



УДК 591.585.4.591.4

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЭНДЕМИЧНЫХ КОТТОИДНЫХ РЫБ (COTTIDAE, COMEPHORIDAE) В СВЯЗИ С ИХ ПРИСПОСОБЛЕНИЕМ К ОБИТАНИЮ В ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА БАЙКАЛ

В.Г. Сиделева^{1*} и Т.А. Козлова²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб., 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: vsideleva@gmail.com

²Национальное объединение Оканана, отдел рыболовства, 3255С ул. Шеннон Лайк, г. Вестбанк, Британская Колумбия, Канада; e-mail: tania.kozlova@gmail.com

РЕЗЮМЕ

В настоящей статье рассмотрены основные направления адаптаций к обитанию в толще воды у донных беспузырных рыб Байкала и Антарктики. Показано, что липиды играют важную роль в достижении нейтральной плавучести у эндемичных байкальских видов родов *Cottocomephorus* (сем. Cottidae) и *Comephorus* (сем. Comephoridae), что является сходным с антарктическими вторичнопелагическими видами подотряда Notothenioidei. Облегчение скелета происходит за счет уменьшения его минерализации, утончения и редукции костей. Большое развитие плавников, площадь которых превышает таковую тела, служит для поддержания равновесия вторичнопелагических рыб в толще воды.

Ключевые слова: Байкал, вторичнопелагические рыбы, пелагиаль, Comephoridae

THE COMPARATIVE STUDY OF ENDEMIC COTTOID FISHES (COTTIDAE, COMEPHORIDAE) AND THEIR ADAPTATION TO PELAGIC HABITAT IN LAKE BAIKAL

V.G. Sideleva^{1*} and T.A. Kozlova²

¹Zoological Institute of the Russian Academy of sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: vsideleva@gmail.com

²Okanagan Nation Alliance Fisheries Department, 3255C Shannon Lake Road, Westbank, British Columbia V4T1V4, Canada; e-mail: tania.kozlova@gmail.com

ABSTRACT

This article describes the adaptive processes in the evolution of bladderless fish from benthic to secondary pelagic habitation in both Lake Baikal and the Antarctic eco-systems. It demonstrates how lipids play a major role in the achievement of neutral buoyancy by the endemic Baikalian species, genus *Cottocomephorus* (Cottidae family), and *Comephorus* (Comephoridae family), similar to the Antarctic secondary pelagic species of the Notothenioidei sub-order. In addition, it also describes how the skeletons of these species became lighter due to bone mass reduction and lower mineralization; and how fin surface area became larger than that of the rest of the body in order for these secondary pelagic fish to attain appropriate balance and floatation.

Key words: Baikal, secondarily pelagic fishes, pelagic zone, Comephoridae

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

ВВЕДЕНИЕ

В 1964 г. Анатолий Петрович Андрияшев показал, что группу пелагических рыб Южного океана составляют выходцы из донных антарктических семейств, которые вторично приспособились к временной или постоянной жизни в толще воды (Андрияшев 1964, с. 356). На эту особенность антарктической фауны рыб впервые обратил внимание Нюбелин (Nybelin 1947; цит. по Андрияшеву 1986). Позже Анатолий Петрович обобщил сведения по вторичнопелагическим рыбам и показал направления мофофизиологических адаптаций, способствующих нахождению этих рыб в пелагиали.

Обитание в толще воды рыб, лишенных плавательного пузыря, затруднительно и требует дополнительных энергетических затрат. Вследствие этого в процессе эволюции рыбы выработали ряд адаптаций, благодаря которым им удается длительное время проводить в толще воды. 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 снижения минерализации костей; 4 – расширение планирующей поверхности посредством увеличения размеров плавников; 5 – улучшение формы тела в гидродинамическом отношении; 6 – изменение окраски тела.

Перечисленные адаптации характеризуют процесс пелагизации видов донных семейств, однако определяющим фактором успешного приспособления рыб является кормовое обилие пелагиали за счет обитания массовых планктонных организмов, в частности такой универсальной пищи, как криль (Андрияшев 1964, 1986). Работы Анатолия Петровича явились катализатором для углубленных исследований адаптационных возможностей антарктических вторичнопелагических рыб.

Представления о снижении плотности тела за счет накопления липидов в органах и тканях рыб значительно расширили исследования американских ученых Истмана и Дефрiza (DeVries and Eastman 1978; Eastman 1979, 1988; Eastman and DeVries 1981, 1982, 1985), а также Кларка с соавторами (Clarke et al. 1984). Ими было показано, что уменьшение массы тела за счет накопления липидов, характерно для мезо- и криопелагических рыб, в том числе антарктического клыкача

(*Dissostichus mawsoni*, Norman, 1937). Этот вид, достигающий 80 кг, имеет нейтральную плавучесть и обитает в воде, плотность которой в районе антарктической станции МакМердо составляет 1.028 г/см³ (Eastman 1988). При этом плотность костей и чешуи *D. mawsoni* достигает 2.0, хрящей – 1.1, мышц – 1.05, липидов – 0.92. Из приведенных данных следует, что самым тяжелым у клыкача является скелет. Уменьшение его массы достигается за счет редукции отдельных костей, их истончения, пористости и снижения минерализации (Воскобойникова 1982; Балушкин 1984). *D. mawsoni* имеет очень низкие значения минерализации костей, определенные по зольному остатку скелета: минерализация составляет всего 0.6% массы тела, в то время как у донных костистых рыб она составляет более 2% (Eastman 1988).

Самыми легкими в теле вторичнопелагических рыб являются липиды, которые имеют положительную плавучесть и представлены в основном триглицеридами. Липиды у вторичнопелагических рыб накапливаются, как правило, в белых и красных мышцах, а также в печени. Так, в белых мышцах *D. mawsoni* содержание общих липидов составляет 4.8% сырой массы тела, и практически все пучки мышечных волокон окружены жировыми отложениями (Clarke et al. 1984). Белые мышцы у *D. mawsoni* хорошо развиты и составляют 50.6% массы тела, что свидетельствует о весомой роли белых мышц в поддержании нейтральной плавучести рыбы (Eastman 1979, 1988). Красные мышцы антарктического клыкача хотя и имеют очень высокое содержание общих липидов (37.9% сырой массы), тем не менее, не играют большой роли в достижении нейтральной плавучести, так как они составляют малую часть (1.6%) массы тела этих рыб (Clarke et al. 1984). В печени *D. mawsoni* содержание липидов варьирует от 17.43 до 28.33% сырой массы (Clarke et al. 1984). Однако печень у вторичнопелагических рыб так же, как и красные мышцы, составляет всего 1.6% массы тела и не является органом, способствующим достижению нейтральной плавучести. Клетки печени – гепатоциты – содержат у *D. mawsoni* много звездчатых жировых клеток, однако из-за малых размеров печень не участвует в создании нейтральной плавучести: ее роль ограничивается участием в жировом метаболизме (Eastman 1988). У истинно пелагических рыб, например акул, именно печень является органом, обеспе-

чивающим этим рыбам нейтральную плавучесть: она достигает 29% массы тела и содержит много липидов, имеющих низкую плотность.

Другой антарктический пелагический вид *Pagothenia borchgrevinki* имеет меньшее содержание липидов (белые мышцы – 1.8%, красные мышцы – 8.08% и печень – 6.75% сырой массы), однако этому виду свойственна такая же тенденция в распределении липидов, как у антарктического клыкача (Eastman 1979, 1988). Таким образом, основную роль в обретении плавучести антарктическими вторичнопелагическими видами играют белые мышцы, содержание которых достигает половины общей массы тела этих рыб.

