Journal of Siberian Federal University. Biology 2 (2012 5) 169-183
~ ~ ~

УДК 597. 0/5. 11

Биология голомянок (*Comephoridae*) и их роль в формировании продуктивности озера Байкал

Ж.А. Черняев*
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия 117071, Москва, Ленинский пр., 33 [1]

Received 7.06.2012, received in revised form 14.06.2012, accepted 21.06.2012

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

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

О степени воздействия популяций байкальских эндемичных рыб большой *Comephorus baicalensis* (Pallas, 1776) и малой *Comephorus dybowski* (Korotneff, 1905) голомянок на продукционные возможности Байкала можно судить по их высокой численности. Биомасса всех населяющих Байкал голомянок разными авторами определяется в количестве от 36 до 150 тыс. т (Коряков, 1964; Стариков, 1977; Волерман, 1983). При этом тысяча тонн биомассы голомянок обоих видов и разноразмерно-возрастного состава соответствует численности от 0,9 до 9,1 млрд (среднее 5,0) особей. Голомянки совершают суточные вертикальные (никтимеральные) миграции. Днем они опускаются из верхних слоев озера ко дну, где они питаются, роясь в придонных отложениях, а ночью поднимаются к поверхности, где становятся объектами питания байкальского тюленя (нерпы) *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788), в ежесуточный рацион которого входит около 3 кг этих рыб. В про-

* Corresponding author E-mail address: gerarchernyaev@mail.ru
[1] © Siberian Federal University. All rights reserved

цессе никтимеральных миграций, связанных со всплытием с максимальных глубин в 1620 м (средняя глубина Байкала – 1500 м), голомянки на поверхности своего тела, а также в кишечнике выносят в верхние слои вод озера определенное количество донных отложений. Поднятые со дна биогенные вещества при плавании рыб смываются с их тела, а также попадают в воду с фекальными выделениями нерпы, «удобряя» эпилимнион озера. При среднем количестве солнечных дней в Среднем Байкале, составляющем 234,7 в год, в поверхностных водах озера за счёт поднятых со дна биогенов осуществляется активный процесс фотосинтеза с образованием первичной продукции в количестве около 21 т/га в год (Поповская, 1971). Ежедневным отъёмом части иловых отложений и их переносом в поверхностные воды можно объяснить несоответствие возраста древнего озера и незначительную мощность четвертичных донных отложений.

Краткая история исследований биологии голомянок

Первоначальной целью наших исследований было закрытие одного из белых пятен в описании эмбрионально-личиночного развития живородящих рыб: большой голомянки – *C. baicalensis* и малой голомянки – *C. dybowski*. До семидесятых годов прошлого столетия не существовало почти никаких сведений, кроме рисунка эмбриона голомянки, опубликованного Крыжановским в 1950 г. Исследования голомянок проведены автором в период с 1965 по 1971 г. на базе Лимнологического института Сибирского отделения АН СССР в пос. Листвянничное (Листвянка). Голомянок отлавливали по открытой воде озера Байкал с борта научно-исследовательского судна (класса СРТ водоизмещением 550 т) «Г.Ю. Верещагин». Траления начинались в конце мая с открытием навигации, продвигаясь из южной котловины озера по мере очищения поверхности ото льда до северной оконечности Байкала, и завершались в конце декабря непосредственно перед ледоставом. Лов осуществлялся на глубинах 50, 150, 350, 750, 1100 м (над максимальными глубинами) главным образом в ночное время в течение 30 мин при скорости судна 5,4 км/ч (3 узла). Пробы собирали при помощи разноглубинного депрессорного трала системы Айзекса-Кидда с площадью раскрытия 10 кв. м, длиной сетного мешка 6 м, с ячеей 6 мм. Только для описания эмбриогенеза большой голомянки было осуществлено свыше 600 тралений (300 часов). Во время сильных осенних штормов сбор материала и работы на палубе судна в условиях обледенения были весьма затруднены, а траления не всегда возможны. Позже, обычно к наступлению нового года, когда Байкал полностью покрывался льдом, сбор материала проводили исключительно жаберными сетями. Сети с ячеей 20 мм ставили вблизи здания Лимнологического института на глубины 150 и 250 м.

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

На основании собственных и литературных данных рассмотрим возможную роль

большой и малой голомянок в годовых продукционных циклах Байкала. Настоящая статья не является обзором исследований ученых-лимнологов оз. Байкал, а выступает результатом критического осмысления полученных результатов, пропущенных наблюдателями фактов и их несоответствий. Выполненный анализ позволил иначе оценить воздействие голомянок на гидробиоценоз озера Байкал.

