимых морфологических изменений не претерпевают. Количество грубых коллагеновых волокон, на которых «подвешены» лепидотрихии, увеличивается с одновременным увеличением количества клеточных элементов среди них. Результаты анализа материала показали, что основная масса брачного бугорка представлена соединительной тканью со своеобразной архитектурой и покрыта снаружи многослойным плоским эпителием.

Полученные данные не позволяют согласиться с употребляемым термином «эпителиальные» бугорки в случае, когда они образуются в брачный период на грудных плавниках. Более правильным будет название «соединительнотканые брачные бугорки», так как основная масса этого новообразования сформирована соединительной тканью, а участие эпителия незначительно. Гистологические срезы показывают, что образование соединительнотканного бугорка не связано с местом сочленения костных пластинок лепидотрихий. Подобные соединительнотканые формы являются типичными для мест повреждений у позвоночных вообще и у рыб в частности и именуется фиброзами. Случаи рассасывания подобных фиброзов в научной литературе неизвестны. Имеются очень редкие указания на возможность рассасывания, но динамика и механизм обратного развития нигде не описаны. В то же время представляется сомнительной биологическая целесообразность рассасывания таких новообразований, являющихся универсальным механизмом восполнения дефектов тканей. В данном случае мы имеем очень редкую для позвоночных структуру, сформированную в постнатальном онтогенезе по типу воспалительного фиброза, состоящую исключительно из соединительной ткани без примеси мышечных и паренхиматозных добавок.

Отличительной морфологической чертой соединительнотканых брачных бугорков у исследованных рыб является отсутствие сосудов среди вновь образованных коллагеновых волокон в нижней наиболее массивной части бугорка. В нерестовый период происходит заметное утолщение кожных покровов самцов, главным образом за счёт разрастания волокнистых структур соединительной ткани, а также за счёт утолщения эпителия. Происходят качественные изменения, затрагивающие секреторный аппарат эпидермиса кожи – увеличивается количество бокаловидных клеток, обеспечивающих выделение значительного количества слизи, играющей защитную роль при переходе этих пелагических рыб к охране гнездовых участков на скальном грунте. В состав секрета слизис-



тых клеток входят вещества типа глико- и мукопротеинов, а также сульфатированные мукополисахариды. Как и в развитии брачных соединительных бугорков, увеличение толщины кожных покровов туловищного отдела в основном происходит не за счёт эпителия, а за счёт разрастания волокнистых соединительнотканых структур кориума.

После завершения периода охраны потомства район нерестилищ усеян телами погибших самцов. Ввиду того, что механизма рассасывания фиброзов брачных бугорков в норме не существует, факт гибели всей нерестовой популяции самцов очевиден. Вне нерестового сезона самцов широколобок с брачными бугорками обнаружено не было.

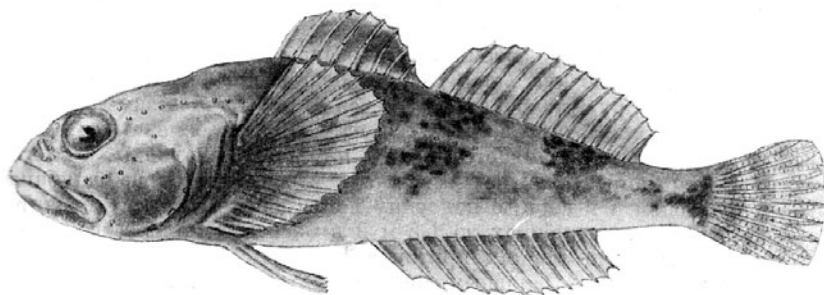
## БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ КАМЕННОЙ ШИРОКОЛОБКИ – *PARACOTTUS KNERII* (DYBOWSKI, 1874)

Настоящая работа является «реставрационной» и создана из нескольких сохранившихся источников, т.к. первичные материалы были утрачены при смене общественной формации в России в период «перестроечных» процессов, затронувших и Академию Наук СССР. Для реконструкции морфогенеза каменной широколобки использованы имеющиеся в научных публикациях сведения о размножении и развитии байкальских бычков-подкаменщиков (Талиев, 1955; Соин, Турдаков, 1966; Черняев, 1971, 1973, 1974, 1977, 1979, 1984, 1985; Макеева, Павлов, 1998; Макеева, Павлов, Павлов, 2011). В качестве образца была принята книга «Обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758)» под редакцией Ю.С. Решетникова и О.А. Поповой (Т-во науч. изд. КМК. М.: 2016), также составленная из разных научных печатных источников.

Целью и задачей настоящей статьи является воссоздание морфогенеза каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) семейства Cottocomphoridae (Catalog of Fishes, 2018), (род *Paracottus*, Taliev, отряда Scorpaeniformes, подотряда Cottoidei), что в данной книге необходимо, поскольку полагаем, соглашаясь с мнением Д.Н. Талиева (1955), что предка этого вида следует считать родоначальником многих современных донных видов коттоидных рыб Байкала. (Детализация этих предположений будет представлена далее).

### Материал и методика исследований

Первые исследования эмбрионально-личиночного развития байкальских подкаменщиков, в частности, каменной широколобки, были выполнены Дмитрием Николаевичем Талиевым весной 1934 года. Им было установлено, что у берега Байкальской лимнологической станции, в заливе поселка Листеничное, у истока реки Ангары, морфогенез каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dyb.) проходит за 28–32 суток при температуре воды 5–12 °С. Много позже, в мае – июле 1959 года, изучение эмбрионального развития песчаной *Leocottus kessleri* (Dyb.) и каменной широколобок, а также желток-рылового «бычка» (по старой классификации) *Cottocomphorus grewingkii* (Dyb.) проводились С.Г. Соиным и А.Ф. Турдаковым в

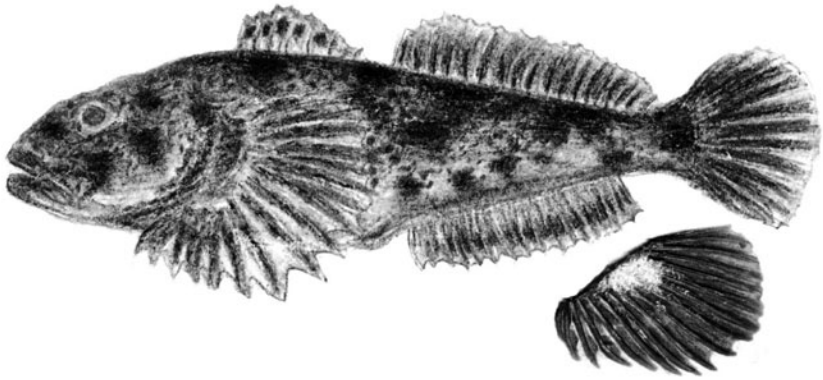


**Рис. 1.** *Paracottus knerii* (Дуб.) – каменная широколобка. Против пос. Лиственичное, у берега под камнями (Рис. Талиев, 1955).

приустьевом пространстве речки Тельная в 1,5 км к северу от станции Мысовая (город Бабушкин) на восточном берегу Байкала.

Наши исследования каменной широколобки проводились с февраля по август в 1964 и 1966 годах на стационаре Лимнологического Института Сиб. Отд. АН СССР, расположенном в срединной акватории Байкала, на Большом Ушканьем острове, где этот вид гнездуется на литорали одновременно и совместно с производителями желтокрылой (*Cottocomephorus grewingkii*), песчаной (*Leocottus kesslerii*), красной (*Procottus jeittelesii* (Dybowski), большой (*Procottus major* Taliev) и большеголовой (*Batrachocottus baicalensis*) широколобок, а также гнездящейся в вертикальных расщелинах скал на свале глубин карликовой (красной) широколобки (*Procottus gurwici* Taliev), обнаруженных при водолажных исследованиях нерестилищ на свале глубин. Часто из-за дефицита крупнообломочного скального материала в зоне литорали и sublиторали наблюдались межвидовые гнездовья подкаменщиков, в которых самцы разных видов совместно охраняли и ухаживали за кладками. Вполне вероятно, такое скопление многих видов на нерестилищах Ушканьего архипелага вызвано тем обстоятельством, что горные породы этих островов в значительной степени сложены из белого и красного мраморов. Выщелачивание в байкальскую воду гидрокарбонатного класса с общей минерализацией 0,2‰, в которой гидрокарбонаты  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  составляют лишь 63,9 мг/л, служат дополнительным привлекающим моментом к интенсивному использованию каменистой литорали под нерестовые площади, т.к. ионы кальция крайне необходимы для затвердевания оболочек икры рыб после набухания (Зотин, Бузников, 1961).

Согласно данным Д.Н.Талиева (1955), Е.А. Корякова (1958), В.Г. Сиделевой (2002), каменная широколобка *Paracottus knerii* (Дуб.)



**Рис. 2.** Брачный наряд самца Каменной широкополбки. Байкал, остров Большой Ушканий. Рисунок Черняева Ж.А.

встречается в прибрежной зоне литорали и сублиторали озера Байкал до глубин 50–70 м (150 м максимум), предпочитая каменистые грунты.

### **Размножение. Нерестовое поведение**

Первыми к нерестилищам приплывают самцы в соотношении к самкам 1 : 2, возраст производителей составляет 2+, 3+ и 4+., причем 3+ 60%. Размеры самцов составляют 70 мм, а самок 60 мм. Плодовитость самок колебалась от 350 до 750 (среднее 611 икринок – довольно крупных яйцеклеток диаметром 1.8–2.3 мм (Богданов, 2000).

Самец при подготовке гнезда к приему самок перед зачисткой от обрастаний, песка и детрита обретает брачный наряд, защищающий его от повреждений тканей кожных покровов при контакте с камнями внутри нерестовой камеры (Майборода и др., 1975). Утолщение кожных покровов происходит за счет увеличения функции слизистых клеток эпидермиса и дермы. Самец в этот период не только энергично выбрасывает из гнезда мелкие камни и песок, но и агрессивно защищает гнездовый участок, вступая в схватки с другими самцами путем захвата челюстей соперника и отбрасывания чужака. При этом самец постоянно производит мочеиспускание, которое привлекает готовых к спариванию самок. В этот период у самцов наблюдается гиперфункция выделений почкой мочи и гипертрофия мочевого пузыря. Как показали исследования (Дмитриева, Остроумов, 1984; Черняев, 1984; Остроумов, 1987), моча самцов играет роль ферромона и запахом привлекает к гнезду самок своего вида, даже при отсутствии освещения.

В период размножения к мелководьям подходят значительные скопления преднерестовых косяков чёрного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baikalensis*), которые активно питаются и вымывают из-под камней волнобоем кладки икры широколобок, и самими охраняющими кладки самцами, а также отнерестовавшими и погибающими самками. При атаке гнезда хариусом охраняющий кладки самец иногда выбрасывается на прибрежную гальку и до 10 минут находится вне воды на солнце, ожидая пока хариусы не отойдут от нерестилищ широколобок! После этого срока самец «спрыгивает» обратно в воду и возвращается к обслуживанию кладок. Самцы активно защищают кладки икры от массы беспозвоночных, желающих съесть икру (гаммариды, планарии, пиявки, моллюски и прочие потребители белковой пищи). Они очищают кладки от песка, мусора, выщипывают из кладок икру с погибшими эмбрионами, обеспечивают водоток вокруг кладок взмахами плавников и энергичными плавательными движениями. Вполне вероятно, что продолжая обмывать кладки икры выделениями мочи, самцы проводят дезинфекцию кладок мочой в качестве антисептика и фунгицида, поскольку, как правило, погибших икринок, пораженных гифами сапролегнии, в кладках не наблюдалось (Черняев, 1984).

**Нерест.** Во время нереста самец переворачивается брюшком вверх, грудными плавниками прижимает нерестящуюся самку к своду каменного укрытия. При контакте с каменной поверхностью самка вымётывает икринки, образуя компактную лепешку диаметром около 2,5–5 см и толщиной порядка 10 мм, в которой икринки располагаются в 5–6 слоёв. Выметываемые синхронно молоки самца в виде облака распределяются среди набухающей икры вместе с притоком к кладке воды, обеспечивают практически 100% оплодотворение икринок при абсорбции воды (Зотин, 1961). Набухшая «лепёшка» кладки икры каменной широколобки обычно окрашена каротиноидными пигментами в цвета от светло-оранжевого до светло-соломенного.

**Охрана потомства.** Как показали наши исследования, охраняющие кладки самцы весь период гнездования не питаются, сильно истощаются, окраска их тела становится практически чёрной. Отбивая атаки планарий (*Turbellaria*), пиявок (*Hirudinea*), ракообразных – гаммарид (*Gammaridae*), моллюсков (*Mollusca*) и рыб других видов, самец силой челюстей и огрубевших грудных плавников выбрасывает из гнезда хищников, дополняя, вероятней всего, обильными выделениями мочи. По-видимому, моча самцов подкаменщиков не только выполняет функцию ферромона, но на наш взгляд, она дополнительно служит репеллентом – отпугивающим веществом-кайромоном (Дмитриева, Остроумов, 1984; Черняев,

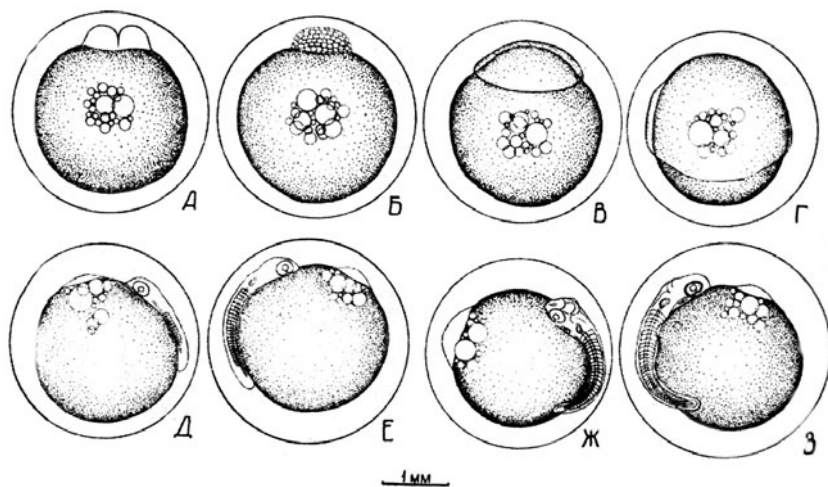
1973, 2011). Гибель охраняющих кладки самцов, как правило, совпадает с началом выклева эмбрионов. Нацеленные на пожирание кладок икры беспозвоночные переключаются на погибшего самца и впиваются вначале в жаберный аппарат, не обращая внимания на разбегающихся, достаточно шустрых свободных эмбрионов каменной широколобки. Большая часть самок после нереста погибает, но по наблюдениям Е.А. Корякова (1951), некоторые экземпляры выживают и повторно нерестуют на следующий год.

При рисовании стадий развития икры на Ушканьих островах применялся «метод бокового микрофотографирования» (Черняев, 1962) с использованием вертикальной камеры, при котором ось визирования направлялась горизонтально, с объективом с увеличением +2.7, системы “Leitz”, оснащенный внешней, постоянной диафрагмой и окуляром +15, установленных в обоих случаях на экспедиционный микроскоп МБД. С.Г. Соин и А.Ф. Турдаков (1966) проводили исследования, изображая стадии развития описываемых икринок и личинок вертикально направленной оптической осью объектива сверху-вниз, с использованием объектива +4 и окуляра +10. Полученное через рисовальный аппарат РА-4 изображение обводилось карандашом на прикрепленный к рисовальному столу лист ватманской бумаги (Соин, Турдаков, 1966).

## Эмбриогенез

**Этап оплодотворения и набухания яйцеклетки.** В добытой во время сбора икры на каменистой литорали кладке, икринки находились на стадии 2-х бластомеров (рис. 3. А). Возраст после оплодотворения был определен в 16 часов (по Детлаф и Гинзбург, 1962; Игнатъева, 1970, 1979). Инкубация разобшѐнных от кладки икринок проводилась в чашках Петри при температуре воды от 5.4 до 13.1 °С (в среднем 12.05 °С), при смене воды не менее 4-х раз в сутки. Диаметр набухшей икринки каменной широколобки равен 2.74–3.10 мм (среднее – 2.0 мм). Диаметр желтка – 2.1–2.5 мм (среднее 2.4 мм). Относительная величина перивителлинового пространства 1.22. Относительное количество плазмы – 0.18, что дает основание отнести икру каменной широколобки к олигоплазматическому типу. Значительные запасы желточного мешка позволяют зародышу завершить личиночный этап развития, при котором основные этапы метамоза совершаются внутри оболочки икры за счет запасов желтка, и выклев эмбриона происходит с уже сформированными личиночными временными органами для выполнения свойственных им функций питания, пищеварения, дыхания и передвижения.

Первичная оболочка набухшей икринки (*zona radiata*) недостаточно прозрачна, и это затрудняет микрофотографирование и выявление особенностей морфогенеза зародыша. Желток после набухания приобретает слоистое строение. На вершине этого сферического образования скапливаются мелкие жировые капли, сливаясь в одну более крупную. Ниже находится прозрачная плазма желтка, а уже в экваториальной части желтка, сбоку, расположен плазмемный бугорок зародыша. В нижней полусфере яйцеклетки, наблюдаются скопления белесых, непрозрачных хлопьев белковых масс – белково-каротиноидных комплексов. Такая структура строения желтка свойственна эмбрионам и личикам донных форм байкальских подкаменщикковых рыб. Икра байкальских *Cottoidei*, у которых развитие после выклева из оболочек происходит по личиночному типу, характеризуется как прозрачностью оболочек икры, так и отсутствием каких-либо структур в желтке икринки кроме желточной капли. Осуществить постэмбриональный метаморфоз пелагические личинки могут только за счет экзогенного (внешнего) питания (Б.С. Матвеев, 1939).



**Рис. 3.** Этапы эмбриогенеза (дробления бластодиска, бластулы, органогенеза) (по Соину и Турдакову, 1966). А – стадия двух бластомеров, возраст около 16 часов; Б – стадия морулы средних клеток, возраст 1 сутки 3 часа; В – стадия начала гаструляции и обрастания желтка бластодермой, возраст 3 суток 7 час.; Г – обрастание бластодермой половины желтка, возраст 4 суток 8 час.; Д – стадия формирования хрусталиков в глазах, возраст 6 суток 8 час.; Е – стадия обособления хвостового отдела от желтка, возраст 8 суток 8 час.; Ж – эмбрион с пульсирующим сердцем, возраст 9 суток 8 час.; З – стадия начала пигментации глаз, возраст 10 суток.

**Этап дробления** бластомеров происходит за 3 суток и 7 часов. Стадия средней морулы наступила через 27 часов развития (рис. 3, Б). После этого начинается бластуляция и дальнейшее обрастание желтка бластодермой зародыша и формирование тела зародыша. Как это свойственно зародышам костистых рыб с меробластическим типом эмбрионального развития (при котором дробление клеточного материала происходит только в бластодиске, а желточная масса остаётся нетронутой), как таковой процесс инвагинации клеточного материала и образование многослойного зародыша путём гастрюляции не происходит. Формирование всех органов и систем эмбриона совершается за счёт скоординированных центробежных миграций глубоких клеток зародыша, что приводит к формированию эпибласта и гипобласта, т.е. двуслойного зародыша (Суворов, 1947; Тринкаус, 1972; Ballard, 1973; Павлов, 1989; Макеева, 1992; Махотин, 2017). Этап «гастрюляции» наступает через 3 суток и 7 часов развития (79 часов) (рис. 3, В).

**Этап органогенеза** (возраст 4 суток 8 час) совершается параллельно с обрастанием бластодермой зародыша желтка (эпиболией), замыканием желточной пробки и формированием тела эмбриона (зародышевого валика), который располагается сбоку желтка в его экваториальной плоскости (рис. 3, Г). Чаще всего у костистых рыб анимальный полюс, на котором располагается плазменный бугорок зародыша, находится в верхней точке сферы желтка, в наиболее обширной части перивителлинового пространства. Тем не менее, у многих морских рыб (у камбал, например) анимальный полюс располагается в нижней точке желтка яйцеклетки, т.к. часто пелагическая икринка в штилевую погоду может соприкасаться и удерживаться поверхностной плёнкой моря и «висеть как бы вниз головой» (Расс, 1941).

Ещё через сутки в возрасте 5 сут. 8 часов у зародыша образуются глазные бокалы, а туловищная мезодерма дифференцируется на первые два сегмента. К этому времени жировые капли концентрируются в области перибластического синуса на желточном мешке перед головным отделом. За счет гидростатических свойств жировых капель зародыш располагается головным отделом в верхней, наиболее обширной части перивителлинового пространства набухшей икринки, что обеспечивает наилучшие условия диффузного газообмена при развитии.

Через 6 суток 8 часов в глазах эмбриона образуется хрусталик, в туловище эмбриона сформировано 12 сегментов, По бокам головного отдела закладываются слуховые плакоды (рис. 3, Д).

Далее, ещё через 8 суток и 8 часов хвостовой отдел эмбриона утрачивает связь с желточным мешком. В теле зародыша насчиты-

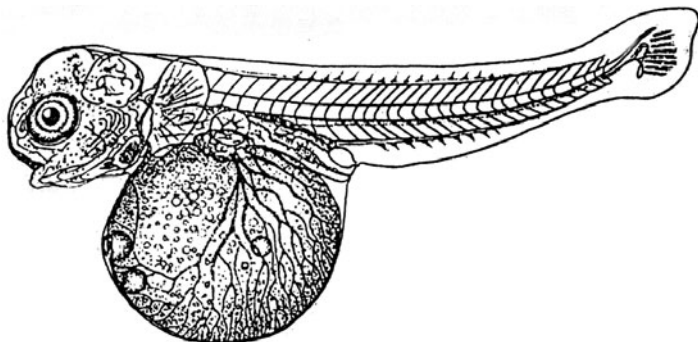


вается 22 сегмента, в голове формируются передний, средний и задний отделы мозга, а в слуховых плакодах образуются полости - слуховые пузырьки (рис. 3.Е).

В возрасте 9 сут. 8 часов наблюдается слабая пульсация сердечной трубки (рис. 3, Ж). Эмбрион иногда движется под оболочкой, изгибая хвост то в одну, то другую сторону, зародыш меняет центр тяжести, переваливается с боку на бок, перемешивая перивителлиновую жидкость, обеспечивая диффузный газообмен, т.е. дыхание зародыша.

**Этап замкнутого кровообращения.** На 10 сутки развития в глазах эмбриона появляется черный меланиновый пигмент. У костистых рыб к этому моменту в кровеносной сети эмбриона появляются форменные элементы крови – эритробласты и гемоцитобласты. Вокруг ротового отверстия и на зачатках жаберных крышек, в виде сыпи, образуются железы вылупления, выделяющие фермент гиалуронидазу, размягчающую гиалиновую оболочку икринки, что также увеличивает её газопроницаемость (Бузников, 1961, Зотин, 1954). Общее число сегментов увеличивается до 34, из которых 13 приходятся на хвостовой отдел. По бокам тела в области первых туловищных сегментов формируются зачатки грудных плавников (рис. 3, З).

**Этап выклева эмбриона из оболочки.** На 23 сутки и 8 часов развития начинается выклев эмбрионов (рис. 4), который растягивается на 4–5 суток. Выклев эмбрионов из оболочки происходит следующим образом: энергичными движениями хвостового отдела эмбрион прорывает сильно размягченную гиалуронидазой оболочку икринки и освободившимся хвостом упирается снаружи оболочки в теменной отдел головы, стаскивая через прорванную обо-



**Рис. 4.** Эмбрион на этапе вылупления – только что вылупившийся эмбрион. Длина 6.2 мм, возраст 24 суток.

лочку, как бы через голову, сначала туловищный отдел, а затем ещё довольно объёмистый желточный мешок. Имея длину тела в 6.2 мм эмбрионы, ещё обременены желточным мешком, составляющим более 1/3 размера тела, обладают сравнительно коротким хвостом, а крупная голова препятствуют быстрому плаванию. Их длина колеблется от 5.6 до 6.7 мм, общее число митомов 33 (амплитуда 31–34), из которых 12 туловищных и 21 в хвостовом отделе. Кишечная трубка заканчивается на одном уровне с задним краем желточного мешка. Кишечник, как и у многих других личинок подкаменщиков *Cottoidei* образует характерную петлю в области печени. В непарной эмбриональной плавниковой складке в местах скопления мезенхимных клеток формируются лепидотрихии – зачатки костных лучей.

К этапу вылупления (рис. 4) кровеносная система и особенно густая сеть капилляров печёчно-желточной вены мощно развита по всей поверхности желточного мешка, в котором за счёт подвижности эмбриона жировые капли слились в одну довольно крупную диаметром 0.3–0.4 мм. Сеть сегментных сосудов в теле зародышей омывает туловищную мускулатуру, обеспечивая энергичные плавательные движения. Жаберно-челюстной аппарат развит, челюсти с жаберной крышкой, укрывающей 4 жаберных дужки, с зачатками жаберных лепестков. По заднему краю глаз формируются мандибулярные жабры – псевдобранхии, которые снабжаются кровью хорошо развитыми мандибулярными и гиоидными дугами аорты. Дополнительно подпитывая кровью глаза, они обеспечивают их кислородом для усиления предметного зрения и прицельной охоты на движущиеся объекты питания. В непарной плавниковой складке и в грудных плавниках образуются скопления мезенхимных клеток, формирующих зачатки плавниковых лучей. На голове, в области слуховых капсул образовалось несколько меланофоров. По данным Д.Н. Талиева (1955), у выклюнувшихся эмбрионов пигментные клетки, в основном меланофоры, расположены на поверхности желточного мешка, на туловище и вдоль кишечной трубки. Меланофоры группируются на поверхности тела, образуя три характерных пятна и главное – у основания хвостового плавника. К свету свободные эмбрионы безразличны, ведут донный образ жизни в сублиторали.

Таким образом, эмбриональное развитие каменной широколобки, по Д.Н. Талиеву (1955), совершилось за 28–32 суток при температуре 5–8 °С, выклюнувшиеся свободные эмбрионы имели длину тела 6.8–7.1 мм. По данным С.Г. Соина и А.Ф. Турдакова (1966), эмбриогенез при температуре воды 12 °С завершился за 23 сут. и 10 часов, но личинки при выклевке оказались длиной 5.6–6.7 мм.

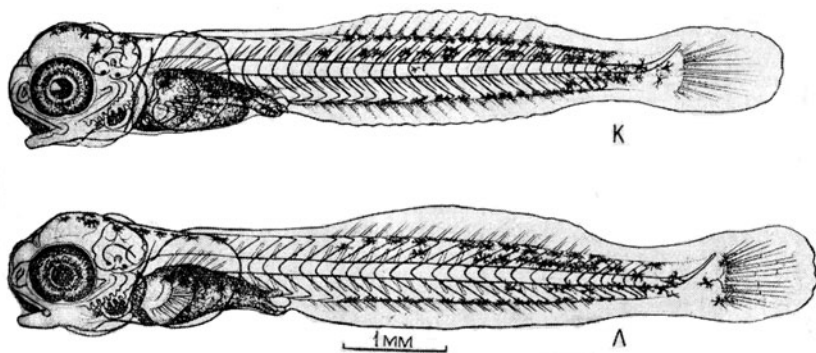
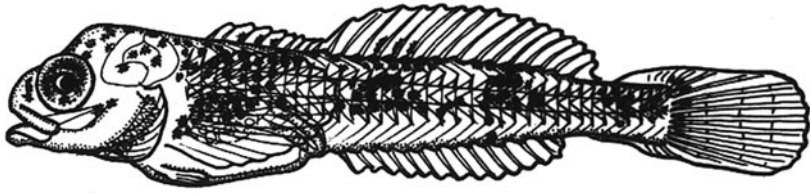


Рис. 5. Личинки. К – 6 сут, дл. 9.3 мм; Л – 8 сут, дл. 9.8 мм.

Влияние температурных условий на темп эмбриогенеза, сроки развития и размеры выклюнувшихся зародышей очевидны и подтверждают правило Джордана: чем ниже температура развития, тем более замедленной будет скорость эмбриогенеза, а количество меристических признаков у взрослых особей будет больше.

**Личиночный период развития.** Через 4 суток развития после выклева личинка достигает 8.6–9.1 мм в длину. Количество лепидотрихий во всех плавниках сформировано полностью. Меланофоры со спинной и брюшной стороны продольно покрывают спинной мозг. Желточный мешок сократился в размерах. У шестидневной личинки длиной 9.3–9.8 мм желточный мешок практически полностью резорбирован (рис. 5, К). Пигментация туловищного отдела ещё более интенсифицируется, образуя 5 чётких чёрных пятен: на голове, над грудными плавниками, в начале первого спинного плавника, под вторым спинным плавником и в основании хвостового отдела. Рисунок покровительственной и стайной окраски пятен на теле личинки и малька образован главным образом из меланофоров (чёрный цвет), ксантофоров (красный цвет) и иридоцитов, придающих окраске тела и глаз за счёт гуанина золотистый или серебристый оттенок (рис. 5, Л).

**Мальковый период развития** наступает на двенадцатые сутки личиночного развития. Пойманный на глубине 4 м малёк каменной широколобки имел длину 10.5 мм (рис. 6). По заднему краю жаберной крышки образован шиповидный отросток. Ещё сохраняются участки эмбриональной плавниковой складки. Мальки в светлое время суток держаться и активно питаются в основном под камнями литорали и сублиторали, куда в это же время укрывается весенний зоопланктон Байкала – наупиусы эпишуры, циклопов,



**Рис. 6.** *Paracottus knerii* (Dybowski) – каменная широколобка. Мальковый период развития, длина 10.5 мм (по Ж.Черняеву, 1973).

харпактицид, молодь макрогектопуса, инфузории и коловратки. В иловых отложениях существуют и размножаются олигохеты (Семерной, 2000).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение ранних этапов развития байкальских широколобок показало, что в процессе эволюции приспособление к достаточно эффективному воспроизводству потомства у исследованных видов пошло несколькими путями (Balon, 1985):

1) увеличение диаметра икринок вследствие увеличения запасов желтка и связанное с этим снижение абсолютной плодовитости самок (каменная и большеголовая широколобки);

2) сокращение размеров икринок при увеличении относительного количества плазмы яйца; уменьшение плодовитости самок (песчаная широколобка и живородящие голомянки).

3) Икра желтокрылых и длиннокрылых широколобок занимает промежуточное положение между яйцами «песчанки» и «каменюшки».

Значительные отличия в строении икринок двух видов широколобок отражаются и на морфогенезе эмбрионов. Из мелких относительно богатых плазмой икринок **песчаной** широколобки выклевываются соответственно мелкие (4.2–4.6 мм) эмбрионы с прогонистой формой тела. Относительно маленький желток составляет у них 1/5 длины тела, в котором насчитывается 37–38 миотомов, из них 27–29 приходятся на длинный хвостовой отдел. Эмбрионы приспособлены к пелагическому существованию за счет самого экономичного – «змеевидного» способа плавания. В плавниковой складке долгое время не формируются опорные элементы – лепидотрихии, а слабое развитие жаберно-челюстного аппарата и незначительный запас желточного мешка вынуждает личинок к пе-

реходу на внешнее активное питание для обеспечения последующего постэмбрионального метаморфоза (Матвеев, 1939).

Икра **каменной** широколобки, вторая по размерам из рассматриваемых видов подкаменщиков, относится к олигоплазматическому типу и содержит относительно небольшое количество плазмы. Длина выклевывающихся эмбрионов (личинок) 5.6–6.7 мм близка к длине личинок желтокрылки и длиннокрылки, однако ввиду значительных размеров желточного мешка (около 1/3 длины эмбриона) форма тела личинок каменной широколобки менее прогонистая. Из 31–34 миотомов 21 приходится на относительно короткий хвостовой отдел. Такая форма тела и защитная маскировочная окраска, какую приобретают личинки, соответствует их придонному образу жизни. Жаберный аппарат полноценно обеспечивает дыхательную функцию даже без принудительного поступления воды через ротовое отверстие при поступательном плавательном движении. Таким образом, достаточные запасы питательных веществ зародышей каменной широколобки позволяют развивающимся личинкам, обитающим у дна, без потребления внешней пищи перейти к мальковому состоянию и избегать хищников. Личинки же, развивающиеся в ихтиопланктоне по пелагическому типу постэмбрионального этапа, завершают его в пелагиали за счёт экзогенного питания (Соин, Турдаков, 1966; Черняев, 2017).

На основании данных об экологии, эмбриогенезе, способах размножения, особенностях питания и др. можно предположить, что от предков **каменной** широколобки образовались известные к настоящему времени 21 вид донных **широколобок**, включая и самые крупные формы – большеголовую широколобку *Batrachocottus baicalensis* (Dybowski) и большую красную широколобку *Procottus jeittelessii major* (Dybowski)\*.

---

\* По современной классификации *P. jeittelessii* (Dyb.) – красная широколобка и *P. major* Tal. – большая широколобка – два разных вида.

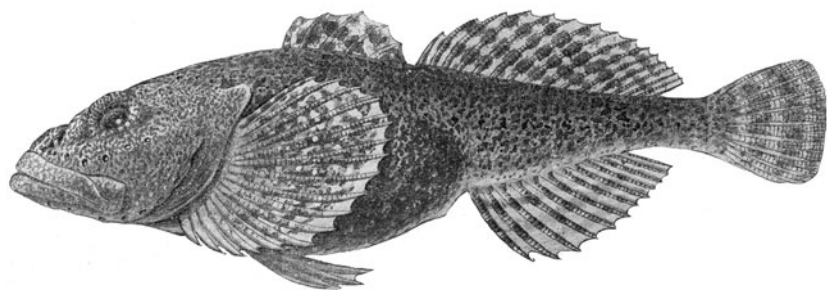
## РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ БОЛЬШЕГОЛОВОЙ ШИРОКОЛОБКИ *BATRACHOCOTTUS BAICALENSIS* (DYB.) ОЗ. БАЙКАЛ

В работе приведены данные о нерестовой популяции большеголовой широколобки, исследованы экологические особенности размножения и развития, проведено описание эмбрионально-личиночного развития данного донного бычка Байкала. Приведена сравнительная таблица мальков основных представителей литоральных бычков-подкаменщиков.

Данных по развитию икры большеголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Dyb.) в научной литературе не имеется. Исследования С.Г. Соина (1962), С.Г. Соина и А.Ф. Турдакова (1960) касались других донных бычков, а именно каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dyb.) и песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* (Dyb.)

