

Д. Н. ТАЛИЕВ и Е. А. КОРЯКОВ

ВЕРХНИЕ ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ПРЕДЕЛЫ БАЙКАЛЬСКИХ
COTTOIDEI

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 10 XI 1947)

В связи с холодноводностью Байкала и наличием в нем значительных глубоководных пространств с постоянными низкими годовыми температурами в литературе укоренилось мнение, что все байкальские эндемичные животные узко stenотермны и криофильны. Некоторыми исследователями (Кожов ⁽⁴⁾, Леванидова) именно криофильностью байкальских эндемов и, наоборот, термофильностью общесибирских гидробионтов главным образом и объясняется несмешиваемость этих двух комплексов фауны. Однако до сих пор как температурные оптимумы, так и термические пределы жизни у байкальских эндемов специально еще не изучались (за исключением некоторых наблюдений в этом направлении Базикаловой ⁽¹⁾ по *Amphipoda*).

Несомненно, наибольший интерес представило бы изучение этих особенностей байкальских животных в процессе их индивидуального развития. Тем не менее, как показали Sumner и Sargent ⁽⁸⁾, и при изучении взрослых рыб (изучались холодноводные и тепловодные формы *Crenichthys bailey* и *Cyprinodon maculosus*) можно вынести совершенно определенное представление о значении термического фактора в эволюции тех или иных форм.

Мы полагаем, что в первую очередь у байкальских аутохтонов нужно изучить их верхние температурные пределы, так как при решении, например, вопроса о значении термического барьера для расселения этих животных за пределы Байкала важно прежде всего значение именно их теплостойкости, но не холодостойкости. Установление же предпочитаемых ими температур или термотактических оптимумов хотя и представляет большой интерес, но еще не позволит нам разрешить поставленной задачи, тем более, что, по мнению некоторых авторов ^(3,5), понятия „температурный оптимум“ и „предпочитаемая температура“ у пойкилотермных животных не однозначны. Поэтому изучение термического фактора в комплексе эколого-физиологических особенностей байкальских бычков мы начали именно с выяснения верхних температурных пределов у возможно большего количества видов этой группы.

Исследования проводились по следующей методике: в банку, свободную для движения рыбы, наливалась вода с температурой в 3—4°С в количестве 0,5—1,5 л (в зависимости от размера рыбы), в которую пускалась исследуемая рыба, адаптированная к температуре 4°С. Банка ставилась в больший сосуд, наполненный водой такой температуры, чтобы температура воды во внутренней банке повышалась на 0,5°С в минуту. Во избежание влияния недостатка кислорода на поведение подопытной рыбы, вода во внутренней банке непрерывно обогащалась O₂; после окончания опыта бралась проба на содержание

растворенного в ней кислорода (во всех случаях содержание O_2 не было ниже 6—5 см³/л). Наблюдения за поведением рыбы и температурой воды в опытной банке, энергично и непрерывно перемешиваемой током воздуха из распылителя, велись непрерывно. Имея в виду указания Гупп (6) о том, что у рыб, вне зависимости от размеров особи, после изменения температуры воды температура тела становится снова устойчивой в течение минуты или даже нескольких секунд, мы не производили непосредственного измерения температуры тела наших бычков, так как, по наблюдениям Robinson (7), проколы опытных животных термодатчиками понижают их жизнеспособность и мешают выяснению у них истинных температурных пределов. Для исследования в основном использованы половозрелые рыбы. Несмотря на то, что работа проводилась в весенний, летний и осенний сезоны, заметного влияния сезонности обнаружено не было.

В течение опыта у всех байкальских *Cottoidei* в зависимости от повышения температуры можно было подметить 4 фазы поведения, учитывавшиеся по дыханию рыбы, ее движению и реакции на внешнее раздражение.

1. Переносимые температуры. Дыхание от нормального переходит к более глубокому и частому, появляются беспокойные, но хорошо координированные движения, реакция на раздражение быстрая.

2. Ненормальные температуры. Дыхание очень глубокое и частота его снижается, движения редкие, порывистые, реакция на раздражение замедленная.

3. Угрожающие температуры. Дыхание мелкое (короткое), временами глубокие вздохи, рыба неподвижна или наблюдаются вялые движения. Реакция на раздражение почти отсутствует.

4. Летальные температуры. Судорожное, аритмичное дыхание, нарушение координации движения, на раздражение не реагирует.

Сроки, в течение которых протекала та или иная фаза, как показали наши наблюдения, не являются особо показательными.

