

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ
ПРИРОДЫ

ОТДЕЛ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ

6

1 9 6 0

О ВИДООБРАЗОВАНИИ В оз. БАЙКАЛ

М. М. Кожов

ON SPECIES FORMATION IN THE BAIKAL LAKE

М. М. Kozov

Известно, что одна из замечательных особенностей байкальской фауны — необычайное обилие видов и их глубокий эндемизм. К настоящему времени из Байкала известны около 1200 видов, относящихся к 23 классам. Из них более 800 живут лишь в открытых водах Байкала и из этих видов более 80% эндемичны. Процесс преобразования фауны в Байкале зашел так далеко, что привел к созданию 85 эндемичных родов и 11 семейств и подсемейств (см. таблицу). По глубине эндемизма и обилию видов Байкал среди великих и древних озер мира можно сравнивать лишь с африканским озером Танганьика.

По современным представлениям начало образования Байкала приходится на первую половину третичного периода, так как в миоцене, он, судя по ископаемым остаткам на его террасах, представлял собой уже значительный по величине и глубине водоем или целую систему таковых. Однако основы байкальской котловины могли быть заложены еще ранее. Это очень важное обстоятельство, поскольку время является одним из необходимых условий для глубокого преобразования фауны.

За свою длинную жизнь в изменчивых климатических, гидрографических и геологических условиях Байкал вступал в связь с разными биогеографическими областями и получал из них те или иные фаунистические элементы. Можно считать установленным, что в начальные этапы истории Байкала фауна окружающей его области находилась под сильным влиянием фауны Центральной Азии, отчасти Восточной Азии, где в то далекое время (мел и начало третичного периода) еще продолжали существовать остатки обширных солоноватых и пресных бассейнов, а также значительно развитая речная сеть (Мартинсон, 1955; 1959).

Среди современной фауны Байкала потомками выходцев из водоемов Центральной Азии нужно считать предков байкальского семейства губок *Lubomirskiidae*, моллюсков *Baicaliidae*, *Benedictiidae*, *Choanophalinae*, полихету *Manayunkia baicalensis*, эндемичную мшанку *Hislopia placoides*, пиявок *Toricinae*, вероятно предков многих гаммарид и других групп, обладающих, как правило, наиболее глубоко выраженным эндемизмом.

Позднее, уже к концу третичного периода, в связи с похолоданием климата, на Южную Сибирь надвигается фауна, формировавшаяся до этого на севере и северо-востоке Сибири. В этот период северо-восточная Сибирь была сушей связана с Северной Америкой, что объясняет значительную общность их фауны. Часть этих переселенцев оказалась также способной освоить различные зоны и биотопы Байкала, ставшего в это время уже крупным и глубоким озером.

Наконец, в ледниковый период в Байкал проникают по Енисею и Ангаре или по более древнему стоку — через Лену и Витим — из полярных районов тюлень и омуль и, может быть, некоторые другие активные переселенцы.

Естественно предположить, что заселение древнего Байкала шло через текущие воды или иные связи преимущественно за счет фауны, жившей до этого в реках, горных ручьях и озерах, пещерных водах и других местах, условия жизни в которых