При исследовании развития большеголовой широколобки применили описанную ранее методику бокового микроскопирования (Черняев, 1962). Отлов производителей с текучими половыми продуктами для искусственного осеменения икры проводили подледными трёхстенными сетями. Исследования кладок и условий гнездования осуществляли во время погружений в легководолазном снаряжении под руководством водолазного специалиста Лимнологического института Н.С. Резинкова. Спуски под воду проводили зимой под ледяной покров Байкала и летом до глубин 20 м. Материал для данной работы собран в экспедициях Лимнологического института Сибирского отделения АН СССР в 1967 и 1969 гг. на базе стационара на о. Большой Ушканий.

Архипелаг Ушканьих островов, судя по данным В.И. Галкина и И.Б. Мизандронцева (1970), около 20 тысяч лет назад изолировался от полуострова Святой Нос восточного побережья Байкала. Вокруг него образовались глубины до 900 м, что, вероятно, стало непреодолимым барьером для литоральных и сублиторальных форм. Прибрежные воды Ушканьего архипелага мало отличаются от вод прилегающей акватории озера, и данный географический регион может служить примером возникновения морфологических изменений под воздействием изоляции репродуктивной части популяции и срабатывания автогенетических процессов среди представителей донной фауны мелководий, и в частности, бычков-подкаменщиков (широколобок).



**Рис. 1.** *Batrachocottus baicalensis* (Dyb.) – большеголовая широколобка. Против пос. Лиственничное, глубина 5 м. (Рис. Талиев, 1955).

### **Морфобиологические особенности размножения и развития большеголовой широколобки**

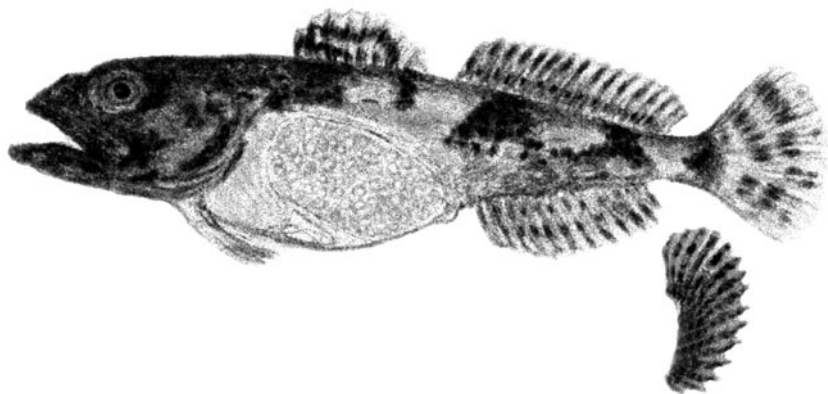
Л.Н. Талиевым (1955) стадо большеголовой широколобки, обитающее в прибрежных водах о. Большой Ушканый оз. Байкал, выделено в самостоятельный вид – ушканскую широколобку *Batrachocottus uchskanii* Tal., который довольно схож с широко распространённым по литорали и сублиторали оз. Байкал *B. baicalensis* (Dyb.). По Талиеву, представители большеголовой широколобки ушканского стада отличаются от распространённых по берегам озера своих близких сородичей меньшим числом позвонков (32–33), числом отверстий боковой линии, которая простирается дальше к хвосту, меньшей высотой тела, более коротким основанием непарных плавников. С другой стороны, у ушканской широколобки длина хвостового стебля, грудных плавников и рыла, высота головы и ширина верхнечелюстной кости больше.

Представители рода *Batrachocottus* с признаками ушканской популяции обнаружены лишь в районе Ушканьих островов, причём наиболее многочисленны они у восточного берега Длинного Ушканьего острова. В осеннее время (сентябрь – октябрь) эти широколобки встречаются на глубинах 10–150 м исключительно на каменистых грунтах, а мальки чаще ловятся на глубинах 15–20 м, изредка до 50 м (Талиев, 1955). Предполагается, что данная популяция достаточно давно изолирована и в известной мере промежуточна между родами *Paracottus* и *Batrachocottus*. На наш взгляд, значительных морфологических изменений ушканская широколобка по сравнению с исходной формой – большеголовой широколодкой – не претерпела, и, хотя Д.Н. Талиев (1955) выводит данную популяцию в ранг вида, все же предпочтительнее рассматривать

ушканскую широколобку как изолированную популяцию *B. baicalensis* (Dyb.).

Нерестовый ход широколобки ушканской популяции начинается в середине марта, в момент, когда ледяной покров у берега имеет толщину около 1,5 м, но под воздействием солнечной радиации уже происходит разрушение верхней и нижней поверхности льда. Постановка сетей параллельно берегу в этот период стала возможной за счёт расхождения станových щелей (термических швов) ледяного покрова Байкала. В начале апреля самцы первыми выходят на литораль с глубинами 2,5–4,5 м и выбирают под нерестилища нижние поверхности крупных, весом не менее 40–50 кг, валунов, неплотно лежащих на скальном основании литорали, которое в данном районе представлено сильно выщелоченными с поверхности белыми и розовыми разновидностями мрамора. Выбор такого нерестового субстрата вызван, вероятнее всего, устойчивостью обломочного материала, расположенного ниже кромки ледяного покрова, который не опрокидывается и не сносится при движении льда весной и волновой деятельности при открытой воде.

В отличие от представителей песчаной широколобки и желтокрылого бычка *Cottocomephorus grewinki* (Dyb.), у которых кладки и нерестовый участок охраняют несколько самцов, у большеголовой широколобки кладку охраняет лишь один самец. Изменений окраски в брачный период у широколобки не наблюдается. Подготавливая место кладки, самцы ртом и грудными плавниками чистят нижнюю поверхность камней от обрастаний и налёта. В период подготовки к нересту, во время нереста и охраны кладки у сам-



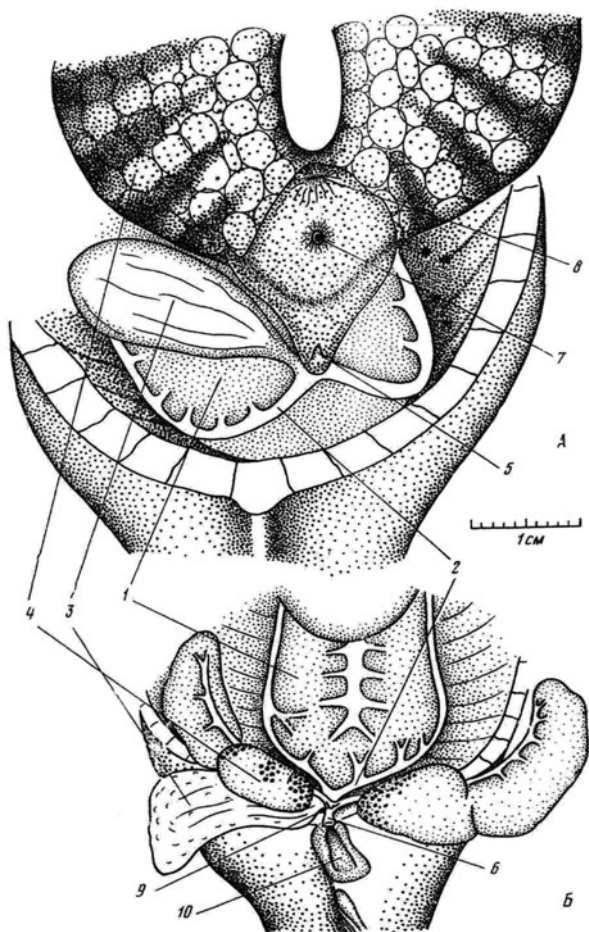
**Рис. 1а.** Самка большеголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Dyb.) Б.Ушканый остров, апрель 1969 г. (рис. Черняев Ж.А.)



цов наблюдается увеличение наполнения мочевого пузыря выделениями почек, что характерно для всех байкальских Cottidae в период размножения. На рис. 2 изображены мочеполовые системы самки и самца большеголовой широколобки. У самки мочевой пузырь нормального наполнения, а у самца вся полость тела была заполнена им, и для зарисовки мочеполовой системы пришлось его проколоть и выпустить содержимое – мочу. Привлекает внимание расположенная за половым отверстием кожистая желобообразная лопасть, до сих пор ещё не описанная в научной литературе. Она хорошо заметна особенно у самцов в период размножения и, вероятно, служит для лучшего оплодотворения икры в рыхлой кладке, которую имеют большеголовые широколобки. Нами (Черняев, 1977) уже высказывалось предположение, что выделения мочевого пузыря у самцов в нерестовый период играют роль аттрактантов для самок и репеллентов для беспозвоночных – пожирателей икры. Данное предположение основывается на следующем наблюдении: после занятия нерестового участка самец его уже не покидает, однако подошедшие много позже самки всё же находят скрытых под камнями самцов, как нам представляется, по запаху мочи своего вида. С другой стороны, такие беспозвоночные, как плоские черви – планарии и бокоплавцы Gammaridae, постоянно присутствующие на нижней поверхности камней, довольно плотным кольцом окружают кладку, но никогда при живом самце не встречаются на самих кладках. Оставленная самцом кладка уничтожается пожирателями икры в первые же сутки.

Большеголовая широколобка – не стайная рыба, но подход самок к нерестилищам бывает очень дружным. Так, за одну ночь в трехстенную сеть длиной 35 м было поймано более 100 самок на свале глубин в 4,5 м. Точное время нереста в естественных условиях нам неизвестно, так как из-за сложной ледовой обстановки регулярных спусков под воду не проводилось. Предположительно нерест имел место в III декаде апреля. Искусственное осеменение икры проведено 27 апреля 1967 г.

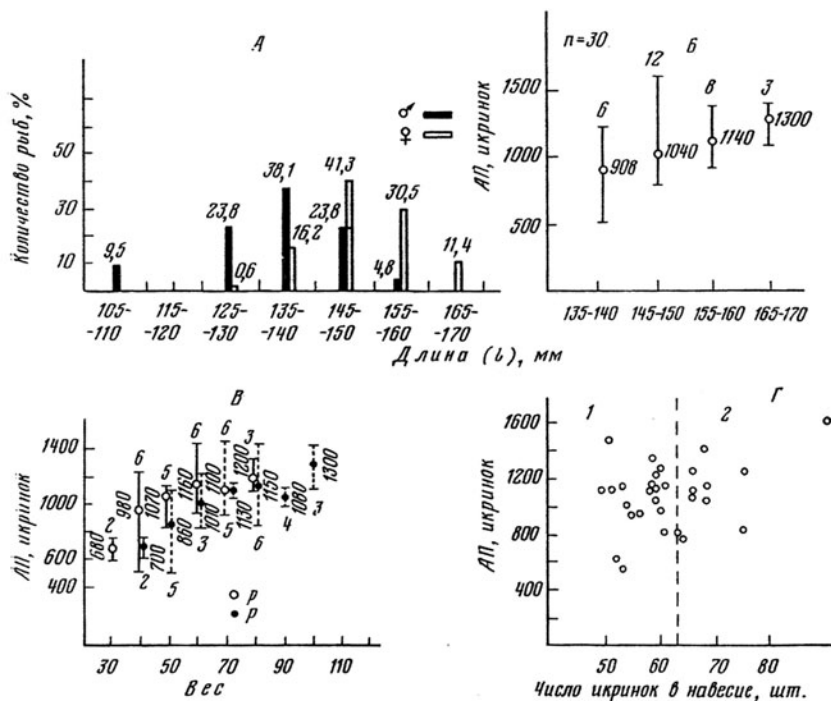
Кладка *Batrachocottus* значительно отличается от известных нам кладок остальных представителей семейства Cottidae Байкала. Прикрепленная к нижней поверхности большого камня или валуна кладка представляет неправильной формы «лепёшку» диаметром около 15 см. Она состоит из довольно рыхло расположенных и склеенных между собой крупных, диаметром около 3 мм, икринок розово-кремового цвета и имеет правильную округлую форму. Ненабухшая икра большеголовой широколобки окрашена каротиноидными пигментами в красно-оранжевый цвет. После набухания и образования перивителлинового пространства икра приобретает



**Рис. 2.** Анатомическое строение мочеполовой системы большоголовой широколобки (кишечник удалён). *А* – самка; *Б* – самец. 1 – почка, 2 – мочеточники, 3 – мочевой пузырь, 4 – гонады, 5 – мочевой сосочек, 6 – мочеполовой сосочек, 7 – половое отверстие, 8 – анальное отверстие, 9 – мочеполовой синус, 10 – кожистая желобообразная лопасть.

белесоватый оттенок. Подводные наблюдения показали, что самец располагается брюшком вниз непосредственно под кладкой и обмахивает ее плавниками и хвостом. На камне, на некотором расстоянии от кладки, кольцом располагаются планарии и Gammaridae.

Во время охраны гнезда самец продолжает питаться главным образом донными Gammaridae. Мы неоднократно наблюдали (Коряков, 1972; Черняев, 1977), как самцы песчаной широколобки и



**Рис. 3.** Биологическая характеристика нерестовой популяции большеголовой широколобки. *А* – размерный состав нерестового стада (в % от общего числа рыб,  $n = 181$ ); *Б* – абсолютная плодовитость (All) самок разной длины –  $L$  (цифры над чертой разброса показывают количество рыб в размерной группе); *В* – All самок разного веса, сплошная линия – вес тела в граммах без внутренностей –  $p$ , пунктирная – общий вес –  $P$ ; *Г* – зависимость плодовитости самок и цвета икры от количества её в навеске; 1 – цвет икры оранжевый, диаметр около 3 мм; 2 – цвет икры светло-оранжевый, диаметр около 2,5 мм.

желтокрылки занимали гнёзда большеголовой широколобки в случае оставления их самцами этого вида, нерестились рядом или вокруг гнезда и охраняли эту совместную кладку.

Анализ нерестового стада большеголовой широколобки Ушканьих островов показал (рис. 3, *А*), что самки созревают при достижении общей длины тела ( $L$ ) 150 мм, максимальные их размеры 170 мм (средние – 151,2 мм), самцы созревают при длине 110 мм, их предельная длина 155 мм (средняя – 137,6 мм). Плодовитость самок колеблется от 500 до 1600 икринок (средняя плодовитость – 1067,3), её зависимость от длины тела отражена на рис. 3, *Б*. На рисунке 3, *В* показана зависимость плодовитости самок от общего веса тела. Из материалов, представленных на рис. 3, *Б* и *В*, следует,

что плодовитость прямо пропорциональна размеру и весу рыб. Интересна закономерность, показанная на рис. 3, Г. Цвет икры в значительной степени зависит от её диаметра. Если число икринок в 1 г колеблется от 50 до 60 шт., икра имеет интенсивную оранжевую окраску и средний диаметр около 3 мм. При возрастании числа икринок в навеске от 65 до 85 шт. интенсивность окрашивания икры каротиноидами снижается до светло-желтого, соломенного цвета, а диаметр икры составляет лишь около 2,5 мм. Вес ненабухших икринок составляет порядка 8.1 мг.

Растянутые размерный и весовой ряды (рис. 3, А, В) свидетельствуют о том, что нерест у большеголовой широколобки многократный как у самок, так и у самцов. Погибших рыб в районе нерестилищ после нереста и позже при водолазных работах наблюдать не приходилось. Таким образом, большеголовая широколобка принадлежит к полициклическим видам.

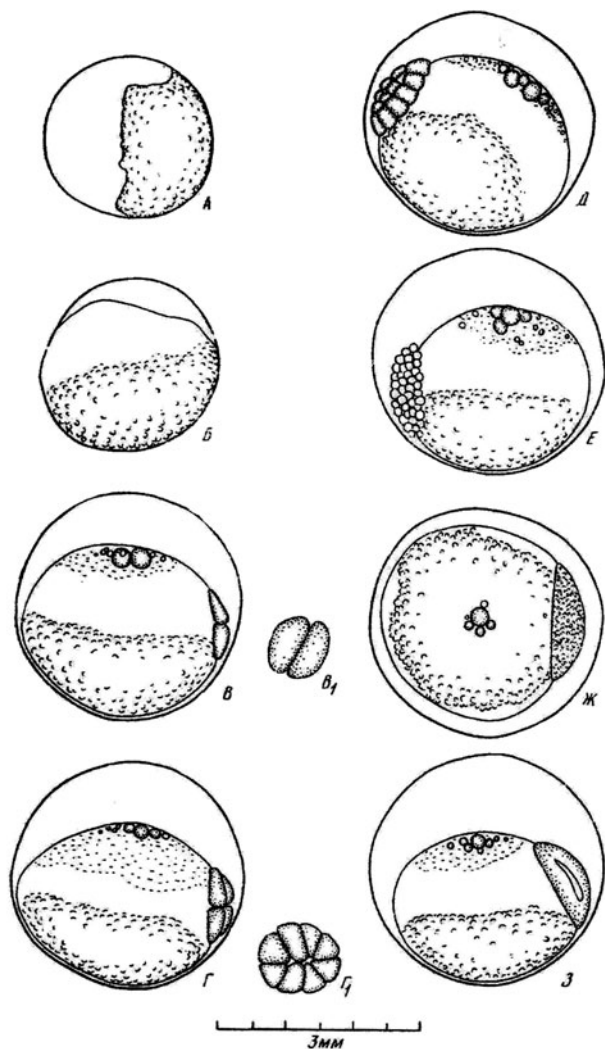
### **Эмбриональный период развития**

*Этап оводнения полости* между оболочкой и яйцеклеткой и образование бластодиска. Зрелая ненабухшая икра большеголовой широколобки имеет шарообразную форму, диаметр её от 2,5 до 3,1 мм. Яйцеклетка окрашена каротиноидными пигментами от жёлто-соломенного до интенсивно оранжевого цвета. Жировые капли не просматриваются, половина объёма яйца заполнена прозрачным желтком, остальная часть – белесыми гранулами непрозрачного желтка (рис. 4, А).

При оводнении зрелой икры оболочка её становится клейкой, диаметр постепенно увеличивается, а прозрачность снижается. При наблюдении набухающей икры в вертикальной камере (Черняев, 1962) заметно, как содержимое яйцеклетки внутри набухающей оболочки поворачивается таким образом, что прозрачная масса желтка занимает верхнее положение, а гранулированный желток располагается в нижней части яйца (рис. 4, В).

Через 3 часа при температуре воды 1 °С оболочка полностью набухает, становится белесой и малопрозрачной, диаметр икринок увеличивается от 2,5 до 3,4 мм. В верхней части яйца сконцентрированы мелкие жировые капли (от 3 до 10), которые находятся в сопровождении небольшого числа гранул непрозрачного желтка. Анимальный полюс ориентирован не вверх или вниз, а в сторону (в бок, в «экваториальную» область желтка). Диаметр плазменного бугорка по его основанию равен 1 мм, что позволяет нам отнести икру большеголовой широколобки к олигоплазматическому или полилецитальному типу яиц рыб.

Анимальный полюс совершает медленные круговые движения за счёт сокращений и расслаблений цитоплазматического слоя желточного мешка, обеспечивая дыхательные процессы зародыша за счёт диффузного обмена (Резниченко, 1959; Резниченко и др., 1975).



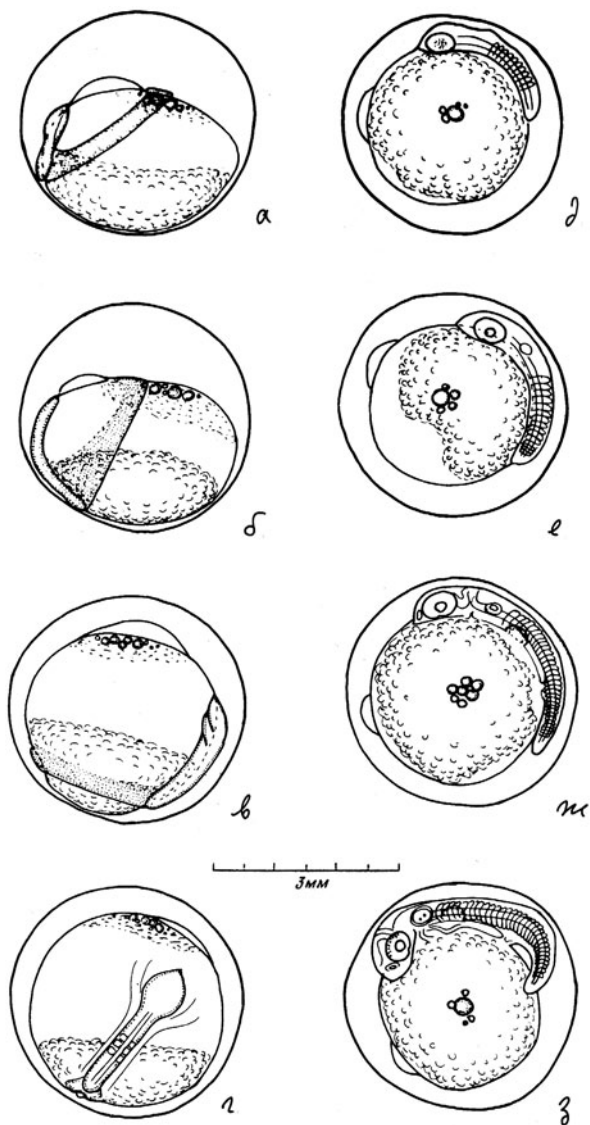
**Рис. 4.** Развитие большоголовой широколобки. Этап оводнения полости между яйцевой оболочкой и яйцеклеткой, образование бластодиска и этап дробления. *А* – зрелая икринка до помещения её в воду; *Б* – икринка через 15 мин. после оводнения; *В* – стадия 2 бластомеров; *Г* – стадия 4. *Г<sub>1</sub>* – 8 бластомеров; *Д* – стадия 16 бластомеров; *Е* – стадия средней морулы; *Ж* – стадия поздней морулы; *З* – стадия бластулы.

Перивителлиновое пространство довольно значительное и составляет около 1/4 общего внутреннего объёма икринки.

*Этап дробления.* Через 8 час. после осеменения и оводнения икры при температуре воды 1° наблюдается стадия 2 бластомеров (рис. 4, В). Длина бластомеров равна 0,8, ширина 0,4 мм. Через 24 часа при той же температуре наступает стадия 8 бластомеров (рис. 4, Г). Через 36 час. наблюдается стадия 16 бластомеров (рис. 4, Д). Диаметр зародышевого диска увеличивается до 1,4 мм, а сами бластомеры уменьшаются до 0,4–0,2 мм. Через 48 час. наступает стадия 32 бластомеров, а через 2,5 суток – стадия средней морулы (рис. 4, Е). На 4-е сутки развития наступает стадия поздней морулы (рис. 4, Ж). Эта стадия зарисована при обычном методе микрокопирования. На 6-е сутки развития при температуре 1 °С внутри бластодиска, состоящего из очень мелких бластомеров, образуется щелевидная полость – бластоцель, видимая только при боковом микрокопировании (рис. 4, З).

*Этап гастрюляции.* В возрасте 6 суток начинается этап гастрюляции и обрастания желточного мешка (эпиболлии) клеточным материалом зародыша – бластодермой. На 8-е сутки развития при температуре воды 2° одна треть поверхности желточного мешка уже покрыта бластодермой (рис. 5, А). Зачаток тела длиной 1,3 мм имеет утолщения головного и хвостового отделов. Край бластодермы в виде валика кольцеобразно напозаает на желток. В верхней части, впереди от головного отдела зародыша, располагается перибластический синус, который, как показано, нами (Соин, Черняев, 1961), образован выпячиванием полости бластоцеля. На 10-е сутки половина поверхности желтка покрыта бластодермой, длина тела эмбриона достигла 2 мм (рис. 5, Б). На 12-е сутки развития при той же температуре наступает стадия большой желточной пробки (рис. 5, В). Длина зачатка зародыша достигает 2,3 мм, начинается дифференциация головного отдела. Эмбриональная цитоплазматическая моторика ещё имеет место. Этап гастрюляции заканчивается на 13-е сутки развития и имеет продолжительность 7 суток при температуре воды 2 °С.

*Этап органогенеза.* На 14-е сутки развития при температуре 2° наступает стадия замыкания желточной пробки (рис. 5, Г). К этому времени в туловищном отделе эмбриона образовано 3-4 сомита, головной отдел утолщен, и идёт формирование глазных пузырей. Просматривается хорда. На 20-е сутки развития при постепенно повышающейся температуре воды от 2 до 4° в теле эмбриона произошли следующие изменения (рис. 5, Д). Длина туловища достигла 2,5 мм, образовано 8–10 миотомов. Сформированы глазные бокалы. Эмбрион совершает боковые изгибы тела, что приводит к



**Рис. 5.** Развитие большеголовой широколобки. Этапы гастрюляции и органогенеза. *А* – стадия начала обрастания желточного мешка бластодермой и образования перибластического синуса; *Б* – стадия средней гастрюлы, половина желточного мешка покрыта бластодермой; *В* – стадия начала дифференциации головного отдела; *Г* – стадия замыкания желточной пробки, появления 3 сомитов; *Д* – стадия формирования глазных бокалов; *Е* – стадия 15 миотомов, формирования хрусталиков в глазах; *Ж* – стадия 30 миотомов; *З* – стадия окончания сегментации мезодермы, появления пигмента в глазах.

смещению центра тяжести и изменению положения желточного мешка и переваливанию с бока на бок зародыша в перивителлиновой полости. На 30-е сутки развития длина эмбриона достигает 3,2 мм (рис. 5, *Е*). В глазах сформированы хрусталики, позади глаз образованы слуховые плакоды, и теле насчитывается 15 миотомов. Начинается рост хвостовой почки.

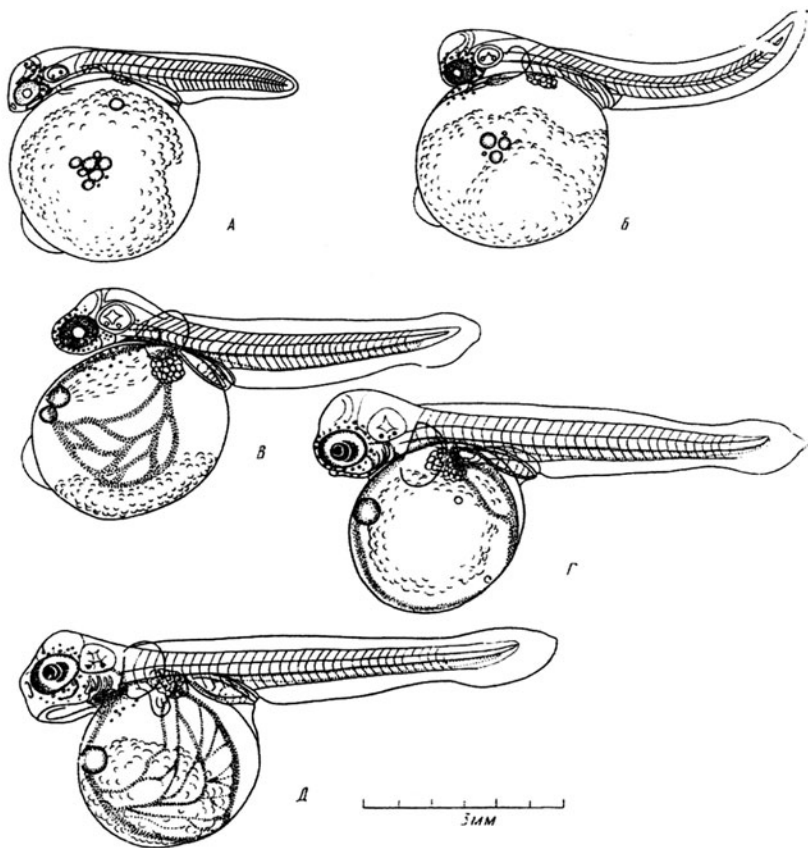
На 40-е сутки развития, в то время когда на Байкале происходит исчезновение ледяного покрова и прибрежные воды прогреваются до 4–6°, в икре наблюдались дальнейшие морфологические изменения. Длина эмбриона достигла 4 мм, сформировалось 30 миотомов, из них 12 в туловищном и 18 в хвостовом отделах. Образовались обонятельные плакоды, внутри слуховых плакод появились полости, т. е. образовались слуховые пузырьки. Под головным отделом заметна сердечная трубка. В области 4-го сегмента появились зачатки грудных плавников. Просматривается кишечная трубка (рис. 5, *Ж*).

На 45-е сутки развития длина эмбриона достигла 4,5 мм (рис. 5, *З*). В теле образовано 33 миотома, из них 13 в туловищном и 20 в хвостовом отделах. В верхней части глаз появились мелкие зёрна чёрную пигмента — меланина. Спереди головного отдела сформированы обонятельные ямки, в слуховых пузырьках образовалось по 2 отолита. Сердечная трубка изогнута и совершает слабые сокращения. Форменных элементов крови ещё нет. Под грудными плавниками, покрытыми крупными железистыми клетками, просматривается расширение кишечной трубки, идёт формирование печени. Эмбрион подвижен и совершает резкие движения хвостом. Как и у эмбрионов других видов широколобок (Черняев, 1971, 1974), появление меланина в глазах эмбриона происходит к моменту окончания сегментации тела. Вскоре у зародышей широколобки происходит отделение головы от поверхности желточного мешка, а вокруг глаз появляются железы вылупления (рис. 6, *А*).

На рисунках с 6, *А* по 6, *Г* изображены эмбрионы большоголовой широколобки, извлеченные из яйцевой оболочки и обездвиженные 1%-ным раствором уретана.

*Этап образования и развития эмбриональной системы кровообращения.* На 50-е сутки развития при температуре воды 6–9° происходит полная пигментация глаз (рис. 6, *Б*). Длина эмбриона 5,5 мм. Сердце пульсирует, идет образование и накопление форменных элементов крови в расположенном у правого кювьерова протока кроветворном мешочке, который, вероятно, аналогичен ранее открытому и описанному у байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Черняев, 1964). В головном отделе по бокам происходит образование жаберных щелей и жаберных крышек, сформиро-





**Рис. 6.** Развитие большоголовой широколобки. Этапы образования эмбриональной системы кровообращения и подвижного жаберно-челюстного аппарата. *А* – стадия начала пигментации глаз и пульсации сердца; *Б* – стадия образования форменных элементов крови; *В* – стадия образования эмбриональной системы кровообращения и полной пигментации глаз меланином; *Г* – стадия образования нижней челюсти и пигментации глаз гуанином; *Д* – стадия начала дифференциации кишечной трубки.

ваны мочеточники и мочевой пузырь. Основания грудных плавников, ранее располагавшиеся горизонтально, начинают принимать вертикальное положение.

На 55-е сутки развития при длине эмбриона 6,3 мм (рис. 6, *В*) образована замкнутая эмбриональная система кровообращения. Кровь циркулирует по кругу: сердечная трубка – брюшная аорта – мандибулярные дуги аорты – спинная аорта – хвостовая артерия – хвостовая вена – задние кардинальные вены – кювьеровы протоки

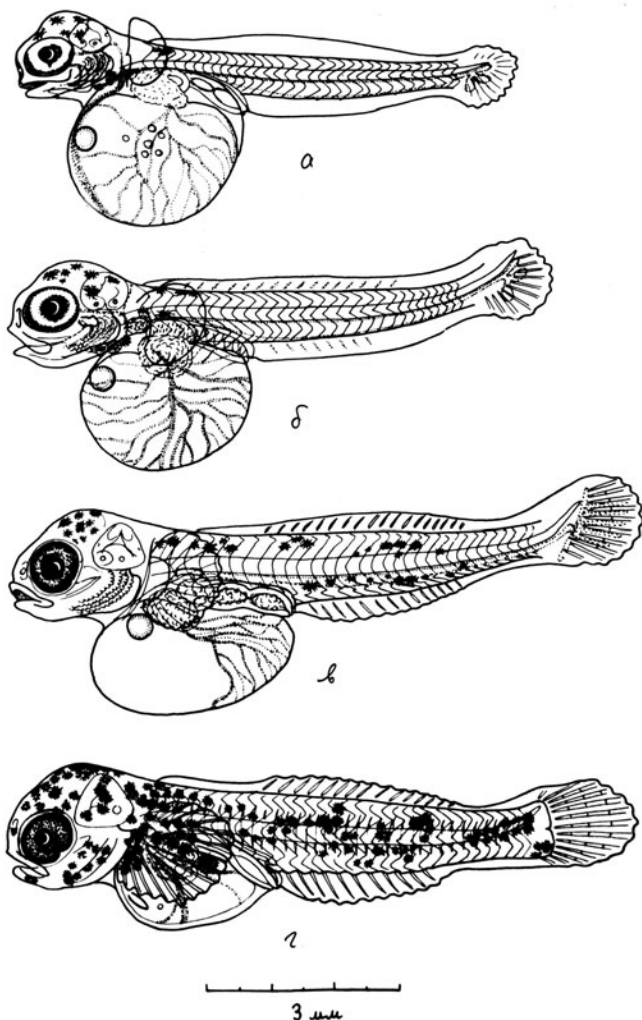
– венозный синус. Головной отдел омывается кровью, поступающей из мандибулярных дуг аорты. В области 13-го туловищного сегмента от спинной аорты отходит омывающая задний отдел кишечника кишечно-брыжеечная артерия. Кровь от неё собирается в подкишечную вену и, пройдя через печень, по левой печеночно-желточной вене выходит на левую часть желточного мешка, где эта вена и ветвится по его поверхности. С.Г. Соин (1968) указывает, что у байкальских бычков-подкаменщиков капиллярная сеть сосудов на поверхности желточного мешка выполняет дыхательную функцию, как и у зародышей других рыб. Омыв часть желточного мешка, кровь через левый кювьеров проток попадает в венозный синус. В слуховой капсуле появились полукружные каналы. У основания грудного плавника образован зачаток грудного пояса *cleithrum*. Происходит увеличение нижней лопасти хвостовой плавниковой складки.

*Этап образования подвижного жаберно-челюстного аппарата.* На 60-е сутки развития при длине эмбриона 7,2 мм (рис. 6, Г) глаза эмбрионов окрашиваются гуанином иридоцитов в золотистый цвет, что позволяет эмбриону обладать предметным зрением после выклева. Образована нижняя челюсть. Первые 3 жаберные дужки омываются кровью жаберных артерий. Желудочно-кишечный тракт дифференцирован на пищевод, желудок и кишечник. Эмбриональная сеть кровеносных сосудов печёчно-желточной вены покрывает левую половину желточного мешка. Перибластический синус редуцирован.

На 65-е сутки развития при температуре 6–9 °С и длине эмбриона 8 мм (рис. 6, Д) происходит разделение кишечной трубки на тонкий кишечник и прямую кишку. Все 4 жаберные дужки омываются кровью. Головной отдел эмбриона принимает угловатую форму. На нижней лопасти хвостовой плавниковой складки – скопление мезенхимных клеток.