Особенности биологии и образа жизни голомянок

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

Большая голомянка – эндемик оз. Байкал, является живородящей рыбой (Талиев, 1955), приурочена к открытым глубоководным районам озера, населяет всю толщу вод Байкала, ведет пелагический образ жизни, совершая суточные вертикальные (никтимеральные) миграции: днем опускается до дна, ночью поднимается к поверхности.

Максимальных размеров самки достигают при длине 210 мм, а самцы – 145 мм. Половая зрелость у самцов наступает при длине тела 105 мм в возрасте 3+, а у самок – при длине 118 мм в возрасте 3+ (Коряков, 1972; Стариков, 1977; Сиделёва, 2002). Половой диморфизм у большой голомянки ярко выражен в виде разноразмерности одновозрастных самок и самцов, а также и частей их тела и органов. У самок этого вида достаточно крупные глаза расположены по бокам головы, но у самцов они намного больше по сравнению с размерами головы, сильно навыкате и направлены вверх и вперед, что, возможно, имеет определенное функциональное значение. Вероятно, при низком уровне освещенности ниже 100-метровой изобаты самцы при спаривании в дополнение к органам боковой линии используют зрительные анализаторы, обеспечивая введение копулятивного органа в половые пути самки (Черняев, 1974) и инициируя процессы оплодотворения, активации, оводнения и набухания яйцеклеток. Соотношение полов у большой голомянки: 83,3 % самок и 16,7 % самцов (Стариков, 1977).

Как у всех подкаменщиковых рыб Байкала, у самцов голомянок в период нереста наблюдается гиперфункция мочеполовой системы с гипертрофией мочевого пузыря. Как показали наши наблюдения (Черняев, 1971, 1974) и последующие исследования (Дмитриева, Остроумов, 1984), выделяемая самцами моча играет роль феромонов-аттрактантов, привлекающих самок к спариванию и нересту.

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

пасов. Единичные самки с развивающимися эмбрионами встречаются круглый год. Эмбриональное развитие продолжается ориентировочно 90 суток при средней температуре воды Байкала +3,2 °С (Галазий, 1988). Выметывание самками большой голомянки личинок длиной 9,4 мм происходит с конца июня по октябрь на той глубине (25-100 м), где концентрируются объекты их питания (зоопланктон).

Средняя плодовитость большой голомянки в зависимости от длины тела (150 – 250 мм) и массы особи (33,0 – 105,2 г) варьирует от 1200 ±15 до 2675±26 икринок (Коряков, 1964; Черняев, 1974; Стариков, 1977; Сиделёва, 2002). Диаметр набухшей икринки на ранних этапах по мере развития зародыша увеличивается с 1,1 на этапе оплодотворения до 1,3-1,5 мм. В дальнейшем после этапа органогенеза и до этапа вылупления диаметр икринок увеличивается до 1,6-2,4 мм за счет дополнительного оводнения, что увеличивает брюшную полость тела рыб. По данным Корякова (1964), 89 % самок большой голомянки после выметывания личинок погибают и за счет жировых включений, составляющих до 44,3 % от массы тела (Стариков, 1977), всплывают к поверхности и становятся добычей нерп и чаек. Оставшиеся в живых спариваются повторно, о чем свидетельствует обнаружение в гонадах самок с созревающей икрой на четвертой и пятой стадиях развития, частично резорбированных эмбрионов предыдущего цикла размножения с пигментированными меланином глазами.

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

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

отличие от большой голомянки, опускается на дно, так как жирность тканей их тела значительно меньше и составляет только 8 % (Стариков, 1977). Личинки малой голомянки держатся рассеянно от поверхности до глубины 500 м и не совершают суточных миграций. У мальков голомянок по мере их роста, совершенствования плавательных движений и способности преодолевать все большие расстояния и глубины, как и у взрослых рыб, также вырабатываются суточные вертикальные миграции (Талиев, 1955).

Благодаря живорождению оба вида голомянок производят значительное количество жизнеспособной молоди, чем и обусловлена большая общая численность их популяций. Так, в 1971 г. численность малой голомянки определена в 32,0±4,7 млрд экз., а биомасса в 66,5±8,6 тыс. тонн. Численность большой голомянки, рассчитанная в этом же 1971 г., составила 9,2 ± 1,1 млрд экз., биомасса 82,5 ± 12,2 тыс. т (Стариков, 1977).