Состав фауны оз. Байкал

Название систематических групп	Общее число		Из них живут в открытом Байкале		Число эндемиков в открытом Байкале		
	видов	родов	видов	родов	видов	родов	семейств и подсемейств
Простейшие—Protozoa	137	80	110	45	90	13	3
Губки—Porifera	—	—	—	—	—	—	—
Бодяги—Spongillidae	4	2	—	—	—	—	—
Байкальские губки—Lubomirskidae	6	3	6	3	6	3	1
Кишечнополостные—Coelenterata (Hydra)	2	1	2	1	1	—	—
Ресничные черви—Turbellaria	90	15	90	15	90	13	1
Сосальщики—Trematodes	17	10	17	10	6	—	—
Лентецы—Cestodes	12	10	12	10	—	—	—
Круглые черви—Nemathelminthes:							
свободноживущие	10	2-3	10	2-3	5-6	—	—
паразитические	8	7	8	7	3-4	2	—
Коловчатые—Acanthocephala	3	3	3	3	2	—	—
Коловратки—Rotatoria	48	21	12	6	5	—	—
Мшанки—Bryozoa	5	3	1	1	1	—	—
Многощетинковые—Polychaeta	1	1	1	1	1	—	—
Малощетинковые—Oligochaeta	49	20	42	19	40	1	—
Циявки—Nigudinei	17	10	10	4-6	10	1-2	—
Ракообразные—Crustacea:							
каланоиды—Calanoida	5	4	3	3	1	—	—
циклопы—Cyclopoida	14	6	8	3	7	—	—
паразитические—Parasitica	13	7	13	7	2-3	1	—
харпактииды—Haracticoida	43	9	43	9	38	—	—
ракушечковые—Ostracoda	33	3	31	3	31	—	—
ветвистоусые—Cladocera	10	7	2	2	—	—	—
батинеллиды—Bathynellidae	2	1	2	1	2	—	—
равноногие—Isopoda (Asellus)	5	1	5	1	5	—	—
гаммариды—Gammaridae	240	35	239	34	239	34	—
Клещи—Acari	6	4	5	3	3	—	—
Тихоходки—Tardigrada	1	1	1	1	?	—	—
Ручейники—Trichoptera	36	8-9	16	3	13	2	—
Хирономиды—Chironomidae	60	20	22	10	11	(1 подрод)	—
Вши—Anoplura—Parasita	1	1	1	1	—	—	—
Моллюски—Mollusca:							
брюхоногие—Gastropoda	72	12	55	8	53	6	3
двустворчатые—Bivalvia	12	3	3	3	3	—	—
Рыбы—Pisces:							
бычки-подкаменщики—Cottoidae	25	9	25	9	23	8	3
прочие рыбы	25	18	25	18	—	—	—
Всего	1182	337	821	248	694	85	11
%	—	—	100	100	84	35	—

ближе подходили к условиям жизни в прибрежной зоне обширного глубокого озера.

Подобная колонизация древних озер расценивается некоторыми авторами как важнейшая причина разнообразности и глубины эндемизма их фауны. Так, Э. Майр в известной книге «Систематика и видообразование» (1947) пишет по этому поводу следующее: «Для пресноводной фауны древние пресноводные озера во многом представляют собой то же самое, что древние острова для наземной фауны. В них возможно переживание древних элементов, которые давно уже вымерли в окружающих областях. Мне кажется, что исследователи пресноводной фауны сильно недооценивают возраст видов, с которыми они работают. Это совершенно очевидно для оз. Байкал, Танганьика, Ньясса и т. д...». «По-видимому, — говорит он далее, — нет возражений против утверждения, что скопления близких видов (в древних озерах) происходят путем многократной колонизации». Однако объяснить все многообразие форм жизни в древних озерах одной колонизацией извне невозможно.

Почти все исследователи, непосредственно изучающие фауну древних озер, приходят к выводу, что большинство видов, живущих в них в настоящее время, могло образоваться из немногих предков, проникших извне. Такое мнение по отношению к африканским озерам высказал в свое время исследователь рыб этих озер Уортингтон (Worthington, 1954), по отношению к фауне оз. Охрид—Станкович (1955), для фауны древних озер Центрального Целебеса—Вольтерек (Woltergeck, 1931), для рыб оз. Ланао на Филиппинских островах—Герре (Herre, 1933), наконец, для оз. Байкал впервые ясно по этому поводу высказался В. Ч. Дорогостайский (1923); а также Л. С. Берг (1949), Г. Ю. Верещагин (1940) и почти все современные исследователи фауны Байкала.

Приведем несколько примеров для иллюстрации интенсивности внутриозерного видообразования в Байкале.

В настоящее время в Байкале насчитывается до 240 видов бокоплавов-гаммарид, объединяемых в 35 родов, и все они, как показала А. Я. Базиклова (1945), могли развиваться в Байкале не более чем из 4—5 первоначально проникших сюда видов; 34 вида байкальских моллюсков сем. Baicaliidae имели, вероятно, всего лишь одного-двух предков, 23 вида бычков-подкаменщиков — 2—3 предков (Талиев, 1955), 16 видов ручейников — не более 2—3 предков, десятки видов олигохет и турбеллярий развились также из небольшого числа исходных форм. Именно этот процесс автохтонного видообразования — наиболее замечательное явление в истории фауны Байкала, как и других древних озер Земли.

Какими же путями и под влиянием каких факторов происходило преобразование фауны внутри древних озер? В современной литературе обсуждаются два главных направления в процессе преобразования видов в большие группы новых и близко родственных видов.

