

М. М. КОЖОВ

О ГЕНЕЗИСЕ ОСНОВНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ В СОВРЕМЕННОЙ БАЙКАЛЬСКОЙ ФАУНЕ

Попытки расчленения байкальской фауны на генетические группы, т. е. на группы по их происхождению, делались многими авторами в связи с обсуждением проблемы ее происхождения и истории.

Л. С. Берг делил байкальскую фауну на такие группы:

1. реликты верхнетретичной (плиоценовой) фауны Сибири, Европы, отчасти Центральной Азии и Северной Америки;

2. древние пресноводные типы, потерявшие родственную связь с исходными видами;

3. недавние переселенцы из полярных районов (тюлень, омуль).

Более подробная и разработанная схема расчленения байкальской фауны и флоры на генетические комплексы принадлежит Г. Ю. Верещагину. Этот ученый дал две серии схем, в значительной мере перекрывающих друг друга. В своей работе «Два типа биологических комплексов в Байкале» (1935) Верещагин различает в нем такие «биологические» или, как он их в той же работе называет, «биогеографические комплексы»:

1) сибирский, состоящий из обычных сибирских видов, живущих в Байкале в условиях, близких к условиям в сибирских озерах, 2) байкало-сибирский, состоящий также из сибирских форм, но живущих в открытых водах Байкала, 3) байкальский, состоящий из эндемиков Байкала, не имеющих родственной связи с сибирскими видами.

Обосновывая эту схему, Г. Ю. Верещагин стремился в то же время подчеркнуть, что сибирские виды в Байкале живут преимущественно в сорах и заливах, т. е. в прибрежно-соровой зоне, а коренные байкальцы — преимущественно в открытом озере. Те из сибирских видов, которые живут в открытых водах Байкала и, по мнению Верещагина, находятся в настоящее время в процессе внедрения в биоценозы коренных байкальцев, он назвал сибиро-байкальским комплексом.

В своих работах по истории байкальской фауны (1930, 1940

и другие) Г. Ю. Верещагин разрабатывает более дробную биогеографическую классификацию байкальской фауны и флоры. Прежде всего он делит их на две главных группы — континентальную и морскую. Под морской группой Верещагин понимал то население Прибайкалья, которое со времен мезозоя вселилось из моря в континентальные воды (в том числе в Байкал). Другими словами, под морским элементом в фауне и флоре Байкала Верещагин подразумевал выходцев из моря, но не ранее мезозойского периода, т. е. более поздних, чем так называемая «искони пресноводная» фауна.

В континентальной, т. е. «искони пресноводной» фауне и флоре, заселяющей Байкал, Г. Ю. Верещагин различал: 1) группу форм, распространенных, кроме Байкала, также и в окружающих его сибирских водоемах, 2) эндемиков, развившихся в самом Байкале из выходцев из окружающих его сибирских вод, 3) эндемиков, которые имеют разорванный ареал обитания вне Байкала или совсем потеряли связь с исходными формами, или эти исходные формы вымерли. Верещагин приводит примеры для каждой из намеченных им групп, однако они в настоящее время в значительной своей части устарели, и поэтому мы их не приводим.

Мы попытаемся здесь дать несколько иное деление современной байкальской фауны на генетические группы, которое, нам кажется, будет ближе соответствовать современным фактическим данным.

Мы считаем, что следует различать следующие генетические комплексы в составе современной фауны Байкала.

Сибирский лимнофильный комплекс

К этому комплексу мы относим ту часть фауны Байкала, представители которой тождественны или очень близки формам, живущим сейчас в окружающих Байкал мелководных озерах и других водоемах евтрофного типа. Сибирские лимнофилы в Байкале заселяют почти исключительно прибрежно-соровую область и составляют основной костяк прибрежно-сорового экологического комплекса. Они, в общем, и соответствуют тому «биогеографическому» комплексу, который Г. Ю. Верещагин (1935) назвал сибирским.

Сюда относятся губки Spongilidae, озерные сибирские или сибирско-европейские виды моллюсков, олигохет, пиявок, колостомов, копепоид, кладоцер, ручейников, веснянок, поденок, хирономид, озерный бокоплав *Rivulogammarus lacustris*, Sars и т. д. Из рыб сюда относятся сорога (плотва), язь, голец, окунь, щука, карась, шиповка и другие обычные широко распространенные в евтрофных водах Сибири виды. Для размножения эти рыбы выходят в прибрежные озера или нерестятся здесь же в сорах и заливах Байкала.