Некоторые особенности морфологии тела и анатомии голомянок

В контексте данной статьи важно обратить внимание на такие особенности анатомии обоих видов голомянок, как гипертрофированные органы боковой линии, мощно развитые в головном отделе каналы сейсмосенсорной системы (Сиделёва, 1980, 1982), большие размеры грудных, спинного и анального плавников. Почти четверть тела голомянок составляет голова с огромной, заполненной зубами пастью. Голова сужена с боков, а ее длина в три раза больше ширины. Косо расположенный рот образован длинными, далеко заходящими за вертикаль заднего края глаза челюстями. Мелкие, волосковидные зубы загнуты назад и расположены на внутренней и наружной сторонах челюстей. Ротовой аппарат обоих видов голомянок имеет оригинальное строение: он напоминает гидробиологический трал – «скоростную сеть Яшнова» для сбора материала на малых глубинах водоемов. Жаберные перепонки разделены между собой и не прикреплены к межжаберному промежутку, жаберные дуги тонкие и длинные, а сами жаберные отверстия очень широкие (Сиделёва, 2002). Именно через них и очень объемную при раскрытии пасть голомянки, охотясь, процеживают жидкий донный ил и легко освобождаются от несъедобных компонентов, пропуская их через ротовую полость при энергичном плавании, используя встречный водный поток. При этом голомянки жаберными тычинками (в количестве от 12 до 16 шт.) отфильтровывают захваченные организмы бентоса. Оснащенные длинными щетинками для удержания мелких объектов питания, жаберные тычинки представляют собой короткие, булавовидные образования. Жаберные лепестки голомянок крайне слабо развиты для обеспечения кислородом внутриутробного развития большого количества эмбрионов (Гулидов, 1963). Тем не менее отсутствие чешуйного покрова и достаточно крупное сердце у малоподвижных рыб обеспечивают дополнительное кожное дыхание посредством прокачки через окрашенные красной кровью капилляры эпидермиса при высоком (11,7–11,9 мг/л у поверхности и 9,9–10,6 мг/л у дна) насыщении байкальской воды кислородом (Галазий, 1988).

Никтимеральные миграции голомянок и их роль в переносе донных отложений

Работы исследователей ихтиофауны пелагиали и абиссали Байкала выявили поведенческую специфику голомянок в виде суточных вертикальных (никтимеральных) миграций (Верещагин, Сидорычев, 1929; Та-

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

При ночных тралениях и обработке материала автору часто приходилось констатировать загрязнение илом ротовой полости и кожных покровов половозрелых голомянок, в особенности их гипертрофированных органов боковой линии головного отдела. В мощно развитых каналах сейсмосенсорной системы, а также в жаберно-челюстном аппарате также были обнаружены значительные загрязненные донными отложениями участки. Факт загрязнения вначале приписывался неряшливой работе палубной команды после поднятия со дна ударно-поршневой грунтоборной трубки (конструкции Кудинова) или дночерпателя Петерсена. Объяснение этого феномена, как было установлено много позже при погружении гидронавтов в батискафах на дно Байкала (Кожова и др., 1979), состоит в особенностях биологии голомянок, активно роющихся в донных отложениях.

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

При исследовании нектобентических сообществ дна Байкала в 1977 г. гидронавты из батискафа «Pices» наблюдали (Кожова и др., 1979), как голомянки в дневное время «зависали» над поверхностью дна озера. Они чётко ориентировались на копошащиеся в жидком поверхностном слое ила организмы и стремительно процеживали его через рот, активно поглощая, вероятнее всего, гаммарид (*Gammaridae*) и олигохет (*Oligochaeta*). Для Байкала уже описано 194 вида червей, распределение биомассы олигохет по глубинам и грунтам следующее: на глубине 256 м на слабо заиленном песке – 27 г/м^2, на глубине 875 м в мелкоалевритовом илу – 38 г/м^2 и на глубине 1202 м также в мелкоалевритовом илу – 32 г/м^2 (Семерной, 2004). Ссылаясь на работу Черепанова (1970), Семерной (2004) констатирует,

что отчетливо прослеживается закономерное увеличение населенности олигохетами мелкоалевритовых и глинистых илов, содержащих наибольшее количество органического вещества. Биомасса олигохет составляет 1,84 и 2,49 % от воздушно-сухой массы ила в нижнем и верхнем слоях соответственно. В верхних слоях ила, 0-7 см, массовым видом олигохет является *Lamprodrillus inflatus*, достигающий 97 % от численности сообщества. Его доля снижается в слое 15-21 см, где наблюдается некоторый дефицит кислорода. Здесь преобладает *Rhynchelmis brachycephala*, обладающий более плотной мускулатурой. Именно в поверхностном желеподобном слое донных отложений, в котором конкурируют за оседающее органическое вещество олигохеты с эктофагами-эндобионтами – донными амфиподами, и охотятся голомянки.