Помимо накопления липидов в различных органах и тканях и уменьшения минерализации скелета, вторичнопелагические рыбы имеют хорошо развитые плавники, вытянутое и сжатое с боков туловище, скользкую кожу и замедленное плавание в холодной воде, что также способствует их специализации к обитанию в пелагиали (Eastman 1979). Нам представляется, что выявленные Андрияшевым (1964, 1986) направления специализации вторичнопелагических рыб к жизни в толще воды, применимы также к фауне озерных коттоидных рыб, обитающих в пелагиали глубоководного пресноводного водоема – оз. Байкал. В этой статье данные по вторичнопелагическим рыбам Байкала будут рассмотрены в сравнительном аспекте с результатами по антарктическим видам.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Байкал является самым древним пресноводным озером в мире; начало формирования байкальской котловины в результате рифтовых процессов относят к нижнему эоцену, порядка 30–35 млн. лет тому назад (Карабанов 1999; Логачев 2003). Байкал изначально был глубоководным водоемом с глубинами в несколько сотен метров и в настоящее время это – самое глубоководное озеро в мире. Средняя глубина Байкала составляет 752 м, тогда как максимальная глубина достигает 1637 м. 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 водоемом, оно обладает обширной пелагалью, объем которой составляет 23616 м³

(Шерстянкин и др. 2006). Трофическая структура пелагиали Байкала состоит из нескольких уровней. Доминирующие диатомовые водоросли потребляются фитопланктофагами – копеподами: эпишурой (*Epischura baicalensis*) и циклопом (*Cyclops colensis*). Водорослями и копеподами питаются фито- и зоопланктофаг – пелагическая амфипода *Macrohectopus barnickii*, которая в свою очередь является основной пищей зоопланктофагов – вторичнопелагических коттоидных рыб (*Cottocomephorus* и *Comephorus*), их потребляют хищные рыбы (Coregonidae, Thymallidae), а также млекопитающее, байкальская нерпа (*Phoca sibirica*). Такой тип экосистемы свойствен некоторым крупным озерам, но больше он характерен для холодноводных морских экосистем. Наличие обширной пелагиали, большое количество доступной пищи – мелких копепод, используемых в пищу молодью рыб, и обилие пелагической амфиподы – основной пищи вторичнопелагических рыб, определило существование в толще вод Байкала эндемичных вторичнопелагических форм (включая бентопелагические виды).

Целью настоящей работы является сравнительное изучение 4 видов коттоидных рыб, в связи с их приспособлением к обитанию в пелагиали оз. Байкал.

В отличие от антарктической ихтиофауны, байкальские пелагические рыбы не имеют большого таксономического разнообразия и представлены 5 видами, что составляет всего 8% всех видов рыб Байкала (Sideleva 2003). 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 и др. 1984). Вторичнопелагические рыбы оз. Байкал представлены коттоидными рыбами, пресноводные предковые формы которых вели донный образ жизни (Smith 1975, 1987). Современные близкородственные виды Cottoidei также в основном являются обитателями бентали, в оз. Байкал около 85% коттоидных рыб имеют донный образ жизни (Sideleva 2003).

Исходя из степени пелагизации, особенностей распространения и образа жизни, байкальских вторичнопелагических рыб можно разделить на 2 группы: бентопелагические и пелагические. Первую группу составляют 3 вида бентопелагических рыб эндемичного рода *Cottocomephorus* (*C. grewingkii*, *C. alexandrae* и *C. inermis*), относящиеся

к широко распространенному в морских и пресных водах северного полушария семейству Cottidae. Эти виды демонстрируют промежуточную стадию процесса пелагизации, они распространены вблизи берегов, в толще воды, на глубинах от 15 до 500 м. Часть времени суток (до 30%), эти рыбы проводят, сидя на дне, а в остальное время плавают в толще воды. С дном эти рыбы связаны также в период размножения. Как и донные коттоидные рыбы, они откладывают икру на нижнюю поверхность камней, и в течение всего периода эмбриогенеза ее сторожит самец. Пелагические рыбы в Байкале представлены 2 видами (*Comephorus baicalensis* и *C. dybowski*) эндемичного семейства Comephoridae. Эти виды демонстрируют высокую степень пелагизации, весь жизненный цикл у них связан с обитанием в мезопелагиали Байкала.

Бентопелагические виды

Cottocomephorus grewingkii – желтокрылка.

Этот вид – самый мелководный из всех вторичнопелагических рыб, он распространен в зоне глубин от 15 до 350 м (Рис. 1). В период размножения желтокрылка совершает протяженные нерестовые миграции в толще воды. На прибрежных каменистых биотопах, на глубинах от 0.4 до 6 м самки откладывают икру на нижнюю сторону крупных валунов, которую до вылупления сторожит самец. *C. grewingkii*, в отличие от других вторичнопелагических видов, имеет 3 нерестовых популяции, отличающихся временем нереста, размерами производителей, глубинами выметывания икры, продолжительностью эмбриогенеза и численностью производителей (Талиев 1955; Коряков 1972). Название каждой популяции соответствует месяцу, на который приходится пик нереста: мартовская, майская и августовская.

C. grewingkii имеет большой рот, длина челюстей достигает почти половины (43.5–48.1%) длины головы (Талиев 1955). Нижняя челюсть выдается вперед, что характерно для планктоноядных рыб (Рис. 2). Челюстные зубы редкие, на предчелюстной кости расположены в 2 ряда, число их в ряду около 20; это – наименьшее число зубов у байкальских вторичнопелагических видов. У *C. grewingkii* имеет место дифференциация зубов на мелкие и крупные клыковидные, что, вероятно, связано со способностью этого вида избирательно ловить и удерживать добычу (Сиделева и Механикова

1990). Жаберные тычинки в количестве 16–20 шт. довольно короткие, конической формы, сидят на жаберной дуге часто; расстояние между тычинками составляет 0.25–0.4 мм, или 0.2% длины дуги. Это позволяет *C. grewingkii* питаться мелкими организмами зоопланктона. В пищевом комке *C. grewingkii* доминируют копеподы (в основном *Epischura baicalensis*) и пелагическая амфипода *M. branickii* (Волерман и Конторин 1983; Зубин 1992; Дзюба 2004). Однако наряду с пелагическими планктонными организмами, в пище взрослых особей *C. grewingkii* встречаются также бентические амфиподы (1–17% массы пищи), что больше характерно для донных видов коттоидных рыб.

Плотность тела *C. grewingkii* сравнительно низкая и варьирует от 1.041 до 1.050 (в среднем 1.046) (Талиев и Коряков 1949; Талиев 1955). Плотность воды в оз. Байкал при температуре +4 °С составляет 1.0000 г/см³, с увеличением температуры воды до +10 °С, плотность уменьшается в пределах десятитысячных долей и составляет 0.9999 г/см³ (Шимараев 1977). Сравнение величин плотности бентопелагического *C. grewingkii* и байкальской воды показывает, что желтокрылка имеет отрицательную плавучесть. Это обстоятельство объясняет тот факт, что часть жизни этот вид проводит на дне. Одним из основных механизмов уменьшения плотности *C. grewingkii* служит накопление липидов так же, как у антарктических вторичнопелагических рыб (Табл. 1). Содержание общих липидов у желтокрылки довольно стабильно в течение всего годового цикла (в среднем 9% сырой массы) за исключением нерестового периода, когда оно уменьшается до 3–4% (Kozlova 1997, 1998). Значительно меньшие значения общих липидов имеют самцы, сторожащие гнезда. Период эмбриогенеза у *C. grewingkii* продолжительный и варьирует от 20–30 суток у августовской популяции до 80–90 суток у мартовской популяции (Черняев 1984). Все это время самцы сидят в гнездах, около 40% из них пассивно питаются и имеют в желудках единичные экземпляры бентических амфипод и развивающиеся икринки. Тем не менее, эта скудная пища важна для выживания охраняющих гнезда самцов. Их основные энергетические траты происходят за счет расхода липидов, содержание которых падает до $1.2 \pm 0.1\%$ сырой массы (Kozlova 1997). Многие самцы мартовской и майской популяций, имеющих длительной срок эмбриогенеза, после вы-

лупления личинок (а иногда и раньше) погибают. Выжившие после нереста самцы и самки быстро восстанавливаются. Так, самки, нерестящиеся в мае, имеющие после нереста жирность всего около 3%, в конце июня достигают содержания липидов, которое было в нагульный период, т.е. 9%.