Изучалось 20 форм байкальских *Cottoidei* из 33 известных к настоящему времени. Исследовано всего 127 рыбок. Результаты наблюдений приведены в виде средних (в знаменателе) и максимальных и минимальных температур (в числителе) (табл. 1).

Мы видим, что из изучавшихся *Cottoidei* представители сем. *Comephoridae* (*Comephorus baicalensis* и *C. dybowskii*) обладают самой малой теплоустойчивостью, тогда как у видов сем. *Cottidae* (*Cottus kneri* и *C. kessleri*) теплоустойчивость немногим больше, нежели у таких представителей сем. *Cottocomephoridae*, как *Batrachocottus baicalensis* и *Cottocomephorus grewingki*. Очевидно, здесь имеет некоторое значение батиметрическая зональность распределения *Cottocomephoridae*. Однако далеко не один только этот момент имеет значение. Как известно, *Cottocomephorus grewingki* хотя и должен быть причислен к мелководным бычкам по району своего размножения, но он также в значительной мере является формой пелагической и встречается в некоторые сезоны до глубин в 500 м. Еще более убедительным доказательством влияния других, кроме батиметрической приуроченности, моментов представляют особенности теплоустойчивости всех прочих представителей *Cottocomephoridae*: естественно было бы ожидать, что из донных и придонных видов наибольшую чувствительность к повышенным температурам должны выказывать глубинные формы; однако *Cottinella boulengeri*, приуроченная к глубинам свыше 500 м, достаточно эвритермна; еще более стоек к повышенным температурам распространенный также на глубинах свыше 500 м *Asprocottus herzensteini abyssalis*. Довольно хорошо переносит верхние температурные пределы и *Abyssocottus gibbosus*. Между тем более мелководный *Limnocottus pallidus* более стенотермен, нежели, например, распро-

Таблица 1

Виды	Температуры в °С			
	переноси- мые	ненормаль- ные	угрожаю- щие	летальные
<i>Cottus kneri</i>	<15	15—18 16,6	18—20 19,0	20—23 21,6
<i>C. kessleri</i>	<16	17—18 17,5	20—20 20,0	21—22 21,2
<i>Batrachocottus baicalensis</i> . .	<14	15—18 16,3	17—20 18,6	19—21 20,6
<i>B. multiradiatus</i>	<13	>13	16—18 17,0	18—20 18,5
<i>B. nikolskii</i>	<12	>12	13—15 14,0	15—17 16,0
<i>Procottus jeittelesi</i>	<14	>14	15—16 15,6	18—20 19,0
<i>Limnocottus megalops</i>	<14	>14	15—17 15,3	17—18 17,5
<i>L. pallidus</i>	<14	>14	15—16 15,2	16—18 17,0
<i>L. godlewskii</i>	<13	>13	14—15 14,5	15—18 15,9
<i>L. bergianus</i>	<12	>12	13—14 13,6	15—16 15,4
<i>Asprocottus herzensteini</i> . . .	<15	>15	19—19 19,0	21—22 21,2
<i>A. herzenst. abyssalis</i>	<13	>13	16—19 17,0	18—21 19,9
<i>Abyssocottus gibbosus</i>	< 9	> 9	10—13 11,6	12—16 15,1
<i>A. korotneffi</i>	< 8	> 8	9,5—11 10,0	12—14 13,0
<i>A. werestchagini</i>	< 8	> 8	9—11 10,0	11—13 11,5
<i>Cottinella boulengieri</i>	<10	>10	14—16 15,5	17—18 17,5
<i>Cottocomephorus grewingki</i>	<14	>14	17—19 18,2	19—21 20,1
<i>C. comephoroides</i>	<13	>13	16,0	17,0
<i>Comephorus baicalensis</i> . . .	< 5	> 5	7—9 8	9,2—11,0 9,8
<i>C. dybowskii</i>	< 5	> 5	7—9 7,8	8,5—9,0 8,7

спорящийся на большие глубины *Asprocottus herzensteini* и т. д. Следовательно, верхние температурные пределы у тех или иных видов байкальских *Cottoidei* зависят не только от их батиметрической зональности. Сопоставление результатов теплоустойкости байкальских бычков с результатами их морфологического и серодиагностического изучения (^{9,10}) показало, что наибольшую термическую устойчивость обнаруживают наиболее примитивные (близкие к исходным) формы байкальских *Cottoidei*. Среди *Cottocomephoridae* такими формами в первую очередь является *Asprocottus herzensteini*, а затем *Limnocottus megalops*, *Batrachocottus baicalensis* и *B. multiradiatus* (^{10,11}), которые проявляют лучшую теплоустойчивость. Абиссальная *Cottinella*

boulengeri чрезвычайно близка к примитивной *C. pulchra*, а *Asprocottus herzensteini abyssalis* — к типичной форме; что же касается *Abyssocottus gibbosus*, то он еще окончательно не утратил редуцирующуюся у *Cottocomephoridae* заднеключичную кость (postclavicula) (⁹).

