АКАДЕМИЯ НАУК СССР

М. М. КОЖОВ

БИОЛОГИЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ. ЛИМНОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ.
ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени А. А. ЖДАНОВА

Байкал
К587

М. М. КОЖОВ

БИОЛОГИЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва—1962

10730

Ответственный редактор

Г. И. ГАЛАЗИЙ

Байкальский
Экологический музей
ИНЦ СО АН СССР
Инв. № _____

БИБЛИОТЕКА
БЛС АН
СССР

ПРЕДИСЛОВИЕ

Байкал — одно из величайших и самое глубокое озеро мира. Грандиозны по своим масштабам явления, породившие гигантскую впадину озера, богат и крайне своеобразен населяющий его мир организмов, колоссальны гидроэнергетические ресурсы его притоков и вытекающей из него р. Ангары, велики биологические и минеральные богатства его бассейна. Поэтому вполне понятен давний и глубокий интерес к этому озеру и окружающей его стране не только со стороны русской и советской, но и мировой науки.

Для биологов Байкал представляет собой гигантскую естественную лабораторию, в которой можно плодотворно изучать законы эволюции водных организмов, историю формирования пресноводных фаун, важные биогеографические проблемы.

За более чем двухсотлетний период исследований Байкала, особенно широко развернувшихся после Великой Октябрьской социалистической революции, о нем опубликованы тысячи статей, десятки крупных монографических работ. Обилие этих работ, напечатанных в многочисленных изданиях, в том числе и за рубежом, давно уже вызвало необходимость в сводных трудах, где были бы отражены важнейшие итоги произведенных исследований замечательного озера. Одной из таких сводок, посвященных животному миру Байкала, была книга «Животный мир Байкала», изданная в Иркутске в 1947 г. Эта сводка была подготовлена нами к печати еще в 1941 г., и лишь вследствие трудностей военного времени ее опубликование затянулось до 1947 г. Несмотря на ряд существенных недостатков, книга получила известность среди биологов не только в Советском Союзе, но и за рубежом. Но к настоящему времени она уже значительно устарела, так как за последние 15—20 лет были открыты новые интересные группы фауны и флоры, значительно расширились сведения о распространении байкальской фауны или ближайших ее родственников вне Байкала как в живом, так и в ископаемом состоянии, получены важные материалы о жизни толщи вод, гидрологии и гидрохимии, а также геологии и морфологии байкальской котловины. В связи с этим оживились дискуссии о проблеме истории Байкала и его органического мира. Все это вызвало необходимость коренного обновления и расширения изданной ранее сводки, что и предлагается в виде настоящего труда. Основная его часть посвящена вопросам систематического состава, экологии, распределения и истории фауны Байкала, но так как при обсуждении этих проблем невозможно ограничиться только фауной, мы сочли необходимым дать также краткий очерк флоры озера и привести в соответствующих разделах основные сведения о ее распределении.

Значение Байкала, как «естественной лаборатории видообразования»,

заставило автора уделить большое внимание разбору вопросов, касающихся истории его фауны, выяснению исходных для нее корней, а также путей и факторов эволюции в самом озере.

Автор надеется, что его книга будет полезна не только для биологов и биогеографов, но и для работников других специальностей, для учителей, студентов, краеведов и всех тех, кто интересуется природой и жизнью такой драгоценной жемчужины нашей великой Родины, какой является озеро Байкал.

В подготовке к печати настоящего труда значительную помощь оказали мои товарищи и сотрудники по работе Н. В. Тюменцев, О. М. Кожова, Л. М. Шапкина, Г. Ф. Загоренко, Р. А. Голышкина, А. А. Томилов, Г. Л. Васильева, Г. И. Шнягина, Л. Я. Дегтярева.

Рукопись просмотрели и дали ценные советы и указания Л. А. Зенкевич, Б. Г. Иоганзен, Г. Г. Мартинсон, М. Ю. Бекман, Н. А. Ливанов, В. В. Изосимов, Е. И. Лукин, Г. И. Галазий, К. К. Вотинцев, В. М. Сокольников. Ряд рисунков был выполнен художником Б. И. Лебединским. Всем этим лицам приношу глубокую благодарность.

М. М. Кожов

ОЗЕРО БАЙКАЛ

Глава первая

ОЧЕРК ИСТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЯ БАЙКАЛА

В настоящем очерке основное внимание мы уделяем истории исследований фауны и флоры Байкала, а также тех сторон его жизни, значение которых важно для понимания происходящих в нем биологических процессов.

Берега Байкала издавна были местом обитания первобытных охотников и рыбаков, о чем свидетельствуют остатки глиняной посуды и примитивных орудий охоты и рыбной ловли, сохранившиеся кое-где на местах древних поселений.

В исторические времена прибрежные районы Байкала были населены монголами, эвенками и бурятами, а в XVI в. и ранее по долине верхнего течения Лены, недалеко от байкальских берегов, жили народы тюркского племени, предки современных якутов. Возможно, что от них Байкал получил свое название, созвучное тюркскому Бай-Куль, что значит богатое озеро. Однако бурятский ученый Б. Р. Буянтуев (1955) указывает, что буряты и монголы называют Байкал Байгал-Далай, что значит Природное море, откуда и пошло название Байкал. Д. Стахеев (1895) считает вероятным происхождение слова Байкал от китайского его названия Бэй-хай (Пе-хай) — Северное море.

Русские появились на Байкале в сороковых годах XVII в. Зимой 1642—1643 г. отряд казаков и промышленных людей под командой Курбата Иванова из Верхоленского острога проник к западным берегам Байкала и побывал на о-ве Ольхон. В 1645—1647 гг. другой отряд под начальством атамана Колесникова из Енисейского острога, поднявшись по Ангаре до Байкала, проплыл по нему до северной оконечности и в устье р. Верхней Ангары заложил острог. В 1648 г. посланный из Енисейска Иван Галкин основал острог в устье р. Баргузин. В этот период Курбатом Ивановым был составлен первый «Чертеж Байкала и в Байкал падучим рекам», а также были получены некоторые сведения о рыбах озера и пушных зверях прибрежной тайги.

В XVII в. Байкал красочно описывал в своих воспоминаниях протопоп Аввакум, переезжавший озеро в 1656 г. во время следования в ссылку в Забайкалье: «Лодку починя и парус скропав через море пошли. Погода окинула на море и мы гребли-перегреблись. Егда к берегу пристали востала буря ветряная, и на берегу насилу место обрели от волн. Около его горы высокие, утесы каменные и зело высоки,— двадцать тысяч верст и больше волочился, а не видел таких нигде. Наверху их и палатки и повалуши, врата и столпы, ограды каменные и дворцы — все благоделанно.

Лук на них растет и чеснок,— больше романовского луковицы, и сладок зело. Там же растут и конопли богорасленные, а во дворах травы красные и цветны и благовонные гораздо. Птиц зело много, гусей и лебедей по морю, яко снег плавают. Рыба в нем — осетры и таймени, стерляди и омули и сиги и прочих родов много. Вода пресная, а нерпы... великие в нем; во океане море большом, живучи на Мезени, таких не видал. А рыбы зело густо в нем...» (Аввакум, 1861). В 1675 г. Байкал посещает Николай Спафарий — посол царя Алексея Михайловича к китайскому богдыхану, давший довольно точную для того времени географическую характеристику Байкала.

Спафарий описывает ледовый покров озера, отмечает особенную чистоту его вод, упоминает о главнейших промысловых рыбах, о первобытных лесах, о занятиях жителей Прибайкалья и т. д. (Арсеньев, 1882).

В эпоху Петра I сведения о Байкале становятся более полными и точными.

Основанная в 1725 г. Российская Академия наук организует крупные экспедиции для всестороннего исследования Сибири. Вторая Камчатская экспедиция (1733—1743 гг.), работавшая под руководством Беринга, собирает обширные материалы о природе Сибири и публикует ряд сведений о Байкале. Академик И. Е. Гмелин (Gmelin, 1751—1752, 1788), один из участников этой экспедиции, дал описание Байкала и установил, что живущий здесь тюлень представляет собою новый для науки вид, которому он и дал название Phoca sibirica (сибирский тюлень).

В семидесятых годах XVIII столетия в Сибири работала экспедиция академика П. С. Палласа. Специальный отряд экспедиции под руководством И. Г. Георги при участии Лебедева в 1771—1722 гг. объехал на лодке почти вокруг всего Байкала. И. Г. Георги (Georgi, 1775) описал байкальского омуля и дал ему название «странствующий сиг» (Coregonus migratorius), он же описал гольца-даватчана, а также собрал сведения о рыбном промысле [1]. П. С. Паллас (Паллас, 1778; Pallas, 1776, 1811) описал замечательную байкальскую рыбу — голомянку и несколько видов раков-гаммарид.

В 1855—1857 гг. Сибирский отдел русского географического общества организовал специальную экспедицию для изучения Байкала и Ангары. Натуралист Г. Радде (1857) объехал вокруг Байкала и пришел к выводу, что Байкал исключительно беден низшими животными. Это заключение лишь повредило делу дальнейшего исследования фауны Байкала.

В 1859 г. Г. Герстфельдт (Gerstfeldt, 1859б) по сборам Р. Маака описывает первые пять видов байкальских моллюсков из Ангары у Иркутска. Оба ученые работали по заданию Сибирского отдела географического общества в Иркутске.

В семидесятых и восьмидесятых годах прошлого столетия были проведены важные исследования геологии и географии Байкала и окружающих его областей. Для геологической истории Байкала особенно важными были работы И. Д. Черского. Исследуя в разных участках громадную территорию Восточной Сибири, и особенно Прибайкалья, Черский дал первую тектоническую и геологическую схему Восточной Сибири, «связавшую в единое стройное целое разрозненные факты, до того не поддававшиеся объяснению» (Обручев, 1956). Черский создал первую геологическую карту берегов Байкала, сделал много засечек в скалистых береговых обрывах, зафиксировал таким образом положение уровня Байкала в годы его путешествий.

Исследования остатков ископаемых животных четвертичного времени, сохранившихся во многих местах Сибири, позволили Черскому (1877) высказать ряд важных соображений о климате Прибайкалья в четвер-

[1] В это же время штурман А. Пушкарев произвел первую топографическую съемку Байкала и составил карту озера (*Прим. авт.*).

тичный период. Черский допускал похолодание климата в Сибири в ледниковый период, но, в противоположность П. Кропоткину (1875), отрицал большое развитие ледниковых явлений. По его мнению, ледники в Прибайкалье имелись лишь на высоких гребнях и склонах хребтов. И. Д. Черский (1877) впервые в научной литературе высказал предположение о возможности проникновения в Байкал тюленя из Ледовитого океана по Ангаре и Енисею.

Крупным этапом в познании фауны Байкала были исследования Бенедикта Дыбовского, который был сослан в Забайкалье в 1865 г. за участие в польском восстании. До ссылки он был адъюнктом кафедры зоологии Варшавского университета. В 1867 г. вместе со своим спутником, таким же ссыльным Виктором Годлевским, Б. Дыбовский был поселен в с. Култук на южном берегу Байкала. Здесь, при поддержке и материальной помощи Сибирского отдела географического общества, Б. Дыбовский и В. Годлевский с изумительной энергией принялись за исследование оз. Байкал. Они работали зимой в 1868 и 1870 гг., ставили на дно Байкала многочисленные ловушки с приманкой, в которые попадались гаммариды, турбеллярии и другие животные, драгировали через щели во льду при помощи лошади, расширяя постепенно район работ от Култука до Селенгинского мелководья. Затем ученые покинули Байкал и исследовали бассейн Амура и Дальний Восток, а по возвращении в Иркутск в 1876 г. снова работали на Байкале и в истоке Ангары. Осенью этого же года они посетили оз. Косогол в Монголии, но не нашли в нем байкальской фауны. В 1876 г. ученые возвращаются на родину. Через несколько лет неутомимый Бенедикт Дыбовский снова предпринял далекое и трудное путешествие, исследовал Камчатку и прилегающие к ней районы. В 1883 г. Б. Дыбовский навсегда покидает Сибирь, приняв должность профессора Львовского университета. Однако интерес к Байкалу не покидал знаменитого исследователя в течение всей его долгой жизни, и он посвятил ему еще много работ, последние из которых были написаны уже в двадцатых годах нашего столетия. Б. Дыбовский скончался в г. Львове в 1930 г., 96 лет от роду.

Исследования Б. Дыбовского разрушили легенду о бедности Байкала низшими животными. Наоборот, им было установлено изумительное обилие в Байкале гаммарид, моллюсков, червей и других групп животных, причем впервые с полной ясностью выявилось глубокое своеобразие байкальской фауны и резкие различия между нею и фауной окружающих Байкал водоемов. Обширные материалы Б. Дыбовского из Байкала были обработаны им самим (гаммариды, рыбы), а также В. Дыбовским (губки, моллюски) и Е. Грубе (пиявки, турбеллярии, изоподы). К сожалению, многие группы животных из сборов Б. Дыбовского: олигохеты, низшие ракообразные, насекомые и другие остались необработанными. В крупной работе «Рыбы системы оз. Байкал» (1876) Б. Дыбовский описал 21 вид рыб из этого озера, в том числе установил 6 новых видов бычкообразных, байкальские разновидности хариуса и сига. Изучая биологию голомянок, он впервые обнаружил, что эта рыбка живородящая. Глубокое своеобразие живой природы Байкала со времен Б. Дыбовского становится предметом большого внимания не только русской, но и мировой науки.

В 1896—1902 гг. на Байкале проводит работу крупная экспедиция Главного гидрографического управления под начальством Ф. Дриженко (1908). Эта экспедиция подробно исследовала прибрежную область Байкала, проделала ряд поперечных профилей через озеро, составила прекрасный атлас рельефа прибрежной области Байкала в масштабе одна верста в дюйме, который до сих пор служит незаменимым пособием для навигации и научных исследований, в том числе и для изучения биологии озера.

Весьма крупным шагом вперед по изучению живой природы Байкала были обширные исследования экспедиций 1900—1902 гг. под руководством профессора Киевского университета А. А. Коротнева (1901). Эти экспедиции охватили исследованиями весь Байкал и дали обширный новый материал, обработанный в последующие годы крупнейшими русскими и зарубежными учеными: Б. А. Сварчевским (губки), В. Михаэлсеном (олигохеты), В. А. Линдгольмом (моллюски), В. К. Совинским (гаммариды), Ю. Н. Семенкевичем (изоподы). Сам А. А. Коротнев дал описание планарий и мшанок, а также замечательных байкальских рыб — голомянок.

Одновременно с работой экспедиции А. А. Коротнева фауну Байкала изучал В. П. Гаряев (Вознесенский, Шостакович, 1899), который сначала работал в с. Голоустном, где он пытался организовать Зоологическую станцию, а затем присоединился к экспедициям Коротнева. Гаряев написал несколько ценных работ по гаммаридам, а И. П. Забусов обработал его же материалы по планариям. Специальная литература, посвященная результатам обработки материалов экспедиции Коротнева, как и сборов Б. Дыбовского и Гаряева, указана в главе «Систематический обзор фауны».

В конце XIX в. возрос интерес к состоянию байкальского рыболовства в связи с наметившимся резким уменьшением запасов рыбы и особенно омуля. Ряд ценных материалов о рыбном промысле на Байкале в восьмидесятых и девяностых годах был опубликован врачом И. Кирилловым (1886), И. Сабуровым (1888) и другими. Интересный очерк о состоянии рыбного промысла и байкальского транспорта был опубликован Д. Стахеевым (1895). Одной из важнейших задач экспедиции Коротнева (1900—1902) было выяснение причин снижения рыбных запасов в озере. На основании новых и обширных материалов, собранных экспедицией Коротнева и другими исследователями, Л. С. Берг (1900, 1903; Berg, 1907) дал новую сводку систематического состава рыб Байкала и описал несколько новых видов бычков-подкаменщиков. Вопросами ихтиологии и промысла занимались в эти годы также В. Грацианов (1902), И. Д. Кузнецов (1910) и другие. Более подробные сведения об исследованиях рыбного промысла и ихтиофауны Байкала помещены нами в сборнике «Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал» (Кожов, 1958в).

Результаты фаунистических, геологических и биогеографических исследований конца XIX и начала XX в. послужили основой для более глубокой разработки проблемы происхождения и истории байкальской фауны. Р. Гернес (1898) выступил с гипотезой о том, что байкальская фауна является реликтом некогда существовавшей сарматско-понтической морской фауны. Принимая во внимание данные палеонтологии, Н. И. Андрусов (1902) считал, что байкальская эндемичная фауна имеет пресноводное происхождение.

Более широко гипотезу о пресноводном происхождении фауны Байкала развил Л. С. Берг (1910). Подробнее об этом будет сказано в главе, посвященной истории органического мира Байкала.

Важным этапом в деле изучения Байкала было создание в 1916 г. Байкальской комиссии при Академии наук под председательством академика Н. В. Насонова (Насонов, 1922). В задачу Комиссии входило планирование и организация дальнейших исследований Байкала. В 1916 г. этой Комиссией была организована экспедиция в составе К. И. Мейера, В. Ч. Дорогостайского, Г. Ю. Верещагина и других для всестороннего изучения озера. Для нужд этой экспедиции был построен в 1916 г. небольшой катер «Чайка» — первое специальное научно-исследовательское судно на Байкале. Одной из задач экспедиции было определение места организации на Байкале постоянной гидробиологической станции.

В 1918—1919 гг. связь Академии наук с Байкалом была затруднена и катер «Чайка» фактически оказался на попечении Иркутского государственного университета, открытого в 1918 г. Профессор этого университета В. Ч. Дорогостайский (1919), продолжавший исследования фауны Байкала, обосновался с «Чайкой» в районе бывшей стекольной фабрики Сибирякова в пади Большие Коты, в 18 *км* к северу от Лиственичного, где начала свою деятельность Байкальская гидробиологическая (впоследствии биологическая) станция Академии наук. В 1921 г. она была передана Иркутскому университету. Здесь же в Больших Котах в 1919 г. по инициативе и стараниями В. Ч. Дорогостайского был организован Байкальский питомник пушных зверей. Однако вскоре он прекратил свое существование (Топорков, 1928).

В 1917 г. на Байкале работала экспедиция Зоологического музея Московского университета в составе И. И. Месяцева, Л. А. Зенкевича, Л. Л. Россолимо (1922). Эта экспедиция исследовала Чивыркуйский залив, а также посетила Малое море и другие районы Байкала. Материалы, полученные экспедицией, послужили существенным дополнением к тем сведениям о фауне Байкала, которые имелись ранее.

В результате указанных здесь исследований число известных в составе байкальской фауны видов перевалило за полтысячи, причем еще с большей резкостью выступили черты ее глубокого эндемизма.

Однако наиболее важным этапом в истории изучения Байкала явился период после Великой Октябрьской социалистической революции.

Крупнейшую роль в исследованиях Байкала в советский период играют Академия наук СССР и Иркутский государственный университет. В 1925 г. была организована постоянная Байкальская экспедиция Академии наук под руководством Г. Ю. Верещагина (Верещагин, 1926б). В 1928 г. она была преобразована в Байкальскую лимнологическую станцию, именовавшуюся сначала биологической. Первое время эта станция находилась в районе ст. Маритуй Кругобайкальской железной дороги, а в 1930 г. переведена в с. Лиственичное, расположенное у истока р. Ангары. Работа Лимнологической станции Академии наук проводилась под бессменным руководством крупнейшего исследователя Байкала проф. Г. Ю. Верещагина, скончавшегося на своем посту в лаборатории станции 5 февраля 1944 г.

Наличие стационарных баз позволило перейти к систематическим, долголетним исследованиям жизни озера в самых различных его районах и участках. В результате был получен колоссальный новый материал почти по всем группам байкальской фауны и флоры, удалось ближе подойти к изучению биологии, морфологии и распространению в Байкале наиболее характерных для него животных, приступить к систематическому изучению не только донной фауны, но и планктона, а также начать детальные исследования ископаемой фауны в окружающей Байкал области.

Из крупных работ, посвященных систематическому составу фауны Байкала, выполненных за советский период, необходимо особенно отметить работы Н. С. Гаевской, Б. А. Сварчевского, Е. М. Хейсина, Л. Л. Россолимо — по простейшим; Б. А. Сварчевского и П. Д. Резвого — по губкам; Н. В. Насонова и И. А. Рубцова — по турбелляриям; Э. М. Ляймана, Н. М. Власенко, Ф. Ф. Талызина и других — по паразитическим червям; Г. Г. Абрикосова — по мшанкам; В. Е. Боруцкого, З. С. Бронштейна — по низшим ракообразным; Я. А. Бирштейна — по изоподам; А. Я. Базикаловой, В. Ч. Дорогостайского — по гаммаридам; М. М. Кожова — по моллюскам и губкам; А. В. Мартынова, И. М. Леванидовой — по ручейникам; Т. М. Иванова — по байкальскому тюленю; Д. Н. Талиева, Ф. В. Крогиус, А. Н. Световидова, К. И. Мишарина, Ф. Б. Мухомедиарова и многих других — по рыбам; Е. С. Раммельмейер и Г. Г. Мартинсона — по ископаемой фауне и т. д.

В этот же период были впервые заложены основы познаний флоры Байкала. В 1930 г. вышла в свет фундаментальная сводка К. И. Мейера по флоре водорослей оз. Байкал, в которой были обобщены все известные к тому времени данные о растительном мире этого озера. Этот труд стал основой для всех последующих работ по флоре Байкала. Важные работы по водорослям Байкала были выполнены В. Н. Яснитским, А. П. Скабичевским, Б. В. Скворцовым и другими.

Подробнее об исследованиях фауны и флоры в советский период будет сказано ниже в соответствующих разделах, в которых будет указана также специальная литература.

Обширные материалы по фауне и флоре озера, наряду с новыми геологическими и биогеографическими данными послужили материалом для оживления дискуссии по истории байкальской фауны и флоры, в которой приняли участие Л. С. Берг, Г. Ю. Верещагин и многие другие зоологи и биогеографы.

С тридцатых годов в изучении живой природы Байкала выдающееся место заняли экологические и рыбопромысловые проблемы. Были проведены обширные специальные исследования промысловых районов Байкала, их рыбных запасов и организации самого промысла, а также биологии наиболее важных промысловых рыб (подробнее о них см. сборник «Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал», 1958).

В тридцатых годах были проведены значительные исследования паразитофауны Байкала, особенно паразитов рыб. Паразитологические исследования произвел Э. М. Ляйман (1933). Он установил значительную зараженность рыб Байкала и описал несколько новых эндемичных для Байкала видов паразитических червей. В дальнейшем паразитофауна Байкала изучалась В. А. Догелем, Е. И. Лукиным, В. М. Эпштейном и другими учеными (подробнее об этих исследованиях см. в главе «Систематический состав фауны»).

Обширные экологические исследования в Байкале были проделаны М. М. Кожовым (1931а) в районе Больших Котов. Им была тщательно исследована прибрежная область этого района, получены качественные и количественные показатели богатства жизни разных глубин Байкала и разработана схема зональности в распределении донной фауны озера. Экспедиционные исследования разных районов Байкала в этот период велись также с учетом экологических факторов, влияющих на распределение фауны и флоры.

В последние годы были открыты новые виды и роды в таких группах фауны, которые, казалось, уже хорошо известны. Так, А. Я. Базикалова описывает десятки новых видов и устанавливает новые роды гаммарид, Д. Н. Талиев — несколько новых видов бычков-подкаменщиков, К. И. Мишарин — новые разновидности омуля, А. А. Линевич и А. А. Черновский исследуют оригинальную фауну хирономид, Н. И. Ливанов, Е. И. Лукин, В. М. Эпштейн — пиявок и турбеллярий, В. В. Изосимов — олигохет. В открытых водах Байкала обнаружены новые виды водных клещей (И. И. Соколов), донных циклопов (Г. Ф. Мазепова), среди микробентоса Байкала — оригинальная фауна нематод. Впервые открываются и описываются А. Я. Базикаловой виды из очень интересной группы древних ракообразных — батинеллид (Bathynellidae). М. М. Кожов продолжает исследовать анатомическое строение эндемичных байкальских моллюсков, производит сравнение их с современными видами гастропод из Каспия и балканского озера Охриды.

В последнее десятилетие ведутся систематические наблюдения над сезонными явлениями в жизни толщи вод и над годовыми колебаниями урожаев массовых видов водорослей и зоопланктона. Исследования жизни планктона в ряде важнейших районов Байкала позволили составить карты распределения его биомассы в разные сезоны и годы.

В этот же период были впервые заложены основы познаний флоры Байкала. В 1930 г. вышла в свет фундаментальная сводка К. И. Мейера по флоре водорослей оз. Байкал, в которой были обобщены все известные к тому времени данные о растительном мире этого озера. Этот труд стал основой для всех последующих работ по флоре Байкала. Важные работы по водорослям Байкала были выполнены В. Н. Яснитским, А. П. Скабичевским, Б. В. Скворцовым и другими.

Подробнее об исследованиях фауны и флоры в советский период будет сказано ниже в соответствующих разделах, в которых будет указана также специальная литература.

Обширные материалы по фауне и флоре озера, наряду с новыми геологическими и биогеографическими данными послужили материалом для оживления дискуссии по истории байкальской фауны и флоры, в которой приняли участие Л. С. Берг, Г. Ю. Верещагин и многие другие зоологи и биогеографы.

С тридцатых годов в изучении живой природы Байкала выдающееся место заняли экологические и рыбопромысловые проблемы. Были проведены обширные специальные исследования промысловых районов Байкала, их рыбных запасов и организации самого промысла, а также биологии наиболее важных промысловых рыб (подробнее о них см. сборник «Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал», 1958).

В тридцатых годах были проведены значительные исследования паразитофауны Байкала, особенно паразитов рыб. Паразитологические исследования произвел Э. М. Ляйман (1933). Он установил значительную зараженность рыб Байкала и описал несколько новых эндемичных для Байкала видов паразитических червей. В дальнейшем паразитофауна Байкала изучалась В. А. Догелем, Е. И. Лукиным, В. М. Эпштейном и другими учеными (подробнее об этих исследованиях см. в главе «Систематический состав фауны»).

Обширные экологические исследования в Байкале были проделаны М. М. Кожовым (1931а) в районе Больших Котов. Им была тщательно исследована прибрежная область этого района, получены качественные и количественные показатели богатства жизни разных глубин Байкала и разработана схема зональности в распределении донной фауны озера. Экспедиционные исследования разных районов Байкала в этот период велись также с учетом экологических факторов, влияющих на распределение фауны и флоры.

В последние годы были открыты новые виды и роды в таких группах фауны, которые, казалось, уже хорошо известны. Так, А. Я. Базикалова описывает десятки новых видов и устанавливает новые роды гаммарид, Д. Н. Талиев — несколько новых видов бычков-подкаменщиков, К. И. Мишарин — новые разновидности омуля, А. А. Линевич и А. А. Черновский исследуют оригинальную фауну хирономид, Н. И. Ливанов, Е. И. Лукин, В. М. Эпштейн — пиявок и турбеллярий, В. В. Изосимов — олигохет. В открытых водах Байкала обнаружены новые виды водных клещей (И. И. Соколов), донных циклопов (Г. Ф. Мазепова), среди микробентоса Байкала — оригинальная фауна нематод. Впервые открываются и описываются А. Я. Базикаловой виды из очень интересной группы древних ракообразных — батинеллид (Bathynellidae). М. М. Кожов продолжает исследовать анатомическое строение эндемичных байкальских моллюсков, производит сравнение их с современными видами гастропод из Каспия и балканского озера Охриды.

В последнее десятилетие ведутся систематические наблюдения над сезонными явлениями в жизни толщи вод и над годовыми колебаниями урожаев массовых видов водорослей и зоопланктона. Исследования жизни планктона в ряде важнейших районов Байкала позволили составить карты распределения его биомассы в разные сезоны и годы.

В связи с проблемой истории Байкала и его фауны следует отметить важные результаты многочисленных экспедиций в разные районы Восточной Сибири, богатые озерами. Эти экспедиции, помимо специального географического и рыбопромыслового значения, обнаруживали некоторые виды байкальской фауны в озерах бассейна Витима и Олекмы — притоков Лены.

В эти же годы Д. Анударин (1953) обнаружил моллюсков из байкальского рода Choanomphalus в оз. Хубсугул (Косогол) в Монголии, где были найдены также несколько форм своеобразных гаммарид (Базикалова, 1946).

В последние 10—15 лет интересные работы были проведены Г. Г. Мартинсоном по изучению ископаемых остатков фауны моллюсков как в районе морфологических границ Байкала и соседних с ним котловин, так и в континентальных отложениях Забайкалья, Монголии и Северо-Западного Китая (см. об этом в части V).

Основная литература по исследованиям рассматриваемого периода указана в соответствующих главах этой работы.

Благодаря исследованиям Байкала в советский период и особенно за последнюю четверть века можно с полной уверенностью сказать, что в настоящее время Байкал является водоемом, изученным намного глубже и всесторонее, чем любое другое крупное озеро земного шара. За этот период выполнены фундаментальные работы по фауне, флоре, по распределению их в Байкале, по круговороту веществ в толще вод, по биологии массовых видов, по проблеме дальнейшего развития рыбного хозяйства на Байкале, выполнены крупные работы по термике и химии вод, по морфологии и геологии берегов и т. д. В связи с проблемой Байкала в советский период исследований был по-новому освещен или поднят ряд проблем, имеющих глубокое общенаучное значение. Такова проблема истории современных континентальных фаун Евразии, проблема эволюции фаун и флор в крупных замкнутых бассейнах, проблема изменений климата в третичное и четвертичное время в Центральной и Северной Азии и т. д.

Однако предстоит решить еще много крупных задач. Такова, например, проблема активного содействия увеличению запасов наиболее ценных промысловых животных, таких как омуль, хариус, осетр, нерпа и т. д. Еще мало знаем мы жизнь на больших глубинах, ее интенсивность и распределение. Нельзя считать достаточными наши знания биологии многих важных массовых видов фауны и флоры Байкала, без чего невозможно правильно ставить и решать вопросы о заселении байкальскими организмами будущих Ангарских «морей», возникновение которых совершается на наших глазах.

Важной задачей советских ученых является восполнение всех этих пробелов.

Байкал — неповторимое явление природы. Его изучение уже немало послужило для развития представлений о многих важных проблемах науки. Будем надеяться, что он и впредь будет источником новых и плодотворных идей, обогащающих не только советскую, но и мировую науку.

Глава вторая

КРАТКИЙ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК БАЙКАЛА

Байкал — одно из величайших и самое глубокое озеро мира — расположен на северо-восточной окраине Центральной Азии на высоте 455,6 *м* над уровнем Тихого океана (рис. 1). Длина Байкала 636 *км*, ширина в самой широкой части, против устья р. Баргузин, 79,4 *км*, в наиболее узком месте против дельты р. Селенги около 25 *км*, средняя ширина 47,8 *км*, площадь озера с островами — 31 500 *км*^{2}, длина береговой линии без островов приблизительно 2000 *км*. По площади Байкал занимает среди великих озер мира седьмое место после Каспия, Арала, северо-американских озер Гурон, Мичиган, Верхнее и африканского оз. Виктория. По глубине же ему нет равных среди озер мира. По данным Г. Ю. Верещагина (1949), наибольшая глубина Байкала достигает 1741 *м* [1]. Даже средняя глубина Байкала около 700 *м*. Лишь африканское оз. Танганьика можно по площади и по глубине (1470 *м*) сравнивать с Байкалом.

Байкал является самым большим в мире вместилищем пресной воды. Благодаря необычайной глубине, объем водной массы этого озера [2] достигает колоссальной величины 23 000 *км*^{3}.

Котловина озера со всех сторон окружена высокими горами. На севере она граничит с Северобайкальским нагорьем, на юге и юго-востоке с громадным массивом — хребтом Восточный Саян и его ответвлением хребтом Хамар-Дабан. Абсолютная высота наивысшей точки Саян горного узла Мунку-Сардык («Вечно-снежный») — 3491 *м*, высота Хамар-Дабана около 2400 *м*.

Вдоль западного побережья к озеру вплотную подходят крутые склоны Приморского и Байкальского (абс. высота до 2673 *м*) хребтов (рис. 2). Вдоль восточного берега, к северу от устья Селенги, расположены хребты Улан-Бургасы, Икатский и Баргузинский (абс. высота до 2724 *м*). Хребты Приморский и Байкальский служат водоразделом между Байкалом и бассейном р. Лены, которая берет начало в 7 *км* от Байкала.

Склоны гор, круто спускаясь к Байкалу, образуют чрезвычайно живописные берега (рис. 3, 4). На гольцах Байкальского, Баргузинского и других хребтов сохранились ясные следы деятельности ледников, покрывавших их тысячи лет тому назад. Во многих местах на склонах гор

[1] По последним материалам, опубликованным Г. И. Галазием в газете «Восточно-Сибирская правда» (10/IV 1960, № 85), максимальная глубина Байкала в средней части озера — 1620 *м*.

[2] По последним исследованиям рельефа дна Байкала, измерениям площади и определению объема его водной массы, выполненных Н. М. Макаровой, установлено: площадь озера 34 300 *км*^{2}, объем водной массы 22 707 *км*^{3} (*Прим. ред.*).