1. Аллотропическое (по терминологии Майра) видообразование, основным фактором которого является географическая пространственная изоляция популяций исходного вида, что необходимо для образования наследственно стойких подвидов и видов.

2. Симпатрическое, т. е. видообразование без предварительной изоляции популяций какими-либо географическими (топографическими и т. п.) преградами, т. е. в едином нерасчлененном озере или какой-либо иной изолированной от соседних области.

Майр (1947) утверждает, что процесс образования новых видов из старых может идти вообще лишь аллотропическим путем, т. е. через посредство пространственной географической изоляции. Симпатрическое видообразование он считает маловероятным. О том же пишет и Брукс (Brooks, 1950), который в своей сводке о видообразовании в древних озерах пытается показать, что в них (в том числе и в Байкале) основной путь видообразования шел лишь через географическую, пространственную, временную, но достаточно длительную изоляцию популяций исходных видов в отдельных участках озера вдоль его периферии. По его мнению, без изоляции расходящиеся популяции вида не в состоянии генетически обособиться от исходных видов вследствие неизбежности постоянного скрещивания. Всякая новая форма, по мнению Майра и Брукса, становится наследственно стойкой, т. е. физиологически обособленной лишь после длительного пребывания в полной или по крайней мере частичной пространственной изоляции от родственных форм. Только такая форма в состоянии быть самостоятельной, когда она при изменившихся условиях (нарушение изоляции) вновь войдет в соприкосновение с родственными формами.

Обсуждая вопрос о видообразовании в озерах Танганьика и Ньясса, Брукс указывает на наличие вдоль берегов озера пространственно изолированных друг от друга биотопов, населенных популяциями разных видов. Таковы мелководные лиманы, губы, заливы, отделенные друг от друга большими глубинами или не свойственными для тех или иных видов грунтами, или другими преградами, которые нельзя преодолеть.

Особо важное значение придается многочисленным прибрежным озерам, куда может проникать фауна основного озера и находится там в изоляции продолжительное время, пока не произойдет нового слияния этих прибрежных озер с основным озером. Проникая вновь в основное озеро, новые формы, ставшие теперь наследственно стойкими, находят здесь подходящие для себя биотопы и могут дивергировать дальше уже на основе биологических отношений.

В настоящее время мы имеем достаточно материалов для утверждения, что в Байкале такое внутризозерное формообразование на основе изоляции действительно имеет место. Современные зоогеографические районирования озера (Дорогостайский, 1923; Кожов, 1936, 1947; Базикалова, 1940 и др.) основаны на различиях в составе фауны, населяющей разные участки Байкала. Особенно ясны такие различия между фауной северной и южной половин Байкала, объяснимые лишь при допущении, что еще в недавнее время Байкал состоял по крайней мере из двух частей, неполностью отделенных друг от друга возвышенностью. Биологические основания бывшей расчлененности Байкала опираются на следующие факты.

Среди литоральных моллюсков существуют пары видов и серии подвидов, замещающие друг друга в северной или южной частях Байкала. Таковы, например:

Северная половина

Baicalia varlesculpta
B. pulla tenuicosta
Sulcifer annuliformis

Южная половина

B. herderiana
B. pulla pulla
S. schrenki

Некоторые хорошо очерченные виды, свойственные лишь той или другой части озера, не имеют викарствующих форм. Таковы в северной части *Baicalia marostoma*, *Valvata lanta*, в южной — *Liobaicalia stiedae*, *Baic. turrimiformis*. Такую же картину мы имеем в распределении литоральных и отчасти сублиторальных гаммарид, на что указывают В. Ч. Дорогостайский и А. Я. Базикалова, а также в распределении и других групп донной фауны. Можно полагать, что такие различия в видовом составе фауны южной и средней частей Байкала могут быть объяснимы лишь длительной, хотя бы и относительно неполной изоляцией их друг от друга.

Интересно, что пределы распространения южных видов на север, а северных на юг в общем совпадают как для моллюсков, так и для гаммарид. Вдоль западного берега район их соприкосновения расположен к югу от пролива Ольхонские ворота до района Анга-Бугульдейка, вдоль восточного — в районе р. Турки и Селенгинского мелководья. Вероятно, в более раннюю эпоху истории Байкала различия между фауной южной и северной половин были более резкими, они сглажены сейчас вследствие распространения видов за пределы первоначальных ареалов как на север, так и на юг.