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

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

Фитопланктон. Несмотря на ультраолиготрофность Байкала, слабую минерализацию воды в пределах 0,12 ‰ (промилле) (Вотинцев, 1961), ограниченный приток биогенов с водосборной площади и низкотемпературный режим водных масс, озеро обладает двумя биопродукционными максимумами. Первый наблюдается подо льдом с февраля по июнь, когда непосредственно под поверхностью льда и до глубины 50-70 м под воздействием солнечной радиации происходит интенсивное цветение диатомовых водорослей (*Diatomea)*, главным образом мелозиры – *Melosira baicalensis* (C. Meyer) Wisl. и циклотеллы – *Cyclotella baicalensis* Skv., провоцирующее активное размножение зоопланктона. Второй максимум цветения и продуктивности приходится на летний период (июль, август) при прогреве поверхностных вод до 13-15 °С, когда в дополнение к вышеуказанным видам вегетируют перидинеи (*Peridininiales*), зеленые (*Chlorophyta)* и синезеленые *(Cyanophyta*) водоросли (Мазепова, 1957; Кожов, 1962; Поповская, 1977).

После летнего цветения вследствие ураганного ветрового воздействия в осенне-зимний период происходит перемешивание поверхностных водных масс озера до изобаты порядка 200 м и в ноябре-декабре происходит отмирание части водорослей и планктонных организмов. Опускаясь в абиссальную зону Байкала, отмерший фито- и зоопланктон медленно оседает, образуя придонный слой осадков в виде детрита, алеврита и пелита над плотными третичными голубыми глинами донных отложений (Галкин, Мизандронцев, 1970). Запаздывание гидрологических и гидробиологических циклов оз. Байкал при сравнении их проявления с континентальными климатическими параметрами погоды этих широт Кожов (1962) связывал с инерционностью термических процессов Байкала – процессами нагревания и охлаждения водных масс при средней глубине озера в 1,5 км и их объёма в 23 000 км³ (Атлас Байкала, 1969).

Зоо- и ихтиопланктон. Чаще других видов в зоопланктоне встречается циклоп

(*Cyclops colensis baicalensis* Lill.), единственный планктонный вид из 25 видов циклопоид, населяющих Байкал. Из веслоногих рачков (*Calanoida*) доминирует эпишура *Epischura baicalensis* Sars, высокая численность наблюдается у пелагического гаммаруса *Macrohectopus branickii*. Из 48 видов коловраток (*Rotatoria),* населяющих воды озера, чаще остальных встречается *Synchaeta pachypoda* Jashnov. Инфузории (*Infusoria*) Байкала насчитывают около 300 видов (Кожов, 1962; Афанасьева, 1975; Стариков, 1977). В рационе большой голомянки отмечены многие из названных видов зоопланктона, а также представители ихтиопланктона (Коряков, 1964). Личинки большой голомянки, выметанные в «летнюю» фазу (с августа по февраль следующего года), и личинки малой голомянки, выметанные в период с марта по ноябрь, питаются личинками пелагических байкальских широколобок последовательным образом наряду с вышеперечисленными представителями зоопланктона. Виды широколобок нерестятся последовательно: в апреле – длиннокрылая широколобка (*Cottocomephorus inermis* (Jakowlew)), в мае – желтокрылая широколобка (*Cottocomephorus grewingki* (Dyb.) и в июне – песчаная широколобка (*Leocottus kessleri* (Dyb.). Молодь этих видов рыб совместно с личинками и молодью голомянок составляет ихтиопланктонное сообщество Байкала. В весеннюю фазу прогрева вод эти виды последовательно производят своё потомство и осваивают недоступный каждому предыдущему поколению мелкий зоопланктон и далее становятся объектами питания молоди и взрослых особей большой и малой голомянок (Черняев, 2011).

По данным Корякова (1972), наибольшее скопление личинок голомянок обнаружено в верхнем 100-метровом слое. В этом же слое наблюдаются наибольшие концентрации основного кормового объекта молоди голомянок – эпишуры – *Epishura baicalensis* на ранних и науплиальных стадиях развития. Пелагические бокоплавы *Macrohectopus branickii* активно охотятся в этом фотическом слое (до 70 м глубины) на личинок малой голомянки, которые, в свою очередь, питаются эпишурой. Глубина этого слоя определяется уровнем освещенности, но в темное время суток этот слой рассредоточивается, также поднимаясь к поверхности озера.