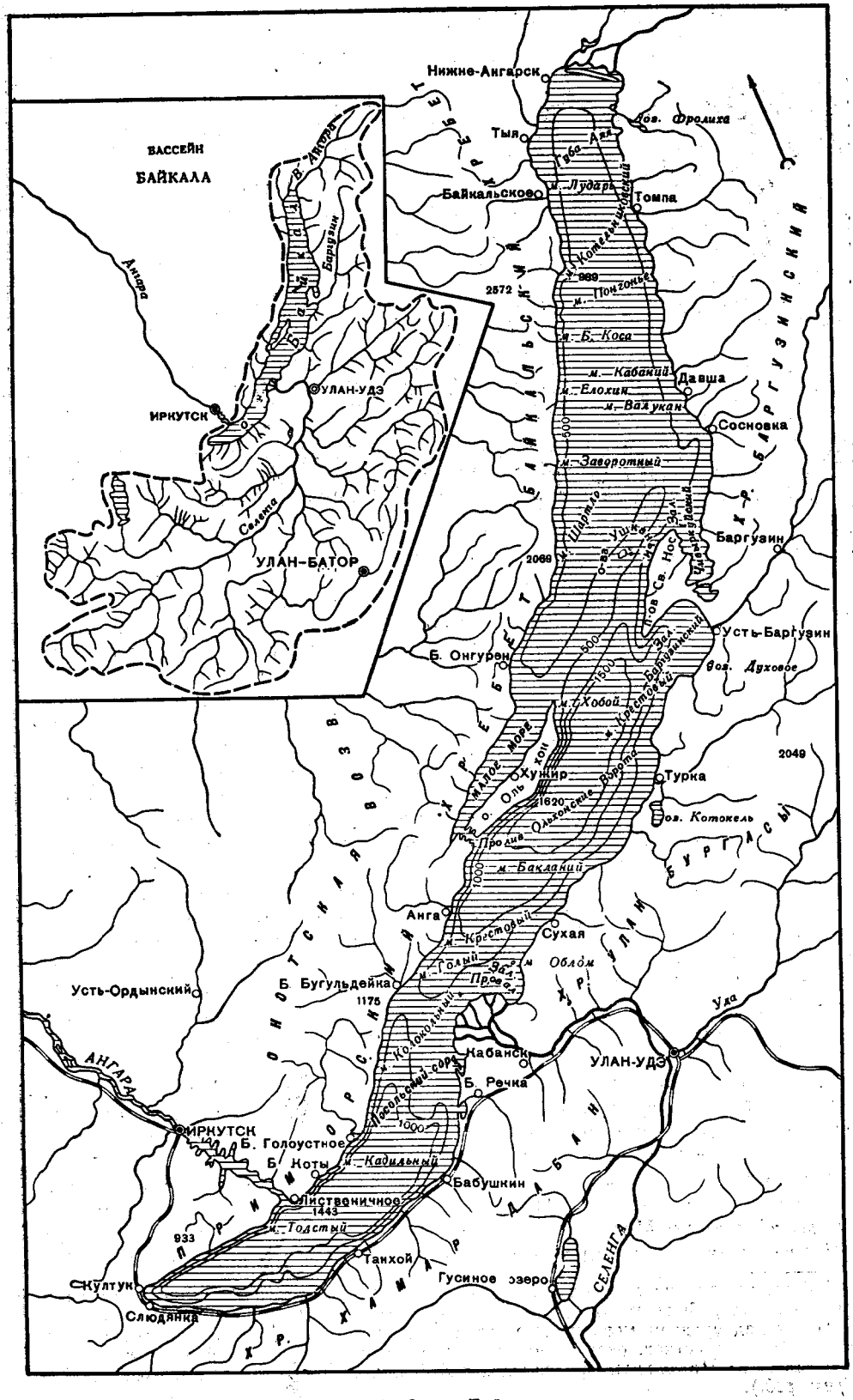


Рис. 1. Озеро Байкал

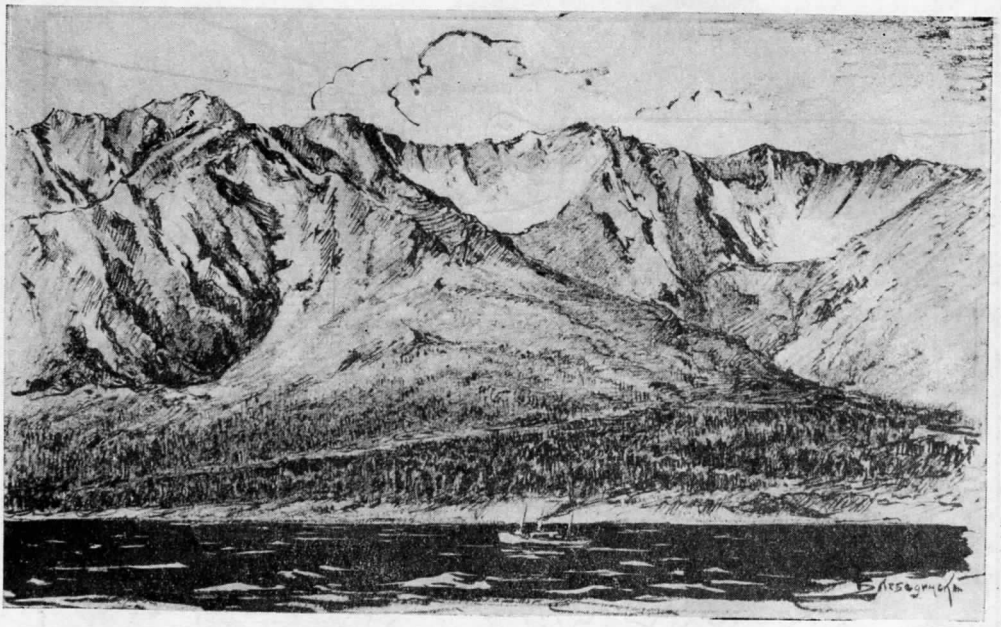


Рис. 2. Байкальский хребет. Рис. Б. И. Лебединского

можно видеть висячие долины и цирки. На дне их и в настоящее время накапливается не стаивающий за лето снег, ярко выделяющийся блестяще-белыми пятнами на сером фоне скал и каменистых осыпей.

Склоны хребтов рассечены многочисленными глубокими ущельями и падями. По дну ущелий мчатся с высоких водораздельных плоскогорий вниз к Байкалу шумные горные речки. По выходе из гор они пробивают себе извилистый путь среди моря камней, размывают свои собственные выносы и древние ледниковые морены. Нередко они теряются в осыпях и уходят в Байкал подземными потоками или обрываются вниз с огромной высоты отвесных обрывов, разбиваясь в водную пыль, отливающую на солнце цветами радуги.

Причудливо изрезанные вершины и гребни гольцов лишены растительности. На высоте около 700—1000 *м* над уровнем озера на сглаженных вершинах и относительно пологих склонах летом зеленеют горные луга, украшенные яркими цветами маков, дикого лука и других горных растений. Ниже 700—1000 *м* склоны гор покрыты густыми рощами кедрового стланика, а вдоль подножья хребтов расстилается горная тайга из кедра, лиственницы, сосны с подлеском из березы, осины, ольхи и т. д.[1]

В низовьях таких крупных рек, как Селенга, Верхняя Ангара, Кичера, Турка, Баргузин, имеются обширные заболоченные низины, покрытые лесом и лугами, пересеченные многочисленными рукавами рек, ищущими выхода в Байкал среди собственных наносов.

С громадной водосборной площади в 540 000 *км*^{2} в Байкал текут более 300 рек и речек (см. рис. 1). Из них самая многоводная Селенга, берущая начало в глубине Монголии. Длина реки 1480 *км* (по другим данным 1591 *км*), и приносит она в Байкал почти столько же воды, сколько все

[1] Верхняя граница леса на окружающих Байкал горных хребтах расположена в зависимости от района, крутизны и экспозиции склона на высоте от 1300 *м* на севере до 1800 *м* над уровнем моря на юге озера. Пояс кедрового стланика расположен на более высоких отметках, оконтуривая верхнюю границу леса полосой в несколько сот метров ширины. На гольцах, прилежащих к Байкалу, альпийские луга выражены слабо (*Прим. ред.*).

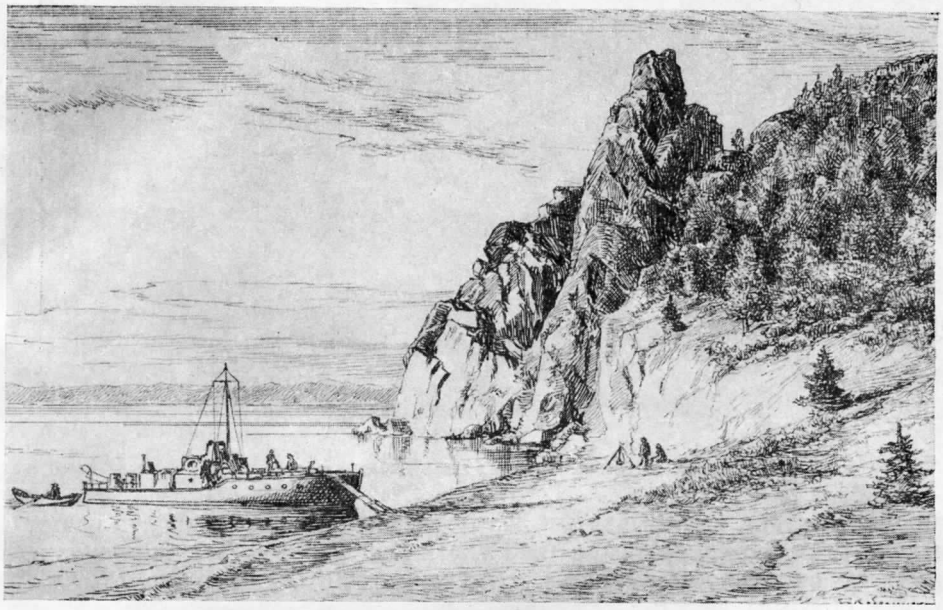


Рис. 3. Мыс Малый Колокольный. У берега катер «Гидробиолог». Рис. Б. И. Лебединского

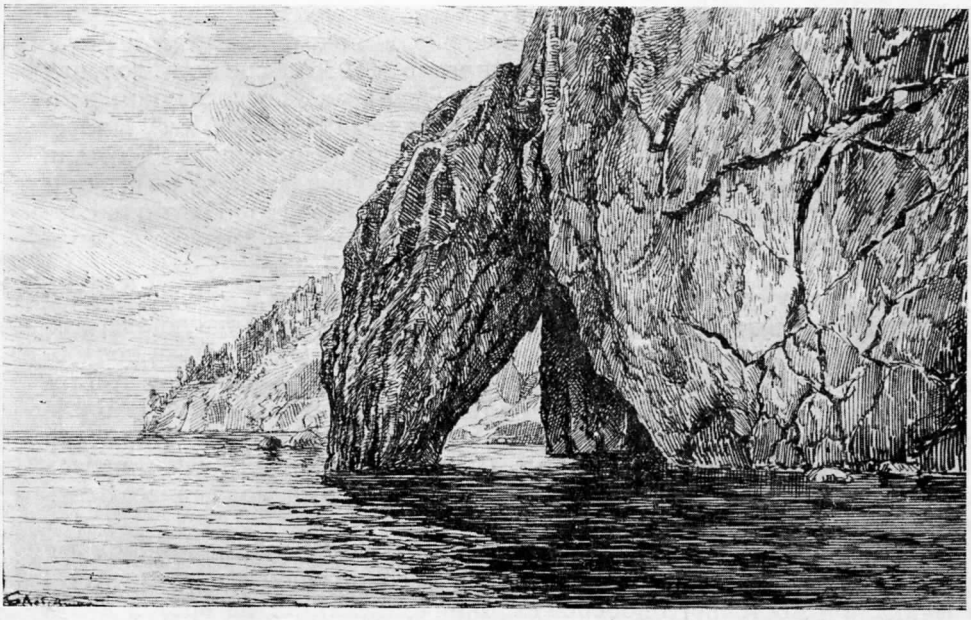


Рис. 4. Мыс Хобот. Западный берег. Рис. Б. И. Лебединского

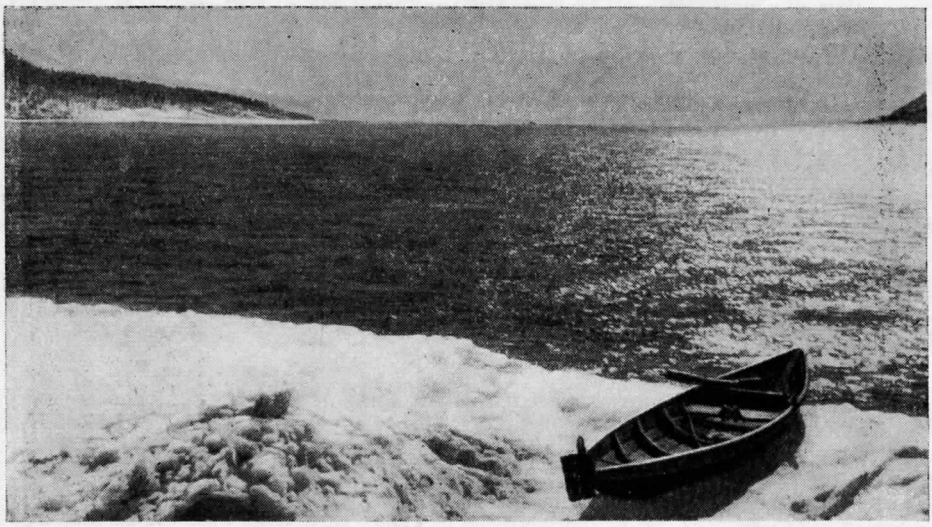


Рис. 5. Исток р. Ангары зимой. Фото автора

остальные притоки вместе взятые. Из других крупных рек заслуживают внимания реки Верхняя Ангара (640 *км*) и Кичера (150 *км*), впадающие в северную оконечность Байкала, Баргузин (400 *км*), Турка (175 *км*), Снежная (164 *км*).

Все притоки приносят в Байкал в течение года до 60 $км^3$ воды, около 50% всей воды приносит р. Селенга, 15% — р. Верхняя Ангара, 7% — р. Баргузин. Кроме того, значительное количество воды (более 9 $км^3$) озеро получает от осадков, выпадающих на его поверхность.

Почти вся вода, поступающая в Байкал в течение года, за исключением 2—3 $км^3$, расходующихся на испарение, выводится из него р. Ангарой (рис. 5). По данным Г. Ю. Верещагина (1936), средняя годовая величина стока воды через Ангару равна 53,451 $км^3$, по последним данным А. Н. Афанасьева (1960) и Б. С. Цейтлина (1959) — 60 $км^3$. Прорезая гранитный массив Приморского хребта, Ангара вытекает из Байкала в юго-западной его части могучим потоком шириной более 1 *км* и стремительно мчит холодные прозрачные воды на север. Через 1853 *км* она сливается с Енисеем, который в месте слияния получает от Ангары $^2/_3$ своей воды.

Высота местности, где Ангара и Енисей сливаются в единый поток, почти на 360 *м* ниже уровня Байкала. Если всю эту громадную энергию падения вод Ангары заставить работать, то она будет давать в год более 60 млрд. *квт-ч* электроэнергии. Уже дает энергию первенец Ангарского каскада Иркутская ГЭС, достраивается величайшая в мире Братская ГЭС, идет подготовка к строительству не менее мощной Илимской ГЭС, на очереди другие гидростанции. В результате Байкал начал играть роль гигантского водохранилища, питающего своими водами всю сеть станций Ангарского каскада.

Берега Байкала сравнительно слабо изрезаны. Из заливов наиболее крупны — Баргузинский и Чивыркуйский, расположенные в средней части Байкала у восточного побережья. Баргузинский залив врезан в материк почти на 30 *км* и имеет в ширину 25 *км*; Чивыркуйский залив имеет в длину 20 *км*, в ширину до 12 *км*. Эти заливы отделены один от другого п-овом Святой нос, представляющим собою систему двух горных хребтов, поднимающихся над уровнем озера до 1315 *м*. Длина Святого носа 50 *км*, ширина 20—22 *км*. Широкой и низкой перемычкой этот полуостров соединен с материком.

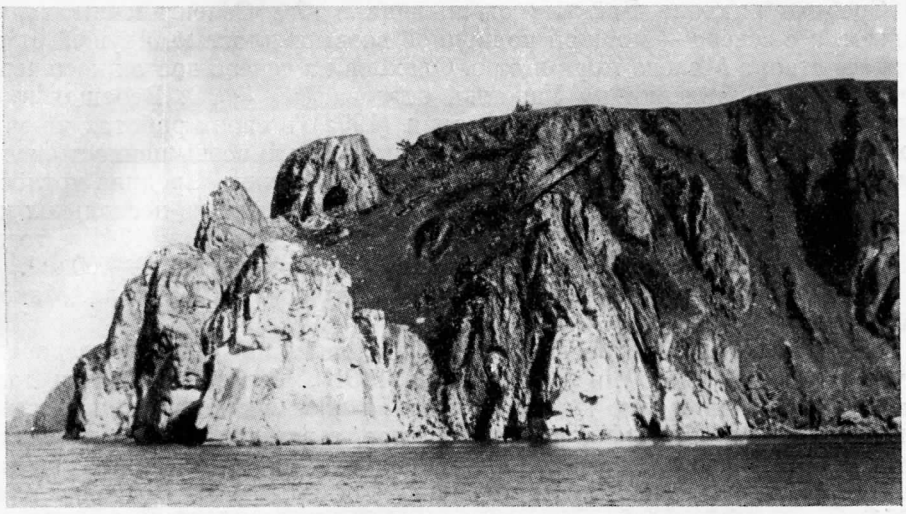


Рис. 6. Остров Ольхон, северная оконечность. Фото автора

Вдоль западного берега средней части Байкала расположен самый крупный на Байкале о-в Ольхон (рис. 6). Он имеет длину 71,7 *км*, среднюю ширину 10,5 *км* и максимальную до 14 *км*. Площадь острова около 730 *км*^{2}. Ольхон представляет собою горный хребет, поднимающийся над уровнем Байкала больше чем на 800 *м*. Свое название остров получил от бурятского слова «ольхан», что значит «сухой» (Дриженко, 1908). Его восточный берег очень крутой и обрывистый, западный, хотя и более пологий, тоже во многих местах образует высокие отвесные обрывы.

Обширное водное пространство, заключенное между островом Ольхом и западным материковым берегом, известно под названием Малое море. Ширина его в наиболее широкой северной части 18 *км*. На юге оно соединяется с «большим морем» проливом Ольхонские ворота, шириной около 2 *км* и длиной 7 *км*. Общая площадь Малого моря около 800 *км*^{2}.

Из других островов заслуживает внимания архипелаг из четырех островов, получивших название Ушканьи. Они расположены в средней части Байкала, в 7 *км* от побережья Святого носа. Самый крупный из них Большой Ушканий остров имеет площадь 9,4 *км*^{2} и возвышается над уровнем Байкала на 211 *м*. Во многих местах живописные обрывистые берега островов образованы мраморными скалами. Крупные глыбы мрамора грядами торчат из воды вдоль берегов и служат излюбленным местом отдыха байкальской нерпы. Вершины и склоны островов покрыты лесом, преимущественно лиственницей.

Котловина Байкала состоит из трех впадин, разделенных друг от друга высокими подводными возвышенностями.

Южная впадина расположена к югу от устья Селенги и охватывает всю южную часть Байкала. Границей между нею и средней впадиной служит подводная возвышенность со сложным рельефом против дельты Селенги. Максимальная глубина южной впадины 1473 *м*, тогда как глубины над подводной возвышенностью не превышают 428 *м*[1].

Обширный район, образованный этой подводной возвышенностью и мелководьями, расположенными против дельты р. Селенги и по обе стороны от нее, получил в литературе название «Селенгинское мелководье».

[1] Максимальная глубина южной впадины, по промерам 1957—1960 гг., сделанным Б. Ф. Лут, равна 1419 *м*. Глубина подводной возвышенности не превышает 400 *м* (*Прим. ред.*).

10730
БИБЛИОТЕКА БЛС АН СССР

Средняя впадина Байкала ограничена с юга Селенгинским мелководьем, а с севера — мощной подводной возвышенностью, идущей от северного створа Малого моря и от о. Ольхона на северо-восток косо через Байкал в направлении на Ушканьи острова (по Г. Ю. Верещагину — Академический хребет). В. В. Ламакин (1952) в своих работах по морфологии байкальской котловины эту же подводную возвышенность называет «Ушканий порог», считая ее молодым поднятием. Средняя котловина — самая глубокая из всех. Здесь около о-ва Ольхон, в нескольких километрах от м. Ухан, по Г. Ю. Верещагину, имеется глубина 1741 *м*, тогда как над Академическим хребтом глубина не превышает 300—400 *м* [1].

Северная впадина охватывает всю северную часть Байкала. Максимальная глубина ее 988 *м* [2].

В последние годы строение котловины Байкала было исследовано геофизическими методами (Федынский, 1951). Исследования эти дали повод к заключению, что южная и средняя впадины Байкала представляют собой единое морфологическое целое, а возвышенность, их разделяющая (Селенгинское мелководье), состоит из мощных осадочных, третичных и четвертичных отложений. По мнению В. В. Федынского (1951), подводная песчано-глинистая дамба огромной мощности, лежащая в наиболее глубокой части южной котловины Байкала, была создана в результате недавнего тектонического погружения, сопровождавшегося многовековой работой р. Селенги, и долгое время принималась за промежуточную межгорную перемычку, разделяющую южный Байкал на две части.

Следует отметить, как особенность рельефа всех трех впадин Байкала, их асимметричное строение; уклон дна вдоль восточных берегов Байкала, как правило, значительно более пологий, чем вдоль западных. Эта асимметрия свойственна и подводным возвышенностям, западные склоны которых более пологи, чем противоположные.

На рис. 7 показан средний уклон дна Байкальской котловины, составленный на основе батиметрических карт Ф. Дриженко (1908) и последующих исследователей — Г. Ю. Верещагина (1949), Н. П. Ладохина (1951), Г. Б. Пальшина (1955), М. М. Кожова (1931а), М. М. Кожова и Н. В. Тюменцева (1960). Вдоль скалистых берегов уклон дна сначала пологий, но затем на глубине 2—3 *м* резко обрывается в коренной уклон котловины. В некоторых участках резкий перелом уклона наблюдается на глубине от 5 до 8 *м*. Вдоль берегов, сложенных рыхлыми отложениями, и, особенно против дельт крупных рек, уклон дна более ровный, но все же на глубине около 10—15 *м* также резко обрывается вглубь. В случае искусственного понижения уровня вод Байкала на 2 *м* в целях увеличения энергетической мощности Ангары будет оголена прибрежная зона общей площадью в 44 тыс. *га*, при понижении на 5 *м* станет сушей 94 тыс. *га*, т. е. более 40% всей зоны глубин от 0 до 20 *м*, занимающей в настоящее время 234 тыс. *га*. Наоборот, при повышении уровня вод озера на 2 *м* будут залиты водами Байкала прибрежные низины, общей площадью в 120 тыс. *га*, в том числе в районе дельты рек Кичеры и Верхней Ангары — 48 тыс. *га*; в районе Баргузинского и Чивыркуйского заливов 31 тыс. *га*, в районе дельты р. Селенги до 55 тыс. *га*. На большей части этого пространства образуется сеть мелководных озер с глубинами 1—2 *м* (Верещагин, 1937а).

Если такое повышение уровня может оказать положительное влияние на температурный режим прибрежной области Байкала и увеличит площадь мелководий, то искусственное понижение уровня может привести лишь к вредным последствиям, так как ослабит отепляющее влияние

---

[1] См. сноску 1 на стр. 12.

[2] Максимальная глубина северной впадины, по материалам Б. Ф. Лут, равна 890 *м*.

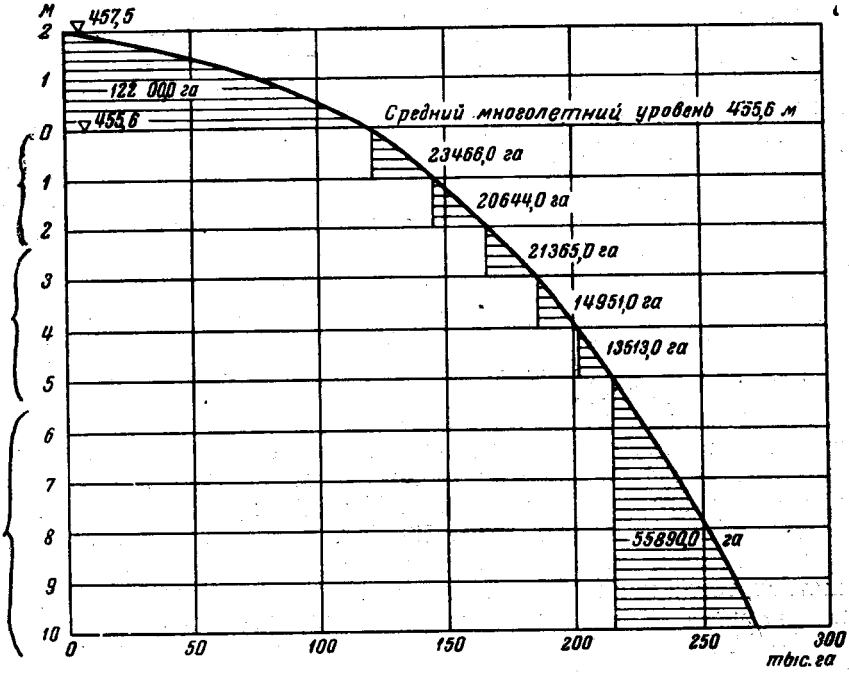


Рис. 7. Средний уклон и площадь прибрежных зон Байкальской котловины (по Кожову и Тюменцову, 1960)

воды мелководий на соседние глубоководные районы и значительно уменьшит площадь наиболее богатой жизнью прибрежной зоны.

В районах впадения в озеро крупных рек, преимущественно вдоль восточных берегов, имеются обширные мелководные лагуны, или по-местному «соры», отделенные от Байкала узкими и низкими песчаными косами или островами. Самые крупные из них расположены в районе дельт Селенги и Верхней Ангары. Подробнее они будут описаны в третьей части этой книги.

Грунты в Байкале, вследствие различий в строении разрушаемых берегов, сложности рельефа дна, весьма разнообразны.

Л. М. Князева (1954) различает в Байкале следующие типы осадков: камни, галечные грунты, гравийные грунты, пески, крупноалевритовые илы, мелкоалевритовые илы, слабодиатомовые мелкоалевритовые илы, глинистые илы, слабодиатомовые глинистые илы.

Вдали от берегов за пределами глубин 500—600 *м*, как правило, преобладают илистые грунты, обогащенные створками отмерших диатомовых водорослей, особенно мелозиры и циклотеллы (Мартинсон, 1954б; Патрикеева, 1959; Кожова, 1959б). Вдоль берегов илистые грунты клиньями заходят в подводные пади и встречаются в них на меньших глубинах. Во многих местах крутые склоны котловины озера образованы скалой, лишь чуть прикрытой тонким слоем ила и песка. Против устьев рр. Селенги, Верхней Ангары, Кичеры и Турки дно песчано-илистое, а у берегов песчаное. Вдоль каменистых берегов на больших глубинах преобладают галька, валунник и грубо окатанные камни и обломки скал. Против низменных песчаных берегов пологий уклон дна до значительных глубин покрыт песками, более или менее заиленными.

Во многих местах, особенно в Малом море, в районе Горячинска (средняя часть Байкала) и в районах подводных возвышенностей, на

значительной глубине, нередко до 100—200 *м* и более, встречаются участки дна, усеянные грубым материалом — гравием, галькой и даже глыбами камней. Более подробные сведения о распределении грунтов в разных районах Байкала будут помещены в главе, посвященной распределению байкальского бентоса.

Имеющиеся к настоящему времени сведения о температурном режиме Байкала сведены в монографии Л. Л. Россолимо (1957). Здесь мы ограничимся лишь наиболее важными для живой природы температурными особенностями озера.

Сезонные изменения температуры громадной толщи вод в Байкале охватывают лишь верхний слой воды до глубин 200—250 *м*. Этот слой Г. Ю. Верещагин (1927б, 1933в) назвал альтернирующим. Ниже его температура воды практически постоянна круглый год, удерживаясь на уровне 3,6—3,3° (рис. 8).

На обширных мелководьях в июле — августе вода нагревается до 17—18°, в глухих заливах и сорах до 22—24°. В открытых глубоководных районах температура верхнего слоя воды обычно редко превышает 12—14°, достигая этого уровня в августе. К этому же времени на глубине 10 *м* температура повышается до 10—12°. В середине августа прогрев верхних слоев воды уже приостанавливается, температура ее начинает понижаться, тогда как нижележащие слои продолжают нагреваться, и на глубине 50 *м* температура воды в конце августа — начале сентября достигает 6—8°. Во второй половине сентября и в октябре охлаждение захватывает все более глубокие слои, а в конце ноября наблюдается осенняя гомотермия на уровне 3,6—3,3°. Южная часть Байкала обычно замерзает в начале января, северная — несколько ранее.

Замерзание происходит при средней температуре в слое 0—250 *м* около 2—2,9° с колебаниями от 1,60 до 2,93°, причем такие температуры свойственны всему Байкалу и всем годам наблюдений (Россолимо, 1957).

Толщина льда в Байкале в разных местах и в разных районах колеблется. В феврале — марте она достигает 80—120 *см*, а в некоторых районах и более. Байкал вскрывается в южной части в начале мая, в северной в конце мая, в некоторые годы — в июне. Таким образом ледовый покров держится на Байкале около четырех — пяти месяцев.

После вскрытия от льда вода озера в районах обширных мелководий, против устьев крупных рек, в заливах и в бухтах довольно быстро нагревается, но в глубоководных районах весеннее повышение температуры идет очень медленно. Лишь к концу июня верхние слои воды во всем альтернирующем слое нагреваются до 3—4°, и наступает весенняя гомотермия. В южной части весенняя гомотермия наступает обычно около 20 июня, в северной половине на одну-две недели позднее.

Для обитателей Байкала весьма существенное значение имеет общее количество тепла в различных участках и глубинных зонах. На рис. 9 показана годовая сумма градусодней в заливе Мухор (южная часть Малого моря), в Посольском соре и на разных глубинах открытых вод Байкала в южной его части (Большие Коты).

Из приведенных данных мы видим, что по количеству градусодней разные глубинные зоны открытых вод Байкала почти ничем не отличаются друг от друга. Вся толща вод озера в температурном отношении представляет собой как бы единое целое. В то же время годовое количество градусодней в водах соров и мелководных заливов превышает их количество в открытых водах на одних и тех же глубинах примерно в два раза. В распределении тепла по сезонам имеются также значительные различия. В сорах и мелководных заливах в период май — сентябрь сумма градусодней в два раза больше, чем в холодный период с октября по 1 мая. В открытых же водах озера такие различия очень невелики даже в верхнем пятидесятиметровом слое. В слоях же глубже 200 *м*

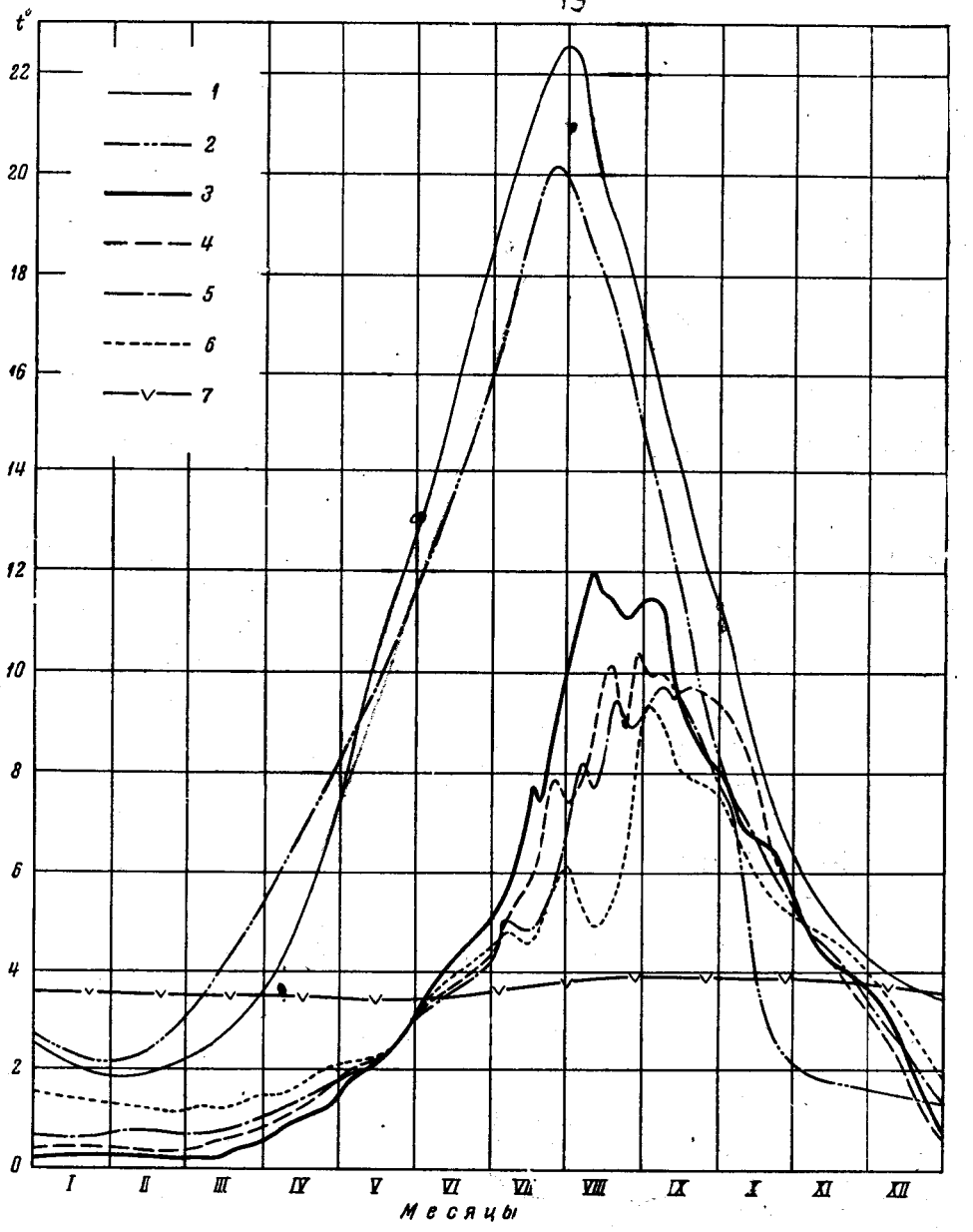


Рис. 8. Сезонные изменения температуры воды в Посольском соре, в заливе Мухор Малого моря и в открытом Байкале (Большие Коты, расстояние от берега 0,75—1 *км*) по многолетним данным

1 — Посольский сор, глубина 3—4 *м*; *2* — залив Мухор, глубина 5 *м*; *3* — *7* — открытый Байкал: *3*—глубина 0 *м*; *4* — глубина 10 *м*; *5* — глубина 25 *м*; *6* — глубина 50 *м*; *7* — глубина 250 *м*

в осенне-зимний период тепла больше, чем в весенне-летний. Различия в тепловом режиме между мелководными заливами и открытыми водами можно показать также на примере Малого моря (см. рис. 71) (Кожов, 1936а; Кожов, Мишарин, Окунев, 1958). В самой южной части этого района, в заливе Мухор, температура воды на глубине 0—5 *м* достигает максимума в 20—22° в первой декаде июля, на участке островов Зумугой — Угунгой (между южной и средней частями Малого моря) максимум t° 15—16° наступает во второй половине июля, в северной части на границе с «большим морем» максимум температуры в 13—14°

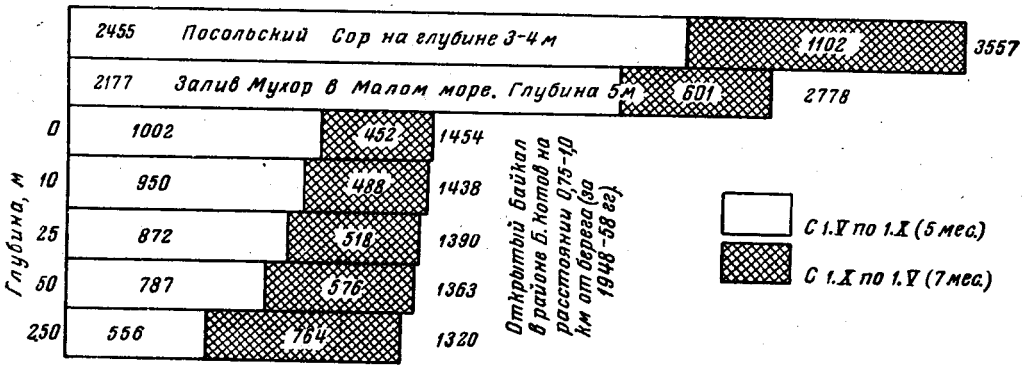


Рис. 9. Количество тепла (сумма температур в градусоднях) в водах открытого Байкала, в заливах и сорах

приходится уже на середину августа. Еще более сдвинуты к осени максимумы температур в глубоких слоях открытых вод глубоководных районов.