Имеются также немногие локальные формы байкальцев в таких своеобразных районах Байкала, как Ушканьи острова, Малое море, Селенгинское мелководье, а также в некоторых связанных с Байкалом сорах и озерах. Однако они, как правило, имеют лишь подвидовое значение.

Вероятно, для процессов локального видообразования через изоляцию имело значение и то обстоятельство, что Байкал на одном из этапов развития был центральным звеном сети громадных озер, расположенных в тектонических котловинах байкальской системы, расположенных к западу, востоку и северо-востоку от него (Павловский, 1941). В крупных проточных озерах, сохранившихся в этих впадинах в бассейне Витима и Чары, до сих пор сохранились живые остатки байкальской фауны: бычки байкальских родов *Paracottus* и *Astrocottus*, политеха *Manayunkia baicalensis*; в оз. Хубсугул в Монголии живут виды байкальских родов моллюсков *Choanophalus* и *Kobellocochlea* (Кожов, 1949), возможно и другие представители байкальской фауны.

Однако более глубокий анализ фауны Байкала дает основания для предположения, что в ее эволюции пространственная (топографическая и т. д.) изоляция не была ведущим фактором и играла лишь подчиненное значение. Мы знаем такие примеры, когда даже полная пространственная изоляция некоторых байкальских видов в течение многих тысячелетий не привела к сколько-нибудь заметным отличиям их от исходных предков. Виды гаммарид, прсникшие по системе Ангара—Енисей в полярное озеро Таймыр и в р. Пясину или в совершенно изолированные от современного Енисея озера бассейна р. Гыды (*Gmelinoides fasciatus*, *Eulimnogammarus viridis*, *Manayunkia baicalensis*, *Hisplopia placoides*), живущие здесь в полной изоляции от исходных форм в течение тысячелетий, смогли образовать лишь слабо отличающиеся разновидности или остались практически не измененными (Пирожников, 1937, 1941; Грезесс 1947, 1953). Байкальские виды, сохранившиеся в древних озерах бассейна Витима и Чары и проникшие туда из Байкала, вероятно, еще до формирования стока в Ангару и Енисей, оказались также весьма близкими к исходным видам. Слабое влияние изоляции на расщепление указанных видов объясняется

тем, что они и вне Байкала, на новой родине в крупных реках и проточных озерах находят для себя условия, не резко отличающиеся от условий литорали Байкала, в которой они впервые сформировались как виды.

Что касается глубинных и тем более типично глубоководных видов, то они не могли преодолеть мелководный прибрежный барьер и проникнуть ни в Ангару ни в какие-либо другие реки и озера бассейна Байкала.

Для фауны Байкала характерен тот факт, что прибрежная, количественно густо заселенная, мелководная зона озера по численности видов значительно уступает глубинным зонам. Наиболее богата видами и эндемичными родами в Байкале область глубин от 8 до 200 м. В этой зоне живут все байкальские виды губок, 80% видов моллюсков, 75% видов олигохет и турбеллярий. Из 28 форм бычковых рыб лишь 5 живут в зоне глубин 0—5 м, тогда как на глубине от 5 до 100 м — 19, 100—300 м — 32 формы (Талиев, 1955). Из гаммарид в зоне глубин 0—5 м живут 49 форм, на глубине 5—150 м — 147 (Базикалова, 1940). Две трети родов гаммарид представлены почти исключительно в зоне глубин 100—200 м, а центр распространения половины всех родов находится на глубине около 80—100 м. Здесь же живет большинство видов моллюсков, олигохет и т. д. Такое распределение не может быть случайным.

Чем больше и всестороннее мы познаем байкальскую фауну, тем более убеждаемся в том, что именно эта область глубин, от 8—10 до 150—200 м, была и является первоначальной родиной громадного большинства байкальских эндемиков, своего рода «фабрикой», в которой и перерабатывалась осваивающая Байкал фауна.

Заселение глубинных зон Байкала шло безусловно от мелководий, сопровождаясь расщеплением исходных литоральных форм. Так, А. Я. Базикаловой установлено, что роды широко распространенных в литорали и сублиторали Байкала гаммарид *Eulimnogammarus* и *Pallasea* отщепили от себя несколько серий видов, составляющих в настоящее время 5 чисто глубоководных родов, причем интересно, что роющиеся формы глубоководных видов ясно связаны родством с роющимися же прибрежными видами. Глубоководные байкальские бычки имеют (по Талиеву) также ясную и близкую связь с прибрежными, от которых они отщепились. Среди моллюсков-гастропод имеется немало серий родственных видов, сменяющих друг друга по глубине, причем более примитивные из них виды сублиторальные или литоральные.

