

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. 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

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> (ДЫБ.) 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</i> <i>DYBOWSKII KOROTNEFFI</i>	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</i> <i>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</i> <i>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 широколобков 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	

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 Готлиб 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 Дыбовский¹ приступил к раз-

¹ 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 голомяннок 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



Б.Н. Дыбовский (1833–1930)

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

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 Лиственичное² 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 grewingkii* широколобок сделал Дмитрий Николаевич Талиев (1955). Весной 1959 г.

² 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, покрывая судно коркой всё нарастающего льда и делая 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 Лимнологическом 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 ЛИН СО АН СССР Черняева Ж.А. появились немецкие «мокрые» гидрокостюмы «Nasbiber» 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 Ангара (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 РЫБ¹

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.

¹ Первая публикация: Черняев Ж.А. 1962. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб. Вopr. 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.

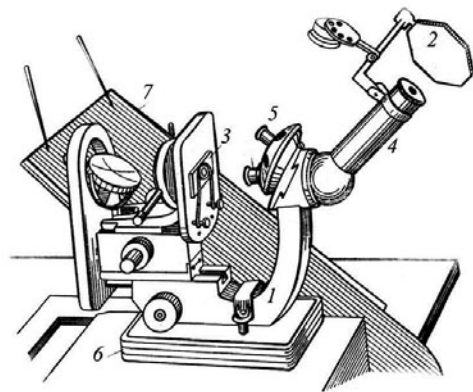


Рис. 1. Общий вид микроскопа в рабочем положении. 1 – тубусодержатель; 2 – зеркало рисовального аппарата РА-4; 3 – камера для икры; 4 – тубус с рисовальным аппаратом; 5 – объектив микроскопа; 6 – подставка для удержания микроскопа; 7 – рисовальный столик.

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-

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,

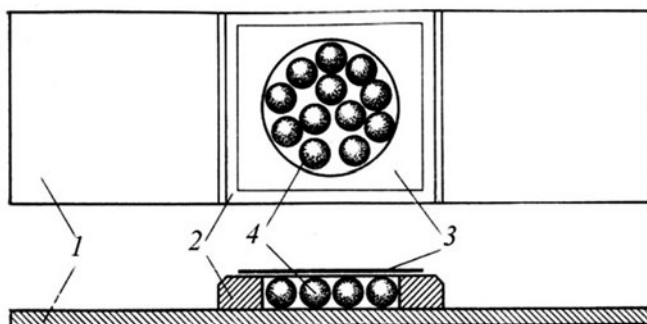


Рис. 2. Вертикальная камера (вид сверху и сбоку). 1 – несущая пластинка; 2 – пластинка-корпус камеры; 3 – покровное стекло; 4 – икринки в камере.

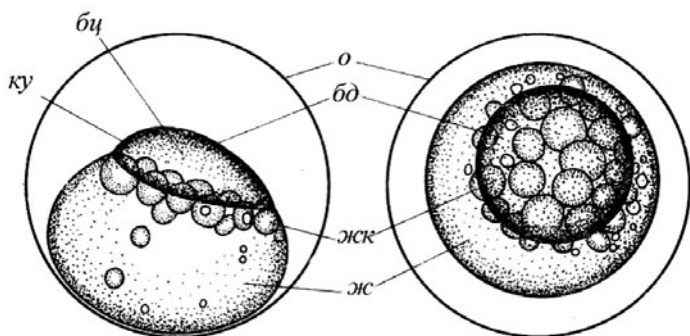


Рис. 3. Икра байкальского омуля на стадии бластулы. Справа – обычное микро-
скопирование; слева – микрофотографирование в вертикальной камере: *о* – оболочка
икринки, *жс* – желток, *бд* – бластодиск, *бц* – бластоцель, *жк* – жировые капли, *ку* –
краевой узелок.

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 граница-
щему с ним сгущению клеток в области краевого узелка, оболочка
яйца при таком рассматривании икринки равноудалена от желточ-
ного мешка. Все это крайне затрудняет наблюдение за икрой, осо-
бенно на ранних стадиях развития.

На рис. 3 (слева) изображена та же икринка, обозреваемая спо-
собом бокового микрофотографирования. Бластодиск чётко выделяется
на фоне перивителлиновой полости; в нем ясно заметны бласто-
цель и сгущение клеток краевого узелка. Жировые капли собраны
под бластодиском. При таком способе обозрения икринки клеточ-
ные структуры не заслоняются жировыми каплями и хорошо вид-
ны, получается лучшее представление о положении зародыша от-
носительно субстрата и желточного мешка внутри оболочки. Опи-
санная 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 хоро-
ших контрастных фотографий, для проведения всевозможных при-
жизненных 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 микроскопирование 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 по-

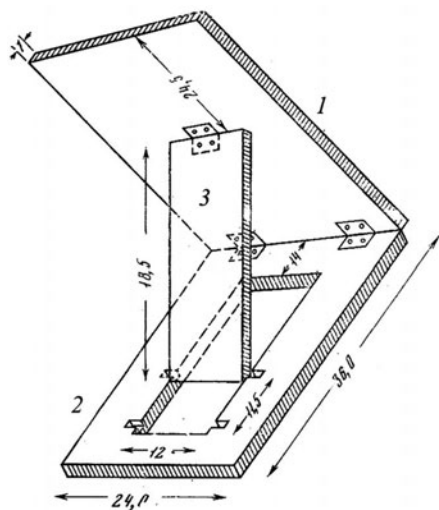


Рис. 4. Складной рисовальный столик.

зволяет 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 микроскопирования 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.

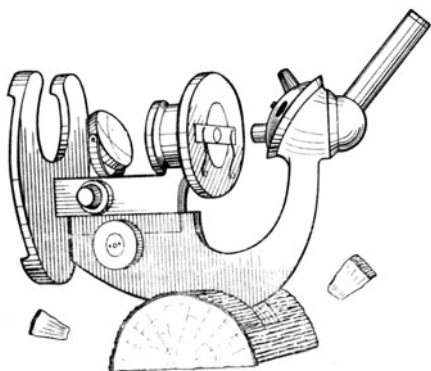


Рис. 5. Способ установки микроскопа для ориентации предметного столика в вертикальном положении в полевых условиях на бревне с пазом.

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 РЫБ¹

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 – **Comephoridae** (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**.

Comephoridae – 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. **Comephoridae** (всего **33** вида).

¹ 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	Живорождение	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>Cottomephorus 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>Cottomephorus 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 выклеиваются более сформированными, а в плавниках закладываются костные лучи, тело более пигментировано.

3. Ещё три из рассматриваемых видов – каменная широколобка *Paracottus knerii* (Dyb.), большеголовая 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 воды² и низкой её температуры (3.6 °C 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-

² 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).