Такая высокая скорость накопления липидов очень важна для облегчения тела, что весьма важно и необходимо для обитания в толще воды. Абсолютно также, как у антарктических рыб, у байкальских бентопелагических *Cottocomephorus* липиды в основном накапливаются в печени, белых и красных мышцах. Печень *C. grewingkii* богата липидами: у самцов их содержание составляет $6.7 \pm 0.7\%$ сырой массы, у самок – $5.6 \pm 0.7\%$ (Kozlova 1998). Однако печень не является органом, обеспечивающим нейтральную плавучесть, так как ее масса в нагульный период составляет всего 2.6% массы тела (Табл. 2). В период нереста масса печени *C. grewingkii* увеличивается до 6.4%, однако находящиеся в ней липиды в основном участвуют в процессах метаболизма.

В пользу этого утверждения свидетельствует процентное соотношение основных классов липидов в печени желтокрылки, где содержание фосфолипидов достаточно высоко и достигает 28%; триглицериды, играющие основную запасную роль, составляют 50%, что значительно ниже в сравнении с антарктическими и другими байкальскими вторичнопелагическими видами. В красных мышцах накопление липидов достигает $3.0 \pm 0.1\%$ сырой массы у самцов и $2.4 \pm 0.2\%$ у самок (Kozlova 1998). Обычно красные мышцы получают большое развитие у хороших пловцов. Поскольку желтокрылка не является хорошим пловцом, красные мышцы у нее развиты слабо и составляют всего около 7% массы тела, поэтому их роль в облегчении рыбы невелика (Табл. 2). У *C. grewingkii* наибольшее значение в достижении нейтральной плавучести играют белые мышцы. Несмотря на то, что содержание жира в них составляет всего $1.6 \pm 0.1\%$ (сырой массы) у самцов и $1.4 \pm 0.1\%$ у самок, общая масса этих мышц велика и достигает 32% массы тела. Именно белые мышцы играют определяющую роль в обретении *C. grewingkii* плавучести, близкой нейтральной.

Для повышения плавучести служат также различные способы облегчения скелета (Воскобойникова 1982; Андрияшев 1986). У *C. grewingkii* наблюдается слабое уменьшение минерализации

скелета; его зольный остаток составляет 2.9% массы тела, в то время как зольность донных коттоидных рыб Байкала выше и достигает 3.0–3.9% (Сиделева и Козлова 1989). Кости черепа у желтокрылки утончены, однако неврокраниум продолжает оставаться довольно массивным, по своему строению сходным с прибрежным донным видом *Leocottus kesslerii* (Талиев 1955).

В сравнении с донными коттоидными рыбами, для вторичнопелагических видов оз. Байкал характерна более совершенная в гидродинамическом отношении форма тела; симметрично сжатые с боков голова и туловище способствуют уменьшению сопротивления воды при плавании. Для поддержания тела в толще воды антарктические и байкальские вторичнопелагические рыбы имеют увеличенные размеры плавников, которые образуют обширную несущую поверхность. У *C. grewingkii* второй спинной и анальный плавники сдвинуты к задней части тела, они содержат 17–20 и 19–22 лучей соответственно и достигают 35–39% стандартной длины тела (Сиделева и др. 1992). Высота этих плавников в 1.5 раза больше, чем у байкальских прибрежных донных коттоидных рыб. Особое значение при плавании *C. grewingkii* имеют большие грудные плавники, расположенные близко к голове; их длина достигает 32% стандартной длины, а площадь – 77% общей площади тела. Грудные плавники используются при поступательном движении рыбы, и в какой-то степени они являются локомоторными органами. Хвостовой плавник выполняет при плавании пассивную функцию стабилизатора и руля и имеет посередине слабую выемку.

Еще одним из приспособлений вторичнопелагических видов к обитанию в толще воды является более однотонная («пелагическая») окраска тела и плавников (Андрияшев 1986), однако *C. grewingkii* имеет окраску, промежуточную между донными и пелагическими рыбами. У него темная спина и светлые бока, как у пелагических видов, но на боках имеются темные пятна неправильной формы, наличие которых свойственно прибрежным донным видам коттоидных рыб.

Таким образом, бентопелагический байкальский вид *C. grewingkii* имеет ряд признаков, характерных для пелагических рыб (накопление липидов, сжатое с боков тело, большое развитие плавников, зоопланктоноядность). В то же время у этого вида имеются признаки характерные для донных видов

(массивный череп, пятнистая окраска, размножение на дне). Наличие этих характеристик у *C. grewingkii* позволяет предположить относительно недавний переход этого вида к обитанию в прибрежной области пелагиали Байкала.

***Cottocomephorus inermis* – длиннокрылка.**

Это – эндемичный бентопелагический вид, обитающий в диапазоне глубин от 50 до 500 м (Рис. 1). В отличие от *C. grewingkii* он большую часть жизни проводит в толще воды. *C. inermis* является важным элементом пелагической трофической системы Байкала: он потребляет зоопланктон и в свою очередь, служит пищевым объектом для хищных рыб и нерпы (Волерман и Конторин 1983; Петров и др. 1993). *C. inermis* так же, как и *C. grewingkii*, связан с донным субстратом в период размножения. Самки откладывают икру на нижнюю сторону камней на глубине 37–40 м, где в течение всего периода эмбриогенеза (80–90 дней) ее сторожит самец (Коряков 1972). Личинки ведут пелагический образ жизни, питаются копеподами, среди которых доминирует *Epischura baicalensis* (97–100% массы пищи) (Сорокин и Сорокина 1988). В пище взрослых особей *C. inermis* наиболее часто встречается пелагическая амфипода *M. branickii* (в среднем 84.5% массы пищи) и личинки рыб. Донные беспозвоночные, такие как бентические амфиподы, личинки хирономид и ручейников, в пище *C. inermis* встречаются крайне редко, их доля в пищевом комке составляет всего 0.01–5.0% (Дзюба 2004).

Этот вид питается зоопланктоном; его нижняя челюсть заметно выдается вперед; рот большой; длина верхней челюсти достигает 47.9–50.9% длины головы (Талиев 1955). Восходящий отросток на предчелюстной кости редуцирован; зубы редкие, на узком праемахилляре они расположены в 3–4 ряда, среднее количество в каждом ряду около 75 (Сиделева и Механикова 1990). У *C. inermis* так же, как и у *C. grewingkii*, наблюдается дифференциация зубов на мелкие и крупные клыковидные; увеличение размеров зубов связано со способностью *C. inermis* активно ловить и удерживать жертву. Сходное строение зубов характерно также для пелагических планктоноядных цихлид из оз. Малави (Greenwood 1984). Жаберные тычинки у *C. inermis* густые, длинные, на концах слегка изогнутые, невооруженные, сидят довольно редко. Расстояние между тычинками – 0.3–0.8 мм, что составляет 0.4% длины тонкой

жаберной дуги. Строение жаберных тычинок и частота их расположения в наружном ряду первой жаберной дуги предполагает потребление довольно крупных (15–20 мм) пищевых объектов, таких как *M. branickii* и молодь рыб, размеры которых варьируют от 15 до 105 мм (Дзюба 2004).