Не случайно также, что именно те группы фауны, которые дали наибольшую радиацию видов, заселяют Байкал от уреза воды до самых глубоких пучин (гаммариды, турбеллярии, олигохеты, бычки-подкаменщики), или во всяком случае до весьма значительных глубин (моллюски и др.).

С постепенным увеличением глубин озера и увеличением мощности его водной массы автохтонно развивалась своеобразная пелагическая фауна из первоначально донных и наддонных форм больших глубин. Так, от бентосного рода *Poekilogammarus* отщепляется типично пелагический род *Macrohectopus* (Базикалова, 1945). Из первоначально бентосных, затем полупелагических видов бычков-подкаменщиков развиваются сначала некотобентические, а затем и типично пелагические виды, образующие эндемичное подсем. *Cottosomorphoginae* и эндемичное семейство голомянков (*Sompherotidae*).

Спрашивается, в условиях какой пространственной изоляции, в каких водоемах или их частях могли сформироваться глубоководные виды, роды и семейства, населяющие в настоящее время Байкал? Если допустить, что глубоководные виды могли сформироваться где-то вне Байкала в глубоких озерах Предбайкалья, то какими путями они могли проникнуть в его глубины, если они совершенно не выносят условий жизни в реках и на мелководьях озер?

В настоящее время фауна глубоководная фауна Байкала в различных его частях (северная, южная, средняя) настолько слабо отличается друг от друга, что В. Ч. Дорогостайский (1923) в своей схеме зоогеографического районирования Байкала не без основания выделил всю глубинную часть озера (глубже 300 м) в единую для всего озера центральную провинцию. Если некоторые формы животных, писал он, еще не найдены в северной части этой провинции, то это следует отнести на счет меньшей ее изученности.

Каков же был механизм формирования в Байкале многочисленных серий родственных видов, расселявшихся по вертикали в связи с увеличением глубин озера?

Можно предполагать, что по мере увеличения глубин появились свободные биотопы, куда оттеснялись с густо заселенной литорали популяции различных прибрежных видов. Здесь, в глубинной зоне, они попадали в новые условия и прежде всего в температурные, световые и грунтовые, что вело к преобразованию природы вселенцев и к все большему обособлению их от исходных видов.

Успешному освоению и заселению глубин озера, по-видимому, способствовало обилие в его водах кислорода даже в самых глубоких пучинах и достаточное количество пищи в виде органических осадков, выпадающих на дно из толщи вод и отмываемых с дна прибрежных мелководий.

Новые температурные и световые условия жизни должны были оказывать прямое адекватное влияние прежде всего на физиологию особей, проникающих в глубь попу-

ляции того или иного прибрежного вида. Рост и развитие их замедлялись в связи с понижением температуры и слабыми ее сезонными изменениями, исчезал сезонный ритм в жизненном цикле и особенно в процессе размножения, удлинялась продолжительность жизни, запаздывало наступление половозрелости и т. д. Все это неизбежно должно было привести к физиологическому обособлению оттесняемых в глубины популяций от исходных прибрежных видов и, следовательно, к выделению их в наследственно стойкие формы.

В последние годы Б. П. Ушаков (1959) на основании многочисленных экспериментов по теплоустойчивости клеток и тканей пойкилотермных животных с полным основанием считает, что теплоустойчивость является важным видовым признаком и должна быть одним из критериев вида. Джамусова и Шапиро исследовали теплоустойчивость мышц подошвы ноги у нескольких видов моллюсков, живущих как в открытых водах Байкала (виды эндемичных родов *Baicalia* и *Benedictia*), так и в сорах и заливах озера (*Limnaea ovata*). Теплоустойчивость мышц последней (как и вообще у обычных озерных обитателей) оказалась значительно более высокой, чем у байкальцев. Это позволяет авторам прийти к заключению, что такие различия могут быть объяснены лишь различиями в температурных условиях становления и обитания исследованных моллюсков. Эти исследования подтверждают решающее значение температурного фактора в экологической несмешиваемости байкальской и сибирской фауны оз. Байкал и в ее эволюции.