Сибирский лимнореофильный комплекс

Этот комплекс включает довольно большое число форм, имеющих очень близкое родство или даже тождественных тем сибирским видам, которые живут преимущественно в крупных и глубоких проточных озерах, в быстрых реках и ручьях, отчасти в евтрофных водах, но лишь в холодное время года. Выходцы из таких вод живут в Байкале, преимущественно в открытой литорали и отчасти в сублиторали, входя в состав биоценозов наравне с коренными байкальцами. Они избегают участки прибрежно-соровой области или обнаруживаются здесь лишь в холодное время года. Иначе говоря, они живут в условиях, близких к условиям первоначального обитания их родичей, в водоемах с прохладной, богатой кислородом водой. Этим самым они как бы указывают нам источники, из которых заселялся Байкал в разные геологические эпохи фауной окружающих его водоемов.

Те из форм этого комплекса, которые живут в глубинных зонах Байкала (в сублиторали или нижнем отделе литорали), обычно являются в той или иной степени обособившимися от исходных форм, образуют эндемичные разновидности. Формы же литоральные, а также планктонные, обнаруживают слабый эндемизм или таковой совсем не выражен. К рассматриваемой группе следует отнести некоторые байкальские формы хирономид, еще недостаточно систематически изученных, олигохету *Mesenchitraeus bungei*, Mich., байкальские формы видов родов *Nais*, *Paranais*, байкальские разновидности пресноводной гидры *Hydra baicalensis*, Swartsch. и т. п.

Из рыб сюда относятся байкальский хариус *Thymallus arcticus baicalensis*, Dyb., образующий глубинную эндемичную разновидность *brewipinnis*, Swetow. («белый хариус»), налим (*Lota lota*, L.) с его байкальской разновидностью («светлый налим»), свойственной также более глубокой зоне. Затем байкальские формы донных сигов из группы *Coregonus lavaretus*, L. вместе с их паразитами и многие другие формы.

Из пелагических организмов сюда очевидно следует отнести некоторые инфузории, описанные Н. С. Гаевской из открытой литорали, затем байкальские формы коловраток *Notholca longispina*, Kellic., *Noth. striata*, Fhrbg., *Keratella quadrata*, Muli и другие. Вероятно сюда же следует отнести байкальскую разновидность циклоп *Cyclops kolensis*.

Г. Ю. Верещагин (1935), устанавливая сибиро-байкальский биогеографический комплекс обитателей Байкала, имел в виду главным образом эту группу сибирских лимнореофилов. Но в этот же «сибро-байкальский» комплекс он включил и ряд таких элементов, которые следует отнести к иным генетическим комплексам, рассматриваемым ниже.

Верещагин считал также, что его «сибиро-байкальский» элемент в фауне Байкала является генетически молодым и находится в настоящее время в процессе внедрения в состав древней фауны Байкала. Но это положение можно принять лишь с большими оговорками. Сибирские лимнореофилы, часть которых оказалась способной освоить Байкал, безусловно жили в окружающих его водах уже в третичное время. Причины же слабого обособления их от современных сибирских видов лежат в том, что условия жизни в байкальской литорали не отличаются резко от условий в олиготрофных озерах и быстро текущих реках. Для рыб же (сига, хариуса, налима), кроме того, имеет значение и то обстоятельство, что байкальские их популяции, нуждаясь в реках для икрометания, могут здесь перемешиваться с обычными озерными популяциями, что может служить известным препятствием для процесса их обособления.

Исключительно важное место в открытых водах Байкала занимают потомки следующих двух групп:

3). Древние голаркты, т. е. выходцы из водоемов третичной Голарктики, но преимущественно из северных и северо-восточных ее районов (Сибирь, Северная Америка).

4). Центральнo-азиатская группа.

Байкал и другие громадные озера его системы располагались на стыке двух центров развития пресноводных фаун: 1) северных районов Голарктики, примыкающих к Ледовитому океану (Сибирь, Северная Америка), 2) Центральной Азии.

Страна, расположенная к северу и северо-востоку от Байкала, слабо покатаая к Ледовитому океану, орошаемая великими сибирскими реками, в третичное время, как и теперь, изобиловала мелководными озерами. В них длительное время развивалась и процветала фауна, составившая затем основу фауны современной Сибири, Европы и Северной Америки.

К югу и юго-западу от Байкала, как показывают исследования последних лет, в конце мезозойской эры и в начале третичного периода существовали обширные солоноватые и пресные озерные бассейны. Их фауна, судя по ископаемым остаткам, формировалась еще под влиянием «огромных, полузамкнутых водоемов Центральной Азии» (Мартинсон, 1955), являвшихся, по-видимому, дериватами древних морских трансгрессий.

В Байкальскую систему озер в различные периоды их истории могли проникать вселенцы из обоих этих центров, т. е. как с севера и северо-востока (Сибирь), особенно в период плиоценового похолодания, так и с юга, из древних водоемов Монголии и северо-западного Китая. Четко отграничить друг от друга потомков этих двух групп в Байкале в настоящее время очень трудно, но различать их необходимо.