Плотность *C. inermis* меньше, чем *C. grewingkii*, и колеблется от 1.030 до 1.042 (в среднем 1.036) (Талиев 1955). Эти показатели выше плотности байкальской воды, что свидетельствует об отрицательной плавучести *C. inermis*. Главным фактором, способствующим снижению плотности длиннокрылки так же, как и морских вторичнопелагических рыб, является накопление липидов (Табл. 1). Содержание общих липидов у *C. inermis* зависит от физиологического состояния рыбы и развития половых продуктов (Kozlova 1997). Самки, имеющие хорошо развитые яичники (III стадии зрелости), накапливают липиды в количестве $5.1 \pm 0.3\%$ сырой массы тела. В период нереста (IV–V стадии) содержание липидов уменьшается до $4.1 \pm 0.2\%$; после нереста (VI стадия) оно понижается до $3.2 \pm 0.2\%$. В этот период жизненного цикла рыбы не могут активно плавать и часто сидят на дне. Через месяц после нереста содержание общих липидов достигает своего обычного состояния (9% сырой массы), и рыбы большую часть времени начинают проводить в толще воды. Липиды в основном накапливаются в печени, красных и белых мышцах. Среди классов липидов доминируют триглицериды, их содержание у *C. inermis* чрезвычайно высоко и достигает в печени 82% общих липидов (Kozlova 1997). Печень у *C. inermis* является основным органом накопления липидов; их среднее содержание составляет $11.7 \pm 1.1\%$ у самок и $19.5 \pm 1.3\%$ у самцов, что в 2–3 раза выше, чем другого бентопелагического вида *C. grewingkii*. В красных мышцах *C. inermis* содержится 4.3–4.7% общих липидов. Красные мышцы у *C. inermis* слабо развиты (около 7% массы тела) и вследствие малой массы, не играют существенной роли в достижении нейтральной плавучести. Содержание общих липидов в белых мышцах составляет всего 1.4–1.6% сырой массы, однако суммарная часть липидов большая, так как масса белых мышц достигает 29% общей массы тела рыбы (Табл. 2). Значительное развитие белых мышц у *C. inermis* показывает, что именно они являются основным резерватом липидов, как у вторичнопелагических рыб Антарктики.

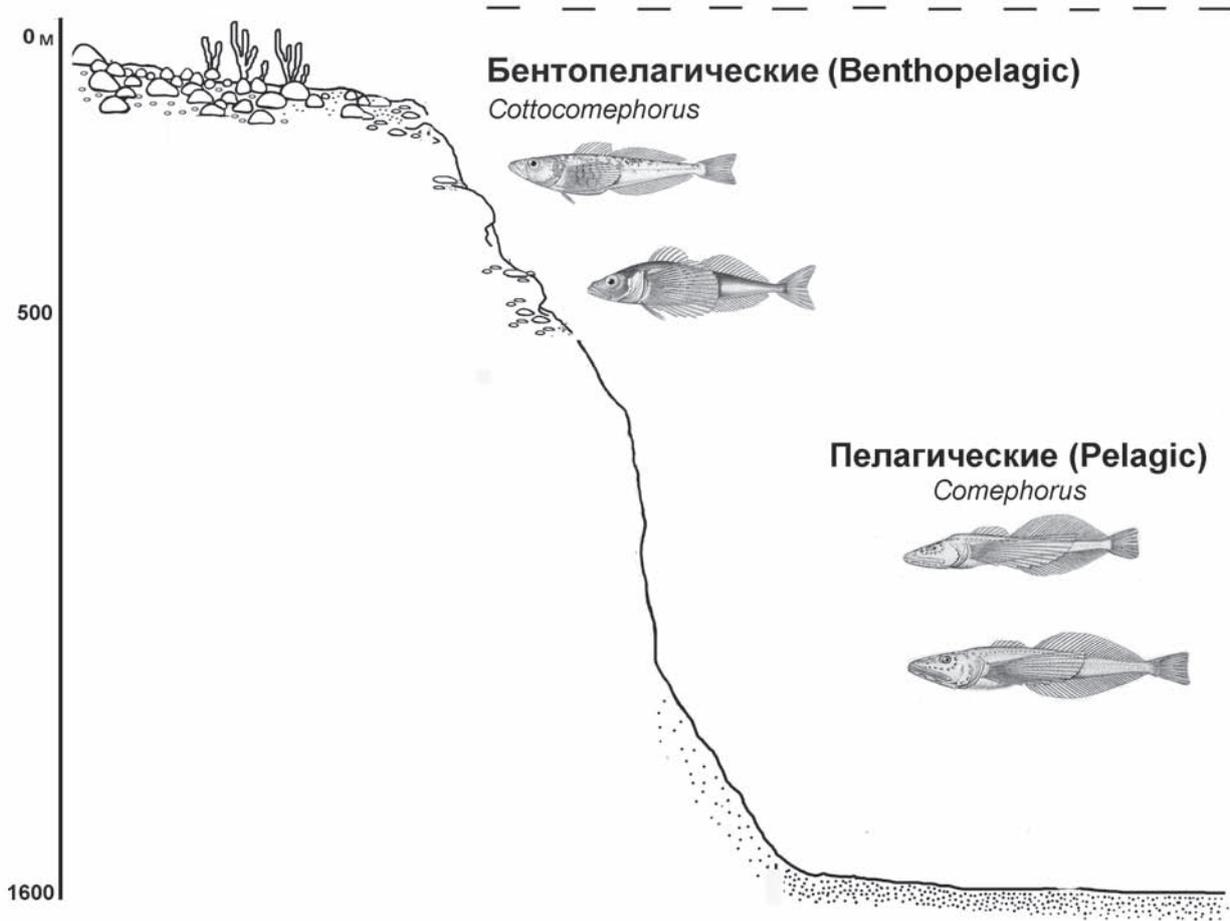


Fig. 1. Vertical distribution of secondary pelagic fish in Lake Baikal.

Облегчение скелета происходит за счет уменьшения его минерализации, которая у *C. inermis* составляет 2.4% (Сиделева и Козлова 1989). Неврокраниум у *C. inermis* довольно широкий, сходный с таковым у прибрежных донных видов, однако кости его облегчены за счет их утончения (Талиев 1955). Вооружение на праеорегсulum слабое; имеется только один маленький острый шип, остальные редуцированы. Уменьшение минерализации, утончение костей и частичная редукция вооружения способствуют облегчению скелета, что важно для уменьшения общей массы рыбы.

Для *C. inermis* характерно обретение «пелагической» окраски, он имеет темную спину и светлые бока, что присуще мелководным эпипе-

лагическим рыбам. Голова и туловище *C. inermis* сжаты с боков; все плавники хорошо развиты. Второй спинной и анальный плавники при плавании несут пассивную функцию; они длинные и смещены к задней части тела. Грудные плавники используются длиннокрылкой при поступательном движении и достигают 36% стандартной длины рыбы. Их площадь почти в 3 раза больше таковой туловища, что связано с более высокой, чем у *C. grewinkii*, приспособленностью этого вида к обитанию в пелагиали (Сиделева и др. 1992). Грудные плавники участвуют не только в плавании, но и в обеспечении равновесия рыбы в воде за счет их движения, причем при плавании длиннокрылка двигает одновременно двумя

Таблица 1. Содержание суммарных липидов в тканях вторичнопелагических рыб из оз. Байкал и Антарктики.
Table 1. Total lipid content of tissues in secondarily pelagic fishes from Lake Baikal and the Antarctic.

Ткань (Tissue)	Относительное содержание суммарных липидов (% сырой массы) Total lipid (% wet weight)					
	Виды рыб (Fish species)					
	<i>Cottomephorus grewingkii</i>	<i>Cottomephorus inermis</i>	<i>Comephorus baicalensis</i>	<i>Comephorus dybowski</i>	<i>Dissostichus* mawsoni</i>	<i>Pagothenia* borchgrevinki</i>
Печень (Liver)	5.6 ± 0.7	11.7 ± 1.1	23.5 ± 2.3	8.7 ± 0.9	21.54 ± 5.92	7.64 ± 1.25
Красные мышцы (Red muscle)	2.4 ± 0.2	4.3 ± 0.3	–	–	15.69–33.19	7.06 ± 1.16
Белые мышцы (White muscle)	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.03	14.5 ± 0.5	2.6 ± 0.1	6.64–22.95	1.91 ± 0.35
Целая рыба (Whole fish)	9.3 ± 1.1	9.1 ± 0.4	38.9 ± 1.2	4.7 ± 0.5	–	–

Примечание: * Данные Clarke et al., 1984.

Note: * Data from Clarke et al. (1984)

плавниками, так же, как криопелагический вид *P. borchgrevinki*.

Плавательное поведение, а также содержание липидов в белых мышцах и печени свидетельствует о том, что байкальские бентопелагические виды *C. grewingkii* и *C. inermis* сходны с антарктическим криопелагическим видом *P. borchgrevinki*. Содержание общих липидов в печени у *P. borchgrevinki* достигает 7.64%, в белых мышцах – 1.80% сырой массы тела, что наиболее сходно с байкальским видом *C. grewingkii*, у которого в печени содержится 6.7%, в белых мышцах – 1.5% общих липидов. Это конвергентное сходство свидетельствует об общих процессах, происходящих у холодноводных рыб при процессе их пелагизации.