Миллионы лет существования в таких условиях при участии естественного отбора должны были привести и действительно привели к тому, что у современных глубоководных видов, ведущих свое начало от прибрежных, цикл размножения и роста очень растянут, а некоторые из них приобрели способность размножаться круглый год. Пониженные температуры были причиной задержки развития эмбрионов в теле матери, что у некоторых видов привело к живорождению (голомянки, некоторые турбеллярии и т. д.).

Обращает на себя внимание и тот факт, что особи глубоководных видов, как правило, крупнее своих родственников из литорали. Так, среди моллюсков рода *Benedictia* самый крупный вид *Ben. fragilis* наиболее глубоководный, среди олигохет глубинные виды также, как правило, крупнее прибрежных. Самая гигантская в Байкале турбеллярия *Palycotilus* (до 40 см в длину) встречается на глубине не меньше чем 100—150 м. Это явление наблюдается среди гаммарид, бычков, олигохет и других групп.

Примерно такую же картину изменений мы наблюдаем у глубоководных видов в связи с изменением освещенности. Практически полное отсутствие света на глубинах более 200 м должно было обречь органы зрения на бездеятельность. И действительно, у глубоководных гаммарид, изопод, моллюсков, рыб глаза становятся бесполезными и рудиментарными. У гаммарид от глаз остаются лишь углубления по бокам голов, а для ориентировки в пространстве и поисков пищи у них начинают служить антенны, достигающие необычайной длины. У глубоководных бычков глаза редуцированы, зато чрезвычайно развиты органы боковой линии.

Интересно, что параллельно исчезновению способности глаза к восприятию света, т. е. по мере увеличения его бесполезности, глазные ямки у гаммарид теряют правильность очертаний, что отмечал еще Коротнев. Беспорядочную вариабельность таких «глаз» можно объяснить лишь тем, что они, как бесполезные, выпали из-под жесткого контроля естественного отбора.

Отсутствие света прямо и адекватно сказывается на окраске тела. Тело глубоководных животных теряет рисунок и многоцветную яркость, так характерную для обитателей мелководий, становится розоватым или грязно-серым, однообразным по всей его поверхности. У видов, живущих в ярко освещенной зоне, окраска тела и рисунок во многих случаях имеет явно покровительственное значение. По окраске и рисунку тела и конечностей гаммарид часто можно безошибочно определить вид животного. У глубоководных же видов развитие признаков, способствующих выживаемости, идет уже в других направлениях.

Процесс обособления и образования новых форм шел почти во всех группах животных, заселявших глубинные зоны, и особенно бурно — у ракообразных, турбеллярий, олигохет, моллюсков и у рыб.

Так, в глубинах озера постепенно создавались новые своеобразные биоценозы, внутри которых виды вступали в тесные противоречивые взаимоотношения (борьба за пищу, за сохранение потомства, паразитизм, комменсализм и т. п.). Эти противоречия разрешались появлением новых важных признаков, способствующих выживаемости.

По отношению к виду пищи и способам питания произошли самобытная дифференциация глубоководных видов на детритоядов и охотников за живой добычей. Среди хищников из гаммарид и рыб образовались донные и пелагические виды, активно передвигающиеся и пассивно поджидающие пищу в укрытиях. Некоторые виды глубинных гаммарид, напададая на ослабленных рыб, набиваются под кожу, выедают внутренности; турбеллярия *Palycotilus*, обладая сотнями присосков по обеим сторонам тела, обездвиживает жертву, присасываясь к ней и т. д.

В ответ на приспособления к хищничеству у жертв вырабатываются многообразные защитные приспособления, у некоторых видов гаммарид — различной формы и мощности острые, длинные шипы на теле, обостряется способность чувствовать приближение врага, зарываться в грунт и т. д.