На 70-е сутки развития при длине эмбриона 8,1 мм (рис. 7, А) начинается пигментация тела эмбриона меланофорами. Пигментные клетки появляются на голове и один меланофор на спине над печёночной областью. На жаберных дужках, уже полностью закрытых жаберными крышками, появились зачатки жаберных лепестков. В хвостовом плавнике формируются костные элементы – лепидотрихии, вследствие чего края хвостовой лопасти плавниковой складки становятся зубчатыми. В кровеносной системе произошли некоторые изменения. Гиоидный сосуд соединился с мандибулярной дугой аорты. Вся поверхность желточного мешка покрыта сетью капилляров левой печёчно-желточной вены. В лопасти хвостового плавника хвостовая вена образует сеть капилля-

ров. Миотомы туловищной мускулатуры приобрели способность изгибаться в спинной и брюшной областях тела, что позволяет эмбрионам совершать более сложные движения телом в вертикальной плоскости. Все жировые капли слились в одну более крупную, располагающуюся в передней части желточного мешка.



**Рис. 7.** Развитие большоголовой широколобки. Этапы и стадии, предшествующие выуплению, и этап выупления. *А* – стадия начала пигментации тела эмбриона меланофорами; *Б* – стадия образования костных лучей в хвостовом плавнике; *В* – стадия образования костных лучей в спинном и анальном плавниках; *Г* – стадия выупления.

На 75-е сутки развития при длине эмбриона 8,5 мм (рис. 7, Б) в хвостовом плавнике образовалось 9 костных лучей. В спинной непарной плавниковой складке просматривается закладка 15 лучей второго спинного плавника, в анальной плавниковой складке таких зачатков 8. Позади глаз образованы зачатки псевдобранхии. Хорошо просматривается клубочек предпочки (*pronephros*), окрашенный в красный цвет форменными элементами крови. В просвете желудка и заднего отдела кишечника образована складчатость. Размеры желточного мешка сокращаются.

На 80-е сутки развития при длине эмбриона 10 мм (рис. 7, В) в спинной плавниковой складке образовано 18 лучей, а в анальной – 14; в хвостовом плавнике – 11 и в грудных плавниках – по 14. Желточный мешок значительно сократился, кровеносная сеть сосудов сохранилась на нем только в каудальной части. Капиллярная сеть кровеносных сосудов имеется вдоль костных лучей хвостового плавника. Пигментные клетки – меланофоры кроме головного отдела образуют скопления в покровных тканях над желудочным отделом, над анальным отверстием и средней частью хвостового отдела. Жаберные лепестки хорошо развиты, и в них циркулирует кровь. При небольшом повышении температуры или неблагоприятных условиях водообмена на этой стадии происходит вылупление жизнеспособной молоди, которая сразу стремится укрыться от света под камнями или в расщелинах между ними.

*Этап вылупления.* На 90-е сутки развития при температуре воды 6–9 °С и длине эмбриона 10,0 мм (рис. 7, Г) происходит вылупление молоди большеголовой широколобки. По календарным срокам этот период соответствует концу июля, т.е. совпадает со вспышкой фитопланктона и максимальным разлитием копеподитных стадии *Seropoda*.

Л.И. Москальковой (1975) для бычка кругляка *Neogobius melanostomus* Pallas отмечено отсутствие личиночного периода развития. По нашим наблюдениям, у большеголовой широколобки также отсутствует этот период развития, и из оболочки икры вылупляются почти сформировавшиеся мальки. Как пишет Л.И. Москалькова (1975), «личиночные этапы, свойственные обычно активной, свободно живущей и самостоятельно питающейся форме «эмбрионируются», превращаются в дополнительные зародышевые этапы, протекающие под оболочкой».

Сравнение развития большеголовой широколобки с эмбриогенезом песчаной широколобки, которая вылупляется на личиночном этапе и проходит личиночный период развития в свободно живущем состоянии, показывает, что освобождение последней из яйцевых оболочек соответствует стадии развития большеголовой

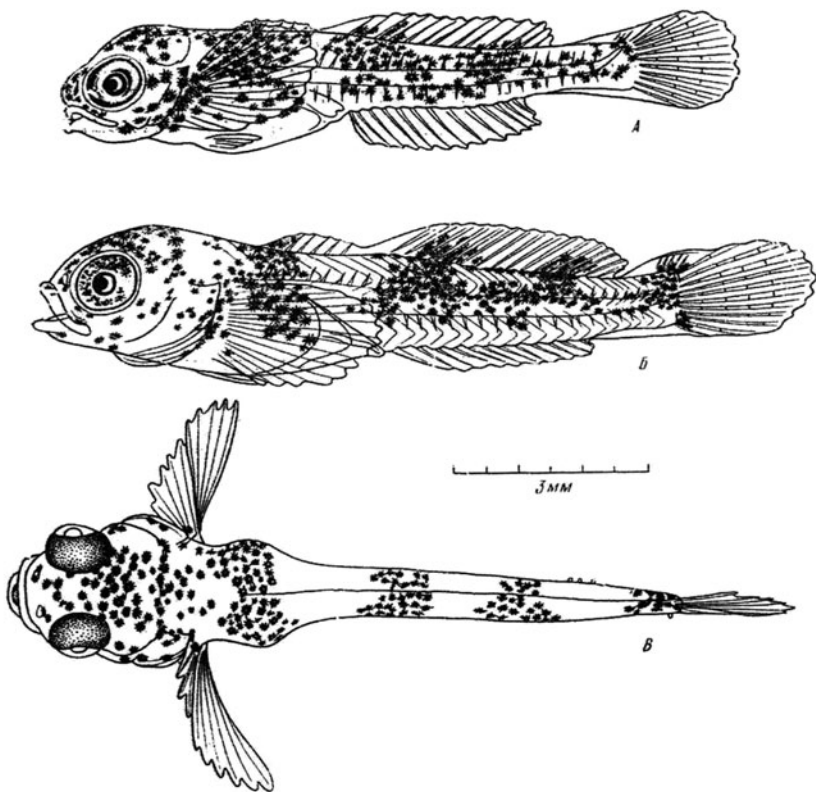
широколобки, изображенной на рис. 7, Д, то есть стадии перед началом пигментации тела и появлением в плавниковой складке костных лучей. В данном случае можно принять устно предложенный нам С.Г. Соиным термин «личинка-мальёк» для определения такого морфологического состояния, когда вылупившийся организм проявляет признаки и личинки, и малька.

К моменту вылупления большоголовой широколобки произошло образование скелета личинки-малька, сформировались позвонки и их остистые отростки. Желточный мешок сократился на  $2/3$ , и от исходного объёма  $8 \text{ мм}^3$  осталось не более  $2,6 \text{ мм}^3$ . Жировая капля резорбирована, тело личинки-малька покрыто меланофорами, сливающимися в чёрные пятна на голове, в брюшной полости, передней и задней частях хвоста. Такой рисунок служит для маскировки и приводит к разобщению контура личинки-малька. Непарные плавники начинают увеличиваться. В хвостовом плавнике, который принял гомоцеркальную форму, лепидотрихии разделены на 4 членика. На месте первого спинного плавника сохраняется непарная плавниковая складка ещё без лучей. В передней части брюшной полости под грудными плавниками, появились зачатки брюшных плавников. Личинки-мальки прячутся в затенённые участки и начинают питаться *Cyclopoidea*, *Epischura* и *Harpacticoidae* на копеоподитных стадиях развития.

### Мальковый период развития

Через 3-е суток после вылупления малёк достигает  $10,6 \text{ мм}$  длины (рис. 8, А). В первом спинном плавнике образовано 6 костных лучей, во втором – 14. Брюшные плавники полностью сформированы и содержат по 5 лучей. Грудные плавники немного не достигают до анального отверстия. По верху и низу хвостового стебля сохранилась непарная плавниковая складка. Меланофоры, сохраняя прежнее расположение на теле малька, появляются на передних двух лучах спинного плавника и на четырёх передних лучах спинного. Ксантофоры, окрашенные в жёлтый, коричневый и красный цвета, появились на голове, между первым и вторым спинными плавниками и под серединой второго спинного плавника.

Через 7 суток после вылупления при температуре воды  $9-15^\circ$  и длине малька  $12,2 \text{ мм}$  (рис. 8, Б, В) произошли следующие изменения: на челюстях появились мелкие зубы, дистальный конец грудных плавников достигает анального отверстия. Характерная окраска первого спинного плавника сохраняется, на втором спинном плавнике образовано два пятна, состоящих из меланофоров и ксантофоров. Радужная оболочка глаз, бывшая до этого момента ярко-



**Рис. 8.** Развитие большоголовой ширококолки. Мальковый период. *А* – образование костных лучей в первом спинном плавнике; *Б, В* – образование органов боковой линии.

золотистого цвета, покрывается меланофорами и становится менее заметной. Носовые отверстия начинают приобретать трубчатую форму. При рассмотрении малька сверху по бокам хвостового стебля видно несколько невромастов с короткими *cupulae* – органов боковой линии на ранних стадиях развития.

Через 1 месяц после вылупления малёк достигает длины 16 мм (рис. 8, *Г*). Тело его густо покрыто меланофорами, образующими систему чёрных пятен. Покровительственная окраска до такой степени сливается с фоном литорали, что при водолазных работах мальков можно обнаружить только в момент их перемещения. Пигментные клетки на первом спинном плавнике расположены вдоль лучей и у основания плавника. На втором спинном плавнике образованы два тёмных пятна, которые переходят в пятна на теле. По

нижнему краю брюшной области появились крупные меланофоры. Мальки в этом возрасте начинают опускаться глубже и ловятся на глубинах порядка 12 м.

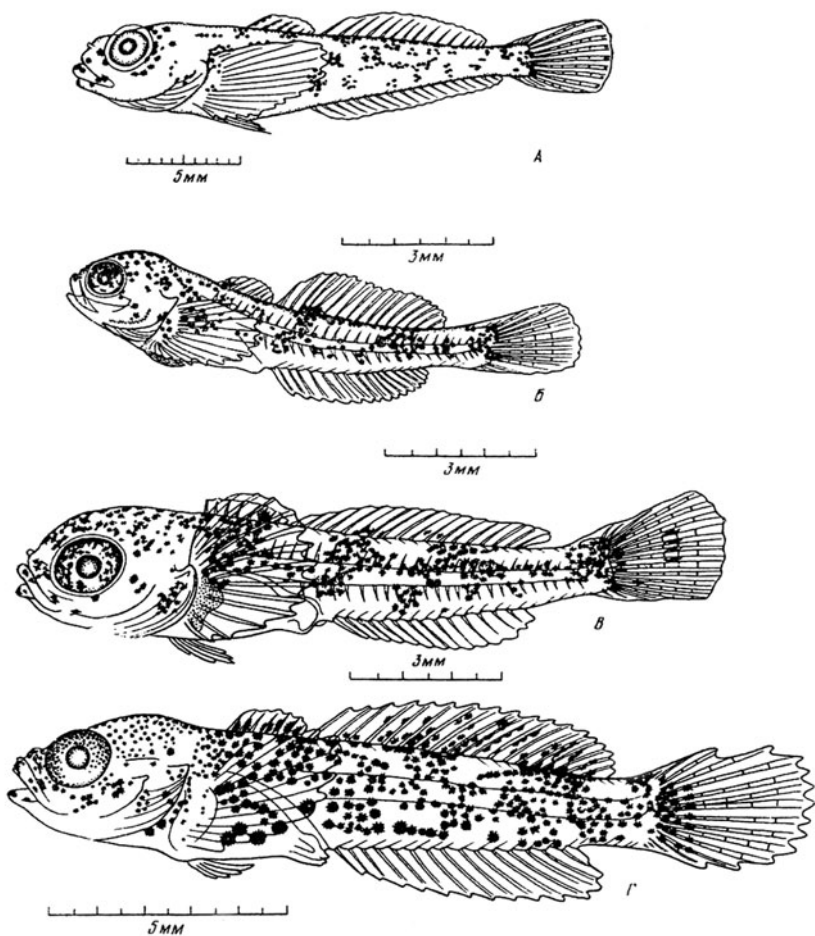
### **Покровительственная окраска мальков и её отличительные признаки у различных представителей широколобок литорали оз. Байкал**

Для мальков донных литоральных широколобок оз. Байкал, обитающих в одних и тех же условиях освещённости, субстрата и большой прозрачности воды, свойственна схожая покровительственная окраска – тело их покрыто группами меланофоров и ксантофоров, которые расчленяют общий контур рыбок на несколько тёмных и светлых пятен, делая молодь бычков практически невидимыми на грунте. Литораль заселяют представители следующих родов: *Leocottus* (песчаная широколобка), *Paracottus* (каменная широколобка), *Procottus* (красная широколобка *P. jeittelesi* Tal.), *Batrachocottus* (большеголовая широколобка). Молодь песчаной широколобки (рис. 8, А) придерживается песчаных грунтов и не имеет столь тёмной окраски, как молодь других донных бычков. Тело её покрыто довольно мелкими меланофорами, и тёмные пятна выделяются только при рассмотрении малька со спины. Чётким отличительным признаком песчаной широколобки служит наличие костных шипиков по бокам тела и длинного анального плавника (19 и более лучей). Остальные представители донных литоральных форм имеют по бокам тела очень сходную пятнистую окраску и могут быть различимы только по специфической окраске первого спинного плавника.

Все литоральные бычки размножаются в разное время, но вылупляются, как правило, приблизительно в одну фенологическую фазу, а именно к началу прогрева поверхностных вод, «цветению» воды и появлению мелкого зоопланктона. Таким образом, в одном районе появляется молодь разных видов бычков приблизительно одного возраста, и перед исследователями всегда встает вопрос об их принадлежности к определенным видам.

Молодь каменной широколобки (рис. 9, Б) самая мелкая, она принимает отличительную окраску при длине около 10,5 мм. Характерным признаком служит скопление меланофоров на первых 3 лучах первого спинного плавника и почти полное отсутствие меланофоров на втором спинном плавнике.

Молодь красной широколобки (рис. 9, В) принимает специфическую окраску при длине малька 14,5 мм. Это довольно высокотелые рыбки, у которых на первом спинном плавнике в области 6-го луча имеется крупный меланофор, расположенный рядом с боль-



**Рис. 9.** Отличительные особенности окраски мальков донных литоральных бычков Байкала. *А* – песчаная широколобка; *Б* – каменная широколобка; *В* – малая красная широколобка; *Г* – большеголовая широколобка.

шим ксантофором. Других пигментных клеток на первом спинном плавнике, как правило, не имеется.

Молодь большеголовой широколобки окрашена аналогично трём только что рассмотренным видам. Специфическую окраску мальки приобретают, достигнув длины 15 мм (рис. 9, *Г*). Тело их довольно сильно уплощено в дорсовентральном направлении, особенно в туловищном и головном отделах. Отличительными признаками окраски являются скопления меланофоров почти по всей



поверхности первого спинного плавника и наличие крупных меланоборов по бокам тела.

### **Заключение**

По эколого-морфологическим особенностям размножения и развития большеголовая широколобка относится к подлёдным весенне-нерестующим, охраняющим потомство, литофильным формам с многократным икротетанием. Средняя плодовитость составляет 1067 икринок. Крупная, диаметром около 3 мм, икра окрашена каротиноидными пигментами в оранжевый цвет, относится к олигоплазматическому или полилецитальному типу яиц рыб. Время эмбрионального развития при температуре, повышающейся от +1° до 9°, составляет 90 суток (с конца апреля до конца июля).

В эмбриональном периоде развития выделено 7 этапов. Личиночные этапы развития «эмбрионируются» и проходят внутри яйцевой оболочки. Вылупление большеголовой широколобки происходит на «личиночно-мальковом» этапе развития.

## РОЛЬ ЛИЧИНОК ПЕСЧАНОЙ ШИРОКОЛОБКИ (*LEOCOTTUS KESSLERI* (ДУВ) В ТРОФИЧЕСКИХ ЦЕПЯХ ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА БАЙКАЛ<sup>1</sup>

Песчаная широколобка является одной из семи детально исследованных нами видов байкальских эндемичных подкаменщиковых рыб (подотряда Cottoidei). Это гнездящиеся, икромечущие **широколобки**: песчаная, каменная, длиннокрылая, желтокрылая, большеголовая, а также два вида живородящих форм: большая и малая **голомьянки**, у которых постэмбриональное развитие происходит путём метаморфоза на пелагических этапах развития. Предполагается для увеличения продукционных возможностей олиготрофных водоемов (водохранилищ) рекомендовать интродукцию песчаной широколобки в качестве мелиоранта в водоёмы регионов, сходных по гидроклиматическим особенностям.

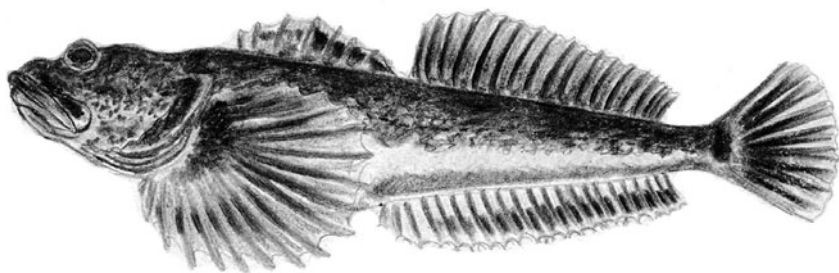
В Байкальской экосистеме, обладающей мощной пелагиалью, представители трёх семейств подотряда Cottoidei (Comephoridae, Abissocottidae, Cottocomphoridae) размножаются либо последовательно, либо одновременно: длиннокрылый бычок (*Cottocomphorus inermis*) – март-апрель, затем желтокрылый бычок (*Cottocomphorus grewingkii*) – апрель-май. Следом нерестует песчаная широколобка (*Leocottus kesslerii*), её нерест растянут с конца мая до начала июля, ввиду широтного расположения озера Байкал, простирающегося на 700 км с юго-запада на северо-восток (с 51°29' до 55°46' с.ш. и с 103°43' до 109°58' в. д.).

Ареал распространения песчаной широколобки, кроме бассейна оз. Байкал, простирается по реке Селенге до правого притока реки Иро-Гол в Монголии. Этот вид обитает также в озере Гусином, в системе Арахлейских и Цайдамских озер Забайкалья, а также распространён в придаточных водоёмах Верхней Ангары. После перекрытия в 1961 г. русла реки Ангары плотиной Братской ГЭС песчаная широколобка стала массовым видом в Братском водохранилище вплоть до створа плотины (Мамонтов, 1971). В настоящее время за счёт биостока личинок происходит заселение Усть-Илимского водохранилища. В верхнем течении р. Лена песчаная широколобка не водится (Карасев, 1978; Мамонтов и др. 1983; Талиев, 1955), как ошибочно считалось ранее (Кожов, 1972; Суворова, 1971).

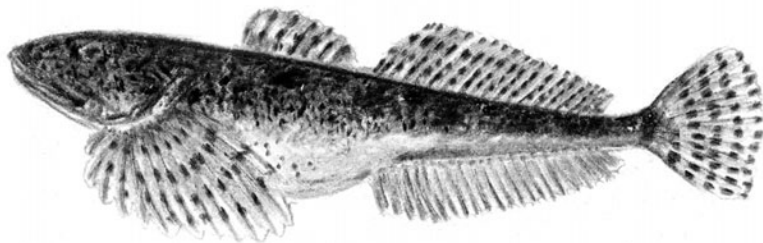
<sup>1</sup> Опубликовано в Журнале «Рыбное хозяйство», 2011. № 2.

В Байкале песчаная широколобка обитает на песчаных, каменисто-песчаных и илистых грунтах, образуя многочисленные скопления в мелководных заливах (сорах), а также в приустьевых участках озера. Этот вид летом (с июля) держится от уреза воды до глубин 50–70 м, а в конце сентября – октябре подходит к берегам на глубины 3–15 м (Талиев, 1955; Сиделев, Сиделева, 1983, Тархова, 1962; Черняев, 1977).

Половой диморфизм у производителей песчаной широколобки ярко выражен. Средние размеры самок находятся в пределах 95–120 мм, а самцов – 115–145 мм. Во время нереста окраска тела самцов из серовато-зелёной с чёрными пятнами становится почти чёрной с голубым отливом. Кожные покровы самцов и их грудные плавники утолщаются за счёт преобразования соединительной ткани и слизистых клеток плоского эпителия (Майборода и др., 1975). Самки имеют более тонкое тело, сжатую с боков голову, заострённое рыло и тонкие лучи плавников. Окраска остаётся зеленовато-серой. Вся брюшная полость заполнена гонадами с мелкой желтоватой икрой.



**Рис. 1.** Песчаная широколобка. Брачный наряд самца. Байкал, остров Большой Ушканий. Июнь 1969.



**Рис. 2.** Самка Песчаной широколобки. Байкал, остров Большой Ушканий. Июнь 1969.

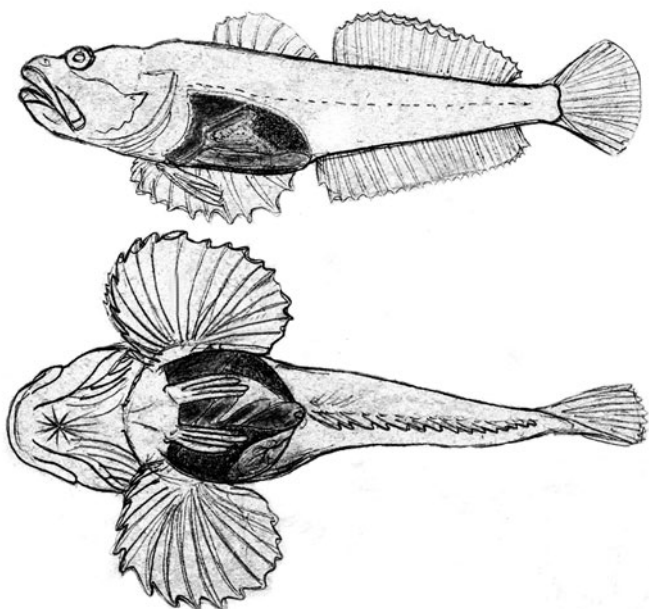
Спектр питания песчаной широколобки весьма широк и насчитывает 9 компонентов. Главным образом, это бокоплавцы (*Amphipoda*), личинки хирономид (*Chironomida*) и ручейников (*Trichoptera*). Реже встречаются олигохеты (*Oligocheta*), рыба и икра рыб (часто своего вида), моллюски (*Mollusca*), остракоды (*Ostracoda*) и растительные остатки (Базикалова, Вилисова, 1959).

## Нерест

Основные нерестилища песчаной широколобки расположены на западном берегу Байкала на глубине 3–5 м. Нерестовые участки обычно представляют собой несколько защищённые от волнобоя заливы и бухты с песчано-каменистым грунтом (Черняев, 1977). Весной, когда поверхность Байкала скована полутораметровым слоем льда и полностью отсутствует волновая деятельность, производители начинают концентрироваться вблизи нерестилищ на глубине 3–5 м. Днём стайки рыб залегают на дно и закапываются в песок, оставляя над поверхностью только глаза, но при угрозе нападения налима, сига, осетра или нерпы закапываются полностью.

В конце марта – начале апреля к нерестилищам, расположенным под крупными одиночными камнями в окружении песчаной отмели, для подготовки гнёзд к берегу сначала подходят самцы. Они очищают нижнюю поверхность либо одиночных, либо образующих полость нескольких камней от песка и детрита, стирая с поверхности биологическую пленку грудными плавниками и ртом для обеспечения приклеивания кладок икры. В этот же весенний период в прибрежной зоне Байкала на глубинах 0,5–2,5 м, создают нерестовые гнезда ещё самцы желтокрылки (*Cottocomephorus greringkii*), каменной широколобки (*Paracottus knerii*) и большеголовой широколобки (*Batrachocottus baikalensis*). При водолазных работах иногда находили их совместные кладки, при этом часто происходят драки между самцами за гнездовой участок на нерестовом субстрате. Как правило, побеждает более крупный самец: он просто вышвыривает из гнезда более мелкого соперника, поймав ртом его нижнюю челюсть!

Нерест песчаной широколобки происходит при температуре воды 4–5 °С в первой половине мая, после очистки прибрежной поверхности озера ото льда. В зависимости от размерно-весовых параметров и возраста половозрелых производителей (3–4 лет) **плодовитость** колеблется в пределах от 1400 до 10000 икринок (в среднем 5700), что является наивысшим показателем среди всех пресноводных коттоидных (Cottoidei) рыб (Атлас пресноводных рыб России, 2002; Черняев, 1977).



**Рис. 3.** Самец песчаной широколобки, препарирован. Виден увеличенный мочевой пузырь.

В период нереста у прекративших питаться самцов гипертрофированный мочевой пузырь заполняет практически всю брюшную полость. Наблюдения за поведением широколобок (по старой номенклатуре бычков-подкаменщиков), позволяют считать, что моча самцов подкаменщиков является ферромоном – аттрактантом. Самки, ориентируясь на градиент интенсивности пахучих веществ, выделяемых с мочой обустроивших нерестовые гнёзда самцов, заходят и нерестуют в гнёздах своего вида даже в тёмное время суток (Дмитриева, Остроумов, 1984; Черняев, 1984, 1985).

Во время икрометания производители переворачиваются брюшком вверх, самки откладывают на очищенную от биологической пленки нижнюю поверхность камня или другого неподвижного субстрата икру, и самец тут же её оплодотворяет, после чего происходит её набухание. Кладка получается в виде утончающейся к краям зеленоватой лепешки с плотно склеенными мелкими прозрачными икринками диаметром 1,7 мм. Диаметр кладок колеблется в пределах 6–9 см. Икринки в кладках расположены в несколько слоёв, до 14–17 в центре. В гнезде у одного самца может быть отложено от 3 до 5 кладок и даже больше при наличии второго более мелкого самца. На нижней поверхности камней кладки

расположены таким образом, что они лишь краями касаются друг друга. Иллюстрации кладок песчаной широколобки приведены в работе С.Г. Соина и А.Ф. Турдакова (1966), описавших развитие каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dyb), песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* (Dyb), и желтокрылого бычка *Cottocomephorus grewingkii* (Dyb).

Через несколько суток отнерестовавшие самки покидают гнёзда и уходят на литораль, где часть из них погибает (вероятнее всего, это особи старших возрастных групп), устилая своими телами дно озера. Они становятся объектами питания для гаммарид (*Gammaridae*), планарий, рыб и других потребителей белковой пищи, включая приплывающих по станovým щелям к берегу вылинявших щенков байкальских тюленей (*Phoca sibirica*). Самцы остаются охранять гнездо, постоянно обмахивая кладки хвостовым и грудными плавниками для обеспечения поступления растворенного в воде кислорода к развивающимся в кладках эмбрионам. Они ртом очищают кладки от приносимого прибоем мусора и защищают их от поползновений хищников – пожирателей икры: бокоплавов (*Gammaridae*), плоских червей (*Turbellaria*), планарий (*Planariidae*) и пиявок (*Hirudinea*), окружающих плотным кольцом на некотором расстоянии кладки икры.

Гнездо охраняет самый крупный самец, но при его гибели или отсутствии охрану принимает на себя следующий по размеру самец. За время охраны кладок в течение 20 суток самец песчаной широколобки ничем не питается, сильно истощается и к моменту выклева зародышей из оболочки икры погибает. При погружениях под воду мы наблюдали, как готовые к пожиранию икры на этапе выклева планарии, гаммариды и пиявки набрасываются на погибшего самца, впиваясь, в первую очередь, в жабры, оставляя практически без внимания брошенные кладки с уже подвижными эмбрионами, которые активно выклеваются и прячутся.

В нерестовый период к местам гнездования широколобок приваливают небольшие преднерестовые косяки байкальского чёрного хариуса, активно охотящегося как на производителей, так и на кладки икры подкаменщиков, выброшенные волнобоем из-под камней. Интересно отметить, что при водолазных работах иногда приходилось наблюдать, как производители подкаменщиков, особенно каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dyb), вместо того чтобы забиться под камни, выпрыгивают из воды на прибрежные камни и минут 8–10 ждут, пока барражирующие вдоль берега хариусы не отойдут на глубину, затем спрыгивают в воду и продолжают ухаживать за своими кладками в гнезде (Черняев, 1985).

Как показали водолазные исследования, обычно самцы успешно защищают гнездовой участок от беспозвоночных животных – пожирателей икры. Мы предполагаем, что выделения мочевого пузыря самца обладают еще и репеллентной функцией для водных беспозвоночных. А отсутствие на охраняемых кладках грибка сапролегнии (*Saprolegnia*) позволяет предположить бактерицидную и фунгицидную функции выделяемой самцом мочи (Черняев, 1984, 1985, 1995). Порой, под воздействием штормового волнобоя, камни с прикрепленными на их нижней поверхности кладками и охраняющим производителем полностью замываются песком. Тем не менее, после установления тихой погоды самец откапывает гнездо, расчищая проход от кладок в гнезде до открытой воды. Через 4 суток (87 часов развития при температуре воды 12 °С (9–15°) происходит полное обрастание желтка бластодермой зародыша, и эмбрионы становятся устойчивыми к внешним механическим воздействиям.

### **Особенности биологии песчаной широколобки и возможность использования её в качестве пищевого объекта для подращивания молоди сиговых в ультраолиготрофных водоёмах**

Вылупившиеся в первую декаду июля (для Среднего Байкала) пелагические личинки песчаной широколобки размером 5,2–5,4 мм переходят на активное питание инфузориями (*Infusoria*), коловратками (*Rotatoria*) и науплиусами копепод (*Copepoda*). После 20 июля они уходят в средние слои воды, через 30 суток (конец августа – начало сентября), в возрасте 50–53 дней после вылупления, при длине 20 мм личинки опускаются в придонные слои и переходят на питание бентосными организмами в акваториях мелководий озера (Скрябин, 1977; Кириллов, 1955; Суворова, 1971; Кожов, 1972; Пастухов, Гурова, 1974).

Песчаная широколобка, эндемик озера Байкал, обладающая предельным возрастом 7 лет, достигая длины 14 см, является важным звеном в пищевой цепи не только для обитателей планктона, но и в бентических сообществах, составляя кормовую базу для придонных хищников. По данным исследователей питания рыб Байкала, нагульные косяки преднерестового омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas), сига *C. lavaretus lavaretus* (L), хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas), а также длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Jak), большой *Comephorus baikalensis* (Pall) и малой *C. dybowskii* (Korotn.) голомянок поедают свыше 4,6 млрд. личинок пелагических бычков, что обеспечивает их энергетические

потребности в малокормные зимние месяцы (Базикалова, Вилисова, 1959; Гурова, Пастухов, 1974; Коряков, 1972; Мамонтов, 1977; Пастухов и др., 1979).

Анализ результатов вселения сиговых рыб в водоёмы Евразии (Авакян и др., 1987; Александров и др., 1995; Водохранилища Мира, 1979; Гурова, Пастухов, 1974; Коряков, 1972; Кудерский, 1995; Майборода и др., 1975; Маилян, 1957; Мамонтов, 1977, 2001; Никитин, 1976; Павлов, 1947; Пастухов и др., 1979; Черняев, 1984) показывает, что не все мероприятия по интродукции были успешными. Особенно это выразилось в отрицательных результатах рыбоводных усилий по зарыблению Ладожского озера и водохранилища Вилюйской ГЭС в Якутии (среднее течение Лены) при значительных материальных затратах. Выяснилось, что в образовавшемся после строительства в 1965–1972 гг. плотины Вилюйской ГЭС, водохранилище площадью 2170 кв. км, объёмом 35,9 куб. км, длиной 470 км и глубиной у плотины 68 м практически отсутствовал кормовая база, свойственная олиготрофным водоёмам (Водохранилища мира, 1979).

Помимо ограничений, связанных с высокой инсоляцией нерестилиц (Рубенян, 1988; Рубенян и др. 1990; Черняев, 1995), на наш взгляд, успешными оказались лишь те вселения сиговых рыб, в случае которых в водной толще водоёма-реципиента, кроме зоопланктона, существовали в летне-осенний период достаточные скопления ихтиопланктона, обеспечивающего для сиговых рыб – интродуцентов, кормовую базу для быстрого роста молоди и существования в малокормных водоёмах подо льдом в зимний период. Данное положение подтверждается работами ряда исследователей (Гундризер, Йогансен, 1995; Гурова, Пастухов, 1974; Мамонтов, 2001; Пастухов и др. 1979), давших оценку потребления подкаменщиков Байкала рыбами и нерпой.

Как нам представляется, песчаная широколобка могла быть рекомендована в качестве мелиоранта для водохранилища Вилюйской ГЭС, что расширило бы кормовую базу сиговых рыб, сделало трофическую цепь более сложной и более устойчивой, внесло большее биологическое разнообразие в ихтиоценоз и позволило оправдать надежды и затраты рыбоводов при создании компенсационных сиговых рыбоводных заводов (Черняев, 1980).

Для осуществления работ по интродукции песчаной широколобки необходимо учитывать особенности её эмбрионально-личиночного развития. Рекомендуется перевозить собранные на мелководьях озера Байкал кладки данного вида, начиная с 4 суток развития, то есть после 87 часов развития при температуре воды 12 °С (суточный ход температуры 9–15°), по окончании этапа обраста-



ния желтка бластодермой зародыша. Перевозку необходимо проводить в изотермических ящиках, регулярно проливая завернутые в марлю и разложенные на рамки кладки водой из того же изотермического контейнера, вспомогательного ящика или пакета с водой. При манипуляциях с икрой необходимо защищать икру от прямого солнечного света, т.к. икра бычков-подкаменщиков окрашена каротиноидными пигментами в различные оттенки оранжевого и желтого цветов и активно поглощает световую энергию, что может привести к гибели икры. По прибытии на место интродукции необходимо поместить кладки (после выравнивания температуры воды) в аппараты Сес-Грина и продолжить инкубацию в закрытых крышками аппаратах при температурном режиме водоема на месте выпуска.

Выпуск вылупившихся личинок необходимо осуществлять в темное время суток, т.к. после обретения свободы личинка в зависимости от уровня освещенности сама определяет тот фотический слой водоёма, где она встретит максимальное скопление зоопланктона и минимальное количество потребителей ихтиопланктона. Предлагаемые мероприятия необходимо осуществлять в течение 2–3 лет. Сбор кладок можно проводить по всему юго-восточному побережью озера Байкал, вдоль Восточно-Сибирской железной дороги и автотрассы Иркутск – Улан-Удэ, от станции Слюдянка до станции Мысовая, ориентируясь на места впадения рек в озеро, где под камнями у уреза воды строят свои гнёзда, откладывают кладки икры и охраняют их байкальские широколобки.

## БИОЛОГИЯ ГОЛОМЯНОК (COMEPHORIDAE) И ИХ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ПРОДУКТИВНОСТИ ОЗЕРА БАЙКАЛ<sup>1</sup>

Кратко обобщены данные по биологии двух видов байкальских голомянок (*Comephoridae*), включая размножение, эмбриональное развитие, анатомию, питание, вертикальные миграции. Установлен факт подъёма голомянками биогенных веществ донных отложений в фотический слой байкальских вод в процессе их никтимеральной миграции. Мягкие фракции донных осадков попадают в фотический слой вод с поверхностью тела, в каналах боковой линии и сейсмо-сенсорной системы, из внутренних органов, а также с фекалиями потребляющих их нерп. Дана ориентировочная оценка вклада дополнительных биогенных веществ в формирование первичной продукции озера Байкал.