В период летнего прогревания в открытых водах наблюдается хорошо выраженная слоистость в распределении температур с температурным скачком на разных глубинах в зависимости от степени прогревания поверхностных вод. Особенно резкий скачок в распределении температуры бывает летом после штилевой, солнечной погоды. В июле-августе в условиях теплой безветренной погоды самый верхний слой воды может нагреться до 13—16° даже в глубоководных районах. Однако уже на глубине 8—10 *м*, а нередко и на глубине 5—6 *м*, температура остается на уровне 4—5°. Слой воды с резкой сменой температур (температурный скачок) в течение лета передвигается вглубь. В начале прогревания он близок к поверхности (3—4 *м*), к концу летнего периода (август) опускается до 8—10 *м* и глубже. К осени распределение температур становится более равномерным. После сильных штормов слоистость разрушается, температура разных слоев выравнивается и может наступить временная гомотермия от поверхности до 25—50 *м* и глубже.

Горизонтальное распределение температур верхнего десятиметрового слоя в открытом Байкале летом обычно имеет довольно сложный характер, причем в разные годы это распределение имеет свои особенности. Так, в конце августа — начале сентября 1954 г. участки с температурой воды в поверхностном слое в 16° и на глубине 10 *м* — в 10° занимали обширные пространства в районе Селенгинского мелководья, где охватывали озеро во всю его ширину, далеко простирались вдоль восточных берегов к югу и северу от дельты Селенги. В районе мелководья против устьев Кичеры и Верхней Ангары теплая вода занимала полосу 3—5 *км* шириной, простираясь вдоль западного берега до мыса Лударь включительно. Обширные пространства теплая вода занимала во внутренних частях Баргузинского и Чивыркуйского заливов, а также в южной половине Малого моря. В другие годы районы с относительно прогретой водой занимают меньшие пространства.

Мелководные районы оказывают положительное влияние на температурный режим соседних с ними глубоководных районов. Прогретые воды мелководий с течениями проникают в глубоководные участки и приносят сюда свое тепло, что оказывает благотворное влияние и на развитие в них жизни. Подробнее о температурном режиме отдельных районов Байкала будет сказано в четвертой части этой работы, посвященной жизни толщи вод.

Байкал славится своей бурностью и превосходит в этом отношении Черное и Азовское моря. Число бурных дней в южной и средней частях Байкала очень велико, особенно в ноябре и декабре. Так, в Малом море в декабре бывает 15—20 бурных дней. Господствует на Байкале северо-восточный ветер, известный в разных районах под названиями: верховик, баргузин, ангара и т. д. Баргузин начинается утром и прекращается только ночью. Но в конце лета и осенью ветер дует нередко несколько дней подряд, не прекращаясь и ночью. Обычен также юго-западный ветер, дующий вдоль Байкала с юго-запада на северо-восток. Он известен больше всего под названием култук. Этот ветер тоже может быть очень сильным и продолжительным, особенно осенью в период ненастной погоды. Ветры, дующие поперек Байкала — с запада и северо-запада на восток и северо-восток,— называются горняк, горный, сарма, северо-запад. Эти ветры нередко достигают ураганной силы (до 40 *м/сек*) и оказывают большое влияние на перемещение водных масс в Байкале. Они гонят поверхностные слои от западного берега к восточному, возбуждая обратный отток глубинных слоев к западным берегам.

Различия между температурой воздуха и атмосферным давлением над Байкалом и над окружающими прибрежными районами являются причиной постоянных ветров, дующих то на берег с Байкала, то обратно с берегов на Байкал. Особенным постоянством отличаются ветры, дующие летом и зимой по вечерам, а иногда и ночью из глубоких падей и ущелий. Местные жители называют эти бризовые ветры «холодами».

Северо-западные ветры играют важнейшую роль в вертикальной циркуляции вод Байкала, захватывающей слой в сотни метров глубиной. Обилие кислорода на больших глубинах Байкала объясняется прежде всего этой интенсивной вертикальной ветровой циркуляцией, оказывающей благотворное влияние на газовый режим вод самых глубоких пучин.

Течения в Байкале еще недостаточно изучены. Во всяком случае в нем имеют место постоянные течения, оказывающие значительное влияние на биологические явления, особенно на миграции пелагических организмов. Одним из наиболее важных течений в Байкале является Селенгинское. От дельты Селенги теплые воды обширных приселенгинских мелководий направляются к юго-западу. Летом при усилении ветров с северо-востока эти воды идут полосой в несколько километров ширины по направлению к истоку Ангары и дальше на юг. Распространяясь по поверхности, селенгинские воды смешиваются с байкальской водой. Мощность слоя смешанных вод, в котором еще возможно уловить химическим методом примесь вод Селенги, не превышает 5—10 *м*, в отдельных случаях обнаруживаются пятна этой воды до глубины 25—50 *м* (Вотинцев, 1960). При преобладании ветров с юго-запада (култук) селенгинские воды оттесняются довольно далеко от дельты на север, при штилевой погоде и при ветрах с северо-востока течение на юг снова возобновляется.

Известно довольно мощное, изученное нами, течение в Баргузинском заливе, направленное от устья р. Баргузин вдоль п-ова Святой нос в открытое озеро (Кожов, 1934б). При ветрах с юга это течение прижимается к побережью Святого носа и идет вдоль него полосой в 2—3 *км* шириной. Толщина слоя воды, где обнаруживаются ясные следы речной воды,—2—4 *м*. Установлено также постоянное течение на Северном Байкале (Кожов, 1934а). Оно направлено от устьев рек Верхней Ангары и Кичеры и от прилегающих к ним мелководий на запад и идет вдоль западных берегов на юг, по крайней мере до района губы Богучанской. Наблюдается постоянное течение также в проливе Ольхонские ворота, особенно заметное во время ветров с северо-востока.

Уровень воды в Байкале не постоянен в течение года (рис. 10). Наиболее высокий уровень бывает в сентябре-октябре, иногда уже в августе,

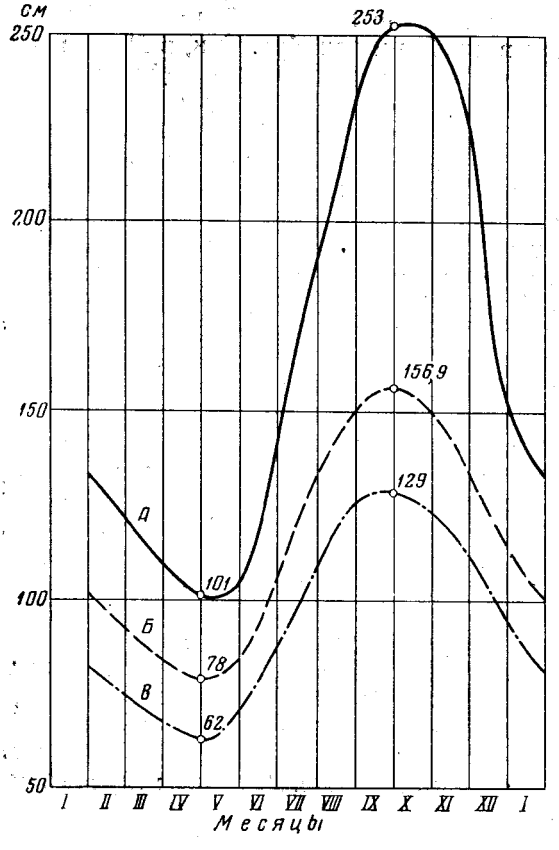


Рис. 10. Сезонный ход колебаний уровня озера Байкал (по Верещагину, 1949)

А — максимальный уровень; *Б* — среднеарифметический уровень; *В* — минимальный уровень

наиболее низкий в апреле-мае. Разница между наиболее низким весенним уровнем и наиболее высоким — осенним достигает в годы с малым количеством осадков 60—80 *см*, в годы с большим количеством осадков —1,2—1,4 *м* (Верещагин, 1936; Лопатин, 1954).

Средний многолетний уровень Байкала, как уже было указано, 455,6 *м* (над уровнем Тихого океана). Но бывают годы с очень высоким или исключительно низким уровнями. Наивысший уровень вод озера за последнее столетие наблюдался 2 октября 1869 г. и достигал 457,14 *м*, самый низкий 454,92 *м* был в апреле 1904 г.

По исследованиям Г. И. Галазия (1958) с применением ботанического метода, в 1785 г. уровень Байкала был выше чем в 1869 г. на 30 *см*, а в период 1395—1405 гг. он был выше, чем в 1869 г. на 50—60 *см*, судя по береговым валам, сохранившимся от тех времен, Г. И. Галазий указывает, что эти валы во многих местах заросли древесной растительностью, причем отдельные деревья имеют возраст 450—550 лет. Можно предполагать поэтому, что амплитуда вековых колебаний уровня Байкала за последние 500—600 лет достигает трехметровой величины.

В условиях регулирования Ангары режим уровня Байкала будет, конечно, значительно уклоняться от естественного (Малышев, 1935; Моисеев, 1959).

Под влиянием ветров и изменений барометрического давления уровень вод озера в различных участках периодически меняется. При большой силе ветра вдоль подветренных берегов уровень понижается иногда до 10—15 *см*, а вдоль противоположных берегов повышается на такую же величину. Изменения уровня происходят и под льдом.

Колебания температуры льда, вызываемые теплообменом между льдом и воздухом и нагреванием льда прямой солнечной радиацией, являются основной причиной образования в ледяном покрове многочисленных щелей и разрывов, сопровождающихся оглушительным гулом и грохотом. Трещиноватость льда может происходить, по-видимому, из-за сильных ветров, вызывающих подводное волнение. Некоторые щели тянутся на многие километры и имеют ширину до метра и больше. Затягиваясь молодым льдом, щели представляют большую опасность при проездах по льду на автомашинах и даже на лошадях. Вдоль берегов

ежегодно образуются так называемые становые щели, которые тянутся с мыса на мыс и нередко служат серьезным препятствием при проезде по льду от берега к середине озера. По линии щелей во время сильных ветров бывают подвижки льдов, надвиги, торосы или, наоборот, щели расширяются, образуя разводья, что особенно часто наблюдается весной перед вскрытием ледяного покрова.

Сгоны и нагоны вод ветрами и различия в барометрическом давлении вызывают сейши, т. е. колебательные движения уровня или так называемые стоячие волны.

По наблюдениям В. Соловьева (1925) и В. В. Верболова (в печати), сейши имеют различную периодичность и амплитуду. В северной части озера амплитуда не превышает 10—12 *см*, в южной — 14—15 *см*. Период колебаний сейш Байкала весьма различен. По данным Г. Ю. Верещагина (1936), в Южном Байкале более обычна сейша с периодом колебаний 4 час. 51 мин.

Байкал оказывает заметное влияние на климат окружающей его местности. Весной в июне на берегах Байкала температура воздуха редко превышает 15—18°, тогда как в те же дни в Иркутске, удаленном от Байкала по прямой на 60 *км*, она достигает в это время 25—30°. Зато осенью картина меняется. В декабре температура воздуха на берегах Байкала редко понижается ниже минус 12—15°, тогда как в Иркутске такие морозы в декабре весьма обычны. Благодаря таким различиям в температуре воздуха, развитие растительности на берегах Байкала даже в южной его части запаздывает против окрестностей Иркутска примерно на две недели. Зато и увядание растений на Байкале начинается позднее, чем в Иркутске.

Весной и в первую половину лета, а также осенью на Байкале нередко бывают плотные туманы. Особенно часты туманы в районе дельты Селенги (Харауз), у истока р. Ангары и в районе Ушканьих островов. Здесь в году число дней с туманами колеблется от 20 (Харауз) до 42 (Лиственичное).

Прозрачность воды в Байкале колеблется по сезонам. В открытых глубоководных районах наибольшая в году прозрачность воды наблюдается с конца ноября (период осенней гомотермии) до января — середины февраля. В это время белый диск бывает видимым до глубины 25—30 *м*, а в районах, далеких от прибрежий и устьев рек, до 40 *м*. На мелководьях и против устьев рек прозрачность воды значительно ниже, чем в глубоководных районах. В период весеннего развития водорослей происходит постепенное уменьшение прозрачности воды и в марте-мае белый диск даже в глубоководных районах становится невидимым уже на глубине 8—10 *м*. В годы особого обилия водорослей прозрачность воды в апреле-мае, т. е. еще под льдом, понижается до 4—8 *м*, а на мелководьях до 2—3 *м*. По мере отмирания весенних водорослей и наступления гомотермии, прозрачность воды вновь становится высокой, достигая в конце июня 20—25 *м*, а в некоторых участках и более. Летом с наступлением прямой стратификации температур прозрачность воды вновь понижается, и в августе наступает летний минимум на уровне около 6—8 *м*, в некоторые годы до 4—5 *м*.

На мелководьях, особенно против дельты Селенги, прозрачность воды после сильных ветров и волнения может на обширном пространстве понижаться до 1—2 *м* и меньше, вода приобретает мутно-желтый цвет от обилия взвесей, поднятых с грунта. В сентябре начинается осеннее увеличение прозрачности, достигающее максимума к декабрю, т. е. к периоду осенней гомотермии.

На Байкале были установлены приливы и отливы, но они имеют высоту не более 3,2 *см* (Екимов, Кравец, 1926).

Высота волн на Байкале, возбуждаемых сильными ветрами,

нередко достигает 2,5—3 *м* (Верещагин, 1949). Однако во время осенних штормов наблюдаются волны и более высокие.

О химическом составе воды открытых районов Байкала может дать представление табл. I, составленная К. К. Вотинцевым [1].

Таблица 1

Средний химический состав воды открытого Байкала для слоя 0—250, pH = 7,6

Ингредиенты	*мг/л*	Ингредиенты	*мг/л*
HCO'_3	63,5	N-нитратный	0,045
SO''_4	5,2	P-фосфатный	0,024
Cl'	0,6	Fe общее	0,028
$Ca^{\cdot\cdot}$	15,2	Mn	0,0015
$Mg^{\cdot\cdot}$	3,1	Окисляемость	1,62
$Na^{\cdot}$	3,8	CO_2 свободная	1,49
$K^{\cdot}$	2,0	O_2 для слоя 0—50 *м*	11,64
Si	1,070	O_2 для слоя 0—250 *м*	11,48

Из особенностей химического режима вод Байкала необходимо особо отметить крайне слабую их минерализацию (не более 100 *мг/л*), исключительную бедность кальцием (15 *мг/л*), обилие кислорода, содержание которого у дна даже в самых глубоких участках Байкала не бывает ниже 70—80% насыщения.

Такие химические соединения как хлориды, сульфаты, гидрокарбонаты, калий, газообразный азот распределяются во всех слоях воды равномерно, сезонные изменения их количеств практически отсутствуют. Биогенные же соединения, т. е. соединения азота (нитраты), фосфора (фосфаты), кремния (силикаты), железа, распределяются по вертикали неравномерно, причем количество их в разные сезоны различно. Будучи необходимыми для растений, они в верхних слоях воды в период вегетации резко уменьшаются в количестве, но вновь накапливаются в зоне фотосинтеза в период усиленной вертикальной циркуляции ко времени наступления весенней и осенней гомотермии. Претерпевают сезонные изменения также растворенные в водах кислород и углекислый газ, количество которых в верхнем слое воды зависит от жизнедеятельности организмов.

В мелководных районах Байкала химизм вод несколько различен. Особенно отличаются районы, находящиеся под влиянием рек, а также соры и мелководные заливы. Об этих особенностях будет подробнее сказано ниже при описании жизни соров и заливов.

Более подробные сведения о гидрологическом режиме вод Байкала, о сезонных изменениях термики и химизма в разных районах будут даны в главах, посвященных жизни толщи вод.

---

[1] Подробнее о химизме вод Байкала см. книгу К. К. Вотинцева (1961) (Прим. авт.).

ФАУНА И ФЛОРА ОЗЕРА БАЙКАЛ

Глава первая

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФАУНЫ

В настоящем обзоре каждая группа животных рассматривается в систематическом порядке отдельно, причем даются: 1) ее общая качественная и количественная характеристики, поскольку это возможно сделать по состоянию изученности, а также главнейшие сведения по истории ее изучения; 2) основные сведения о распределении в Байкале и удельном весе среди других групп животных; 3) важнейшие данные о связях с родственными группами из других стран и о происхождении, если это оказывается возможным.

Наибольшее внимание уделяется таким группам, которые придают байкальской фауне особый, глубоко своеобразный характер или имеют крупное хозяйственное значение.

ПРОСТЕЙШИЕ. PROTOZOA

Корненожки (Rhyzopoda). В открытых участках Байкала представители донных корненожек до сих пор не были обнаружены, однако в заливах и сорах живут широко распространенные в водоемах Голоарктики виды корненожек и в том числе диффлюгии (Difflugia pyriformis, D. acuminata, D. lemani), а также Arcella vulgaris и Centropyxis aculeata (Россолимо, 1923).

Следует отметить, что в третичных отложениях на побережье Байкала, в районе р. Половинки была обнаружена раковина многокамерной корненожки из сем. Rotaliidae или Anomaliidae.

В водоемах на берегу Байкала водятся солнечники Actinosphaerium sp. В самом Байкале они не обнаружены.

Жгутиковые (Flagellata). Из бесцветных жгутиковых в открытых водах Байкала пока не найдено ни одной формы. Из зеленых жгутиконосцев известно около 25 видов, характеристика которых дана в главе о флоре.

Споровики (Sporozoa). В 1910 г. Б. А. Сварчевский обнаружил грегарину Lankestheria sp. в байкальской турбеллярии Sorocelis sp., паразитирующую в клетках кишечника этого червя, и подробно описал ее жизненный цикл (Swarczewsky, 1910).

В. Н. Цветков (1928) описал из кишечного тракта байкальских гаммарид два байкальских вида грегарин: Gregarina acanthogammari и Gregarina baicalensis (рис. 11).

Споровики являются одной из причин образования опухолей и нарывов на теле и на внутренностях рыб.

Некоторые из нарывов и опухолей у байкальских бычков, особенно в области глаз, обусловлены споровиками; недавно В. А. Догель, И. И. Боголепова и К. В. Смирнова (1949) и Догель и Боголепова (1957) описали два новых вида рода Myxobolus (Myxobolus taliewi и M. spatulatus) из нарывов около глаз бычков, один вид рода Myxidium (Myxidium perniciosum) из желчного пузыря бычков и один вид рода Henneguya (Henneguya baicalensis) из мочевого пузыря бычков. Эти же авторы нашли представителей рода Myxobolus в ельце (почки, жабры), Myxidium lieberkühni Bütschli в щуке, Henneguya sp. в язе. На сигах в Малом море была найдена Henneguya sp., образующая многочисленные беловатые довольно крупные спороцисты на внутренностях рыбы.

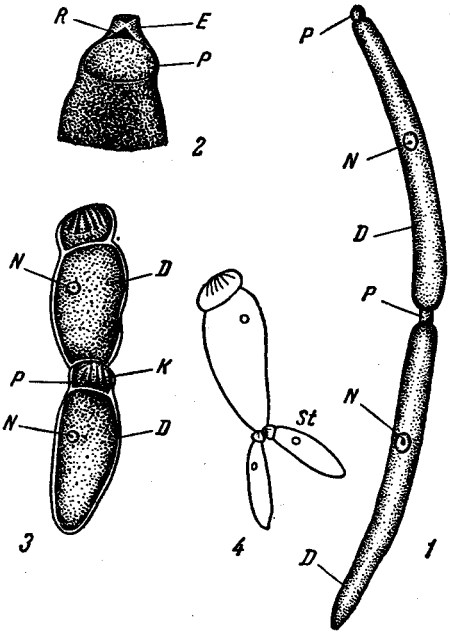


Рис. 11. Грегарины (по Цветкову, 1928)

1 — две особи Gregarina acanthogammari, длина тела 0,5—0,6 *мм*; *2* — передний конец особи того же вида (увел.); *3* — две особи Gregarina baicalensis, длина тела 0,35—0,40 *мм*; *4* — колония из трех особей того же вида. *E* — эпимерий; *R* — темноокрашенные тельца в основании эпимерита; *P* — протомерит; *D* — дейтомерит; *N* — ядро; *K* — радиальные борозды; *St* — сателлит

Споровик Myxobolus mülleri был найден на жабрах налима Е. А. Богдановой (1957).

Из девяти видов споровиков, обнаруженных в рыбах Байкала, четыре вида эндемичны. Из них Myxidium perniciosum и Henneguya baicalensis расцениваются В. А. Догелем как палеоэндемики, занесенные в Байкал бычками из моря. Родственные этим споровикам виды живут на бычковых рыбах дальневосточных морей.

Инфузории (Infusoria). Инфузории Байкала изучены значительно лучше, чем другие классы простейших. Благодаря работам Гаевской, Сварчевского, Россолимо и Хейсина в настоящее время констатировано в Байкале около 300 видов инфузорий Ciliata и Suctoria, свободно живущих в толще воды или обитающих в качестве комменсалистов на гаммаридах. Гаевская (Gajewskaja, 1929, 1933) приводит для Байкала 77 видов Holotricha, 49 видов Spirotricha, 44 вида Peritricha, 1 вид Chonotricha и 21 вид Suctoria, всего 192 вида. Из констатированных Гаевской инфузорий Байкала описано 42 новых формы, установлено 10 новых родов и 3 новых семейства. Затем Б. А. Сварчевский (Swarczewsky, 1928, 1928—1930) описал 86 новых видов инфузорий, обитающих на гаммаридах, хотя реальность большинства этих видов подвергается сомнению. Кроме того, Е. М. Хейсин (Хейсин, 1930а, б, 1932; Chejssin, 1931) и Л. Л. Россолимо (Rossolimo, 1926) описали более 20 видов инфузорий, паразитирующих на различных беспозвоночных Байкала. На бычках и других рыбах Байкала (кожные покровы, глаза) паразитируют инфузории рода Ichthyophthyrius. Большинство обнаруженных в Байкале видов свободно живущих инфузорий, согласно данным Н. С. Гаевской, обитает в хорошо прогреваемых и защищенных мелководьях, губах, бухтах, заливах, у устьев рек, в сорах и т. д. Они являются вообще широко распространенными в пресных водах Палеарктики или имеют в них очень близких родственников. Однако значительное количество видов живет в открытом Байкале,

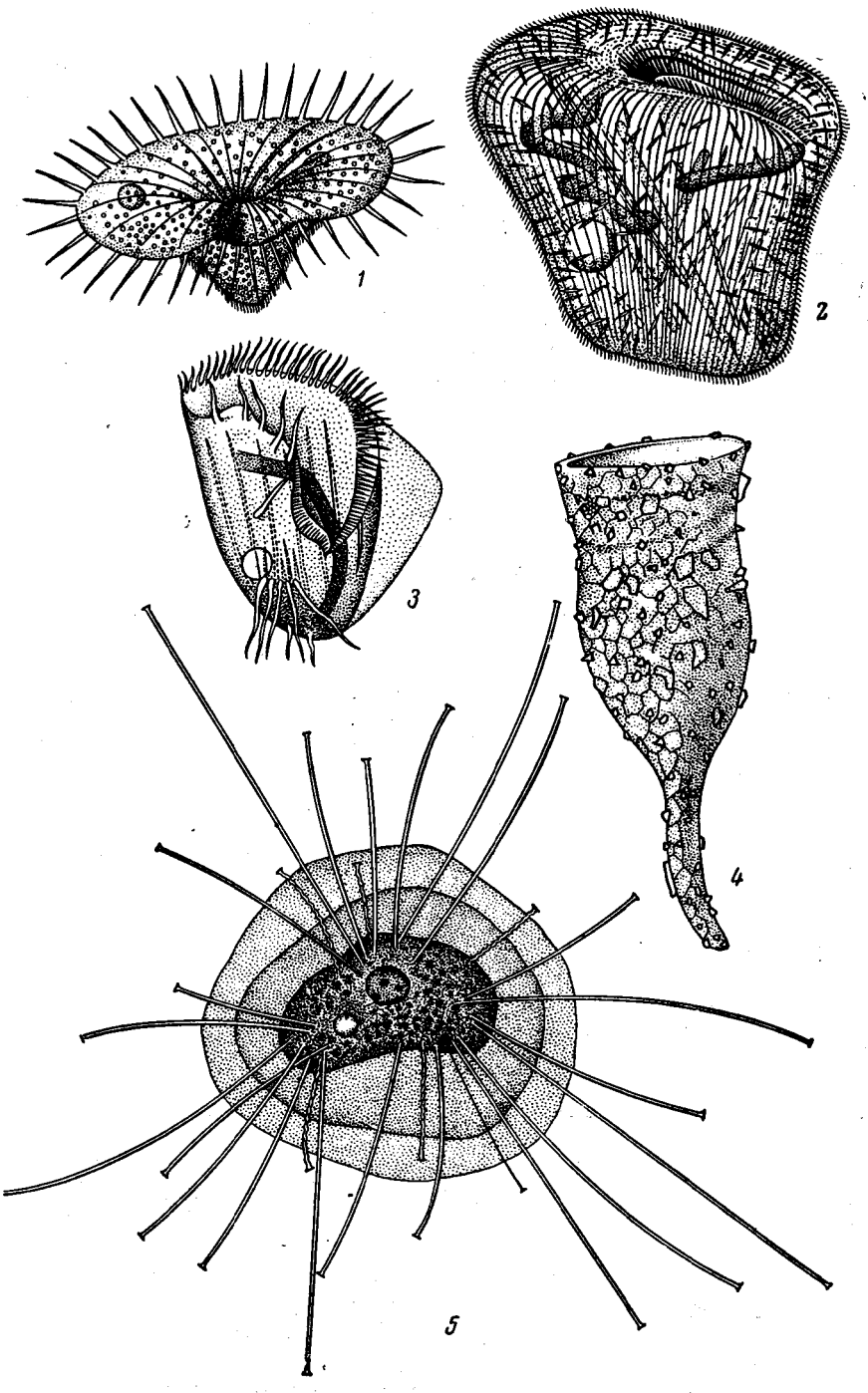


Рис. 12. Инфузории открытых вод Байкала (по Gajewskaja, 1933)

1 — Liliomorpha viridis, длина 0,11 *мм*; *2* — Marituja pelagica, длина 0,12—0,14 *мм*; *3* — Euplotes baicalensis с характерной для байкальской формы этого рода лопастью; *4* — раковина Coxliella, родичи которой живут в море; *5* — Mucophrya pelagica, длина 0,10—0,11 *мм*

в его прибрежной полосе и в пелагиали на разных глубинах. В прибрежной полосе открытого Байкала инфузории очень обильны среди водорослей, а также в более или менее защищенных от прибоя местах. Особенно сильного развития здесь достигают летом Blepharisma coerulea, Euplotes patella (рис. 12, *3*), Frontonia acuminata, Aspidisca costata, A. lunceus, Holophrya discolor, Lacrimaria olor, Lionotus lamella, Oxitricha pellionella, Ophryoglena atra, O. oblonga. Близкие или даже тождественные последней инфузории были описаны Л. Л. Россолимо (Rossolimo, 1926) из байкальских турбеллярий как паразиты (Ophryoglena pyriformis, O. intestinalis).

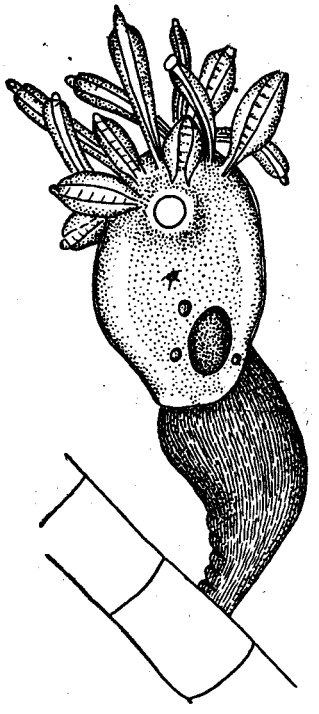


Рис. 13. Инфузория Dactylophrya collini, длина 0,040—0,065 *мм*, живет на глубоководных гаммаридах (по Gajewskaja, 1933)

Представители отряда круглоресничных, а также сосущие инфузории обильно заселяют всевозможные участки тела гаммарид, иногда червей и других животных. Особенно часто здесь встречаются виды родов Vorticella, Vaginicola, Cothurnia, Spirochona, Dendrocometes, а также Dactylophrya collini (рис. 13).

Около 30 видов инфузорий можно считать (по данным Гаевской, 1928) особенно характерными для пелагиали открытого Байкала. Они обитают в толще вод на разных глубинах. Многие из них оказались настолько своеобразными, что пришлось выделить их не только в новые виды, но и в новые роды и семейства. Наиболее распространены и обильны в пелагиали открытого Байкала представители эндемичного семейства Liliimorphidae (Liliimorpha viridis, 12, *1*) и эндемичные роды и виды других семейств: Longitricha flava, Marituja pelagica (рис. 12, *2*); Mucophrya pelagica (рис. 12, *5*); Prorodon morula; Spathidiosus bursa, представитель эндемичного семейства Sulcigeriidae (Sulcigera comosa) и затем Tintinnidium fluviatile f. cylindrica (рис. 14, *1*).

По нашим наблюдениям, в планктоне пелагиали открытого Байкала чаще всего встречаются Prorodon garganellae Gajew. («кувшинчик»), Tintinnidium fluviatile f. cylindrica, (рис. 14, *1*), T. davidoffii var. cyllindrica (рис. 14, *2*), появляющиеся уже ранней весной, под льдом, затем Marituja pelagica, Mucophrya pelagica, Spathidiosus bursa (рис. 14, *3*). Летом в большом количестве в открытых водах Байкала появляются сувойки, поселяющиеся на планктонных водорослях, затем Didinium nasutum (рис. 14, *4*), Bursella sp., Amphileptus sp.

По мнению Н. С. Гаевской (Гаевская, 1932; Gajewskaja, 1933), из 192 видов инфузорий, известных из Байкала, около 90% являются чисто пресноводными и смешанными (пресно- и соленоводными), около 20 видов она считает морскими и соленоводными, таковы Coxliella (рис. 12, *4*). Tintinnoidea и др. На основании этого Гаевская считает возможным допустить участие моря в формировании фауны Байкала. Следует однако заметить, что, как видно из данных, приводимых этим автором, большинство видов «морской» группы обитает в Байкале лишь в мелководьях, в заливах, в сорах, у устьев рек и т. д. Ряд видов «морской» группы Гаевской живут в более открытых частях Байкала, но преимущественно на глубинных гаммаридах. По этому поводу Л. С. Берг высказал мнение, что поскольку фауна инфузорий пресных вод недостаточно известна, нельзя считать все эти виды действительно морскими.

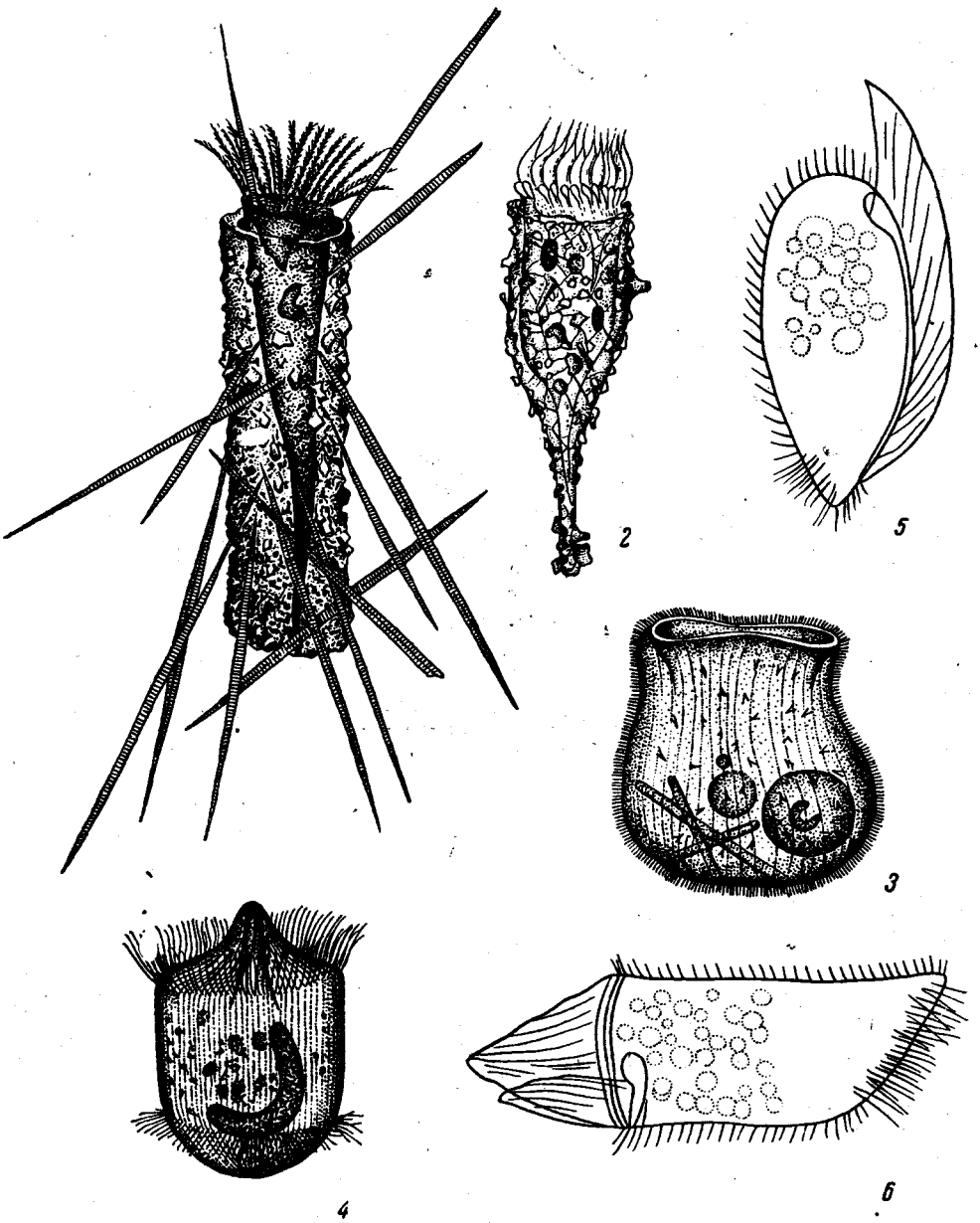


Рис. 14. Инфузории открытых вод Байкала

1 — Tintinnidium fluviatile f. cylindrica, длина 0,100—0,125 *мм*; *2* — Tintinnidium davidoffi var. cylindrica f. minuta; *3* — Spatidiosus bursa, длина 0,095—0,110 *мм*; *4* — Didinium nasutum; *5* — Tiarella baicalensis, длина 0,05—0,07 *мм*; *6* — Ancystrine ovata, длина 0,030—0,048 *мм* (*1—4* по Gajewskaja; *5* и *6* — по Chejssin, 1931)

Следует также отметить, что наиболее характерные обитатели пелагиали открытого Байкала, описанные Гаевской, по-видимому, не имеют близких родственников ни среди пресноводных, ни среди морских форм.