К древним северным голарктам мы относим таких обитателей Байкала, ближайшие родственники которых не обнаружены в окружающих Байкал сибирских водах, но спорадически встре-

чаются в континентальных водах в удаленных друг от друга местах, в пределах северной части современной Голарктики (преимущественно в юго-восточной Европе, кое-где в Сибири, в бассейне р. Амур и в Северной Америке).

Предки и родственники глубоко эндемичных байкальских видов рассматриваемого комплекса в течение последней геологической эпохи исчезли из ближайших к Байкалу водоемов, а также и из многих других районов, но сохранились в немногих местах, где, как и в Байкале, могли выжить. Их потомки в Байкале заселяют открытую литораль, сублитораль и более глубокие зоны вплоть до предельных. Сюда следует отнести большинство или все виды байкальских олигохет (вместе с эндемичным родом *Agryodrilus*), многие байкальские турбеллярии, пиявки *Ichtiobdellidae*.

Сюда, по-видимому, относится один из наиболее массовых обитателей пелагиали Байкала — рачок из *Copepoda* — *Calanoida Epischura baicalensis*, Sars, байкальская коловратка *Synchaeta pachypoda*, Jaschn., байкальские виды водяных осликов *Mesoaesellus*, *Baicaloaesellus*, большинство, если не все, байкальские виды рачков из *Harpacticoida* (кроме *Harpacticella*) и *Ostracoda*, а также байкальские виды и роды ручейников, некоторых эндемичных пелагических инфузорий, описанных Н. С. Гаевской и т. д.

Можно полагать, что предковые формы рассматриваемого комплекса начали осваивать Байкал уже в первые этапы его истории. Они были в то время широко распространенными в текучих и подземных водах, в олиготрофных озерах и тому подобных водоемах, имевших связь с Байкалом. Большая древность корней рассматриваемого комплекса может быть показана на примере байкальских ручейников *Baicalinini*. Эндемизм их выражен очень резко, они потеряли связь с ближайшими родственниками (сем. *Limnophilidae*), а время их обособления от общего ствола с лимнофилами, как считал А. В. Мартынов, должно быть отнесено не позднее чем к середине третичного периода. За это время в Байкале они расщепились на ряд видов и родов и приобрели много своеобразных морфологических и биологических признаков, вырабогавшихся в условиях Байкала. Так, имагинальные их стадии потеряли способность к летанию, некоторые утратили в связи с этим вторую пару крыльев, что может указывать лишь на очень длительное существование их в условиях громадного по размерам водоема, где крылья могли принести лишь вред.

Понадобилось также много времени, чтобы в глубинах Байкала сформировался такой эндемичный род ресничных червей, как *Polycotilus*, — гигантская турбеллярия с сотнями присосков по бокам тела.

К Центрально-азиатской группе мы относим наиболее загадочные элементы в фауне Байкала с наиболее

глубоко выраженным эндемизмом. В его составе мы имеем эндемичные виды, роды и даже семейства. Отдаленные родственные связи от них ведут к фауне таких солоноватых бассейнов как Каспий (гаммарида, губки *Lubomirskiidae*, моллюски *Venedictiidae*, полихета *Maupaupkia*), к современной фауне текучих вод Китая (из моллюсков род *Kobeltocochlea*, близкий к *Lithoglyphus*), к ископаемым фаунам третичных бассейнов Центральной Азии (моллюски *Baicaliidae*), к современным обитателям крупных озер Южной Сибири и Монголии (губки *Lubomirskiidae* в оз. Джергетай-Куль, моллюски *Choanophthalus* и *Kobeltocochlea* в оз. Хубсугул) или, наконец, к некоторым видам, населяющим водоемы Южной Азии (пиявка *Togix*, мшанка *Hispolia*) и т. д.

Именно этот комплекс форм Г. Ю. Верещагин считал в большей его части «морским», а Л. С. Берг — пресноводным реликтом плиоценового времени. Последнее безусловно неправильно, так как доказано, что уже в миоцене байкальская фауна была резко обособлена от европейско-сибирской (Кожов, 1937, 1940, 1950, Мартинсон 1951). Г. Г. Мартинсон в последних своих работах по ископаемой фауне Забайкалья называет этот комплекс «балканским», что нельзя считать удачным.

В последнее время в Байкале открыты два вида своеобразных рачков из рода *Bathynella* (Базикалова, 1953), несколько видов донных циклопов из рода *Acanthocyclops* (Мазепова, 1952 и др.), родственники которых живут преимущественно в пещерных и подземных водах Балканского полуострова и Западной Европы.

Интересны также водные клещи рода (*Parasoldanellonix*), родственные видам, живущим в водоемах Балканского полуострова (Соколов). Возможно, что предки этих обитателей Байкала в третичном периоде или даже раньше были широко распространены в континентальных водах Северной Голарктики.