*Ключевые слова:* Байкал, голомянки, живорождение, никтимеральные миграции, донные отложения, перенос биогенов, выделения нерп, вспышки численности фито- и зоопланктона.

О степени воздействия популяций байкальских эндемичных рыб большой *Comephorus baicalensis* (Pallas, 1776) и малой *Comephorus dybowskii* (Korotneff, 1905) голомянок на продукционные возможности Байкала можно судить по их высокой численности. Благодаря живорождению оба вида голомянок производят значительное количество жизнеспособной молодежи, чем и обусловлена большая общая численность их популяций. В 1971 г. численность малой голомянки определена в  $32,0 \pm 4,7$  млрд. экз., а большой голомянки, рассчитанная в этом же 1971 г., составила  $9,2 \pm 1,1$  млрд. экз. При этом 1 тысяча тонн биомассы голомянок обоих видов и разноразмерно-возрастного состава соответствует численности от 0,9 до 9,1 млрд, среднее 5,0 млрд. особей (Стариков, 1977).

Средняя глубина Байкала составляет 752 м, тогда как максимальная глубина достигает 1637 м. Глубоководная область озера занимает около 80% его площади. Насыщение вод кислородом обеспечивает обитание организмов вплоть до максимальных глубин. Ввиду того, что озеро является глубоководным водоёмом, оно обладает обширной пелагиалью, объём которой составляет  $23616 \text{ м}^3$

<sup>1</sup> Статья, опубликованная в 2012 году Journal of Siberian Federal University. Biology 2 (2012-5), в Красноярске, отредактирована и дополнена для настоящего издания.

(Шерстянкин и др. 2006. *Цитировано по* Сиделёва, Козлова, 2011). Оба вида голомянок совершают суточные вертикальные (никтимеральные) миграции, опускаясь днём из верхних слоёв озера ко дну, где они питаются, роясь в придонных отложениях. Ночью голомянки поднимаются к поверхности, где, питаясь зоопланктоном и ихтиопланктоном, сами становятся объектами питания байкальского тюленя (нерпы) *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788), в ежесуточный рацион которого входит около 3 кг этих рыб. В процессе никтимеральных миграций, связанных со всплытием с максимальных глубин, голомянки на поверхности своего тела, а также в кишечнике выносят в верхние слои вод озера определённое количество донных отложений. Поднятые со дна при всплывании рыб биогенные вещества смываются с их тела, а также попадают в воду с фекальными выделениями нерпы, для которой они являются основным объектом питания, «удобряя» эпилимнион озера. При среднем количестве солнечных дней в Среднем Байкале, составляющем 234,7 в год, в поверхностных водах озера за счёт поднятых со дна биогенов осуществляется активный процесс фотосинтеза с образованием первичной продукции в количестве около 21 т/га в год (Поповская, 1971). Ежедневным отъёмом части иловых отложений и их переносом в поверхностные воды можно объяснить несоответствие незначительной мощности четвертичных донных отложений и древнего возраста озера.

### **Краткая история исследований биологии голомянок**

Первоначальной целью наших исследований было закрытие одного из белых пятен в описании эмбрионально-личиночного развития живородящих рыб: большой голомянки – *C. baicalensis* и малой голомянки – *C. dybowskii*. До семидесятых годов прошлого столетия не существовало почти никаких сведений, кроме рисунка эмбриона голомянки, опубликованного моим учителем С.Г. Крыжановским в 1950 г.

Исследования голомянок проведены автором в период с 1965 по 1971 г. на базе Лимнологического института Сибирского отделения АН СССР в пос. Лиственничное (Листвянка). Голомянок отлавливали по открытой воде озера Байкал с борта научно-исследовательского судна (класса СРТ водоизмещением 550 т) «Г.Ю. Верещагин». Траления начинались в конце мая с открытием навигации, продвигаясь из южной котловины озера по мере очищения поверхности ото льда до северной оконечности Байкала, и завершались в конце декабря непосредственно перед ледоставом. Лов осуществлялся на глубинах 50, 150, 350, 750, 1100 м (над макси-

мальными глубинами) главным образом в ночное время в течение 30 мин при скорости судна 5,4 км/ч (3 узла). Пробы собирали при помощи разноглубинного депрессорного трала системы Айзекс-Кидда с площадью раскрытия 10 м<sup>2</sup>, длиной сетного мешка 6 м, с ячеей 6 мм. Только для описания эмбриогенеза большой голомянки было осуществлено свыше 600 тралений (300 часов).

Период спаривания малой голомянки растянут с сентября по февраль, его начало совпадает по времени с сильными осенними штормами и продолжается зимой уже подо льдом. На ранних этапах эмбриогенеза во время сильных осенних штормов сбор материала и работы на палубе судна в условиях обледенения были весьма затруднены, а траления не всегда возможны. Позже, обычно к наступлению нового года, когда Байкал полностью покрывался льдом, сбор материала проводили исключительно жаберными сетями. Сети с ячеей 20 мм ставили вблизи здания Лимнологического института на глубины 150 и 250 м.

Отловленные на разных глубинах голомянки из кутовой части трала помещали в марлевые салфетки с этикетками, на которых указывали время, глубину и место сбора, затем пробы хранили без воды в холодильнике. Пойманных рыб во избежание замораживания помещали в термосы и обрабатывали пробы в лаборатории ихтиологии. Самок рыб вскрывали под бинокулярной лупой МБС-1 при помощи скальпеля. Икру отделяли от стромы гонад пинцетом и помещали в чашки Петри, которые затем выдерживали в холодильнике «Саратов» при температурах +2–4 °С. Специальных сред (типа жидкости Гольдфреттера), которые используются для инкубирования икры карпозубых рыб (*Suprinodontidae*), для обеспечения развития зародышей голомянок не применяли. Икра голомянок нормально развивалась в течение месяца и дольше в ежесуточно сменяемой чистой байкальской воде, что позволило с достаточной степенью достоверности определить время эмбрионального развития голомянок.

Разбор пойманного тралом материала с ещё живыми голомянками и зарисовку стадий развития проводили в судовой лаборатории в дневное время с применением разработанного автором метода бокового микрофотографирования (Черняев, 1962, 1981). Живую развивающуюся икру зарисовывали при помощи рисовального аппарата РА-4, насаженного на тубус микроскопа МБД, дополнительно оснащенного объективами ×4 и ×2,7. Тубусодержатель микроскопа МБД при помощи специальной подставки зажимали таким образом, что предметный столик принимал вертикальное положение (Черняев, 1962, 1981). Прижатая клеммами к предметному столику в вертикальном положении камера бокового микрофотографирования

ния позволяла делать детальные рисунки стадий эмбриогенеза и исследовать икру голомянок даже при вибрации корпуса судна во время работы двигателей и в сильный шторм.

Собранный в 1960-е годы материал по особенностям размножения и эмбрионального развития указанных двух видов голомянок и пяти видов байкальских широколобок был опубликован в научной печати (Черняев, 1971, 1974; Tcherniaev, 1971, 1976). Последующие исследования коллег (Коряков, 1972; Стариков, 1977; Кожова и др., 1979; Сиделёва, 1978, 1980, 1982; Сиделёв, Сиделёва, 1983; Волерман, 1983; Нагорный, 1983) значительно расширили представления о биологии этих эндемиков Байкала, позволили несколько по-иному взглянуть на роль популяции голомянок в экосистеме оз. Байкал и сделать новые выводы.

На основании собственных и литературных данных рассмотрим возможную роль большой и малой голомянок в годовых продукционных циклах Байкала. Настоящая статья не является обзором исследований ученых-лимнологов оз. Байкал, а является результатом критического осмысления полученных данных, пропущенных наблюдателями фактов и подмеченных геологом В.И.Галкиным (1975) несоответствий. Выполненный анализ позволил иначе оценить воздействие голомянок на гидробиоценоз озера Байкал.

### **Особенности биологии и образа жизни голомянок**

Согласно современной систематике рыб (Атлас пресноводных рыб России, т. 2; 2002), большая – *C. baicalensis* и малая – *C. dybowskii* голомянки отнесены к отряду Scorpaeniformes, подотряду Cottoidei, семейству Comephoridae, включающему всего один род *Comephorus* с двумя видами (Сиделёва, 2002; Богданов, 2007).

**Большая голомянка** – эндемик оз. Байкал, является живородящей рыбой (Талиев, 1955), приурочена к открытым глубоководным районам озера, населяет всю толщу вод Байкала, ведет пелагический образ жизни, совершая суточные вертикальные (никтимеральные) миграции: днем опускается до дна, ночью поднимается к поверхности. Максимальных размеров самки достигают при длине 210 мм, а самцы – 145 мм. Половая зрелость у самцов наступает при длине тела 105 мм в возрасте 3+, а у самок – при длине 118 мм в возрасте 3+ (Коряков, 1972; Стариков, 1977; Сиделёва, 2002). Половой диморфизм у большой голомянки ярко выражен в виде разноразмерности одновозрастных самок и самцов, а также и частей их тела и органов. У самок этого вида достаточно крупные глаза расположены по бокам головы, но у самцов они намного больше по сравнению с размерами головы, сильно навькате и направлены

вверх и вперёд, что, возможно, имеет определённое функциональное значение. Вероятно, при низком уровне освещённости ниже 100-метровой изобаты самцы при спаривании в дополнение к органам боковой линии используют зрительные анализаторы (Черняев, 1974). Соотношение полов у большой голомянки: 83,3% самок и 16,7% самцов (Стариков, 1977). По данным Корякова (1964), в популяции большой голомянки самки составляли 93,4%, а самцы 6,6%. Однако при сравнении одноразмерных самок и самцов их соотношение близко к 1:1.

Самки большой голомянки становятся способными к спариванию к концу февраля, т.е. их яйцеклетки достигают в это время пятой стадии зрелости (Черняев, 1974). После овуляции яйцеклетки остаются в орошаемой капиллярами *arteria mesenterica* строме гонад внутри овариальной оболочки, изолирующей яичники от полости тела самки. Спаривание происходит с марта по июль, и после оплодотворения икры самки в течение месяца прекращают вертикальные миграции, либо амплитуда их значительно сокращается, и в верхнем 200-метровом слое воды самки с эмбрионами на ранних этапах развития не встречаются. Глазные бокалы зародышей в конце этапа органогенеза пигментированы гранулами меланина и просвечивают через полупрозрачные ткани брюшка самок. Во время вынашивания самки большой голомянки не питаются и существуют за счёт собственных жировых запасов. Единичные самки с развивающимися эмбрионами встречаются круглый год. Эмбриональное развитие продолжается ориентировочно 90 суток при средней температуре воды Байкала +3,2 °С (Галазий, 1988).

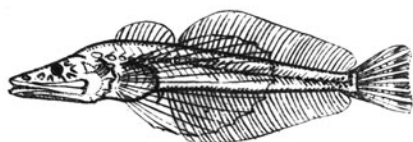
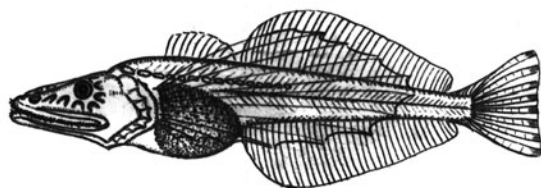
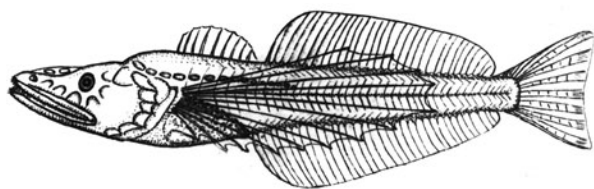
Вымётывание самками большой голомянки личинок длиной 9,4 мм происходит с конца июня по октябрь на той глубине (25-100 м), где концентрируются объекты их питания – многочисленные виды зоопланктона на ранних и науплиальных стадиях развития. Чаще других встречаются: циклоп (*Cyclops colensis baicalensis*) – единственный планктонный вид из 25 видов Соперодае Байкала, эпишура (*Epishura baicalensis*), пелагический гаммарус – макрогектопус (*Macrohectopus branickii*), коловратки (Rotatoria – *Syncheta pachypoda*) – 48 видов и инфузории (Infusoria), насчитывающие около 300 видов (Кожов, 1962; Аннотированный список фауны, 2004).

Средняя плодовитость большой голомянки в зависимости от длины тела (150–250 мм) и массы особи (33,0–105,2 г) варьирует от  $1200 \pm 15$  до  $2675 \pm 26$  икринок (Коряков, 1964; Черняев, 1974; Стариков, 1977; Сиделёва, 2002). Диаметр набухшей икринки на ранних этапах по мере развития зародыша увеличивается с 1,1 на этапе оплодотворения до 1,31,5 мм. В дальнейшем после этапа ор-

ганогенеза и до этапа вылупления диаметр икринок увеличивается до 1,6–2,4 мм за счёт дополнительного овождения, что расширяет брюшную полость тела рыб. По данным Корякова (1964), 89% самок большой голомянки после вымётывания личинок погибают и за счёт жировых включений, составляющих до 44,3% от массы тела, всплывают к поверхности и становятся добычей нерп и чаек. Оставшиеся в живых спариваются повторно, о чём свидетельствует обнаружение в гонадах самок с созревающей икрой на четвертой и пятой стадиях развития, частично резорбированных эмбрионов предыдущего цикла размножения с пигментированными меланином глазами (Стариков, 1977).

*Малая голомянка* также является пелагической, живородящей рыбой, освоившей практически всю пелагиаль озера, совершая ежесуточные вертикальные пищевые миграции. Этот вид, согласно последним исследованиям нуклеотидной последовательности митохондриального гена цитохрома b-типа, произошёл от предковой формы большой голомянки порядка 45–75 тыс. лет назад в Ледниковый период в Среднем плейстоцене (Тетерина, 2008). Ярко выраженного полового диморфизма у малой голомянки не наблюдается: максимальный размер самцов – 135 мм, обычно 80–90 мм, самок – 158 мм, обычно – 100–110 мм (Талиев, 1955). Половая зрелость у малой голомянки наступает при длине самок 95 мм и возрасте 3+, а самцов – при длине 75 мм и возрасте 3+ (Нагорный, 1983; Сиделёва, 2002). Соотношение полов у малой голомянки: 32,4% самцов и 67,6% самок (Стариков, 1977). Средняя плодовитость колеблется от  $670 \pm 3$  икринок у самок длиной 95 мм и массой 5 г до  $2164 \pm 40$  икринок у самок длиной 155 мм и массой 32 г.

Спаривание производителей малой голомянки происходит осенью и в начале зимы, начинаясь в сентябре по полой воде, завершается подо льдом в январе. По нашим наблюдениям за живой развивающейся икрой (Черняев, 1971), время эмбрионального развития малой голомянки составляет ориентировочно 100–120 суток, по данным Старикова (1977) – 90–100 дней, в зависимости от температуры поверхностных вод озера, прогреваемых в летний период до 13°C, а ниже изобаты 200 м и до дна температура водных масс около 3,2 °C. На этапе органогенеза диаметр икринки малой голомянки составляет 1,4 мм, что, так же как и у самок большой голомянки, приводит к значительному увеличению брюшного отдела, сквозь полупрозрачные стенки которого просвечивают пигментированные меланином глаза готовых к вылуплению эмбрионов. Вылупление и выход из полости тела самок личинок длиной около 8,2 мм малой голомянки происходит подо льдом – в феврале-марте, во время подлёдного цветения озера. После вымета ли-



1 см

Малая голомянка. 1 – взрослая самка, 2 – самка с икрой, 3 – самец. Масштаб: *чёрточка* – 1 см.

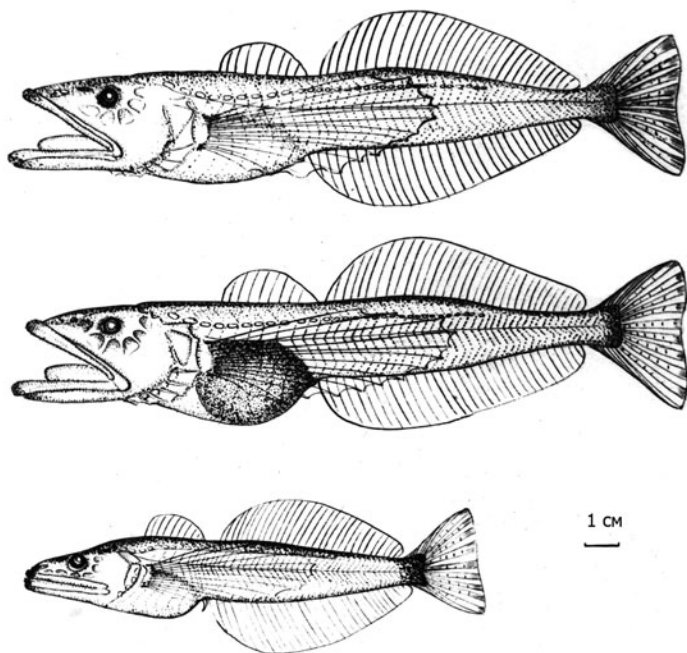
чинок часть самок малой голомянки старшего возраста погибает и, в отличие от большой голомянки, опускается на дно, так как жирность тканей их тела значительно меньше и составляет только 8% (Стариков, 1977).

Личинки малой голомянки держатся рассеянно от поверхности до глубины 500 м и не совершают суточных миграций. У мальков голомянок по мере их роста, совершенствования плавательных движений и способности преодолевать все большие расстояния и глубины, как и у взрослых рыб, также постепенно вырабатываются суточные вертикальные миграции (Талиев, 1955). Пелагические рачки-бокоплавы *Macrohectopus branickii* активно охотятся в этом фотическом слое на личинок малой голомянки.

### **Некоторые особенности морфологии тела и анатомии голомянок**

В контексте данной статьи важно обратить внимание на такие особенности анатомии обоих видов голомянок, как гипертрофиро-





Большая голомянка. 1 – взрослая самка, 2 – самка с икрой, 3 – самец.

ванные органы боковой линии, мощно развитые в головном отделе каналы сейсмочувствительной системы (Сиделёва, 1980, 1982), большие размеры грудных, спинного и анального плавников. Почти четверть тела голомянок составляет голова с огромной, заполненной зубами пастью. Голова сужена с боков, а ее длина в три раза больше ширины. Косо расположенный рот образован длинными, далеко заходящими за вертикаль заднего края глаза челюстями. Мелкие, волосковидные зубы загнуты назад и расположены на внутренней и наружной сторонах челюстей.

Ротовой аппарат обоих видов голомянок имеет оригинальное строение: он напоминает гидробиологический трал – «скоростную сеть Яшнова» для сбора материала на малых глубинах водоемов. Жаберные перепонки разделены между собой и не прикреплены к межжаберному промежутку, жаберные дуги тонкие и длинные, а сами жаберные отверстия очень широкие (Сиделёва, 2002). Именно через них и очень объёмную при раскрытии пасть голомянки, охотясь, процеживают жидкий донный ил и легко освобождаются от несъедобных компонентов, пропуская их через ротовую полость при энергичном плавании, используя встречный водный поток. При

этом голомянки короткими булавовидными жаберными тычинками (в количестве от 12 до 16 шт.) отфильтровывают захваченные организмы бентоса. Оснащённые длинными щетинками для удержания мелких объектов питания, жаберные тычинки представляют собой короткие, булавовидные образования. Жаберные лепестки голомянок крайне слабо развиты для обеспечения кислородом внутриутробного развития большого количества эмбрионов (Гулидов, 1963). Тем не менее, отсутствие чешуйного покрова и достаточно крупное сердце у малоподвижных рыб обеспечивают дополнительное кожное дыхание посредством прокачки через окрашенные красной кровью капилляры эпидермиса при высоком (11,7–11,9 мг/л у поверхности и 9,9–10,6 мг/л у дна) насыщении байкальской воды кислородом (Вотинцев, 1961; Галазий, 1988).

Кратко остановимся на особенностях процессов воспроизводства голомянок, перешедших от откладывания икры и охраны потомства к освоению пелагиали озера за счёт живорождения, представляя собой плавучий субстрат в качестве кормовых объектов для других обитателей водоёма. Как у всех подкаменщичковых рыб Байкала, у самцов голомянок в период нереста наблюдается гиперфункция мочеполовой системы с гипертрофией мочевого пузыря. Как показали наши и последующие исследования (Черняев, 1971, 1974; Дмитриева, Остроумов, 1984), в период спаривания мочевого пузыря самцов наполнен выделениями почки с примесью некоторого количества спермы. По-видимому, эти выделения играют роль феромонов-аттрактантов, привлекающих самок к спариванию и иницируя процессы оплодотворения, активации, оводнения и набухания яйцеклеток.

При спаривании самец, помимо спермы, вводит в половые пути самки некоторое количество содержимого мочевого пузыря, имеющего иную, чем наружная байкальская вода консистенцию. Остановка процесса набухания икры в чистой байкальской воде подтверждает необходимость присутствия при набухании и оплодотворении икры иного жидкого компонента, чем вода. По мере эмбрионального развития зародышей и дальнейшего увеличения диаметров икринок, за счет повторного поступления байкальской воды на этапе органогенеза, гонады снова увеличиваются в размерах и заполняют всю брюшную полость, что приводит к её значительному выпячиванию.

Описание анатомического строения половых органов самца и самки, а также процесса оплодотворения и эмбрионального развития голомянок освещается в предыдущих главах (Черняев, 1971, 1974).

## **Никтимеральные миграции голомянок и их роль в переносе донных отложений**

Работы исследователей ихтиофауны пелагиали и абиссали Байкала выявили поведенческую специфику голомянок в виде суточных вертикальных (никтимеральных) миграций (Верещагин, Сидорычев, 1929; Талиев, 1955; Коряков, 1964). Согласно данным Старикова (1977), вертикальные миграции обоих видов голомянок наиболее выражены в зимние и весенние месяцы (с января по апрель) при охлаждении верхних слоёв воды озера до 0,3–1,5 °С. Вероятно, это связано как с деторождением, так и с кормовой активностью. У малой голомянки в эти месяцы ледостава происходит массовое рождение личинок. Самки большой голомянки в этот период лишь приступают к спариванию и именно в это время в желудках большой голомянки чаще, чем в другие периоды года, встречаются личинки и молодь малой голомянки. В сравнении с другими периодами года, в ледовый период нижняя граница их распределения становится выше. Для малой голомянки она находится на изобате 250–300 м, а для большой голомянки – 300–500 м. Наибольшее скопление голомянок (как по численности, так и по биомассе) наблюдается в ледовый период ночью в 25–50-метровом слое воды, что делает их основным объектом питания нерпы (Стариков, 1977). По мнению Кожова (1963), суточные вертикальные миграции голомянок, помимо их кормовой активности, связаны также с выполнением защитной роли ухода от хищников в дневное время суток на глубину, на которой они становятся менее доступными для нерпы.

Личинки малой голомянки держатся рассеянно от поверхности до глубины 500 м и не совершают суточных миграций (Сиделёва, 2002). У мальков голомянок по мере их роста, совершенствования плавательных движений и способности преодолевать все большие расстояния и глубины, как и у взрослых рыб, также вырабатываются суточные вертикальные миграции (Талиев, 1955).

При ночных тралениях и обработке материала автору часто приходилось констатировать загрязнение ротовой полости и кожных покровов половозрелых голомянок, в особенности их гипертрофированных органов боковой линии головного отдела, как фракциями голубой глины, так и красноватыми, желеподобными сгустками жидких донных отложений, состоящих главным образом из створок диатомовых водорослей и отмершего детрита, т.е. из планктонных организмов. В мощно развитых каналах сейсмодатированной системы, а также в жаберно-челюстном аппарате также были обнаружены значительные загрязнённые донными отложениями

участки кожи. Факт загрязнения вначале приписывался неряшливой работе палубной команды после поднятия со дна ударно-поршневой грунтоотборной трубки (конструкции Кудинова) или дночерпателя Петерсена. Объяснение этого феномена, как было установлено много позже при погружении гидронавтов в батискафах на дно Байкала (Кожова и др., 1979), состоит в особенностях биологии голомянок, активно роющихся в донных отложениях.

Общая картина миграций голомянок выглядит следующим образом. В дневное время голомянки опускаются ко дну озера и активно охотятся, о чем свидетельствует присутствие в пищевом комке рыб пелагического гаммаруса – макрогектопуса *Macrohectopus branickii* (Dyb.), молоди широколобок *Cottocomephoridae* и донных гаммарид *Gammaridae* (Устюжанина-Гурова, 1971) – для малой голомянки, и нектобентические амфиподы *Amphipoda*, макрогектопусы и молодь широколобок – для большой (Стариков, 1977). К вечеру голомянки начинают всплывать и, преодолев полторакилометровую толщу вод, оказываются в тёмное время суток в поверхностных водах озера.

При исследовании нектобентических сообществ дна Байкала в 1977 г. гидронавты из батискафа «Рисес» наблюдали (Кожова и др., 1979), как голомянки в дневное время «зависали» над поверхностью дна озера. Они чётко ориентировались на копошащиеся в жидком поверхностном слое ила организмы и стремительно процеживали его через рот, активно поглощая, вероятнее всего, гаммарид (*Gammaridae*) и олигохет (*Oligochaeta*). Для Байкала уже описано 194 вида червей. Распределение биомассы олигохет по глубинам и грунтам следующее: на глубине 256 м на слабо заиленном песке – 27 г/м<sup>2</sup>, на глубине 875 м в мелкоалевритовом илу – 38 г/м<sup>2</sup> и на глубине 1202 м также в мелкоалевритовом илу – 32 г/м<sup>2</sup> (Семерной, 2004).

Ссылаясь на работу В.Черепанова (1970), В.П.Семерной констатирует, что отчётливо прослеживается закономерное увеличение населённости олигохетами мелкоалевритовых и глинистых илов, содержащих наибольшее количество органического вещества. Биомасса олигохет составляет 1,84 и 2,49% от воздушно-сухой массы ила в нижнем и верхнем слоях соответственно. В верхних слоях ила, 0–7 см, массовым видом олигохет является *Lamprodrillus infatus*, достигающий 97% от численности сообщества. Его доля снижается в слое 15–21 см, где наблюдается некоторый дефицит кислорода. Здесь преобладает *Rhynchelmis brachycephala*, обладающий более плотной мускулатурой. Именно в поверхностном желеподобном слое донных отложений, в котором конкурируют за оседающее органическое вещество олигохеты с эктофагами-эндо-

бионтами – донными амфиподами, и охотятся голомянки (Семерной, 2004).

Исследование Гуровой и Пастухова (1974) по питанию рыб и нерпы Байкала выполнялось в тот период, когда видовая принадлежность олигохет при анализе пищевого комка желудков рыб не принималась во внимание, а скорость переваривания этих мелких червей не была определена. Последующие спуски в глубины Байкала проводились лишь с целью исследования геологического строения дна озера, тогда как исследования биологии поведения голомянок не были предусмотрены программой погружений и не привлекали внимания гидронавтов-геологов (Бухаров, Фиалков, 1996).

**Главная трофическая цепь в Байкале:  
бактериопланктон → фитопланктон → зоопланктон  
и зообентос → голомянки → нерпа**

**Бактериопланктон.** В ультраолиготрофном озере Байкал основным конечным продуктом анаэробной деструкции органического вещества в донных отложениях является метан. Сотрудниками Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Лимнологического института СО РАН, Иркутск, и Института микробиологии РАН, Москва, проведена количественная оценка деятельности метаногенных и метанотрофных бактерий в донных осадках Байкала. Содержание метана в донных отложениях озера варьирует от 0.0053 до 81.7 мл/дм<sup>3</sup>. Установлено, что метаногены и метанотрофы играют важную роль в круговороте углерода по всей толще изученных осадков озера. В большинстве исследованных проб осадков метанокисление преобладает над метанобразованием. Видовой состав метанотрофов в донных осадках представлен преимущественно бактериями: *Methylosinus trichosporium*, *Methynomonas methanica*, *Methylobacter bovis*, *Methylocystis echinoides* и *Methylobacter capsulatus*. В придонных слоях воды скорость бактериального окисления метана равна 0.00–1.78 мкл/л/сут). Установлено, что метаногены и метанотрофы играют важную роль в круговороте углерода по всей толще изученных осадков озера и особенно в районах метановых вент и газогидратов (Дагурова и др., 2004).

**Фитопланктон.** Несмотря на ультраолиготрофность Байкала, слабую минерализацию воды в пределах 0,12‰ (промилле) (Вотинцев, 1961), ограниченный приток биогенов с водосборной площади и низкотемпературный режим водных масс, озеро обладает двумя биопродукционными максимумами. Первый наблюдается подо льдом с февраля по июнь, когда непосредственно под поверхностью льда и до глубины 50–70 м под воздействием солнеч-

ной радиации происходит интенсивное цветение диатомовых водорослей (Diatomea), главным образом мелозиры – *Melosira baicalensis* (C. Meyer) Wisl. и циклотеллы – *Cyclotella baicalensis* Skv., провоцирующее активное размножение зоопланктона. Второй максимум цветения и продуктивности приходится на летний период (июль, август) при прогреве поверхностных вод до 13–15°C, когда в дополнение к вышеуказанным видам вегетируют перидинеи (*Peridinales*), зелёные (*Chlorophyta*) и синезелёные (*Cyanophyta*) водоросли (Мазепова, 1957; Кожов, 1962; Поповская, 1977).

Исследован состав планктонной флоры Байкала (Кожова, Кобанова, 1998). В пробах фитопланктона обнаружен ряд видов водорослей, обитателей байкальской толщи вод, которые разрушаются при фиксации. Прежде всего, это касается водорослей из отдела *Chrysophyta*. Только в свежееотобранных пробах фитопланктона, не подвергавшихся хранению, можно найти некоторых представителей рода *Mallomonas Perty* и полуразрушенные колонии видов рода *Chrysosphaerella Laut.* Виды родов *Uroglena Ehr.* и *Uroglenopsis Lemm.* полностью разрушаются при добавлении к пробам как формальдегида, так и йодных растворов. Эти нежные организмы можно изучать только в живом материале. Количественный учёт очень мелких пикопланктонных представителей с размерами клеток менее 3 мкм, биомасса которых даже при их массовом развитии относительно мала, довольно сложен. В то же время эти мельчайшие организмы являются наиболее активными компонентами растительного планктонного сообщества. Они продуцируют значительную долю органического вещества и служат наиболее доступной и предпочтительной пищей для широкого круга представителей зоопланктона.

Естественно, возникает вопрос о происхождении биогенов (нитратов, фосфатов, ионов калия и кальция, и столь необходимого для «цветения» диатомовых водорослей кремния) под поверхностью льда после ледостава. После летнего цветения вследствие ураганного ветрового воздействия в осенне-зимний период происходит перемешивание поверхностных водных масс озера до изобаты порядка 200 м и в ноябре-декабре происходит отмирание части водорослей и планктонных организмов. Опускаясь в абиссальную зону Байкала, отмерший фито- и зоопланктон медленно оседает, образуя придонный слой осадков в виде детрита, алевролита и пелита над плотными третичными голубыми глинами донных отложений (Галкин, Мизандронцев, 1970). Запаздывание гидрологических и гидробиологических циклов оз. Байкал при сравнении их проявления с континентальными климатическими параметрами погоды этих широт М.М. Кожов (1962) связывал с инерционностью термичес-

ких процессов Байкала – процессами нагревания и охлаждения водных масс. Зимний период для этого водоёма он принимал с декабря по январь, весенний – с февраля по июнь, летний – с июля по август и осенний – с сентября по декабрь.

Вполне вероятно, что подлёдное «цветение» в определённой степени обеспечивается осенним перелетом водоплавающих птиц, летящих с берегов Северного ледовитого океана. Миллионы птиц останавливаются на дневки и ночёвки в устьях многочисленных притоков Байкала (Скрябин, 1966). При этом их погадки являются не только источниками азота, фосфора и кальция в ультраолиготрофной экосистеме Байкала, но и источником олигоэлементов, дефицит которых является главным тормозом продуктивных способностей озера-моря, т.к. без некоторых микроэлементов растения и животные не способны синтезировать предельные незаменимые аминокислоты. Минерализация органических отходов перелетных водоплавающих птиц включает микробиальные процессы, увеличивающие численность бактериофлоры, питание которой обеспечивает зоопланктон-фильтраторов. Весной, перед летним цветением вод озера, перелёт водоплавающих птиц с южных водоёмов в арктическую область также происходит перехват биогенов, приносимых птицами в эстуарии байкальских притоков. Особенно значительные скопления перелётных птиц происходит в дельтах крупнейших притоков – Селенги, Баргузина и Нижней Ангары, а также заливах Мухор, Баргузинский и Чивыркуйский, тоже очень удобных для отдыха перелётных птиц. Минерализация в воде птичьих погадок в весенний период также происходит при активном участии микробиологических процессов при вспышке численности бактериопланктона (Billard, 1980; Lesel, 1980).

**Зоо- и ихтиопланктон.** Чаще других видов в зоопланктоне встречается циклоп (*Cyclops colensis baicalensis* Lill.), единственный планктонный вид из 25 видов циклопид, населяющих Байкал. Из веслоногих рачков (*Calanoida*) доминирует эпишура *Epischura baicalensis* Sars, высокая численность наблюдается у пелагического гаммаруса *Macrohectopus branickii*. Из 48 видов коловраток (*Rotatoria*), населяющих воды озера, чаще остальных встречается *Synchaeta pachypoda* Jashnov. Инфузории (*Infusoria*) Байкала насчитывают около 300 видов (Кожов, 1962; Афанасьева, 1975; Стариков, 1977). В рационе большой голомянки отмечены многие из названных видов зоопланктона, а также представители ихтиопланктона (Коряков, 1964). Личинки большой голомянки, выметанные в «летнюю» фазу (с августа по февраль следующего года), и личинки малой голомянки, выметанные в период с марта по ноябрь, питаются личинками пелагических байкальских ширококоло-

бок последовательным образом, наряду с вышеперечисленными представителями зоопланктона. Наиболее многочисленными видами широколобок нерестятся последовательно: в апреле – длиннокрылька *Cottocomephorus inermis* (Jak.), в мае – желтокрылька *Cottocomephorus grewingkii* (Dyb.) и в июне – песчаная широколобка *Leocottus kesslerii* (Dyb.). Молодь этих видов рыб совместно с личинками и молодь голомянок составляет ихтиопланктонное сообщество Байкала. В весеннюю фазу прогрева вод эти виды последовательно производят своё потомство и осваивают недоступный каждому предыдущему поколению мелкий зоопланктон и далее становятся объектами питания молоди и взрослых особей большой и малой голомянок (Черняев, 2011).