В Байкале встречаются 26 видов паразитирующих инфузорий и инфузорий комменсалистов мантийной полости моллюсков. Л. Л. Россолимо (Rossolimo, 1926) описал 11 видов инфузорий, паразитирующих в червях. Из них 9 видов, относящихся к 4 родам, паразитируют в олигохетах

(2 вида рода Anoplophrya, 4 вида рода Mesnilella, 2 вида рода Radiophrya gen. nov. и 1 вид рода Lada) и 2 вида, относящихся к роду Ophryoglena, паразитируют в турбелляриях. Е. М. Хейсин (1930а, б, 1932; Cheissin, 1931) описал около 15 видов инфузорий из олигохет и моллюсков. Особого внимания заслуживают описанные им инфузории из мантийной полости байкальских моллюсков, относящиеся к сем. Ancistridae и Boveridae. Из первого семейства Е. М. Хейсиным описаны новые роды и виды Ancistrina ovata (рис. 14, *6*) и A. choanomphali. Первая из них паразитирует в мантийной полости моллюсков Benedictia и Choanomphalus, а вторая в Choanomphalus. Из Boveridae описан новый род и вид Tiarella baicalensis Chejs. (рис. 14, *5*), найденный в мантийной полости Benedictia.

Е. М. Хейсин склонен считать все эти формы морскими, так как родственники их обитают лишь в морских организмах (морские моллюски и голотурии). Но такое заключение нельзя считать обоснованным, так как очень близкие указанным формам виды инфузорий обитают в мантийной полости и у таких широко распространенных пресноводных моллюсков, как Planorbis, Unio, Anodonta, Sphaerium.

В. А. Догель и др. (1949, 1957) указывают на наличие инфузорий Trichodina domerguei baicalensis и Glossatella sp. на жабрах бычков.

ГУБКИ. PORIFERA

Губки из Байкала изучались В. Дыбовским (Dybowsky, 1882), Б. Сукачевым (1895), Б. А. Сварчевским (1901, 1923а, 1925), Н. Эннендлем (Annandle, 1913), П. Д. Резвым (1936), М. М. Кожовым (Kozhow, 1930) и другими. Они представлены несколькими видами, относящимися к трем родам. Несмотря на крупные различия между этими родами, все они представляют собою единую группу, выделяемую в качестве самостоятельного семейства Lubomirskiidae, относящегося к отряду кремнероговых губок. Любомирскииды довольно резко отличаются от пресноводного семейства бодяг (Spongillidae). Наиболее существенные различия между ними заключаются в следующем. Скелет байкальских губок построен более прочно и образует более правильную решетку, чем у бодяг, а концы игол более сильно залиты в спонгин. В отличие от бодяг, байкальские губки не образуют внутренних почек (геммул) для бесполого размножения, но могут размножаться посредством так называемых соритов, представляющих собою, по-видимому, партеногенетические яйца, из которых развиваются свободно плавающие, снабженные ресничками, личинки (планулы); у бодяг же соритов не бывает.

П. Д. Резвой (1936) указывал также на отсутствие у байкальских губок оскулярных трубочек, в противоположность бодягам, у которых группы отводящих (клоакальных) каналов под дермальной перепонкой сходятся вместе и продолжаются в нежную выводную (оскулярную) трубочку, длиной до 10 *мм*, поднимающуюся над поверхностью губки. Однако оскулярные трубочки, как показал Г. Г. Мартинсон (1947), имеются и у любомирскиид в виде широких конусовидных и бокаловидных образований, построенных из очень тонкой, просвечивающей пленки, и имеющих до 2—5 *мм* в длину и до 0,8—1,5 *мм* в диаметре.

Семейство Lubomirskiidae объединяет три рода.

Род Swartschewskia. Губки в виде маленьких, беловатых, изящных сосочков, корочек или шапочек диаметром 1—4 *см*, часто с единственным круглым оскулярным отверстием на вершине; поверхностная ткань тонкая, жесткая и ломкая, внутренняя (внутри сосочка или шапочки) — рыхлая и мягкая. Скелетные иглы (рис. 15) короткие и толстые, прямые или чуть изогнутые, с тупыми, округленными концами.

Род представлен единственным видом S. papyracea, живущим в прибрежной полосе на камнях (рис. 16, *2*).

Род Lubomirskia характеризуется хорошо дифференцированными продольными и поперечными пучками скелетных игл, заостренных с обоих концов и покрытых шипиками. Концы главных пучков выдаются на поверхность губки в виде мельчайших конических щеток, построенных из игл, расходящихся концами кнаружи.

Род заключает три вида: L. baicalensis (байкальская губка) — ветвистая, или корковидная, ярко-зеленая губка (рис. 17, 18, *1*); L. fusifera — корковидная губка с рыхлой, мягкой тканью и L. abietina — корковидная губка со слабым скелетом.

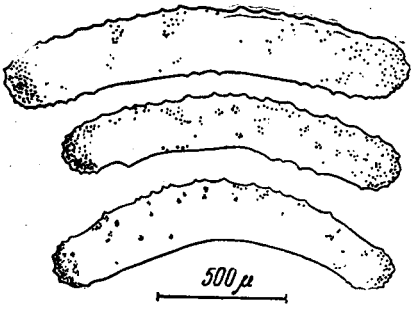


Рис. 15. Скелетные иглы губки Swartschewskia papyracea

Из всех этих видов наиболее многочисленна байкальская губка L. baicalensis. В прибойной полосе, а также на илистых грунтах она, как и другие байкальские губки, не живет, ей мешают здесь постоянные волнения и прибой, взмучивающий грунт. Губка начинает селиться лишь с глубин 1—1,5 *м* на твердых грунтах, причем представлена она здесь

Рис. 16. Байкальские губки

1 — Baicalospongia bacilifera, внешний вид, диаметр колонии до 10—15 *см*; *2* — Swartschewskia papyracea, диаметр колонии до 2—4 *см*

корковидной морфой, не образующей ветвей и покрывающей камни и плитняк дна ярко-зеленой коркой. С глубин 3—4 *м* и особенно в полосе глубин 5—12 *м* она достигает мощного расцвета и становится типичной; от широкого корковидного основания, прикрепляющегося к камню или другому твердому субстрату, отходит несколько толстых ярко-зеленых цилиндрических ветвей, часто соединенных мостиками или совсем срастающихся; в высоту эти ветви нередко достигают 60—70 *см*. На дне прибрежной полосы Байкала на каменистых грунтах можно видеть целые «леса» из таких ярко-зеленых колоний. Зеленый цвет губки зависит от поселяющейся в ее тканях микроскопической водоросли — зоохлореллы, живущей в симбиозе с губкой. На ветвях и на корковидном основании губки, как правило, находят приют изумрудно-зеленый гаммарус Brand-

tia parasitica и масса других мелких животных; под основанием можно обнаружить олигохет, кладки планарий и т. д. Ветвистые экземпляры байкальской губки нередко встречаются до глубины 25—50 *м*. Распространена она по всему Байкалу, заходит и в верхний участок р. Ангары, образуя здесь стелющуюся корковидную морфу.

Род Baicalospongia. Губки этого рода не ветвятся, а образуют массивные корки, колонки, желваки и т. п. твердые, жесткие наросты бледно-зеленого цвета на камнях или на других подводных предметах. Скелетные иглы обоюдоострые, шиповатые; расположение игл в главных пучках довольно беспорядочное. К этому роду принадлежат в Байкале два вида: B. bacillifera (рис. 16, *1*; 18, *2*) и B. intermedia, распространенные вдоль прибрежной полосы Байкала на глубине от 4—20 до 500 *м* и глубже.

В тканях всех байкальских губок в любое время года можно отыскать массу мелких, беловатых, округлых телец, соритов, хорошо видимых невооруженным глазом и находящихся на различных стадиях развития. Можно найти и развившиеся из них подвижные зеленоватые личинки губки, способные благодаря ресничному покрову оживленно плавать при помещении их в воду. Эти личинки превращаются затем во взрослых губок и способствуют расселению губок. Половой процесс у байкальских губок не изучен.

Все байкальские губки предпочитают каменистые грунты открытого Байкала и избегают внутренние части заливов и губ. На смену им в хорошо прогреваемые и закрытые уголки некоторых заливов и бухт проникают из материковых водоемов широко распространенные в Сибири виды бодяг из родов Spongilla и Ephydatia. Обитая в несвойственных им условиях, они заметно отличаются по характеру покровов на геммулах от своих сородичей, что дало повод Б. А. Сварчевскому (1901) описать их как самостоятельные виды, благодаря главным образом уродливому и неполному развитию и даже полному отсутствию покрывающих геммулы игл. В действительности эти «виды» — не более как морфы широкораспространенных видов Spongilla и Ephydatia (Кожов, 1947).

В круговороте органических веществ в прибрежной полосе Байкала губки играют очень существенную роль. Обрастая камни прибрежной платформы и распространяясь вглубь, они во многих местах образуют обширные скопления. Ясно, что для поддержания жизни этой огромной массы органического вещества необходимы значительные количества мельчайших организмов как из растительного, так и из животного планктона, которые токами воды увлекаются через многочисленные поровые отверстия и каналы в теле губки. Таким образом, губки в Байкале являются важнейшими потребителями планктона, и особенно бактерий, развивающихся в толще прибрежных вод, а также и кремния, необходимого для постройки скелета (Вотинцев, 1948а).

Непосредственное употребление различными животными в качестве пищи самих губок, по-видимому, сильно ограничено, однако имеются сведения, что осетр в Байкале может употреблять губки в качестве корма.

Все представители сем. Lubomirskiidae известны были до 1927 г. лишь из Байкала; указание В. Дыбовского (W. Dybowsky, 1886a), повторяемое многими авторами, о том, что байкальская губка Lubomirska (= Veluspa) встречается в Беринговом море (Командорские острова), основано на недоразумении.

П. Д. Резвой (Rezvoi, 1927) описал один вид байкальского рода Baicalospongia из большого мелководного озера Джегетай-Куль в районе Западного Саяна.

Присутствие соритов у байкальских губок и других признаков приближают их к некоторым морским кремнероговым губкам сем. Haplosklеridae. Некоторые авторы отмечают отдаленное сходство Lubomirskiidae

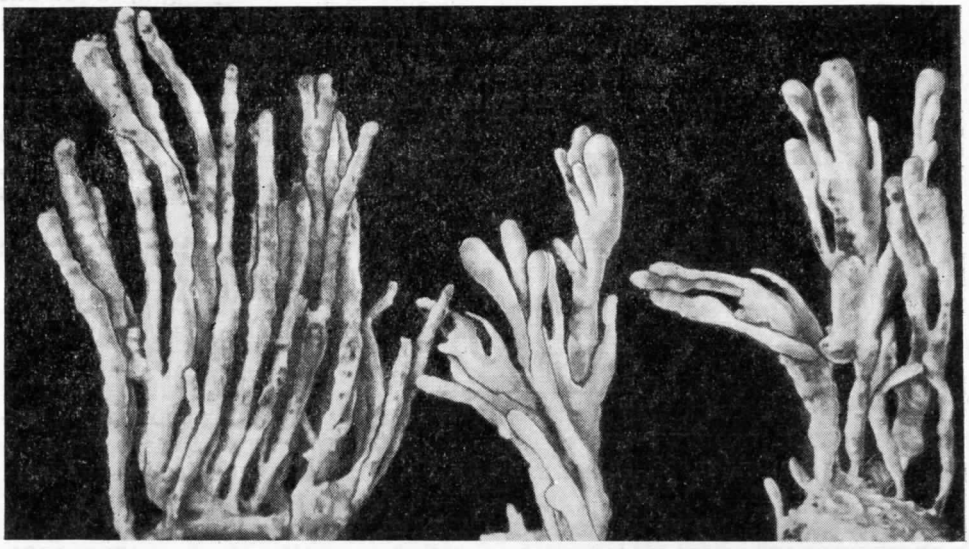


Рис. 17. Губки Lubomirskia baicalensis, внешний вид, высота ветвей до 60—70 *см*

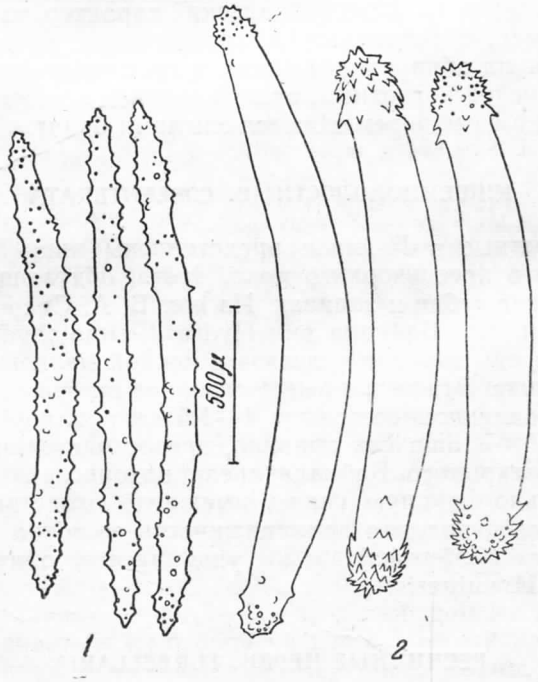


Рис. 18. Скелетные илы губок

1 — Lubomirskia baicalensis; *2* — Baicalospongia bacilifera

с губками Metschnikovia из Каспия и Ochridaspongia rotunda Arndt из оз. Охрида (Arndt, 1937). Последняя, по мнению Арндта, имеет некоторые черты сходства с байкальским родом Baicalospongia, а также с Corticospongilla barroisi Tops. из Тивериадского озера, с Pachydictyum из оз. Поссо на о-ве Целебес и отчасти с родом Nudospongia, представленным в том же Тивериадском озере и в оз. Та-ли-фу (Южный Китай). Однако это сходство, нужно полагать, основано лишь на конвергенции.

По мнению П. Д. Резвого (1936), байкальских любомирскиид можно рассматривать как самостоятельных, независимых выходцев из моря, но, по-видимому, более поздних, чем остальные пресноводные губки из сем. Spongillidae.

Некоторые авторы (Макушок, 1925) допускают, что Lubomirskiidae произошли от Spongillidae в самом Байкале, что мало вероятно. Д. Н. Талиев (1940) на основании результатов серологического анализа считает любомирскиид родственными каспийскому роду Metschnikowia, а не пресноводному семейству Spongillidae.

Для окончательного выяснения степени родства байкальских губок с морскими и с современными пресноводными губками необходимы более детальные сравнительные исследования, особенно по истории развития. Половой процесс, если такой имеется, формирование личиночных стадий, метаморфоз до сих пор у байкальских губок не исследованы.

Скелетные иглы байкальских губок найдены в ископаемом состоянии в третичных отложениях на побережье Байкала (Мартинсон, 1936, 1938, 1948б). Пласты, содержащие иглы Lubomirskiidae в третичных террасах Байкала, чередуются с пластами, где обнаруживаются иглы пресноводного сем. Spongillidae, что указывает на совершавшиеся изменения в физико-географических условиях водоема, в котором отлагались третичные осадки; они имели то чисто байкальский характер, то озерно-соровой, сходный, например, с условиями в современных байкальских сорах. Иглы любомирскиид обнаружены также в третичных (миоценовых?) отложениях Тункинской котловины, расположенной по соседству с Южным Байкалом, где они тоже перемежаются с иглами бодяг.

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ. COELENTERATA

Кишечнополостные в Байкале представлены лишь видами широко распространенного пресноводного рода Hydra, обитающими в глубоко вдающихся в берег губах и заливах. Из них Б. А. Сварчевским (1923б) описан как новый для Байкала вид Hydra (Pelmatohydra?) baicalensis, обнаруженный среди зарослей рдестов в южной мелководной части Чивыркуйского залива. Эта гидра имеет стройное стебельчатое тело, достигающее в расправленном состоянии 1—1,5 *см* в длину (без шупалец). Число щупалец 6—7, они, как правило, превосходят длину тела.

В литорали открытого Байкала среди водорослей нередко можно встретить довольно крупную гидру, имеющую сходство с упомянутой выше H. baicalensis, видовая принадлежность ее точно не установлена.

Н. С. Гаевская (Gajewskaja, 1933) указывает на обитание в Байкале Hydra grisea (=H. vulgaris.).

РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ. TURBELLARIA

Байкальские ресничные черви представлены необычайным обилием форм. Первые сведения о них были опубликованы еще Герстфельдтом (Gerstfeldt, 1895a) и Грубе [Grube, 1871 (1872), 1872, 1872 (1873)], описавшими около 10 видов из прибрежной полосы Байкала и из верхнего участка Ангары. Наиболее полные сборы ресничных червей были произ-

ведены экспедицией А. А. Коротнева в 1900—1901 гг. Они были обработаны самим Коротневым (Korotneff, 1912), а также И. П. Забусовым (1901а, б, 1903, 1906, 1911). Монография А. А. Коротнева снабжена прекрасно выполненными цветными рисунками А. Н. Державина.

Прямокишечные ресничные черви Байкала стали известны в результате работ академика Н. В. Насонова (Nassonow, 1926, 1930, 1936 и др.), а также И. А. Рубцова (1929). Но несмотря на значительность проведенных исследований байкальских турбеллярий, сведения по этой группе все же остаются неполными и противоречивыми.

Из прямокишечных турбеллярий (Rhabdocoela) Насонов обнаружил в Байкале 6 видов и 11 форм, принадлежащих к сем. Graffilidae, объединенных в новый род Baicalellia. Все они — очень мелкие черви, до 0,5—2 *мм* в длину, с двумя черными глазами, бесцветные или окрашенные в желтоватый, розоватый, бурый, красный и т. д. цвета. Живут в прибрежной полосе открытого Байкала, среди водорослей.

Любопытно, что из этого же рода Baicalellia Насоновым (Nassonow, 1930) был описан один вид из солоноватых вод побережья зал. Петра Великого в Японском море; к этому же роду Насонов относит один вид (B. brevitulus) из Финского залива и западной Гренландии. Кроме того, Насоновым установлено наличие в Байкале Macrostomum auriculatum и Polycystis angarensis. Последняя форма была описана О. А. Сибиряковой (1929) из р. Ангары у Иркутска.

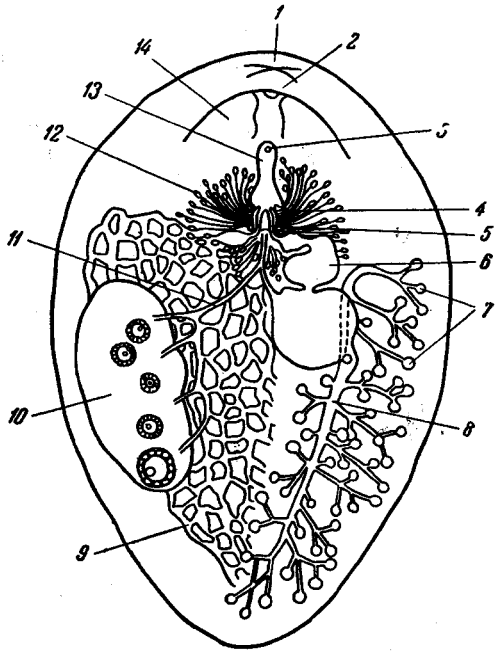


Рис. 19. Ресничный червь Baicalarctia gulo (отр. Alloeocoela), длина до 4 *см* (по Фридман, 1933)

1 — фронтальная железа в области рта; *2* — рот; *3* — половое отверстие ♂♀; *4* — пенис; *5* — языковидный выступ пениса; *6, 8* — семяпровод; *7* — семенники; *9* — желточники; *10* — яичники; *11* — яйцевод; *12* — железа; *13* — athrium genitale; *14* — глотка

Безусловно, указанными формами не исчерпывается богатейшая и очень интересная фауна турбеллярий рабдоцелид Байкала.

В сводке Бреслау (Bresslau, 1933) род Baicalellia отнесен к сем. Provorticidae, представители которого известны главным образом из морей, солоноватых вод и лишь отчасти из пресных вод.

Крайне оригинальным видом прямокишечных турбеллярий является найденный нами в районе Больших Котов на глубине 80 *м* и описанный И. А. Рубцовым (1929) Acrorhynchus baicalensis. Этот червь овально-круглой формы, длиной около 2—3 *мм*, с хоботком на переднем конце, способным выпячиваться из особой капсулы. При жизни червь окрашен в ярко-красный цвет, за исключением переднего конца, окрашенного в буровато-желтый цвет; хоботок серовато-белый. Другой близкий вид (A. fluvialis) из р. Ангары был описан О. А. Сибиряковой (1929). Систематическое положение Acrorhynchus не совсем ясно. И. А. Рубцов относит его к сем. Polycystidae, тогда как Н. В. Насонов (1930) считает, что вероятнее всего его следует выделить в особый род, близкий к Koino-

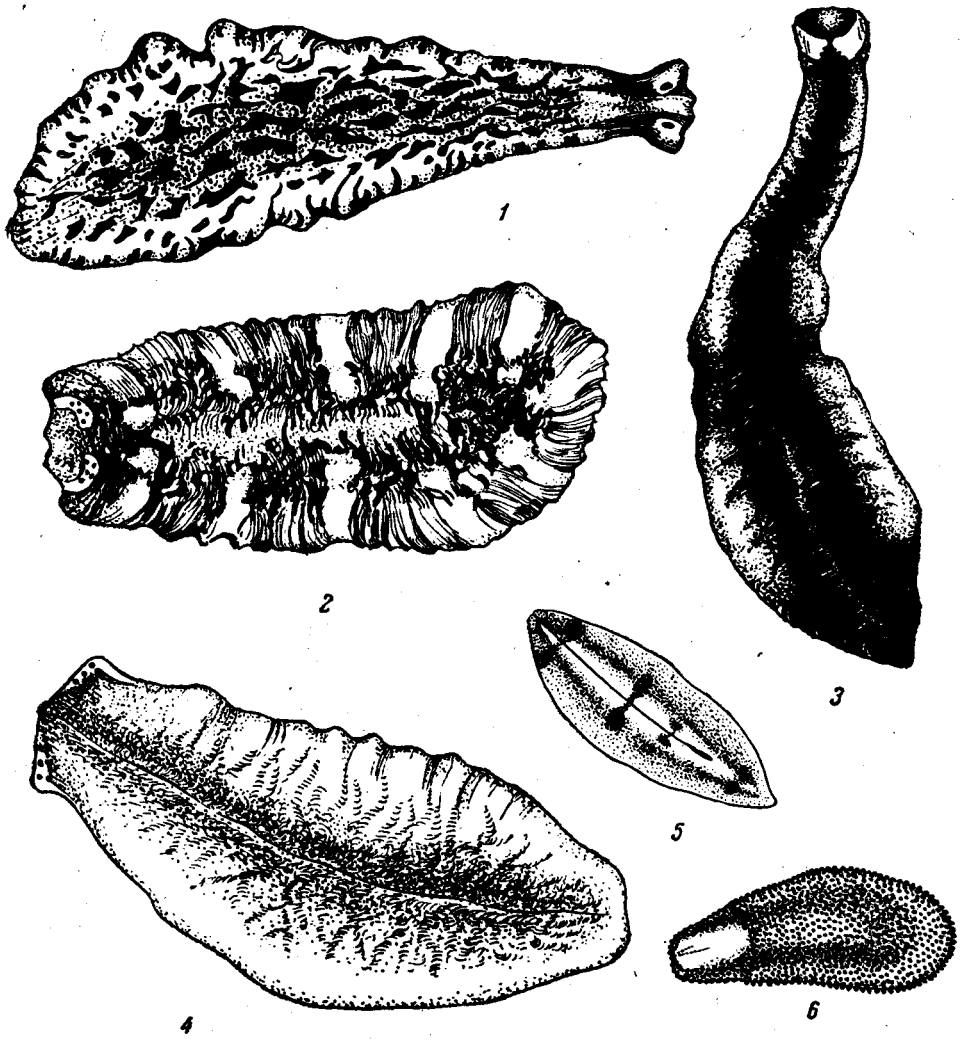


Рис. 20. Байкальские трикладиды

1 — Armilla pardalina, длина тела до 2,5 *см*; *2* — Baicalobia variegata, длина до 3 *см*, цвет спинной поверхности коричневатый с желтыми пятнами; *3* — Baicalobia copulathrix, длина до 1 *см*, цвет спинной поверхности темно-серый, края тела светлые; *4* — Sorocelis hepatizon, длина до 6 *см*, цвет спинной поверхности желтый; *5* — Sorocelis nigrofasciata, длина тела до 1 *см*; *6* — Thysanoplana papillosa, длина тела до 0,7 *см*

cystis (сем. Koinocystidae), причем из двух видов этого последнего рода один морской, а другой пресноводный.

Н. В. Насонов (Nassonow, 1936) считал возможным выводить прямокишечных турбеллярий Байкала из морских форм, основываясь при этом на гелиотропизме байкальских видов и наличии представителей рода Baicalellia в морских и солоноватых водах. С постепенным опреснением вод морские формы могли, вероятно, измениться, и от них происходят байкальские формы.

Из отр. Alloeocoela в Байкале обнаружена интересная форма Baicalarctia gulo (рис. 19), для которой пришлось установить новый род и даже семейство Baicalarctidae. Этот червь обладает чрезвычайно примитивными признаками организации, свойственными отряду Holocoela, в то же

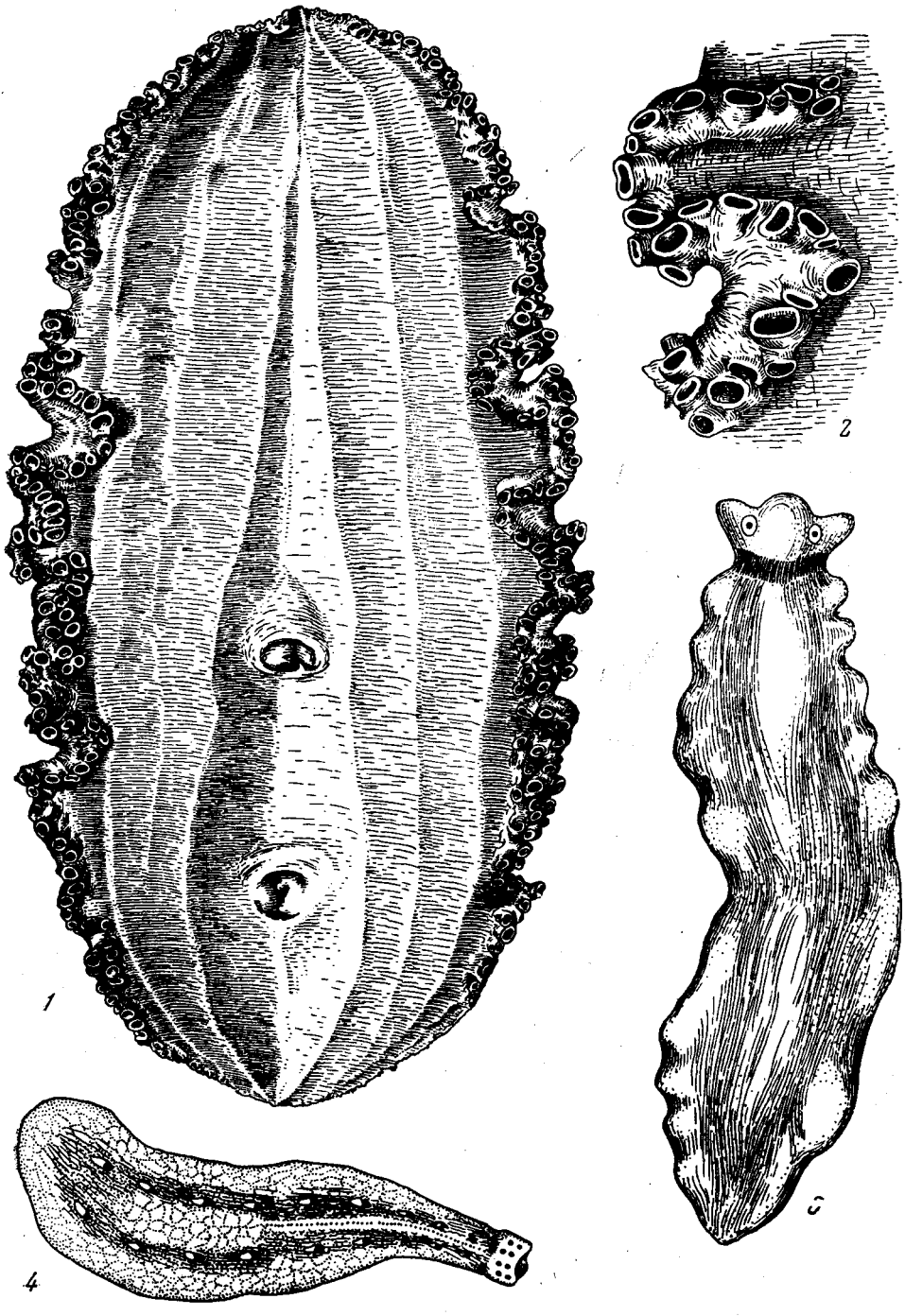


Рис. 21. Байкальские трикладиды

1 — Polycotylus sp. с брюшной стороны; живет на глубине до 100 *м* и более; длина в расправленном состоянии до 30 *см* при ширине 4—5 *см*; *2* — часть боковой стенки Polycotylus sp. с присосками увел.); *3* — Bdellocephala angarensis; длина червя до 4 *см*; цвет спинной поверхности желтый; *4* — Baicalobia guttata

время у нее обнаруживаются черты, характерные для высших, более специализированных групп, как Rhabdocoela и Triclada (Фридман, 1933).

При жизни этот червь представляет собой беловатую, полупрозрачную пластинку, вытягивающуюся до 4 *см* в длину, при ширине около 1 *см*; при легком раздражении червь быстро сокращается в бесформенный кусок слизи с ядром в середине (по-видимому, яйцевой кокон). Г. Фридман указывает, что в таком виде этот червь нередко попадает в придонные сети рыбаков. Обитает он в придонных слоях Байкала и на дне, на значительных глубинах, питается крупными и мелкими червями из малощетинковых.

Отряд трехветвистые (Tricladida) является одной из интереснейших групп байкальских червей. К настоящему времени описано около 80 эндемичных видов этого отряда — число колоссальное для одного замкнутого водоема. К сожалению, большинство этих видов описано крайне бегло и систематическое положение многих из них очень неясно.

Все известные байкальские трикладиды относятся к 10—12 родам. Современные авторы (Bresslau, 1933) распределяют эти роды между сем. Planariidae (род Planaria, имеющий представителей и вне Байкала) и сем. Dendrocoelidae (роды Bdellocephala, Sorocelis и др.). Положение многих родов байкальских турбеллярий, установленных Коротневым, неясно вследствие слабой изученности.

Н. А. Ливанов (1961) сообщает, что все байкальские планарии относятся к сем. Dendrocoelidae, тогда как кругом в пресных водах живут Planariidae, но в Байкал они не заходят. Поэтому род Planaria в Байкале отсутствует. К роду Sorocelis из байкальских видов относятся широко распространенные в Байкале виды S. nigrofasciata (рис. 20, *5*), S. hepatizon (рис. 20, *4*). Для видов группы Sorocelis guttata (рис. 21, *4*) установлен новый род Baicalobia. Установлен также новый род Armilla, к которому Н. А. Ливанов относит Sorocelis pardalina (рис. 20, *1*); Planaria papillosa отнесена к роду Thysanoplana.

Большинство видов байкальских трикладид блещет самыми разнообразными красками и нередко имеет сложный рисунок на верхней поверхности тела; многие достигают гигантской для пресноводных турбеллярий величины, например Polycotilus sp. (рис. 21, *1, 2*) имеет до 30 *см* в длину при ширине в 4—5 *см* (в расправленном состоянии). Все они почти исключительно хищники. Их плоское тело иногда можно видеть на какой-нибудь жертве (олигохеты и др.), которую они сначала, по-видимому, парализуют, затем обволакивают слизью и медленно втягивают внутрь тела. На подводных камнях часто можно встретить характерные, овальные или шаровидные, коричневого цвета, коконы турбеллярий диаметром от одного до нескольких миллиметров, в которых из отложенных яиц развиваются молодые черви. Период размножения их очень растянут во времени, а некоторые формы, вероятно, совсем не имеют определенного сезона для размножения, хотя зимой процессы размножения у них сильно затухают; максимум размножения приходится, по-видимому, на май — сентябрь.

