

576.12

863584(3)

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

---

# ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Том III

*Под редакцией Н. Н. Воронцова*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» · СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

4696-83

---

НОВОСИБИРСК · 1973

Научная библиотека  
ИРИТИ БГО  
университета

В III томе «Проблем эволюции» рассмотрены как общие закономерности эволюционного процесса, так и вопросы эволюции на разных уровнях организации живого. Книга рассчитана на научных работников, аспирантов, преподавателей вузов, студентов старших курсов, интересующихся вопросами общей и теоретической биологии, применением математических методов в биологии.

Volume III of „Problems of Evolution“ covers both general patterns of the evolutionary process and problems of evolution at different levels of organization of living matter.

The book is aimed at scientists', lectures and students of biology and all those interested in general and theoretical problems of biology and in applications of mathematics to biology.

#### УЧРЕЖДЕНИЯ, ПРИНИМАВШИЕ УЧАСТИЕ В СОСТАВЛЕНИИ ВЫПУСКА:

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР (Владивосток)  
Институт цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск)  
Зоологический институт АН СССР (Ленинград)  
Биологический институт СО АН СССР (Новосибирск)  
Иркутский государственный университет  
Институт математики СО АН СССР (Новосибирск)  
Институт гидродинамики СО АН СССР (Новосибирск)  
Институт прикладной математики АН СССР (Москва)  
Научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (Ленинград)  
Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР (Свердловск)  
Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР (Владивосток)  
Институт леса и древесины СО АН СССР (Красноярск)  
Ленинградский институт советской торговли им. Ф. Энгельса  
Бирский государственный педагогический институт  
Агрофизический научно-исследовательский институт ВАСХНИЛ (Ленинград)  
Музей естественной истории Университета им. Гумбольдта (Берлин).

В составлении и редактировании данного выпуска принимали участие *А. С. АНТОНОВ*, *А. Д. БАЗЫКИН*, *Л. Д. КОЛОСОВА*, акад. *А. И. ОПАРИН*, *Е. Н. ПАНОВ*.

---

## Общие вопросы

М. М. КОЖОВ

### СТАНОВЛЕНИЕ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ФАУНЫ ОЗЕРА БАЙКАЛ

#### ВАЖНЕЙШИЕ ОСОБЕННОСТИ СОВРЕМЕННОЙ ФАУНЫ БАЙКАЛА

Выдающиеся особенности фауны Байкала — прежде всего ее глубокий эндемизм и необычное для озер обилие видов (табл. 1). К настоящему времени (к 1968 г.) из Байкала известно 1340 видов животных, относящихся примерно к 400 родам. Обилие видов связано с другой важной особенностью фауны: она состоит из двух главных и хорошо отличимых в генетическом и экологическом отношении комплексов — сибирско-европейского и собственно байкальского. Первый из них заселяет преимущественно прибрежно-соровую зону озера, в которую входят внутренние мелководные части заливов и бухт, сора, мелководья против крупных притоков озера и аналогичные им участки прибрежной области, где режим вод в той или иной мере сходен с режимом эвтрофных озер юга Сибири (быстрое и относительно высокое прогревание вод летом, богатство органическими веществами, дефицит кислорода зимой и т. д.). В составе этого комплекса известно пока около 500 видов, относящихся к 130—140 родам. Но, по-видимому, вся озерная фауна юга Сибири проникает в участки прибрежно-соровой зоны. Кроме лимнофилов в состав европейско-сибирского комплекса входят также реофильные виды, обитатели рек Сибири. Среди европейско-сибирского комплекса эндемичные виды отсутствуют.

Основу фауны Байкала составляет байкальский комплекс. За очень немногими исключениями, он заселяет лишь открытые воды озера. К настоящему времени в нем насчитывается 748 видов. Все они эндемичны, причем эндемичны также 96 родов и 10 семейств и подсемейств.

Несмотря на обилие видов, байкальский комплекс очень беден высшими систематическими категориями — отрядами, семействами и даже родами, широко представленными в водах Палеарктики. Так, из двусторчатых моллюсков здесь нет унионид (перловиц), из гастропод отсутствуют вивипариды, битинии, прудовики, многие широко распространенные планорбиды. Среди водных насекомых нет поденок, веснянок, из ракообразных — жаброногов, среди турбеллярий нет представителей сем. Planariidae, из водных клещей — отсутствуют гидрахеллы и т. д. В то же время те группы фауны, которые смогли успешно освоить открытые воды Байкала, за небольшими исключениями, представлены

## Фауна озера Байкал

Систематические группы	Общее число		Из них в от- крытом Бай- кале		Число эндемиков в от- крытом Байкале		
	видов	родов	видов	родов	видов	родов	семейства и подсе- мейства
Простейшие. Protozoa	365	121	133	53	105	13	3
Губки. Porifera							
Бодяги. Spongillidae	4	2	—	—	—	—	—
Любомирскииды. Lubomirskiidae	6	3	6	3	6	3	1
Кишечнополостные. Hydra	2	1	2	1	1	—	—
Ресничные черви. Turbellaria	90	15	90	15	90	13	1
Сосальщики. Trematodes	47	10	10—11	5	6	—	—
Лентецы. Cestodes	14	10	12	10	—	—	—
Круглые черви. Nematoda:							
Свободноживущие	30	10	30	10	20?	?	—
Паразитические	9	7	6	6	3	2	—
Кольчаточные. Acanthocephala	4	2	3	1	—	—	—
Коловратки. Rotatoria	48	21	12	6	5	—	—
Многощетинковые. Polychaeta	67	24	53	18	50	3	—
Пиявки. Hirudinea	14	10	6	5	5	4?	—
Мшанки. Bryozoa	5	3	1	1	1	1	—
Ракообразные. Crustacea							
Каланоиды. Calanoida	5	4	3	3	1	—	—
Циклопы. Cyclopoida:							
Свободноживущие	25	7	19	6	16	—	—
Паразитические	12	7	13	7	2—3	1	—
Харпактииды. Harpacticoida	43	9	43	9	38	—	—
Ракушечковые. Ostracoda	33	3	31	3	31	—	—
Ветвистоусые. Cladocera	20	8	15	8	4?	1	—
Батинеллиды. Bathynellidae	2	2	2	2	2	1	—
Равноногие. Isopoda	5	1	5	1	5	1	—
Гаммариды. Gammaridae	240	35	239	34	239	34	—
Паукообразные. Arachnoidea:							
Клещи. Acari	7	5	7	5	4	1	—
Тихоходки. Tardigrada	4	2	4	2	2	—	—
Насекомые. Insecta:							
Ручейники. Trichoptera	36	8—9	16	5	13	4	—
Веснянки. Plecoptera	2?	2?	1?	1?	1?	—	—
Хирономиды. Chironomidae	60	20	22	4	11	1	—
Вши. Anoplura-parasita	1	1	1	1	—	—	—
Моллюски. Mollusca:							
Брюхоногие. Gastropoda	72	12	55	8	53	5	2
Двустворчатые. Bivalvia	12	3	3	3	3	—	—
Рыбы. Pisces:							
Бычки-подкаменщики. Cottoidei	25	9	25	9	23	8	3
Прочие рыбы.	25	18	25	18	1?	—	—
Млекопитающие. Mammalia (Тюлень)	1	1	1	1	1	—	—
Всего . . . . .	1340	398	900	265	748	96	10

множеством эндемичных видов и значительным числом родов, свойственных только Байкалу. Исключительным обилием форм обладают здесь из ракообразных гаммариды (239 видов и 24 эндемичных рода), харпактииды, донные циклопы, остракоды, олигохеты сем. Lumbriculidae, планарии сем. Dendrocoelidae, моллюски сем. Baicaliidae, бычки-подкаменщики (Cottoidei). Замечательно, что многие полиморфные группы нередко состоят как бы из отдельных пачек или серий близко родственных видов или подвидов без ясных границ между ними, с повышенной индивидуальной изменчивостью. Вместе с тем каждая такая серия видов обычно хорошо отличима от соседней. В то же время среди коренной фауны Байкала имеются и такие группы, которые представлены в нем лишь единичными или очень немногими видами. Таковы —

полихета *Manayunkia baicalensis*, мшанка *Echinella placoides* и некоторые другие.

Замечательная черта Байкала — наличие в нем типичной абиссальной фауны, не только глубоко эндемичной, но и обладающей рядом особенностей, ясно связанных со специфическими условиями жизни в глубоких водах в течение весьма продолжительного времени.

Кроме отмеченных выше двух главных комплексов фауны в Байкале имеются виды, которые живут в открытых водах прибрежной области, но по своему происхождению должны быть отнесены к европейско-сибирскому комплексу. Г. Ю. Верещагин (1935) называл такую группу видов сибиро-байкальским комплексом. Сюда относятся холодолюбивые реофильные рыбы (хариус, сиги, осетр, таймень и др.), некоторые виды водных насекомых, ракообразных и других групп, также живущие в реках и олиготрофных озерах Сибири. Среди этого комплекса эндемичных видов нет.

Еще недавно среди геологов господствовало мнение, что Байкал как глубокое и обширное озеро возник лишь в четвертичном периоде или накануне его. В связи с этим биологи предполагали, что его своеобразная фауна, как и флора, успели развиться в четвертичном периоде за счет немногих остатков третичной фауны, сохранившихся в глубинах озера и молодых вселенцев в него (Дорогостайский, 1923; Талиев, 1955; Базикалова, 1945, 1962; Базикалова, Талиев, 1948). Однако в настоящее время в результате исследований озерных осадков в районе Байкала и соседних с ним впадин можно считать окончательно доказанным, что начало образования Байкала как обширного и относительно глубокого озера нужно относить ко второй половине палеогена, когда его воды заливали уже большую часть южной половины современной котловины. Уже в те далекие времена в нем жили и процветали такие характерные для его фауны эндемичные группы, как гастроподы Baicaliidae и губки сем. Lubomirskiidae. Их ископаемые остатки сохранились в отложениях так называемой угленосной свиты на террасе, прислоненной к Хамар-Дабану и в Усть-Селенгинской депрессии. Они вскрыты здесь буровыми скважинами на глубине до 2—3 км, обнаружены также и в береговых обнажениях (Раммельмейер, 1931, 1940; Мартинсон, 1959, 1961; Попова, 1964). Едва ли можно сомневаться в том, что в олигоценовом Байкале жили предки и многих других групп его современной эндемичной фауны.

О том, что Байкал в конце палеогена был не только обширным, но и относительно глубоким водоемом, убедительно свидетельствуют мощные прослои диатомитов в угленосной свите олигоценовых отложений в районе Байкала и соседних с ним впадин — Тункинской и Баргузинской (Флоренсов, 1960; Логачев, 1958). Известно, что для образования диатомитов необходимы обширная открытая пелагиаль и значительные глубины.