По данным Е.А. Корякова (1972), наибольшее скопление личинок голомянок обнаружено в верхнем 100-метровом слое. В этом же слое наблюдаются наибольшие концентрации основного кормового объекта молоди голомянок – эпишуры – *Epishura baicalensis* на ранних и науплиальных стадиях развития. Пелагические бокоплавы *Macrohectopus branickii* активно охотятся в этом фотическом слое (до 70 м глубины) на личинок малой голомянки, которые, в свою очередь, питаются эпишурой. Глубина этого слоя определяется уровнем освещенности, но в темное время суток этот слой рассредоточивается, также поднимаясь к поверхности озера. Этот эффект наблюдался нами на Байкале с помощью прожектора, когда в ночное время личинки всех генераций совершали никтимеральные миграции к поверхности озера, а с увеличением освещенности с рассветом уплывали в глубину, делаясь малозаметными для хищников, но таким образом дважды в сутки пронизывая концентрирующийся на определённой глубине слой зоопланктона.

Личинки большой и малой голомянок являются олигофагами и специализированы на потреблении одного пищевого объекта – эпишуры: об этом свидетельствуют внутрисуточный ритм передвижений и питания рыб, высокая частота встречаемости эпишуры (57–100%) и доля её в пище (98–100%) по данным ежемесячных пятилетних наблюдений (1998–2002 гг.) У рыб в возрасте 0+ (50–60 мм) существенное значение в питании приобретает рыба (30–53%), в основном собственная молодь, личинки голомянок и мальки желтокрылой широколобки. Пищевой спектр взрослых особей в основном состоит из макрогектопуса (84,5%) и молоди пелагических бычковых рыб (15%) (Дзюба, 2004).

**Нерпа.** Поднявшись в поверхностные слои вод Байкала, особенно в ледовый период, голомянки становятся доступными для питания достаточно равномерно рассредоточенному по поверхности ледяного покрова стаду байкальского тюленя *Pusa sibirica* –



нерпы (Пастухов, 1973). По ранним данным (Кожов, 1962), численность нерпы оценивалась в 25–30 тыс. особей, а по более поздним – 50–120 тыс. особей (Гурова, Пастухов, 1974). По расчётам Пастухова (1971, 1973, 1974), во время этих ночных подводных охот нерпа потребляет в среднем за сутки 3–4 кг голомянок, длиннокрылых и желтокрылых широколобок (особенно во время весеннего хода на икрометание последних). Исходя из этих данных, годовой рацион всей популяции нерпы, определенной в 68 тыс. особей в 1973 г., составил около 74,5 тыс. т. голомянок и широколобок (Богданов и др., 1982). В рационе нерпы малая голомянка составляет 61–82%, а большая голомянка 18%, первой потребляется около 61 тыс. т, а второй 13,4 тыс. т в год. Годовое потребление нерпами малой голомянки составляет 61% и большой – 26,8% от общего объёма продукции этих видов.

После переваривания рыб и фрагментов донных отложений, помимо мочи, содержащей главным образом азот, калий и микроэлементы, в воду ежедневно поступают и твердые экскременты нерпы, содержащие азот, фосфор и кальций, в количестве 1,5–2 кг сырой массы на одну особь (устное сообщение Л.М. Мухамедова). Эти выделения включаются в микробиологический процесс минерализации органического вещества, который за счёт высвобождения биогенов вызывает, скорее всего, весеннее и летнее цветение водорослей. Таким образом, принесённые на тела голомянок микроэлементы и биогены попадают и в подлёдное пространство и в эпилимнион озера, и подо льдом и по открытой воде, в которых за счёт фотосинтеза происходит весеннее и летнее цветение водорослей.

Известно, что резкое увеличение численности бактериопланктона вызывает рост численности зоопланктона, обеспечивая его питанием на ранних этапах развития (Billard, 1980; Lesel, 1980). Это явление, обсчитанное для прудовых хозяйств, вполне подтверждается исследованиями Верховиной (1985), Дрюккера с соавторами (1985), которые обнаружили пик численности летнего бактериопланктона в эпилимнионе Байкала. Это наблюдение было подтверждено более поздними работами В.Н. Максимова и Е.В. Щетининой (2009) и В.Н. Максимова с соавторами (2009), определившими различными методами бактериальную продукцию в озере Байкале в период открытой воды, (но, к сожалению, без ледового периода). Помимо экскрементов рыб и нерпы, в водную среду также приносятся (выделяются) и принесенные со дна на теле голомянок богатые биогенами и донными бактериями-денитрификаторами иловые отложения (Верховина, 1985). Таким образом, захороненные на дне Байкала биогены и бактериофлора при переносе к

поверхности на телах голомянок, включаются в круговорот вещества и энергии экосистемы озера (Вотинцев, Мещерякова, Поповская, 1975; Тарасова, 1975; Выхристюк, 1980).

**Голомянки.** Благодаря живорождению оба вида голомянок производят значительное количество жизнеспособной молоди, чем и обусловлена огромная общая численность их популяций. Запасы и продукцию голомянок обоих видов неоднократно пытались определить многие исследователи с помощью различных методов лова и расчёта. Так, на базе учёта численности личинок в пелагиали озера Мишарин (1949) оценил биомассу половозрелой части популяции примерно в 36 тыс. тонн. Талиев (1955) по сетным ловам рассчитал запасы голомянок в 3,5 тыс. тонн. Ловы разноглубинным депрессорным тралом (Коряков, 1969) дали результат в 60 тыс. тонн. В 1971 г. проведя параллельно с тралениями вертикальные ловы учётной сеткой, Стариков (1977) получил оценку запасов обоих видов голомянок в 150 тыс. тонн. Численность малой голомянки определена в  $32,0 \pm 4,7$  млрд экз., а биомасса в  $66,5 \pm 8,6$  тыс. тонн. Численность большой голомянки, рассчитанная в этом же 1971 г., составила  $9,2 \pm 1,1$  млрд экз., биомасса  $82,5 \pm 12,2$  тыс. т (Стариков, 1977). Согласно расчётам, приведённым Нагорным (1983), в одной тысяче тонн голомянок обоих видов насчитывается от 0,9 до 9,1 млрд рыб (среднее 5,0 млрд) разного размера и возраста. Таким образом, если не принимать во внимание расчёты Талиева (1955), как явно заниженные, общая биомасса голомянок в разные годы колебалась от 36 до 150 тыс. т. Такие расхождения в подсчётах численности и биомассы голомянок, а также несовпадения данных по плодовитости у разных авторов можно объяснить следующим образом.

Долгое время исследователи Байкала, учитывая ультраолиготрофность озера априори, не принимали во внимание колебания биопродуктивности озера. На самом деле выяснилось, что первичная продукция органического углерода ( $C_{орг}$ ) в трофогенном слое Байкала составляет за год в среднем для всей акватории озера  $127 \text{ г/м}^2$ . Максимальная величина,  $159,4 \text{ г/м}^2$ , отмечена в 1968 г. (в год массового цветения мезоциры), а минимальные значения в 1966 г. –  $66,3 \text{ г/м}^2$ . То есть годовая продукция органического углерода в Байкале за период исследований с 1964 по 1969 гг. различалась в 3 раза. Низкопродуктивными оказались 1966 и 1969 годы, а высокая продуктивность была отмечена в 1968 г. Исследователи констатировали, что средняя за шесть лет наблюдений численность фитопланктона равна 416 тыс. клеток/л, а биомасса –  $1000,2 \text{ мг/м}^2$ . Численность фитопланктона в высокопродуктивные годы отличалась от низкоурожайных в 10 раз, а биомасса в 20 раз (Вотинцев и др.,

1975). Такие флюктуации в продуктивности Байкала, опосредованные колебаниями численности зоопланктона, не могли не отражаться как на плодовитости, так и на численности голомянок (Афанасьева, 1975), чем, вероятно, можно объяснить расхождения в данных, опубликованных разными авторами в разное время.

Обобщение этих материалов позволило по-новому взглянуть на роль большой и малой голомянок в экосистеме Байкала. Биогенные вещества и обогащенные донными бактериями-денитрификаторами иловые отложения попадают в водную среду Байкала не только с экскрементами голомянок и нерпы (Верхозина, 1985), но и с поверхности тела, ротовой полости, жаберного аппарата и желудочно-кишечного тракта голомянок. В составе загрязнений на теле голомянок мы обнаружили фракции голубой глины и красноватые, желеподобные сгустки жидких донных отложений, состоящие главным образом из створок диатомовых водорослей и покрытого колониями грибов *Saprolegnia* детрита из погибших зоопланктонов: эпишуры, макрогектопуса и голомянок. Минерализацию этой смеси из планктонных организмов и водорослей осуществляет комплекс микроорганизмов (Верхозина, 1985; Дрюккер и др., 1985). Можно предположить, что донный ил с содержащимися в нём 53 видами бактерий также переваривается в желудках, как самих голомянок, так и питающихся ими нерп, и в виде фекальных масс может быть возвращен в экосистему водоёма. Таким образом, захороненные на дне Байкала биогенные вещества и покрывающая органические остатки бактериофлора за счёт их транспортировки к водной поверхности снова включаются в круговорот вещества и энергии гидробиоценоза озера (Вотинцев и др., 1975; Выхристюк, 1980).

Более подробные сведения о возможностях отслеживания потоков и круговорота углерода в водных (морских) экосистемах по природным соотношениям стабильных изотопов ( $^{18}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) можно получить, ознакомившись с исчерпывающим обзором Кияшко С.И. (1987) и Кияшко С.И., Мамонтов А.М., Черняев М.Ж. (1991), Kiyashko et al. (1998) а также с работами японского ученого Yoshii Koichi совместно с 4 соавторами из России по содержанию стабильного изотопа углерода в трофической цепи планктонных и бентосных организмов озера Байкал (Yoshii Koichi, Melnik N.G. et al. 1999).

Исследования соотношений содержания стабильных изотопов углерода в тканях байкальского тюленя и различных видов рыб Байкала, включая и большую голомянку, а также представителей зоопланктона (Кияшко и др., 1991), позволили установить, что в биоэнергетической трансформации органического углерода в Байкале главную роль играет единая пищевая цепь. Она состоит из

организмов-эндемиков, обитающих в основном в пелагиали: фитопланктон → зоопланктон (эпишура) → хищный зоопланктон (макрогектопус) → зообентос → голомянки → нерпа (Кияшко, 1987; Yoshii, 1999; Yoshii et al., 1999). Однако данные по питанию этих видов указывают на гораздо более сложные взаимоотношения (Устюжанина-Гурова, 1971; Волерман, Конторин, 1983). По расчетам Выхристюк (1980), осадконакопление на дне Байкала составляет в среднем 3–4 г/м<sup>2</sup> органического углерода в год. Высокое значение соотношения C:N, близкое к 10:1, указывает на формирование осадков в основном из бедного азотом фитопланктона (Тарасова, Вотинцев, 1971).

Комплексные исследования Лимнологического института по изучению продуцирования органического вещества в Байкале за период с 1964 по 1968 годы позволили учёным прийти к выводу о существовании потока биогенных веществ со дна озера к его поверхности. Было установлено наличие интенсивного вертикального водообмена в Байкале, хорошо согласующегося с уровнем насыщения его вод растворенным кислородом на всех глубинах, включая придонные слои, а также с вертикальным распределением отдельных гидрохимических компонентов, в частности, с однородным распределением компонентов ионного состава воды от поверхности до дна. К сожалению, авторы не смогли количественно оценить вертикальный водообмен в Байкале (Вотинцев и др., 1975).

Если правомочны наши предположения о транспорте в верхние слои донных осадков на телах голомянок, то появляется возможность объяснить причину столь незначительной величины четвертичных отложений на дне Байкала. Анализ девятиметровых кернов донных отложений, взятых ударно-поршневой грунтоотборной трубкой со дна Байкала, показал, что поверх девятиметрового слоя пресноводного генезиса голубых глин Третичного периода донные отложения Четвертичного периода практически отсутствуют и составляют наилот толщиной порядка 30–0 см, возраст которых при расчётах параметров осадконакопления едва составляет 30 тыс. лет. Это указывает на крайнюю молодость этого глубочайшего пресноводного водоёма, ставя под сомнение возраст в 20 млн. лет (Галкин, Мизандронцев, 1970). Эти расчёты вызвали у научной общественности определенный скепсис. Но если принять во внимание ежесуточную активность многомиллиардной популяции байкальских голомянок, ежедневно переносящих на своих телах в пелагиаль и к поверхности озера определённое количество донных отложений, то в таком случае становится понятным несоответствие реального возраста древнего озера и малой мощности четвертичных отложений.

Позднейшие исследования геологического строения осадочной толщи Байкала вносят определённую ясность в вопрос о возрасте озера. В результате глубоководного бурения в 1993–98 годах установлена глубина донных осадочных отложений в 100–600 м, а возраст осадков превышает 10 млн. лет (Карабанов, 1999).

Не имея инструментальных данных по количеству донных отложений, поднимаемых голомянками со дна Байкала к поверхности, с целью приблизительной оценки объёма возможного переноса были сделаны предварительные расчёты. Исходя из того, что средняя численность большой голомянки оценивается в  $9,2 \pm 1,1$  млрд. шт. при массе  $82,5 \pm 12,2$  тыс. т, а малой голомянки  $32,0 \pm 4,7$  млрд. шт. при массе  $66,5 \pm 8,6$  тыс. т (Стариков, 1977), получаем следующие значения. В период вертикальных миграций, составляющих около 200 дней, в переносе принимает участие  $41,2 \pm 5,8$  млрд особей голомянок общей массой  $149,0 \pm 20,8$  тыс. тонн. Предполагая, что масса загрязняющего ила составляет около 0,1% от массы мигрирующих рыб, вынос ила со дна может быть равен 150 т в сутки, а за весь период миграций порядка 30 тыс. т. Конечно, далеко не весь поднятый ил остаётся в толще воды, какая-то часть возвращается вместе с мигрирующими голомянками, но часть ила, несомненно, смывается в процессе миграции, обогащая поверхностные слои биогенными веществами. Кроме того, около 75 тыс. т голомянок и прочих «бычков» в год съедаются нерпой (Богданов и др., 1982), что, согласно приведённым выше расчётам, соответствует 75 тонн осадков, поднятых со дна и включённых в круговорот вещества и энергии Байкала.

Эти расчёты весьма ориентировочны, однако они позволяют предположить, что существует не учитываемое лимнологами поступление в пелагиаль биогенных веществ, повышающих продуктивность Байкала. Однако более точно об этом явлении можно будет говорить только после проведения дополнительных ихтиологических и гидрохимических исследований, которые позволят оценить роль голомянок в формировании продуктивности Байкала. В настоящее время перед исследователями Байкала может быть поставлена задача определить в количественных единицах приносимые со дна озера голомянками фации детрита и иловых отложений, выявить состав химических элементов, активно влияющих на биопродукционные возможности Байкала. Этим же способом можно отследить пути загрязнения Байкала, как со стороны Улан-Удэ, через Селенгу, так и за счёт эолового переноса со стороны Ангаро-Усольского промышленного комплекса и непосредственно города Иркутска.

## **BIOLOGY OF OILFISHES (COMEPHORIDAE) AND THEIR ROLE IN THE FORMATION OF LAKE BAIKAL BIOPRODUCTIVITY**

The biology of two Lake Baikal oilfishes (golomyanka) species (Comephoridae), including their spawn, embryology, anatomy, feeding and vertical migrations, is briefly summarized. The rising of bottom sediments enriched with nutrients to the photic layer of Baikal Lake water during of oilfishes niktimeral migrations was shown. Soft parts of bottom sediments come into photic water layer on the body surfaces, lateral lines, seismo-sensory systems and some internal organs of the fishes and their excrements of seals that consume oilfishes as well. Estimation of the contribution of additional nutrients in the formation of Lake Baikal primary production was done.

*Keywords:* oilfishes (golomyanka), niktimeral migration, transport of bottom sediment to surface, extraction of nutrients by seals, increasing of phyto- and zooplankton.

## ПАРАЛЛЕЛИЗМ СТРАТЕГИЙ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ БАЙКАЛА (*COTTIDAE*) И УШАСТЫХ ОКУНЕЙ (*CENTRARCHIDAE*) ВЕЛИКИХ АМЕРИКАНСКИХ ОЗЁР<sup>1</sup>

Расположенное в центре Азиатского материка Северного полушария, озеро Байкал площадью в 31481 км<sup>2</sup> и объёмом 23 000 км<sup>3</sup> простирается с юго-запада на северо-восток на 636 км от 51° 28' СШ до 55°47' СШ (Байкаловедение, 2012). Великие Американские озёра, состоящие из соединённых между собой водоёмов: Верхнее, Гурон, Мичиган, Эри, Онтарио и Мичиган общей площадью 244 106 км<sup>2</sup> имеют общий объём в 22 671 км<sup>3</sup>. С ними связаны протоками и проливами несколько средних по площади озёр, из которых важнейшими являются: Сент-Мэрис, Маниту, Нипигон и Ниписсинг. Озёра расположены на Североамериканском континенте в координатах 41°8' СШ (озеро Мичиган на юге) и 48°10' СШ (озеро Верхнее на севере). Данная система озёр относится к бассейну реки Святого Лаврентия, впадающей в Атлантический океан. Сравнение приведённых данных показывает, что рассматриваемые водоёмы находятся в схожем по погодным характеристикам Бореальном климатическом поясе Голарктики – на «южной границе основного летнего переноса с Запада на Восток воздушных масс вдоль «Оси Воейкова» умеренного климатического пояса». Этот постоянно действующий метеорологический фактор характеризуется периодичной сменой несущих осадки циклонов и антициклонов (Муравейский, 1960).

Водоёмы этих широт континентов Евразии и Америки замерзают и покрываются льдом, начиная с конца осени (октябрь – ноябрь) и освобождаются ото льда в середине весны, с апреля и по июнь (Жадин, Герд, 1961; Байкаловедение, 2012). В летний период температура поверхностных вод в озёрах этого пояса, регулярно орошаемого дождями, не превышает 24 °С, и южнее этой климатической зоны лососевые и сиговые рыбы, как правило, не встречаются (Черняев, 1991).

В Байкале в весенне-летний период размножаются 5 видов рыб с личиночным типом постэмбрионального развития. Длиннокрылая широколобка (*Cottocomephorus inermis*) нерестует в марте-ап-

---

<sup>1</sup> Опубликованные в 2015 г. Тезисы в 2017 г. расширены и дополнены автором.

реле, развитие – 90–100 суток, желтокрылая широколобка (*Cottocomephorus grewingkii*) – в апреле-мае, а эмбриогенез проходит за 33 – 35 суток. Следом откладывает икру под камнями песчаных выносов притоков озера песчаная широколобка (*Leocottus kesslerii*), нерест которой растянут с конца мая до начала июля. Необходимо принять во внимание и два других байкальских эндемика, это живородящие голомянки (*Comephoridae*) с личиночным типом метаморфоза. Большая голомянка (*Comephorus baikalensis*), со сроком развития 90–100 суток, после вынашивания вымётывает в пелагиаль озера своё потомство с августа по январь, используя увеличение численности зоопланктона во время летнего «цветения» фотического двухсотметрового поверхностного слоя вод озера. Малая голомянка (*Comephorus dybowskii*) вымётывает личинок с марта по октябрь, подстраиваясь под весенне-летнее «цветение» озера, начинающееся ещё под ледяным покровом в марте, срок развития 100–120 суток (Мазепова, 1957; Кожов, 1962). Представители обоих семейств проходят постэмбриональные личиночные этапы метаморфоза за счёт экзогенного питания нанозоопланктоном, в отличие от остальных более чем 20 видов донных подкаменщиков, обладающих мальковым типом морфогенеза.

В Великих Американских озёрах, согласно исследованиям канадских ихтиологов (Amundrud at all. 1974), обитают пять видов окупных рыб (*Percidae*), также обладающих личиночным типом постэмбрионального метаморфоза в пелагиали озёр. Это *Perca flavescens* – жёлтый американский окунь, нерестующий в начале мая, затем по мере прогрева воды к гнездованию переходит *Percina caprodes* – полосатая (збровидная) перцина. За ней вступает в размножение *Pomoxis nigromaculatus* – чёрный краппи, а за тем ещё два вида – *Lepomis gibbosus* – обыкновенный солнечник и *L. Macrochir* – синежаберный (длиннопёрый) солнечник.

В Байкале, как и в Великих Американских озёрах, личинки перчисленных видов рыб последовательно вылупляются согласно срокам нереста и времени развития. Сначала вылупившиеся личинки переходят на питание нанозоопланктоном, сконцентрированным под нижней кромкой ледяного покрова, а после перехода на следующие этапы личиночного развития начинают активно питаться более мелкими личинками позже отнерестовавших подкаменщиков. Таким образом, каждая новая генерация личинок осваивает уже недоступный старшим возрастам нанозоопланктон, становясь, в свою очередь, кормом для подросших и ранее вылупившихся личинок рыб.

Сопоставлением и сравнением формирования котловины Байкала с таким рифтовым водоёмом, как озеро Танганьика в Африке,



так же как и становлением фаунистических комплексов озера Байкал, занимались многие исследователи. Среди них Г.Ю. Верещагин (1947), Д.Н. Талиев (1955), Л.С. Берг (1958, 1960), С.Д. Муравейский (1960). Тем не менее, сравнения стратегий размножения эндемичных рыб глубоководных озёр в разных частях света не проводилось по причине отсутствия в те годы данных по эмбрионально-личиночному периоду онтогенеза этих рыб. Анализ накопленных сведений о биологии эндемичных видов рыб Байкала и сравнение их с данными канадских ихтиологов (Amundrud at al., 1974) позволил вскрыть механизм освоения продукции зоопланктона в этих уникальных озёрах.

Установлено, что постэмбриональный метаморфоз взрослеющих генераций молоди осуществляется за счёт питания вновь выклюнувшимися поколениями личинок близкородственных рыб, то есть за счёт ихтиофагии (а практически каннибализма). А ставший недоступным для подросших личинок рыб мелкий зоопланктон (состоящий из науплиусов и копеподитных стадий ракообразных, а также инфузорий и коловраток) осваивается новыми генерациями. Так за счёт легкоусвояемого экзогенного белкового корма последовательно – «каскадно» – происходит прохождение личиночных стадий и этапов морфогенеза молоди рыб после резорбции запасов питательных веществ желточного мешка эмбриона во время постэмбрионального периода развития (Матвеев, 1940, 1959). Вполне вероятно, что в природе, на иных таксономических уровнях и в других фаунистических комплексах существуют аналогичные параллелизмы, решающие конкретные цели адаптации к сукцессионной смене фенологических фаз и природных параметров годового цикла внешней среды.

Именно в связи с высказанными предположениями желательного выявить трофические связи молоди «букета» из близкородственных видов дальневосточных лососей семейства Salmonidae, рода *Oncorhynchus* – горбуши (*O. gorbuscha*), кеты (*O. keta*), кижуча (*O. kisutch*), симы (*O. masou*), нерки (*O. nerka*), чавычи (*O. tshawytscha*), использующих для размножения и откорма молоди одни и те же водоёмы. Если же принять во внимание остальных представителей семейства: сахалинского тайменя (*Parahucho perryi*), микижу (*Parasalmo mykiss*) и гольца рода *Salvelinus* – мальму (*Salvelinus malma*), также населяющих эти воды, то в ареалах обитания этих видов отчётливо проявляется многоуровневая и разведённая по времени и пространству пищевая иерархия, тесно связанная с нерестовыми миграциями производителей лососей из морской среды в пресные водоёмы и очевидная «предация» (пожирание мальками – «пестрятками» икры и выходящих из бугров личинок лосо-

сей) старшими размерно-весовыми поколениями этого «букета» видов лососеобразных. Такая «каскадная» стратегия размножения обеспечивает наиболее полное освоение кормовой базы и нерестовых площадей конкретной систематической группой рыб. Тем более, такой анализ представляет определённый филогенетический интерес в отношении благородных лососей обладающих не личиночным, а мальковым типом эмбриогенеза, при котором из бугров после завершения морфогенеза выходят не личинки, а морфологически сформированные мальки, готовые не только уклоняться от хищников, но и активно питаться (Павлов, 1989; Павлов и др., 2000).

Основываясь на представлениях Ю.И. Чернова (1984, 1999) о существовании в Голарктике сложных фаунистических комплексов не только у рыб (Мина, 2010), но и среди птиц и насекомых, Ю.С. Решетников (2010) так формулирует существующее положение вещей: «Есть основание полагать, что в фауне и флоре высоких широт формирование таких комплексов стимулируется низким уровнем формирования биоразнообразия, недостатком претендентов на те или иные экологические ниши и спецификой кормовой базы. Внутривидовое (а на наш взгляд и межвидовое) разнообразие выступает в качестве механизма экологического разнообразия с целью более полного освоения невысокой по биомассе и изменчивой по сезонам кормовой базы рыб северных водоёмов. Поэтому внутривидовое разнообразие сиговых и лососёвых рыб трактуется нами как результат эволюции северных экосистем по пути увеличения внутренних связей и стабильности» (Решетников, 1995).

Наблюдаемый в олиготрофных озёрах «каскадный» тип размножения выражается в том, что каждая последующая когорта (генерация) личинок служит пищей подросшим личинкам предыдущей нерестовой кампании. Согласно классификации С.Г. Крыжановского (1948, 1950) об экологических группах размножения рыб, рассматриваемые виды рыб являются «гнездящими» и «охраняющими» потомство видами рыб – литофилами. Именно «каскадный» способ размножения позволяет последовательно осваивать нерестовые ниши и наиболее полно и эффективно использовать и прогрев водных масс весной, и вспышку численности весеннего и летнего зоопланктона в этих олиготрофных водоёмах.

Г.В. Никольский (1971) в солоновато-водном бассейне Каспийского моря насчитал три проходных и 13 морских форм сельдей рода *Caspialosa* различного таксономического статуса внутриозерного происхождения – пелагофилов с личиночным типом метаморфоза. Разбираясь с причинно-следственными связями возникновения пучков видов в озёрных и речных системах, А.С. Голубцов (2010) пришёл к выводу, что «наибольшее число видов и наиболее

дивергировавшие по адаптивным признакам пучки видов возникли в наиболее древних озёрах». Тем не менее, делается оговорка, что древность водоёмов не является необходимым условием возникновения в нём пучка видов. Пример – озеро Виктория в Африке, полностью высохшее в ранний Ледниковый период. После наполнения его водой в Плейстоцене в нём возникло более 500 видов цихлид. На наш взгляд, эта точка зрения поддерживается фактом «быстрого» возникновением пучка видов ушастых окуней в Великих Американских озёрах, освободившихся от ледникового покрытия порядка 15 тысяч лет назад.

## К ВОПРОСУ О ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ БАЙКАЛА И ГЕНЕЗИСЕ ЭНДЕМИЧНОЙ ФАУНЫ КОТТОИДНЫХ РЫБ (БЫЧКОВ-ПОДКАМЕНЩИКОВ) COTTOIDEI

Группы близкородственных видов живых организмов, развивающиеся в рамках одной замкнутой экосистемы, были названы Бруксом (Brooks, 1950) «букетами видов». Озеро Байкал, в котором фауна сформирована во многом из эндемичных форм, подобно другим гигантским древним озёрам, таким как Танганьика, Малави, Виктория в Африке и Великим Американским озёрам: Верхнее, Гурон, Мичиган, Эри и Онтарио, является убедительным примером образования «букета видов», сформировавшихся в крупных изолированных гидро-биоценозах. С точки зрения видообразования фауна Байкала прочно занимает первое место среди озёр Земли. По различным источникам количество известных видов животных Байкала насчитывает от 1825 до более 2500 видов и подвигов, из которых соответственно от 54 до 82% – эндемичные формы (Верещагин, 1949; Кожов, 1962; Сиделева, 1993; Решетников, 2002). Объяснение механизмов, которые создали в относительно ограниченной экосистеме такое колоссальное разнообразие жизни, важно не только для познания Байкала, но и для общей теории видообразования и эволюционного процесса (Щербаков, 2003; Мац и др., 2011). Глубоководная область озера (с глубинами от 300 до 1637 м) занимает около 80% его площади (Колокольцева 1968). Насыщение вод кислородом обеспечивает обитание организмов вплоть до максимальных глубин. Ввиду того что озеро является глубоководным водоёмом, оно обладает обширной пелагиалью. Объём пресной, холодной воды составляет 23616 м<sup>3</sup> (Шерстянкин и др. 2006).

Д.Н. Талиев (1955), описавший в своей монографии известные ему на тот момент виды бычков-подкаменщиков Байкала, предположил, что предки современной песчаной широколобки – *Paracottus* (с 1989 г. – *Leocottus*) *kesslerii* (Dyb.) и каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dyb.), скорее всего, являются родоначальниками «букета» всех остальных – и пелагических, и живородящих, и донных форм коттоидных рыб. Обладая разными типами эмбриогенеза (и личиночным, и мальковым), они создали всё разнообразие из 33 видов байкальских подкаменщиков, описанных к настоящему времени, (Богданов, 2007; Сиделёва, 2010), включая и живородя-

щих голомянок (Comerphoridae). Это предположение подтверждается данными сравнительного анализа эмбрионально-личиночно-го развития семи видов байкальских подкаменщиков – эндемиков Байкала (Черняев, 1973).

### **Палео-лимнологическая обстановка Байкальского региона**

Для понимания возникновения разнообразной фауны коттоидных рыб Байкала необходимо дать некоторое представление о генезисе Байкальского региона с точки зрения геоморфологии и палеоклиматологии. На уровне научных знаний середины XX века история формирования Байкальской впадины и населяющих её живых организмов выглядела следующим образом.

В конце палеогена – нижнем неогене (около 23 млн. лет назад) на месте расположения современного Байкала развиваются прогибы земной коры, заполняющиеся пресными водами. На всей территории Прибайкалья простиралась заболоченная равнина с собственной системой рек и озёр (Логачев, 1964; Флоренсов, 1964). Озёра были пресные (Галкин, Мизандронцев, 1970), их средняя глубина не превышала нескольких метров. В этих мелководных водоёмах отлагались пески, глины, галечники. В этот период водоёмы описываемого региона были связаны с водоёмами, располагавшимися в Монголии и на месте современного Китая. Населяли эти воды теплолюбивые виды рыб (Берг, 1962), также появляются предки современных байкальских моллюсков и губок. Как свидетельствуют данные геологов, ископаемая фауна неогена и спорово-пыльцевые анализы кернов донных отложений, климат в это время был более тёплым, чем в настоящее время (Галазий, 1988). Это, скорее, был субтропический климат, сходный с современным климатом Южного Китая – Северного Вьетнама (Мартинсон, 1960; Кожов, 1962).

В раннем плиоцене (5.3–3.5 млн. лет назад) происходили процессы горообразования, и пенеппен (равнинный рельеф) сменился параллельными, направленными с юго-запада на северо-восток складками (хребтами) гор, обрамляющими как основной грабень Байкала, так и долины Прибайкалья, что привело к образованию водоёмов различной глубины и термического режима. Начала формироваться система байкальских впадин путём опускания дна котловин и поднятия горных массивов по её берегам. Илито-песчаные отложения сменялись на песчаные и галечные. На месте современного Байкала появились впадины до 200 м (Логачев, 1964). Этот период характеризовался активным горообразованием и похолоданием климата, сопряженным с частичным (на горах свыше 1000

м) и даже покровным оледенением суши. Значительное снижение уровня мирового океана (порядка 200 метров) было вызвано мобилизацией больших объёмов воды в массах льда на поверхности земли.

Такое положение сохранялось вплоть до начала потепления и частичного таяния ледников в плейстоцене (2,7–1 млн. лет назад). Климат не был особенно суров: господствовали широколиственные леса (Попов, 1965). Следов покровного оледенения в Байкальской рифтовой зоне не обнаружено, но как только вершины горных хребтов преодолели километровую отметку, произошло образование ледниковых цирков – кальдер, а ледники заполнили ледниковые долины – трог, завершающиеся моренами и ледниковыми озёрами, и стали сползать в сторону озера (Галкин, 1996; Бухаров, Фиалков, 1996). В среднем плейстоцене уровень Байкала превышал нынешний на 100–120 м.

К началу четвертичного периода (1,5 млн. лет назад) тектонические движения распространяются на весь юг Восточной Сибири. Значительная вулканическая деятельность сопровождалась образованием глубоких щелевидных впадин (грабен) на стыке тектонических плит и образованием глубоких озёр в рифтовых зонах земной коры. Одной из таких и явилась Байкальская рифтовая зона. В это время формируется впадина Байкала и возникает её горное обрамление, близкое к современному (Бухаров, Фиалков, 1996).

История формирования современного видового состава пресноводной ихтиофауны азиатской части СССР была непосредственно связана с геологической историей четвертичного (антропогенного, ледникового) периода, продолжительность которого составляла 2 млн. лет. В описываемый период Пра-Селенга через Байкал стекала через Голоустенско-Манзурский пролив в Пра-Лену, и далее в Северный Ледовитый океан. Прорыв в Пра-Ангару вывел часть водных масс в Енисей, а другая часть стока вод Байкала из Пра-Селенги направилась в Пра-Лену, по которой в Байкал проникли лососёвые, сиговые, осетровые рыбы и нерпа (Цепкин, 1967).

Учитывая геологическую историю Земли и палеонтологические данные, А.Е. Микулин (1997, 2003) выстроил «морскую» гипотезу проникновения в Палео-Байкал представителей тихоокеанских видов и происхождения многих семейств рыб озера Байкал. Процесс перехода из морской среды в пресную через распресняемые лагуны вулканогенного происхождения достаточно убедительно представлен А.Е. Микулиным и Б.Н. Котеневым (2007) и подкреплён точкой зрения А.С. Голубцова (2010).

Под воздействием геодинамических, тектонических и климатических процессов в северо-западном секторе Пацифики в эоцен-

олигоцене, порядка 25 млн. лет назад, создались условия перехода предковых форм ихтиофауны из постепенно распресняемых морских лагун к пресноводному образу существования. Представители солоноватоводных предков современных рыб сохранили проходной или полупроходной характер миграций и дали начало предкам современных видов (Микулин, 1997). По мере увеличения глубины Байкальской котловины и образования новых нерестовых субстратов выходцы из Северо-Западной акватории Тихого океана по фронтальным водоёмам тающих ледников при трансгрессиях водных масс в плиоцене (5.2–1.8 млн. лет назад) проникли в формирующиеся, достаточно обеспеченные кормовыми объектами, девственные пресноводные водоёмы Байкальской рифтовой зоны, где образовали множество эндемичных форм не только рыб, но и беспозвоночных животных. По этим пресноводным водоёмам и их трансгрессиям и перемещался с востока на запад весь фаунистический комплекс пресно-водных неофитов, включая не только бычкообразных (Cottoidei), но и лососевидных (Salmonidae), окунеобразных (Perciformes) и других ново-образованных таксонов рыб (Микулин, 2003). Исследования А.М.Шадрина (1989) условий размножения «букета» из 5 видов семейства тихоокеанских корюшек (Osmeridae) выявили чёткий тренд перехода от морской среды в 34% к пресноводной в 4–12%. Главное, что принесли из морской среды широколобки, это размножение путём гнездования в укрытиях под камнями литорали, в виде компактных кладок икры, охрана самцом потомства и значительная гибель производителей после окончания размножения.