Д. Н. Талиев (1955 и др.) считает, что предки байкальских рыб из *Cottoidei* (*Comphoridae*, *Cottocomphoridae*) произошли от морских *Cottidae* и проникли в Байкал из морей Дальнего Востока в четвертичное и даже послечетвертичное время. Если соображения Талиева подтверждаются, то следует в Байкале различать еще группу выходцев из морей Дальнего Востока. Но никак нельзя согласиться с тем, что предки этих глубоко своеобразных рыб столь молоды, как думает Д. Н. Талиев.

Иммигранты Ледовитого океана

Сюда относятся байкальский омуль и тюлень вместе с паразитами, которые были занесены ими с собой. Время проникновения этих иммигрантов в Байкал отнесется к периоду большой трансгрессии Ледовитого океана, имевшей место в четвер-

тичном периоде. При этой трансгрессии воды Ледовитого океана заливали огромную территорию современного полярного побережья и путь впадающих в него великих сибирских рек был значительно короче, чем сейчас. В настоящее время именно эти переселенцы из далекого моря составляют основу байкальского промысла.

Замечательно, что исходных форм, из которых развились многочисленные виды указанных выше древних генетических групп, было очень немного. (См. таблицу).

Таблица 1

Название групп	Число исходных форм	Из них развились в Байкале:	
		Видов.	Родов.
Porifera			
Fam. Lubomirskiidae	1—2	6	3
Turbellaria			
Gen. Sorocelis	1—2	до 40	?
Oligochaeta			
Gen. Limnodrilus	1	до 7	—
Gen. Gamprodrillus	1	до 13	—
Crustacea			
Gen. Asellus (Isopoda)	1	5	—
Fam. Gammaridae	4—5	более 200	32
Trichoptera			
Gen. Thamastes }	1—2	12	2
Gen. Radema }			
Mollusca			
Fam. Baikaliidae	1	34	2
Subfam. Choanomphalidae	1	7	2
Subgen. Megalovalvata	1	4	—
Pisces			
Fam. Comephoridae	2—3	25	9
Subfam. Cottocomephoridae }			

Обращает на себя внимание, что полихета *Manayunkia baicalensis* Nusb., мшанка *Hislopia placoides*, Korotn., то же древние вселенцы, дали в Байкале лишь слабо различающиеся разновидности. Недавний иммигрант из Ледовитого океана — омуль — успел образовать лишь локальные расы, связанные с местами икрометания.

Важнейшие экологические комплексы в составе современной фауны Байкала

Уже давно установлено, что в Байкале, в его современных морфологических границах, рядом уживаются два резко отличающиеся друг от друга экологических комплекса фауны: прибрежно-соровый и собственно-байкальский. Прибрежно-соровый, занимающий соры, глухие участки заливов и бухт и предустья крупных притоков, состоит из видов, относящихся к отмеченной выше группе сибирских лимнореофилов. Но здесь же живут и некоторые эндемичные «коренные» байкальцы, как например, из олигохет *Limnodrilus arenarius*, Mich., 10 видов из гаммарид (*Gmelinoides fasciatus*, Stebb., *Micruronus possolckii*, Sow., *Micruronus wahlli*, Dyb., *M. talitroides eurypus*, Baz., *Pallargubei*, Dyb. и другие, а также некоторые байкальские планктонные формы, появляющиеся здесь в холодное время года.

Сибирские лимнофилы в прибрежно-соровой зоне Байкала являются не чем иным, как форпостом современной сибирской фауны, вторгающейся в морфологические границы Байкальской котловины вдоль ее мелководной окраины. В этом смысле сибирские лимнофилы не являются «молодыми», как их иногда считают.

Как мы теперь знаем, Байкал был относительно глубоким бассейном уже в третичной древности. С этих времен по периферии его котловины существуют участки, объединяемые в так называемую прибрежно-соровую область или зону. В третичное время в этой зоне жили теплолюбивые обитатели мелководных озер южной Сибири — крупные *Unionidae*, *Viviparidae*, древние виды *Bithynia* и т. д., на что указывают их остатки в отложениях третичных террас на побережье Байкала. В открытые глубокие участки Байкала эта фауна не заходила. В четвертичном периоде теплолюбивая лимнофильная фауна «китайского» облика, жившая в Сибири, а вместе с нею и ее форпост в прибрежно-соровой зоне Байкала исчезли или отступили на юг. Взамен ее получила господство холодолюбивая фауна, жившая до похолодания в северных областях Евразии и Северной Америки, заселившая теперь озера южной Сибири и проникавшая в соры и бухты Байкала.

Население открытых вод Байкала (байкальский экологический комплекс) состоит из видов, принадлежащих к разным генетическим группам. В него входят глубоко эндемичные потомки охарактеризованных выше древних генетических групп, а также сибирские лимнореофилы, как например, из рыб хариусы, сига, некоторые сибирские формы хирономид, олигохет и т. д., прочно вошедшие в состав биоценозов открытых вод Байкала.