Судя по распределению осадков, уже в олигоценовом Байкале прибрежная часть озера в экологическом отношении отличалась от его открытой области. Вследствие вековых колебаний уровня озера по отношению к береговой линии прибрежная область временами превращалась в болотистую низменность с мощной субтропической наземной растительностью или в подобную современной прибрежно-соровую зону, или она на продолжительное время заливалась открытыми водами озера. Соответственно изменялось и распределение его фауны и растительности. Это видно из того, что в разных ярусах угленосной свиты преобладают остатки то древней теплолюбивой олигоценовой фауны, представленной особенно многочисленными видами крупных двустворчатых унионид и губок-бодяг, то отчетливо выступает на передний план байкальский комплекс — моллюски байкалииды и губки Lubomirskiidae. Таким

Таблица 2

Средняя за многие годы температура воды в оз. Охрида. По Станковичу (Stanković, 1960), °С

Месяц	Глубина слоя воды, м					
	0	10	25	50	100	200—285
Январь — февраль . . . . .	7,27—6,59	7,25—6,46	7,25—6,46	7,19—6,35	6,17—5,91	—
Май — июль . . . . .	14,02—19,36	11,56—16,75	8,06—9,72	6,55—6,68	5,94—5,98	5,58
Июль — август . . . . .	21,67—22,47	19,90—21,86	10,06—11,00	6,64—6,64	6,00—6,06	—
Декабрь . . . . .	9,35	9,28	9,15	7,92	6,22	—

образом, явление несмешиваемости двух фаун в Байкале наметилось еще в палеогеновое время.

Только исключительно большой длительностью существования озера можно объяснить огромную мощность слоя осадков, лежащих на коренном дне современного Байкала, особенно в его южной и средней частях, где он достигает 5—6 км.

Значительные глубины в олигоцене Байкала были несомненно важным фактором, влияющим на гидрологический режим его вод. Даже в климатических условиях, близких к субтропическим, режим вод Байкала резко выделялся его среди мелководных озер юга Сибири, причем для этого совсем не требовались глубины более 200—300 м. Примером может служить хорошо известное древнее оз. Охрида в Югославии, современный климат окрестностей которого, возможно, близок к существовавшему в олигоцене на юге Сибири. Несмотря на меньшие в сотню раз размеры этого озера по сравнению с Байкалом (максимальная глубина всего лишь 286 м), по режиму вод оз. Охрида заметно отличается от соседних озер и также населено весьма своеобразной эндемичной фауной, развивавшейся с третичного времени. Исследованиями палеоботаников установлено, что на юге Сибири в олигоцене растительность имела в основном субтропический облик и по составу руководящих пород была сходной с современной субтропической флорой горных районов Юго-Восточной Европы.

В табл. 2 даны основные показатели режима вод оз. Охрида. К этим данным следует добавить, что воды его, как и в Байкале, слабоминерализованы и богаты кислородом.

Мы видим, что температура воды озера Охрида в придонных слоях (глубина 200—260 м) в течение круглого года держится на уровне 6—7°, т. е. выше, чем в современном Байкале на тех же глубинах, всего лишь на 2—3°; даже на глубине 40—50 м она не поднимается выше 8—9°. Соответственно этому и верхние слои воды в этом озере значительно холоднее вод окружающих его мелководных озер. Так как объем водной массы олигоценового Байкала был несомненно во много раз больше объема вод современного оз. Охриды, температурный режим байкальских вод был, вероятно, более суровым, чем в оз. Охрида. Важно, что по режиму вод Байкал благодаря огромной водной массе, по-видимому, мало изменялся, и температура его глубоких вод в третичном периоде была выше современной, вероятно, не более чем на 2—3°. Можно предполагать, что и в четвертичном периоде температурный режим глубоких вод озера оставался близким к современному. Важная особенность режима вод Байкала — вся огромная толща его вод от поверхности до дна

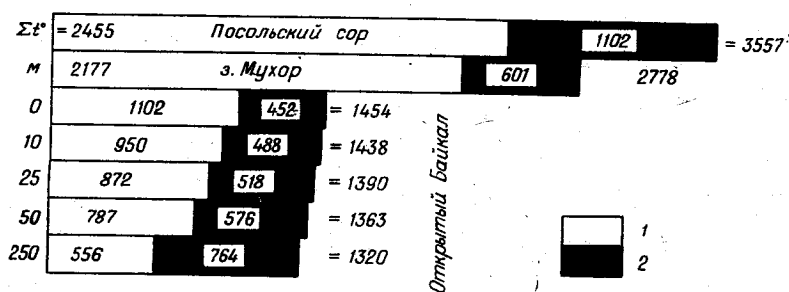


Рис. 1. Количество тепла (сумма температур в градусо-днях) в водах открытого Байкала, в заливах и сорах.  
1 — период с мая по октябрь; 2 — период с октября по май.

в температурном отношении и по теплосодержанию представляет собою как бы единое целое, притом резко отличное от соседних озер и вод прибрежно-соровой области самого озера (рис. 1). Можно предполагать, что уже в третичной древности Байкал был экологически изолирован от озер соседних областей Сибири, причем эта изолированность, по мере углубления впадины и увеличения акватории, со временем усиливалась. Низкие температуры воды и прочие особенности режима вод озера стали несомненно важным отбирающим фактором, под влиянием которого далеко не все вселенцы, проникавшие в его открытые воды, имели возможность прижиться, и это послужило одной из главных причин, почему в открытом Байкале отсутствуют представители многих широко распространенных родов и семейств палеарктической фауны.

## О ПРЕДКАХ БАЙКАЛЬСКОЙ ЭНДЕМИЧНОЙ ФАУНЫ

Заселяя новый бассейн, представители какого-либо фаунистического комплекса занимают обычно лишь ту его часть, которая наиболее близка по своим условиям к зоне, где шло до его вселения формирование комплекса (Никольский, 1953). Это правило можно сформулировать и иначе, а именно: успешно прижиться в новом водоеме могут лишь те элементы окружающей его фауны, которые и до вселения жили в условиях, близких к существующим в новом водоеме. Поэтому об экологических особенностях предков эндемичной фауны Байкала можно судить по ее родственным связям с фаунами других областей и типам водоемов. Весьма вероятно, что для внедрения в открытые воды Байкала с его холодными слабоминерализованными, богатыми кислородом водами наибольшие шансы имели лишь виды, до этого жившие в горных реках, в олиготрофных озерах или подземных водах. Поэтому не случайно ряд видов современной фауны открытых и особенно глубоких вод Байкала имеет несомненно родственные связи с видами, живущими в настоящее время в указанных выше типах водоемов. Так, к обитателям подземных вод относятся раки-батинеллиды (рис. 2), два вида их живут в Байкале от литорали до предельных глубин. Батинеллиды вне Байкала являются обитателями исключительно подземных вод, причем байкальский эндемичный подвид *Baicalobathynella* по своим признакам расценивается как возможный родоначальник других родов батинеллид (Бирштейн, Левушкин, 1967). Известно, что батинеллиды населяли подземные воды еще в палеозое. В Байкал они проникли, конечно, в первые этапы его истории из подземных вод юга Сибири и Центральной Азии (Тибет). А. В. Мартынов считал, что именно прохладные текучие воды были первичным типом

водоемов, где формировались не только гаммариды, но и другие водные насекомые.

Известно, что байкальская полихета *Manayunkia baicalensis* имеет близкую родственную связь с видами, живущими в солоноватых и опресненных водах вдоль побережья Северной Атлантики. Один из видов рода *Manayunkia* живет также в Каспии, в Черном море, другие виды известны из рек и озер Северной Америки. Несколько видов полихет живет в горных ручьях. Такова, например, *Saobangia billeti*, обитающая в горных реках Северного Вьетнама, а также *Nemacastis longicirris* — в долинных реках юга Азии.



Рис. 2. *Bathynella magna* Bazik. Длина тела 2,1—3,4 мм. Обитает на дне в открытом Байкале, преимущественно на песчаных грунтах, в зоне от 15—20 м до предельных глубин.

Д. Н. Талиев (1955) считал, что предками байкальских бычков-подкаменщиков были виды, живущие в дальневосточных морях и относящиеся к бычкам родов *Trachidermis* или *Mesocottus*. Л. С. Берг решительно возражал против этого мнения, указывая на большую древность и пресноводность предков байкальских Cottoidei. Но даже если следовать мнению Д. Н. Талиева, то все же эти «морские» предки должны были стать речными пресноводными прежде чем по древним рекам проникнуть в Байкал.

Предки современной фауны олигохет из сем. Lumbriculidae, по мнению знатока этой группы В. В. Изосимова (1962), были обитателями горных водоемов. Это семейство сформировалось в третичном периоде в горном поясе, простирающемся от Альп на западе до Байкала на востоке. Среди низших ракообразных Байкала подавляющая часть видов и почти все массовые виды пелагических коловраток по родственным связям тяготеют к обитателям олиготрофных водоемов Голарктики. Конечно, в древний Байкал проникала и теплолюбивая озерная фауна, но она, как уже сказано выше, занимала в нем лишь мелководную, хорошо прогреваемую прибрежную зону, а с похолоданием климата постепенно исчезала, отступая на юг, как и из других областей Сибири. В Байкале нет также «молодых выходцев из моря», за исключением таких сравнительно недавних активных иммигрантов из полярных районов Сибири, как тюлень и омуль. Все «находки» морских элементов в современной фауне Байкала, о которых упоминалось в работах исследователей XIX в., как и в последующее и современное нам время (двустворчатые ископаемые моллюски из кардиид или современные живые «фораминиферы») были основаны лишь на недоразумении. Таким образом, дискуссия о «морских» корнях фауны Байкала привела к окончательной победе взглядов Л. С. Берга (1949).

Однако при поисках далеких предков палеогеновой фауны юга Сибири заслуживает внимания фауна, населявшая в меловом периоде крупные внутренние бассейны Монголии и прилегающих частей Центральной Азии, цепь которых простиралась, как считают палеонтологи,



от Дальнего Востока до Ферганы включительно. В нижнемеловых отложениях бассейнов в районе Гобийской депрессии в Монголии были обнаружены раковины моллюсков, которых Г. Г. Мартинсон (1959) считает прямыми предками семейства байкалиид. Во второй половине мелового периода эти обширные бассейны превращаются уже в разрозненные цепи сравнительно небольших, возможно бессточных, озер, и фауна «байкалиид» из них исчезает. Если действительно расценивать меловые ископаемые «байкалииды» исходными для предков современных байкалиид, то они в течение мела и палеогена принуждены были все же превратиться в типично пресноводные лимно-реофильные виды, отступая из Монголии (вследствие поднятия этой страны и аридизации климата) на север, в горные районы юга Сибири.

Территория Байкальской горной области в палеогене отличалась разнообразием ландшафтов, высотными и микроклиматическими контрастами, обилием горных рек и озер, подземных вод, источников и иных водоемов. Здесь смыкались два великих миграционных потока фауны. Один из них шел с юга, из усыхающих областей Центральной Азии, другой — с севера из древней Ангариды в связи с похолоданием климата Сибири. Однако юг Сибири в палеогене стал не только коллектором фауны центральноазиатской и сибирской, но и самостоятельным центром дальнейшей ее эволюции. Какие именно группы из современной фауны Байкала являются далекими потомками выходцев из мезозойских бассейнов Центральной Азии и какие были обитателями древней Ангариды, мы с уверенностью сказать не можем. Если судить по приведенным выше палеонтологическим данным и их интерпретации палеонтологами (Мартинсон, 1959, и др.), то можно предполагать, что, например, далекими предками моллюсков байкалиид, ставшими исходными для палеогеновых байкалиид юга Сибири, были выходцы из Центрально-Азиатских внутренних бассейнов мелового периода. Такими же выходцами из Центральной Азии возможно являются полихета *Manayunkia*, а может быть предки и некоторых других загадочных групп современной фауны Байкала. Однако основная часть далеких предков фауны Байкала развивалась первоначально на просторах древней Ангариды.