Нерпа. Поднявшись в поверхностные слои вод Байкала, особенно в ледовый период, голомянки становятся доступными для питания достаточно равномерно рассредоточенному по поверхности ледяного покрова стаду байкальского тюленя – нерпы (Пастухов, 1973). По ранним данным (Кожов, 1962), численность нерпы оценивалась в 25-30 тыс. особей, а по более поздним – 50-120 тыс. особей (Гурова, Пастухов, 1974). По расчетам Пастухова (1971, 1973, 1974), во время этих ночных подводных охот нерпа потребляет в среднем за сутки 3-4 кг голомянок, длиннокрылых и желтокрылых широколобок (особенно во время весеннего хода на икрометание последних). Исходя из этих данных, годовой рацион всей популяции нерпы, определенной в 68 тыс. особей в 1973 г., составил около 74,5 тыс. т голомянок и «бычков» (Богданов и др., 1982). В рационе нерпы малая голомянка составляет 61-82 %, а большая голомянка 18 %, первой потребляется около 61 тыс. т, а второй 13,4 тыс. т в год. Годовое потребление нерпами малой голомянки составляет 61 % и большой – 26,8 % от общего объёма продукции этих видов, оцениваемой порядка 150 тыс. т. (91,5 тыс. т. малой и 40,2 тыс. т большой голомянок) (Стариков, 1977).

После переваривания рыб и фрагментов донных отложений, помимо мочи, содержащей главным образом азот, калий и микро-

элементы, в воду ежесуточно поступают и твердые экскременты нерпы, содержащие азот, фосфор и кальций в количестве 1,5-2 кг сырой массы на одну особь (устное сообщение Л.М. Мухамедова). Эти выделения включаются в микробиологический процесс минерализации органического вещества, который за счет высвобождения биогенов вызывает, скорее всего, весеннее и летнее цветение водорослей.

Известно, что резкое увеличение численности бактериопланктона вызывает рост численности зоопланктона, обеспечивая его питанием на ранних этапах развития (Billard, 1980; Lesel, 1980). Это явление, обсчитанное для прудовых хозяйств, вполне подтверждается исследованиями Верхозиной (1985), Дрюккера с соавторами (1985), которые обнаружили пик численности летнего бактериопланктона в эпилимнионе Байкала. Это наблюдение было подтверждено более поздними работами Максимова и Щетининой (2009) и Максимова с соавторами (2009), определившими различными методами бактериальную продукцию в озере Байкале в период открытой воды.

Голомянки. Запасы и продукцию голомянок обоих видов неоднократно пытались определить многие исследователи с помощью различных методов лова и расчета. Так, на базе учета численности личинок в пелагиали озера Мишарин (1949) оценил биомассу половозрелой части популяции примерно в 36 тыс. тонн. Талиев (1955) по сетным ловам рассчитал запасы голомянок в 3,5 тыс. тонн. Ловы разноглубинным депрессорным тралом (Коряков, 1969) дали результат в 60 тыс. тонн. Стариков (1977), проведя параллельно с тралениями вертикальные ловы учетной сеткой, получил оценку запасов обоих видов голомянок в 150 тыс. тонн. Согласно расчетам, приведенным Нагорным (1983), в одной тысяче тонн голомянок обоих видов насчитывается от 0,9 до 9,1 млрд рыб (среднее 5,0 млрд) разного размера и возраста. Таким образом, если не принимать во внимание расчеты Талиева (1955) как явно заниженные, общая биомасса голомянок в разные годы колебалась от 36 до 150 тыс. т. Такие расхождения в подсчетах численности и биомассы голомянок, а также несовпадения данных по плодовитости у разных авторов (Коряков, 1969; Черняев, 1971, 1977; Стариков, 1977; Сиделёва, 2002) можно объяснить следующим образом.