Следует указать еще на один вид интересных приспособлений, выработавшихся в условиях байкала у ручейников. Современные виды эндемичных байкальских ручейников *Baicalinini* произошли, несомненно, от крылатых предков древнего сем. *Limnophilidae* (Мартьянов). Но в условиях Байкала потомки этих предков потеряли способность к летанию, а у некоторых видов (*Baicalina reducta*, *Thamastes dipterus*) передняя пара крыльев превратилась в рудименты. Почему и как это произошло? Известно, что обычным видам ручейников крылья имагинальных стадий нужны для летания в период спаривания. Густые рои этих насекомых в период спаривания летают вдоль берегов обычных водоемов над водой, а самки откладывают в воду оплодотворенные яйца. В условиях мелководных водоемов ветры могут лишь способствовать расселению вида и таким образом играть для него положительную роль. В условиях же Байкала, где мелководная зона имеет крайне незначительную ширину, занос ветром или отлет насекомого от берега дальше 50—100 м грозит гибелью молоди, так как она из глубоководной зоны выбраться не в состоянии. Таким образом, нужно предполагать, что здесь, подобно известным бескрылым насекомым океанических островов, редукция крыльев или мышц, управляющих ими, шла путем отбора особей с ослабленной способностью к летанию.

Конечно, не только температурный или световой факторы могли оказывать влияние на физиологическую изоляцию расходящихся популяций видов. У рыб она, очевидно, могла возникать также в связи с различиями в местах и сроках икрометания.

Приведенные примеры далеко не исчерпывают всех возможных факторов, вызывающих и направляющих процесс видообразования в Байкале. Мы не считаем своей задачей в этой статье всесторонне и детально осветить проблему видообразования. Нашей целью являлось лишь на примере Байкала указать на то, что симпатрическое видообразование играло весьма значительную роль в формировании фауны этого озера, как, вероятно, и фауны других древних озер.

Итак, в Байкале миллионы лет продолжается процесс автохтонного видообразования из сравнительно немногих предков форм, проникавших в него в разные этапы истории из разных биогеографических областей. Посредством колонизации Байкал заселялся такими группами фауны, которые физиологически оказались более приспособленными к жизни в обширном озере.

Дальнейшее преобразование и расщепление предковых форм шло в двух направлениях: в горизонтальном в связи с расширением котловины озера и ее возможным расчленением на изолированные участки и в вертикальном в связи с увеличением глубин.

Преобразование видов на серии многочисленных родственных друг другу форм происходило в основном при заселении и освоении ими глубинных, свободных биотопов. Влияние новых абиотических факторов (пониженные температуры, уменьшение освещенности, изменение в свойствах грунта и т. д.) на популяции, оттесняемые с литорали в глубокие зоны, приводило их, не без участия естественного отбора, к физиологическому обособлению от исходных видов, к формированию из них новых генетически стойких форм.

Сформировавшись в условиях весьма специфической среды, фауна Байкала теперь уже не может жить вне этих условий. Это и есть главная причина как называемой несмешиваемости ее с фауной соседних водоемов. И не следует привлекать для объяснения обособленности и несмешиваемости каких-либо гипотетических микроэлементов или радиоактивных изотопов, как предполагал Г. Ю. Верещагин.

Важно отметить, что первые этапы постепенного преобразования мелководной в широком смысле фауны в глубинную могли идти в древнем Байкале при наличии глубин не более 200—300 м. Озера с такими глубинами по режиму своих вод уже коренным образом отличаются от обширных, но мелководных озер. Наличие таких глубин в состоянии оказать мощное преобразующее влияние на фауну. Достаточно указать при этом на озеро Охрид на Балканах, существующее с третичного периода и имеющее характерную эндемичную фауну, хотя глубина озера не превышает 300 м.

Summary

Presently the animal species composition of the Baikal Lake is about 1200 species related to 23 classes. More than 800 of them live in the open waters of the lake and beyond 80% of them belong to the endemic species. There are 85 endemic genera and 11 families and subfamilies in the Baikal Lake.

During its early history the Baikal area was strongly influenced by the fauna of the Central and Eastern Asia. Later, by the end of the Tertiary period, in connection with the entry of low temperatures, the South Siberian area was invaded by fauna

which had formed earlier in the north and northeast of Siberia. Some representatives of this fauna settled in the area of the Baikal Lake, which by this time grew to be an extensive and deep lake. Throughout the glacial period the Baikal Lake was invaded by omul and seal which migrated from the Polar regions along the Yenisei and Angara river.

However, the multivariety of the fauna in the Baikal Lake (as well as of other ancient lakes) cannot be explained solely and exclusively by one exterior colonization. Most of the species living in the lake nowadays could have formed in the lake proper from some few ancestral forms, which had invaded the lake from beyond.

The autochthonous type of species formation in the Baikal Lake developed in two directions: in the horizontal direction, in connection with the extension of the lake's basin and its possible dissection into isolated areas, and, in the vertical direction, owing to depth increase.