Таким образом, надо полагать, что предки *Cottocomephoridae* обитали в более теплых водах или в условиях более разнообразного температурного режима, и благодаря этому у современных наиболее примитивных форм этой группы еще сохранились физиологические механизмы, позволяющие им хорошо себя чувствовать в среде с более высокой температурой; тогда как такие виды сем. *Cottocomephoridae*, как *Limnocottus pallidus*, *L. godlewskii*, *L. bergianus*, *Abyssocottus korotneffi*, *A. werestchagini* и *Batrachocottus nikolskii*, пошли по пути специализации и в большей мере утратили теплорегуляторные особенности своих предков. Однако интенсивная эволюция тех или иных форм *Cottoidei* в Байкале еще не является обязательным показателем утраты *Cottoidei* эколого-физиологических особенностей их предков. Такие пелагические представители *Cottoidei*, как *Cottocomephorus* и *Comephoridae*, безусловно эволюционировали уже в Байкале (или многоводном водоеме, ему предшествовавшем), между тем теплостойкость у двух видов голомянок, с одной стороны, и у *Cottocomephorus comephoroides* и особенно *C. grewingki*, с другой, совершенно различная. Это указывает, что названные две группы приспособляющихся к обитанию в пелагиали *Cottoidei* идут совершенно различными путями (ибо степень морфологических преобразований у *Cottocomephorus* не ниже изменений *Comephoridae* (²)); голомянки идут по пути узкой специализации, тогда как представители рода *Cottocomephorus*, значительно эволюционируя, не утрачивают вместе с тем достаточно широкой эколого-физиологической валентности своих предков.

Сопоставляя теплостойкость байкальских видов *Cottidae* и прибрежных представителей *Cottocomephoridae*, мы видим, что в общем она мало разнится. Имея в виду, что и нерест в Байкале у представителей рода *Cottus* и прибрежных видов *Cottocomephoridae* протекает приблизительно в одних и тех же районах и в одно и то же время, можно с уверенностью сказать, что для бычков из эндемичного байкальского семейства температурный барьер не является единственно существенным для их расселения за пределы Байкала. Во всяком случае в смысле термических условий для расселения вниз по р. Н. Ангаре у *Batrachocottus baicalensis* и *Cottocomephorus grewingki* имеются в общем все те же возможности, что и у *Cottus kneri* и *C. kessleri*. Между тем байкальские представители р. *Cottus* расселяются по рр. Енисею и Н. Тунгузке, тогда как названные выше виды *Cottocomephoridae*, как очень редкое исключение, встречаются лишь в верховьях реки Н. Ангара. Надо полагать, что ведущую роль в чрезвычайно слабом распространении байкальских эндемиков за пределы Байкала играют биотические факторы лишь в сочетании с абиотическими условиями.

Байкальская лимнологическая станция
Академии Наук СССР

Поступило
10 XI 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Базикалова, Тр. Байк. лимнол. ст., 11 (1945). ² L. Berg, Wiss. Ergebnisse einer zool. Exped. nach dem Baikal-See, St. Petersburg—Berlin, 1907. ³ F. Bodenheimer и D. Schekin, J. vergl. Physiol., 8 (1928). ⁴ М. Кожов, Животный мир оз. Байкал, Иркутск, 1947. ⁵ P. Doudoff, Biol. Bull., 75, № 3 (1938). ⁶ D. Gunn, Biol. Rev., 17, No. 4 (1942). ⁷ W. Robinson, J. Agr. Res., 37, No. 12 (1928). ⁸ F. Sumner and M. Sargent, Ecology, 21, 45 (1940). ⁹ Д. Талиев, Вестн. рентгенол. и радиол., 20 (1938). ¹⁰ Д. Талиев, Тр. Байк. лимнол. ст., 10 (1940). ¹¹ Д. Талиев, ДАН, 52, № 8 (1946).