Пелагические виды

Comephorus baicalensis – большая голомянка.

Этот пелагический вид является представителем эндемичного семейства *Comephoridae*. *Comephorus baicalensis* – самый глубоководный вид из всех вторичнопелагических рыб оз. Байкал, у которого весь жизненный цикл проходит в мезопелагиали озера (Рис. 1). В летнее время *C. baicalensis* встречается на глубинах от 300 м и до максимальных глубин (1637 м), тогда как в зимнее время он поднимается в эпипелагиаль, ближе к поверх-

ности льда и встречается на глубинах 25–100 м (Талиев 1955; Стариков 1977). Такое распределение *C. baicalensis* вызвано термофобностью этого вида. Он погибает при температуре выше +8.5 °С, поэтому температура воды является основным ограничительным фактором в вертикальном распределении большой голомянки (Талиев 1955). Особенностью *C. baicalensis* является малое число самцов. Их численность составляет 16.7% (общей численности рыб), и по размерам они значительно мельче самок (Стариков 1977). Этот вид яйцеживородящий; для него характерно внутреннее оплодотворение, развитие личинок происходит внутри самки (Черняев 1974). Вероятно, из-за малого количества самцов спаривание у *C. baicalensis* происходит постоянно, поэтому самки с развитыми эмбрионами встречаются в пелагиали круглый год. Тем не менее у *C. baicalensis* можно отметить массовый вымет личинок, который наступает в конце июля и августе.

Трофические адаптации в связи с пелагизацией идут в направлении специализации *C. baicalensis* к питанию активно плавающими и крупными представителями макропланктона и пелагических личинок рыб (Рис. 3). В пище *C. baicalensis* основную роль играет пелагическая амфипода *M. branickii*, содержание которой в пищевом комке варьирует от 10.3 до 93.0% массы пищи (Волерман и Кон-

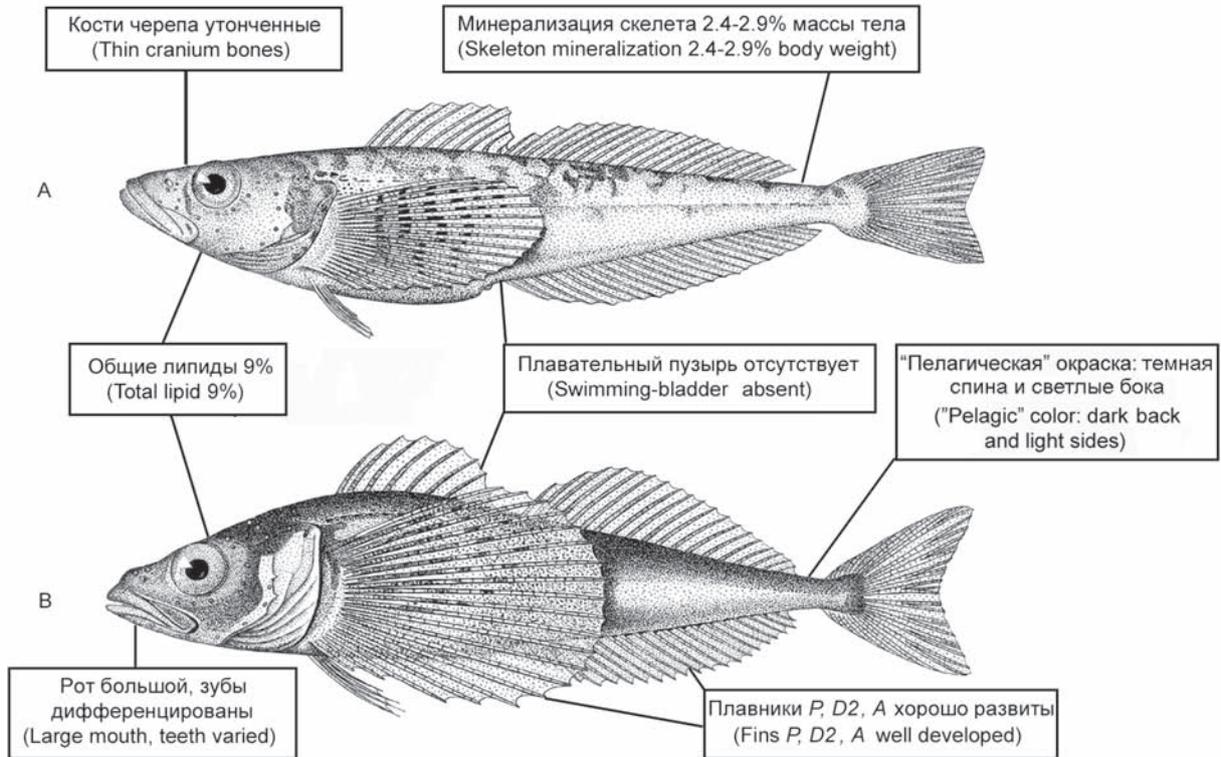


Рис. 2. Приспособления бентопелагических рыб к обитанию в пелагиали озера Байкал: А – *Cottocomephorus grewingkii*; В – *Cottocomephorus inermis*.

Fig. 2. Adaptation of benthopelagic fish to habitation in pelagic zone of Lake Baikal: А – *Cottocomephorus grewingkii*; В – *Cottocomephorus inermis*.

торин 1983; Дзюба 2004). Для лучшего захвата и удерживания сравнительно крупной (15–39 мм) и подвижной пищи, ротовая щель у *C. baicalensis* увеличивается, становится косою и составляет 83% длины головы, что в 1.5–2 раза больше, чем у бентопелагических видов *Cottocomephorus* (Сиделева и Механикова 1990). Удлинение челюстей и редукция восходящего отростка на праемахилларе связаны с потерей выдвигания рта. Это компенсируется за счет развития многочисленных мелких щетинковидных зубов, которые у *C. baicalensis* густо сидят на внутренней и внешней сторонах обеих челюстей. Размер и форма зубов одинаковы, они слегка загнуты назад и образуют 8–10 рядов. Жаберные тычинки имеют булавовидную форму, верхняя поверхность каждой тычинки снабжена 6 длинными выростами, их длина в 1.5 раза превышает таковую самой тычинки. Жаберные тычинки

(16 шт.) густо сидят на длинной и тонкой жаберной дуге, расстояние между ними составляет 1.7–2.5 мм (0.9% общей длины жаберной дуги). Такое строение и расположение жаберных тычинок адаптировано к потреблению сравнительно крупных пищевых объектов. Глаза у *C. baicalensis*, как у других глубоководных рыб, приспособлены к функционированию в условиях низкой освещенности; они имеют выпуклую телескопическую форму, в сетчатке глаза присутствует только палочковый тип рецепторов, т.е. большая голомянка обладает так называемым «сумеречным» зрением (Смирнова 1997).

Плотность *C. baicalensis* варьирует в пределах 0.991–1.030, составляя в среднем 1.010 (Талиев 1955). Величины плотности сходны с таковой байкальской воды, т.е. *C. baicalensis* имеет плавучесть, близкую нейтральной. Так же, как у

Таблица 2. Относительная масса печени, гонад, белых и красных мышц у вторичнопелагических рыб оз. Байкал.**Table 2.** Comparative weight of liver, gonads, white and red muscles in secondarily pelagic fishes from Lake Baikal.