\*\*\*

К настоящему времени не существует единого мнения о возрасте и эволюции населяющих Байкал живых организмов. Среди геологов наибольший вклад в решение проблемы происхождения байкальской фауны внёс В.В. Ламакин (1950). Он разделял взгляды Л.С. Берга (Берг, 1948) о пресноводном происхождении и древнем возрасте фауны Байкала и подчёркивал значение палеоклиматических и тектонических явлений в её эволюции. Образование различных новых экологических ниш в качестве нерестилищ и нерестового субстрата, по мере увеличения глубин Байкальской рифтовой зоны, обеспечило значительное разнообразие новых видов и форм. Иного мнения придерживались авторитетные авторы прошлого века (и часть современных), полагая, что формирование больших глубин (абиссальной и профундальной зон) Байкала и поднятие горных хребтов до высот, обеспечивавших образование ледников гор-

но-долинного типа, относится к последнему оледенению – около 40–20 000 лет назад, то есть практически на глазах доисторического человека (Галкин, Мизандронцев, 1970).

О.А. Тимошкин (2001, 2005) считает фауну Байкала молодой и видит глубокое противоречие между древностью Байкала, постулируемой геологами (Мац и др., 2011), и молодостью большинства форм. На молодость фауны Байкала указывали И.И. Шмальгаузен (1968) и М.М. Кожов (1972). Ссылаясь на геологический материал, ряд авторов полагает, что становление семейства Comerphoridae, и в особенности малой голомянки от большой голомянки, произошло в недавнем прошлом. Новое семейство образовалось за сравнительно очень короткий промежуток времени, что указывает на чрезвычайно высокий темп эволюционного процесса при строгой его направленности в период формирования котловины озера (Тетерина, 2008).

Альтернативной точки зрения придерживается другая часть современных исследователей, используя данные геологии и молекулярной биологии. Геологическая история Байкала и эволюция форм жизни его гидробионтов к настоящему времени достаточно детально изучена и изложена в трудах отечественных авторов (Галазий, 1988; Мартинсон, 1998; Старобогатов, Ситникова, 1992; Щербаков, 1998, 2003; Кононов, 2011; Мац и др., 2011).

Резкие колебания климата на протяжении последних 800 тыс. лет истории байкальской территории зафиксированы в отложениях дна озера (Галазий, 1988). За этот период в донных отложениях Байкала отмечается 10 богатых и 9 бедных раковинами диатомовых интервалов, что свидетельствует о многократных периодах значительного похолодания и потепления при формировании ледников в пределах окружающих Байкал горных сооружений. Наиболее обоснованным является выделение четырех эпох оледенения: максимальной Самаровской (300–250 тыс. лет назад), Тазовской-Зырянской (80–50 тыс. лет назад) и Сартанской (25–10 тыс. лет назад). Весь этот период связан с возросшей интенсивностью тектонических движений, которые привели к резкому вздыманию горного окружения Байкальской впадины и к погружению ее дна. Значительно возросло вертикальное расчленение рельефа за счет интенсивной глубинной эрозии. В это время Байкал приобретает облик, близкий к современному (Галазий, 1988).

Говоря о влиянии климатических изменений на видообразовательные процессы, нужно принять во внимание результаты исследований Е.Б. Карабанова (1999). В работе автором использовались результаты литологических, биостратиграфических и геохимических исследований осадков глубоководных кернов донных отложе-



ний озера, полученных в результате глубоководного бурения. Длина кернов бурения составляла 100–600 м, а возраст осадков превышал 10 млн. лет. На основании изучения осадочных разрезов выявлены основные закономерности строения верхнего слоя (0–600 м) осадочного чехла озера. Выявлена ритмичная структура осадков озера, выраженная в чередовании биогенных слоёв, обогащённых створками диатомовых водорослей, со слоями терригенных осадков. Показано, что природа подобной ритмичности осадков озера обусловлена климатическими колебаниями, и что эта ритмичность прослеживается на всю глубину вскрытых осадков (начало позднего миоцена). Определено, что тёплым эпохам соответствует накопление диатомовых илов, а холодным – глинистых терригенных осадков за счёт смыва в озеро из водоёмов ледниковых морен (Карабанов, 1999).

В байкальской климатической записи в рамках эпохи Брунес зафиксировано 9 ледниковых периодов. Выявлены два этапа значительного похолодания климата (гляциального) на рубежах 2.82–2.48 млн. лет и 1.75–1.45 млн. лет, которые совпадают со сроками глобальных похолоданий Северного Полушария. Наиболее значительные флористические изменения имели место на рубеже 2.5 млн. лет. К этому времени горные хребты, окружающие озеро, достигли высот, достаточных для образования горно-долинных ледников, поэтому во время глобального похолодания Земли на рубеже 2.82–2.48 млн. лет назад произошло формирование ледников в горном обрамлении озера. Согласно данным бурения начало подъёма Приморского хребта относится к 1.2–1.0 млн. лет назад, а окончание активной фазы подъёма соответствует 0.4–0.3 млн. лет. Многочисленные разрезы донных отложений, вскрытые в озере ударно-поршневыми трубками системы Кудинова, представлены чередующимися слоями диатомового ила и голубых глин, лишённых диатомовых. Поверхностный слой диатомового ила хорошо датирован с помощью радиоуглерода, и его возраст определяется как голоценовый. Отнесение слоя тонких глин, которые подстилают диатомовые илы, к сартанскому оледенению также не вызывает сомнения. Этот вывод основан не только на стратиграфическом положении глин, но и на многочисленных радиоуглеродных датировках (Карабанов, 1999).

Скорее всего резкие и частые изменения климатической обстановки в Байкальской рифтовой зоне и приводили к смене нерестилищ и условий размножения для предков байкальских широколобок и аналогично лососевидных (*Salmonidae*) и сиговых рыб (*Coregonidae*) (Черняев, 2017).

Большой интерес представляет работа группы иркутских специалистов – геологов и биологов (Щербаков, 2003; Мац и др., 2011). Рассмотрены эволюция водного населения Байкала и преобразования косных (инертных) элементов его природы с позднего мела до современности с целью установления их причинно-следственных связей. Независимыми методами геологической и молекулярно-биологической хронологии выделены совпадающие этапы геологического развития и биологической эволюции. Использованы также данные изотопного датирования и палеомагнитных измерений. На современной научной базе подтверждены и развиты представления полувековой давности Н.В. Тимофеева-Ресовского, Н.Н. Воронцова и А.В. Яблокова (1969), изложенные в совместном труде «Краткий очерк теории эволюции» об истории формирования Байкальской впадины, о вспышке видообразовательных процессов в различных таксонах и причинах уникального биоразнообразия Байкала. На примере байкальских эндемиков – гаммарид, моллюсков и олигохет были обозначены пусковые механизмы, пути эволюции и видообразования различных таксонов (беспозвоночных, рыб, птиц и млекопитающих) и предложены подходы к исследованиям эволюционных процессов (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

В фундаментальной работе Д.Ю. Щербакова (2003) определено время дивергенции различных таксонов на основе гипотезы «постоянства и равномерности хода биологических часов». Опираясь на современные методы исследований, основанные на молекулярно-филогенетической оценке характера и времени видовой радиации, приведшей к современному разнообразию видов беспозвоночных Байкала, автор произвел сравнительно-генетический анализ трёх эндемичных таксонов гидробионтов Байкала: моллюсков (Baikaliidae), ракообразных (Gammaridae) и олигохет (Lumbriculidae). В результате сравнения нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов построено максимально правдоподобное филогенетическое древо байкальских амфипод. Подобные построения позволяют достоверно проследить эволюционные пути, уточнить систематическую принадлежность и возраст исследуемых видов.

Согласно молекулярно-биологическим данным (Sherbakov, 1999), в составе современной фауны Байкала выделяются разновозрастные группы. Древнейшие группы происходят от предков, существовавших в позднем мелу-палеогене 70–30 млн. лет назад. Реликты средневозрастных групп начали свою видовую радиацию 30–3.5 млн. лет назад, при наиболее радикальных изменениях рельефа и климата. В этот период, отмеченный общим похолоданием, перерывом в осадконакоплении, усилением активности текто-

нических движений земной коры, началось общее, пока ещё незначительное поднятие окружающих пространств и углубление (до 400–500 м) озёрных бассейнов. Это послужило толчком к зоогеографической изоляции байкальской впадины и формированию эндемичного байкальского комплекса гидробионтов. Климат этого региона изменился, субтропики позднего олигоцена со среднегодовыми температурами 15–20 °С уступили место сухому ариднему климату саванн (Мац и др., 2011).

Путём расчётов числа повторностей смены аминокислот определён возраст становления видов Байкальской рифтовой зоны: для моллюсков (Baikaliidae – 38 байкальских видов) в 3.5 млн. лет, для ракообразных гаммарид (Amphypodae) в 30–28 млн. лет, для олигохет (Lumbriculidae) в 30–28 млн. лет. Возраст наиболее молодой радиации люмбрикулид, приведшей к образованию «букета видов» группы *Lamprodrilus*, оценивается в 3.8–2.8 млн. лет. Эти расчёты совпадают с данными геологов, которые определили, что время существования постоянного, крупного, пресноводного водоема не превышает 30–28 млн. лет (Мац, 1995). Наиболее широко представлены молодые элементы, общие предки которых заселили Байкал не более 3.5 млн. лет назад.

Значительное воздействие на косные элементы природы оказали плейстоценовые оледенения, которые периодически повторялись со времени 1.8–1.6 млн. лет назад (Имбри, Имбри, 1988). Молекулярно-биологическими методами определён возраст наиболее молодой радиации большинства видов Cottidae – 2.5–1 млн. лет, Comephoridae – 1 млн. лет, начало дивергенции голомянковых рыб и Abissocottidae 0.8–0.15 млн. лет. Эти данные отчётливо коррелируются с преобразованиями косных элементов природы (Мац и др., 2011). В эволюционной истории байкальских амфипод не удалось обнаружить никаких свидетельств коэволюции с байкальскими коттидами, развившимися в течение последних *двух миллионов лет*, и являющимися для амфипод основными хищниками (Щербаков, 2003).

Рассматривая ту или иную точку зрения, необходимо принять во внимание исследования Н.Н. Воронцова (1966), в которых было показано, что «биологические часы» эволюционного процесса работают неравномерно – то ускоряют («канальный» тип эволюционных процессов), то замедляют свой ход в зависимости от интенсивности абиотического и биотического воздействия внешней среды. К сожалению, Д.Ю. Щербаковым был опущен «канальный тип видообразования», при котором процессы морфогенеза и видообразования, раз начавшись, могут проходить достаточно быстро, при сохранении тренда климатических факторов конкретного биоце-

ноза. Также им не была достаточно принята во внимание предложенная Ю.И. Черновым (1985) концепция о значимости таксономического ранга (апоморфность или плезиоморфность) живых существ при освоении крайне неблагоприятных экологических параметров среды на примере видов животных и растений арктической зоны.

Использование методов молекулярной генетики позволило по-новому взглянуть на эволюцию байкальских коттоидных рыб (Слободянюк С.Я. и др., 1995). По данным ДНК-исследований составлено филогенетическое древо формирования видов байкальских коттид. Подтверждается точка зрения Д.Н. Талиева (1955), в соответствии с которой байкальские коттоидные рыбы происходят от двух предковых форм. Время произошедшего разветвления не подтверждает существовавшую точку зрения, согласно которой оба вида голомянок (*Comephorus baicalensis* and *Comephorus dybowskii*) являются реликтами Пре-Байкала. На самом деле эти два вида могли возникнуть в Байкале в миоцене 1.2–1.8 миллионов лет назад, они являются примером быстрой морфологической эволюции, в результате чего сформировалось новое семейство *Comephoridae* (Slobodnyuk S.Ja. et al., 1995).

### **Адаптационные преобразования предков современных коттоидных**

Потомки рыб – первых вселенцев – сохранили в онтогенезе, особенно в период размножения, морфологические и поведенческие черты морского происхождения, такие как обустройство гнезда и охрана потомства. Эмбрионально-личиночный период развития жёстко увязан с меробластическим типом дробления бластодиска, обусловленным морфологией яйцеклеток (Расс, 1936, 1953; Матвеев, 1939; Крыжановский, 1948; Махотин, Павлов, 1981; Иванов, 1987; Макеева, 1992; Микулин, 2003). Эти наиболее пластичные, но наименее специализированные (плезиоморфные) представители тихоокеанской ихтиофауны, приобрели новые, пресноводные, холодолюбивые поведенческие свойства, преодолевая с Востока на Запад порядка 2000 километров Восточно-Азиатского континента по фронтальным водоёмам ледников, через трансгрессии и по соединяющим их водотокам (Микулин, 1997). Эти водотоки до сих пор прослеживаются в бассейнах великих сибирских рек благодаря своему частично широтному расположению. Этими водотоками являются: Лена, Тунгуска, Нижняя Тунгуска, Ангара, Обь. Проникнув в регион Палео-Байкала, они смогли приспособиться к ультраолиготрофным условиям водоёмов Голарктики и

создать всё фаунистическое многообразие эндемичных видов, в том числе коттоидных (подкаменщиковых) рыб Байкала (Талиев, 1955, Черняев, 1973, Микулин, Котенев, 2007; Сиделева, 2010). Попадая в такой изолированный, девственный, лишённый специфических хищников водоём, как озеро Байкал, вселенцы генерировали пучки видов, осваивая различные трофические зоны и нерестовый субстрат путём «канализованного видообразования» (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Сычевская, 1988).

**Живорождение.** Последовательное формирование пелагиали, профундали и абиссали в озере Байкал открыло огромную экологическую нишу, для освоения которой необходима была **высокая плодовитость**. Так как способ размножения пелагической икрой для заселения всей водной толщи озера, очевидно, был неприемлем из-за малой плотности байкальской воды и низкой её температуры, **одним из вариантов эволюции** предков песчаной широколобки при освоении пелагиали и абиссали оказалось живорождение, что и привело к образованию живородящих голомянок (Черняев, 1973).

По данным Леона Бертена (Bertin, 1958), живорождение характерно для представителей 40 родов 6 семейств отряда Perciformes. В частности, у сем. Scorpaenidae данный тип развития имеется у рыб 10 родов. В сем. Cottidae, которое ряд авторов выводит из Scorpaenidae (Таранец, 1941; Cockorell, 1919; Bolin, 1944), живорождение отмечается как приспособление к существованию и размножению в экстремальных условиях. В оз. Кета (п-ов Таймыр) разновидность четырёхрогого бычка *Myoxocephalus* (синоним *Trigloopsis*<sup>1</sup>) *quadricornis* (L.), существуя в специфических условиях Заполярья, когда дно озера покрыто илистыми отложениями, а каменистый субстрат береговой линии промерзает до дна, перешла к живорождению (Михалев, 1964). Эти данные сообщил автору эмбриолог рыб Иван Иванович Смольянов, обнаруживший во время вскрытия самки в строге гонад развивающиеся эмбрионы с уже пигментированными глазами, т.е. на этапе развития конца органогенеза – начала выклева. Значительная пластичность в возможности перехода от откладывания икры к живорождению у Cottidae выявляется на примере данного бычка, который смог, вероятно, проникнуть в озёра Таймыра только после последнего (Зырянского) оледенения. Именно переход к живорождению позволил предкам современных голомянок в условиях больших глубин, слабой минерализации воды и низкой температуры освоить экологичес-

<sup>1</sup> Четырёхрогий бычок, рогатка – *Trigloopsis quadricornis* (L.). (Атлас пресноводных рыб России, т. 2. 2002).

кую нишу пелагиали Байкала (Черняев, 1971). В настоящее время биомасса живородящих голомянок в общей сложности составляет около 150 тыс. тонн (Стариков, 1977), что намного превышает массу всех других байкальских широколобок.

Согласно предположению В.Н. Яковлева (устное сообщение), голомянки являются неотеничными формами предков песчаной широколобки. Ввиду чрезвычайно низкой плотности воды, только яйцевынашивание позволило голомянкам освоить всю толщу вод Байкала, превратив самок в “живой плавучий субстрат” (Черняев, 1971). Следует обратить внимание и на тот факт, что глубоководные голомянки до сих пор сохранили *хорошо развитые глаза*, в отличие от утративших зрение глубоководных рыб мирового океана. Это может служить подтверждением их генетической молодости.

У некоторых видов отряда Scorpaeniformes, к которому относится и подотряд Cottoidei, обнаружены промежуточные стадии перехода от откладывания яиц к живорождению. Основное преимущество живорождения состоит в повышении выживаемости потомства. Во-первых, это возможность в период вымётывания личинок распределения молоди самкой в пределах одних и тех же биотопов, при наивысшем содержании микропланктона, для быстрого их перехода на активное питание, учитывая крайне ограниченные запасы питательных веществ желточного мешка, и при конкретном уровне освещённости, что снижает конкуренцию и имеет селективные преимущества. Во-вторых, возможность использования новых биотопов как за счёт активного перемещения самок, так и за счёт дрейфа молоди вследствие чрезвычайно высокой плодовитости (Павлов, Емельянова, 2013).

Пищевое обилие пелагиали Байкала так же, как и в Антарктике, явилось определяющим фактором в эволюции коттоидных рыб в направлении освоения толщи вод видами донных по своему происхождению семейств и образованию вторичнопелагических форм. Это направление видообразования в Байкале уникально и в других озёрах в таком виде не встречается. Все адаптации бентопелагических и чисто пелагических рыб характеризуют процесс пелагизации рыб донных семейств, составляющий одну из специфических особенностей в истории формирования эндемичной фауны оз. Байкал (Сиделёва, Козлова, 1995).

В процессе эволюции рыбы выработали ряд адаптаций, благодаря которым им удается длительное время проводить в толще воды (Андряшев 1964, 1986). К таким адаптациям относятся: 1 – снижение удельной плотности тела и достижение нейтральной плавучести; 2 – увеличение жировых отложений, способствующих снижению массы тела; 3 – уменьшение массы скелета за счет сниже-

ния минерализации костей; 4 – расширение планирующей поверхности посредством увеличения размеров плавников; 5 – улучшенные формы тела в гидродинамическом отношении; 6 – изменение окраски тела (Сиделёва, Козлова, 2011).

Байкальские пелагические рыбы не имеют большого таксономического разнообразия и представлены 5 видами, что составляет всего 8% всех видов рыб Байкала. Тем не менее, эти виды являются самыми многочисленными рыбами в озере, их суммарная биомасса определена в 215 тыс. т, что составляет около 80% массы всех рыб Байкала (Нагорный, 1983). Вторичнопелагические рыбы оз. Байкал представлены коттоидными рыбами, предковые формы которых вели донный образ жизни. Современные близкородственные виды *Cottoidei* также в основном являются обитателями бентали и в оз. Байкал около 85% коттоидных рыб имеют донный образ жизни (Sideleva, 2003).

Освоение всей толщи вод пелагиали озера голомянками, помимо живорождения, шло по пути приближения удельного веса их тела к удельному весу воды. Одним из основных механизмов облегчения массы тела, то есть **снижения удельного веса**, является накопление липидов в виде непредельных жирных кислот – триглицеридов. Эти жирные кислоты являются этерифицированными, непредельными карбоновыми кислотами трехатомного спирта глицерина. Путём «инкрустации» в оболочку клеток мышечной поперечно-полосатой ткани они выполняют структурные и опорные функции клеточных мембран и служат также энергетическим запасом (Козлова, 1995). Кроме того, у большой голомянки *C. baicalensis* липиды концентрируются под кожей, среди мышечных волокон, в полости тела, а также в печени.

Различное время эволюции пелагических коттоидных рыб (*Comephorus baicalensis*, *Comephorus dybowskii*, *Cottocomephorus grewingkii*, *Cottocomephorus inermis*) в Байкале позволяет выявить разные уровни их адаптаций к пелагическому образу жизни путём количественной оценки липидов. Только один пелагический вид – большая голомянка *C. baicalensis* достиг плавучести, близкой к нейтральной, за счёт **высокого содержания липидов** в теле (свыше 40%). Остальные три вида относятся к рыбам средней жирности (5–9%) и специализация их к обитанию в пелагиали проходила по другим направлениям (Козлова, 2018).

Помимо накопления большого количества липидов, облегчению тела рыбы также способствует уменьшение минерализации скелета, утончение костей и их редукция. При освоении пелагиали произошло **уменьшение массы костной ткани** – костный скелет голомянок заменился на хрящевой – гиалиновый. Гистологические

исследования костей черепа голомянок показали, что основная масса черепа состоит из гиалинового хряща, покрытого тонкой сетью балок из остеоида (Петухова, 1975).

Живорождение вызвало **утрату брюшных плавников** (тазовый пояс конечностей) и таким образом появилась возможность многократного увеличения полости тела с выводковой сумкой самок. Яйцеклетки в гонадах после оплодотворения набухают и значительно увеличиваются в объёме, при расширении перивителлинового пространства икринок для растущих эмбрионов, за счет поступления через яйцеводы наружной воды. У песчаной широколобки, как и у всех остальных Cottoidei брюшные плавники имеют нормальное развитие, расположены в передней части брюшного отдела под грудными плавниками и осуществляют совместно с ними функцию опоры и удержания на грунте. У голомянок нет и следа брюшных плавников, их тело более сжато с боков и приспособлено для активного передвижения в толще вод. Возможно, резко изменившиеся в результате оледенения условия среды и существенные геоморфологические преобразования Байкальского региона (появление больших глубин в озере) привели к значительным мутациям у представителей фауны и флоры Байкала. Эти мутации у голомянок выразились в частности, в потере тазового пояса и в переходе к живорождению (Черняев, 1977).

Такие аномалии, как полная **потеря тазового пояса** у ныне живущих рыб, встречаются довольно часто. Так, например, у 11 из 13 исследованных особей девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (L.) было обнаружено отсутствие брюшных плавников (Day, 1878). Описан экземпляр густеры *Blicca bjoerkna* (L.), у которой отсутствовал тазовый пояс (Brindley, 1891). Известен экземпляр одного из видов рода *Labroides* без брюшных плавников и с обнаруженным при рентгеноскопии полным отсутствием тазового пояса (Monod, 1973). Возможно, мутации, приведшие к потере тазового пояса у предков современных голомянок, принесли определенные преимущества при переходе к обитанию в пелагиали, а элиминация за счёт естественного отбора выявила эти преимущества по сравнению с формами, сохранившими брюшные плавники. На примере ныне живущих форм байкальских широколобок, имеющих брюшные плавники и, вероятно, также произошедших от предков песчаной широколобки (желтокрылый бычок *C. grewingki*, и длиннокрылый бычок *C. inermis*), видно, что эти виды придерживаются главным образом прибрежных и придонных вод и не совершают столь значительных по амплитуде (в пределах 500 м) суточных вертикальных (никтимеральных) миграций.



Сам процесс закрепления изменений, связанных с живорождением и утратой тазового пояса, мог иметь место только в условиях образования новой экологической ниши, параллельно освоению её такими же новообразованными формами, каковыми явились планктонные рачки *Epishura baicalensis* и *Macrohectopus branickii*, ставшие основным кормом голомянок. Пример личиночного развития песчаной широколобки позволяет представить путь перехода предков икромечущих коттид к живорождению как более длительное развитие их личинок и мальков в пелагиали в условиях пониженных температур (своего рода «неотения» в виде живородящих форм, как это имеет место у хвостатых и бесвостых амфибий).

В числе новых, приобретённых признаков и свойств следует отметить холодостойкость вторичнопелагических коттоидных рыб, особенно голомянок. *Comephorus dybowskii* – малая голомянка обычно встречается в холодных водах с температурами +4 – 5 °С (Талиев 1955), а температура воды свыше +9°С для этого вида летальна (Сиделева, Козлова, 2011).

Важным приспособлением голомянок ко всё возрастающей глубине Байкала являются суточные (**никтимеральные**) **миграции** – ночью к поверхности, днём ко дну, при этом дважды в сутки рыбы проплывают сквозь фотический слой, на границах которого концентрируются кормовые организмы. Преодолевая слой температурного скачка – термоклин, они также встречаются со скопившимися на нём животными кормовыми объектами (Черняев, 2012). Никтимеральные миграции в Байкале исследовались гидробиологами и ихтиологами, в приводимых в хронологической последовательности работах: А.А. Коротнева (1905), Г.Ю. Верещагина (1937), Д.Н. Талиева (1955), М.М. Кожова (1954), Е.А. Корякова (1959, 1972), Г.В. Старикова (1977, 1997).

Освоение полуторакилометровых глубин Байкала голомянками также произошло путём **увеличения суммарной площади плавников**. Главной отличительной особенностью *Comephorus dybowskii* от других вторично-пелагических рыб является чрезвычайное развитие плавников, общая площадь которых составляет более 200% площади поверхности тела рыбы. Столь сильное развитие всех плавников, наряду с латеральным уплощением туловища, является наиболее существенным приспособлением *C. dybowskii* к обитанию в толще воды. Адаптивной чертой жизни в пелагиали, является также бесцветная **окраска тела** и плавников, а также тонкая кожа, через которую просвечивают кровеносная система и позвоночник рыбы (Сиделёва и др. 1992; Козлова, 1995; Сиделева, Козлова, 2011). Недоразвитие жаберного аппарата у го-

омянок компенсируется подкожной сетью капиллярных сосудов, играющих существенную роль в газообмене этих планктеров.

Адаптивное значение имеет, по-видимому, **пигментация** темени и спины (Расс, 1982), защищающая головной и спинной мозг эмбриона в пелагических икринках от повреждающего облучения солнечным светом. У эмбрионов и предличинок из пелагических икринок темя и спина пигментированы; у видов, имеющих полупелагические икринки, пигмент вначале располагается рассеяно по всему телу, группируясь затем в ряды вдоль боков и брюха; у видов, имеющих донные икринки, пигмент с самого начала располагается в ряды вдоль боков и брюха.

**Утрата плавательного пузыря.** На основании гистохимических исследований Е.Г. Суворовой (1971) можно предположить, что предковые формы байкальских коттоидных рыб (Cottoidei) были открытопузырными. У представителя байкальских широколобок желтокрылки *Cottocomephorus grewingkii* в дистальной (спинной) части пищевода (в начальном отделе «кардиальной» части желудка) были обнаружены те же клетки соединительной ткани, из которых у открытопузырных рыб формируется воздуховодный канал *Ductus pneumaticus*, соединяющий пищевод с плавательным пузырём (Скрябин, 1977). Эти клетки-маркёры у байкальских подкаменщиков (Cottocomephoridae), полностью утративших плавательный пузырь, указывают на его наличие у предков байкальских Cottoidei и их филогенетическую молодость. В настоящее время у байкальских широколобок плавательного пузыря нет, что позволяет им беспрепятственно перемещаться (особенно в преднерестовый период) с больших глубин в поверхностные воды.

К сведению будущих эмбриологов: осенью 1970 г. у истока реки Ангары, на глубине 50 метров были пойманы сетями текущие производители шершавой широколобки (*Asprocottus herzensteini* Berg, 1906) с малиново-фиолетовой окраской икры на 5-ом этапе созревания. Этот вид, как правило, обитает на глубинах от 20 до 800 м (Талиев, 1955; Атлас пресноводных рыб России, 2002), но эмбриогенез этого вида не описан.

Выдающийся ихтиолог-эмбриолог Т.С. Расс (1982) писал: «Одним из примеров адаптаций к специфическим условиям среды, при которых происходит развитие икринок, является наличие **большого перивителлинового** (вокругжелткового) **пространства** в икринках многих речных и морских видов сельдевых, карповых и других, нерест которых происходит на быстром течении. Увеличенное перивителлиновое пространство представляет, по-видимому, своеобразную гидростатическую подушку, ослабляющую сотрясения от механического воздействия окруженного этой «подушкой» за-

родыша в икринке, перекатываемой и бросаемой быстрым течением реки или волнобоем у морской поверхности.

Так, например, это происходит у реофильной, пелагической икры рыб реки Амур. Ежегодно с конца мая, после нереста, наблюдается снос течением со средней скоростью 1.5 м/сек. пелагической икры 20 реофильных видов реки Амур. В рыбопромысловом отношении наиболее значимыми являются желтощёк (*Elopichthys bambusa*), белый амур (*Ctenopharingodon idella*), толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*), китайский окунь – ауха (*Siniperca chuatsi*), пескарь-лень (*Sarcochilichthys sinensis lacustris*) и другие представители рыб амурского фаунистического комплекса (Крыжановский и др. 1951). От одного из главных мест нереста в реке Сунгари у китайского города Харбин на Амуре и ниже по течению развивающаяся икра сносится на расстояние, превышающее 750 км. Выклев личинок происходит вблизи г. Хабаровска на территории России через 5–7 суток, в зависимости от температуры воды, достигающей иногда до 30°C и обилия муссонных дождей, вызывающих обширные разливы Амура, и далее сносятся до богатого зоопланктоном Амурского лимана. Там личинки откармливаются, подрастают и приступают к анадромной миграции (вверх по течению), где подрастают и впоследствии нерестуют на быстринах реки Амур и его притоках: Уссури, Шилка, Аргунь и Зeya.

Сотрудниками той же Амурской экспедиции (Крыжановский и др. 1951) было установлено, что чем больший диаметр набухшей первичной оболочки икры (*Zona radiate*), тем лучше обеспечен газообмен зародыша с внешней средой, а «парусность» такой пелагической икры позволяет ей удерживаться в турбулентном потоке реки. Это хорошо проявляется у живородящих голомянок, когда для обеспечения лучшего газообмена диаметр оболочек развивающихся икринок значительно увеличивается под воздействием выделений зародышем фермента гиалуронидазы и многократного добавочного оводнения икры в строге гонад за счёт поступления внешней воды в полость тела самки через яйцеводы.

Для понимания генезиса ихтиофауны Байкала важным открытием стало обнаружение *гетерогенности строения желтка* зрелой яйцеклетки и желточного мешка Cottidae. Желток у верхнего полюса имеет одну или несколько мелких жировых капель. Т.С. Расс (1935, 1977) установил, что у икры рыб холодных и умеренно холодных вод жировая капля отсутствует, тогда как пелагические икринки большинства видов костистых рыб в тёплых морях содержат в желтке одну жировую каплю. Дальнейший анализ жировых капель привел Т.С. Расса (1982) к выводу, что в развитии рыб сохранены атавизмы, отражающие адаптации к минувшим услови-

ям, в строении икринок предковых форм, обитавших в тропических водах (или прошедших часть эволюции через «тёплые» воды). Именно наличие одной жировой капли у широколобок (*Cottidae*) указывает на тот факт, что их предковые формы населяли тёплые воды Тихого океана (Расс, 1982, Микулин, 2003).

А.Е. Микулин (1997, 2002) обосновывал свои выводы о морском происхождении байкальской ихтиофауны на уровне биологических данных размножения рыб следующим образом. Яйцеклетки морских и пресноводных рыб имеют существенные отличия и в типе дробления, и в физиологических, и биохимических особенностях, и в специфике строения гонад. В яйцах класса Костных рыб (*Osteichthyes*), начиная с отряда Сельдеобразных (*Clupeiformes*), размножающихся как в пресной, так и в морской воде, желток обособлен от цитоплазмы и содержит значительное количество воды и солей. После оплодотворения, набухания и затвердевания оболочка яйца становится непроницаемой для воды и солей, плазма яйцеклеток концентрируется на анимальном полюсе в виде плазменного бугорка. Таким яйцам свойственно *меробластическое* (дискоидальное) дробление, в результате которого формируется слой поверхностных клеток *перибласта*, обеспечивающего осморегуляцию зародышевого полюса яйца. Именно такой тип дробления оплодотворенных яиц позволил костистым рыбам размножаться в водах с солёностью от 0 до 38 ‰.

Наши наблюдения выявили, что при наличии значительного количества непрозрачных белковых глыбок в желтке, как это наблюдалось у каменной, большеголовой и красной широколобок. Из икринок такой цветовой и структурной разновидности выклевываются достаточно сформированные зародыши, прошедшие «личиночные» этапы развития внутри оболочек икры. Таким типом развития обладают все донные широколобки Байкала. После выклева мальки стараются держаться на грунте, к которому в светлое время суток солнечный свет «прижимает» зоопланктнеров. В случае прозрачной икры, как у желтокрылого, длиннокрылого и песчаного подкаменщиков и живородящих голомянок, зародыши выклевываются на личиночном этапе онтогенеза, и проходят личиночные этапы развития непосредственно в ихтиопланктоне.

\*\*\*

Имеется обширная литература о механизмах видообразования, в частности, в эмбриологическом аспекте (Матвеев, 1940; Расс, 1982; Шмальгаузен, 1982; Воронцов, 2004; Медников, 2005; Микулин, 2007 и многие другие).

В поисках эволюционных предшественников байкальских бычков-подкаменщиков следует обратить внимание на очевидное сходство их морфогенеза с эколого-морфологическими особенностями развития – **пинагора** *Cyclopterus lumpus* L. – представителя сем. Cyclopteridae (Соин, Микулин, 1974). Генетически семейство пинагоровых связано с семейством подкаменщиков (Cottidae) и входит в подотряд костнощеких (Cottoidei). Пинагор исключительно морская рыба, но изредка может встречаться в опреснённой воде у устьев рек. Это прибрежная донная рыба, живущая, как исключение, до глубины 300 м. Он малоподвижен и подолгу может находиться на одном месте, прикрепившись к камням брюшной присоской. Пинагорам свойственна хорошо выраженная нерестовая миграция из отдаленных районов моря в мелководную прибрежную приливно-отливную зону. Нерест обычно происходит на каменистых местах среди зарослей фукусов и ламинарий при температуре 5–8°C и солёности 23–26‰. Икра откладывается среди камней кучно, в виде гнезда. После нереста самки уходят на глубину и начинают усиленно питаться, самцы же на протяжении всего периода развития икры не питаются. Самец активно охраняет икру: через определенные промежутки времени он как бы повисает над кладкой и энергичными движениями грудных плавников вентилирует её. Всё это время самец имеет яркий брачный наряд, выражающийся в коричневой окраске спины и ярко-оранжевого или красного брюшка. У самок окраска тёмная, брюшко без оранжевого пигмента (Соин, Микулин, 1974).