Из верхнего участка р. Ангары И. А. Рубцов (1928) описал один из видов байкальского рода Archicotilus — A. viviparus. Этот вид оказался живородящим. Эмбрионы по 3—18 экз. развиваются в особой выводковой полости, куда поступают оплодотворенные яйца. Возможно, что живорождение является свойством не только ангарских турбеллярий, но и некоторых байкальских.

Количественно трикладиды в Байкале представлены чрезвычайно богато. Уже в полосе прибоя можно встретить несколько видов, но особенного обилия они достигают на глубине от 1 до 20 *м* на камнях; нередко с одного камня диаметром 20—30 *см* можно снять около сотни этих червей. Особенно часто в литорали Байкала встречаются на каменистых

грунтах Bdellocephala angarensis (рис. 21, *3*), Baicalobia copulathrix (рис. 20, *3*), Baicalobia guttata (рис. 21, *4*), а на песчаных грунтах Sorocelis nigrofasciata (рис. 20, *5*), Baicalobia variegata (рис. 20, *2*). Несколько глубже нередки Sorocelis hepatizon (рис. 20, *4*), Armilla pardalina (рис. 20, *1*), Thysanoplana papillosa (рис. 20, *6*).

В зоогеографическом отношении байкальские трикладиды представляют крупный интерес. Эндемизм их поразителен, причем многочисленные виды их составляют довольно цельную байкальскую группу. Обитают они исключительно в открытых районах Байкала, совсем не заходят во внутренние части мелководных губ и заливов, тем более в соры.

Вне Байкала они обнаружены пока лишь в верхнем участке р. Ангары, где живет несколько видов тождественных или близко родственных байкальским видам. З. И. Забусова (1901, 1903, 1906, 1911) и В. Н. Грезе (1954, 1955) указывают на присутствие турбеллярий в нижнем участке Ангары и по Енисею, где живут виды, имеющие байкальское происхождение.

Генетические связи байкальских турбеллярий с родственными группами, поскольку можно судить об этом по опубликованным материалам, не являются достаточно выясненными. В. Н. Беклемишев (1923) указывает, что байкальские Sorocelis — реликт не плиоценовой фауны, как думал Забусов, но гораздо более ранней, о чем свидетельствует разнообразие их красок, величин и приспособлений.

Без детального пересмотра байкальской фауны Turbellaria решить вопрос о происхождении ее невозможно.

Н. А. Ливанов (1961) отмечает крайне своеобразный ряд эволюции дендроцелид в Байкале, начиная от типичных Bdellocephala, близких к видам, живущим на Камчатке и в Японии, и кончая оригинальнейшими, необычно крупными байкальскими формами Rimacephalus.

СОСАЛЬЩИКИ. TREMATODES

Исследованиями Э. М. Ляймана, Н. М. Власенко, В. А. Догеля, И. И. Боголеповой, О. Н. Бауера и других в Байкале обнаружено до 20 видов сосальщиков, паразитирующих на рыбах и других животных. Из моногенетических сосальщиков известны 9 видов. На жабрах байкальского хариуса паразитирует моногенетический сосальщик Tetraonchus borealis, описанный Н. М. Власенко (1928) первоначально как Ankyrocotyle baicalense. Это мелкий (до 1,5 *мм* в длину) беловатый червь с овально-удлиненным телом, сильно утончающимся к задней части и образующим шейку, на конце которой находится диск с крючьями для прикрепления к жабрам хозяина. По данным О. Н. Бауера (1948а, б, в), T. borealis широко распространен в сибирских реках, паразитирует на жабрах хариусов.

В. А. Догель и др. (1949), И. И. Боголепова (1950), В. А. Догель и И. И. Боголепова (1957) нашли на рыбах Байкала три вида рода Dactylogyrus: D. tuba (язь), D. leucisci (елец) и эндемичный вид D. colonus (бычки рода Limnocottus, добытые с глубин 500—700 *м*), И. И. Боголеповой (1950) описано 3 новых вида рода Gyrodactylus: G. baicalensis (бычки Limnocottus и Batrachocottus), G. bychowskianus (рис. 22, *1, 2*) (бычки-желтокрылки) и G. comephori (голомянки). Близкие к Dactylogyrus colonus виды живут на сибирских карповых; виды из рода Gyrodactylus стоят пока особняком.

Кроме указанных здесь видов из моногенетических сосальщиков известны Diplozoon paradoxum из ельца и Diclybothrium armatum из осетра.

Из дигенетических сосальщиков известны виды, паразитирующие в пищеварительном тракте байкальского хариуса, а также сига, омуля, желтокрылого бычка и бычка Кнера. Из них укажем на Crepidostomum baicalense (рис. 22, *3*), живущего также в кишечнике хариусов из р. Ени-

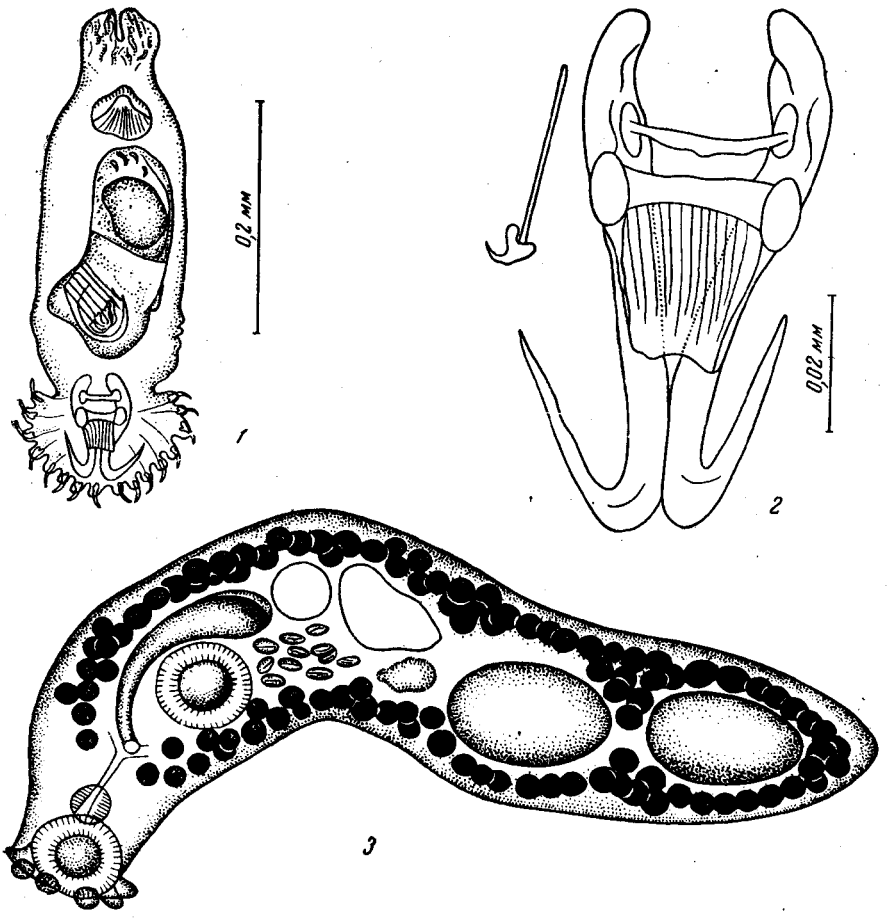


Рис. 22. Сосальщики — паразиты рыб Байкала

1 — Gyrodactylus bychowskianus; *2* — его прикрепительный аппарат (по Догелю и Боголеповой, 1957); *3* — Crepidostomum baicalense, длина 2,5—6 *мм* (по Ляйману, 1933)

сея, и Phyllodistomum conostomum, локализирующегося в мочеполовых органах у сига и омуля (Богданова, 1957). Другой вид Crepidostomum — C. auriculatum (= Acrolichanus auriculatus) паразитирует в кишечнике байкальских осетров. Он же обнаружен в осетре и стерляди из сибирских рек. Сосальщик Allocreadium polymorphum живет в кишечнике бычков, A. isoporum в кишечнике ельца и язя. В карповых рыбах обнаружены Tetracotyle percae fluviatilis, Diplostomulum spathaceum, в щуках — Bucephalus polymorphus и в налимах — Azygia robusta.

Из 18 видов сосальщиков, паразитирующих в рыбах Байкала, 6 видов являются эндемиками, причем все они живут на эндемичных видах бычков Байкала. В. А. Догель и др. (1949) считают трех из этих эндемиков, относящихся к роду Gyrodactylus, либо морскими реликтами, проникшими в Байкал с предками современных бычковых (палеоэндемики), либо неоэндемиками, образовавшимися в самом Байкале. Другие три вида — жаберный сосальщик Dactylogyrus colonus, Allocreadium polymorphum и Crepidostomum baicalense возникли, по мнению В. А. Догеля, в самом Байкале из видов, широко распространенных в связи с переселением последних на бычков-эндемиков.

ЛЕНТЕЦЫ. CESTODES

В настоящее время обнаружено 11 видов лентецов, паразитирующих в байкальских рыбах, а также встречающихся у жителей байкальского побережья.

У байкальского осетра и у осетров Енисея паразитирует Amphilina foliacea — листовидный, овальной формы лентец, достигающий в длину 5 *см*. Промежуточными хозяевами амфилин являются байкальские рачки-бокоплавы, половозрелые черви обитают в полости тела осетров. В Енисее промежуточными хозяевами, по-видимому, являются бокоплавы Gmelinoides fasciatus, Eulimnogammarus viridis — выходцы из Байкала (Бауер, 1948б). Имеются указания (Шульман, 1954), что амфилина встречается у осетровых лишь в тех водоемах, где имеются реликтовые рачки, служащие ее промежуточными хозяевами.

В байкальском хариусе, сиге и окуне очень нередок также Cyathocephalus truncatus — лентец, достигающий 20—54 *мм* длины, при 4—6 *мм* ширины; он паразитирует в кишечнике и пилорических придатках хариуса. Можно обнаружить иногда до 80 штук этих червей в одном хариусе. Э. М. Ляйман (1933) отмечает, что их промежуточными хозяевами являются гаммариды. Cyathocephalus truncatus паразитирует также у сиговых рыб Енисея (Бауер, 1948б). Proteocephalus longicollis и P. exiquus — мелкие лентецы, живут в кишечнике хариуса, сига и омуля. Bothriocephalus sp. живет в кишечнике и полости тела разных видов рыб.

У байкальских бычков и у некоторых карповых рыб, особенно у ельца и сороги, паразитирует ремнец (Ligula intestinalis), хотя степень зараженности этим паразитом незначительна.

Встречаются в Байкале и другие виды лентецов. Малый лентец (Diphyllobothrium minus) в стадии плероцеркоида живет у байкальского омуля, сига и хариуса. Окончательная форма была обнаружена у одного из жителей Забайкалья. Плероцеркоидами этого же лентеца заражены также пелядь и омуль Енисея и других сибирских рек (Бауер, 1948б). Diphyllobothrium strictum обнаружен как паразит у рыбаков о. Ольхон на Байкале. По мнению Ф. Ф. Талызина и А. А. Скворцова (Talysin, 1932; Скворцов и Талызин, 1940), заражение этим лентецом происходит при употреблении рыбаками плохо проваренной или непросоленной рыбы, которая является промежуточным хозяином паразита. Плероцеркоиды этого вида паразитируют у байкальского омуля, сига и хариуса. Они же найдены в сиговых рыбах и в хариусах Енисея, а также в рыбах оз. Таймыр. В. А. Догель и И. И. Боголепова (1957) нашли также Triaenophorus nodulosus (щука, елец и бычки), Caryophyllaeoides fennica (елец и язь), Proteocephalus torulosus (елец) и Eubothrium sp. (бычок-желтокрылка).

Среди ленточных червей Байкала пока не обнаружено ни одного эндемика. Предполагается (Догель и др., 1949), что отмеченные выше лентецы D. strictum и D. minus переселились в Байкал благодаря омулю и одновременно с ним. Прочие же виды лентецов широко распространены в Палеарктике.

КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ. NEMATODES

Свободноживущие черви в открытых водах Байкала до сих пор не изучены. Летние сборы в литорали района Больших Котов показали, что здесь живет не менее десяти разных видов нематод, причем большинство их, вероятно, представляют собой оригинальные байкальские формы

Более известны нематоды, паразитирующие в байкальских рыбах и в нерпе. Известно 8 видов этих паразитов (Ляйман, 1933; Догель и др., 1949, 1957; Рыжиков и Судариков, 1951, 1954). Из них заслуживает особого внимания Cystidicola farionis Schn.— круглый червь длиной 2—

5 *см*, паразитирующий в плавательном пузыре байкальского хариуса, сига, омуля и ельца. Этот же вид паразитирует в плавательном пузыре лососевых рыб в Енисее и в оз. Таймыр. О. Н. Бауер (1948б) расценивает его как северного иммигранта в байкальской паразитофауне. Ascarophis skryabini — мелкая нематода (длина ее 0,4—0,9 *мм*), паразитирующая в пищеварительном тракте (желудок, кишечник, пищевод) у байкальского хариуса, бычка-желтокрылки, осетра, бычка Кнера и прокоттуса. Э. М. Ляйман (1937) указывает, что этот же паразит встречается и в амурской горбуше. О. Н. Бауер (1948б) указывает, что A. skryabini паразитирует также в кишечнике лососевых рыб приангарского участка р. Енисей.

Среди паразитических нематод Байкала особое место занимают представители установленных Э. М. Ляйманом (1933) эндемичных родов Comephoronema и Cottocomephoronema, паразитирующие в пищеварительном тракте голомянки, бычка-желтокрылки и бычков-подкаменщиков.

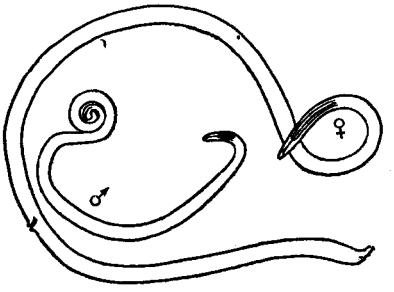


Рис. 23. Круглый червь Comephoronema werestschagini, паразит желудка бычков (по Ляйману, 1933). Длина самок 7—7,5 *мм*

Из рода Comephoronema описан один вид — C. werestschagini (рис. 23), мелкий паразит от 3,9 до 7,4 *мм* в длину, из рода Cottocomephoronema тоже один вид — C. problematica, небольшой червь около 7—13 *мм* в длину без ясно замкнутых губ вокруг рта.

В. Е. Судариков и К. М. Рыжиков (1952) относят род Cottocomephoronema в установленное ими новое семейство Haplonematidae (надсем. Spirurata). В это же семейство авторы включают род Haplonema с единственным видом H. hamulatum из налима Великих озер Северной Америки и род Ichtyobronema, единственный вид которого паразитирует в налимах северных рек Европейской части СССР. Указанными авторами отмечается примитивность всей этой группы и древность ее корней.

В пищеварительном канале окуня и щуки обнаружен один вид из рода Raphidascaris, а именно R. acus. Этот же вид широко распространен как паразит многих рыб р. Енисея.

Из рода Contracoecum часто встречаются в полости тела у бычков-желтокрылок личинки аскариды C. osculatum baicalensis (рис. 24, *1—4*). Обнаруживаются они изредка и у бычка Batrachocottus baicalensis. Взрослые черви этого вида обнаружены в желудке и кишечнике байкальской нерпы. Предполагается, что желтокрылка является лишь «резервуарным» хозяином паразита, где живет его личинка в третьей стадии. Вторая же стадия развивается, вероятно, у пелагического бокоплава Macrohectopus branizkii, а взрослая у нерпы (Судариков и Рыжиков, 1951). Длина взрослых червей этого вида из нерпы 13—24 *мм*, личинок из бычка — 6,7—11 *мм*.

А. А. Мозговой и К. М. Рыжиков (1950) указывают, что отмеченная выше нематода Contracoecum osculatum baicalensis, паразитирующая у нерпы, очень близка к типичной форме C. osculatum, паразитирующей у тюленей северных морей и, в частности, у Phoca hispida.

В последние годы этот же паразит C. osculatum baicalensis обнаружен Е. А. Богдановой у омуля и сига (Богданова, 1957).

В. А. Догель и др. (1949) указывают на наличие в ельце из Байкала нематоды Philometra rischba, паразитирующей в подкожной клетчатке рыбы.

Из кишечника бычка Batrachocottus К. М. Рыжиков и В. Е. Судариков (1951) описали новый вид нематоды Capillaria baicalensis (рис. 25, *1—6*).

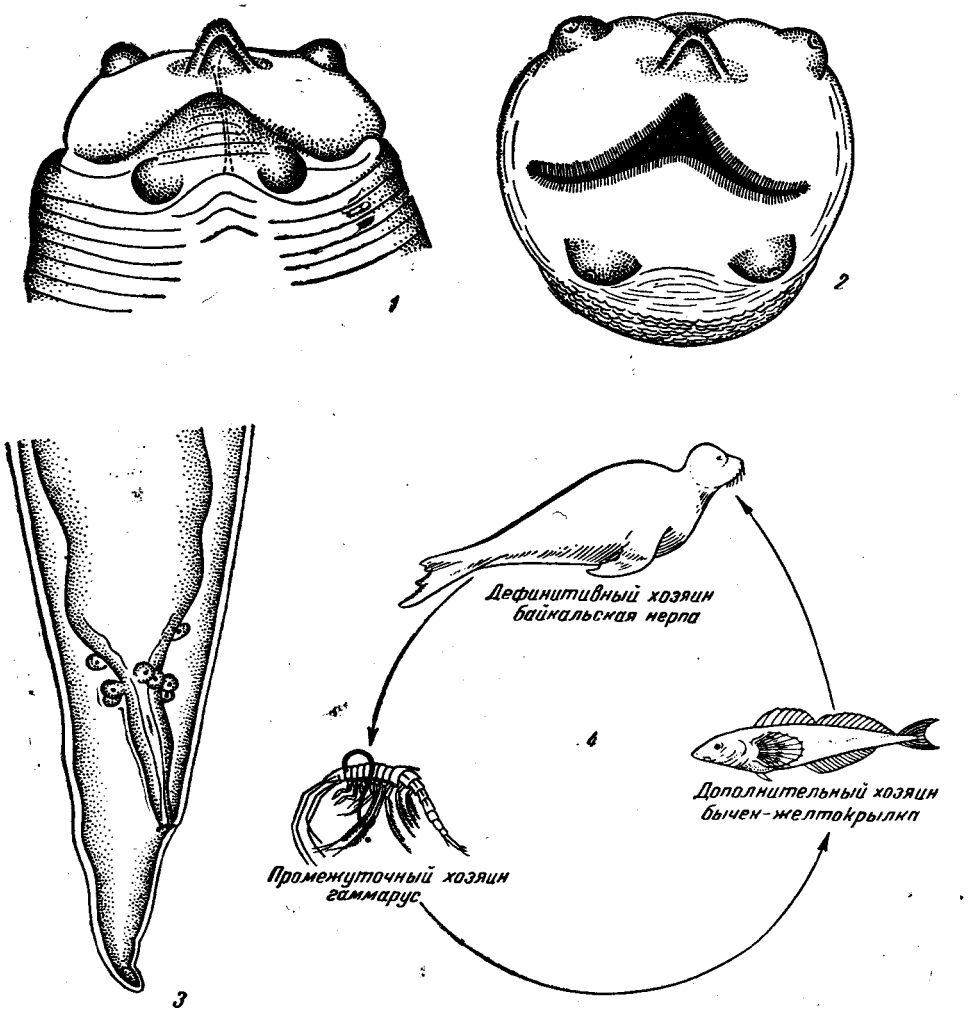


Рис. 24. Круглый червь Contracaecum osculatum baicalensis, паразит бычков-желтокрылок (по Мозговому и Рыжикову, 1950)

Головной конец личинки: *1* — дорзально; *2* — субапикально; *3* — хвостовой конец личинки; *4* — жизненный цикл Contracaecum osculatum

Таким образом, из 8 известных в настоящее время нематод, паразитирующих в байкальских рыбах и нерпе, эндемичны 3 вида из родов Capillaria, Cottocomephoronema и Comephoronema, причем последние два рода также эндемичны. Кроме того, имеется эндемичный подвид — Contracoecum osculatum baicalensis.

В. А. Догель считает род Comephoronema отщепившимся от широко распространенного рода Cystidicola. Он отмечает также, как особенность фауны нематод Байкала, отсутствие многих форм, широко распространенных в сибирских реках.

КОЛЮЧЕГОЛОВЫЕ ЧЕРВИ. ACANTHOCEPHALA

Колючеголовые очень часто встречаются в пищеварительном тракте многих байкальских рыб. Особенно большая зараженность акантоцефалами наблюдается у бычка Batrachocottus baicalensis (56%). Заражены акантоцефалами также бычки-прокоттусы, бычки-желтокрылки (Echinorhynchus sp., рис. 26), налимы, окуни и другие рыбы.

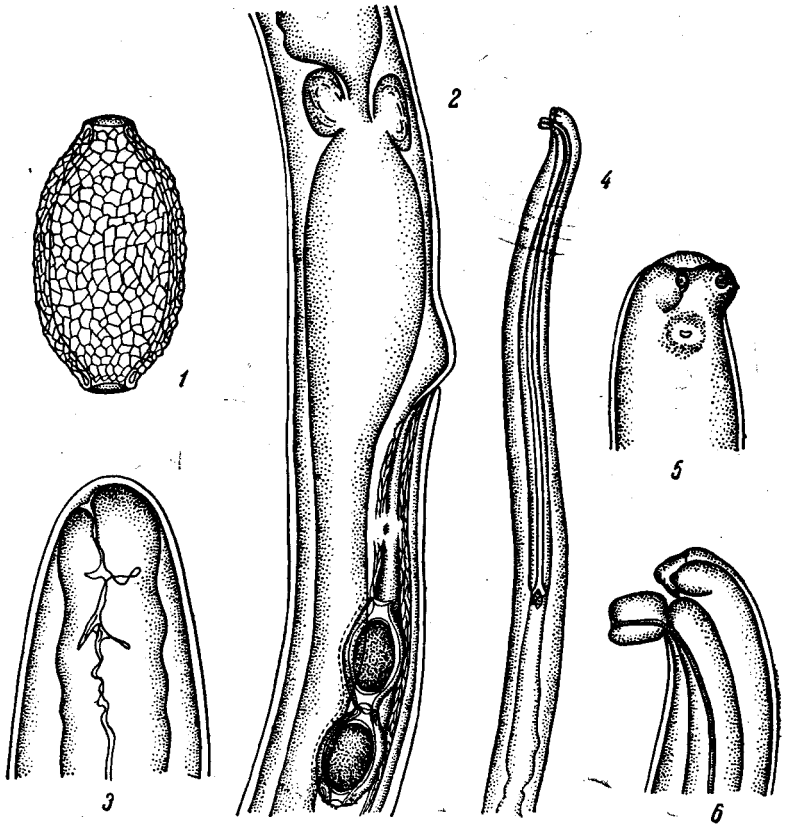


Рис. 25. Круглый червь Capillaria baicalensis, паразит большеголового бычка (по Рыжикову и Судариковy, 1951)

1 — яйцо; *2* — тело самки в области вульвы; *3* — хвостовой конец самки; *4* — задняя часть тела самца; хвостовой конец самца; *5* — дорзально; *6* — латерально

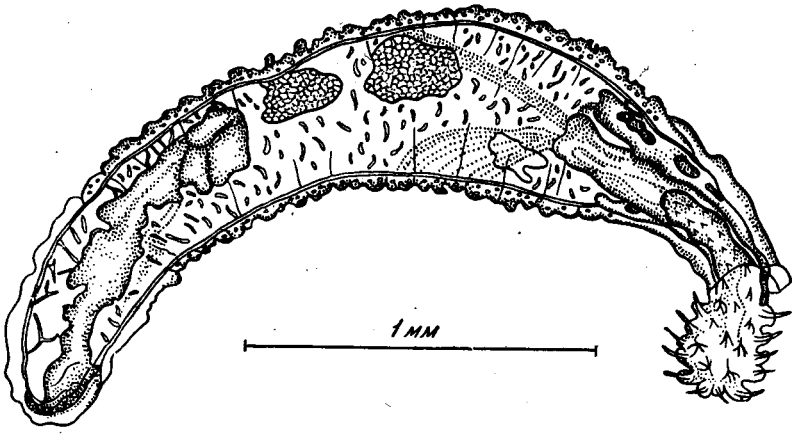


Рис. 26. Колючеголовый червь Echinorhynchus sp. из бычка Procottus (по Догелю и Боголеповой, 1957)

В. А. Догель и др. (1949, 1957) отмечают два вида колючеголовых из рыб оз. Байкал — Echinorhynchus salmonis из кишечника омуля и сигов с морфой E. salmonis baicalensis из бычков и E. clavula из кишечника омуля, хариуса и бычков. Оба эти вида широко распространены — первый на севере, второй — по всей стране.

В байкальском бокоплаве Gmelinoides fasciatus были обнаружены личинки скребня, определенного как Pseudoechinorhynchus lenok. Половозрелая форма этого скребня была описана из ленка бассейна Амура (Ахмеров и Домбровская-Ахмерова, 1941).

Следует отметить значительную зараженность рыб, живущих в Байкале, паразитическими червями. Из 1002 экз. рыб, вскрытых Э. М. Ляйманом, 88,6% оказались зараженными паразитами, причем главную роль играют лентецы, которые обнаружены в половине всех вскрытых экземпляров. Из байкальских рыб хариус (как черный, так и белый) заражен сплошь, также почти сплошь заражены омуль, бычок-желтокрылка и другие рыбы. Слабее заражены сиг (73%) и голомянки (около 67%) (Ляйман, 1933).

В. Е. Судариков и К. М. Рыжиков (1951) отмечают, что по их материалам зараженность голомянок и бычков-желтокрылок также очень высокая — 84% исследованных ими рыб, тогда как виды широко распространенных родов заражены на 58%.

КОЛОВРАТКИ. ROTATORIA

Первые сведения о коловратках оз. Байкал мы находим в сообщении Г. Яхонтова (1904), который обнаружил в районе Горячинска три вида коловраток (Asplanchna herricki, Notholca longispina и Keratella cochlearis). Более полные данные о коловратках были приведены в работах Н. В. Воронкова (1925, 1927) и В. А. Яшнова (1922), обработавших материалы, собранные экспедицией Московского университета в 1917 г. Из сборов этой же экспедиции Л. А. Зенкевич (1922а) описал коловратку Albertia woronkovi, паразитирующую в олигохетах. В последующие годы П. В. Тихомиров (1927, 1929) по сборам В. Н. Яснитского описал три новых вида коловраток из рода Notholca. Экология и изменчивость байкальских коловраток изучались также В. Н. Яснитским (1926, 1930, 1952). В последние годы коловратки были исследованы по материалам Байкальской биологической станции в Больших Котах (Гайгалас, 1958). В итоге всех этих исследований в настоящее время известно в Байкале 48 видов коловраток, распределяющихся в 21 род. В табл. 2 сведены материалы по систематическому составу байкальских коловраток.

Безусловно, что этим перечнем не исчерпывается видовой состав коловраток, живущих в Байкале. Особенно слабо исследованы здесь донные коловратки.

Из 48 приведенных видов в открытых водах Байкала постоянно живут 6—7 видов, из них эндемичным является лишь Synchaeta pachypoda (рис. 27), остальные же представлены байкальскими формами широко распространенных в Палеарктике видов. Таковы Notholca acuminata (=N. striata var. acuminata) (рис. 28, *4*), N. iongispina, Keratella cochlearis f. baicalensis (рис. 28, *5*), K. quadrata f. baicalensis (рис. 28, *1*), Filinia longiseta, Notholca grandis (рис. 28, *2* и *3*).

Летом, а иногда и в холодное время года, в открытых водах появляются Asplanchna priodonta, Asplanchna herricki, Synchaeta stilata (иногда и весной), Collotheca mutabilis, Polyathra trigla, Conochilus unicornis и другие. Все остальные виды, указанные в списке, встречаются лишь в сорах, в мелководных заливах и предустьях рек. Для видов,

Таблица 2

Коловратки оз. Байкал

Род	Число видов	Сведения о распространении
Synchaeta	3	S. pachypoda эндемик, в открытых водах Байкала S. pectinata в мелководьях S. stilata в мелководьях и (летом) в открытых районах (иногда встречается в открытых районах и зимой)
Polyarthra	2	P. trigla, P. euryptera в планктоне мелководий и соров
Trichocerca	5	В сорах и мелководьях
Diurella	1	Там же
Dinocharis	2	Донные виды, в сорах
Euchlanis	3	В планктоне соров и мелководий
Lecane	2	Один из видов живет в сорах, другой — в открытой литорали
Monostyla	1	M. lunaris в мелководьях
Ascomorpha	1	A. ecaudis редкий вид, в мелководьях
Brachionus	5	Обычные озерные виды в мелководьях и сорах, в открытом Байкале редки
Schizocerca	1	Sch. diversicornis Daday в мелководьях и сорах
Keratella	2	K. quadrata Müll и K. cochlearis Gosse, широко распространены в планктоне открытых вод Байкала, образуя здесь особые байкальские формы; типичные формы этих видов живут на мелководьях
Notholca	10	Широко распространены в открытых водах Байкала: N. acuminata (=N. striata var. acuminata); образует в Байкале особую форму N. longospina f. baicalensis, N. grandis (=N. striata var. acuminata f. grandis). Эндемичны; нуждаются в переисследовании: N. olchonensis, N. jasnitskii, N. baicalensis, N. lyrata. Необходимо подтверждение наличия в Байкале, описанной из Невы N. triarthroides (Скориков, 1903) Обитают в мелководьях N. striata и N. labis
Gastropus	1	G. stylifer в мелководьях и сорах
Ploesoma	2	Pl. hudsoni, Pl. truncatum в мелководьях и сорах
Asplanchna	2	A. herricki, A. priodonta в открытых водах озера летом, иногда весной, обычны в мелководьях
Gonochilus	2	C. unicornis более обычен на мелководьях, в сорах, летом в открытых водах, C. hippocrepis в сорах
Filinia	1	F. longiseta в мелководьях. В открытых водах образует особую байкальскую форму, несколько похожую на F. terminalis и отличающуюся от типичной F. longiseta тем, что плавательные придатки в два раза длиннее тела и не зазубрены, причем, задний придаток отходит не в нижней трети тела, а почти у конца его, как у F. terminalis
Collotheca	1	C. mutabilis в мелководьях, в открытых водах
Albertia	1	A. woronkovi, паразитирует в олигохетах, эндемик.

живущих постоянно в открытых районах, особенно характерно отсутствие сезонных форм, ясно выраженных у обитателей соров и мелководий. Они отличаются также увеличенными размерами по сравнению с типичными формами, живущими на мелководьях (Яснитский, 1926, 1952). Особенно крупной величиной отличается Synchaeta pachypoda — 600—750 μ в длину. Байкальские формы Keratella quadrata, K. cochlearis характеризуются отсутствием ясно выраженных пластинок на дорзальной стороне панциря.

Описанные П. В. Тихомировым (1927, 1929) виды Notholca jasnitskii, N. olchonensis, а также N. triarthroides в открытых водах Байкала не обнаружены.

Н. А. Акатова (1949) в работе по зоопланктону бассейна р. Колымы указывает, что обитающий в нижнем течении Колымы вид Synchaeta напоминает, с одной стороны, Synchaeta johanseni из Аляски, с другой — байкальскую Synchaeta pachypoda.

Следует вообще отметить, что комплекс видов коловраток из открытых вод Байкала имеет явно северный облик. Большинство видов живет лишь в олиготрофных озерах Северной Европы и Азии. Так, наиболее южное обитание в Европе Notholca longispina — оз. Балатон (Венгрия), где она расценивается как ледниковый реликт. Остальные отмеченные выше виды живут на юге лишь в высокогорных озерах и широко распространены в полярных озерах, где такой вид, как Notholca striata, образует, как и в Байкале, много форм и вариаций (Грезе, 1955).

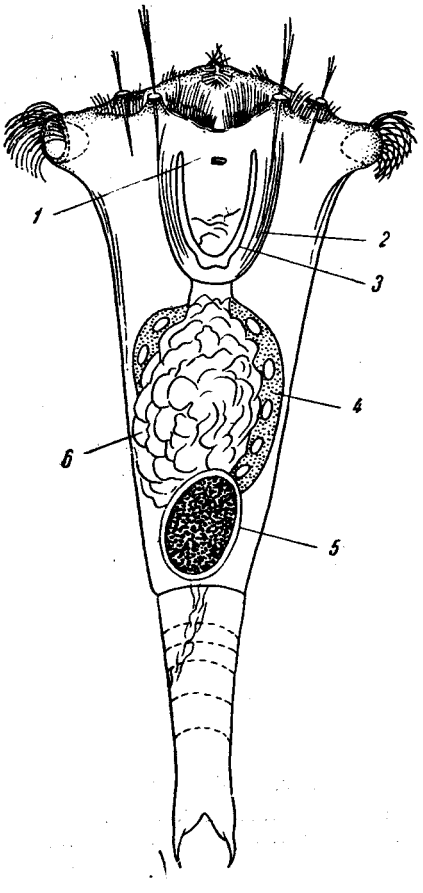


Рис. 27. Байкальская коловратка Synchaeta pachypoda (по Васильевой, в печати)
1 — глаз; *2* — глотка; *3* — жевательный аппарат; *4* — яичник; *5* — яйцо; *6* — желудок

Наиболее обильно представлена в открытых водах Байкала Keratella quadrata f. baicalensis. Она имеет обычно два максимума в развитии. Один, сравнительно слабый, приходится на подледный период (март-апрель), другой — на август — октябрь. В другое время года количество ее невелико или встречается она единично. K. cochlearis f. baicalensis встречается круглый год с максимумом в марте-апреле и осенью. Notholca longispina живет в Байкале также круглый год с максимумом в подледный период и осенью, причем осенний максимум более высокий. Filinia longiseta (байкальская форма) ведет себя аналогично предыдущим видам, образуя два максимума в развитии — весенний и осенний. Notholca acuminata и разные формы N. striata появляются обычно лишь в подледный период (январь — апрель) и держатся до июля. Так же ведет себя Synchaeta pachypoda, появляющаяся в большом количестве в январе и исчезающая в июне. Максимум ее численности наблюдается в апреле-мае. Питается она инфузориями, молодью епишуры и циклопов, а также водорослями.