Виды (Species)	Абсолютная длина, мм (Total length, mm)	Масса, г (Weight, g)	Масса печени, % (Liver wet weight, %)		Красные мышцы, % (Red muscle, %)	Белые мышцы, % (White muscle, %)	Масса гонад, % (Gonads wet weight, %)		Число экз. (Number of fish)
			Нагул (Feeding period)	Нерест (Spawning)			Нагул (Feeding period)	Нерест (Spawning)	
<i>Cottocomephorus grewingkii</i>	106.4 ± 0.8	11.4 ± 0.3	2.6	6.4	7.0	32	2.6	27.4	30
<i>Cottocomephorus inermis</i>	128.1 ± 0.8	14.6 ± 0.5	6.7	7.1	7.0	29	2.8	32.6	30
<i>Comephorus dybowski</i>	131.0 ± 1.9	8.7 ± 0.4	0.6	0.4	7.4	30	1.4	15.6	40
<i>Comephorus baicalensis</i>	199 ± 2.2	39.1 ± 1.6	0.6	–*	2.5	41	0.9	–	30

Примечание: * Тире – данные отсутствуют.

Note: *Dash – data absent.

вторичнопелагических рыб Антарктики и бенто-пелагических рыб Байкала, одним из основных механизмов облегчения массы тела является накопление липидов. О том, что у *C. baicalensis* имеется много жира, местные жители знали еще 200 лет назад, и использовали его в медицинских целях. Первые данные о количестве накапливаемого *C. baicalensis* жира опубликованы Талиевым (1955); им показано, что этот вид содержит до 40% общих липидов, которые у *C. baicalensis* концентрируются под кожей, среди мышечных волокон, в полости тела, а также в печени (Табл. 1). Средние показатели накопления общих липидов составляют $38.9 \pm 1.2\%$ сырой массы тела. Белые мышцы у большой голомянки хорошо развиты и достигают 41% массы тела; они содержат $14.5 \pm 0.5\%$ липидов, это в 9 раз больше, чем у бенто-пелагических *Cottocomephorus*, и в 3 раза больше, чем у антарктического *D. mawsoni* (Clarke et al. 1984; Kozlova and Khotimchenko 2000). Поскольку *C. baicalensis* является пассивным пловцом, передвигается на короткие расстояния и часто «зависает» в толще воды; красные мышцы у него развиты очень слабо, их суммарная масса составляет всего 2.5% общей массы тела (Табл. 2). Хотя содержание липидов в красных мышцах не изучалось, их суммарная масса настолько мала, что очевидно, они практически не участвуют в

облегчении тела. Накопление липидов в печени *C. baicalensis* достигает 23.5%, но печень у этого вида очень маленькая; ее масса составляет всего 0.6% массы тела, поэтому печень (как и красные мышцы) не играет существенной роли в достижении этим видом нейтральной плавучести.

Таким образом, в облегчении массы тела *C. baicalensis* основная роль принадлежит липидам, которые накапливаются в белых мышцах, полости тела и под кожей. У *C. baicalensis* почти 40% сырой массы тела составляют липиды, плотность которых меньше таковой байкальской воды. Среди вторичнопелагических рыб, только этому виду свойственно столь высокое содержание липидов, при котором масса общих липидов сопоставима с массой мышечной ткани рыбы.

Помимо накопления большого количества липидов, облегчению рыбы также способствует уменьшение минерализации скелета, утончение костей и их редукции. У *C. baicalensis* зольный остаток составляет 1.6% общей массы тела. Это – самый низкий показатель минерализации у байкальских вторичнопелагических коттоидных рыб, однако он значительно (в 3–4 раза) выше, чем у антарктических вторичнопелагических рыб, у которых зольность менее 1% массы тела (Eastman 1988). Кости черепа у *C. baicalensis* очень тонкие, пористые, пронизаны мельчайшими отверстиями,

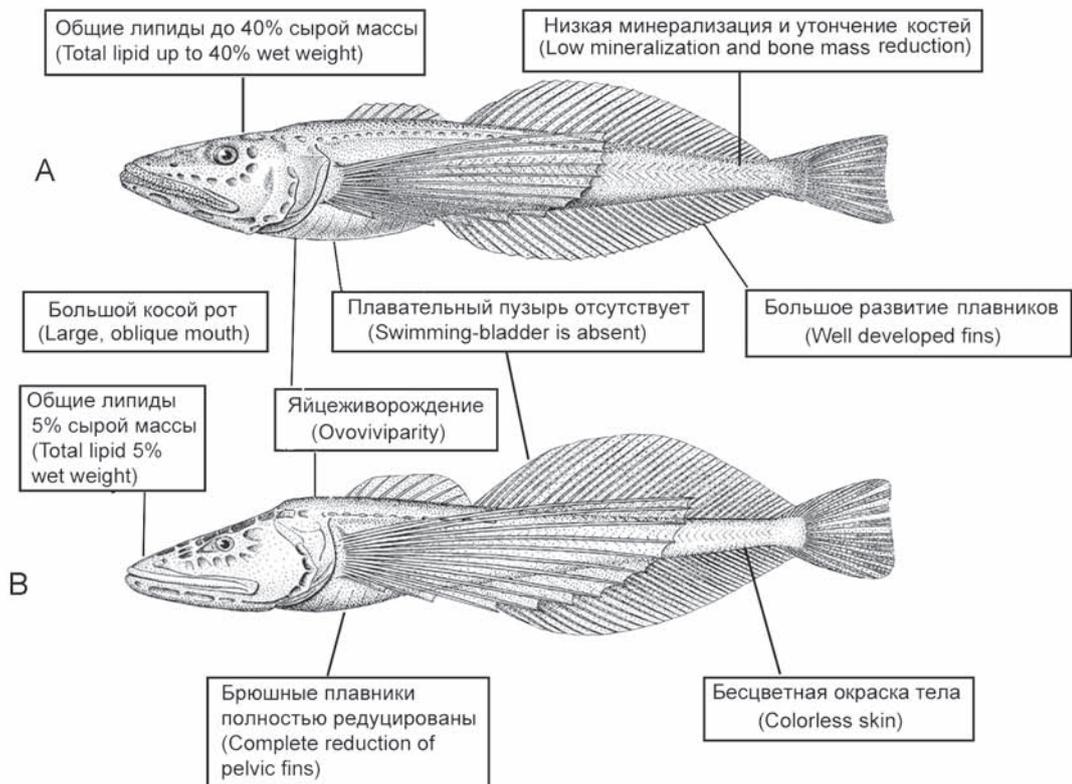


Рис. 3. Приспособления мезопелагических рыб к обитанию в пелагиали оз. Байкал: А – *Comephorus baicalensis*; В – *Comephorus dybowski*.

Fig. 3. Adaptation of mesopelagic fish to habitation in pelagic zone of Lake Baikal: А – *Comephorus baicalensis*; В – *Comephorus dybowski*.

обеспечивающими накопление в них жира (Талиев 1955). Кости неврокраниума, в которых проходят каналы сейсмочувствительной системы, имеют огромные фонтанели, с очень узкими костными мостиками, что, несомненно, способствует облегчению черепа. Облегчение скелета достигается также за счет полной редукции пояса брюшных плавников, т.е. отсутствуют не только плавники, но и кости, их поддерживающие.

Для поддержания равновесия *C. baicalensis* в толще воды большое развитие получили грудные, спинные и анальный плавники, общая площадь которых в 2.5 раза больше площади тела. Поскольку плавание рыбы происходит за счет локомоторных движений задней части туловища, второй спинной и анальный плавники смещены назад и доходят до основания крайних лучей хвостового плавника (Сиделева и др. 1992). Грудные плавни-

ки у *C. baicalensis*, в отличие от бентопелагических видов, не участвуют в поступательном движении рыбы и служат исключительно для удержания рыбы в состоянии равновесия. Они очень узкие и длинные, максимально приближены к тяжелой части тела, поскольку располагаются сразу за головой. Их длина достигает 38% стандартной длины тела. Грудные плавники не несут локомоторной функции, при наличии у *C. baicalensis* нейтральной плавучести их развитие является достаточным для выполнения роли горизонтальных рулей и несущих плоскостей. Окраска тела у *C. baicalensis* бесцветная, только у неполовозрелых экземпляров на спине, верхней части головы и у основания хвостового плавника присутствуют отдельные меланофоры звездчатой формы. Такая окраска типична для морских мезопелагических рыб (Парин 1968).