Необходимо также отметить, что во время эмбриогенеза при формировании брюшных плавников происходят значительные перемещения брюшного пояса конечностей со спинной поверхности желточного мешка к головному отделу эмбриона, под глоточным отделом рта, между грудными плавниками. Время такого перемещения на расстояние 1 мм по поверхности желточного мешка составляет 15 суток, при температуре воды 13 °С. Такие перемещения во время морфогенеза позволяют предположить, что утрата тазового пояса конечностей (брюшных плавников) у голомянок при переходе к живорождению, это генетически заложенные возможности у этой филогенетически довольно молодой группы рыб. Возможно, такое сходство как морфо-экологических признаков пинагора, так и особенностей его эмбриогенеза при формировании брюшной присоски, с родственными ему подкаменщиками служит весомым подтверждением их морского происхождения?

Японский ихтиолог Akiro Goto (1975) предложил следующую **концепцию видообразования** на примере исследованного им проходного бычка *Cottus nozawae* Snyder. Механизм проникновения

*Cottus nozawae* из морской среды Японского моря в реки острова Хоккайдо для нереста заключается в следующем. Оказалось, что морфологическое состояние молоди *Cottus nozawae* Snyder-1 из одной кладки, скатывающейся с нерестилиц в море, было неоднородным. Вылупление осуществлялось как на личиночных, так и на мальковых этапах развития из-за разности сроков выклева и расстояния разных кладок от мест нереста до устья реки. Это явление дает ключ к пониманию механизма процесса видообразования.

Пресноводный бычок *Cottus nozawae*, Snyder, 1911, распространен в речных водах острова Хоккайдо и представлен двумя эколого-морфологическими формами. Не проявляя внешних морфометрических отличий, тем не менее морфы подразделены по их происхождению на «мелкоикряных» с диаметром икринки 1.4–1.9 мм и «крупноикряных» с диаметром 3.1 мм. Оба морфотипа бычков распространены повсеместно в реках острова Хоккайдо. Морфотип бычка, вышедшего из кладки с мелкой икрой, нерестует с середины апреля по начало мая и обладает высокой плодовитостью (1290–550 шт.) Вид с мелкой икрой обитает в нижнем течении рек, имеет личиночный тип постэмбрионального развития, число лучей в анальном плавнике находится в пределах 17–19 шт. После вылупления личинки подхватываются течением рек и выносятся в море, где обитают в планктонном сообществе эстуариев около месяца, пройдя этапы личиночного развития. Затем они возвращаются в свои родные реки и уже с начала июня обитают в нижнем течении рек в приливно-отливной зоне.

Морфотип бычка с крупной икрой обитает в среднем и верхнем течении рек (А. Goto, 1975). Бычки, выклюнувшиеся из крупной икры уже вполне сформированными и готовыми к существованию в придонных слоях рек, имеют в анальном плавнике порядка 15 лучей. Эта вторая группа бычков с плодовитостью 323–175 шт. нерестует с конца апреля до середины мая, после выклева и резорбции желточного мешка ведет придонный образ жизни в среднем и нижнем течении водотоков. Обладая практически сходными внешними признаками во взрослом состоянии, производители этих типов выбирают для размножения и гнездуют в разных экологических условиях в верхнем, среднем и нижнем течении, с грунтами от скальных, гравийных и кончая песчаными и иловыми, а их эмбриогенез и личиночный метаморфоз проходит по разным типам развития. Но тем не менее, морфологические отличия признаков взрослых бычков были настолько ничтожны, что в 1911 году ихтиолог J.O. Snyder, объединил оба морфотипа в один вид *Cottus nozawae*, Snyder, несмотря на отличия в форме шипов, количестве лучей в плавниках, в числе позвонков, количестве жаберных тычи-

нок и пилорических придатков и, главное, в способах размножения. После анализа полученных данных Акира Гото сделал вывод, что эволюционный процесс произвёл морфотип бычка с крупной икрой от бычков с мелкой икрой, как более примитивной формы, согласно концепции Евгения Балона (Balon, 1999).

Работы А.Гото показали, как происходят процессы, имитирующие и иллюстрирующие эволюционные явления, очень похожие на те, которые мы можем наблюдать на Байкале при исследовании генезиса песчаной широколобki (*Leocottus kesslerii*) и каменной широколобki (*Paracottus knerii*), предсказанные ещё Д.Н.Талиевым в 1955 году. Необходимо подчеркнуть значительное сходство: личинки японских бычков с острова Хоккайдо, как и байкальских широколобок, у которых в зачатке анального плавника закладывается от 15 лучей и более, относятся к пелагическому типу развития из мелкой икры. А разновидности бычков, у которых закладывается не более 15 липидотрихий (зачатков опорных элементов плавников), относятся к разновидности, вылупившейся из крупных икринок и изначально ведущих демерсальный способ существования в реке или озере.

Д.Н. Талиев в 1955 г. впервые высказал мнение, что «в Байкале *Paracottus knerii* и *Leocottus kesslerii* положили начало двум различным группам форм, с которыми по строению черепа и других отделов скелета они имеют даже больше сходства, чем друг с другом». На различия и сходство в эмбриональном развитии у разных видов байкальских бычков-подкаменщиков было обращено внимание в работах С.Г. Соина и А.Ф. Турдакова (1962, 1966).

Принимая предков современных песчаной и каменной широколобок за родоначальников всего «букета» эндемичных видов коттоидных рыб озера Байкал, на основании сравнения нескольких морфобиологических признаков икры, личинок и производителей, так же как и данных о способах размножения, особенностях эмбрионального и постэмбрионального метаморфоза, экологии развития и питания на личиночных этапах можно предположить два пути эволюционного процесса – **две ветви «эволюционного дерева»**.

Есть основания полагать, что от предков **песчаной** широколобки *Leocottus kesslerii* (Dyb), освоивших всё возрастающую толщу вод, произошли пять видов коттоидных: **песчаная, желтокрылая, длиннокрылая широколобки**, а также **большая и малая голомянки** (последняя – самая молодая, полностью утратила пигментацию) батипеллагического (не привязаны ко дну) комплекса Байкала. У песчаной широколобки и у голомянок однотипная икра и очень сходные личинки. Икра этих видов близка по размерам к мезоплазматическому типу.

Каков возможный путь эволюции донных, икромечущих предков **песчаной** широколобки, приведший к образованию пелагических, живородящих, глубоководных **голомянок**? Сравнивая развитие икры и личинок песчаной широколобки с эмбриональным развитием малой и большой голомянок (Черняев, 1971, 1974), мы обнаруживаем значительное сходство строения икры и личинок этих рыб, обитающих в различных экологических условиях, что свидетельствует об их определённом родстве. Половозрелые формы голомянок в морфологическом отношении сходны с пелагическими формами мальков песчаной широколобки (строение головы, локомоторные органы). Очевидно, что способность к размножению у голомянок появляется на более ранних отрезках онтогенеза.

Предки **песчаной** широколобки, откладывающей икру на нижнюю поверхность камней, выкапывая норки в песчаных прибрежных отмелях Байкала (Черняев, 1973), были эстуарными формами и имели пелагических личинок. По нашим данным, не выявлено значительных морфологических различий в эмбриогенезе и на личиночных этапах развития между голомянками и песчаной широколобкой, составляющими основу ихтиопланктона Байкала, совместно с личинками желтокрылого *Cottocomephorus grevingkii* (Dyb.) и длиннокрылого *C. inermis* (Jak.) подкаменщиков. Возможный **путь перехода** голомянок к обитанию в пелагиали мы предполагаем как продление пелагического образа жизни, который у песчаной широколобки имеет место только на личиночном и раннем мальковом этапах. Сходство ранних стадий развития песчаной широколобки и голомянок даёт возможность представить путь перехода предков голомянок к жизни в пелагиали как усиление особенностей онтогенеза, отмеченных для песчаной широколобки. Переход голомянок к живорождению представляется как более длительное развитие их личинок и мальков в пелагиали в условиях пониженных температур (своего рода «неотения» в виде живородящих форм).

Переход в пелагиаль для голомянок был сопряжён с утратой тазового пояса и приобретением живорождения. По-видимому, этот процесс осуществился в недавнем прошлом. Согласно исследованиям полиморфизма длин микросателлитных локусов и анализу нуклеотидной последовательности митохондриального гена цитохрома b-типа, **малая голомянка** произошла от предковой формы **большой голомянки** порядка 45–75 тыс. лет назад в ледниковую стадию развития Земли MIS4 (Тетерина, 2008). Именно на молодость живородящих голомянок, как неотеничной формы песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* (Dyb), как и всех байкальских Cottoidei – Рогатковых, мы обращали внимание ещё в семидесятые годы прошлого столетия (Черняев, 1971, 1973, 1977).



**Желтокрылая** широколобка выводится нами от предков песчаной широколобки как одна из «теплолюбивых» форм, освоившая под нерестилища окатанный каменистый материал литорали. Основываясь на положении, что именно температурные условия и наличие нерестового субстрата определяли становление новых видов Cottoidei в Байкале, нам представляется, что вероятнее всего, длиннокрылая широколобка является производной формой от предков желтокрылки. Онтогенетические преобразования, приведшие к становлению нового вида, были обусловлены ускорением эмбрионального развития при более низких температурах, освоением больших глубин под нерестилища и переходом на хищничество. Сдвиг сроков нереста обеспечил раннее вылупление предличинок и переход их на активное питание на неделю раньше вылупления «теплолюбивых» личинок желтокрылки и песчаной широколобки, на питание которыми в конце лета и переходят сеголетки длиннокрылой широколобки (Коряков, 1972; Гурова, Пастухов, 1974). Эти пелагические хищники обладают на личиночных и мальковых этапах развития более высоким темпом роста (Черняев, 1984, 1985).

Нами уже высказывалось предположение (Черняев, 1973, 1977), что **длиннокрылая** широколобка является производной формой от предков желтокрылки. По всей вероятности, становление вида произошло после очередного периода похолодания, вызвавшего понижение уровня озера, во время которого под нерестовые площади был использован образовавшийся от процессов формирования берегов грубообломочный скальный материал, который под воздействием берегового потока распределялся по литорали. Наступившее затем потепление за счёт растопления запасов льда вызвало поднятие уровня озера, и крупнообломочный материал оказался глубже изобаты 3 м – глубины расположения нерестилищ желтокрылки в настоящее время. Таким образом, более холодолюбивая и, согласно предположениям Т.С. Расса (1953, 1977, 1986), имеющая тенденцию к появлению более крупных форм часть популяции, осталась на этих глубоководных нерестилищах, что и привело к возникновению нового вида Cottocomphoridae на Байкале.

От предков **каменной** широколобки *Paracottus knerii* (Dyb.) очевидно произошли известные к настоящему времени **22 вида донных** широколобок, включая и самые крупные формы: большеголовую *Batrachocottus baicalensis* (Dyb.), большую *Procottus major* Taliev, красную *Procottus jeittelesii* (Dyb.) широколобок, а также 3 глубоководных рода *Asprocottus*, *Abyssocottus* и *Cottinella*. Такое построение системы байкальских Cottoidei основано, главным об-

разом, на эмбриологическом материале. У каменной широколобки икра олигоплазматического типа, сравнительно крупная (3,2 мм в диаметре), оболочка непрозрачная, а плодовитость ограничивается несколькими сотнями икринок. Личинки выклёвываются уже сформированными, приспособленными к донному образу жизни. Предки каменной широколобки были реофилами, о чём свидетельствует наличие вентральной присоски, образующейся из грудных плавников, у личинок этого вида и её отсутствие у песчаной широколобки.

Необходимо отметить, что и каменная, и песчаная широколобки в строгом смысле не являются байкальскими эндемиками. Тот и другой вид (и только они, по данным В.Сиделёвой, 2002) обитают также во всех притоках Байкала, реке Ангара, озёрах и водохранилищах его бассейна. Возможно, это обстоятельство говорит о большем возрасте этих видов, по сравнению с их «молодыми» многочисленными потомками?

Нашими исследованиями (Черняев, 1990, 2007) при изучении эмбриогенеза сиговой рыбы байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) были выявлены внешние факторы, воздействующие на темп морфогенеза. Эмбрионы байкальского омуля начинают реагировать на внешнее воздействие (температура, свет, механическое воздействие) только на 15 сутки развития, с этапа органогенеза, с началом сегментации мезодермы зародыша на митомы, что экспериментально подтвердило положение Х.С. Коштоянца (1947). Было показано, что мутагенез проявляется при запредельных для сиговых рыб воздействиях температур развития, уровнях освещённости и степени изменения химического состава водной среды. Такие возмущения и имеют место при смене геологических эпох, и происходит естественный отбор на выживание, который наиболее демонстративно проявляется на нерестилищах рыб, откуда отложенная икра, в отличие от производителей, не имеет возможности переместиться в более комфортные условия жизни. Именно воздействием частотой, периодичностью и цикличностью стрессовых ситуаций, погодными и эдафическими факторами вызван всплеск видообразовательных процессов и образование «букетов видов» в различных таксонах (Чернов, 1984; Голубцов, 2010; Черняев, 2007).

## ON THE PHYLOGENESIS OF BAIKAL COTTOIDEI AS REVEALED BY EMBRYOLOGICAL AND PALEOECOLOGICAL EVIDENCE

Our study of the embryonal-larval development of eight species of Baikal sculpins (Cottoidei) fishes has revealed two types of ova in these species. The mesoplasmatic type is represented by small ova, 0.9 to 1.5 mm of diameter from which are produced pelagic larvae. These ovas have a transparent membrane, contain one or more relatively large fat drops in the yolk and with a relatively great perivitelline space. This type of ova is found in the viviparous *Comephorus dybowskii* and *Comephorus baicalensis*, to the bathypelagic – *Cottocomephorus grewinkii* and *Cottocomephorus inermis*, which spawn under stones, and a benthic fish from the genera *Paracottus* – *Leocottus kesslerii*, spawning on the sand bottom, also produced a larval progeny. The benthic fishes obtain the ova from oligoplasmatics type includes ova sized 3.0 – to 4.5 mm, which give rise to rather highly organized benthic larvae. These ova have opaque membranes, their yolk having a large number of small fat drops and their perivitelline space being relatively small. Such ova are found in benthic fish from the genera *Paracottus*, *Procottus* and *Batrachocottus*. Considering the proposal by L.S. Berg (1962) that the ichthyofauna of Paleobaikal was “warm-water” as well as the evidence reported by N.A. Florensov (1964), showing that this area had a penneplenized topography, one should search for ancestors of endemic Baikal’s sculpins using those ecological characteristics.

Following the formation of the family Cottoidei in the north-west part of the Pacific ocean (Schmidt, 1948; Miculin, 2000) the ancestors of present-day Cottoidei and Salmonidae appear to have penetrated from East to West on the old system of lake at the site of present-day Baikal by frontal cliffs of ice during the Pliocene (on end of Ice Age). In view of the suggestion made by S.G. Krizhanovsky and E.M. Pchelina (1941) that the ova of phylogenetically older form give rise to pelagic larvae undergoing metamorphosis in the external environment while the eggs of younger forms produced larvae, that have passed the greater part of larval development inside the ovum membrane, we have suggested that those fish were the ancestors of the benthic *Leocottus kesslerii* (Dybowski), were distinguished by high fertility, small eggs and pelagic larvae. The peneplain with its slowly flowing and stationary waters could provide as a spawning substrate only a few objects amidst sand or silt. Two and a half million years ago there a process whereby, individual elements of the relief began to rise or descend, there appearing bodies of water up to 200 m deep (Logachov, 1964). The free ecological niches and a new crustacean species as well as other kinds of food which they formed, enabled speciation of Cottoidei, which came from marine waters. Orogenesis led to the appearance in the river beds and along the coasts of paleo – Baikal formed by a stony

materials suitable as spawning substrate for rheophylic and lithophilic forms of Cottoidei. At that time the newly formed pelagic zone became populated before by derivatives from *Leocottus kessleri* ancestors and next of *Comephorus Dybowskii*, Korotneff, on the one hand, and from *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski), which provide *Cottomephorus inermis* (Jakowlev), who populated the stone sublittoral of the lake while preserving pelagic larvae, on the other. During that period ancestor of *Paracottus kneri* (Dybowski), whose larvae are better formed and capable to adaptation to water flows, appear capable to penetrated by river systems in Baikal and probably gave rise to the bottom genera *Procottus*, *Batrachocottus*, *Asprocottus* and *Cottinella* and *Abysocottus*. Twenty or forty thousand years ago (Galkin, Misandrontsev, 1971) further orogenesis which led to appearance of depth over 1500 m and which was accompanied by climatic cooling, led to formation of new ecological niches and spawning zones, which in turn resulted to the formation from viviparous *Comephorus baikalensis* (Big oil-fish), to more deep-water *Comephorus dybowski* (Small oil-fish) and of *Cottocomephorus grewingkii* ("yellow sculpin") to more deep and cold-loving fish, active ichthyophagus – *Cottocomephorus inermis* ("long-finns sculpin"). At regard of paleontologist V.N. Jakowlev (1960), the phenomena of viviparity of Comephoridae is a form of neothernie, who permitted for this systematic group to have a highest number of fishes in lake Baikal.

Ancestors of benthic Cottoidei probably gave rise to the deep-water genera *Cottinella*, *Asprocottus* and *Batrachocottus* gave off their members to the abyssal zone.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ БАЙКАЛЬСКИХ КОТТОИДНЫХ РЫБ

по Атласу пресноводных рыб России. В двух томах. Том 2.  
под редакцией Ю.С.Решетникова. Москва, «Наука». 2002

### Отряд XIII. SCORPAENIFORMES – СКОРПЕНООБРАЗНЫЕ Подотряд COTTOIDEI

#### Сем. 31. COTTIDAE Bonaparte, 1832 – Керчаковые 18 видов (из них 9 – Эндемики Байкала)

124. *Batrachocottus* Berg, 1903 – большеголовые широколобки  
*B.baicalensis* (Dybowski, 1874) – **большеголовая** широколобка  
*B. multiradiatus* Berg, 1907 – пестрокрылая широколобка  
*B. nikolskii* (Berg, 1900) – жирная широколобка  
*B. talievi* Sideleva, 1999 – широколобка Талиева
125. *Cottocomephorus* Pellegrin, 1900 – желтокрылки  
*C. alexandrae* Taliev, 1935 – северобайкальская желтокрылка  
*C. grewingkii* (Dybowski, 1874) – **желтокрылая** широколобка  
*C. inermis* (Jakowlew, 1890) – **длиннокрылая** широколобка
126. *Cottus* Linnaeus, 1758 – **НЕ БАЙКАЛЬСКИЕ ВИДЫ**  
*C. amblystomopsis* Schmidt, 1904 – сахалинский подкаменщик  
*C. cognatus* Richardson, 1836 – слизистый подкаменщик  
*C. czerskii* Berg, 1913 – подкаменщик Черского  
*C. gobio* Linnaeus, 1758 – обыкновенный подкаменщик  
*C. hangiongensis* Mori, 1930 – японский подкаменщик  
*C. poecilopus* Heckel, 1836 – пестроногий подкаменщик  
*C. sibiricus* Kessler, 1899 – сибирский подкаменщик
127. *Leocottus* Taliev, 1955 – песчаные широколобки  
*L. kessleri* (Dybowski, 1874) – **песчаная широколобка** – в притоках и озерах
128. *Mesocottus* Ghratzianow, 1907 – подкаменщико-широколобки  
*M. haitej* (Dybowski, 1869) – **амурская** широколобка – в Корее, Монголии
129. *Paracottus* Taliev, 1949 – каменные широколобки  
*P. knerii* (Dybowski, 1874) – **каменная широколобка** – в притоках Б. и озерах
130. *Triglopsis* Girard, 1851 – рогатки (синоним **Myoxocephalus**)  
*T. quadricornis* (Linnaeus, 1758) – четырёхрогий бычок, рогатка  
**В Байкале нет!**

**Сем. 32. COMEPHORIDAE** Bleeker, 1859 – **Голомянковые** 2 вида

131. *Comephorus* Lacepède, 1801 – голомянки  
*C. baicalensis* (Pallas, 1776) – **большая голомянка**  
*C. dybowski* Korotneff, 1905 – **малая голмянка**

**Сем. 33. ABYSSOCOTTIDAE** Taliev, 1949 – **Глубоководные широколобки** 22 вида

132. *Abyssocottus* Berg, 1906 – глубинные широколобки  
*A. elochini* Taliev, 1955 – елохинская широколобка  
*A. gibbosus* Berg, 1906 – белая широколобка  
*A. korotneff* Berg, 1906 – малоглазая широколобка
133. *Asprocottus* Berg, 1906 – шершавые широколобки  
*A. abyssalis* Taliev et Korjakov, 1947 – глубоководная широколобка  
*A. herzensteini* Berg, 1906 – шешавая широколобка Герценштейна  
*A. korjakovi* Sideleva, 2001 – широколобка Корякова  
*A. parmiferus* Taliev, 1955 – панцирная широколобка  
*A. platycephalus* Taliev, 1948 – плоскоголовая широколобка  
*A. pulcher* (Taliev, 1948) – острорылая широколобка
134. *Cottinella* Berg, 1907 – короткоголовые широколобки  
*C. bouleengeri* (Berg, 1906) – короткоголовая широколобка
135. *Cyphocottus* Sideleva, 2001 – горбатые широколобки  
*C. eurystomus* (Taliev, 1955) – ширококорылая широколобка  
*C. megalops* (Gratzianow, 1902) – горбатая широколобка
136. *Limnocottus* Berg, 1906 – озёрные широколобки  
*L. bergianus* Taliev, 1935 – плоская широколобка  
*L. godlewskii* (Dybowski, 1874) – крапчатая широколобка  
*L. griseus* Taliev, 1948 – тёмная широколобка  
*L. pallidus* Taliev, 1948 – узкая широколобка
137. *Neocottus* Sideleva, 1982 – рыхлые широколобки  
*N. thermalis* Sideleva, 2002 – тепловодная широколобка  
*N. werestschagini* (Taliev, 1935) – рыхлая широколобка
138. *Procottus* Gratzianov, 1902 – красные широколобки  
*P. gotoi* Sideleva, 2001 – широколобка Гото  
*P. gurwici* Taliev, 1946 – карликовая широколобка  
*P. jeittelesii* (Dybowski, 1874) – красная широколобка  
*P. major* Taliev, 1944 – большая широколобка

Всего 33 вида – эндемики Байкала, в том числе 2 вида – **Каменная** широколобка *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) и **песчаная** широколобка *Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874) – обитают во всех притоках Байкала и озёрах бассейна Байкала.

## ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. 1987. Водохранилища. // М.: Мысль, 320 с.
- Александров А.К., Карпевич А.Ф., Строганова Н.З. 1995. Основные итоги и перспективы акклиматизации гидробионтов в водоемах страны // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. ГОСНИОРХ, СПб, с.15-27.
- Аношко П.Н., Булатов М.В., Дзюба Е.В., Мельник Н.Г., Тельпуховский А.Н., Урбанович Д.Е. 2001. Модель взаимодействия большой и малой голомянок. Лимнологический институт СО РАН, Иркутск
- Атлас Байкала. 1969. Г.И. Галазий (ред.) М.-Ирк.: Изд. ГУГК при Совмине СССР, 30 с.
- Атлас пресноводных рыб России. 2002. М: Наука, Т. 2, 254 с.
- Афанасьева Э.Л. 1975. Зоопланктон пелагиали Байкала, его запасы, продукция и кормовые концентрации // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука, с.27-32.
- Афанасьева Э.Л. 1977. Состав, численность, и продукция зоопланктона (1961-1974 гг.) // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука, С. 39-61.
- Базикалова А.Я., Вилисова И.К. 1965. Питание бентосоядных рыб Малого моря // Тр. Байкал. Лимнол. станции АН СССР. Т. 17, С. 382-497.
- Байкаловедение. Книга 1, 2012. Новосибирск: Наука, 468 с.
- Барсуков В.В. 1983. Скорпенообразные (Scorpaeniformes)// Жизнь животных. Рыбы. Т. 4. М.: Просвещение. 575 с.
- Берг Л.С. 1948. Байкал, его природа и значение в народном хозяйстве. М.: Изд. Общества по распространению полит. и научн. знаний.
- Берг Л.С. 1958. Климатические пояса Земли // Избранные труды. Т. II. Физическая география, М.: Изд. АН СССР. С. 120-145.
- Берг Л.С. 1960. Гидробиологические исследования на Иссык-Куле в 1928 г. // Избранные Труды Т. III, М.: Изд. АН СССР, С. 267-280.
- Берг Л.С. 1962. Байкал, его природа и происхождение его органического мира. Избр. тр., 5, М.: Изд-во АН СССР, С. 63-65.
- Биб Вильям. 1936. В глубинах океана. Спуск в батисфере на глубину 923 метров. М.-Л.: ОГИЗ. Биомедгиз.
- Богданов Б.Э. 2007. Систематика рогатковых рыб озера Байкал. Иркутск: Издательство СО РАН, 46 с.
- Богданов Л.В., Пастухов В.Д., Иванов М.К. 1982. Морфо-физиологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск: Наука, 152 с.
- Бузников Г. Л. 1961. Гиалуронидаза и фермент вылупления в эмбриогенезе костистых рыб // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, т. 33.
- Бузников Г.А., Игнатъева Г.М. 1958. Ферменты вылупления // Успехи современ. биологии, т. 66, т. 3, № 6. С. 337-356.
- Бухаров А.А., Фиалков В.А. 1996. Геологическое строение дна Байкала (Взгляд из «Пайсиса»). Новосибирск: Наука, 118 с.
- Верещагин Г.Ю. 1949. Байкал. 2-е изд. М.: Географгиз. 169 с.
- Верещагин Г.Ю., Сидорычев И.П. 1929. Некоторые наблюдения над биологией голомянок. Докл. АН СССР. Серия А. Т. 5, с. 126-130.
- Верхозина В.А. 1985. Микробальные процессы круговорота азота в озере Байкал // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. 3. Структура, продуктивность и функционирование сообществ водных организмов. Иркутск: СО АН СССР, с. 9-10.

- Вильямс Д.Ф., Карабанов Е.Б., Прокопенко А.А., Кузьмин М.И., Хурсевич Г.К., Гвоздков А. Н., Безрукова Е. В., Солотчина Е. П.. Комплексные исследования позднемiocен-плейстоценовых донных отложений озера Байкал– основа палеоклиматических реконструкций и диатомовой биостратиграфии // Геология и геофизика, 2001, № 1-2, т. 42, с. 35-47.
- Водохранилища Мира. 1979. М: Наука, 288 с.
- Волерман И.Б. 1983. Характер питания и использование кормовой базы голомянками Байкала // Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: Наука, с. 63-75.
- Волерман И.Б., Конторин В.В. 1983. Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале. Новосибирск: Наука, 248 с.
- Волерман И.Б., Косторнов Е.А., Коряков Е.А., Кухарчук С.П., Левковская Л.А., Мамонтов А.М., Нагорный В.К., Пузин Г.М., Сиделёв Г.Л., Сиделева В.В., Смирнов В.В., Смирнов Н.В., Смирнова Н.С., Щербаков А.М., Широбоков В.М., Яхненко В.М. 1983. Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: Наука, Сиб. Отд. 240 с.
- Воронцов Н.Н. 1966. Происхождение жизни. Многообразие органического мира. Эволюционный процесс и его закономерности // Общая биология. «Просвещение», С. 159-274.
- Воронцов Н.Н. 2004. Эволюция, видообразование и система органического мира // Избр. Труды. М.: Наука, 366 с.
- Вотинцев К.К. 1962. Гидрохимия озера Байкал. Тр. Байкал. Лимн. станции. Т. XX, 310 с.
- Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И. 1975. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск: Наука, 190 с.
- Вотинцев К.К., Поповская Г., Федотова Г.Ф. 1963. Физико-химический режим и жизнь планктона Селенгинского района Байкала // Тр. Лимнол. Инст. СО АН СССР. Т. 7 (27), 20 печатн. лист.
- Выхристюк Л.А. 1980. Органическое вещество донных осадков Байкала. Новосибирск: Наука, 80 с.
- Галазий Г.И. 1988. Байкал в вопросах и ответах. М.: Мысль, 288 с.
- Галкин В.И. 1975. История развития Байкальской впадины. //Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука, с. 414-418.
- Галкин В.И., Мизандронцев И.Б. 1970. О генезисе плотных глин в донных отложениях озера Байкал. В: Изв. Забайкальск. фил. географ. о-ва СССР. Т. 6, № 4, с. 64-69.
- Галкина В.И. 2012. История научных исследований озера Байкал. Путь познания Байкала // Байкаловедение, Книга 1, Новосибирск: Наука. С. 16-41.
- Голубцов А.С. 2010. «Пучки видов» рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обедненных рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М. Т-во научных изданий КМК: С. 96-123.
- Гулидов М.В. 1963. Органы дыхания зародышей живородящих костистых рыб. Вопросы ихтиол. Т. 3, вып. 2 (27). С.288-303.
- Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г. 1995. Основные результаты работ по акклиматизации рыб в водоемах Сибири // Результат работ по акклиматизации водных организмов. СПб:
- Гурова Л.А., Пастухов В.Д. 1974. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Тр. Лимнол. ин-та Сиб. отд. АН СССР. Новосибирск: Наука. 185 с.



- Дагурова О.П., Намсараев Б.Б., Козырева Л.П., Земская Т.И., Дулов Л.Е. 2004 г. Бактериальные процессы цикла метана в донных осадках озера Байкал. М.: Микробиология. Том 73, № 2, с. 248-257
- Дадикян М.Г. 1964. О результатах интродукции сига в озеро Севан. // Биол. журнал Армении. Т.22. в. 6. с.90-96.
- Детлаф Т. А., Детлаф А. А. 1960. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии. Док. АН СССР, т. 134, № 1. С. 199-202
- Дзюба Е.В. 2004. Исследование пищевых стратегий пелагических рыб Байкала. Автореф. диссер. канд. биол. наук. Борок. 20 с.
- Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковых линий и их значение в поведении рыб // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, С. 180-183.
- Дислер Н.Н. 1967. Этапы развития ската хвостокола *Trygon partinaca* (L.) – представителя древних рыб с внутритрубным эмбриогенезом. В сб.: Морфоэкол. анализ развития рыб. «Наука». М. С. 18-47
- Дмитриева Т.М., Остроумов В. А. 1984. Участие химической рецепции в организации нерестового поведения некоторых представителей Cottidae. // В кн.: Сенсорная физиология рыб. Апатиты: Изд-во Кольск. фил. АН СССР. С. 28-31.
- Дрюккер В.В., Нечесов И.А., Штевнева А.И., Верхозина В.А., Парфенова В.В., Спиглазов Л.П., Федорова О.В., Афанасьев В.А. 1985. Структура и функционирование микробных сообществ оз. Байкал. // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. 3. Структура, продуктивность и функционирование сообществ водных организмов. Иркутск: СО АН СССР, с. 21-22
- Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озёра и водохранилища СССР их фауна и флора. М.: Госучпедгиз Минпрофобраз РСФСР, 600 с.
- Житенев А.Н., Калинин Д.С., Абаев Ю.И. 1976. Эмбрионально-личиночное развитие остроноса *Mugil saliens* Risso. Вопросы ихтиологии, т.16, вып.1 (96).
- Заварзин А.А.1941. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. С.
- Зотин А.И. 1954. Особенности секреции ферментов вылупления у зародышей осетровых и лососевых рыб. – Докл. АН СССР, т. ХСV. № 5, с. 1121-1124
- Зотин А.И. 1961. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М.: Изд-во АН СССР. С. 316 с.
- Игнатьева Г.М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М.: Наука, 1979. 175 с.
- Ижболдина Л.А. 1971. Фитобентос (макрофиты) литорали и sublиторали открытых побережий Южного Байкала. Автореф. канд. дис. Иркутск.
- Имбри Дж., Имбри К. 1988. Тайны ледниковых эпох. (Ice adges). М.: Прогресс. 263 с.
- Карабанов Е.Б. 1999. Геологическое строение осадочной толщи озера Байкал и реконструкции изменений климата Центральной Азии в Позднем Кайнозое (на основе изучения байкальских осадков). Автореф. докт. диссерт. М.: Институт литосферы окраинных и внутренних морей РАН. 60 с.
- Карасев Г.Л. 1978. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 295 с.
- Кириллов Ф.Н. 1955. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.
- Кирпичникова, Левинсон, 1962. Практикум по общей гистологии. М.: Госуд. Изд. Высшая школа.
- Кияшко С.И. 1987. Изучение потоков углерода в морских экосистемах по природным соотношениям стабильных изотопов ( $^{18}\text{C}/^{12}\text{C}$ ). Биология моря. Т.5: С. 3-12.
- Кияшко С.И., Мамонтов А.М., Черняев М.Ж. 1991. Анализ пищевых связей рыб озера Байкал по соотношениям стабильных изотопов углерода. Докл. АН СССР. 318 (5): 1268-1271.

- Кнорре А.Г. 1964. Вопросы эволюционной гистологии в свете работ А.Н.Северцова // Успехи совр. Биологии. т. 21, в. 3. С. 357-378.
- Кожов М.М. 1955. Сезонные и годовые изменения в планктоне озера Байкал, Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. 6.
- Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. М., Изд-во АН СССР. 315 с.
- Кожов М.М. 1963. О суточных ритмах в поведении пелагических животных оз. Байкал. Изв. СО АН СССР. Сер. Биол. 3: 105-110.
- Кожов М.М. 1972. Очерки по байкаловедению. Иркутск. Вост.-Сиб. книжн. изд-во. 256 с.
- Кожова О.М., Кобанова Г.И. 1998. Новые данные о составе планктонной флоры // Иркутск: Сиб. экол. ж. Т. 5, № 2. С. 131-135
- Кожова О.М., Сиделёв Г.Я., Резинков В.С. 1979. Наблюдения планктонных и нектобентических сообществ // Геолого-географические и подводные исследования оз. Байкал. М.: Изд. ИОАН, С. 87-91.
- Козлова Т.А. 2018. Исследование адаптаций пелагических коттоидных рыб к обитанию в пелагиали методами анализа липидов. Тезисы к 70-летию Лимнологич. инст. СО РАН. Иркутск: Стр.
- Кононов Е.Е. 2011. Геологическая история Байкала и эволюция форм жизни его гидробионтов // Вестник Иркутского государственного технического университета.
- Коряков Е.А. 1955. О плодовитости и типе нерестовой популяции у голомянок. Докл. АН СССР, т. 101, Лт. 5
- Коряков Е. А. 1958. Бычкообразные рыбы Байкала // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск. кн. изд-во, С. 389-420
- Коряков Е. А: 1964. Биология, ресурсы и хозяйственное значение голомянок. // Исследования по ихтиофауне Байкала. Тр. ЛИН СО АН СССР, т. 2 (22), ч. 3. с. 3-74.
- Коряков Е.А. 1969. Продукция пелагических бычков и голомянок // Второе совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в водоемах. Ч. 2. Лиственный, с. 58-59.
- Коряков Е.А. 1972. Пелагические бычковые Байкала. М.: Наука. 156 с.
- Коштыянец Х.С. 1935. Пути исследования эволюции функций // Физиол. журн. СССР, Т. 19: С. 185-210
- Коштыянец Х.С. 1947. Физиология животных. М.: Наука. С.
- Крыжановский С. Г. 1950. Теоретические основы эмбриологии. Успехи соврем. биол., т. 30, вып. 3(6). С.382-413.
- Крыжановский С.Г., Пчелина Э.М. 1941. О принципе построения системы бычков сем. Gobiidae // Зоол. ж., 20, 6. С. 410-455
- Кудерский Л.А. 1995. Реконструкция фауны водохранилищ // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб. ГОСНИОРХ. С. 28-65.
- Купчинский Б.С., Купчинская Е. С. 1995. Акклиматизация рыб в водохранилищах Ангары // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. С.Пб. ГОСНИОРХ. С. 113-119.
- Лилли Р. 1969. Патологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир. С.
- Логачев Н.А. 1964. Палеогеновая и неогеновая системы геологии СССР // Геология СССР. Т.35, Вып.1. М.: Недра. С. 268-291.
- Логачев Н.А. 2005. История и геодинамика Байкальского рифта. // Актуальные вопросы современной геодинамики Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 9-32.
- Ломакин В.В. 1950. Геологические и климатические факторы эволюции органического мира в Байкале // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 15. С. 45-63.