Границей между двумя главными областями распределения жизни в Байкале — прибрежно-соровой и открыто-байкаль-

ской — можно было бы считать изотерму в 17—18° в период максимального летнего прогрева воды. В районе этой границы расположена переходная область, заселенная, с одной стороны, немногими выходцами из соров из числа сибирских лимнофилов, например, из моллюсков *Radix auricularia*, L., *Planorbis gredleri rugulosus*, Ldh., с другой, менее требовательными к «байкальским» условиям байкальскими видами, а также группой перечисленных выше евритопных видов, живущих в прибрежно-соровой зоне.

Верещагин назвал эту переходную область «зоной стыка», подчеркивая, что в ней происходит взаимное проникновение двух фаун — сибирской и байкальской. Однако с тех времен, как на берегах Байкала и в его прибрежно-соровой зоне появились сибирские лимнофилы (в течение всего постплиоцена), ни один из них не стал постоянным обитателем открытых вод Байкала, в противоположность лимнореофилам, которые хорошо приживаются в байкальских условиях. Следовательно, главными «воротами», через которые Байкал принимал новых вселенцев, служили и служат не соры, глухие бухты или прибрежные озера, а устья рек и открытая литораль.

Экологические комплексы открытых вод Байкала необходимо рассмотреть отдельно для бентоса и для толщи вод.

В бентосе мы различаем три главных комплекса:

1) литоральный, 2) батинальный, или переходный (сублиторальный и супабиссальный), 3) абиссальный.

Открытая литораль Байкала характеризуется незначительными глубинами, преобладанием каменистых или грубопесчаных грунтов, резкой сезонной изменчивостью температурных и световых условий, массовым развитием донной растительности, влиянием прибойной волны и т. д.

По количественному обилию жизни биоценозы литорали превосходят все другие зоны Байкала. Литораль населена сотнями видов, относящихся ко всем, указанным выше генетическим группам. Особенно многочисленны здесь гаммариды, вооруженные шипами и килями, или гладкие, пестро и ярко окрашенные, роющие и плавающие, травоядные, детритоядные и хищники, затем — моллюски и губки байкальских семейств и родов, мшанка *Hispia*, полихета *Мапауинкия*, многочисленные турбеллярии, олигохеты, личинки байкальских видов и родов ручейников и хирономид, многочисленные виды рачков *Haracticoida*, *Ostracoda*, бычки-подкаменщики и т. д. В литорали живут также и сибирские лимнореофилы — хариус, в некоторых районах налим, ленок и таймень, а также осетр (вблизи устьев крупных притоков), нередко елец и другие речные виды рыб. Летом, в период максимального прогрева вод, открытая литораль посещается обычными озерными рыбами (сибирская плотва, окунь, щука, голянь и т. д.), но к осени они уходят обратно в свои убежища — соры, бухты и озера речной поймы.

Б а т и а л ь н ы й к о м п л е к с. По мере увеличения глубин сезонные колебания температуры воды затухают, освещение уже на глубине 60—70 м недостаточно для растений, дно крутых склонов представляет собою гранитную скалу, лишь чуть прикрытую тонким слоем песка или ила. При пологом уклоне грунт, состоящий из песков и илов, в некоторых местах содержит значительную примесь органических веществ в результате разложения отмирающих и опускающихся на дно растительных и животных обитателей толщи вод. Особенно богаты детритом грунты против устьев крупных рек и в полосе течений, направленных от мелководий.

Животное население этой зоны по наличию многих литоральных видов, заходящих на большие глубины, а также абиссальных видов является как бы переходным к населению абиссали.

Изучая смену фауны от литорали до абиссали, мы ясно наблюдаем постепенное изменение ее облика по мере возрастания глубин, смену одних форм другими, им родственными, но более глубоководными. Перед нами как бы восстанавливается картина постепенного превращения мелководных форм в глубинные и глубоководные.

Почти все виды, населяющие переходную зону, являются потомками древних голарктов и выходцев из Центральной и, может быть, и Восточной Азии. Все они несут на себе черты глубокого эндемизма. Из сибирских лимнореофилов сюда заходят лишь немногие активно-подвижные формы, как «белый» хариус, байкальская форма налима, донные сига.

Число видов, живущих в переходной зоне, особенно в верхнем ее отделе, поразительно велико. В таблице показано число видов, обнаруженных в районе Больших Котов на небольшом отрезке дна в 2 км шириной, простирающемся до глубины 400—500 м, а от берега на 1,5 км.

Т а б л и ц а 2

Название исследованных групп	Общее число обнаруженных видов	Из них живет на глубине				
		0—10	10—50	50—100	100—300	более 300
Porifera	3	2	3	3	2	1
Oligocheta	20	16	15	10	—	—
Gammaridae	93	45	57	38	57	32
Mollusca	41	31	39	22	7	4
Итого:	157	94	114	73	61	37

По данным Д. Н. Талиева (1948), из 28 форм рыб *Cottoidei* на глубине 0—5 м живет 5 форм, на глубине от 5 до 100 м — 19, 100—300 м — 22 формы, более 500 м — 15 форм. По Базикаловой (1940), число форм гаммарид, обнаруженных в зоне глубин 0—5 м—49, (17,1% общего числа форм), в зоне 5—70 м—147 (49,8%), 70—300 м—41 (14,4%), 300—50 м—28 (10%), более 500 м—24 (8,7%).