***Comephorus dybowski* – малая голомянка.** Это – самый многочисленный в Байкале вторичнопелагический вид, который обитает в пелагиали озера и встречается на разных глубинах в зависимости от сезона года; в летнее время – от 170 до 1637 м, зимой – от 10 до 1600 м. Лимитирующим фактором, ограничивающим вертикальное распределение *C. dybowski*, как и *C. baicalensis*, является температура воды. Поскольку температура воды свыше +9 °С для этого вида летальна, *C. dybowski* обычно встречается в холодных водах с температурами +4–5 °С (Талиев 1955). Для *C. dybowski* также характерно малое число самцов; они составляют всего 32.4% общей численности рыб, однако это почти в 2 раза больше, чем у *C. baicalensis* (Стариков 1977). Этот вид яйцеживородящий, имеющий внутреннее оплодотворение и развитие, массовый вымет личинок приходится на февраль–март (Коряков 1964).

Пищей для *C. dybowski* служат планктонные беспозвоночные. У молоди длиной 18–47 мм это – копеподы (*Epischura baicalensis* – 78.8% массы пищи) и пелагическая амфипода (*M. barnickii* – 17.1%). В пище взрослых особей доля копепод снижается до 3–31%, а доля амфиподы возрастает до 61–97% массы пищевого комка (Волерман и Конторин 1983; Дзюба 2004). Трофические адаптации в связи с зоопланктоноядностью развиваются в том же направлении, что и у *C. baicalensis*: косое расположение рта, удлинение челюстей (67% длины головы), редукция восходящего отростка на граемахилляре, развитие многочисленных зубов на внутренней и наружной стороне челюстей (Рис. 2). Жаберные тычинки у *C. dybowski* листовидной формы, наверху находятся 6–10 длинных выростов. На длинной и тонкой жаберной дуге сидят 24–28 тычинок, расстояние между которыми варьирует в пределах 1.7–2.5 мм (0.9% длины жаберной дуги). Увеличение размеров тычинок и их выростов при одновременном уменьшении расстояния между ними в наружном ряду первой жаберной дуги связано с питанием более мелкими планктонными организмами. Так, при питании пелагической амфиподой в пище *C. dybowski* доминируют экземпляры длиной 11–16 мм; у другого пелагического вида (*C. baicalensis*) в пищевом комке представлены более крупные особи – 15–18 мм (Стариков 1977). Такие размерные предпочтения снижают межвидовую пищевую конкуренцию экологически сходных

сиблинговых видов, которые питаются одним и тем же пищевым объектом.

Плотность *C. dybowski* варьирует от 1.030 до 1.045, составляя в среднем 1.036 (Талиев 1955). Эти показатели выше, чем у *C. baicalensis* (1.010), и сходны со значениями плотности у бентопелагического *C. inermis* (1.036). Удельная плотность *C. dybowski* выше таковой воды в оз. Байкал, это означает, что малая голомянка, как и бентопелагические виды (*C. grewingkii* и *C. inermis*) имеет отрицательную плавучесть. Однако в отличие от них *C. dybowski* не связан с дном, весь его жизненный цикл проходит в толще воды. Этот вид так же, как и другие вторичнопелагические рыбы, накапливает липиды, удельная плотность которых меньше, чем байкальской воды. Содержание общих липидов у *C. dybowski* невелико и составляет 4.7% (сырой массы). Это – самое низкое содержание общих липидов среди байкальских вторичнопелагических рыб (Табл. 1). Сходный с *C. dybowski* уровень общих липидов (4.7%) имеет антарктический клыкач *D. mawsoni* (Eastman 1988). Другой байкальский вид рода *Comephorus* (*C. baicalensis*) содержит общих липидов в 8 раз больше (38.9%), чем *C. dybowski*. Наибольшее количество липидов у *C. dybowski* содержится в печени, их концентрация достигает $8.7 \pm 0.9\%$. Однако печень у этого вида крайне мала: ее масса составляет всего 0.4–0.6% массы тела, поэтому она практически не играет роли в достижении рыбой нейтральной плавучести. В мышцах *C. dybowski* накапливается липидов значительно меньше, чем в печени; их содержание составляет всего $2.6 \pm 0.1\%$ (Kozlova and Khotimchenko 2000). Хотя содержание липидов в мышцах невелико, масса мышечной ткани у *C. dybowski* достигает 37.4%, поэтому именно они играют основную роль в облегчении этой рыбы. Облегчение скелета у *C. dybowski* происходит в основном за счет утончения и редукции костей. Кости нев록раниума тончайшие, совершенно прозрачные, имеющие огромные фонтанели для сенсорных каналов (Талиев 1955; Сиделева 1982). У *C. dybowski* так же, как и у *C. baicalensis*, полностью редуцирован пояс брюшных плавников, однако минерализация скелета сравнительно высокая, зольный остаток составляет 2.5% массы тела.

Главной отличительной особенностью *C. dybowski* от других вторичнопелагических рыб является чрезвычайное развитие плавников, общая

площадь которых составляет более 200% площади тела рыбы. Среди всех плавников наибольшее развитие получили грудные, длина которых достигает более 55% стандартной длины тела, а площадь – 135%, что сопоставимо с размерами грудных плавников у летучих рыб. Однако у *C. dybowski* грудные плавники не участвуют в плавании: во время движения рыбы они слегка прижаты к телу, т.е. находятся под небольшим углом по направлению движения, что создает поперечные силы, удерживающие рыбу в положении равновесия (Алеев 1963). Когда скорость поступательного движения уменьшается и наступает торможение, рыба максимально расправляет грудные плавники, и они располагаются перпендикулярно продольной оси тела. Столь сильное развитие грудных плавников у *C. dybowski* свидетельствует об их важной роли в качестве передних рулей и несущих плоскостей, а также о высокой степени специализации этого вида к жизни в толще воды. Второй спинной и анальный плавники длинные (свыше 50% *SL*), смещены к задней части тела, доходят до основания краевых лучей хвостового плавника и выполняют пассивную локомоторную функцию. Столь сильное развитие всех плавников, наряду с латеральным уплощением туловища, является наиболее существенным приспособлением *C. dybowski* 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Адаптивные процессы, связанные с приспособлением донных беспузырных рыб к обитанию в толще воды, идут в сходных направлениях у вторичнопелагических рыб Байкала и Антарктики. Основная роль в обретении нейтральной плавучести принадлежит липидам, которые накапливают все вторичнопелагические рыбы Байкала и Антарктики. Лидером в накоплении липидов является байкальский пелагический вид *C. baicalensis*, содержание общих липидов у которого может достигать 40% (сырой массы). У всех других вторичнопелагических видов (*C. grewingkii*, *C. inermis* и *C. dybowski*) среднее содержание липидов варьирует в пределах 4–9%.

Большей частью липиды накапливаются в печени, красных и белых мышцах, однако основную роль в накоплении липидов играют белые мышцы, так как они составляют у этих видов от 30 до 40% массы тела. Печень и красные мышцы практически не участвуют в создании нейтральной плавучести из-за малых размеров.

Известно, что для повышения плавучести рыбы используют такие классы липидов как пристан или воска (Love 1970). Липиды байкальских вторичнопелагических рыб не содержат воска и представлены в основном триглицеридами. Возможно, байкальские рыбы, аналогично антарктическим рыбам, используют триглицериды, потому что они гидролизуются в пищеварительной системе быстрее, чем воска, что более приемлемо для холодноводного метаболизма этих рыб.

Облегчение скелета происходит за счет уменьшения минерализации, утончения и редукции костей. У байкальских вторичнопелагических рыб, в сравнении с антарктическими, минерализация скелета довольно высокая, так как зольный остаток составляет 1.6–2.9% общей массы тела, что в 8–10 раз больше, чем у антарктических видов. Облегчение скелета у байкальских вторичнопелагических рыб в основном достигается за счет утончения и пористости костей, которые пронизаны многочисленными отверстиями для накопления жира. У *Comephorus* большую роль в облегчении скелета играет редукция брюшных плавников и поддерживающих их костей.

Для поддержания положения равновесия и образования несущих поверхностей у вторичнопелагических рыб Байкала служит большое развитие плавников, которое у *C. dybowski* достигает своего максимального развития, так как общая площадь его плавников в 2 раза превышает площадь тела.