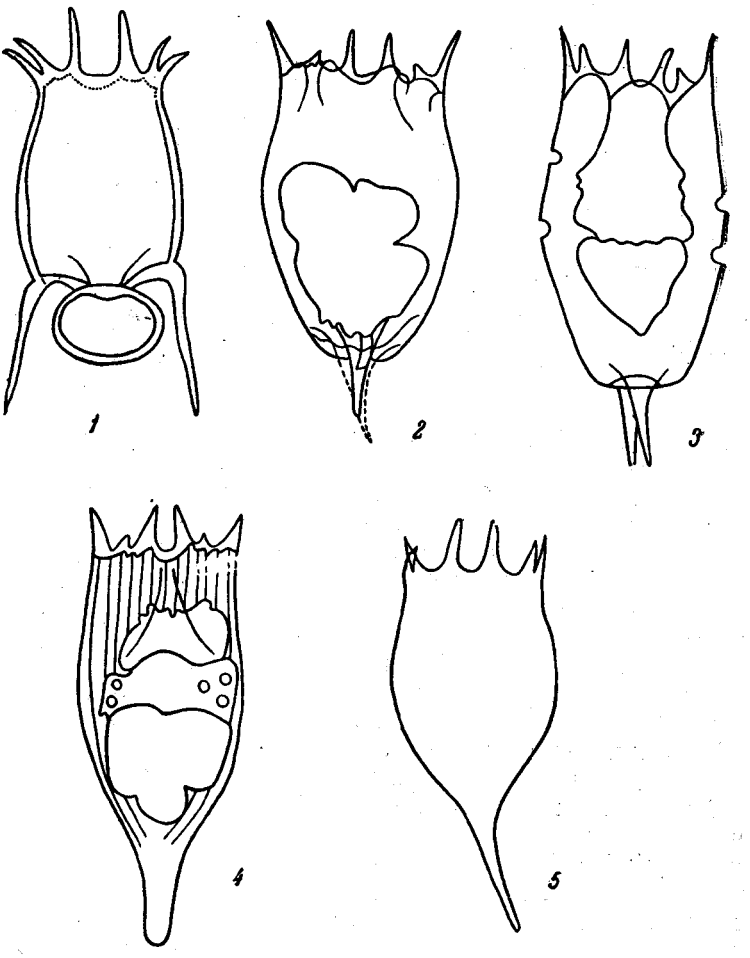


Рис. 28. Коловратки открытых вод Байкала (по Гайгаласу, 1958)

1 — Keratella quadrata f. baicalensis, зимняя форма, длина панциря 0,23 *мм*; *2* и *3* — Notholca grandis (=N. striata var. acuminata f. gtandis), длина панциря 0,49 *мм*; *4* — Notholca acuminata (=N. striata var. acuminata), длина панциря 0,18 *мм*; *5* — Keratella cochlearis f. baicalensis, летняя форма, длина панциря 0,23 *мм*

МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ. POLYCHAETA

Одним из примечательных представителей байкальской фауны является, несомненно, байкальская полихета — многощетинковый червь Manayunkia baicalensis (сем. Sabellidae, подсем. Sabellinae) (рис. 29). Это небольшой червь, до 15 *мм* в длину, с пучком нитевидных жабер, поднимающихся от головного сегмента, с двумя щупальцевидными пальпами и двумя предротовыми придатками; первый и последний (хвостовой) сегменты этого червя не вооружены щетинками, остальные же 11 несут спинные волосовидные и брюшные крючковидные щетинки; на первом сегменте имеются два глазка (Nusbaum, 1901; Зенкевич, 1922б; Zenkewitsch, 1925; Тимофеев, 1928).

Живет манаюнкия в трубочках, построенных из иловых или песчаных частичек, связанных хитинизированным веществом. Огромные скопления этого червя можно наблюдать на илистых грунтах в прибрежной полосе всего Байкала, в том числе нередко в губах и заливах, например, в зал. Провал. В заливах и губах манаюнкия нередко обнаруживается в изоби

лии на стеблях и листьях рдеста, к которым она прикрепляет свои трубочки. Заходит манаюнкия в р. Ангару и распространяется далеко вниз по Енисею до полярного прибрежья.

Часто эту полихету можно обнаружить в литорали на камнях, в оскулярных отверстиях губок, нередко в пустых домиках ручейников, среди водорослей, покрывающих камни и т. д. Форма, обитающая на камнях, хорошо отличается от типичной иловой тем, что значительно короче ее (2—3 *мм* в длину) и сидит в коротенькой хитинизированной трубочке; несколько отличается от типичной иловой формы также форма, обитающая на песках и строящая свои трубочки из песчинок.

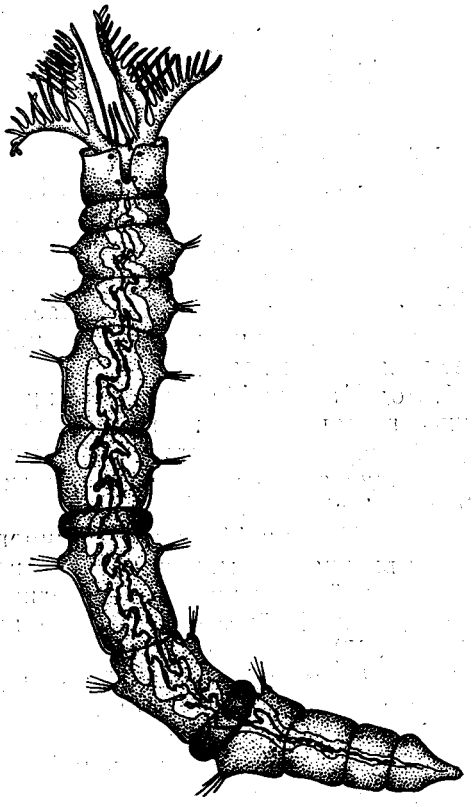


Рис. 29. Байкальский многощетинковый червь Manayunkia baicalensis, вынутый из трубочки; длина тела до 15 *мм* (по Кожову, 1947)

В отличие от своих морских сородичей, байкальская полихета при развитии из яйца не образует свободноплавающей личинки трохофоры, а все развитие червя происходит в трубочке, где образуется инкубационная камера между телом матери и стенкой трубочки; спереди и сзади эта камера ограничена кожными валиками, образующимися на теле, на границе 6—7 и 8—9 сегментов; сюда откладываются яйца и здесь же происходит развитие червя.

Многощетинковые черви являются морскими обитателями, но некоторые виды живут в солоноватых и пресных водах. Наибольшее число таких видов свойственно пресным и солоноватым водоемам Индии, Малайи и других тропических районов. Есть и пещерные виды (Marifugia в пещерах Балкан). Особенно широкое распространение в пресных и солоноватых водах получил род Manayunkia, в котором известно до 10 видов. К роду Manayunkia очень близок род Fabriciola. Оба эти рода отличаются от других Sabellinae простыми неоперенными жаберными пучками.

Из видов, относящихся к роду Manayunkia, ближе всего к байкальскому виду стоят (по Зенкевичу, 1922б) M. polaris (Мурманское побережье, приливно-отливная зона), M. aestuarina (устья рек Ирландского моря, Ламанша, Немецкого моря, Балтийского моря, Финский залив) и M. caspia (Каспий, Черное море, устья рек, впадающих в Черное море). Все указанные здесь три вида очень близки между собой, особенно M. aestuarina и M. caspia. К Fabriciola относятся F. atlantica (Канадские берега Атлантического океана), F. speciosa (речки Северной Америки близ Филадельфии, Великие североамериканские озера), F. pacifica (побережье Командорских островов, Тихий океан), F. spongicola (из солоноватого оз. Чилка в Индии), F. baltica и F. blochmani (из Балтийского моря). К этой же группе, по-видимому, относится F. eriensis из Великих североамериканских озер (Zenkewitsch, 1935; Анненкова, 1930).

Весьма интересны данные о распространении в Сибири форм, близких или тождественных байкальской M. baicalensis. Так, M. baicalensis hydani обнаружена в солоноватых водах Гыданского залива (полярное побережье Ледовитого моря между Енисейским заливом и Обской губой) и в расположенных в этом же районе пресных реликтовых озерах бассейна р. Гыды-Хайсенто и Ямбуто (Сластников, 1940, 1941). В последние годы M. baicalensis найдена в ряде мест по р. Енисею, а также в оз. Таймыр и в проточных озерах по долинам рек Нижней Тунгуски и Пясины. В. Н. Грезе (1947, 1957) предполагает, что все эти водоемы в послеледниковое время имели связь с Енисеем, и, таким образом, байкальская полихета, как и другие байкальские формы, проникла в эти водоемы из Байкала по Ангаре и древнему Енисею.

Еще более интересны находки M. baicalensis в крупных проточных озерах бассейна р. Лены (Кожов, 1942б; Кожов и Томилов, 1949). Эта полихета обнаружена в большом количестве в озерах бассейна крупных притоков р. Лены — Витима и Олекмы, расположенных в районах тектонических впадин Байкальской системы (Баунт, Бусани, Орон-Витимский, крупные озера бассейна р. Чары, Даватчанда, Леприндо и др.). Манаюнкия из этих озер несколько отличается от типичной формы.

О происхождении рода Manayunkia и путях его расселения существует несколько мнений:

1. Род Manayunkia — типично пресноводно-солоноватоводный и в третичное время (плиоцен) имел более широкое распространение, чем теперь. Manayunkia — древний абориген пресных и внутренних солоноватых вод, откуда этот червь мог переселиться и в прибрежные части морей (Берг, 1949а).

2. Род Manayunkia мог сформироваться в центрально-азиатских третичных внутренних морях, которые постепенно превращались в большей или меньшей степени в пресноводные. Отсюда он распространился на север, достиг Байкала, а из него проник в Ледовитый океан (Zenkewitsch, 1935).

3. Род Manayunkia древний и был распространен ранее вдоль морских берегов мирового океана, а также был представлен в Паратетисе, предшествовавшем Сарматскому морю. M. baicalensis отщепилась от общего ствола очень давно, раньше чем M. caspia, и проникла в Байкал вместе с водными массами, преемственно связанными с водоемами морского реликтового происхождения (Верещагин, 1940б).

Мнение Л. А. Зенкевича нам кажется более правильным.

МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ. OLIGOCHAETA

Фауна олигохет Байкала еще далеко не полностью изучена несмотря на то, что этой группе посвящено несколько крупных работ. До 1900 г. существовали о ней самые отрывочные сведения, но в последующие годы, в результате обработки В. Михаэлсеном обширных материалов, полученных экспедициями А. А. Коротнева и Г. Ю. Верещагина, эта группа стала в основных своих чертах известной (Михаэлсен, 1901, 1935; Michaelsen, 1905, 1926а, б, 1933, 1935; Michaelsen u. Werestschagin, 1930). За последние десятилетия накоплен новый материал по олигохетам, и список видов этой группы постепенно пополняется и уточняется (Буров, 1931; Изосимов, 1934, 1949; Буров и Кожов, 1932).

В настоящее время из Байкала известны до 50 видов малощетинковых червей, распределяющихся между 20 родами и 5 семействами: Naididae, Enchytraeidae, Tubificidae, Lumbriculidae и Phreoryctidae.

Не менее 90% видов олигохет, живущих в открытых водах Байкала, эндемики (в число эндемиков включены выходцы в Ангару — Енисей).

Среди донных обитателей Байкала олигохеты занимают одно из первых мест. Распространены они начиная от уреза воды, где чрезвычайно многочисленна желтая олигохета Mesenchytraeus bungei, до самых больших глубин, где живут Peloscolex inflatus (до глубины 1200 *м*), Phreoryctes ascaridoides (до глубины 1300 *м*), Rhynchelmis brachycephala (до глубины 900—1650 *м*), Lamprodrilus bythius и L. inflatus (до максимальных глубин) и т. д. Но главная масса их сосредоточена все же в прибрежной полосе, до глубины 100—150 *м*. Густота населения малощетинковых червей здесь доходит нередко до 300—1000 и более экземпляров на 1 $м^2$ дна (в некоторых местах до 10 000 и более), биомасса достигает 20, а в иных случаях и 50—90 *г* на 1 $м^2$. В прибрежной полосе Байкала не менее 20—30% общей биомассы беспозвоночных принадлежит малощетинковым червям, а на больших глубинах на илистых и песчаных грунтах на долю их приходится уже 40—70%, иногда население здесь почти сплошь состоит из одних олигохет.

Немногие из олигохет являются хищниками (Agriodrilus vermivorus), большинство же — детритоядны; сами они служат объектом питания других животных (гаммарид, турбеллярий, отчасти рыб и т. д.) и вообще их значение в биологических процессах на дне Байкала весьма велико.

Сем. Lumbriculidae представлено в Байкале наиболее богато, по данным В. В. Изосимова (1949), оно включает 32 вида. Из видов рода Lamprodrilus многочислен на небольших глубинах L. nigrescens, которого легко узнать по следующим признакам. Сегментация этого червя глубокая с глубокими межсегментными бороздками, щетинки просто заостренные, тело довольно толстое (иногда до 2 *мм*); передний конец значительно утонченный, особенно характерна небольшая, короткая, полушаровидная головная лопасть и наличие темных, почти черных пятен по всему телу. Этот червь — обитатель крупных камней прибрежной полосы, поросших байкальскими губками. В период половой зрелости он в громадном количестве встречается в щелях камней, а также между камнем и подошвой губки, где он откладывает коконы. Иногда здесь же можно найти пустые трубочки ручейников, сплошь набитые коконами этого вида. В сентябре и октябре удается найти на камнях, под губками, экземпляры этого вида в инцистированном состоянии. Циста овальной или шаровидной формы, прозрачна, размеры ее значительно варьируют (наибольший диаметр цисты 3—4,25 *мм*). В каждой цисте — один червь.

В роде Teleuscolex весьма распространенным представителем является T. korotneffi. Это крупный червь, достигающий 12 и больше сантиметров в длину, до 2—2,5 *мм* в диаметре (в передней части тела), с простыми заостренными щетинками. На спинной стороне и боках передних сегментов он имеет характерный рисунок из черных и темно-серых почти кольцевидных полосок.

Эндемичный род Agriodrilus представлен в Байкале единственным и очень своеобразным видом A. vermivorus (рис. 30, *1*). Он имеет до 45 *мм* в длину и 1,5—2 *мм* в диаметре в переднем отделе тела. При внимательном наружном осмотре бросается в глаза, что в передней части тела межсегментные бороздки едва выражены и поверхность тела в этой области кажется гладкой, в средней и задней части тела межсегментные бороздки, наоборот, резко выражены. У червей этого вида в передней части тела (2—11 сомиты) вторичная полость почти совершенно редуцирована и заполнена сплетением мышц, образующих стенку пищевода. Благодаря этому, просвет пищевода на поперечном разрезе червя имеет очертания равностороннего или равнобедренного треугольника, один из углов которого направлен к брюшной нервной цепочке.

Интересен один из самых крупных представителей олигохет Байкала Rhynchelmis brachycephala. Длина его достигает 20 *см*, диаметр 4—5 *мм*,

гело у фиксированного червя имеет характерную четырехгранную форму. Встречается на глубинах от 14 *м* до максимальных.

Другим семейством, представленным в Байкале большим количеством видов, является Tubificidae. Все байкальские виды этого семейства относятся к четырем широко распространенным родам: Clitellio, Rhyacodrilus, Limnodrilus, Peloscolex. Наиболее богат видами род Linnodrilus, причем многие виды этого рода выделялись в особый род Lycodrilus, считавшийся эндемичным для Байкала. Изучение более обширного материала, собранного в Байкале и в других водоемах Европы и Азии, привело к тому, что эти два рода были объединены, так как отличия оказались не столь существенными, как это представлялось раньше. Из этого рода наиболее характерной для Байкала формой является Limnodrilus dybowskyi (=Lycodrilus dybowskyi). Тело этих длинных нитевидных червей расширяется в передней части и имеет до 80 *мм* и больше в длину. В каждом сегменте по 4 пары щетинок, из них щетинки брюшных пучков передних 11 сегментов достигают обычно крупных размеров и хорошо заметны под лупой. Каждая щетинка заострена и конец ее загнут назад в виде крючка.

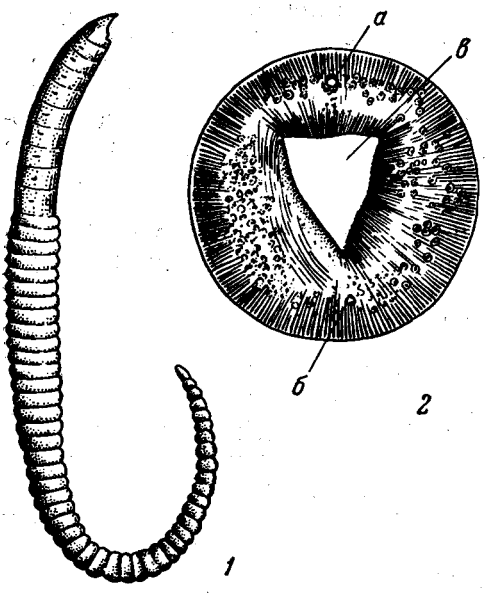


Рис. 30. Малощетинковый червь Agriodrilus vermivorus (по Михаэлсену, 1926б)

1 — общий вид; *2* — поперечный разрез передней части тела (увел.): *а* — кровеносный сосуд; *б* — нервная цепочка; *в* — просвет глотки

Из других представителей сем. Tubificidae назовем еще Clitellio multispinus. Это крупный червь, длиной до 50—60 *мм*, при 2—4 *мм* в диаметре на переднем конце. Характерно большое количество щетинок в пучках передних сегментов: на 2—4-м сегментах имеется по 12—16 щетинок в пучке, в средней части тела и в задних сегментах по 4—6 щетинок.

В 1905 г. В. Михаэлсен насчитывал 5 эндемичных для Байкала родов олигохет, но по мере изучения олигохет Евразии, часть этих родов оказалась представленной и в других странах, и в настоящее время эндемичным считается лишь один род сем. Lumbriculidae — Agriodrilus.

Семейство Limbriculidae является типично пресноводным, распространенным в северных (до Аляски, Карелии, Норвегии, Лапландии и Новосибирских островов) и умеренных широтах. Более половины всех известных видов этого семейства (33 из 55) живет в Байкале.

Второй род семейства Lumbriculidae Styloscolex (4 вида) считался эндемичным для Байкала, но в настоящее время описан относящийся к нему новый вид St. japonicus из ручьев Японии (Jamaguchi, 1937).

Третий род семейства Lumbriculidae Teleuscolex (2 вида), считавшийся эндемичным для Байкала, Грабье (Hrabe, 1929, 1931) включает в качестве подрода в род Lamprodrilus. Относящийся сюда и описанный из Байкала вид Lamprodrilus (Teleuscolex) pygmeus обнаружен также в оз. Охрида, где он весьма многочислен и представлен двумя формами.

Остальные роды сем. Lumbriculidae, имеющие представителей в Байкале, распространены следующим образом. Род Lamprodrilus в Байкале представлен 13 видами; кроме них уже давно известен L. tolli из среднего

течения р. Яны и с Новосибирских островов (о. Ляхова); Михаэлсен в свое время считал этот вид выходцем из Байкала. Однако в последнее время представители этого рода найдены и в Европе, а именно: L. michaelseni (в Македонии близ Монастыря и в оз. Охрида, а также в реках и озерах Европейской части СССР), L. mrazeki из Чехословакии (у Праги) и в Моравии (болота у Брно), L. isoporus обнаружен в Ладожском, Онежском и других озерах Карелии. Есть указания о нахождении его в Псковском озере.

Род Bythonomus имеет лишь один вид из Байкала (Bythonomus asiaticus), другие представители рода известны из Европы и Японии. По Грабье (Hrabe, 1929), Bythonomus asiaticus относится к роду Stylodrilus.

Род Rhynchelmis, кроме двух видов из Байкала, имеет широко распространенных представителей в Европе (R. limosella), в том числе на Балканах (R. komareki), а также в Японии (R. orientalis и др.).

В последнее время обнаружены байкальские виды сем. Lumbriculidae в Ангаре и в Енисее. Из них Lamprodrilus satyriscus f. ditheca найден в Енисейской губе, на глубине 6 *м*, на песке, L. wagneri в дельте Енисея на песке, Bythonomus opisthoannulatus (байкальский вид, установленный В. В. Изосимовым) найден в дельте Енисея. Bythonomus mirus, описанный из низовья Енисея, может быть, также имеет байкальское происхождение (Чекановская, 1956).

Сем. Enchytraeidae является частично наземным, частично водным и распространено главным образом в северном полушарии. В Байкале живут четыре вида этого семейства, относящиеся к трем родам. Наибольший интерес представляет род Propappus. Из этого рода известно два вида: P. volki живет в Байкале, в Эльбе, Волге, Днепре и других реках Европы, а также в Ладожском озере; другой вид P. glandulosus живет только в Байкале. В последнее время установлено наличие обоих указанных выше видов Propappus в Енисее, ниже устья Ангары. Род Propappus, по предположению Михаэлсена, представляет собой коренной исходный род всего сем. Enchytraeidae. Род Mesenchytraeus, представленный очень богато в Европе, Азии и Северной Америке, имеет в Байкале лишь один вид M. bungei, ведущий амфибиотический образ жизни (встречается обычно у уреза воды). Род Enchytraeoides широко распространен в Европе и Северной Америке, в Байкале встречается Enchytraeoides aliger.

Сем. Tubificidae распространено также главным образом в северном полушарии; в Байкале представлено четырьмя родами и 13 видами; из них род Rhyacodrilus имеет в Байкале один вид R. coccineus, представленный особой разновидностью; вне Байкала вид широко распространен в Европе. К этому виду, но в качестве разновидности, Михаэлсен относит одну форму, описанную из озер Новой Зеландии. Род Limnodrilus в Байкале представлен семью эндемичными видами, из них пять до 1926 г. выделялись в особый эндемичный род Lycodrilus. Род широко распространен в Европе, представители его известны также из Северной Америки. Род Peloscolex имеет в Байкале три вида, из них два эндемичны, третий — P. velutinus известен также из озер Западной Европы. Остальные небайкальские виды рода Peloscolex обитают в озерах и реках Европы, Южной Сибири, в р. Амур и в Северной Америке. Род Clitellio представлен в Байкале двумя эндемичными видами. Третий вид этого рода известен как обитатель литорали европейских морей и встречается на побережье Германии, Дании, Англии, Исландии, Швеции, СССР (Мурманское побережье) и т. д.

В Енисее обнаружены следующие виды сем. Tubificidae: Phyacodrilus korotnevi (нижнее течение Енисея и Ангары), Peloscolex sp., близкий к P. inflatus (среднее течение Енисея), Lycodrilus schizochaetus (Енисей и Ангара), Lycodrilus dybowskyi (Енисей).

Сем. Phreoryctidae чисто пресноводное, распространено в умеренной зоне северного полушария. В Байкале представлено эндемичным родом Phreoryctes ascaridoides, живущим на глубине до 1300 *м*.

Сем. Naididae широко представлено в пресных водах; в Байкале обитает 20 видов (9 родов), широко распространенных в северном полушарии. В Байкале они обитают главным образом в сорах и предустьевых районах р. Селенги. Из них, по сообщению Н. Л. Сокольской, 5 видов и 1 род эндемичны. Они живут в открытой литорали озера.

Известный знаток байкальских олигохет В. Михаэлсен (1901) подчеркивает, что роды Lamprodrilus, Teleuscolex, Propappus являются первичными, исходными для своих семейств. Среди олигохет Байкала возле немногих филогенетических юных форм сохранились, и даже в значительном числе, архаические формы, сохранившие в неизменном виде первоначальные особенности Lumbriculidae, и фауна олигохет должна считаться имеющей очень значительную геологическую древность (Михаэлсен, 1901).

В. В. Изосимов (1949), переработавший фауну люмбрикулид Байкала на основе новых обширных материалов, считает, что точка зрения Михаэлсена не может быть принята. Все семейство люмбрикулид, представленное вне Байкала в высокогорных водоемах, ручьях, в подземных водах и т. п. местах, сформировалось в третичном периоде в горном поясе, идущем от Альп и Балкан на восток к Байкалу и даже к Сахалину и Северной Японии. В это время (третичный период) такие, представленные в Байкале роды как Lamprodrilus, Bythonomus, Styloscolex, Lumbriculus, Rhynchelmis были уже сформированы. В дальнейшем некоторые из этих родов приобрели разорванный ареал. Может быть, этому способствовали похолодания, связанные с ледниковыми эпохами.

По мнению В. В. Изосимова, фауна олигохет Байкала является одновременно реликтовой, поскольку она сложилась давно (в третичном периоде) и эндемичной, так как в Байкале образовался ряд новых видов с своеобразными приспособительными чертами к жизни в этом большом озере.

ПИЯВКИ. HIRUDINEA

Во внутренних частях закрытых заливов и губ Байкала можно встретить широко распространенные в водах Сибири виды пиявок. Так, в литературе указывается на присутствие здесь Protoclepsis tesselata, Hemiclepsis marginata, Piscicola geometra, Glossiphonia heteroclita, G. complanata, Herpobdella octooculata, Helobdella stagnalis, Haemopis sanguisiga (Плотников, 1906; Livanov, 1902). Несомненно, что в заливах Байкала могут жить и другие виды общесибирских пиявок. Но кроме них в Байкале обитают несколько своеобразных видов из семейства Piscicolidae (рыбьи пиявки) и Glossiphonidae (хоботные пиявки).

Из рыбьих пиявок очень кратко описаны Е. Грубе (Grube, 1871, 1872) четыре вида: Piscicola multistriata с байкальских осетров, P. torquata, P. conspersa (из Ангары), Codonobdella truncata, паразитирующая на гаммаридах и бычках.

Е. И. Лукин и В. М. Эпштейн (1959, 1960а, б) и В. М. Эпштейн (1959, 1960) в последние годы подвергли ревизии байкальские виды Piscicolidae и установили наличие в Байкале лишь двух эндемичных видов из описанных Грубе: Trachelobdella (Piscicola) torquata (рис. 31) и Codonobdella truncata. Trachelobdella torquata паразитирует на гаммаридах (между жаберными листочками) и на бычках литорали Байкала. Это — маленькая пиявка — до 11 *мм* в длину и 3 *мм* в ширину, с небольшими присосками и очень изменчивой окраской тела с преобладанием коричневого пигмента, расположенного в виде пятен или сплошь по телу.

Codonobdella truncata (рис. 32) паразитирует на гаммаридах и бычках, живущих на глубинах от 10 до 1100 *м*.

В. А. Догель и др. (1949) описали из Байкала новый род и вид пиявки Baicalobdella livanowi, живущий на желтокрылом бычке и не совпадающий ни с одним из видов, описанных Грубе. В работе В. А. Догеля и И. И. Боголеповой, опубликованной в 1957 г., этот же вид фигурирует уже под именем Baicalobdella cottidarum. Авторы пишут, что размеры

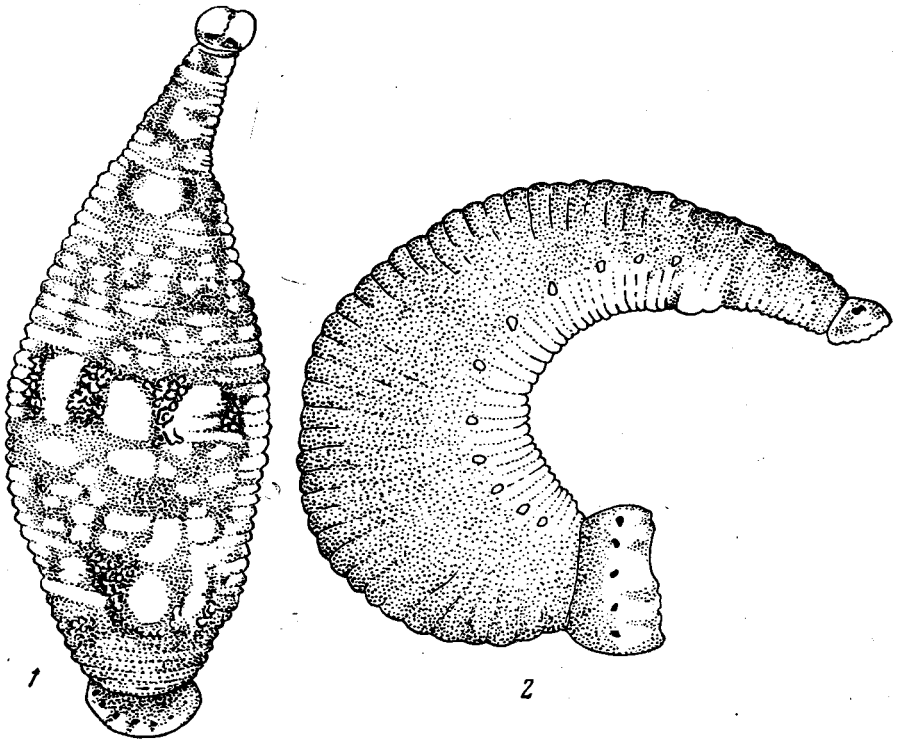


Рис. 31. Пиявка Trachelobdella torquata (по Эпштейну, 1959)
1 — спинная поверхность; *2* — вид сбоку

этой пиявки 5—8 *мм* в длину, 1—1,5 *мм* в ширину, она имеет хорошо выраженные присоски и две пары глаз. По мнению Е. И. Лукина и В. М. Эпштейна (1959), Baicalobdella cottidarum (она же livanowi) не что иное, как Piscicola (Trachelobdella) torquata, очень изменчивая по своим признакам.

Из семейства хоботных, кроме указанных выше широко распространенных видов, из Байкала описаны Protoclepsis tesselatoides, P. garjajewi, живущие, вероятно, на моллюсках или, может быть, на гаммаридах (Догель и др., 1949). Е. И. Лукин и В. М. Эпштейн (1959) сомневаются в реальности существования указанных видов. По их мнению, «P. tesselatoides» близок к широко распространенной Protoclepsis tesselata, а P. garjajewi — тоже к широко распространенной P. maculosa Rathke.

По мнению Е. И. Лукина и В. М. Эпштейна (1959, 1960 а, б), в открытых водах Байкала живут из хоботных пиявок лишь виды устанавливаемого ими нового подсемейства Toricinae, к которому принадлежат описанная Г. Г. Щеголевым (1922) Torix baicalensis и два вида нового и эндемичного рода Baicaloclepsis: B. echinulata (рис. 33, *1*, рис. 34, *2*), описанная кратко Е. Грубе [Grube, 1871 (1872)], как Clepsina echinulata, и новый вид Baicaloclepsis grubei (рис. 34, *1*). Описанная Г. Г. Щеголевым

(1922) Torix baicalensis (рис. 33, *2* и *3*, рис. 34, *3*) указанными авторами исключена из рода Torix и для нее устанавливается новый род Paratorix.

Байкальские виды Toricinae довольно крупные пиявки (до 40 *мм* в длину), с широким и умеренно сплющенным телом, покрытым на спинной поверхности многочисленными сосочками. У видов рода Baicaloclepsis сосочки разной величины, расположены параллельными рядами вдоль тела. Брюшная поверхность гладкая или покрыта лишь мелкими сосочками (рис. 33). Глаз две пары, они обнаруживают тенденцию к редукции. Полный сомит пиявки состоит из трех неравных колец: первого наиболее короткого, второго очень длинного и третьего короткого. Желудок имеет шесть пар отростков (рис. 34).

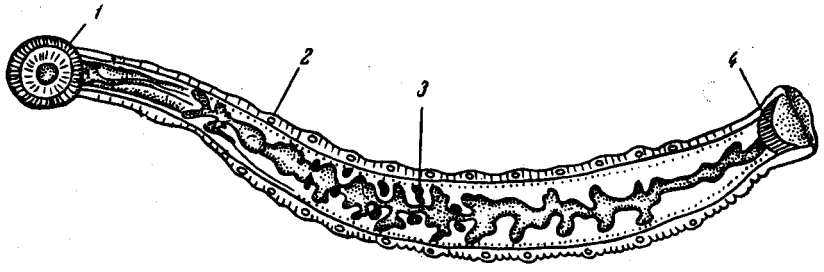


Рис. 32. Пиявка Codonobdella truncata, с бычка Cottinella (глубина 1000 *м*). (По Догелю и Боголеповой, 1957)

1 — передняя присоска; *2* — боковые пузырьки; *3* — семенники; *4* — задняя присоска

Все виды Toricinae в Байкале паразитируют, по-видимому, на рыбах. Пиявка Paratorix baicalensis, отнесенная Г. Г. Щеголевым к роду Torix, была описана из сборов в Чивыркуйском заливе. Консервированные экземпляры, бывшие в распоряжении Г. Г. Щеголева, имели 10—15 *мм* в длину и 5—6 *мм* в ширину. По описанию Щеголева, цвет этой пиявки темно-коричневый, спинная сторона усеяна большим количеством бугорочков, поперечная кольчатость резкая, причем на каждый сомит приходится два кольца (за исключением головной и задней части, где число колец редуцировано); общее число колец 48. На переднем конце (у второго и третьего кольца) имеется две пары глазков; передние глазки больше задних. Некоторые добавления к этому описанию сделаны Е. И. Лукиным и В. М. Эпштейном (1960) по материалам из Малого моря и Ушканьего архипелага, из них более существенны следующие: у Paratorix baicalensis 7 пар отростков желудка, из них задняя очень длинная; выдающихся продольных рядов сосочков нет, число сосочков на одном кольце 30—32, они одинаковой величины.

Род Torix с видом T. mirus был установлен Бланшаром в 1893 г. по четырем маленьким (до 5—9 *мм* в длину) и, как замечает Г. Г. Щеголев, вероятно, молодым экземплярам, собранным в оз. Као-Банг (Южный Китай) на пресноводном моллюске Melania. Основным признаком рода Torix является присутствие в сомите двух неравных по величине колец, причем с брюшной стороны большое кольцо подразделяется бороздкой на два кольца второго порядка. Другой вид этого же рода T. cotylifer паразитирует на черепахе Tryonix. Никаких следов бугорков или папилл на китайских Torix нет.

Е. И. Лукин и В. М. Эпштейн считают вид Paratorix baicalensis близким по строению наружных покровов к виду Oligoclepsis tukubana, описанному из Японии.