Долгое время исследователи Байкала, учитывая ультраолиготрофность озера априори, не принимали во внимание колебания биопродуктивности озера. На самом деле выяснилось, что первичная продукция органического углерода (С-орг) в трофогенном слое Байкала составляет за год в среднем для всей акватории озера 127 г/м^2. Максимальные величина, 159,4 г/м^2, отмечена в 1968 г. (в год массового цветения мелозиры), а минимальные значения в 1966 г. – 66,3 г/м^2. То есть годовая продукция органического углерода в Байкале за период исследований с 1964 по 1969 гг. различалась в 2,3 раза. Низкопродуктивными оказались 1966 и 1969 гг., а высокая продуктивность была отмечена в 1968 г. (Вотинцев и др., 1975). Эти исследователи констатировали, что средняя за шесть лет наблюдений численность фитопланктона равна 416 тыс. клеток/л, а биомасса – 1000,2 мг/м^2. Численность фитопланктона в высокопродуктивные годы отличалась от низкоурожайных в 10 раз, а биомасса в 20 раз (Вотинцев и др., 1975). Такие флюктуации в продуктивности Байкала, опосредованные колебаниями численности зоопланктона, не могли не отражаться как на плодовитости, так и на численности голомянок (Афанасьева, 1975), чем, вероятно, можно объяснить расхождения в данных, опубликованных разными авторами в разное время.

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

Исследования соотношений содержания стабильных изотопов углерода в тканях байкальского тюленя и различных видов рыб Байкала, включая и большую голомянку, а также представителей зоопланктона (Кияшко и др., 1991), позволили установить, что в биоэнергетической трансформации органического углерода в Байкале главную роль играет единая пищевая цепь. Она состоит из организмов-эндемиков, обитающих в основном в пелагиали: фитопланктон → зоопланктон (эпишура) → хищный зоопланктон (макрогектопус) → зообентос → голомянки → нерпа (Кияшко, 1987; Yoshii, 1999; Yoshii et al., 1999). Однако данные по питанию этих видов указывают на гораздо более сложные взаимоотношения (Устюжанина-Гурова, 1971; Волерман, Конторин, 1983). По расчетам Выхристюк (1980), осадконакопление на дне Байкала составляет в среднем 3-4 г/м^2 органического углерода в год. Высокое значение соотношения C:N, близкое к 10:1, указывает на формирование осадков в основном из бедного азотом фитопланктона (Тарасова, Вотинцев, 1971).

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

Если правомочны наши предположения о транспорте в верхние слои донных осадков на телах голомянок, то появляется возможность объяснить причину столь незначительной величины четвертичных отложений на дне Байкала. Анализ девятиметровых кернов донных отложений Байкала, взятых ударно-поршневой грунтоотборной трубкой, показал, что поверх многометровых третичных

(пресноводных) голубых глин тонким покровом располагаются четвертичные донные отложения, возраст которых при расчетах параметров осадконакопления едва составляет 30 тыс. лет (Галкин, Мизандронцев, 1970). Эти расчеты вызвали у научной общественности определенный скепсис. Но если принять во внимание ежесуточную активность многомиллиардной популяции байкальских голомянок, ежедневно переносящих на своих телах в пелагиаль и к поверхности озера определенное количество донных отложений, то в таком случае становится понятным несоответствие реального возраста древнего озера и малой мощности четвертичных отложений.

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

Эти расчеты весьма ориентировочны, однако они позволяют предположить, что существует не учитываемое лимнологами поступление в пелагиаль биогенных веществ, повышающих продуктивность Байкала. Однако более точно об этом явлении можно будет говорить только после проведения дополнительных ихтиологических и гидрохимических исследований, которые позволят оценить роль голомянок в формировании продуктивности Байкала.

Благодарности

Мне представляется необходимым поблагодарить моих коллег: Ю.С.Решетникова, Г.И. Рубана, Ю.Ю. Дгебуадзе и С.Н. Посувалюк,внесших значительный вклад в осмысление особенностей экосистемы Байкала, а также в распределение приоритетов и логики построения доказательной базы столь разнонаправленных материалов исследований.

Список литературы

Атлас Байкала. (1969) Г.И. Галазий (ред.). Москва-Иркутск: Изд. ГУГК при Совмине СССР, 30 с.

Афанасьева Э.Л. (1975) Зоопланктон пелагиали Байкала, его запасы, продукция и кормовые концентрации. В: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука, с. 27-32.

Богданов Л.В., Пастухов В.Д., Иванов М.К. (1982) Морфо-физиологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск: Наука, 152 с.

Богданов Б.Э. (2007) Систематика рогатковых рыб озера Байкал. Иркутск: Издательство СО РАН, 46 с.

Бухаров А.А., Фиалков В.А. (1996) Геологическое строение дна Байкала (Взгляд из «Пайсиса»). Новосибирск: Наука, 118 с.