Значительная часть циклопов, живущих на дне Байкала, родственна видам, живущим в подземных водах Палеарктики (виды родов *Acanthocyclops*, *Orthocyclops*, по Мазеповой, 1957; и др.). Байкальский эндемичный вид водяного ослика *Asellus (Mesoasellus) dybowskii* имеет родственные виды среди осликов подземных вод Японии и Калифорнии и тоже является древнейшим вселенцем в Байкал, так как подрод *Mesoasellus*, по мнению Я. А. Бирштейна, мог быть родоначальником других подродов *Asellus*.

Подземные виды известны также из гаммарид. Таковы виды рода *Crangonyx*, который, как считает Шеленберг (Schelenberg, 1937), может сравниваться с байкальским родом *Hyaellopsis*. Некоторые эндемичные клещи байкальского рода *Stygothrombium* из отряда Holacarida имеют родство с подземными видами этого же рода, известными из Югославии (Соколов, 1952). Байкальские виды клещей родов *Soldanellonyx* и *Parasoldanellonyx* имеют родственные отношения с видами этих же родов из подземных вод и горных ручьев Юго-Восточной Европы (Соколов, Янковская, 1968). Из планарий в Байкале, как уже сказано, исключительно богато представлено семейство Dendrocoelidae. Некоторые виды этого семейства вне Байкала тоже живут в пещерных водах и горных речках разных районов Палеарктики.

В связи с приведенными здесь примерами имеет известное значение недавно открытая фауна в подземном бассейне, расположенном в непосредственном соседстве с Байкалом, в долине р. Ангары, вблизи ее истока, среди юрских отложений, которые простираются до Байкала и

обрываются в него почти отвесно на участке Большие Коты — падь Нижняя, в 20—30 км к северу от истока Ангары. В этом подземном бассейне живет типичный троглобионт, рачок из *Syncaerida*, *Stygodromus* sp. Возможно, здесь живут и другие троглобионты, но детальному изучению указанный бассейн пока не подвергался. Дно этого бассейна находится намного ниже современного уровня Байкала. Известно, что подземные водоемы отличаются особым постоянством режима вод, низкой температурой, практически не подвергающейся изменениям ни в годовом, ни в многовековом цикле жизни. Поэтому освоение троглобионтами условий жизни в Байкале не представляло каких-либо непреодолимых трудностей.

Но, несомненно, наиболее важным источником, за счет которого пополнялся фауной третичный Байкал, были обитатели горных рек и олиготрофных озер (лимно- и реофилы). Так, можно предполагать, что основная доля предков байкальских дендроцелид жила до вселения в Байкал в окружающих его горных реках и ручьях, которые являются обычными местами обитания современных видов этого семейства планарий. Преимущественно речными обитателями следует считать и далеких предков байкальских гаммарид, так как подавляющая часть не байкальских видов этих раков живет в текущих водах, а также в крупных олиготрофных водоемах. Такова, например, фауна гаммарид Туркестана, населяющая горные ручьи, родники, а также оз. Иссык-Куль. А. В. Мартынов (1935) считает, что далекие предки гаммарид были первоначально солоновато-водными, а их потомки заселяли в третичное время текущие воды. Они жили и на юге Сибири, откуда и проникли в Байкал. Байкальские ручейники эндемичной трибы *Baicalinini* очень близки к роду *Archapatania*, виды которого, кроме Байкала, в настоящее время живут в ручьях и речках Дальнего Востока.

#### ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ ФАУНЫ В БАЙКАЛЕ

Известный американский зоолог Э. Майр (1947) считает основным условием формирования эндемичной фауны древних озер, как и океанических островов, многократную и разновременную их колонизацию иммигрантами из разных биогеографических областей. Автохтонному видообразованию в древних озерах он придает второстепенное значение. Эта гипотеза встретила серьезные возражения со стороны исследователей древних озер (Brooks, 1950; Stanković, 1960; Кожов, 1962; и др.). Иммигранты из различных биогеографических областей в такие озера служили лишь фондом, за счет которого формировалась их фауна, но в дальнейшем она развивалась в них уже автохтонно. Что касается Байкала, то как уже было показано выше, этот фонд был довольно однообразен, но подавляющая часть вселенцев дала в нем изумительную радиацию новых видов.

Возможно, существенное значение в обогащении фауны Байкала имело то обстоятельство, что в свое время он был центральным звеном Байкальской системы крупных и глубоких озер и после исчезновения последних стал наследником их фауны. Важно также и то, что сама котловина Байкала служила в третичном периоде ложем нескольких крупных и относительно изолированных друг от друга озер (Лут, 1964). Это также могло быть причиной увеличения разнообразия байкальской фауны после слияния озер в единый бассейн. Южная его половина, как уже сказано, еще в олигоцене представляла собой обширное и глубокое озеро, тогда как в северной части котловины существовало несколько крупных озер, которые могли быть связаны между собой проливами или короткими речными путями. Следы существования таких озер в современ-

ной впадине Байкала до сих пор сохранились в виде некоторых различий между фаунами северной и южной её половины.

Викарирующие формы

Северный Байкал	Южный Байкал	Граница соприкосновения ареалов
<b>Моллюски:</b>		
<i>Baicalia variesculpta</i> (рис. 3а) <i>Choanomphalus (Sulcifer) annuliformis</i>	<i>B. herderiana</i> (рис. 3, б) <i>Ch. (S.) schrenkii</i>	Селенгинско-Бугульдейский район
<i>Benedictia limnaeoides ongu-rensia</i> <i>Baicalia pulla tenuicosta</i> <i>Valvata lauta</i>	<i>B. limnaeoides</i> typ. <i>B. pulla</i> typ. <i>V. piligera</i>	Малое море
<i>Baicalia angigyra</i> <i>B. macrostoma</i> Нет	Нет Нет <i>Liobaicalia stiedae</i>	Селенгинско-Бугульдейский район
<b>Гаммариды:</b>		
<i>Garjajaewia cabanisi ninae</i> <i>Odontogammarus calcaratus improvisus</i> <i>Spinacanthus armatus ongu-reni</i> <i>Acanthogammarus victori maculatus</i>	<i>G. cabanisi</i> typ. <i>O. calcaratus</i> typ. <i>S. armatus</i> typ. <i>A. victori</i> typ.	Средний Байкал
<b>Бычки-подкаменщики:</b>		
<i>Asprocottus herzensteini</i> <i>A. pulcher</i> <i>A. megalops</i> <i>Abissocottus elochini</i> <i>Cottocomeforus grewingkii alexandrae</i> Нет Нет <i>Batracottus baicalensis</i> typ. <i>Procottus jettelesi</i> typ.	<i>A. herzensteini abissalis</i> Нет <i>A. eurystomus?</i> Нет <i>C. grewingkii</i> typ. <i>Cottinella weretschagini</i> <i>Asprocottus bergii</i> <i>B. baicalensis pachytus</i> <i>P. jettelesi minor</i>	Средний Байкал

В настоящее время насчитывается около 40 видов и подвидов гаммарид, известных только из северной части Байкала, и до 30 видов — из южной. Среди моллюсков более 10 видов и разновидностей живут только в Северном Байкале и около 9 только в Южном (рис. 3, а, б). Среди бычков-подкаменщиков, как указывает Д. Н. Талиев (1955), для южной части Байкала характерно 12, для северной — 5 форм. Фауна этих озер, существовавшая в условиях длительной изоляции, развивалась в известной мере самобытно и приобретала генетическую стойкость. Слияние озер в единый бассейн должно было послужить для обогащения фауны.

Некоторые авторы считают, что именно такая изоляция фаунистических комплексов в отдельных частях озера, отделенных географическими барьерами, временами нарушавшаяся, служила главной причиной обилия эндемичных видов. Так, по мнению Брукса (Brooks, 1950), географическая изоляция была основным условием формирования фауны таких древних озер, как Танганьика и Байкал (аллопатрическое видообразование). Однако мы имеем основание считать, что видообразование в результате географической изоляции отрезанных барьерами популяций видов не было основным путем эволюции фауны Байкала. Главную роль в этом процессе играли экологические факторы, к рассмотрению которых мы переходим.

В Байкале наиболее разнообразной фауной населена литораль, т. е. глубины от 0 до 20 м, несколько однообразнее фауна сублиторали (до глубины 70 м), но и она все еще довольно богата видами. Литораль,

а отчасти и сублитораль обладают большим разнообразием грунтов, среди которых преобладают каменные, представляющие собой или голую скалу с редко рассеянными на ней камнями, или гряды булыж-

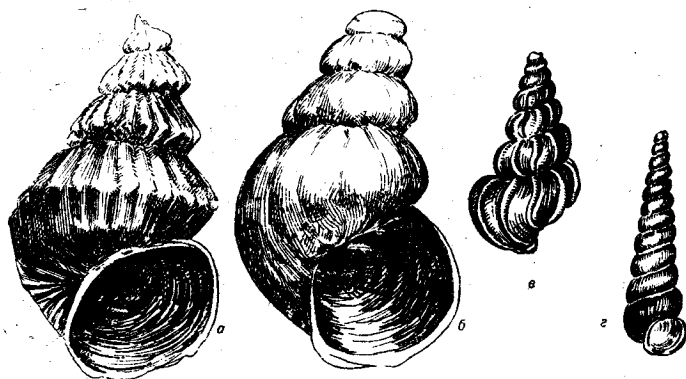


Рис. 3. Байкальские моллюски.

а — *Baicalia variesculpta* Ldh., высота раковины до 6—8 мм, обитает в Северном Байкале и Малом море; б — *Baicalia herderiana* Ldh., высота раковины 8 мм, обитает в Южном Байкале. Викарирующие виды, в массе встречаются на каменистой литорали на глубине от 2—3 до 8 м; в — *Baicalia costata* Dyb., высота раковины 9—10 мм; г — *Baicalia godlewskii* Dyb., высота раковины 18—20 мм. Два последних вида — массовые обитатели песчаных грунтов в зоне глубин от 5—10 до 30—40 м.

ника и гальки, перемежающиеся с участками грубых песков. Сплошное распространение каменных грунтов в некоторых местах прерывается обширными участками песчаных или илистых грунтов, простирающихся непрерывно от уреза воды до предельных глубин. Такие перерывы каменной литорали и сублиторали имеются против устьев крупных притоков озера, в районе глубоко вдающихся в материк мелководных бухт и заливов и т. д.