The change and transformation of some few initial forms in the series of numerous affiliated forms developed chiefly via the adaptation of new deep-dwelling biotopes. The effect of abiotic factors characteristic for life at great depths, low temperatures, the reduction of light penetration forced the lake's dwellers (the populations) to physiological isolation and seclusion; the latter differed from the initial species and formed new, genetically resistant species.

Having arisen under conditions of a highly specific environment, the fauna of the Baikal Lake cannot exist normally under changed conditions. This is one of the most important reasons of its «nonmixability» with the fauna of the adjacent common reservoirs.

The initial stages of the gradual transformation of the shallow water fauna (in the broad sense of the word) into the deep water fauna could have occurred in the ancient Baikal Lake under the condition that the depths failed to exceed 200—300 m., as this type of lakes display a radical difference in comparison with extensive, but shallow water lakes. The very presence of great depths has a strongly pronounced transforming influence upon the fauna.

ЛИТЕРАТУРА

- Базикалова А. Я. 1945. Амфиподы оз. Байкал. Тр. Байкальск. лимнол. станц. АН СССР, т. XI.
- Берг Л. С. 1949. Очерки по физической географии. Изд-во АН СССР.
- Верещагин Г. Ю. 1940. Происхождение и история Байкала и его фауны и флоры Тр. Байкальск. лимнол. станц. АН СССР, т. X.
- Грезе В. Н. 1947. Таймырское озеро. Изв. Всес. геогр. о-ва, № 3.
- Грезе В. Н. 1953. Озера западной окраины Среднесибирского плоскогорья. Томское отд. геогр. о-ва. Томск.
- Дорогостайский В. Ч. 1923. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал. Сб. труд. проф. и преподав. Иркутск. ун-та, вып. V.
- Кожов М. М. 1936. Моллюски оз. Байкал. Тр. Байкальск. лимнол. станц. АН СССР, т. VIII.
- Кожов М. М. 1947. Животный мир оз. Байкал. Иркутск. обл. изд-во.
- Кожов М. М. 1949. К истории озерных систем Забайкалья и Прибайкалья и их фауны. Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, т. I.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. Перев. с английск., ИЛ, М.
- Мартинсон Г. Г. 1955. Озерные бассейны геологического прошлого Азии и их фауна. Природа, № 4.
- Мартинсон Г. Г. 1959. Ископаемые моллюски Азии и проблема происхождения фауны Байкала. Тр. Байкальск. лимнол. станц. АН СССР, т. XVI.
- Мартьянов А. 1914. Trichoptera Сибири и прилегающих местностей, I—IV. Ежег. зоол. музея АН, т. XIX, № 1, 2.
- Павловский Е. В. 1941. Проблема происхождения впадины оз. Байкал. Природа № 3.
- Пирожников П. Л. 1937. К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия. ДАН СССР, т. 15, № 8.
- Пирожников П. Л. 1941. Основные черты донного населения низовьев р. Енисея и Енисейской губы. Тр. Астраханск. тех. ин-та рыбн. пром. и х-ва, вып. 1.
- Талиев Д. Н. 1955. Бычки подкаменщики (Cottoidei) оз. Байкала. Изд-во АН СССР.
- Ушаков Б. П. 1959. Теплоустойчивость тканей — видовой признак пойкилотермных животных. Зоол. журнал, т. 38, вып. 9.
- Brooks L. 1950. Speciation in Ancient Lakes. Quart. Rev. of Biol., vol. 25, No. 2.
- Herre A. W. C. P. 1933. The fishes of Lake Lanao. A problem in evolution. Amer. Nat., vol. 67.

- Koschow M. 1958. Über die Genesis ökologischer Hauptkomplexe in der heutigen Fauna des Baikalsees. Verh. Internat. Ver. Limnol. B. XIII.
- Koschow M. 1959. Über Richtlinien und Faktoren der Evolution der Fauna des Baikalsees. XVth International Congress of Zoology.
- Stankovic S. 1955. Sur la Speciation dans le lak d'Ohrid, Trav. de l'Assoc. Int. de Limn. thear. et appl., vol. XII.
- Woltereck R. 1931. Wie entsteht eine endemische Rasse oder Art? Biol. Centralblatt, Nr. 51.
- Worthington E. B. 1954. Speciation of fishes in African Lakes. Nature, vol. 173.
-