- Мазепова Г.Ф. 1957. К познанию вертикальных миграций *Ciclops colensis* Lill. Озера Байкал // Извест. Вост. Сиб. Филиала АН СССР, № 4, С. 213-225.
- Майборода А.А., Черняев Ж.А., Федорова С.В. 1975. Морфо-гистологические особенности преобразования кожи и грудных плавников при формировании брачного наряда у байкальских бычков рода *Cottocomephorus* (Cottidae) // Зоол. журн., т. 54, вып. 9, С. 1340-1345.
- Макеева А.П. 1976. Особенности образования клейкой оболочки икринок у лжепескаря *Pseudogobio rivularis* (Kneri). Вопросы ихтиологии, т. 16, вып. 2 (97).
- Макеева А.П., Павлов Д.С. 1998. Ихтиопланктон пресных вод России. (Атлас), М.: Изд. МГУ. 215 с.
- Макеева Л.И., Павлов Д.С., Павлов Д.А. 2011. Атлас молоди пресноводных рыб России. М: Товарищество научн. изданий КМК. 384 с.
- Максимов В.В., Щетинина Е.В. 2009. Микробиологическая характеристика открытых вод Байкала по данным общей численности микроорганизмов // Журнал Сибирского федерального ун-та. Серия Биология. 2(3). Красноярск: С. 263-270.
- Максимов В.В., Щетинина Е.В., Глебова И.В., Максимова Э.А. 2009. Определенные бактериальной продукции в водах озера Байкал различными методами. Журнал Сибирского федерального ун-та. Серия Биология. 2(3): С. 255-262.
- Мамонтов А.М. 1971. Биология размножения весеннерестующих рыб Братского водохранилища. Автореф. канд. дис. Иркутск. 26 с.
- Мамонтов А.М. 1977. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск: Наука, 245 с.
- Мамонтов А.М. 1977. О численности бычка-песчанки Малого Моря Байкала. // В кн. Круговорот вещества и энергии в водоемах. Рыбы и рыбные ресурсы. Листовничное: изд. Лимнологического института СО АН СССР, С. 176-178.
- Мамонтов А. М. 2001. Акклиматизация рыб в Байкале // Тр. Каф. Зоол. позв. ИГУ, т.1. Иркутск, С. 224-239.
- Мамонтов А.М., Косторнов С. Н., Яхненко В.М. 1983. Ресурсы прибрежно-нерестующих бычков Байкала // Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: Наука, С. 45-62.
- Мартинсон Г.Г. 1960. Ископаемые моллюски Азии и проблема происхождения фауны Байкала // Геология и геофизика, 2, Сибирск. отд. АН СССР. Новосибирск. С. 47-56.
- Мартинсон Г.Г. 1998. Палеогеновый этап развития крупных озер Северо-Восточной Азии и их малакофауна // Геология и геофизика. Т. 39, № 3. С. 279-286.
- Матвеев Б.С. 1940. Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса // Зоол. Журн., Т. 19, в. 4, с. 530-547.
- Матвеев Б.С. 1959. Проблемы гетерохроний, то есть разновременности (асинхронности) в процессах развития в свете учения Ч. Дарвина // Журн. Общей биологии. Т. 20, № 5, с. 359-369.
- Мац В.Д. 2001. Кайнозой Байкальской рифтовой впадины. Строение и геологическая история // В.Д. Мац, Г.Ф. Уфимцев, М.М. Мандельбаум. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 249 с.
- Мац В.Д., Щербаков Д.Ю., Ефимова И.М. 2011. Позднемеловая-кайнозойская история Байкальской впадины и формирование уникального биоразнообразия Байкала // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 19 № 4. С. 40-61.
- Медников Б.М. 2005. Избранные труды. Организм, геном, язык. М.: Тов-во научных изданий КМК. 452 с.
- Микулин А.Е. 1997. Систематика, филогенез и зоогеография рыбообразных и рыб. М.: Т. Изд. Центросоюза, 159 с.

- Микулин А.Е. 1999. Возникновение и развитие плавательного пузыря в филогенезе рыб // Вопросы физиологии и кормления рыб. ВНИИПРХ, НТЦ «Аквакорм», вып. 74, стр. 50-53.
- Микулин А.Е. 2003. Зоогеография рыб. Учебное пособие. М.: Изд. ВНИРО, 436 с.
- Микулин А.Е., Котенев Б.Н. 2007. Атлас распространения рыбообразных и рыб. М.: Изд. ВНИРО. 175 с.
- Микулин А.Е., Соин С.Г. 1975. О функциональном значении каротиноидов в эмбриональном развитии костистых рыб // Вопр. ихтиологии, т. 15, вып. 5 (94), с. 833-844.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты и генетическое разнообразие. М.: Наука, 206 с.
- Михалев Ю.В. 1964. Бычок, вида *Myoxocephalus quadricornis* (L.) из озера Кета (бассейн реки Пясины) // Тр. Сиб. отд. н.и. ин-та озерн. и речн. рыбн. х-ва, т. 8
- Мишарин К.И. 1949. Промысел и воспроизводство рыб на Байкале. Иркутск: ОГИЗ, с. 3-53
- Москалькова К.И. 1978. Развитие азовского бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) в связи с особенностями условий его существования в индивидуальном и историческом развитии // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука, 72-88.
- Мунтян С. П. 1975. Вылупление зародышей судака при различных температурах инкубации // Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях. М.: Наука, 66-89.
- Муравейский С.Д. 1960. Реки и озёра. М.: Госиздат Географ. Литературы. 388 с.
- Нагорный В.К. 1983. Особенности распределения и продукционная структура голомянок. // Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: Наука, с. 6-14.
- Наточин Ю.В. 1979. Особенности ионорегулирующей функции почек морских, пресноводных и проходных рыб // Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: Наука. С. 75-81.
- Никитин А.А. 1976. Акклиматизация и искусственное воспроизводство сиговых рыб в водоемах Киргизии. Фрунзе. Изд. Илим, 122 с.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. Изд. 3.-е. М.: Высшая школа. 472 с.
- Обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). 2016. Ред. Ю.С. Решетников и О.А. Попова. Товарищество научных изданий КМК, Москва . 280 с.
- Павлов Д.А. 1979. Сравнительный анализ эколого-морфологических особенностей развития лососей рода *Salmo*: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 20 с.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые. Биология развития и воспроизводство. М.: Изд. МГУ. 314 с
- Павлов Д.А. 2004. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб // Автореф. докт. диссер. МГУ. М., 48 с.
- Павлов Д.А., Емельянова Н. Г. 2013. Переход к живорождению в отряде Scorpaeniformes: Краткий обзор. //вопросы ихтиологии. Т. 53 № 1 стр. 69-87
- Павлов П.И. 1947. Результаты интродукции сига в озеро Севан. Ереван // Тр. Севанской гидробиостанции. Изд. АН Арм ССР. Т. 8.
- Пастухов В.Д. 1973. О роли тиоленя в экосистемах континентальных водоемов (на примере Байкала) В: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Изд. ЛИН СО АН СССР. Лиственичное: С. 166-168.
- Пастухов В.Д. 1974. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Гл. 2. Новосибирск: Наука, с. 103-185.
- Пастухов В.Д. 1977. Уровенный режим и популяция байкальской нерпы // Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала. Новосибирск: Наука, С. 289-301.

- Пастухов В.Д., Стариков Г.В., Шалашов С.А. 1979. Возрастно-весовая характеристика голомянок и пелагических бычков, составляющих питание байкальской нерпы // Вопросы ихтиологии, т. 9, в. 6 (59), с.1077-1088.
- Петухова Г.Н. 1975. К вопросу о гистологическом строении черепа байкальских эндемиков – голомянок // Морфология и морфогенез тканей и органов мезенхимного происхождения. Иркутск. Стр. 55-57.
- Подражанский А.М. 1983. Вижу дно Байкала. Л.: Гидрометеиздат.152 с.
- Попов М.Г. 1965. Флора байкальской Сибири и её происхождение. Иркутск: Новая Сибирь, кн. 33. С. 302-307.
- Попов А.В., Зотин А.И. 1961. Зависимость вылупления зародышей лососевых и сиговых от некоторых факторов среды // Рыб. хоз-во, № 11. С. 22-28.
- Поповская Г.И. 1977. Динамика фитопланктона пелагиали. В: Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука, с. 5-38.
- Расс Т.С. 1941. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М.: МОИП. 60 с.
- Расс Т.С. 1953. Значение строения икринок и личинок для систематики рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. С. 183-198.
- Расс Т.С. 1977. Географические закономерности размножения и развития рыб в разных климатических поясах // Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. 109, С. 7-41.
- Расс Т.С. 1982. Преобразование и смена механизмов функций в онтогенезе низших позвоночных животных. М.: Наука. 216 с.
- Расс Т.С. 1986. Биогеографическое правило обратной связи размеров яиц пойкилотермных животных с температурой среды // Тр. ин-та океанол. АН СССР. Т. 116. С. 152-168.
- Резниченко П.Н. 1964. Закономерности развития механизмов дыхания в онтогенезе костистых рыб // Проблемы современной эмбриологии. М.: Изд-во МГУ, С. 243-250.
- Резниченко П.Н. 1982. Преобразование и смена механизмов функций и онтогенезе низших позвоночных животных. М.: Наука. 216 с.
- Резниченко П.Я., Гальперин Е.С., Гулидов М.В. 1975. Рассмотрение процесса поступления кислорода к дыхательным поверхностям тела зародыша рыб по математической модели. В сб. «Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях». М.: «Наука». С.
- Решетников Ю.С. 2010. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб.// Актуальные проблемы современно ихтиологии. М.: КМК. С. 62-87
- Решетников Ю.С., Болотова Н.Л., Козьмин А.К., Новоселов А.П. 1989. Расширение ареала и результаты акклиматизационных работ // Пелядь. Систематика, морфология, экология, продуктивность. М.: Наука С.22-30.
- Россолимо Л.Л. 1966. Байкал. М.: «Наука».
- Рубенян А.Р. 1988. Зависимость глубины нерестилищ сига озера Севан от различных факторов среды // Актуальные проблемы современной лимнологии. Инст. Озероведения АН СССР, Л., с. 45 – 50.
- Рябов И.Н. 1975. Особенности эмбрионально-личиночного развития гибридов карпа *Cyprinus carpio* L. и корейской востробрюшки *Hemiculter eigenmani* (Jordan et Metz). Там же, т. 15, вып. 3 (92).
- Семерной В.П. 2004. Олигохеты озера Байкал. Новосибирск: Наука, 528 с.
- Сиделёв Г.Н., Сиделёва В.Г. 1983. Распределение и биомасса донных подкаменщиковых рыб // Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: Наука, с. 58-52.

- Сиделёва В.Г. 1980. Особенности строения и эволюционные преобразования сейсмодатированной системы байкальских подкаменщиковых рыб (*Cottidae*) в связи с их экологией: автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: 18 с.
- Сиделёва В. Г. 1982. Сейсмодатированная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб. Новосибирск, Наука. 147 с.
- Сиделёва В.Г. 2002. Семейство Cottidae. Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Решетников Ю.С. (ред.). Т. 2, с. 144-233.
- Сиделёва В.Г. 2010. Паттерны озёрного видообразования и сопряженная с ним морфологическая и молекулярная дивергенция эндемичных рыб Байкала // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Тов-во научн. изданий КМК. С.124-147.
- Сиделёва В.Г., Карабанов Е.Б., Зубин А.А. 1990. Экология нереста байкальской желтокрылки майской генерации // Подводные Ландшафты Байкала. Новосибирск: Наука. С. 112-122.
- Сиделева В.Г., Козлова Т.А. 1989. Специализация коттоидных рыб (Cottoidei) к обитанию в пелагиали Байкала. Доклады АН СССР, 306: 1499-1501.
- Сиделёва В.Г., Козлова Т.А. 2011. Сравнительное изучение эндемичных коттоидных рыб (Cottidae, Comphoridae) в связи с их приспособлением к обитанию в пелагиали озера Байкал. Зоологический институт РАН. С.-Пб. С.
- Сиделёва В.Г., Механикова И.В. 1990. Пищевая спецификация и эволюция керчаковых рыб // Экология и морфология рыб. М.: Наука. С. 144-162.
- Скрябин А.Г. 1977. Рыбы Баунтовских озёр Забайкалья Новосибирск: Наука, 231 с.
- Смирнов А. И. 1950. Значение каротиноидной пигментации эмбрионально-личиночных стадий карповых рыб. Докл. АН СССР. т. 23, с. 3.
- Соин С.Г. 1962. Эмбриональные приспособления к дыханию у рыб и особенности их развития у байкальских бычков-подкаменщиков. // Вопр. ихтиологии, Т. 2. Вып. 1(22). С. 127-139.
- Соин С.Г. 1965. Приспособительные особенности развития рыб в связи с различными условиями дыхания. Докл. дис. Изд-во МГУ.
- Соин С.Г. 1968. Некоторые особенности развития бельдюги *Zoarces viviparus* (L.) в связи с живорождением. Вопр. ихтиол., т. 8, вып. 2(49). С.
- Соин С.Г. 1968. Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ. 89 с.
- Соин С.Г., Черняев Ж.А. 1961. О развитии перибластического синуса у эмбрионов лососевых и некоторых других костистых рыб //Докл. АН СССР, т. 137. № 5, 1249-1252.
- Соин С.Г., Макеева А.Г. 1967. Изучение закономерностей размножения и развития рыб в СССР за 50 лет Советской власти // Вопр. ихтиол., 7, 5 (46). С. 778-792. М.
- Соин С.Г., Турдаков А.Ф. 1966. Развитие трёх видов байкальских бычков-подкаменщиков (Cottoidei) // Вопр. ихтиологии, т. 6, вып. 4 (41). С. 696-707.
- Сорокина А.А.1977. Питание молоди рыб Селенгинского района Байкала. Новосибирск: Наука. 111с.
- Стариков Г.В. 1973. О роли голомянок в формировании биопродукции Байкала // «Водоёмы Сибири и перспектива их рыбохозяйственного использования». Изд. Томск. Гос. Ун-та.
- Стариков Г.В. 1977 а. Голомянки Байкала. Новосибирск: Наука. 94 с.
- Стариков Г.В. 1977 б. Динамика численности биомассы и продуктивности голомянок // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и её изменчивость. Новосибирск: Наука. С. 105-114.

- Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. 1992. Процесс видообразования в гигантских озерах // Экологические исследования Байкала и байкальского региона. Ч.1. С. 18-53.
- Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. М.: Сов. наука, С. 41-43.
- Суворова Е.Г. 1971. Морфологическое и гистохимическое исследование желудочно-кишечного тракта желтокрылки *Cottocomephorus grewingki* (Dyb) // Вопр. Ихтиол. Т. 11, в. 6 (71). С.1054-1060.
- Сычевская Е.К. 1979. Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья// Тр. 14 Тихоокеанского Науч. Конгресса. Хабаровск. С. 113.
- Талиев Д.И. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.-Л.: Изд. АН СССР. 603 с.
- Таранец А. Я. 1941. К классификации и происхождению бычков семейства Cottoidei. Изв. АН СССР. Сер. биол., № 3.
- Тарасова Е.Н., Вотинцев К.К. 1971. Динамика органических соединений азота и фосфора как показатель биотического круговорота веществ в Байкале // Гидробиол. жур. 7(6): 5-12.
- Тархова Ю.Н. 1962. Материалы по внутривидовой изменчивости песчаной широколобки.// Кратк. сообщ. Бурятск. компл. Ин-та. Вып. 3. С.101 -115
- Тетерина В.Е. 2008. Исследование генетического разнообразия и процессов видообразования эндемичного семейства рыб озера Байкал – голомянок (Comephoridae). Автореф. дис. канд. биол. наук. Новосибирск: 17 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции // М.: Наука. 408 с.
- Тимошкин О.А. 2001. Озеро Байкал: разнообразие фауны, проблема ее несмешиваемости и происхождения, экология и “экзотические” сообщества // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Справочники и определители по фауне и флоре озера Байкал. Т. 1. Озеро Байкал. Новосибирск: Наука, Кн. I. С. 16-73.
- Тимошкин О.Л. 2005. Состав и происхождение фауны Turbellaria (Plathelminthes) озера Байкал: Автореф. диссер. докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 50 с.
- Тринкауз Дж. 1972. От клеток к органам. М., «Мир». 285 с.
- Турдаков А.Ф. 1972. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе, «Илим».
- Устюжанина-Гурова Л.А. 1971. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб // Лимнология придельтовых пространств Байкала (Селенгинский район). Л.: Наука, с. 267-278.
- Флоренсов Н.А. 1964. Структура и геологическая история впадин байкальского типа // Международн. геол. конгр., 22-я сессия. Докл. сов. геол. пробл. 4. М.
- Цепкин Е.А. 1967. Влияние изменений климата в голоцене на фауну рыб континентальных водоёмов СССР // Ж. Биол. науки. № 8. Зоология. С. 29-32.
- Цепкин Е.А. 1995. Изменение промысловой фауны рыб континентальных водоёмов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопр. ихтиологии, Т. 35, № 1. С. 3-17.
- Черепанов В.В. 1970. Сообщества абиссали Южного Байкала и их количественная структура // Зоол. журн. 49(1): 11-22.
- Чернов Ю.И. 1984. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами разных таксонов.//Фауногенез и филогенез. М: Наука, с. 154-174.
- Чернов Ю.И. 1985. Среда и сообщества тундровой зоны //Сообщества крайнего Севера и человек. М.: Наука, С. 8-21.
- Черняев Ж.А. 1962. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопр. ихтиологии, т. 2, вып. 3 (24). с. 558-560.
- Черняев Ж.А. 1964. Особенности раннего кроветворения у эмбрионов байкальского омуля и сига // Вопр. ихтиологии, т. 4, вып. 4, 762-764.

- Черняев Ж.А. 1968. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М., Наука. ...стр.
- Черняев Ж.А. 1971. Некоторые данные о размножении и развитии малой голомянки *Comephorus dybowskii* Korotneff // Вопр. ихтиологии, Т. 11, вып. 5 (70). С. 820-831.
- Черняев Ж.А. 1973. О генезисе фауны байкальских бычков-подкаменщиков (Cottoidei) // Зоол. журн. Т. 52, вып. 3. С. 459-464.
- Черняев Ж.А. 1973. Размножение и развитие байкальского озерного сига *Coregonus lavaterus baicalensis* Dyb. в связи с вопросом его искусственного разведения // Вопросы ихтиологии, т. 13, вып. 2 (79). С. 59-74.
- Черняев Ж.А. 1974. Морфоэкологические особенности размножения и развития большой голомянки *Comephorus baicalensis* (Pall.) // Вопр. ихтиол., т. 14, вып. 6 (88). С. 990-1003.
- Черняев Ж.А. 1977. Морфоэкологические особенности размножения и развития песчаной широколобки *Paracottus (Leocottus) kessleri* (Dyb.) озера Байкал // Вопросы ихтиологии, Т. 17, в. 6, (107). С. 1055-1070.
- Черняев Ж.А. 1979. Эколого-морфологические особенности размножения и развития большоголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Dybowski) // Вопр. ихтиол, т. 19, вып. 6, С. 1053-1067.
- Черняев Ж.А. 1980. Развитие сигового рыбоводства в нашей стране // Лососевидные рыбы. Л.: Наука, с.290-301.
- Черняев Ж.А. 1981. Метод бокового микроскопирования с применением вертикальной камеры для прижизненного исследования развития икры рыб. // Исследование размножения и развития рыб. М.: Наука. С. 216-221.
- Черняев Ж.А. 1984. Сравнительный эколого-морфологический анализ размножения и развития пелагических бычков-подкаменщиков рода *Cottocomephorus*. Особенности размножения и развития желтокрылого бычка *Cottocomephorus grewingki* (Dybowski, 1874) // Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М.: Наука. С. 149-167.
- Черняев Ж.А. 1985. Размножение и развитие длинокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Jakowlew), (Cottidae) озера Байкал // Вопросы ихтиол, Т. 25, в. 5, С. 794-807.
- Черняев Ж.А. 1990. Эколого-физиологические особенности размножения и развития сиговых рыб. Автореф. Докт. диссерт. М.: ВНИРО. 20 с.
- Черняев Ж.А. 1995. Проблемы и перспективы работ по акклиматизации сиговых рыб в горных озерах // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб.: ГОСНИОРХ. С. 107-112.
- Черняев Ж.А. 2007. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменение темпов эмбрионального развития костистых рыб на примере сиговых (Coregonidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 47, № 4, с. 475- 485.
- Черняев Ж.А. 2011. Роль личинок песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* (Dyb.) в трофических цепях пелагиали озера Байкал // Журн. Рыбное хозяйство. № 2. С. 89-93.
- Черняев Ж.А. 2012. Биология голомянок (Comephoridae) и их роль в формировании продуктивности озера Байкал // Journ. of Krasnoyarsk University. F. 5, Biology, p. 169-183.
- Черняев Ж.А. 2015. Параллелизм стратегий размножения рыб Байкала (Cottidae) и Ушастых окуней (Centrarchidae) Великих Американских озёр// Материалы XV Сессии Географов Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ. Иркутск. Владивосток: Изд. Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН. С. 181-183.
- Черняев Ж.А. 2017. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Тов-во научн. изданий КМК. 329 с.



- Шадрин А. М. 1989в. Развитие дальневосточных корюшковых Osmeridae в условиях разной солености // Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 179 с.
- Шехватов Б.В. 1960. Разноглубинный батипелагический трал для ихтиологических исследований с гидроакустическим указателем глубин. М.: Рыбное хозяйство.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. М.: «Наука», 452 с.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.: Изд. АН СССР. 370 с.
- Щербаков Д.Ю. Сравнительное исследование эволюционных историй букетов видов байкальских беспозвоночных. 2003. Автореферат. ЛИН СО РАН. Иркутск-С.-Пб. 60 стр.
- Akiro Goto, 1975. Ecological and morphological divergence of the freshwater sculpin *Cottus nozavwae* Snyder-1. Spawning behavior and process of the development in the post hatching stage//Bull. Fish. Hokkaido Univ. V. 26, N 1, p.31-8.
- Amundrud J.R., Faber D.J., Keast A. 1974. Seasonal succession of free – swimming perciform larvae in lake Opinicon, Ontario // Journ. Fish. Research. Board Can. 31, 1661-1665.
- Armstrong P.B., Child J.S. 1962. Stages in the development of *Ictalurus nebulosus*. Syracuse: Univ. press.
- Balon E.K. 1958. Early life histories of fishes. New developmental ecological and evolutionary perspectives / Dordrecht/ p.
- Balon E.K. 1984. Patterns in the evolution of reproductive styles in Fishes. –In: Fish reproduction: Strategies and Tactics. C.W.Potts and H.J.Woton. // Academic Press, London, p.35-53.
- Bertin L. 1958. Viviparité des téléostéens. Traité de zool., Paris.
- Bertin L. 1958. Sexualité et fécondation. Traité de zoologie, Paris. t. 13, f. 2. ed. Masson, 1598-1599.
- Billard R. 1980. L'Etang et l'Agriculture des eaux. La pisciculture en etang. Paris: I.N.R.A. Publ., p. 15-31.
- Bolin D. 1944. A review of the marine cottoid fishes of California. Stenford Ichth. Bull v.3. №1.
- Brindley H.H. 1891. On a specimen of the white bream (*Abramis blicca* Bloch) without pelvic fins. Proc. Zool. Soc. Lond., v.1.
- Budker P. 1958. La viviparité chez les selaciens. Traité de zool.. t. 13. f. 2. Paris.
- Cockerell T.D.A. 1919. The supposed scales of the Cottid fish Jordama, Sci., v. 50, № 1303.
- Hisaoka C.K., Battle H.I. The normal developmental stages of the zebrafish-Brachydanio rerio // J. Morphol., 1958, vol. 102, p. 311-328.
- Garry L., Mct.Cowan.1971. Comparative morphology of the cottoid genus Myoxocephalus, based on meristic, morphometric and other anatomical characters // Can. Journ. Zool. V. 49, N. 11, p. 1479-1496.
- Fish Base. 2018. Catalog of Fishes By Ron Fricke, William Eschmeyer and Jon David Fong.
- Fish Base. 2018. Editors: Froese, R. and D.Pauly. World Wide Web electronic publication.
- Jenkins R.E. 1971. Nuptial tuberculation and its systematic signification in the percid fish *Etheostoma vitreum*, Copeia, 4: C. 735-738.
- Lesel R. 1980. Detritus et decomposeurs dans les ecosystemes aquatiques. La pisciculture en etang. Paris: I.N.R.A. Publ., p.31-37.
- Lindroth A. Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht // Medd. Statens Försökansy. Sötvattensfisket, 1946, Bd. 24, s. 1-173.
- Monod Th. 1973. Sur un poisson énigmatique provenant d Eilat (Mer Rouge) Contribution to the knowledge of the Red Sea. Bull. № 60. Minist. of agricult. Depart. Of Fisheries sea. Haifa.

- Oppenheimer J.M. The normal stages of *Fundulus heteroclitus* // Anat. Rec., 1973, vol.68, P 1-15.
- Rass T.S. 1936. On types of fish eggs and their bearing on the classification of fishes. Comptesrendus (Doclad) de l'Academie des Sciences de l'URSS. 2(11), 7(93). P. 303-307.
- Scrimshaw N.S. 1944. Embryonic growth in the viviparous poeciliid fish *Heterandria formosa*. Biol. Bull., v. 87.
- Scrimshaw N.S. 1945. Embryonic development in Poeciliid fish. Biol. Bull. WoodsHole., v. 88.
- Sherbakov D.Yu., Kamaltynov R.M., Ogarkov O.B. and E. Verheyen. 1998. Patterns of evolutionary changes in Baikalian gammarids inferred from DNA sequences (Crustacea, Amphipoda) // Molecular phylogenetics and Evolution. V.10, № 2. P. 160-167.
- Slobodyanyuk S.Ja., Kirilchik S.V., Pavlova M.E., Belikov S.I., Novitsky A.L. The Evolutionary Relationships of Two Families of Cottoid Fishes of Lake Baikal (East Siberia) as Suggested by Analysis of Mitochondrial DNA. Limnological Institute of the Siberian Division of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya st. 3, 664033 Irkutsk, Russia // Journal of Molecular Evolution. May 1995.
- Tchemiaev G. A. 1971. La biologic du dëveloppement de *Comephorus dybowskii* Kor. Poisson endëmique du lac Baikal. Bull. De la societe zoologique de Franco. V. 96. №4, p. 385-398.
- Tchemiaev G. 1976. On the phylogenesis of Cottoidei as revealed by embryological and paleoecological evidence. Actes II Congres Europ. Ichthyol. Rev. Trav. Institut. Peches Maritimes. Paris, t. 40, 764 p.
- Turner C. L. 1947. Viviparity in teleost fishes. Sc. Month., v. 65. No. 6.
- Vernier J.-M. Table chronologique du developement embryonnaire de la truite arc-eniel. *Salmo gairdneri* Rish. 1836 // Ann. embryol. et morphogen., 1969, vol. 11, fase. 4, C. 495-520.
- Wileu M.L., Collette B.B. 1970. Breeding tubercles and contact organs in fishes: their occurrence, structure and signification, Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 143, 3: P. 145-216.
- Yoshii K. 1999. Stable isotope analyses of benthic organisms in Lake Baikal. Hydrobiology. 411: p. 145-159
- Yoshii K., Melnik N.G., Timoshkin O.A., Bondarenko N.A., Anoshko P.N., Yoshioka T., Wada E. 1999. Stable isotope analyses of the pelagic food web in Lake Baikal. Limnol. Oceanogr. 44 (3): p. 502-511.

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие .....	4
ИСТОРИЯ НАКОПЛЕНИЯ СВЕДЕНИЙ О ПРИРОДЕ БАЙКАЛА .....	7
ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ БАЙКАЛЬСКОЙ ИХТИОФАУНЫ .....	8
МЕТОД БОКОВОГО МИКРОСКОПИРОВАНИЯ С ПРИМЕНЕНИЕМ ВЕРТИКАЛЬНОЙ КАМЕРЫ ДЛЯ ПРИЖИЗНЕННОГО ИССЛЕДОВАНИЯ РАЗВИТИЯ ИКРЫ РЫБ .....	15
О СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ И ГЕНЕЗИСЕ БАЙКАЛЬСКИХ КОТТОИДНЫХ РЫБ .....	21
МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ПЕСЧАНОЙ ШИРОКОЛОБКИ <i>PARACOTTUS (LEOCOTTUS) KESSLERII</i> (ДУВ.) ОЗ. БАЙКАЛ .....	29
Биологическая характеристика песчаной широколобки .....	30
Эмбрионально-личиночное развитие песчаной широколобки .....	35
Личиночное развитие .....	41
Мальковый период развития .....	44
Выводы .....	45
РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ МАЛОЙ ГОЛОМЯНКИ <i>COMEPHORUS DYBOWSKII KOROTNEFF</i> 1 .....	46
Материал и методика исследования .....	46
Особенности биологии малой голомянки .....	48
Эмбриональное развитие малой голомянки .....	49
Этапы личиночного развития .....	56
Некоторые особенности эмбриогенеза малой голомянки .....	57
Выводы .....	61
РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ БОЛЬШОЙ ГОЛОМЯНКИ <i>COMEPHORUS BAICALENSIS</i> (PALLAS) .....	62
Особенности экологии большой голомянки .....	63
Анатомическое строение полового аппарата .....	64
Оплодотворение .....	66
Эмбриональное развитие .....	67
Экология размножения большой голомянки .....	76
Выводы .....	80
РАЗМНОЖЕНИЕ И РАННЕЕ РАЗВИТИЕ ЖЕЛТОКРЫЛОЙ ШИРОКОЛОБКИ <i>COTTOCOMEPHORUS GREWINGKII</i> (DYBOWSKI, 1874) .....	81
Особенности размножения и развития желтокрылого бычка <i>Cottocomephorus grewingkii</i> (Dybowski, 1874) .....	83
Особенности биологии размножения .....	83
Эмбриональное развитие желтокрылого бычка .....	87
Личиночный период развития желтокрылки .....	96
Заключение .....	100
РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ДЛИННОКРЫЛОЙ ШИРОКОЛОБКИ <i>COTTOCOMEPHORUS INERMIS</i> (JAK) .....	102
Биология размножения .....	103
Ранний онтогенез .....	110
Личиночный период развития .....	117
Мальковый период развития .....	118
Заключение .....	119

МОРФО-ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ КОЖИ И ГРУДНЫХ ПЛАВНИКОВ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ БРАЧНОГО НАРЯДА У БАЙКАЛЬСКИХ БЫЧКОВ РОДА <i>COTTOSOMEPHORUS</i> (COTTIDAE) ... 120	
БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ КАМЕННОЙ ШИРОКОЛОБКИ – <i>PARACOTTUS KNERII</i> (DYBOWSKI, 1874)..... 129	
Материал и методика исследований ..... 129	
Размножение. Нерестовое поведение ..... 131	
Эмбриогенез ..... 133	
Заключение ..... 139	
РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ БОЛЬШЕГОЛОВОЙ ШИРОКОЛОБКИ <i>BATRACHOCOTTUS BAICALENSIS</i> (DYB.) ОЗ. БАЙКАЛ ..... 141	
Морфобиологические особенности размножения и развития большеголовой широколобки ..... 142	
Эмбриональный период развития ..... 147	
Мальковый период развития ..... 156	
Покровительственная окраска мальков и её отличительные признаки у различных представителей широколобок литорали оз. Байкал ..... 158	
Заключение ..... 160	
РОЛЬ ЛИЧИНОК ПЕСЧАНОЙ ШИРОКОЛОБКИ ( <i>LEOCOTTUS KESSLERI</i> (DYB)) В ТРОФИЧЕСКИХ ЦЕПЯХ ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА БАЙКАЛ ..... 161	
Нерест ..... 163	
Особенности биологии песчаной широколобки и возможность использования её в качестве пищевого объекта для подращивания молоди сиговых в ультраолиготрофных водоёмах ..... 166	
БИОЛОГИЯ ГОЛОМЯНОК (СОМЕРНОРИДАЕ) И ИХ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ПРОДУКТИВНОСТИ ОЗЕРА БАЙКАЛ ..... 169	
Краткая история исследований биологии голомянок ..... 170	
Особенности биологии и образа жизни голомянок ..... 172	
Некоторые особенности морфологии тела и анатомии голомянок ..... 176	
Никтимеральные миграции голомянок и их роль в переносе донных отложений ..... 178	
ПАРАЛЛЕЛИЗМ СТРАТЕГИЙ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ БАЙКАЛА (COTTIDAE) И УШАСТЫХ ОКУНЕЙ (CENTRARCHIDAE) ВЕЛИКИХ АМЕРИКАНСКИХ ОЗЁР ..... 190	
К ВОПРОСУ О ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ БАЙКАЛА И ГЕНЕЗИСЕ ЭНДЕМИЧНОЙ ФАУНЫ КОТТОИДНЫХ РЫБ (БЫЧКОВ-ПОДКАМЕНЩИКОВ) COTTOIDEI ..... 195	
Палео-лимнологическая обстановка Байкальского региона ..... 196	
Адаптационные преобразования предков современных коттоидных ..... 203	
СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ БАЙКАЛЬСКИХ КОТТОИДНЫХ РЫБ ..... 220	
ЛИТЕРАТУРА ..... 222	