Перерывы в сплошном распространении грунтов литорали, а отчасти и сублиторали расчленяют их на относительно изолированные участки, что ведет к разрыву ареалов видов на отдельные колонии, обособленные от соседних колоний. Длительность существования таких изолированных участков может быть весьма большой даже в геологических масштабах. Так, р. Селенга — самый крупный приток Байкала, в третичном периоде уже существовала и впадала в него там же, где и сейчас, образуя обширную дельту, далеко выдвинутую в открытые воды озера. Против дельты в течение миллионов лет существовала обширная песчаная отмель, непрерывно простирающаяся в настоящее время в обе стороны от устья реки более чем на 100 км. Такой же разрыв каменной литорали имеется в северной оконечности Байкала против устьев рек Верхней Ангары и Кичеры, в Баргузинском заливе и в некоторых других местах. Фауна изолированных участков литорали, а частично и сублиторали, несет на себе черты локального эндемизма. Поэтому в биографическом отношении в Байкале имеются районы, фаунистически несколько отличающиеся друг от друга. Из них наибольшего внимания заслуживают мелководья в районе Ушканьих островов, Баргузинский залив, Селенгинское мелководье и Малое море. Приведем несколько примеров. В литорали района Ушканьих островов из 17 видов гаммарид рода *Micruropus* 2 вида и 1 разновидность эндемичных (*M. ushkani*, *M. pupilla*, *M. macrochotus tenuis*). Из других родов гаммарид только здесь найдены *Acanthogammarus (Spinacanthus) insularis*, *Hyaletellopsis macrocephala*, *H. insularis* (Базикалова, 1945, 1962). Из бычков-подкаменщиков пока только отсюда известны *Paracottus insularis* и *Batrachottus ushkani* (Талиев,

1955), из моллюсков — один из видов рода *Choanomphalus*, живущий в литорали этого района, совмещает признаки двух широко распространенных в Байкале видов *Ch. maacki* и *Ch. amauronius*, типичные формы которых в районе Ушканьих островов отсутствуют. Только Селенгинскому участку свойственны, по Базикаловой, подвиды нескольких видов из родов *Acanthogammarus*, *Pallasea*, *Hyalellopsis*, *Carinurus*, из моллюсков только здесь живет *Baicalia herderiana selengensis* (Кожов, 1936). В Баргузинском заливе обнаружено два локальных вида гаммарид *Micruropus cristatus* и *M. pusillus*. Несколько локальных форм из гаммарид свойственны прибрежной соровой системе (*M. possolskii*, *M. litoralis*, *M. ciliodorsalis*). В Малом море тоже имеются локальные формы. Так, моллюск *Baicalia werestschagini* и ряд разновидностей других гастропод обнаружены пока лишь в этом районе. Локальные формы имеются также среди губок, планарий и других групп фауны.

Несомненно такие перерывы ареалов видов существовали и в прошлом. По мере развития впадины с ее прибрежной полосой они изменялись, изолированные популяции видов могли перемешиваться и сливаться друг с другом, иные же, генетически более стойкие, обогащали фаунистический состав озера, внедряясь в свойственные им соседние биотопы.

Несколько иной характер имеет изоляция популяций видов, возникающая на основе различий во времени и в местах размножения (репродуктивная изоляция).

Так, байкальский омуль со времени его проникновения в Байкал распался на несколько рас, использующих для икрометания разные реки. В р. Селенгу для икрометания заходит селенгинская раса омулей, в р. Большую — посольская, в р. В. Ангара — верхнеангарская, в речки Чивыркуйского залива — чивыркуйская. Между этими расами существуют различия и во времени захода в реки для нереста, что зависит от температуры воды в последних, так как омуль заходит в реки лишь при выравнивании температуры воды в реке и в Байкале. Нагульные районы молоди разных рас омуля также несколько отличаются друг от друга и, таким образом, очевидно повышают степень изоляции. Такая обособленность вследствие различных сроков и мест икрометания наблюдается у байкальских сигов и хариусов. Байкальский хариус *Thymallus arcticus baicalensis* представлен здесь типичной формой (черный хариус) и подвидом *Th. a. brevipinnis* (белый хариус). Периоды и места икрометания у них различны, да и по местам нагула они тоже хорошо отличаются друг от друга. Черный хариус живет преимущественно вдоль берегов каменистой литорали и питается в основном гаммаридами, а белый предпочитает песчаные грунты и охотится за рыбами. Имеются между ними и морфологические отличия. Такая форма изоляции наблюдается и у бычков-подкаменщиков, водных насекомых и других групп фауны и, безусловно, имеет значение в дивергенции видов.

В последние годы изоляцию популяций видов в едином, не расчлененном географическими барьерами, водоеме, в основе которой лежат главным образом экологические условия, принято называть микрогеографической (Stankovic, 1960). Этим названием подчеркивается, что между такой формой изоляции и собственно географической нет принципиальных различий, хотя ясно, что масштабы и результаты их влияния на дивергенцию видов весьма различны. Результаты такой микрогеографической изоляции популяций видов в процессе видообразования в Байкале не очень велики. Формы, занимающие разные участки ареала одних и тех же видов, распространенных вдоль берегов озера в одной и той же зоне глубин, как правило, слабо отличаются друг от друга и обычно связаны между собою малозаметными переходами. Процесс формирования посредством микрогеографической изоляции дал в результате

преимущественно внутривидовые формы (что очень характерно для фауны литорали), среди которых всегда много слаборазличимых мелких форм внутривидового значения.

Совершенно иную картину мы имеем при распределении фауны в вертикальном направлении, т. е. от уреза воды до предельных глубин. Смена видов по вертикали идет как бы скачками; викарирующие формы, как правило, хорошо отличимы друг от друга; разрывы между ними выражены отчетливо; фаунистические комплексы, живущие в разных глубинных зонах, характеризуются не только по видовому, но даже по родовому составу фауны. Можно предполагать, что процесс видообразования по мере углубления впадины озера, т. е. при завоевании видами новых биотопов в вертикальном направлении, шел совсем иначе, чем при расселении видов в одной и той же полосе глубин вдоль берегов в горизонтальном направлении.

Зональность в распределении фауны по вертикали хорошо заметна уже в литорали в связи со сменой условий жизни по мере увеличения глубин. Так, в открытых водах озера зона глубин от 0 до 1,5—2 м заметно выделяется своеобразием населяющей ее фауны от соседних. В ее формировании имело значение влияние прибойной волны гигантского озера с ее большой разрушительной силой. В то же время здесь много органических веществ, пригодных для питания: густые заросли водоросли улотрикса, смываемые с берегов органические продукты прибрежной тайги и т. д. Населяющая эту беспокойную зону фауна, в том числе несколько видов гаммарид, выработали приспособления, способствующие их выживаемости и процветанию (Кожов, 1931). Таковы длинные густые щетинки, покрывающие тело и конечности, грубость покровов, у гаммарид покровительственная окраска и т. д. Виды, населяющие полосу прибой, являются общими вдоль берегов всего Байкала.

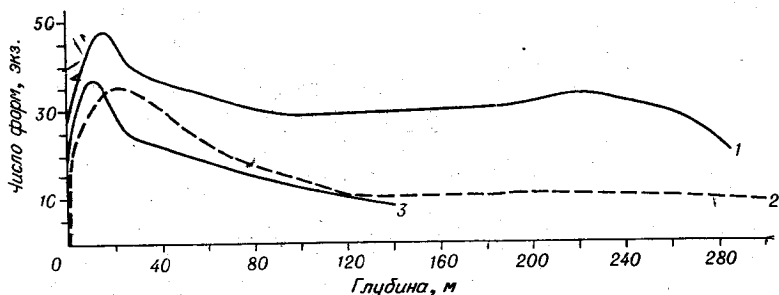


Рис. 4. Изменение количества форм в связи с глубиной обитания. 1 — гаммариды и 2 — моллюски по М. М. Кожову (1930); 3 — гаммариды по А. Я. Базикаловой (1962).

Между биоценозами прибойной полосы и соседней частью литорали нет каких-либо пространственных преград, населяющие ее немногие виды встречаются и за ее пределами, но в массовых количествах они живут лишь у самого уреза воды. Очевидно, в процессе приспособления к жизни в прибое важнейшую роль играл естественный отбор, под воздействием которого отбирались виды, приобретающие признаки, способствующие выживаемости в специфических условиях этого биотопа. При этом среди них более пластичными оказались гаммариды, тогда как, например, губки и моллюски не смогли здесь прижиться.

Наиболее разнообразна фауна и плотность населения в литорали, на глубине от 2—3 до 15—20 м (рис. 4). На каменистых грунтах в этой полосе глубин наибольшее обилие макрофитов. Они располагаются поясами, в которых преобладают характерные для последних виды, вызывая

зональность и в распределении фауны. Однако различия в видовом составе фауны, живущей в разных поясах растительности, невелики. Лишь за пределами глубин 15—20 м, соответствующих, как правило, нижней границе шельфа, хорошо заметна смена видового состава как на каменистых, так и на песчаных грунтах.

Как уже отмечено выше, эта смена выражена очень резко. Так, среди губок в литорали явное господство принадлежит ярко-зеленой ветвистой губке *Lubomirskia baicalensis*, с глубин 10—15 м появляются в массовом количестве виды, относящиеся к двум другим родам байкальского семейства *Lubomirskiidae* — *Baicalospongia* и *Swartschewskia* (по одному виду в каждом (рис. 5)). Они распространяются вглубь на сотни метров при постепенном уменьшении численности. Среди моллюсков бенедиктиин и байкалийн наблюдается такая же картина. Литоральные байкалийны рода *Baicalia* — *B. herderiana*, *B. bithyniopsis*, *B. oviformis*, *B. elata* и другие близкородственные друг другу виды — сменяются на глубине около 10—20 м видами, относящимися к другим под родам (*B. cancellus*, *B. pulla*, *R. godlewskii* и др. (см. рис. 3, 2)); обитающая на литорали в массовом количестве *Benedictia baicalensis* за пределами литорали заменяется видом *B. limnaeoides*, а с нарастанием глубин — *Baicalia fragilis* и *B. maxima*, живущей на глубине до 200—300 м и больше. Такая же резкая смена видов наблюдается и среди изопод, олигохет, гаммарид и т. д. (рис. 6). Лишь очень немногие виды распространены по вертикали очень широко, встречаясь в sublиторали и в абиссальной зоне (раки батинеллиды, некоторые виды из гаммарид и т. д.). В известной мере эта смена фауны по вертикали связана со сменой грунтов,



Рис. 5. Байкальские губки.

*a* — *Lubomirskia baicalensis* Dub., высота до 70 см, массовый обитатель каменистой литорали на глубине от 2—5 до 8—10 м; *б* — *Swartschewskia papiracea* Dub., диаметр до 2—4 см, живет на камнях, преимущественно в зоне глубин от 8 до 20—30 м; *в* — *Baicalospongia bacillifera* Dub., диаметр колоний 8—12 см, обитает в массе на глубине от 8—10 до 40—50 м, отдельные экземпляры на глубине до 500 м.