Абиссальный комплекс. Верхний слой абиссали до глубины в 500—600 м представлен во многих участках еще крутым уклоном скалистого дна, лишь чуть прикрытого илом. Но при пологом уклоне преобладают вязкие илы со значительной примесью створок диатомей. Нижняя часть абиссали охватывает всю центральную часть котловины и лишь кое-где крутой уклон дна. Грунт — преимущественно диатомовый ил с примесью песка и глинистых прослоек.

Температурные и химические условия жизни в абиссали весьма однообразны, грунты также не отличаются многообразием. Однако во многих участках, особенно там, где грунты обогащены детритом, живут десятки видов гаммарид и олигохет и представители других групп. Наиболее характерной чертой комплекса форм, населяющих глубокие участки дна Байкала, является обилие активно передвигающихся в придонных слоях хищников и трупоядов. Многие живущие здесь, а также и в батинальной зоне гаммариды, имеют крупные размеры, узкое цилиндрическое тело с длинными конечностями. Главная пища многих из них — это ослабевшие особи рыб и других животных или их трупы, опускающиеся в придонные слои. Из турбеллярий здесь живут гигантская *Polycotilus* — то же очень подвижной хищник.

Олигохеты, живущие в абиссали и переходной зоне, нуждаются в грунте не только как в субстрате, но и как в источнике питания, поэтому они наиболее многочисленны в участках, более богатых детритом, преимущественно против устьев рек. Но и среди олигохет есть хищники (*Agryodrillus*). Байкальские глубоководные бычки, как указывает Д. Н. Талиев (1955), питаются гаммаридами и мелкими рыбами (молодью бычков). Они подкарауливают их из засады, зарываясь в грунт, или укрываясь в щелях между камнями; другие виды роются в грунте, выискивая червей; третьи активно передвигаются в придонных слоях воды, хватая опять же мелких рыбок, гаммарид и т. д.

Г. Ю. Верещагин (1940) считал, что глубоководная фауна Байкала состоит из смеси древних эндемичных элементов с более молодыми элементами. Но это положение нельзя считать вполне правильным.

Как показала А. Я. Базикалова (1940), громадное большинство глубоководных видов гаммарид «имеет ясную близкую связь с современными литоральными и сублиторальными видами». Обнаружены ряды близко родственных видов, сменяющих

друг друга по мере увеличения глубин, из многих других групп фауны. Приведем несколько примеров.

Из видов моллюсков рода *Benedictia*, близко родственных друг другу, живут в массовом количестве: *B. baicalensis*, Gerstf. на глубине 2—15 м., *B. limnaeoides*, Schr. — 10—40 м, *B. fragilis*, Dyb. — 30—100 м, *B. maxima*, Dyb. — 50—200 м.

Морфологические особенности всех этих видов указывают на то, что наиболее примитивным из них является *B. limnaeoides* (массовое обитание 10—40 м), которая, по-видимому, и была родоначальной формой для всех остальных.

Такие же ряды видов и разнообразностей мы обнаруживаем среди моллюсков *Baicalia*, *Valvata*, среди губок *Lubomirskiidae* и т. д.

Все эти факты указывают на то, что глубоководная фауна Байкала формировалась из форм, живущих на меньших глубинах, и что расщепление исходных видов шло параллельно с увеличением глубины обитания. При этом расщеплении важную роль играли как абиотические условия, так и возникающие на новой основе межвидовые отношения, связанные с питанием, размножением, с обеспечением потомства и т. д.

Население толщи открытых вод

Комплекс форм, населяющих толщу вод Байкала, в отличие от бентоса, очень беден видами, но в количественном отношении он на много богаче бентоса. Здесь в течение года создаются миллионы тонн животной продукции, что во много раз превышает продукцию бентоса.

Типичными обитателями толщи вод открытых районов Байкала является прежде всего рачок *Epischura baicalensis*, затем бокоплав *Macrohectopus*, байкальские формы таких широко распространенных коловраток, как *Notholca longispina*, *Keratella quadrata* и др., отличающихся от типичных озерных форм своим «гигантизмом», некоторыми отличиями в структуре панциря и отсутствием цикломорфоза. Кроме того, здесь многочисленна коловратка *Synchaeta pachypoda*, байкальские формы инфузорий из *Tintinoidea*, а также своеобразная инфузория *Marituja pelagica*, Gajew и др. В некоторые годы в массовом количестве появляются *Cyclops kolensis*, Lilieb. Из пелагических рыб в толще вод живут два вида голомянок *Compheroridae*, два вида бычков *Cottocompherorus* и байкальский омуль.