Верещагин Г.Ю., Сидорычев И.П. (1929) Некоторые наблюдения над биологией голомянок. Докл. АН СССР. Серия А. Т. 5, с. 126-130.

Верхозина В.А. (1985) Микробиальные процессы круговорота азота в озере Байкал. В: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. 3. Структура, продуктивность и функционирование сообществ водных организмов. Иркутск: СО АН СССР, с. 9-10.

Волерман И.Б. (1983) Характер питания и использование кормовой базы голомянками Байкала. В: Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: Наука, с. 63-75.

Волерман И.Б., Конторин В.В. (1983) Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале. Новосибирск: Наука, 248 с.

Вотинцев К.К. (1961) Гидрохимия озера Байкал. Труды Байкальской лимнол. станции. Т. XX, 310 с.

Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И. (1975) Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск: Наука, 190 с.

Выхристюк Л.А. (1980) Органическое вещество донных осадков Байкала. Новосибирск: Наука, 80 с.

Галазий Г.И. (1988). Байкал в вопросах и ответах. М.: Мысль, 288 с.

Галкин В.И., Мизандронцев И.Б. (1970) О генезисе плотных глин в донных отложениях озера Байкал. В: Изв. Забайкальск. фил. географ. о-ва СССР. Т. 6, № 4, с. 64-69.

Гулидов М.В. (1963) Органы дыхания зародышей живородящих костистых рыб. Вопр. ихтиологии. 3 (2): 288-303.

Гурова Л.А., Пастухов В.Д. (1974) Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука, 185 с.

Дмитриева Т.М., Остроумов В.А. (1984) Участие химической рецепции в организации нерестового поведения некоторых представителей Cottoidei. В: Сенсорная физиология рыб. Апатиты, с. 28-31.

Дрюккер В.В., Нечесов И.А., Штевнева А.И., Верхозина В.А., Парфенова В.В., Спиглазов Л.П., Федорова О.В., Афанасьев В.А. (1985) Структура и функционирование микробных сообществ оз. Байкал. В: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. 3. Структура, продуктивность и функционирование сообществ водных организмов. Иркутск: СО АН СССР, с. 21-22.

Кияшко С.И. (1987) Изучение потоков углерода в морских экосистемах по природным соотношениям стабильных изотопов (18С/12С). Биология моря. 5: 3-12.

Кияшко С.И., Мамонтов А.М., Черняев М.Ж. (1991) Анализ пищевых связей рыб озера Байкал по соотношениям стабильных изотопов углерода. Докл. АН СССР. 318 (5): 1268-1271.

Кожов М.М. (1962) Биология озера Байкал. М.: Наука, 315 с.

Кожов М.М. (1963) О суточных ритмах в поведении пелагических животных оз. Байкал. Изв. СО АН СССР. Сер. Биол. 3: 105-110.

Кожова О.М., Сиделёв Г.Н., Резинков Н.С. (1979) Наблюдения планктонных и нектобентических сообществ. Геолого-географические и подводные исследования оз. Байкал. М.: Наука, 156 с.

Коряков Е.А. (1964) Биология, ресурсы и хозяйственное значение голомянок. Исследования по ихтиофауне Байкала, с. 3-74.

Коряков Е.А. (1969) Продукция пелагических бычков и голомянок. В: Второе совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в водоемах. Ч. 2. Лиственничное, с. 58-59.

Коряков Е.А. (1972) Пелагические бычковые Байкала. М.: Наука, 156 с.

Крыжановский С.Г. (1950) Теоретические основы эмбриологии. Успехи совр. биол. 30 (3): 382-413.

Мазепова Г.Ф. (1957) К познанию вертикальных миграций *Ciclops colensis* Lill. озера Байкал. Изв. Вост.-Сиб. филиала АН СССР. 4: 213-225.

Максимов В.В., Щетинина Е.В. (2009) Микробиологическая характеристика открытых вод Байкала по данным общей численности микроорганизмов. Журнал Сибирского федерального ун-та. Серия Биология. 2(3): 263-270.

Максимов В.В., Щетинина Е.В., Глебова И.В., Максимова Э.А. (2009) Определение бактериальной продукции в водах озера Байкал различными методами. Журнал Сибирского федерального ун-та. Серия Биология. 2(3): 255-262.

Мишарин К.И. (1949) Промысел и воспроизводство рыб на Байкале. Иркутск: ОГИЗ, с. 3-53.

Нагорный В.К. (1983) Особенности распределения и продукционная структура голомянок. В: Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: Наука, с. 6-14.