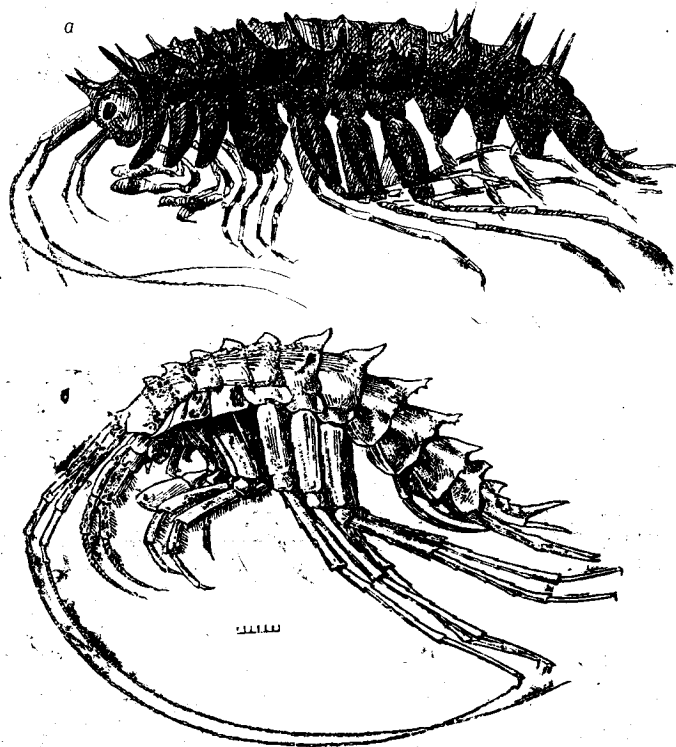


Рис. 6. Байкальские гаммариды.

*a* — *Pallasea bicornis* Drog., обитатель прибрежных вод открытого Байкала; *b* — *Garajewia cabanisi* Dуб., длина тела до 80 мм, обитатель районов с глубинами более 200 м.

среди которых за пределами литорали преобладают песчано-илистые, переходящие затем в глубоководные илы. Однако и в распределении грунтов основную роль играет смена глубин. Глубинные и глубоководные виды заселяют свойственную им зону глубин, как правило, по всему Байкалу, и их популяции в разных частях ареала в горизонтальном направлении отличаются друг от друга очень мало, обычно они не различимы.

Возникновение фаунистических комплексов, населяющих глубокие зоны озера, мы представляем следующим образом.

По мере углубления впадины озера популяции видов, оттесняемые за пределы густо населенной литорали, неизбежно приобретали новые физиологические особенности, так как здесь создавались совсем иные условия жизни (температурные, световые, газовые, грунтовые), а также и условия питания, поскольку основным источником пищи здесь мог быть лишь «дождь» трупов животных и растений, выпадающих на дно из толщи вод после отмирания. В глубинные зоны проникали, очевидно, целые комплексы фауны одновременно вдоль всего Байкала. В связи с понижением температуры у глубинных популяций замедлялся темп роста, запаздывало наступление половозрелости, в условиях затухания сезонных изменений температуры и освещенности исчезал сезонный ритм размножения. Все это обособляло их от исходных популяций, способствовало выработке изоляционных механизмов в генетической структуре. Важно отметить, что оттесняемые в глубины популяции видов не были отделены от исходных литоральных какими-либо преградами пространственного характера, те и другие неизбежно соприкасались друг с другом и имели возможность перемешиваться. Ширина тех или иных глубинных



зон вдоль очень крутого уклона в настоящее время изменяется обычно лишь немногими десятками метров. Лишь в первые этапы жизни озера уклон дна мог быть значительно более пологим. Но и в этих случаях лишь крайние границы вертикального ареала видов могли испытывать на себе влияние удаленности, что могло способствовать дивергенции.

Мы считаем своей задачей рассматривать здесь механизмы дивергенции видов по мере заселения ими новых глубинных биотопов. Однако можно предполагать, что первичным фактором такой дивергенции была физиологическая изоляция популяций, тогда как пространственные факторы могли играть в этом процессе лишь вспомогательную роль. Если при расселении вида по горизонтали в Байкале, благодаря отмеченной выше микрогеографической изоляции (перерывы в распределении грунтов и т. д.), мог выработаться типичный круг форм, сменяющих друг друга, но преимущественно подвидового значения, то в глубинных зонах и, тем более, в абиссали такой круг форм у видов, как правило, образоваться не мог. Поэтому не случайно, что глубоководные виды, за очень немногими исключениями, о причинах которых говорилось выше, одни и те же по всему Байкалу.

Постоянство низкой температуры в глубоких зонах, отсутствие света, преобладание мягких илистых грунтов и т. д. сами по себе накладывают отпечаток не только на физиологию, но одновременно и на облик обитателей. Так, бычки-подкаменщики, живущие на глубинах 100—300 м, как установил Д. Н. Талиев, обладают увеличенными и несколько выпученными глазами, цвет их тела кирпичный, красноватый. По мере увеличения глубины туловище бычков становится мягким, кожа нежной, глаза еще более увеличиваются, а так как в глубоких зонах и такие глаза перестают видеть, то, как бесполезные, они выпадают из-под контроля естественного отбора, сильно варьируют, теряют пигмент и т. д.

Для первых шагов формирования глубинных и глубоководных биоценозов с их характерной фауной совсем не требовались современные огромные глубины озера, но лишь большая древность и наличие пищи, выпадающей из толщ вод. Известно, что в молодых озерах, даже очень глубоких, проникающая в них из соседних водоемов фауна не успевает образовать эндемичные комплексы. На этот факт указывает современная фауна таких крупных и глубоких, но молодых озер, как Телецкое на Алтае, Ладожское и Онежское в Северной Европе, Швейцарские озера, наконец, озера системы реки св. Лаврентия в Северной Америке. Все эти крупные и глубокие озера существуют лишь немногие тысячи или десятки тысяч лет и поэтому лишены эндемичных видов, будучи заселены в общем той же фауной, какая живет и в окружающих их малых озерах и реках, причем обычно весьма обедненной.

Г. Ю. Верецагин (1940) считал, что глубоководная фауна Байкала на 100% состоит из древних форм, сохранивших черты предков. Она, конечно, древняя, т. е. развилась в основном в тригичном периоде, но она все же моложе литоральной, от которой произошла. О том, что она начала формироваться еще в первые этапы истории озера, указывает тот факт, что некоторые глубоководные роды гаммарид уже успели утратить связь с их мелководными предками. Таковы, как считает А. Я. Базикалова (1962), роды *Garjajewia*, *Ceratogammarus*, *Abysso-gammarus*, *Palyacanthisca*, *Lobogammarus*.

Интересно, что у глубоководных видов гаммарид конвергентно вырабатываются признаки, сходные с такими же признаками морских глубоководных видов: слепота, наличие спинных выростов, удлинение тела и конечностей и т. д.

Одновременно с заселением новых биотопов формировались и новые биоценозы, в которых организмы вступали в тесные биологические от-

ношения. Шла специализация видов по типу корма, по местам и срокам размножения, изменялись и возникали заново взаимоотношения хищник — жертва, паразит — хозяин и т. д. Эта специализация вела и к морфологическим изменениям.

Глубоководная фауна известна и для некоторых других древних озер. В озере Охрида на Балканах виды гаммарид, населяющие глубоководную часть озера, характеризуются, как и в Байкале, отсутствием пигмента на теле, редукцией глаз, тонким хитиновым панцирем, вытянутым телом и т. д. Однако, хотя это озеро существует с третичного времени, оно все же намного моложе, чем Байкал, и поэтому эндемизм форм, живущих в его глубинах, не так велик, как в Байкале (Stanković, 1960; и др.).

Уже давно известна интересная «талассоидная» фауна моллюсков — гастропод из оз. Танганьика, имеющая десятки эндемичных видов и родов. Первые исследователи фауны Танганьики считали, что предки талассоидных моллюсков были морскими, так как раковины многих видов по своей структуре в известной мере напоминают некоторые морские виды гастропод. В настоящее время гипотеза о морском происхождении талассоидной фауны моллюсков в Танганьике отвергается, так как нет доказательств бывшей связи района рифтовых озер Африки с какой-либо морской трансгрессией. В то же время талассоидная фауна моллюсков Танганьики не имеет связи ни с современной пресноводной, ни с ископаемой фауной Юго-Западной Африки. Анатомия талассоидных моллюсков показывает, что они имеют близкое родство между собою и имеют общее происхождение. Почти все они относятся к широко распространенному в субтропических и тропических областях семейству *Melaniidae*. В связи с этим некоторые исследователи считают, что «талассоиды» автохтонно сформировались в самом озере и являются древнейшими его обитателями, предки их уже давно исчезли из пресных вод Африки. Имеющиеся данные указывают, что возраст оз. Танганьики не менее 5—10 млн. лет, а вероятно и больше. Возможно, талассоидная фауна моллюсков Танганьики не только древняя, но и формировалась в его глубоких водах в период высокого стояния уровня вод, что, по-видимому, происходило в третичное время. Эта фауна, вероятно, служит остатком древней абиссальной и батинальной фауны, но в связи с новыми условиями существования она в настоящее время оттеснена из лишенных кислорода глубин озера в более верхние зоны, где занимает глубокие участки (Brooks, 1950; Hubendick, 1952).

Укажем еще на некоторые особенности байкальской фауны в связи с ее происхождением.

В. Н. Яснитский (1952) в свое время обратил внимание на так называемый «гигантизм» некоторых обитателей пелагиали озера. Таковы, например, байкальские формы видов коловраток, относящихся к родам *Notholca*, *Asplanchna*, *Keratella*, *Filinia*, величина тела у которых значительно больше, чем у типичных форм тех же видов. Многие глубинные и глубоководные виды олигохет, планарий, гаммарид, бычков-подкаменщиков гораздо крупнее своих родственников, живущих в литорали. Подобные явления обычно связывают с известным правилом Бергмана, однако их причины, по-видимому, более сложны, и они зависят не только от условий терморегуляции, но и связаны с биологическими факторами. Можно предполагать, что крупная величина многих видов вырабатывается не без связи с хищничеством. Таковы, например, некоторые глубоководные виды гаммарид рода *Acanthogammarus*, гангская хищная планария *Polycotylus*, некоторые виды бычков.

Следует особо сказать о крайне своеобразной эндемичной группе байкальских ручейников — *Baicalinini* из сем. *Limnophilidae*, состоящей из 4 родов и 13 видов. Предки этой группы в их имагинальной стадии

были, конечно, крылатыми. Однако особые условия развития личиночных стадий в открытых водах Байкала оказали глубокое преобразующее влияние на поведение и морфологию всех видов этой трибы (рис. 7). Они потеряли способность к полету, у двух видов от передней пары крыльев сохранились лишь рудименты, у остальных атрофировались мышцы обеих пар крыльев, и они не в состоянии на них подняться в воздух. Причина такой редукции вполне понятна: в условиях Байкала откладка яиц самками за пределами крайне узкой литорали над большими глубинами грозит гибелью развивающимся личинкам или куколкам, так как они не в состоянии подняться через слой воды в сотни метров толщиной на поверхность вод для превращения в имаго. При таких условиях крылья имагинальных стадий у ручейников не только бес-

полезны, но и вредны, так как крылатые насекомые сильными ветрами, часто дуящими с берегов, могут быть унесены далеко за пределы литорали в районы с большими глубинами. Естественный отбор постепенно отсеивал летающие формы, и в результате способность к летанию у них потерялась. Вместо крыльев у байкальских ручейников для передвижения по поверхности вод служат очень длинные, покрытые густыми щетинками, ножки, пользуясь которыми имаго удерживаются на поверхности воды и быстро «бегут» к берегу. Здесь у уреза воды они и спариваются. В этот период, весной и в первую половину лета, они образуют на пляже густые скопления, но при любом дуновении ветра прячутся между камнями, в расщелине береговых скал, в ветви деревьев и т. д.