Трофические адаптации у вторичнопелагических рыб (в связи с пелагизацией) идут в направлении питания активно плавающими и крупными представителями макропланктона, пелагической амфиподой *M. branickii*, что дает этим видам преимущество перед другими его потребителями. 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 озерах 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.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 10-04-10050-к. Авторы благодарят д.б.н. О.С. Воскобойникову и д.б.н. А.В. Балущкину за советы и критические замечания.

ЛИТЕРАТУРА

- Андряшев А.П. 1964. Обзор фауны рыб Антарктики. В кн.: *Исследования фауны морей*, 2(10). Наука, Москва–Ленинград: 355–386.
- Андряшев А.П. 1986. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики. *Труды Зоологического института АН СССР*, 153. Наука, Ленинград: 9–45.
- Балушкин А.В. 1984. Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб. Наука, Ленинград, 140 с.
- Волерман И.Б. и Конторин В.В. 1983. Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале. Наука, Новосибирск, 248 с.
- Воскобойникова О.С. 1982. Изменения висцерального скелета в процессе пелагизации рыб семейства *Nototheniidae*. *Труды Зоологического института АН СССР*, 114: 67–76.
- Дзюба Е.В. 2004. Исследование пищевых стратегий пелагических рыб Байкала. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Институт биологии внутренних вод, Борок, 24 с.
- Зубин А.А. 1992. Питание байкальских бентопелагических подкаменщиковых рыб *Scorpaeniformes* (Cottoidei). *Вопросы ихтиологии*, 32: 147–151.
- Карабанов Е.Б. 1999. Геологическое строение осадочной толщи озера Байкал и реконструкции изменений климата Центральной Азии в позднем кайнозое. Диссертация в виде научного доклада доктора геолого-минералогических наук. Институт литосферы окраинных и внутренних морей РАН, Москва, 72 с.
- Колокольцева Э. М. 1968. Морфометрическая характеристика Байкала. В кн.: Флоренсов Н.А. (ред.). Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. Наука, Москва: 183–188.
- Коряков Е.А. 1964. Биология, ресурсы и хозяйственное значение голомянок. *Труды Лимнологического института СО АН СССР*, 2. Наука, Москва: 3–75.
- Коряков Е.А. 1972. Пелагические бычковые Байкала. Наука, Москва, 155 с.
- Логачев Н.А. 2003. История и геодинамика Байкальского рифта. *Геология и география*, 44: 391–406.
- Нагорный В.К., Волерман И.Б., Сиделева В.Г., Косторной С.А. и Завьялова Т.Я. 1984. Состояние запасов голомянко-бычковых рыб и использование их омулем. В кн.: Норенко Д.С. (ред.). Вопросы развития рыбного хозяйства в бассейне озера Байкал. Промрыбвод, Ленинград: 72–78.
- Парин Н.В. 1968. Ихтиофауна океанической эпипелагиали. Наука, Москва, 185 с.
- Петров Е.А., Сиделева В.Г., Стюарт Б. и Мельник Н.Г. 1993. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 5. Нырятельное поведение и экология питания. *Сибирский биологический журнал*, 6: 32–40.
- Сиделева В.Г. 1982. Сейсмодатированная система байкальских подкаменщиковых рыб в связи с их экологией. Наука, Новосибирск, 147 с.
- Сиделева В.Г. и Козлова Т.А. 1989. Специализация коттоидных рыб (Cottoidei) к обитанию в пелагиали Байкала. *Доклады АН СССР*, 306: 1499–1501.
- Сиделева В.Г. и Механикова И.В. 1990. Пищевая специализация и эволюция керчаковых рыб (Cottoidei) озера Байкал. *Труды Зоологического института АН СССР*, 222: Ленинград: 144–161.
- Сиделева В.Г., Фиалков В.А. и Новицкий А.Л. 1992. Плавательное поведение и его связь с внешним строением у вторичнопелагических коттоидных рыб (Cottoidei) оз. Байкал. *Вопросы ихтиологии*, 32: 138–143.
- Смирнова О.Г. 1997. Строение органов зрения байкальских подкаменщиковых рыб (Cottoidei) в связи с особенностями их экологии: Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Иркутский государственный университет, Иркутск, 23 с.
- Сорокин В.Н. и Сорокина А.А. 1988. Биология молоди промысловых рыб Байкала. Наука, Новосибирск, 216 с.
- Стариков Г.В. 1977. Голомянки Байкала. Наука, Новосибирск, 94 с.
- Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала. Академия наук СССР, Москва–Ленинград, 603 с.
- Талиев Д.Н. и Коряков Е.А. 1949. Естественный удельный вес байкальских Cottoidei. *Доклады АН СССР*, 68: 169–172.
- Черняев Ж.А. 1974. Морфоэкологические особенности размножения и развития большой голомянки *Comephorus baicalensis* (Pallas). *Вопросы ихтиологии*, 6: 990–1003.
- Черняев Ж.А. 1985. Размножение и развитие длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Jakowlew) (Cottidae) оз. Байкал. *Вопросы ихтиологии*, 25: 794–807.

- Шерстянкин П.П., Алексеев С.П., Абрамов А.М., Ставров К.Г. Де Батист М., Хус Р., Канальс М. и Касамор Х.Л. 2006.** Батиместическая электронная карта озера Байкал. *Доклады Академии Наук*, **408**(1): 102–107.
- Шимараев М.Н. 1977.** Элементы теплового режима озера Байкал. Наука, Новосибирск, 149 с.
- Clarke A., Doherty N., DeVries A.L. and Eastman J.T. 1984.** Lipid content and composition of three species of Antarctic fish in relation to buoyancy. *Polar Biology*, **3**: 77–83.
- DeVries A.L. and Eastman J.T. 1978.** Lipid sacs as a buoyancy adaptation in an Antarctic fish. *Nature*, **271**: 352–353.
- Eastman J.T. 1979.** Buoyancy and morphological studies of Antarctic fishes. *Antarctic Journal of the United States*, **14**: 164–166.
- Eastman J.T. 1988.** Lipid storage systems and the Biology of two neutrally buoyant Antarctic Notothenioid fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **90**(3): 529–537.
- Eastman J.T. and DeVries A.L. 1981.** Buoyancy adaptations in a swim-bladderless Antarctic fishes. *Journal Morphology*, **167**: 91–102.
- Eastman J.T. and DeVries A.L. 1982.** Buoyancy studies of notothenioid fishes in McMurdo Sound, Antarctica. *Copeia*, **2**: 385–393.
- Greenwood P.H. 1984.** What is a species flock? In: A.A.Echelle and I. Kornfield (Ed.). Evolution of fish species flocks. University of Maine at Orono, Orono: 13–20.
- Kozlova T.A. 1997.** Seasonal cycles in total chemical composition of two Lake Baikal benthic-pelagic sculpins (*Cottocomephorus*, Cottoidei). *Journal of Fish Biology*, **50**: 734–743.
- Kozlova T.A. 1998.** Lipid class composition of benthic-pelagic fishes (*Cottocomephorus*, Cottoidei) from Lake Baikal. *Fish Physiology and Biochemistry*, **19**: 211–216.
- Kozlova T.A. and Khotimchenko S.V. 2000.** Lipids and fatty acids of two pelagic cottoid fishes (*Comephorus* spp.) endemic to Lake Baikal. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **127**: 477–485.
- Love R.M. 1970.** Depletion. In: The Chemical Biology of Fishes. 1. Academic Press, London & New York: 222–257.
- Sideleva V.G. 2003.** The endemic fishes of Lake Baikal. Backhuys Publisher, Leiden, 270 p.
- Smith, G.R. 1975.** Fishes of the Pliocene Glenns Ferry Formation, south-west Idaho. *Papers of paleontology*, **5**(14): 1–68.
- Smith, G.R. 1987.** Fish speciation in a Western North American Pliocene rift lake. *Palaios*, **2**: 436–445.

Представлена 1 октября 2010; принята 10 октября 2010.