Е. И. Лукин и В. М. Эпштейн (1960а, б) приходят к заключению, что эндемичные байкальские глоссифониды подсем. Toricinae в своем

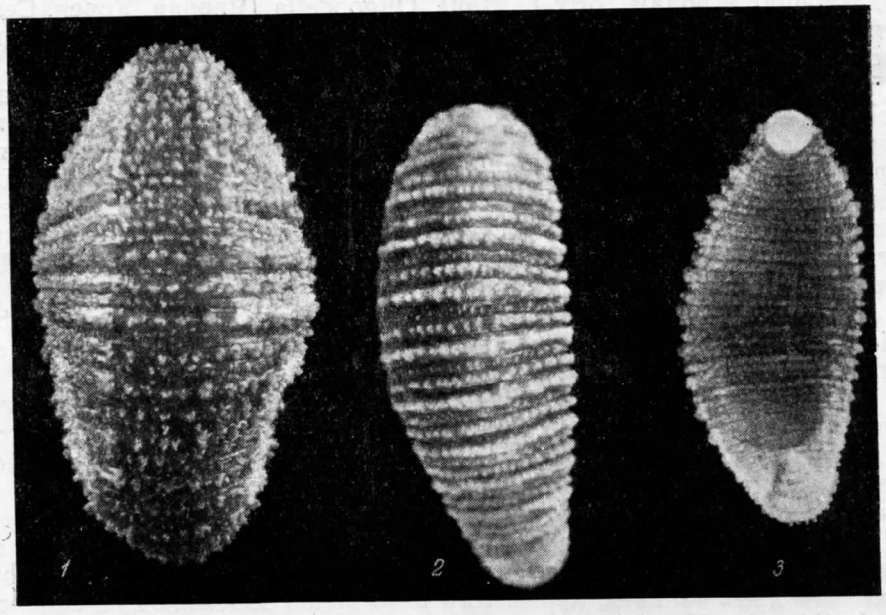


Рис. 33. Пиявки

1 — Baicaloclepsis echinulata, длина тела до 40 *мм*; *2* и *3* — Paratorix baicalensis со спинной и брюшной стороны

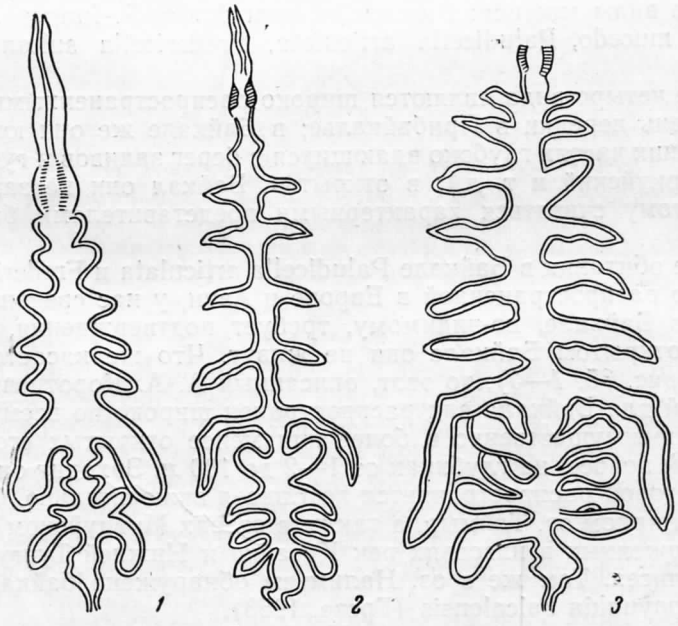


Рис. 34. Схема пищевого тракта пиявок
(по Лукину и Эпштейну, 1959)

1 — Baicaloclepsis grubei; *2* — B. echinulata; *3* — Paratorix baicalensis

происхождении связаны с небольшой естественной группой пиявок, принадлежащих к родам Torix (Китай), Oligobdella (Япония, Корея, Северная Америка), Oligoclepsis (Япония) и очень далеки от глоссифонид, распространенных в настоящее время в Европе и Северной Азии. Из байкальских и внебайкальских родов подсемейств Toricinae род Baicaloclepsis более примитивен, чем остальные указанные выше роды подсемейства. Эти авторы считают, что Toricinae возникли и были распространены в то время, когда между Восточной Азией и Северной Америкой еще существовала тесная связь. По палеонтологическим данным, такая связь имела место в миоценовое время. Не исключено, что возникшие тогда или раньше виды Toricinae были широко распространены в Восточной Азии и Северной Америке.

Можно полагать, что Baicaloclepsis echinulata, B. grubei и Paratorix baicalensis, являясь близко родственными, развились в Байкале от единого предка.

Из хоботных пиявок Е. Грубе [Grube, 1871 (1872)] описал еще Clepsina mollissima. Это крупная (до 4 *см* в длину) пиявка желтовато-коричневая с примесью розового по краям тела и на брюшной стороне. Встречается она в литорали и, по-видимому, паразитирует на рыбах. Более подробные сведения об этой пиявке отсутствуют.

Таким образом, в Байкале к настоящему времени известны 8—10 широко распространенных в Палеарктике видов пиявок, обитающих в сорах и мелководных заливах, кроме того 5—6 видов эндемиков из семейства Piscicolidae и Glossiphonidae с эндемичными родами из последнего семейства Baicaloclepsis и Paratorix.

МШАНКИ. BRYOZOA

По данным Г. Г. Абрикосова (1924, 1927, 1959), в Байкале живут следующие виды мшанок: Plumatella emarginata, P. fungosa, P. repens, Cristatella mucedo, Paludicella articulata, Fredericella sultana, Hislopia placoides.

Первые четыре вида являются широко распространенными в Европе, Азии и очень нередки в Прибайкалье; в Байкале же они ютятся лишь во внутренних частях глубоко вдающихся в берег заливов и губ (зал. Мухор, Чивыркуйский и т. д.); в открытый Байкал они не заходят и не могут поэтому считаться характерными представителями байкальской фауны.

О месте обитания в Байкале Paludicella articulata и Fredericella sultana, широко распространенной в Европе и Азии, у нас сведений нет, наличие их в Байкале, по-видимому, требует подтверждения, во всяком случае, в открытом Байкале они не живут. Что же касается Hislopia placoides (рис. 35, *1—3*), то этот, описанный А. А. Коротневым (1901), эндемичный для Байкала вид распространен широко по всему Байкалу, он живет преимущественно в более или менее открытых его частях, в прибрежной полосе, на глубинах от 1—2 до 100 *м*. Заходит он и в р. Ангару, по которой распространяется до Енисея включительно. Обнаружен также в полярном оз. Таймыр, а также в озерах Мундуйском и Налимьем, расположенных в низовьях рек Курейки и Нижней Тунгуски в бассейне р. Енисея. Там же в оз. Налимьем обнаружена байкальская полихета Manayunkia baicalensis (Грезе, 1953).

Обитая в различных условиях, H. placoides в Байкале образует несколько морф, из которых наиболее распространенной является H. placoides m. riparienis. Эта мшанка образует колонии в виде очень небольших коричневых пятен или сеточек разнообразной формы на прибрежных камнях, мало бросающихся в глаза и заметных зачастую лишь при очень внимательном рассмотрении поверхности камня. При

рассмотрении в лупу эти колонии оказываются состоящими из стелящихся по субстрату тоненьких веточек, составленных из тесно сидящих друг над другом особей; отдельные особи мешковидной формы, около $^1/_2$ *мм* в длину и $^1/_3$ *мм* в ширину, от краев ротового отверстия отходят четыре хорошо развитых острых шипа. Поселяясь на стебельках подводных растений, H. placoides обрастает их в виде небольших, а иногда и массивных наростов, причем особи принимают более вытянутую форму и снабжены более крупными шипами (H. placoides m. sabulosa). Иногда колонии этой мшанки поселяются и на песчинках, образуя крошечные «веточки».

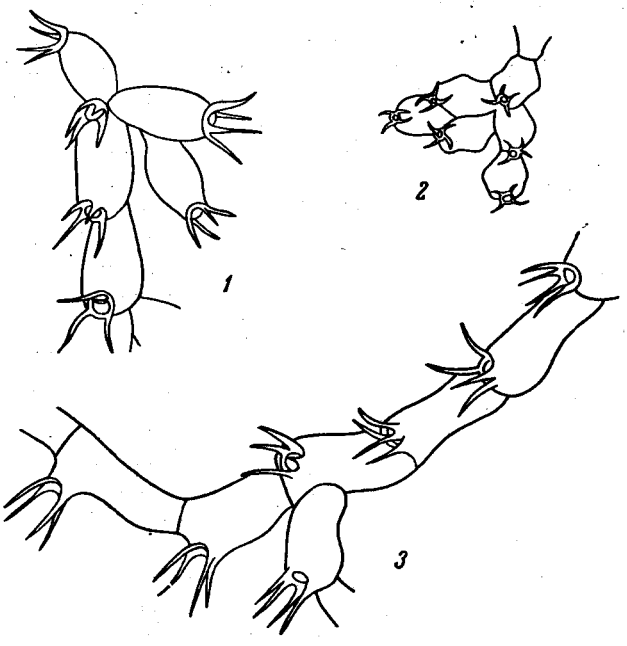


Рис. 35. Байкальские мшанки (по Абрикосову, 1927)
1—Hislopia placoides m. sabulosa; *2*—Hislopia placoides m. riparensis; *3*— Hislopia placoides m. intermedia.
Особи мшанок достигают 0,5 *мм* длины и 0,3 *мм* ширины

А. А. Коротнев установил для байкальской мшанки особый род Echinella. К роду Hislopia ее отнес Н. Энендл [Annandle, 1911 (1912)]. Из этого рода известно несколько видов, живущих в пресных водах Индии и Южного Китая и на Малайском полуострове. Ряд авторов, выяснявших положение Hislopia в системе мшанок, высказывается за сравнительно недавнее отщепление ее от морских Ctenostomata (Pelseneer, 1905). Энендл сближает род Hislopia с родом Victorella, представленным главным образом в солоноватых водах морских побережий Индийского и Атлантического океанов, а также в оз. Танганьика (Африка), в оз. Иссык-Куль и в Аральском море.

По мнению Л. С. Берга (1937, 1949а), Hislopia placoides в Байкале — реликт широко распространенной в плиоценовое время пресноводной фауны Евразии. Г. Ю. Верещагин (1940а, б) считает род молодым вселенцем в пресные воды из моря. По Г. Г. Абрикосову (1927, 1959), байкальская H. placoides — реликт водоемов третичного времени, имевших более южный характер, но «не морской элемент».

Из листоногих рачков (Phyllopoda) в Байкале представители неизвестны; во всяком случае в открытом Байкале их нет.

Из веслоногих рачков подотряда Calanoida громадное значение в жизни байкальского планктона имеет Epischura baicalensis (рис. 36 и 37), описанный Г. О. Сарсом (Sars, 1900) по материалам, полученным из Зоологического музея Академии наук СССР.

Широкое распространение эпишуры по Байкалу было отмечено еще А. А. Коротневым (1901), но более полные сведения о нем были получены в результате исследований В. Н. Яснитского (1928, 1930, 1934 и др.), А. А. Захваткина (1932), Б. И. Гарбера (1941, 1946), а также автора и его сотрудников.

Половозрелые самки эпишуры имеют в длину в 1,3—1,6 *мм*, самцы несколько меньше. Антенны густо оперены, каудальные нити у самцов длинные, у половозрелых самок укорочены.

Эпишура живет в Байкале круглый год. Осенью рачки опускаются в глубокие слои воды и там приступают к размножению. В январе, когда Байкал покроется льдом, молодые науплиусы поднимаются в верхние слои и здесь постепенно накапливаются. Максимум численности науплиусов в зимний период наблюдается обычно в марте-апреле. В мае-июне зимне-весеннее поколение рачков достигает половозрелости. Рачки опускаются в более глубокие слои (100—200 *м* и глубже) и вновь приступают к размножению, в результате чего в июне-июле наблюдается новый, обычно более высокий, максимум численности молодых науплиусов.

В редких случаях у самок обнаруживается яйцевой мешок с несколькими десятками яиц, прикрепленный к генитальному сегменту. Обычно же развивающиеся яйца обнаруживаются в толще вод свободными.

Общая биомасса рачков достигает максимума в открытых районах Байкала в августе-сентябре, когда большая часть особей летней генерации превращается в старшие копеподитные стадии. Это время — главный период нагула в Байкале рыб-планктофагов. В урожайные годы биомасса рачков в некоторых районах достигает 1—2 *г* в 1 $м^3$ в среднем на слой воды 0—50 *м*. Основная часть рачков в этот период живет в верхнем 50-метровом слое воды, мигрируя к вечеру ближе к поверхности (подробнее о вертикальных миграциях см. часть IV).

Эпишура играет исключительную роль в круговороте веществ в Байкале. Этот рачок является основным потребителем планктонных водорослей — диатомей, перидиней и т. д., способен отфильтровывать также бактерий (Кожова, 1953, 1956а). Сам он составляет основу питания таких планктоноядных рыб как омуль, бычки-желтокрылки, молодь голомянок и других рыб. Байкальский пелагический бокоплав Macrohectopus branickii также питается в значительной доле эпишурой (Вилисова, 1951). Молодь эпишуры истребляют крупная коловратка Synchaeta pachypoda и циклоп (Cyclops kolensis). В сорах и глухих заливах эпишура встречается лишь единично и то лишь в холодное время года.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что в некоторые годы эпишура размножается очень слабо. Если лето теплое и вода верхних слоев пелагиали нагревается более нормы (до 13—15°), эпишура часто поражается грибком, эта эпидемия захватывает почти всю его массу в Байкале. Пораженные рачки, опутанные грибком, как войлоком, лишенные возможности двигаться, медленно опускаются на дно. В 1943 г. эпидемией было уничтожено почти все население эпишуры в южной части Байкала, а в 1926 г. такое же явление наблюдалось в Малом море.

В зоогеографическом отношении эпишура имеет значительный интерес (Боруцкий, 1947а; Зенкевич, 1922б; Smirnow, 1929). В Голарктической

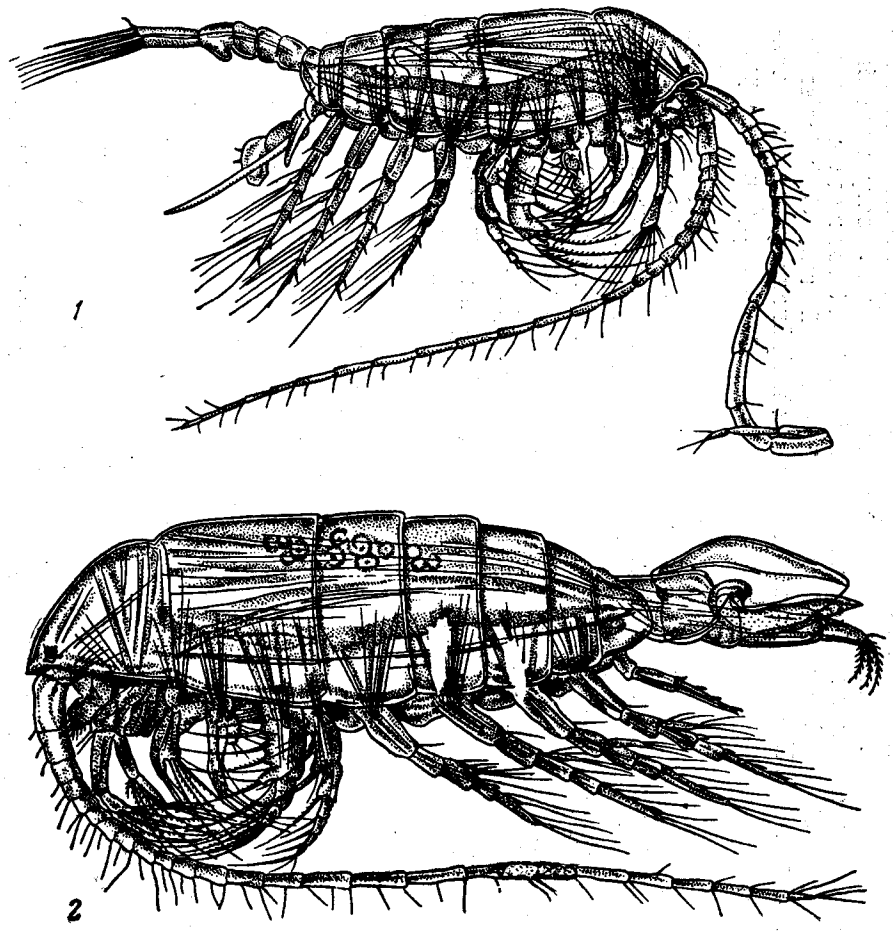


Рис. 36. Epischura baicalensis (по Сарсу, 1900)
1 — самец; *2* — самка, длина тела до 1,6 *мм*

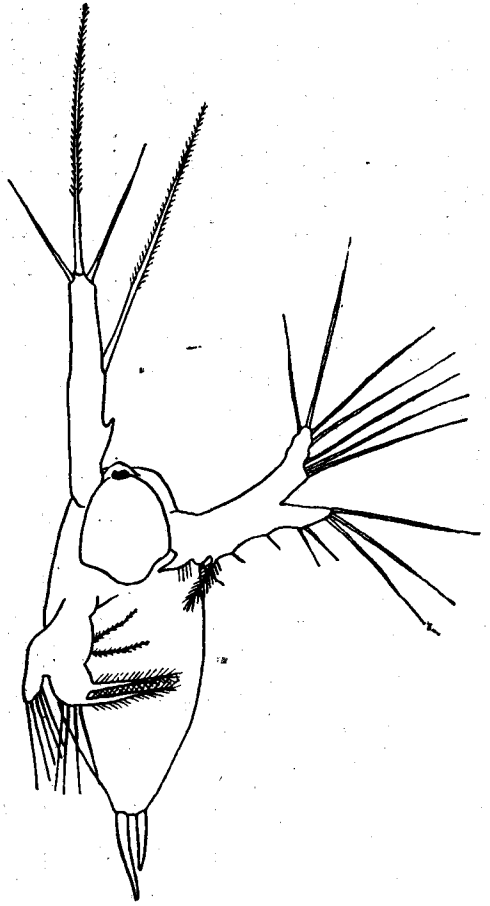


Рис. 37. Науплиус Epischura baicalensis (по Афанасьевой, 1956)

области виды этого рода встречаются лишь в следующих, весьма удаленных друг от друга, местах: оз. Байкал (E. baicalensis), оз. Ханка на Дальнем Востоке (E. chankensis), оз. Удыль, соединенное с р. Амуром протокой (E. udylensis), оз. Кроноцкое на Камчатке, имеющее площадь около 200 *км*^{2} и глубину более 60 *м* (Epischura baicalensis). Кроме того, в Северной Америке (Аляска, Калифорния, Ньюфаундленд, Северная Каролина, Великие северо-американские озера) известны 4—5 видов этого же рода. Палеарктические виды составляют подрод Epischurella, американские и сибирские подрод Epischura.

Е. В. Боруцкий (1947а) считает, что род Epischura — остаток некогда более широко распространенной в Северной Америке и Восточной Азии группы, от которой в Азии остались отдельные колонии, что придает распространению рода вид островного ареала.

В Северной Америке виды рода Epischura обладают более широким распространением и являются очень характерным компонентом пелагического планктона озер, замещая отсутствующий в Северной Америке палеарктический род Heterocope.

Из рода Diaptomus в заливах Байкала живет D. graciloides. В летнее время он изредка встречается в небольшом количестве и в открытых районах. В заливах и губах живет также Heterocope appendiculata. В сорах и заливах живут широко распространенные в Сибири D. denticornis, D. pachypoditus.

Отряд Cyclopoida в открытых водах Байкала представлен значительным числом форм. В планктоне довольно широко распространена байкальская форма циклопа Cyclops kolensis (рис. 38). Этот вид был сначала описан Г. Л. Васильевой (1950) как новый вид C. baicalensis. Г. Ф. Мазепова (1957), изучавшая этот вид в Байкале, установила принадлежность его к Cyclops kolensis, распространенному в Северной Европе.

К. Линдберг (Lindberg, 1955) подтвердил отнесение байкальского циклопа к виду C. kolensis. Байкальская форма этого вида морфологически лишь в незначительных деталях отличается от типичной формы из озер юга Швеции, тогда как в биологии имеются существенные отличия, поэтому следует считать ее байкальской вариацией C. kolensis. В Сибири C. kolensis обнаружен в крупном Мундуйском озере, расположенном в 70 *км* ниже устья р. Нижней Тунгуски на древней террасе Енисея вместе с байкальской мшанкой Hislopia placoides и реликтовым бокоплавом Pallasea quadrispinosa (Грезе, 1953). Он живет также в озерах Приангарья (Васильева, 1956; Вилисова, 1954) и на Урале (Уломский, 1957).

C. kolensis в Байкале особенно многочислен на обширных мелководьях, в крупных заливах и губах (южная часть Малого моря, Селенгинское мелководье, Чивыркуйский и Баргузинский заливы, губы Таланки, Богучанская и т. д.), однако в глухих заливах и сорах он встречается лишь в холодное время года, летом же редок. В годы с теплым летом и обилием зоопланктона циклопы широко распространяются по Байкалу, где истребляют молодь эпишуры.

Кроме C. kolensis в планктоне закрытых заливов встречается C. viridis, в сорах живут C. strenuus, C. vicinus, Mesocyclops leucarti, Eucyclops serrulatls и др.

Весьма оригинальной оказалась в Байкале фауна донных циклопов. В последние годы Г. Ф. Мазепова (1950, 1952а, б, 1955 и др.) описала несколько видов, обнаруженных в бентосе открытого Байкала: Acanthocyclops profundus (рис. 39, *1—6*), A. arenosus, A. rupestris (рис. 39, *7—11*), A. intermedius, A. signifer, Orthocyclops bergianus. Из заливов и открытых участков Байкала описан Acanthocyclops notabilis. На каменистых грунтах открытой литорали очень многочислен Eucyclops serrulatus, образую-

щий в Байкале особую форму E. serrulatus f. baicalocorrepus и представляющий, по мнению Г. Ф. Мазеповой (1955), пример внедрения в открытые воды Байкала современной сибирской фауны. Всего к настоящему времени известно из Байкала 25 видов циклопов, из которых лишь один вид (C. kolensis) — планктонный. По данным Г. Ф. Мазеповой (1957), донные циклопы встречаются в Байкале от литорали до глубины 1390 *м*. Многие из донных видов имеют отношение по ряду признаков к группе видов, обитающих в подземных водах Западной Европы и Северной Америки (виды Acanthocyclops, Orthocyclops bergianus).

Из паразитических Copepoda Байкала известно 13 видов (Messjatzeff, 1926; Коряков, 1951а, б, 1952, 1954; Маркевич, 1956). Из них: один вид рода Ergasilus — E. sieboldi (= E. baicalensis) на щуке и плотве, три вида рода Achtheres (A. stirgatus) на омуле, A. percarum на окуне, A. extensus на сиге; три вида Salmincola: S. extumescens на омуле и сиге, S. cottidarum на бычках (рис. 38, *9*, *10*), S. thymalli baicalensis (на хариусе и омуле), один вид Tracheliastes — T. polycolpus на ельце и плотве. Затем описан новый вид байкальского рода Coregonicola — C. baicalensis (рис. 38, *8*), обнаруженный Е. А. Коряковым (1951а) в ротовой полости глубоководного бычка Abyssocottus bergianus.

В. Н. Грезе (1951а) указал на наличие в Байкале Paraergasilus rylovi, обнаруженного в планктоне Истокского сора. Этот вид был описан впервые из Каспийского моря, где был обнаружен также в планктоне. Предполагается, что в жизни указанного вида паразитизм имеет факультативное значение. В. Н. Грезе считает вероятным пресноводное происхождение этого рачка и рассматривает его как представителя фауны, которая, по утверждению Л. С. Берга, населяла водоемы Палеарктики в третичное время и фрагменты которой сохранились теперь в отдельных водоемах относительной большой древности. В последнее время Е. А. Коряков (1954) обнаружил в Байкале еще три вида паразитических Copepoda: Ergasilus briani на ельце, сороге и гольяне и два вида Basanistes — B. briani, B. woskoboinikowi на ленке и таймене.

Таким образом, из 13 видов паразитических Copepoda 7 видов встречаются на общесибирских видах рыб, живущих обычно только в сорах и заливах (карповые рыбы, окуни), 2 вида рода Basanistes паразитируют на речных рыбах, заходящих в прибрежную зону открытого Байкала (ленок, таймень), 5 видов — на рыбах, постоянно живущих в Байкале, из них 2 вида на бычках — эндемиках.

Виды, паразитирующие на сиговых (Achtheres strigatus, A. extensus, Salmincola extumescens) (по Догелю и др., 1949), попали в Байкал с севера, вместе с омулем и другими рыбами. Из 13 известных теперь для Байкала видов только Paraergasilus rylovi, вероятно, не являющийся паразитом рыб, несомненно, реликт доледникового времени. Два неоэндемика автохтонного происхождения Salmincola cottidarus, Coregonicola baicalensis — дериваты широко распространенных в Сибири форм. Остальные 10 видов общие с Палеарктикой, а 4 из них встречаются и в бассейне Амура (Коряков, 1954).

Очень богатой и оригинальной оказалась в Байкале фауна Harpacticoida. По Е. В. Боруцкому (Borutzky, 1931; Боруцкий, 1932, 1947б, в, 1948, 1949, 1952 и др.), здесь обнаружены 43 вида рачков этой группы, относящихся к 9 родам. Из 43 видов — 38 эндемичны. Род Canthocamptus представлен 5 видами, из них 2 вида выделены Е. В. Боруцким в эндемичный подрод Baicalocamptus (рис. 40).

Из рода Paracamptus известен один вид, из рода Bryocamptus 10 эндемичных видов, из рода Echinocamptus (подрод Limocamptus) четыре вида [из них не эндемичен лишь E. hiemalis, представленный в Байкале эндемичным подвидом E. hiemalis werestschagini (рис. 41, *1*)], из рода Attheyella — два вида [из них эндемичен A. (Ryloviella) baicalensis],

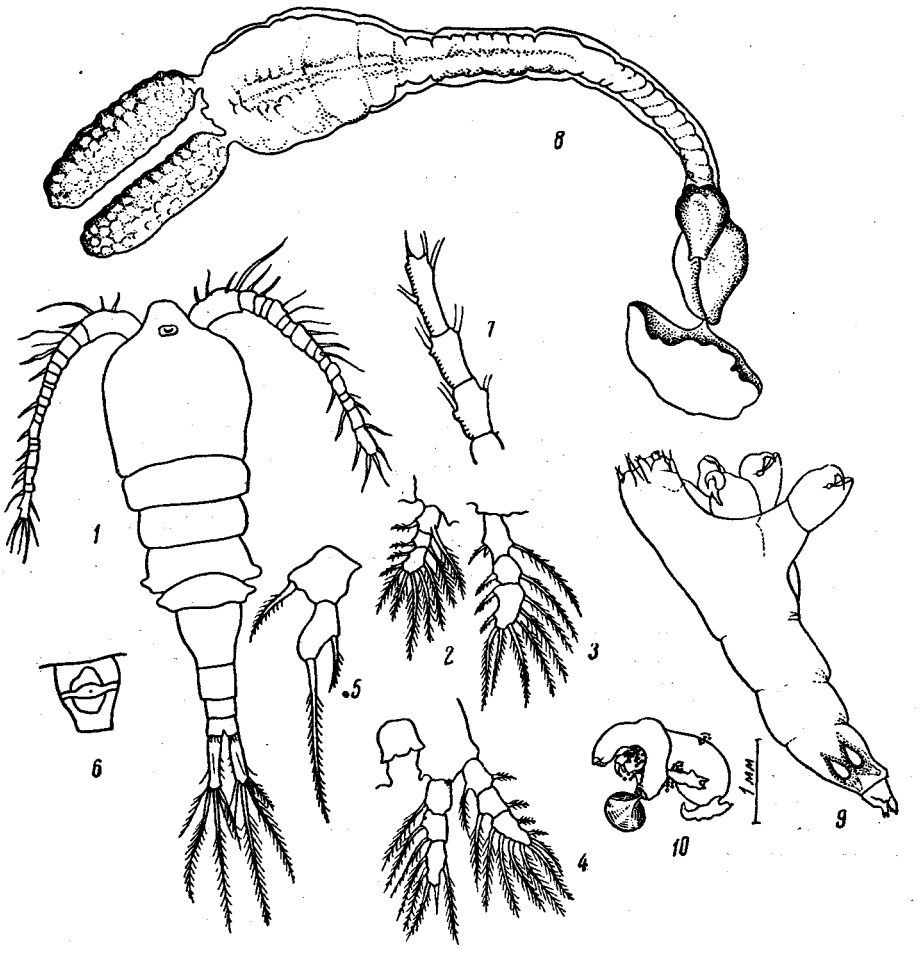


Рис. 38. Cyclopoida оз. Байкал

1 — *7* —Cyclops kolensis baicalensis: *1* — самка, общий вид, длина тела 1,2 *мм*; *2* — экзоподит I пары ног; *3* — экзоподит II пары ног; *4* — нога IV пары; *5* — нога V пары; *6* — семяприемник; *7* — три дистальных членика I антенны; *8* — Coregonicola baicalensis, паразит бычка Abyssocothus, длина тела 15—20 *мм*; *9* — *10* — Salminicola cottidarus: *9* — самец, длина 0,8 *мм*; *10* — самка (*1* — *7* по Васильевой, 1950; *8* — *10* по Корякову, 1954)

из рода Moraria — 17 видов, причем лишь один из них не эндемичен. 15 видов этого рода относятся к эндемичному подроду Baicalomoraria (рис. 41, *2*). Род Morariopsis, включающий два вида, является эндемичным для Байкала. Род Maraenobiotis представлен одним не эндемичным видом — M. insignipes. Из сем. Harpacticidae в заливах Байкала очень обильно представлена Harpacticella inopinata. Большинство родов этого семейства живет в морях, но род Harpacticella пресноводный и включает всего четыре вида, один из них живет в Байкале (H. inopinata), второй — H. paradoxa в оз. Та-ли-фу в Юнь-нане (Китай), третий H. lacustris в оз. Чилка в Индии, четвертый H. amurensis в Амуре.

Эндемичные виды живут преимущественно в открытых участках Байкала. В сорах и заливах Байкала обнаружены пока лишь следующие виды: Harpacticella inopinata, Moraria duthiei (широко распространенный палеарктический вид), Maraenobiotis insignipes, свойственный арктической зоне Сибири, Attheyella (Bremiella) dogieli, живущий также в Китае, Moraria schmeili широко распространенный в Палеарктике. Вероятно, фауна Harpacticoida соров и заливов Байкала, как и озер Забай-

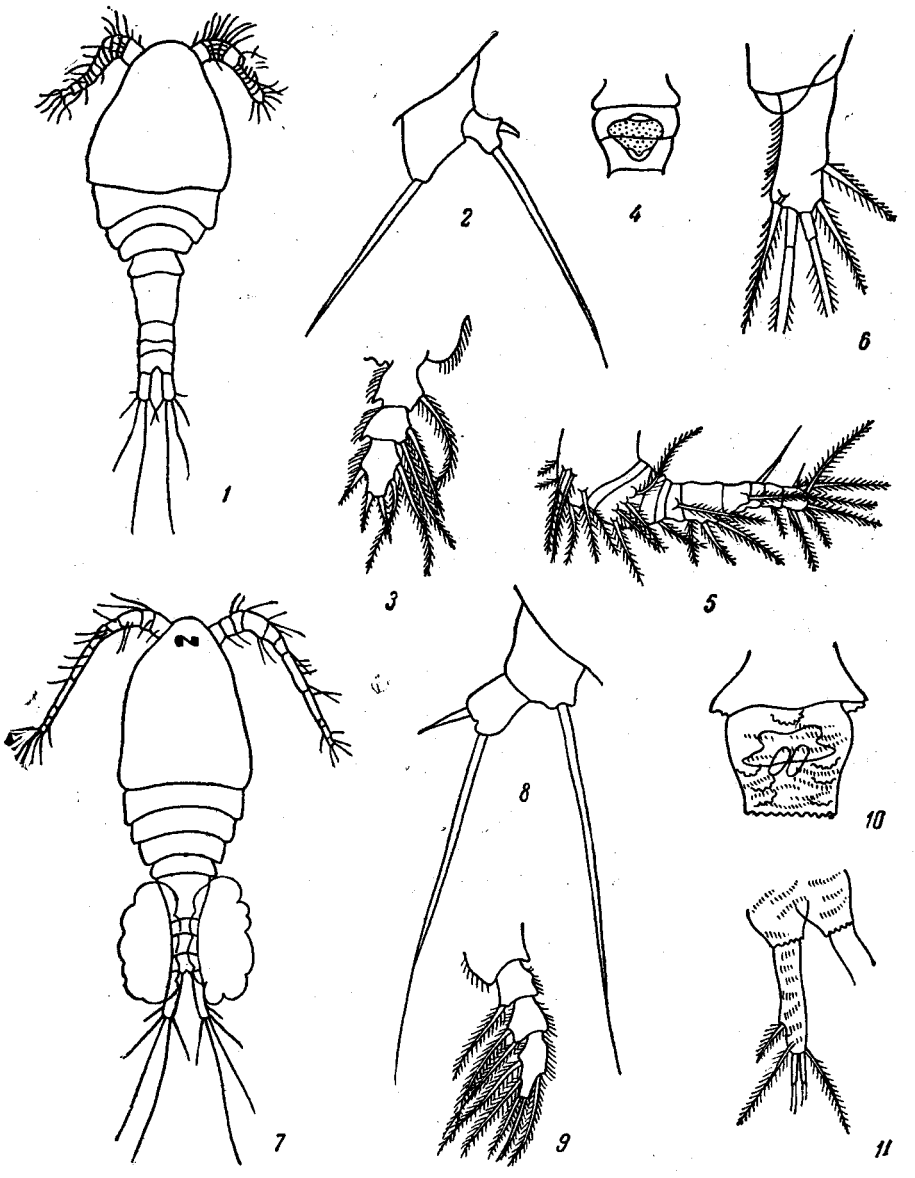


Рис. 39. Донные циклопы (по Мазеповой, 1957)

1—6— Acanthocyclops profyndis: *1* — самка, длина тела 1,4—1,5 *мм*; *2* — конечность V; *3* — эндоподит конечности IV; *4*— рецептакулюм; *5*—передняя антенна; *6*— фуркальная ветвь; *7*— *11*— Acanthocyclops rupestris: *7*— самка, длина тела 3 *мм*; *8* — конечность V; *9*—эндоподит конечности IV; *10* — генитальный сегмент с рецептакулюмом; *11* — фуркальная ветвь

калья и Прибайкалья, значительно более богата, чем указано выше, но изучена слабо.