Все виды ручейников байкалинин занимают один и тот же ареал — литораль вдоль берегов всего озера, не образуя где-либо локальных форм, следовательно, являются типично симпатрическими. Однако основные признаки всех байкалинин в имагинальной стадии — редукция крыльев, отсутствие способности к полету, крайнее развитие щетинок на ножках — могли выработаться без участия пространственной изоляции. Лишь у личиночных стадий имеются отличия в приуроченности их к разным грунтам литорали и отчасти к разным глубинам, но тоже без каких-либо ясных пространственно изолирующих факторов. Очевидно, дальнейшее расщепление на виды у байкалинин произошло на основе экологических и репродуктивных факторов. Виды ручейников отличаются по времени размножения и по местам откладки самками яиц, а также предпочитают жить на тех или иных разностях грунтов, содержащих органические вещества в виде детрита или живых растений, которыми питаются личинки.

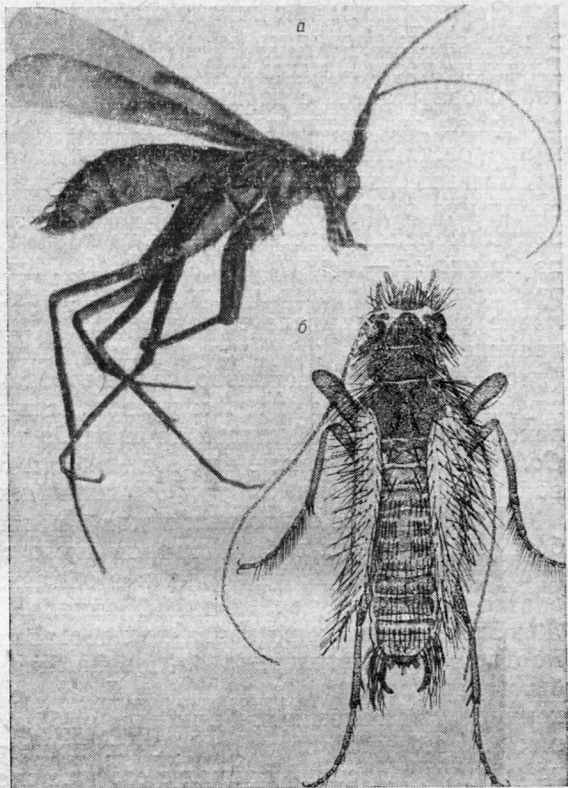


Рис. 7. Байкальские ручейники.

а — *Baicalina reducta* Mart., длина тела до 5–7 мм;  
б — *Thamastes dipterus* Hag., ♂ длина тела 5–7 мм.

За миллионы лет жизни Байкала, по мере увеличения его глубин, в нем сформировались и своеобразная пелагическая фауна, и флора. Главным поставщиком органического вещества в освещенной зоне пелагиали озера здесь с первых этапов его истории были диатомеи, давшие материал для мощных слоев диатомитов в третичных отложениях озера и продолжающие обогащать грунты современного Байкала мириадами кремневых створок, опускающихся после отмирания на дно. Массовые скопления водорослей в зоне фотосинтеза привлекли в пелагиаль и их потребителей. Вероятно, одним из первых фитопланктофагов был рачок из *Calanoida* — *Epischura baicalensis*. Могли быть, конечно, и другие потребители планктонных водорослей, не дожившие до наших времен. Наличие рачков привело к появлению зоопланктофагов. Таковым уже в древние времена оказался крупный гаммарус *Macrohectopus branizkii* (рис. 8), который, вероятно, был первоначально наддонным обитателем глубоких вод озера, а затем превратился в чисто пелагический. Этот же рачок стал основной пищей двух видов голомянок и двух видов бычков *Cottocomephorus*, также еще в древности ставших пелагическими из первоначально наддонных форм бычков-подкаменщиков (рис. 9).

Превращение бентосных видов в пелагические, очевидно, шло также без участия каких-либо факторов чисто географического характера, но при условии наличия свободных и обильных пищей биотопов, каковыми оказалась обширная пелагиаль Байкала.

Отмеченная выше довольно простая схема основных пищевых взаимоотношений, автохтонно развивавшаяся в открытой пелагиали озера, была нарушена с появлением в Байкале омуля и тюленя. Омуль стал конкурентом голомяно-бычковых рыб, а нерпа — пожирателем последних (и особенно голомянок). Этот пример внедрения элементов полярной фауны в древний Байкал с его уже сложившейся фауной показывает относительность биоценологических преград.

Процесс дивергенции видов без сколько-нибудь существенного влияния пространственной изоляции, в том числе и микрогеографической, в литературе последних лет называется симпатрическим. Однако это название пока не имеет четкого содержания. В понятие «симпатрическое видообразование» включается дивергенция родственных видов с совпадающим или перекрывающимся ареалом («симпатрические виды»), механизм которой может быть весьма различным. Симпатрическое видообразование считается возможным, но отрицается сколько-нибудь большая роль его в эволюции видов в природе, так как главным условием приобретения генотипической стойкости популяций дивергирующего вида, по мнению многих исследователей, является лишь их длительная географическая изоляция (Майр, 1947; Эрлих, Холм, 1966; Дубинин, Глембоцкий, 1967; Мауг, 1963).

Рис. 8. Пелагический бокоплав *Macrohectopus branizkii* Дуб., длина тела 25–35 мм.



Изложенные выше особенности в видообразовании глубоководной и глубоководной фауны озера, а также формирование такой оригинальной группы глубоководных эндемиков Байкала, как ручейники, автохтонное развитие пелагической фауны, позволяют считать, что в эволюции фауны этого озера видообразование без заметного участия факторов пространственной изоляции было основным процессом, который и явился главной причиной ее глубокого эндемизма. Конечно, необходимы

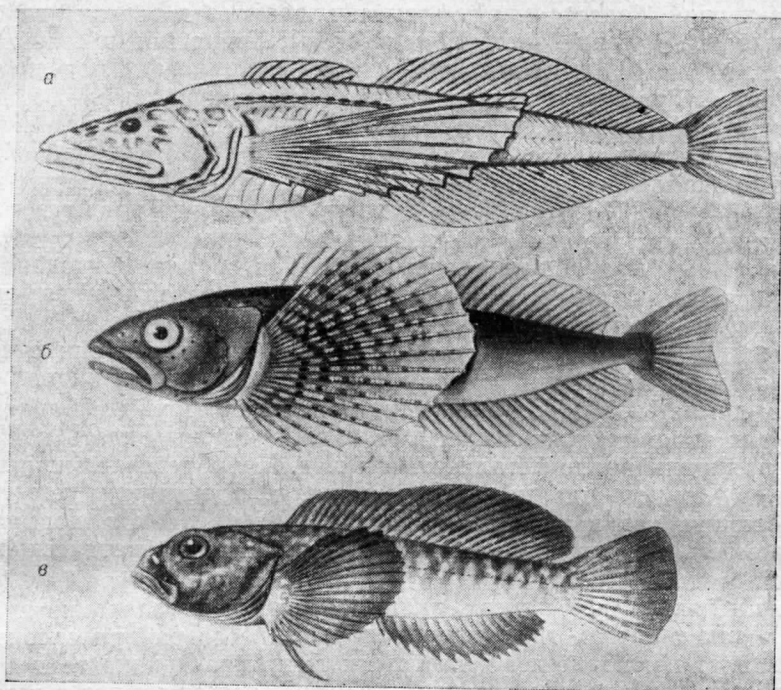


Рис. 9. Байкальские рыбы.

а — *Coterphorus dybowskii* Korotn. — голомянка малая, длина тела до 16 см, пелагический вид, в массе живущий за пределами прибрежной зоны, т. е. над глубиной свыше 150—200 м; б — *Cottocoterphorus grewingkii* Dub. (♂) — бычок-желтокрылка, массовый обитатель толщи вод прибрежной зоны открытого Байкала; в — *Procoitus jettelesi* Dub., длина тела до 13 см, донный обитатель, преимущественно распространен в зоне глубин от 10 до 200 м.

специальные исследования современными методами генетики, чтобы установить механизмы симпатрического видообразования, и фауна, подобная Байкальской, может быть благодарным материалом для таких исследований.

Известные байкаловеды Д. Н. Талиев (1948, 1951, 1955) и А. Я. Базикалова (1962), обсуждая факторы эволюции фауны Байкала, утверждают, что основной причиной «бурного» видообразования в Байкале была так называемая фетализация. Под фетальным состоянием фауны авторы понимают прежде всего наличие у видов признаков ювенильности и примитивности, что повышает их пластичность, способность изменяться приспособляясь к меняющимся условиям существования. Фетализация, как считают указанные авторы, есть общее обновление фаунистических комплексов. От фетализированных видов берут начало прогрессивные линии развития с высокой радиацией новых видов. «Фетализация, — пишет Талиев, — является тем качественным скачком, который порождает новый этап эволюции. После того, как фетализация совершилась, потомки фетализированных видов уже не подвергаются недоразвитию, но, наоборот, приобретают признаки возмужавших форм» (Талиев, 1955, стр. 493). У бычков-подкаменщиков признаками фетализации, по Талиеву, являются наличие в крыше мозговой коробки пинеального отверстия, недоразвитость рта, отсутствие заднеключичной кости и шипиков на спине и т. д. У гаммарид, по Базикаловой, такими признаками нужно считать уменьшение величины тела (карликовость), относительно крупные глаза, малую ширину базиподов конечностей, что якобы служит показателем ювенильности и т. д. Массовая фетализация фауны Байкала проходила в два приема. По мнению А. Я. Базикаловой (1962),



причина первой, более ранней, фазы заключалась в резком углублении впадины озера в конце третичного периода, появление в связи с этим новых экологических ниш и «необходимость их освоения под давлением хищников». Вторая фаза наступила уже в ледниковый период под влиянием ухудшения условий жизни и оскуднении пищевых ресурсов. Талиев же связывает эти две фазы фетализации с фазами активизации движения земной коры в районе Байкала, т. е. с резкими тектоническими изменениями впадины. По его мнению, ухудшение условий жизни в ледниковом периоде не могло быть причиной фетализации, наоборот, этому явлению должны были сопутствовать особо благоприятные условия жизни, в том числе обилие пищи. В то же время эти авторы указывают, что среди каждой полиморфной группы фауны Байкала имеются виды, у которых совсем нет фетализированных признаков, однако они считаются несомненными исходными формами для многих молодых видов.