На обширных открытых мелководьях, в заливах и проливах в течение года можно обнаружить все перечисленные виды, за исключением бокоплава *Macrohectopus* и голомянок, которые обычно не встречаются в районах, где глубины не превышают 200 м. В заливах и проливах, а также против устьев рек, но преимущественно лишь летом, встречаются некоторые виды *Cladocera*, *Diaptomus graciloides*, озерные коловратки, заносимые

сюда из прибрежных закрытых участков и из рек течениями. Но в открытых водах они слабо развиваются и быстро отмирают.

В вертикальном направлении в толще вод Байкала следует различать три главные зоны, отличающиеся интенсивностью протекающих в них биологических процессов.

1. Верхняя, или трофогенная (зона наибольшей интенсивности жизни и плотности населения).

2. Переходная, или зона рассеяния и зимних скоплений.

3. Нижняя, или зона погружения и минимальной плотности жизни.

Верхний отдел обнимает собою слой воды от поверхности до глубины в 40—50 м. В мелководных районах, где глубины не превышают 50 м, вся толща воды до дна является ареной интенсивных жизненных процессов и наибольшей плотности жизни. В верхней зоне создается основная доля первопищи за счет фотосинтеза водорослей, поэтому она является основной трофогенной зоной.

Переходный отдел, или зона рассеяния, обнимает слой воды от 40—50 м до глубины 250—300 м, т. е. до слоя с постоянными годовыми температурами ($3,5^{\circ}$ — $3,8^{\circ}$). Мы называем ее зоной рассеяния по той причине, что в этом слое даже в весенне-летний период мы не обнаруживаем густых скоплений планктона и пелагических рыб, за исключением придонных слоев, где зимой и ранней весной скапливается оставшийся от лета планктон (зимний фонд) и зимуют пелагические рыбы. Зимой и весной здесь происходит отрождение молоди рачка *Epischura*, поднимающейся затем в верхние слои. Глубины 100—200 м почти в течение всего года являются центром распространения бокоплава *Macrohectopus* и голомянок.

В период весеннего усиления конвекционных токов в переходной зоне рассеиваются мелкие формы планктона, увлекаемые токами воды. С установлением летней стратификации температур они снова всплывают наверх.

Нижняя зона, глубже 250 м и до дна является зоной относительной стабильности температурных и химических условий жизни, зоной наименьшей плотности и интенсивности жизни. Мы обнаруживаем здесь крайне небольшое количество живых планктеров, преимущественно *Macrohectopus*, голомянок, половозрелых *Epischura*. Никакого особого глубоководного планктона в Байкале мы не обнаруживаем.

Мы видим, что в состав постоянных обитателей толщи вод Байкала входит некоторое число сибирских лимнореофилов и лимнофилов со слабо выраженным эндемизмом, немногие виды из древних генетических групп (*Epischura*, *Macrohectopus*, *Cottoperphogus*, *Comerphogus*) и пришельцев из Ледовитого океана (омуль, тюлень). Мы полагаем, что становление этого бедного видами, но очень своеобразного экологического комплекса связано также с образованием больших глубин Байкала. Предки

голомянок и желтокрылых бычков *Cottocomephorus*, были первоначально донными рыбами, как это показал Д. Н. Талиев (1955). Донными были и предки пелагического бокоплава *Macrohectopus*, происшедшего из рода *Poecilogrammus* (по Базикаловой). Освоение этими бентосными организмами толщи вод началось еще в первые этапы становления Байкала, лишь *Epischura*, *Succinea kolensis*, коловратки и немногие другие обитатели пелагиали современного Байкала до вселения в него были уже планктонными организмами. Превращение голомянок и бокоплава *Macrohectopus* в пелагические виды шло, безусловно, одновременно и параллельно, т. к. оба эти вида тесно связаны между собою пищевыми отношениями (голомянки живут главным образом за счет *Macrohectopus*). Но и *Macrohectopus* мог образоваться как пелагический организм лишь при наличии основного объекта его питания *Epischura*.

Таким образом, современный открыто-байкальский пелагический, тесно взаимно связанный экологический комплекс сформировался еще в третичный период и развивался самостоятельно миллионы лет. Лишь в ледниковый период в этот комплекс успешно внедрился такой планктофаг, как омуль. В этот же период в Байкал проник тюлень, для которого голомянки и бычки-желтокрылки составляют основу питания. Внедрение омуля и тюленя показывает сравнительно легкую проницаемость их для пришельцев. Эта проницаемость может служить основой для будущей акклиматизационной работы на Байкале.

Возможно, что в третичный период, когда режим вод Байкала был мягче, толща его открытых вод была богаче жизнью. Ухудшение условий жизни в ледниковый период привело к вымиранию относительно теплолюбивых видов и к формированию комплекса, бедного видами, но хорошо приспособленного к современным суровым условиям жизни в открытой пелагиали Байкала.