Пастухов В.Д. (1971) Экологическая характеристика байкальской нерпы *Phoca sibirica* Gmel. и вопросы рационального использования ее запасов: автореф. дис. … канд. биол. наук. Иркутск: 21 с.

Пастухов В.Д. (1973) О роли тюленя в экосистемах континентальных водоемов (на примере Байкала) В: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное: с. 166-168.

Пастухов В.Д. (1974) Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Гл. 2. Новосибирск: Наука, с. 103-185.

Поповская Г.И. (1977) Динамика фитопланктона пелагиали. В: Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука, с. 5-38.

Семерной В.П. (2004) Олигохеты озера Байкал. Новосибирск: Наука, 528 с.

Сиделёва В.Г. *(*1978) Морфология сейсмосенсорной системы голомянок *(Comephoridae)*. В: Морфология и систематика рыб. Л: Наука, с. 25-30.

Сиделёва В.Г. (1980) Особенности строения и эволюционные преобразования сейсмосенсорной системы байкальских подкаменщиковых рыб (*Cottidae*) в связи с их экологией: автореф. дис. … канд. биол. наук. Л.: 18 с.

Сиделёва В.Г. (1982) Сейсмосенсорная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб. Новосибирск: Наука, 147 с.

Сиделёва В.Г. (2002) Семейство *Cottidae.* Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Решетников Ю.С. (ред.). Т. 2, с. 144 – 233.

Сиделёв Г.Н., Сиделёва В.Г. (1983) Распределение и биомасса донных подкаменщиковых рыб. В: Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: Наука, с. 58-52.

Стариков Г.В. (1977) Динамика численности, биомассы и продуктивности голомянок. Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука, с. 105–114.

Талиев Д.Н. (1955) Бычки-подкаменщики Байкала (*Cottoidei*). М.-Л.: Издательство АН СССР, 602 с.

Тарасова Е.Н., Вотинцев К.К. (1971) Динамика органических соединений азота и фосфора как показатель биотического круговорота веществ в Байкале. Гидробиол. журн. 7(6): 5 – 12.

Тетерина В.Е. (2008) Исследование генетического разнообразия и процессов видообразования эндемичного семейства рыб озера Байкал – голомянок (*Comephoridae)*: автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск: 17 с.

Устюжанина-Гурова Л.А. (1971) Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб. Лимнология придельтовых пространств Байкала (Селенгинский район). Л.: Наука, с. 267-278.

Черепанов В.В. (1970) Сообщества абиссали Южного Байкала и их количественная структура. Зоол. журн. 49(1): 11-22.

Черняев Ж.А. (1971) Некоторые данные о размножении и развитии малой голомянки (*Comephorus dybowskii* Korotneff). Вопр. ихтиологии. 11(5): 820-831.

Черняев Ж.А. (1974) Морфоэкологические особенности размножения и развития большой голомянки *Comephorus baicalensis* (Pall.). Вопр. ихтиологии. 14(6): 990-1003.

Черняев Ж.А. (2011) Роль личинок песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* (Dyb.) в трофических цепях пелагиали озера Байкал. Рыбное хозяйство. 2: 89-93.

Billard R. (1980) L'Etang et l'Agriculture des eaux. La pisciculture en etang. Paris: I.N.R.A. Publ., p.15-31.

Yoshii K. (1999) Stable isotope analyses of benthic organisms in Lake Baikal. Hydrobiologia. 411: 145-159.

Yoshii K., Melnik N.G., Timoshkin O.A., Bondarenko N.A., Anoshko P.N., Yoshioka T., Wada E. (1999) Stable isotope analyses of the pelagic food web in Lake Baikal. Limnol. Oceanogr. 44 (3): 502-511.

Lesel R. (1980) Detritus et decomposeurs dans les ecosystemes aquatiques. La pisciculture en etang. Paris: I.N.R.A. Publ., p.31-37.

Tcherniaev G.A. (1971) La biologie du development de *Comephorus dybowskii* Kor. poisson endemique du lac Baical. Bull. Soc. Zool. France. 96(4): 385-398.

Tcherniaev G.A. (1976) Of the phylogenese of Cottoidei as reveled by embryological and paleoecological evidence. Actes II Congress Europ. Ichthyol. Rev. Trav. Inst. Peches Maritimes. Paris. T. 40, p. 764.

Biology of Oilfishes (Comephoridae) and Their Role in the Formation of Lake Baikal Bioproductivity

Gerard A. Tcherniayev
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
33 Leninsky pr., Moscow, 117071 Russia

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

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