Нам думается, что для объяснения эволюции фауны в Байкале, как и в других эндемических очагах, нет надобности выдвигать какие-либо особые принципы вроде фетализации и т. д. Приобретение видами таких признаков, как неотения, карликовость и т. д., подчиняется тем же законам эволюции, как и развитие всяких других признаков, повышающих выживаемость видов в данных конкретных условиях абиотической и биотической среды.

По мнению Д. Н. Талиева, лишь вследствие фетализации эволюция фауны в таких очагах эндемизма, как древние озера или океанические острова, идет исключительно быстрыми темпами. Однако темпы эволюции в древних озерах существенно не отличаются от темпов в других областях жизни. В настоящее время можно считать установленным, что продолжительность существования видов родов и т. д. весьма различна в зависимости от многих причин и прежде всего от степени пластичности тех или иных групп фауны, от глубины специализации и способности к преобразованиям, от быстроты и масштабов смены абиотических и биотических условий и т. д. Многие виды морской фауны живут миллионы лет, для родов возраст исчисляется десятками миллионов лет. Очень различен возраст родов и видов пресноводной и наземной фауны (Симпсон, 1948; Шмальгаузен, 1943; Зенкевич, 1949, 1963; Мордухай-Болтовской, 1959; Brooks, 1950).

Хорошим примером различной длительности существования видов и родов служит фауна Байкала. Здесь наряду с полиморфными группами, давшими в течение миллионов лет жизни озера исключительно богатую радиацию новых видов, существуют такие виды, которые за это же время не дали ни одного нового вида и сохранили признаки своих далеких предков в малоизмененном виде. Таковыми можно считать, например, байкальскую полихету *Manayunkia baicalensis*, байкальскую мшанку *Echinella placoides*, раков батинеллид, представленных двумя видами, и другие группы. Отсутствие пластичности и способности к изменениям первых двух видов видится из того, что, проникая из Байкала вниз по Ангаре и Енисею до полярных районов Сибири и приживаясь там в проточных и реликтовых водоемах, в том числе в оз. Таймыр, они остаются тождественными байкальским популяциям, хотя живут там многие десятки и даже сотни тысяч лет. Полихета *M. baicalensis* была обнаружена также в олиготрофных проточных озерах бассейна р. Витим, впадающей в Лену, куда она проникла из Байкала в еще более древние времена, но и там она остается, по-видимому, тождественной исходному байкальскому виду. Не меньшим консерватизмом обладают и рачки батинеллиды. Вообще вся группа этих древних ракообразных весьма специализированная, приспособившаяся жить лишь в подземных водах. (Noodt, 1964). Байкал, по-видимому, это то единственное место, где батинеллиды живут в открытых водах, предпочитая большие глубины, но

не образуя где-либо густых скоплений. Совершенно иной оказалась история таких групп фауны, как гаммариды, олигохеты, моллюски байкалииды, планарии дендроцелиды, бычки-подкаменщики и другие, давшие многочисленные новые виды из немногих предковых форм. Большая часть предков современных видов уже исчезла, уступив место потомкам, что видно на примере моллюсков байкалиид. В олигоценовых отложениях юго-восточного побережья Байкала сохранились раковины около 10 видов этого семейства гастропод, относящихся к двум его родам — *Baicalia* и *Liobaicalia*. Однако среди них, судя по раковине, нет ни одного вида совершенно тождественного современному, хотя значительная их часть настолько близка к последним, что, если бы они были найдены в Байкале, то могли бы быть расценены лишь как подвиды (рис. 10).

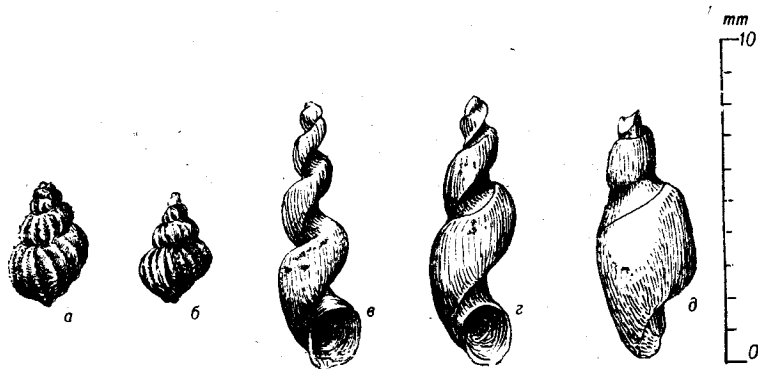


Рис. 10. Раковины гастропод эндемичного семейства Baicaliidae.  
 а — современный вид *Baicalia duthiersi* Dyb., б — ископаемый (олигоценовый) вид *B. duthiersioides* Mart; в — современный вид *Liobaicalia stiedae* Dyb., г и д — ископаемый (олигоценовый) вид *Liobaicalia substiedae* Mart.

В тех же олигоценовых отложениях захоронены скелетные иглы губок байкальского семейства *Lubomirskiidae*, среди них можно отличить иглы видов, относящихся к современным байкальским родам. Следовательно, возраст этих родов тоже олигоценовый. Можно предполагать, что многие роды и других систематических групп фауны в олигоцене тоже существовали, следовательно, их возраст не менее 30 млн. лет.

Как уже сказано, Д. Н. Талиев считал, что предки бычков-подкаменщиков Байкала проникли в него лишь в начале четвертичного периода и вся их «бурная» радиация осуществлялась в течение четвертичного периода и в голоцене. Но известно, что почти все виды современной фауны пресноводных рыб Сибири и Европы были сформированы еще в плиоцене (Лебедев, 1960). Едва ли есть основания считать бычков-подкаменщиков каким-то исключением среди других пресноводных рыб. Л. С. Берг правильно указывал на большую древность бычкообразных рыб Байкала. Он считал, что, например, голомянки могли развиваться лишь в результате длительной геологической истории озера.

Д. Н. Талиев утверждал также, что глубоководные бычки-подкаменщики Байкала были оттеснены в абиссаль под давлением хищников, среди которых он называет такие обычные сибирские виды, как ленок, таймень, сиг, хариус, окунь, щука, даже осетр. Эти рыбы, по мнению Д. Н. Талиева, внедрились в Байкал лишь в голоцене. Мы не можем согласиться с таким предположением, так как в настоящее время хорошо известно, что названные выше виды «хищных» рыб жили на юге Сибири задолго до ледникового периода и для них не существовало каких-либо преград для проникновения в прибрежную область третичного Байкала.

Так, кости осетра были найдены в ископаемом состоянии в доледниковых отложениях в долине р. Селенги (Егоров, Иваньев, 1959). Следовательно, осетр в третичном периоде жил в Байкале и в р. Селенге. Несомненно, жили в это время в Байкале и другие реофильные виды рыб, в том числе и бычки-подкаменщики.

Иммигранты из полярных районов — тюлень и омуль, — проникшие в Байкал по рекам в четвертичном или, может быть, даже в третичном периоде, за время их существования здесь изменились в неодинаковой степени: тюлень превратился в новый вид, омуль же — в новый подвид, в свою очередь распавшийся здесь на несколько рас.

Очевидно, представление об исключительно «бурных» процессах видообразования в таких эндемичных очагах, как Байкал, далеко не всегда соответствует действительности.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в Байкале насчитывается 1340 видов фауны, относящихся к 400 родам. Из них около 500 видов составляет европейско-сибирский комплекс, заселяющий прибрежно-соровую зону. Среди них нет эндемиков. Остальные виды живут в открытых водах озера. Из них 80% эндемиков, образующих собственно байкальский комплекс. В его составе эндемичны также 96 родов и 10 семейств и подсемейств.

Важнейшее условие формирования и эволюции эндемичной фауны Байкала — его исключительная древность. Уже в олигоцене южная половина современного Байкала представляла собою огромное озеро с глубинами не менее 200—300 м. Температурный режим его вод уже в те далекие времена благодаря огромной водной массе и большим глубинам резко отличался от режима вод обычных мелководных озер. Вероятно, он был близок к современному режиму вод озера Охрида на Балканах.

Своеобразие и относительная суровость режима вод олигоценового Байкала было уже в то время важным отбирающим фактором среди проникающей в него извне фауны, чем и объясняется бедность фауны Байкала отрядами, семействами и родами, широко представленными в Палеарктике.

Наиболее успешно осваивали условия жизни в Байкале такие виды фауны окружающих его водоемов юга Сибири, которые и до вселения в него жили в реках, горных олиготрофных озерах и в подземных водах. На это указывают родственные связи современной фауны озера, которые тянутся к обитателям указанных выше типов водоемов. Наряду с ними в третичный Байкал проникла и обычная теплолюбивая фауна, жившая в условиях субтропического климата в эвтрофных водоемах. Но в Байкале она ютилась лишь в прибрежной области озера. Таким образом, уже в олигоцене в Байкале наблюдалась так называемая несмешиваемость двух комплексов фауны, на что указывает и расположение их остатков, сохранившихся в ископаемом состоянии в третичных отложениях в пределах котловины озера.

В первые этапы истории Байкала значительную роль в формировании его фауны играло заселение его открытых вод выходцами из разных биогеографических областей, в том числе из древних крупных бассейнов Центральной Азии, отступавших на север к Прибайкалью ввиду их усыхания и особенно из водоемов палеогеновой Ангариды, из северных районов которой фауна отступала на юг вследствие прогрессирующего похолодания климата.



На формирование байкальской фауны оказала свое влияние также история самой котловины озера и соседних с ним впадин Байкальской системы, заполненных в третичном периоде глубокими водами. В самой Байкальской котловине существовали в третичном периоде, кроме Южного Байкала, несколько крупных и глубоких озер, которые были относительно изолированными друг от друга. Формировавшаяся в них, в общем, единая байкальская фауна была относительно изолирована друг от друга и, в известной мере, развивалась самобытно. После исчезновения барьеров, отделявших эти озера, и образования единого Байкала, фауна их послужила к повышению разнообразия фауны последнего.

Особенность современной фауны Байкала — обилие в нем симпатрических видов, которые будучи родственными имеют один и тот же ареал, охватывающий весь Байкал, или же ареалы таких видов перекрываются. Важен также тот факт, что степень родства видов, живущих в одной и той же зоне глубин и распространенных вдоль всего озера (или значительной его части), как правило, очень не велика. Викарирующие формы отличаются друг от друга обычно лишь как подвиды. Формы же, сменяющие друг друга по вертикали, т. е. от берегов до предельных глубин, как правило, отличаются друг от друга резко, перерывы между ними ясно выражены, причем нередко сменяют друг друга не только виды, но подроды и роды. В связи с этим естественно предположение, что и процессы образования новых форм при расселении их по горизонтали (вдоль берегов озера) и в вертикальном направлении (в разные глубинные зоны) имели весьма существенные различия.

В дивергенции видов при расселении их в горизонтальном направлении (вдоль берегов) важную роль играли перерывы в сплошном распространении тех или иных грунтов, что в наиболее ясной форме и в настоящее время происходит в литорали и отчасти в сублиторали озера. Эти перерывы приводили к разрыву сплошного ареала видов на отдельные относительно изолированные колонии (микроеографическая изоляция). Сложный процесс автохтонной эволюции фауны в Байкале в условиях такой микроеографической изоляции различной длительности дал в результате то исключительное обилие слабо различающихся друг от друга форм, преимущественно подвидового значения, какое имеется в настоящее время в Байкале. Известное значение в формировании новых внутривидовых единиц имела, очевидно, большая протяженность ареалов видов по горизонтали вдоль берегов озера (более 2000 км).