ВЫВОДЫ

1. В составе фауны оз. Байкал и в современных его морфологических границах имеются следующие, различные по своему происхождению группы:

1) Сибирские лимнофилы, т. е. виды, тождественные или близко родственные видам, живущим и сейчас в окружающих Байкал мелководных озерах. Они населяют в Байкале почти исключительно прибрежно-соровую область (закрытые мелководные лиманы, бухты и т. д.). Планктонные лимнофилы появляются и в открытых районах Байкала. 2) Сибирские лимнореофилы, т. е. выходцы из текучих вод, глубоких озер и т. п. водоемов олиготрофной группы. Они живут преимущественно в открытой литорали Байкала. Эндемизм их выражен очень слабо. 3) Потомки обитателей третичных водоемов Голарктики, но преимущественно северных ее областей. 4) Выходцы из третич-

ных крупных бассейнов Центральной и, может быть, Восточной Азии.

3 и 4 группы составляют основной костяк байкальской фауны и глубоко эндемичны. Живут исключительно в открытых районах, занимая всевозможные глубины.

5) Иммигранты из Ледовитого океана — омуль и тюлень, проникшие в Байкал в четвертичном периоде.

2. Становление экологических комплексов в Байкале шло одновременно с процессом видообразования, в неразрывной связи с изменениями природы озера. Углубление котловины озера и ее расчленение было ведущим фактором в этом процессе.

3. В бентосе открытого Байкала мы различаем следующие экологические комплексы:

1) Литоральный комплекс, заселяющий литораль до глубины 15—20 м. Он состоит из многочисленных биоценозов, в состав которых входят все указанные выше генетические группы, за исключением сибирских лимнофилов. 2) Батинальный, или переходный комплекс, заселяющий дно ниже литорали до глубины 200—300 м (сублитораль + супабиссаль), наиболее богатый видами. Эти виды являются потомками древних голарктов и выходцев из водоемов Центральной, отчасти Восточной Азии. К ним примешиваются немногие виды из сибирских лимнореофилов. 3) Абиссальный комплекс, населяющий дно от 200—300 м до предельных глубин. Состоит из глубоководных видов — потомков древних генетических групп. Сибирские лимнореофилы в абиссаль не проникают. Глубоководные виды сформировались в самом Байкале из видов, живших в начальный период жизни озера на меньших глубинах.

4. Толща воды Байкала количественно богаче жизнью, чем дно, но видовой состав ее обитателей очень беден. В вертикальном направлении в толще вод необходимо различать зоны: 1) верхнюю, или трофогенную (зона наибольшей интенсивности жизни), охватывающую глубины 0—40—50 м, 2) переходную, или зону рассеяния и зимних скоплений планктона (50—250—300 м), 3) нижнюю, или зону погружения и минимальной плотности жизни.

Особого глубоководного планктона в Байкале нет.

5. Становление пелагического комплекса в Байкале было связано также с образованием его громадных глубин. Предки современных пелагических видов из Amphipoda и Cottoidei были сначала обитателями дна. Пелагическими они стали уже в самом Байкале. Лишь рачок *Epischura* и *Cyclops kolensis*, коловратки, омуль и немногие другие виды до проникновения в Байкал были уже пелагическими организмами.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. Очерки по физической географии. Издание АН СССР, 1949.
- Базикалова А. Я. Amphipoda оз. Байкал. Тр. Байкальской Лимнол. станции АН СССР, т. XI, 1945.
- Верещагин Г. Ю. Два типа биологических комплексов в Байкале. Тр. Байкальской лимнол. стан. АН СССР, т. VI, 1935.
- Верещагин Г. Ю. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. Тр. Байкальской лимнол. станции АН СССР, т. X, 1940.
- Кожов М. М. К истории озерных систем Забайкалья и Прибайкалья и их фауны. Тр. Всесоюзн. Гидробиол. об-ва, т. I, 1949.
- Кожов М. М. Сезонные и годовые колебания в планктоне оз. Байкал. Труды Всесоюзн. Гидробиол. об-ва, т. VI, 1955.
- Мартинсон Г. Г. Озерные бассейны геологического прошлого Азии и их фауны. «Природа», 4, апрель 1955.
- Мартинсон Г. Г. Третичная фауна моллюсков В. Прибайкалья. Тр. Байкальской Лимнол. станции АН СССР, т. XIII, 1951.
- Мазепова Г. Ф. Новые данные по фауне Cyclopoida из оз. Байкал. ДАН, т. 82, № 5, 1952.
- Потакуев Я. Г. Питание планктонных рыб Байкала. Автореферат диссертации, Иркутск 1954.
- Талиев Д. Н. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). Изд. Акад. Наук СССР, М.-Л., 1955.
-