В отличие от этого ареал видов по вертикали крайне узок, особенно по склону крутого дна озера, где он обычно не превышает нескольких десятков или немногие сотни метров, за исключением обширных мелководных районов. Лишь в основной котловине озера, за пределами глубин 500—700 м, где уклон выравнивается, вертикальный ареал видов расширяется до нескольких километров.

Процесс формирования глубинной и типично глубоководной фауны шел с первых этапов истории озера на глубинах более 100—200 м еще в олигоцене и продолжался непрерывно в течение всей жизни озера. По мере увеличения его глубин возникали свободные для заселения биотопы. Вытесняемые с густо заселенной литорали фаунистические комплексы оказывались в новых абиотических (температура, свет, грунты, давление) и биотических условиях (наличие пищи, конкуренция, отношения хищник — жертва, паразит — хозяин и т. д.). Заселяющие глубинные зоны популяции видов реагировали на эти новые условия прежде всего изменениями физиологических признаков. У них неизбежно замедлялся темп роста, запаздывало наступление половозрелости, изменялся ритм размножения. Все это способствовало физиологическому обособлению их от исходных литоральных популяций и их генетической

изоляции от последних. Глубинные популяции видов были авангардом при расширении их ареала по вертикали, причем в новых местах обитания они находили достаточно пищи в виде «дождя» отмирающих растений и животных, выпадающих на дно из толщи вод или опускающихся сюда ослабленных животных, доступных для добычи хищникам. Однако этот авангард в начальной стадии процесса обособления не мог быть пространственно изолированным от исходных популяций какими-либо преградами географического характера. Лишь по мере расселения по всему днису впадины пространственный элемент мог оказать некоторые влияния на усиление генетической обособленности глубинных популяций от исходных, но без участия каких-либо географических барьеров, механически препятствующих их перемешиванию.

В конечном итоге заселения новых все больших глубин, за многие миллионы лет истории Байкала смогла сформироваться в нем фауна, удивительная по своеобразию и глубокому эндемизму.

Процесс видообразования без преобладающего влияния пространственной (географической или микрогеографической) изоляции колоний видов называют обычно симпатрическим. Однако механизмами такого видообразования могут быть, очевидно, весьма различные генетические процессы. Главная роль в таких процессах видообразования принадлежит естественному отбору, вырабатывающему из генетически разнокачественного материала новые жизнеспособные и генетически стойкие формы без заметного участия пространственной изоляции.

Статья поступила в редакцию  
4 апреля 1968 г.

#### SUMMARY

M. M. Kozhov

#### FORMATION AND EVOLUTIONARY PATHWAYS OF THE FAUNA LAKE BAIKAL

At present, 1350 animal species inhabit in the lake Baikal, of them about 300 belong to the European-Siberian complex and are confined to the coastal areas; there are no endemic species. About 900 species inhabit the open waters of the lake, of them 80% are endemic. They compose the Baikal complex, which consists of 96 genera, 10 families and subfamilies. The other species belong to the Siberian-Baikal complex; they are slightly endemic and are identical with the Siberian species.

The evolution of the Baikal endemic species is related to its ancientness and to the formation of the depressions of the lake's system. Two patterns of divergence are distinguished. Divergence proceeding along the coast resulted in slight diversity. There is a discontinuity in the variation of fauna with a vertical distribution range and considerable divergence; with increasing depths fauna was subjected to physiological changes and genetical isolation from the initial forms occurred.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Базикалова А. Я., 1945. Амфиподы оз. Байкал. — Тр. Байк. лимн. ст. АН СССР, XI: 5—440. М.
- Базикалова А. Я., 1962. Систематика, экология и распространение родов *Micrurus* и *Pseudomicrurus*. — Тр. Лимн. ин-та СО АН СССР, II (XXII), ч. I: 3—140. М.
- Базикалова А. Я., Талиев Д. Н., 1948. О некоторых зависимостях дивергентной эволюции Amphipoda и Cottoidei в оз. Байкал. — Докл. АН СССР, LIX, № 3: 565—568. М.

- Берг Л. С., 1949. Очерки по физической географии: 280—338. М., Изд-во АН СССР.
- Бирштейн Я. А., 1951. Пресноводные ослики (*Asellota*). — «Фауна СССР». Ракообразные, VII, вып. 5: 3—143. М.
- Бирштейн Я. А., Левушкин С. И., 1967. *Biospeologica Sovietica*, XXXIII. Отряд *Bathynellacea* (*Crustacea*, *Malacostraca*) в СССР. 1 сем. *Bathynellidae*. — Бюлл. МОИП. Отд. биол., LXXII (4): с. 51—66.
- ✓ Верещагин Г. Ю., 1935. Два типа биологических комплексов Байкала. — Тр. Байк. лимн. ст. СО АН СССР, VI. 199—212, М.
- ✓ Верещагин Г. Ю., 1940. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. — Тр. Байк. лимн. ст. СО АН СССР, X. 73—239. М.
- Дорогостайский В. Ч., 1923. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал. — Сб. трудов профес. и препод. Ирк. ун-та. Иркутск. 103—131.
- Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л., 1967. Генетика популяций и селекция. М., «Наука».
- ✓ Егоров А. Г., Иваньев Л. Н., 1959. Костные остатки осетров из плейстоценовых отложений на территории Бурятской АССР. — *Вопр. ихтиологии*, вып. 12: 70—74. М.
- ✓ Зенкевич Л. А., 1949. О древности возникновения холодноводной морской фауны и флоры. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, III: 191—199.
- Зенкевич Л. А., 1963. Биология морей СССР. М., Изд-во АН СССР.
- Изосимов В. В., 1962. Малощетинковые черви сем. *Lumbriculidae*. — Тр. Лимн. ин-та СО АН СССР. 3—126. М., «Наука».
- Кожов М. М., 1931. К познанию фауны Байкала, ее распределения и условий обитания. — *Изв. Биол.-геогр. ин-та Иркутского ун-та*, V, вып. 1: 1—171.
- Кожов М. М., 1936. Моллюски оз. Байкал. — Тр. Байк. лимн. ст. АН СССР, VIII: 1—352. М.
- Кожов М. М., 1962. Биология оз. Байкал. М., «Наука».
- ✓ Лебедев В. Д., 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна европейской части СССР. М., Изд-во МГУ.
- ✓ Логачев Н. А., 1958. Кайнозойские континентальные отложения впадин Байкальского типа. — *Изв. АН СССР, сер. геол.*, 4: 18—29.
- ✓ Лут Б. Ф., 1964. Геоморфология дна Байкала. — *Геоморфология дна Байкала и его берегов*: 5—123. М., «Наука».
- Мазепова Г. Ф., 1957. Циклопы оз. Байкал и некоторые данные по их зоогеографии. — Тезисы докладов Объедин. науч. сессии АН СССР и ВАСХНИЛ, 1—3. Иркутск.
- ✓ Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов. М., ИЛ.
- Мартинсон Г. Г., 1959. Ископаемые моллюски Азии и проблема происхождения фауны Байкала. — Тр. Байк. лимн. ст. АН СССР, XIX: 1—17.
- Мартинсон Г. Г., 1961. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии. — Тр. Лимн. ин-та, 19: 1—332. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Мартынов А. В. (Martynow A.), 1924. The knowledge of Baicalinini a group of endemic baicalian Trichoptera. — Докл. Росс. АН, июль — сентябрь, 93—96, М.
- Мартынов А., 1935. К познанию Amphipoda текучих вод Туркестана. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, II, вып. 2—3: 411—508.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., 1959. Некоторые данные о темпах видообразования водной фауны. — Бюлл. МОИП. Отд. биол., LXIV, 4: 141—144.
- Никольский Г. В., 1953. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа в зоогеографии. — Очерки по общим вопросам ихтиологии: 221—232. М., Изд-во АН СССР.
- Попова С. М., 1964. К познанию палеогеновых и неогеновых пресноводных моллюсков Прибайкалья и юга Советского Дальнего Востока. Стратигр. и палеонт. мезоз. и кайноз. отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока. — Тр. Лимн. ин-та, 4 (24): 151—271. М.—Л., «Наука».
- Раммельмейер Е., 1931. Фауна третичных отложений Байкала. — ч. 1. *Изв. АН СССР*, 10: 1395—1399. М.
- Раммельмейер Е., 1940. Ископаемые моллюски пресноводных отложений Забайкалья. — Тр. Байк. лимн. ст. АН СССР, 10: 399—423.
- Симпсон Д. Г., 1948. Темпы и формы эволюции. М.
- Соколов И. И., 1952. Водяные клещи *Halacgae*. — *Фауна СССР*, V, вып. 5: 5—201, М., Изд-во АН СССР.
- Соколов И. И., Янковская А. И., 1970. Новые данные по гидрокаринофауне Байкала. — *Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутском ун-те*, 23, вып. 1: 95—103. Иркутск.
- Талиев Д. Н., 1948. К вопросу о темпах и причине дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei*. — Тр. Байк. лимн. ст. АН СССР, XII: 107—158.
- ✓ Талиев Д. Н., 1951. О роли фетализации в эволюции эндемичной фауны Байкала. — Докл. АН СССР, 78, 3: 605—608.
- Талиев Д. Н., 1955. Бычки-подкаменщики (*Cottoidei*) оз. Байкал. М., Изд-во АН СССР.

- ✓ Флоренсов Н. А., 1960. Мезозойские и кайнозойские впадины Прибайкалья. — Тр. Вост.-Сиб. филиала СО АН СССР, вып. 19: 1—258. М.—Л.
- ✓ Шмальгаузен И. И., 1943. Темп эволюции и факторы его определяющие. — Ж. общ. биол., IV, 5: 253—285.
- ✓ Эрлих Л., Холм Р., 1966. Процесс эволюции. М., «Мир».
- Яснитский В. Н., 1952. Явления гигантизма в флоре оз. Байкал. — Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутском ун-те, XIII, вып. 2: 3—11.
- Brooks J. I., 1950. Speciation and evolution in ancient lakes. — Quart. Rev. of biol., 25, 1—2: 30—60, 131—176.
- ✓ Маур Е., 1963. Animal species and evolution. S. J. Harvard Univ. Press.
- Noodt W., 1964. Natürliches System und Biogeographie der Syncarida (Crustacea, Malacostraca). — Gewässer u. Abwasser. Heft 37/38, Bagel, Dusseldorf.
- Hubendick B., 1952. On the evolution so-called thalassoid molluscs of Lake Tanganyika. — Arkiv för Zoologi, 3, 22: 319—323.
- Schellenberg A., 1937. Schlüssel und Diagnosen der Süßwasser *Gammarus* nahestehenden Einleiten ausschliesslich der Arten des Baikalsees und Australiens. — Zool. Anz., 117, 11/12: 267—280.
- ✓ Stankovic S., 1960. The Balkan lake Ohrid and its living World. — Monographie Biologicae, IX, Den Haag., W. Junk.