Е. В. Боруцкий указывает, что Harpacticoida Байкала имеют в общем палеарктический характер, причем корни их формировались на территории древней Ангариды. Подтверждение этого положения Е. В. Боруцкий (1952) видит в родстве фауны примитивных форм Северной Америки, Восточной Азии и Байкала (Bremiella, Moraria и др.).

Обращает на себя внимание, что многие байкальские виды близки

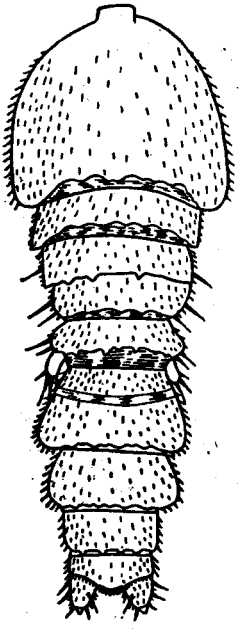


Рис. 40. Canthocamptus (Baicalocamptus) werestschagini, самка, длина тела 0,9 *мм* (по Боруцкому, 1952)

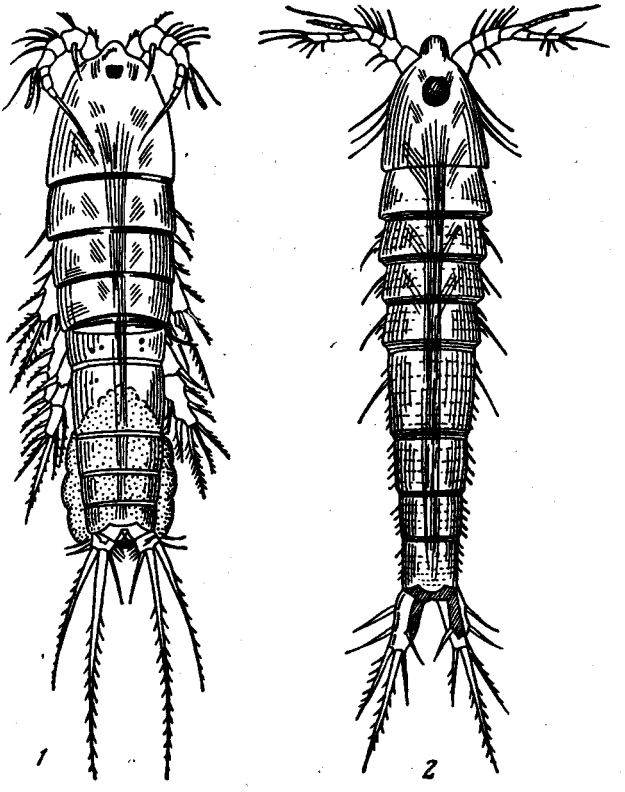


Рис. 41. Harpacticoida (по Боруцкому, 1952)

1 — Echinocamptus (Limocamptus) hiemalis var. werestschagini, самка, длина тела 0,5—0,6 *мм*; *2*—Moraria (Baicalomoraria) baicalensis, самка, длина тела 0,8 *мм*

северо-американским. Таковы, например, Attheyella (Ryloviella) baicalensis, Bryocamptus (Pentacamptus) incertus и многие другие. Подчеркивается также сходство многих байкальских видов с пещерными видами Западной Европы.

Байкальский вид Harpacticella inopinata Г. Ю. Верещагин (1940б) расценивал как морской элемент в фауне Байкала. Е. В. Боруцкий указывает, что этот вид является остатком верхнетретичной пресноводной фауны Северной Азии.

Фауна Harpacticoida в Байкале и количественно очень богата. Среди водорослей и на камнях прибрежной полосы можно легко заметить большое количество этих мелких (до 0,5—1 *мм* в длину) рачков, служащих добычей многих беспозвоночных Байкала. Особенно много их на байкальской губке и на камнях прибрежной полосы среди водных растений. Очень вероятно, что обитающие на губке рачки питаются здесь за счет губки и в свою очередь являются жертвой гаммаруса Brandtia parasitica, в огромной массе встречающегося на каждой губке.

Из ракушечковых рачков (Ostracoda) все известные к настоящему времени 33 вида из оз. Байкал (Бронштейн, 1930, 1939, 1947) распределяются между семействами Cypridae (роды Candona и Pseudocandona) и Cytheridae (род Cytherissa). Из первого семейства известно 14 (?) видов рода Candona, 8 видов рода Pseudocandona (рис. 42, *3—6*). Из сем. Cytheridae известно 14 видов рода Cytherissa (рис. 42, *1, 2* и рис. 43).

З. С. Бронштейн указывает, что из небайкальских видов рода Pseudocandona известны лишь три: P. zschokkei из подземных вод Швейцарии, P. insulpta, широко распространенная в малых наземных водах Европы, P. elongata из озер Англии и из оз. Охрида. Возможно отнесение к этому роду двух видов из пещерных вод Северной Америки и одного вида из таких же вод Югославии. Байкальские виды по ряду признаков (трапециевидная форма раковины, сетчатая скульптура на створках, отсутствие или слабое развитие генитальных придатков и др.) занимают несколько обособленное место между другими видами и характеризуются, в общем, признаками примитивной организации, указывающими на их более древнее происхождение.

Род Candona вообще очень богат видами. В фауне Голарктики насчитывается до 45 видов этого рода, из которых почти $^1/_3$ байкальских. Из байкальских Candona лишь один, C. inaequivalvis, найден вне Байкала, в окрестностях Верхоянска, в Байкале он представлен эндемичным подвидом C. inaequivalvis baicalensis.

Семейство Cytheridae представлено главным образом в морях, немногие из видов живут в солоноватых водах и еще менее в пресных. Род Cytherissa — пресноводный, причем все 14 видов, относящихся к нему, представлены в Байкале, из них лишь Cytherissa lacustris широко распространен, а в Байкале представлен эндемичным подвидом Cytherissa lacutsris baicalensis.

Таким образом, Байкал является местом интенсивного видообразования в роде Cytherissa. З. С. Бронштейн (1939), отмечая, что представители рода Cytherissa обнаружены в третичных отложениях СССР, предполагает, что род в своем происхождении связан с солоноватыми водоемами.

Таким образом, из 33 известных из Байкала видов остракод 31 эндемичен, а два представлены эндемичными подвидами. Удивительно, что все эти виды относятся всего лишь к трем родам из более чем 30 родов, представленных в Голарктике. В общем, как указывает З. С. Бронштейн (1939, 1947), по своим признакам Ostracoda Байкала принадлежат или, во всяком случае, тесно связаны с древними, примитивными, вероятнее всего третичными, пресноводными ракушечковыми рачками, причем более древними, чем плиоцен.

Количественно остракоды представлены в Байкале очень обильно. На каменистых и песчаных грунтах они составляют существенную часть микробентоса.

Из известных видов наиболее широко распространены Candona unguiculata var. baicalensis, Cytherissa elongata. В районе Больших Котов на камнях насчитывается иногда более 10 тыс. экз. первого из названных видов на 1 $м^2$ грунта. Очевидно остракоды играют значительную роль в питании молоди донных рыб и особенно бычков, а также многочисленных видов байкальских гаммарид и моллюсков.

Следует отметить, как досадный пробел, отсутствие более детальных данных о распространении отдельных видов этой группы по различным районам Байкала. Надо ожидать, что исследования в этом направлении позволят отделить чисто байкальские формы, свойственные лишь открытым частям Байкала, от форм, обитающих в губах и заливах, особенно в их внутренних частях, причем эти последние, как можно предполагать, судя по аналогии с другими фаунистическими группами, вероятно, живут и в других водоемах Прибайкалья.

Cladocera Байкала изучены недостаточно. В планктоне открытых вод Байкала встречаются иногда лишь Daphnia longispina var., Bosmina longirostris var. Появляются они в небольшом количестве летом, задерживаются до осени, в некоторые годы единично встречаются и в подледный период. В открытых водах иногда встречается Chydorus sphaericus.

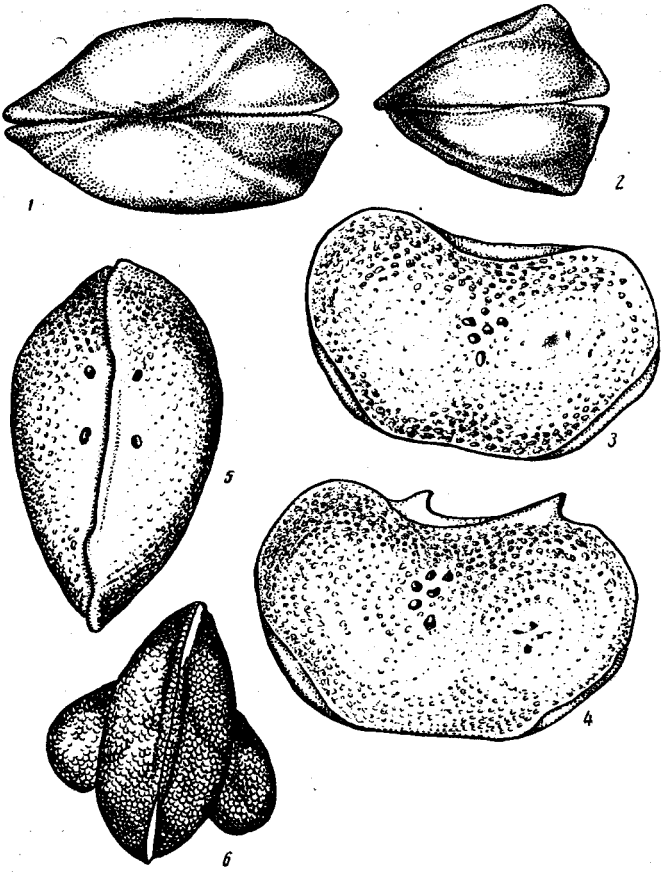


Рис. 42. Остракоды (по Бронштейну, 1930)

1—2 — Cytherissa triangulata самка: *1* — раковина сверху; *2* — раковина спереди, длина 1,1 *мм*, сублитораль, пески, камни; *3—5* — Pseudocandona bispinosa: *3—4* — раковина самца и самки сбоку; *5* — раковина самца сверху, длина раковины самки 1,2 *мм*, сублитораль, пески; *6* — Pseudocandona gajewskaja, раковина самца сверху, длина 0,6 *мм*, литораль, камни

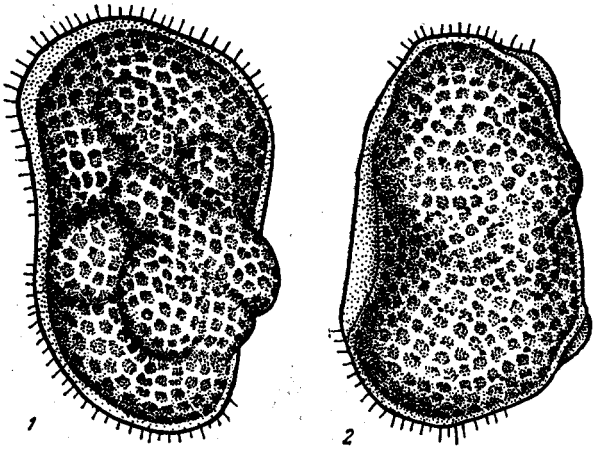


Рис. 43. Остракода Cytherissa tuberculata (по Бронштейну, 1930)

1 — самка; *2* — самец, длина 1,16 *мм*, литораль, пески

Но для открытых глубоководных районов кладоцеры не характерны. Они обильны лишь в заливах, мелководных губах и против устьев рек, где нередко обнаруживаются в большом количестве. Здесь живут упомянутые уже выше Daphnia longispina var., Bosmina longirostris, Chydorus sphaericus, а также Bosmina coregoni, Daphnia galeata, Sida crystallina, Alona affinis, Ceriodaphnia pulchella, Leptodora kindti, Daphnia cristata. В глухих частях заливов и в сорах живут, по-видимому, и другие виды кладоцер. Каких-либо специфических байкальских форм кладоцер в Байкале нет.

В предустьях рек и во внутренних частях заливов кладоцеры составляют значительную долю ракового планктона, нередко по биомассе преобладают над копеподами и служат пищей многочисленной молоди рыб, особенно среди густых зарослей растений в литорали.

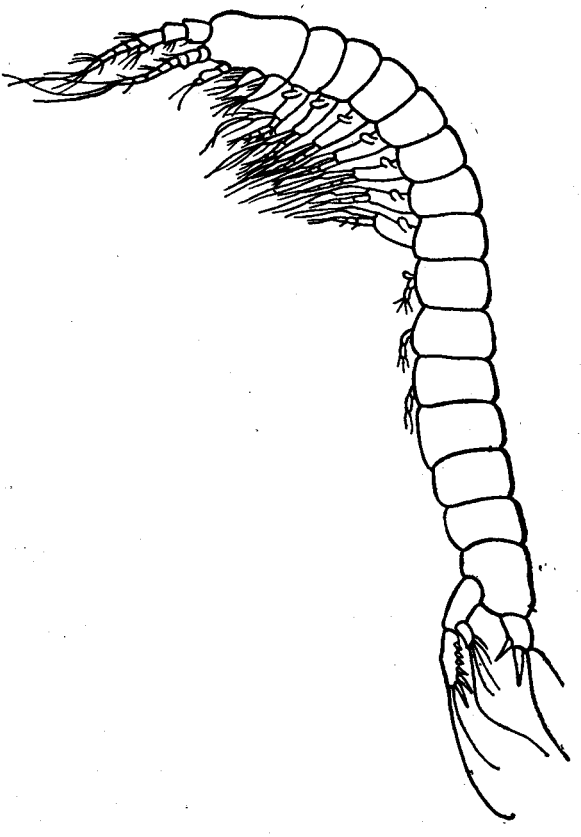


Рис. 44. Bathynella magna, вид сбоку, длина тела 2,1—3,4 *мм* (по Базикаловой, 1951б)

ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ. MALACOSTRACA

В последние годы в Байкале на глубинах от 20 до 1440 *м* были обнаружены виды рода Bathynella, относящегося к наиболее древнему отряду высших ракообразных Anaspidacea и к сем. Bathynellidae.

А. Я. Базикалова (1954, в) описала два вида батинеллид из Байкала, Bathynella baicalensis и B. magna (рис. 44). Оба эти вида имеют белое полупрозрачное червеобразно-вытянутое тело длиной от 1,7 до 3,4 *мм*, с короткими антеннами, глаза отсутствуют. Байкальский вид B. baicalensis по Базикаловой близок к B. notans и B. chappuisi, особенно к последней, обитающей в подземных водах Юго-Восточной (Балканы) и Западной Европы (Германия). B. magna стоит несколько особняком.

Сем. Bathynellidae состоит из трех родов: Bathynella, Parabathynella и Thermobathynella, с единственным видом, живущим в горячем ключе в Конго при температуре 55° С. (Chappuis, Delamar-Debutteville, 1954). Род Parabathynella известен из подземных вод Балкан, Малайского п-ова и Японии. Род Bathynella представлен несколькими видами в Западной и Юго-Восточной Европе, 6 видов известны из Японии (Ueno Masuzo, 1954). Всюду виды рода Bathynella живут в колодцах, в пещерных водах, в капиллярных ходах между песчинками, галькой и щебнем на морских и озерных побережьях и в долинах быстро текущих рек. Основные места обитания видов рода Bathynella в Европе — грунтовые воды, откуда они проникают в колодцы, пещерные воды, в ключи и т. п. места. По мнению

Шаппюи (Chappuis, 1954 и др.), европейские батинеллиды являются реликтом фауны Сарматского моря, покрывавшего большую часть Центральной Европы. Однако род Bathynella, по его мнению, является представителем более древней пресноводной фауны, известной в ископаемом состоянии еще с палеозоя. Японские авторы подчеркивают единство происхождения японских и европейских батинеллид. Японские виды живут в подземных водах среди палеозойских отложений при температуре более 15°.

По данным А. Я. Базикаловой (1954в), батинеллиды являются выходцами из океана Тетис в меловое время или в палеогене. Постепенная регрессия этого океана и опреснение лагун и остаточных озер привели к тому, что батинеллиды превратились в пресноводные формы и перешли в грунтовые воды. Батинеллиды жили в местности, которая в настоящее время покрыта водами Байкала, и оказались на глубинах озера в результате постепенного опускания этой местности.

РАВНОНОГИЕ РАКИ. ISOPODA

Равноногие раки представлены в оз. Байкал единственным родом Asellus (водяные ослики) из сем. Asellidae.

Из Байкала известно пять видов этого пресноводного и вообще бедного видами рода, представляющих собой, по-видимому, довольно однородную группу, хорошо отличающуюся от широко распространенного европейского A. aquaticus и его ближайших родственников. Наиболее распространенными из байкальских видов являются A. angarensis и A. baicalensis, более редки A. korotnevi, A. minutus, A. dybowskii. По Я. А. Бирштейну (1939, 1951), байкальские виды могут быть сгруппированы в два подрода — Baicaloasellus и Mesoasellus. К последнему относится лишь один вид A. (Mesoasellus) dybowskii, к первому остальные четыре вида.

A. angarensis (ангарский ослик, рис. 45, *2*) — маленький (5—6,5 *мм*) плоский рачок, с короткими нижними антеннами, равными приблизительно $^1/_3$ длины тела, и еще более короткими верхними антеннами, достигающими длины $^1/_3$ нижних, с равномерно закругленной хвостовой частью, снабженной по свободному краю густой каймой коротких шипиков; хвостовые ножки (уроподы) очень короткие, лишь чуть выдаются за край хвостовой части тела. Окраска головы беловатая, остальная часть тела обычно желтоватая. Глаза округлые, очень маленькие, сидят близко от боковых краев головного сегмента. Обычен в прибрежной полосе Байкала на камнях. Заходит в Ангару.

Asellus baicalensis — байкальский ослик (рис. 45, *1*) также мелкий и еще более плоский рачок, 3—5 *мм* в длину; нижние антенны достигают $^3/_4$ длины тела; хвостовая часть позади не закруглена, как у предыдущего вида, но заметно заострена и свободный край ее усажен довольно длинными, но не густо расставленными щетинками. Хвостовые ноги (уроподы) более длинные и довольно далеко выступают назад за пределы хвостовой части, глаза несколько крупнее, чем у Asellus angarensis. Заходит в р. Ангару.

Наиболее своеобразен по своим признакам Asellus (Mesoasellus) dybowskii — ослик Дыбовского (рис. 45, *3*). Это сильно уплощенный рачок, достигающий в длину 1 *см*, с необычно длинными нижними антеннами, в несколько раз превышающими длину тела, длинными и тонкими грудными ножками, с очень маленькими, почти рудиментарными глазами. Живет на глубине от 100 до 1000 *м* и более.

Ослики в Байкале, по исследованиям Г. Б. Гаврилова (1949), питаются детритом, бактериями и диатомеями бентоса. Период размножения у них очень растянут. Самки с яйцами обнаруживаются круглый год, но чаще всего с января по июнь.

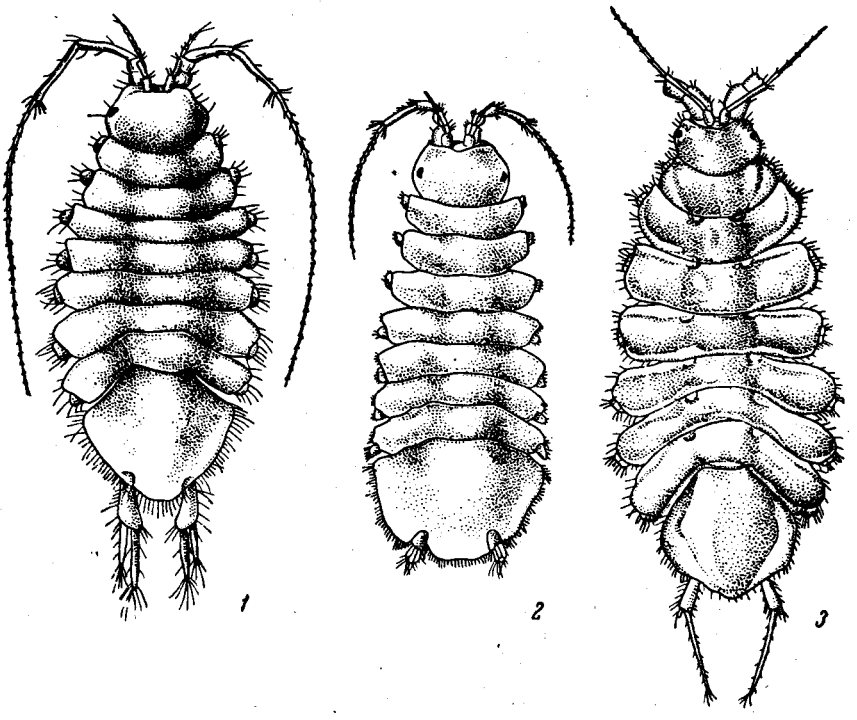


Рис. 45. Равноногие раки (по Бирштейну, 1951)

1 — Asellus (Baicaloasellus) baicalensis; *2* — Asellus (Baicaloasellus) angarensis, длина тела 5—5,6 *мм*; *3* — Asellus (Mesoasellus) dybowskii, нижние антенны в три раза длиннее тела, на рисунке оборваны. Длина тела 10 *мм*

Ни один из байкальских видов водяных осликов не живет в прибайкальских водах, реках и озерах, за исключением р. Ангары, куда они проникают из Байкала и живут в верхнем течении реки.

Ослики в Сибири обнаружены лишь в бассейне Обь — Иртыш (Asellus latifera) и затем в Ципинских озерах бассейна Витима (A. epimeralis). В дельте р. Лены и в бассейне Амура известен A. hilgendorfi. Все эти виды относятся к подроду Asellus, широко распространенному также в Европе. Есть указание на нахождение одного из видов Asellus в крупной и древней старице в среднем течении р. Лены (Карантонис, Кириллов и Мухомедиаров, 1956). Цитированные авторы определили его как Asellus aquaticus L. Однако в результате более тщательного исследования он оказался одной из форм A. hilgendorfi (A. hilgendorfi martynowi).

По Я. А. Бирштейну (1939, 1951) подрод Mesoasellus, представленный в Байкале единственным видом A. (Mesoasellus) dybowskii, является реликтом весьма отдаленных времен. Кроме Байкала, виды Mesoasellus живут в пещерах Японии и Калифорнии. Mesoasellus, как более примитивный, по мнению Я. А. Бирштейна, мог быть исходным для подрода Asellus. Что касается видов подрода Baicaloasellus, представленного в Байкале четырьмя видами, то Бирштейн считает возможным, что этот подрод сформировался уже в Байкале и является отдаленным потомком близких к Mesoasellus форм. Сближение байкальских осликов с североамериканским, как это делают В. В. Алпатов (1923) и Ю. Н. Семенкевич (1924), Я. А. Бирштейн считает лишенным оснований.

Однако представители подрода Baicaloasellus недавно обнаружены

в пещерах штата Виргиния в Северной Америке. По мнению Брессона (Bresson, 1955), они по своим признакам являются промежуточными между байкальскими видами Baicaloasellus и родом Proasellus, живущим в Западной Европе.

БОКОПЛАВЫ. AMPHIPODA

Отряд Amphipoda в Байкале представлен семейством гаммарид (Gammaridae), получившим здесь необычайное развитие.

Первые немногие виды гаммарид были открыты в Байкале и в р. Ангаре Палласом (Pallas, 1776) и Герстфельдтом (Gerstfeldt, 1859a), но начало изучения гаммарид Байкала было положено Б. Дыбовским.

Б. Дыбовский (1875, B. Dybowsky, 1874, 1884) всех известных ему байкальских гаммарид (97 видов) отнес провизорно к роду Gammarus; лишь для Macrohectopus branickii он установил особый род Constantia. Стеббинг (Stebbing, 1899) распределил эти виды в 20 родов, из которых четыре (Pallasea, Brandtia, Gammarus) и упомянутый выше род Constantia являлись в то время уже известными. В. П. Гаряев (1901) описал более десятка новых видов и сделал попытку сгруппировать байкальские роды в три различные группы: Pachygammarini, Eugammarini и Acanthogammarini.

В 1915 г. вышел труд В. К. Совинского, который обработал обширные сборы экспедиции А. А. Коротнева. К известным ранее видам он прибавил несколько десятков новых и установил 10 новых родов.

После В. К. Совинского гаммарид Байкала и Ангары исследовали В. Ч. Дорогостайский (1917, 1922, 1930, 1936) и А. Я. Базикалова (1935, 1941, 1945, 1948б, 1951а, б, 1954а, б, 1957). А. Я. Базикалова установила несколько новых родов и описала более полсотни новых видов.

В последние годы А. Я. Базикалова (1959) описала еще несколько новых видов гаммарид из Малого моря и установила новый род Metapallasea. Число описанных видов к настоящему времени достигло 240, а число родов 34. Такого разнообразия бокоплавов не наблюдается ни в одном из континентальных водоемов земного шара. Около трети всех видов гаммарид, известных из пресных и морских вод земного шара, и свыше $^1/_3$ родов описаны из Байкала.

Нужно сказать, однако, что несмотря на огромный труд, проделанный исследователями по изучению систематического состава гаммарид, некоторые и особенно такие полиморфные роды, как Eulimnogammarus, Micruropus, требуют переисследования, так как ряд видов, очевидно, должен быть сведен в синонимику вследствие значительной внутривидовой изменчивости, свойственной гаммаридам. Но и в этом случае существенных изменений в систематике байкальских гаммарид ожидать нельзя и число видов этой группы, вероятно, будет не менее 200.

Из всего огромного разнообразия форм байкальских гаммарид наименее специализированную, не вооруженную кожными выростами в виде шипов, килей и т. д. группу составляет род Eulimnogammarus, включающий до 40 видов (рис. 46, *5*). К нему близок глубоководный род Abyssogammarus. К этой центральной группе примыкают значительно специализированные, но не вооруженные роды Ommatogammarus (рис. 47, *1*), может быть Macropereiopus, а также такой хорошо очерченный род, как Odontogammarus. А. Я. Базикалова сюда же относит установленные ею роды Pachyschesis, Lobogammarus и Polyacanthisca.

Наиболее общими признаками для этой группы являются: более или менее вытянутое, гладкое, стройное, сжатое с боков тело, без кожных выростов (последние иногда лишь слабо намечены), хорошо развитые рулевые ноги, длинные антенны, с многочленистым придаточным жгутиком на верхних антеннах, нормально развитый хвостовой отдел; на хвостовых и нередко на брюшных сегментах имеются многочисленные мелкие шипики.

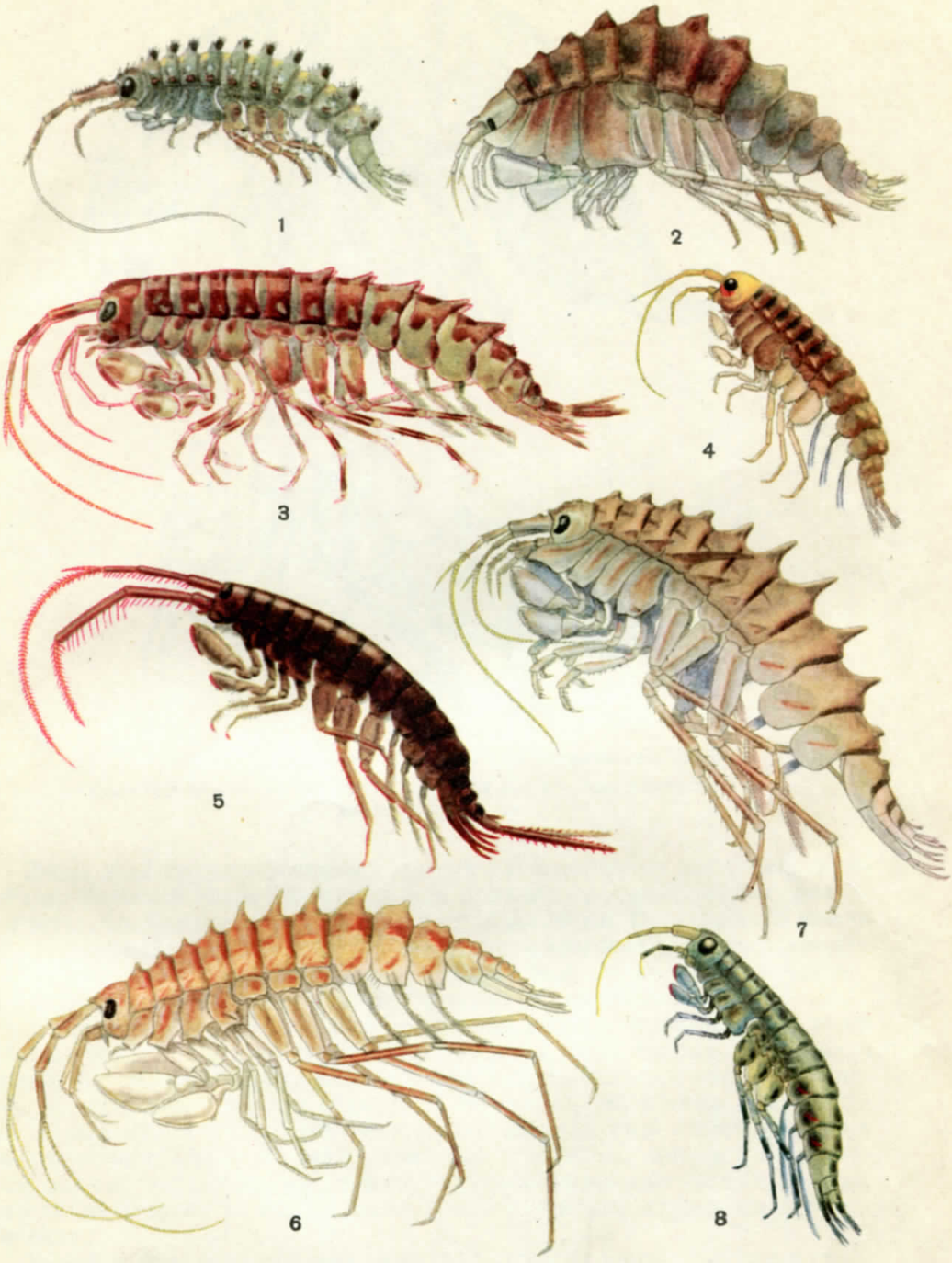


Рис. 46. Байкальские бокоплавы (по Дорогостайскому)

1 — Brandtia (Srinacanthus) parasitica; *2* — Axelboeckia rubra; *3* — Parapallasea borowskii wosnessenskii; *4* — Pallasea brandti; *5* — Eulimnogammarus cruentus; *6* — Acantogammarus (Brachiuropus) nassonowi; *7* — Acanthogammarus godlewskii; *8* — Poekilogammarus araneolus

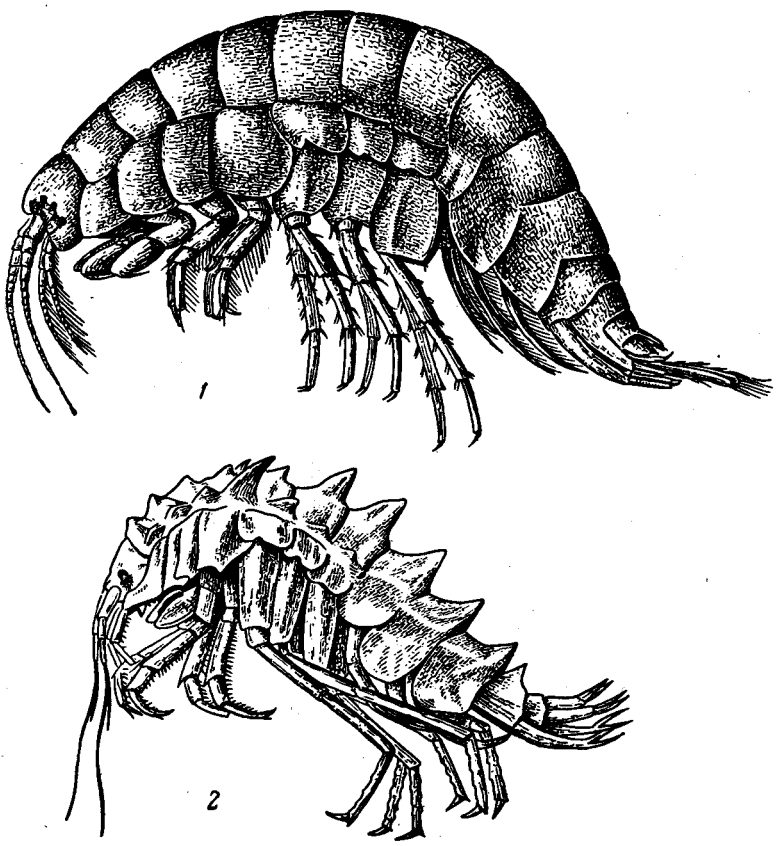


Рис. 47. Байкальские бокоплавы (по Базикаловой, 1945)

1 — Ommatogammarus albinus, длина тела до 25 *мм*; *2* — Acanthogammarus victori, длина тела до 67 *мм*

Виды этой группы обитают в самых разнообразных биотопах, отличаются большой подвижностью и, как правило, хорошо плавают; размеры тела (без придатков) колеблются от 10 до 70 *мм*. Окраска тела самая разнообразная: кроваво-красная, зеленая, фиолетовая, бурая, розовая и т. д., нередко с очень сложным рисунком. Всю эту пеструю группу родов можно назвать, следуя В. П. Гаряеву, Eugammarini.

В следующую группу объединяются формы, характеризующиеся прежде всего присутствием кожных выростов на сегментах тела в виде килей, шипов, зубцов, бугорков, валиков и т. д., сидящих как на срединной линии спины всех или некоторых сегментов, так иногда и по бокам последних. Как и у вышеочерченной группы, виды этой второй группы в большинстве случаев обладают довольно стройным, сжатым с боков телом, хорошо развитыми антеннами, сильными рулевыми ногами (за редким исключением) и, как правило, многочленистым жгутом на верхних антеннах.

К этой группе вооруженных гаммарид, отчасти соответствующей группе Acanthogammarini В. П. Гаряева, относятся несколько родов, многие представители которых являются крупнейшими из всей фауны гаммарид Байкала. Таковы Acanthogammarus (рис. 46, *7*; 37, *2*), Brachyuropus (по Базикаловой — подрод Acanthogammarus, рис. 46, *6*), Garjajewia (рис. 49, *1, 2*). Paragarjajewia. К ним, по-видимому, примыкает такой своеобразный род, как Boeckaxellia (= Axelboeckia, рис. 46, *2*; 48, *2*), а также род Brandtia [круг форм Brandtia lata (рис. 48, *4*),

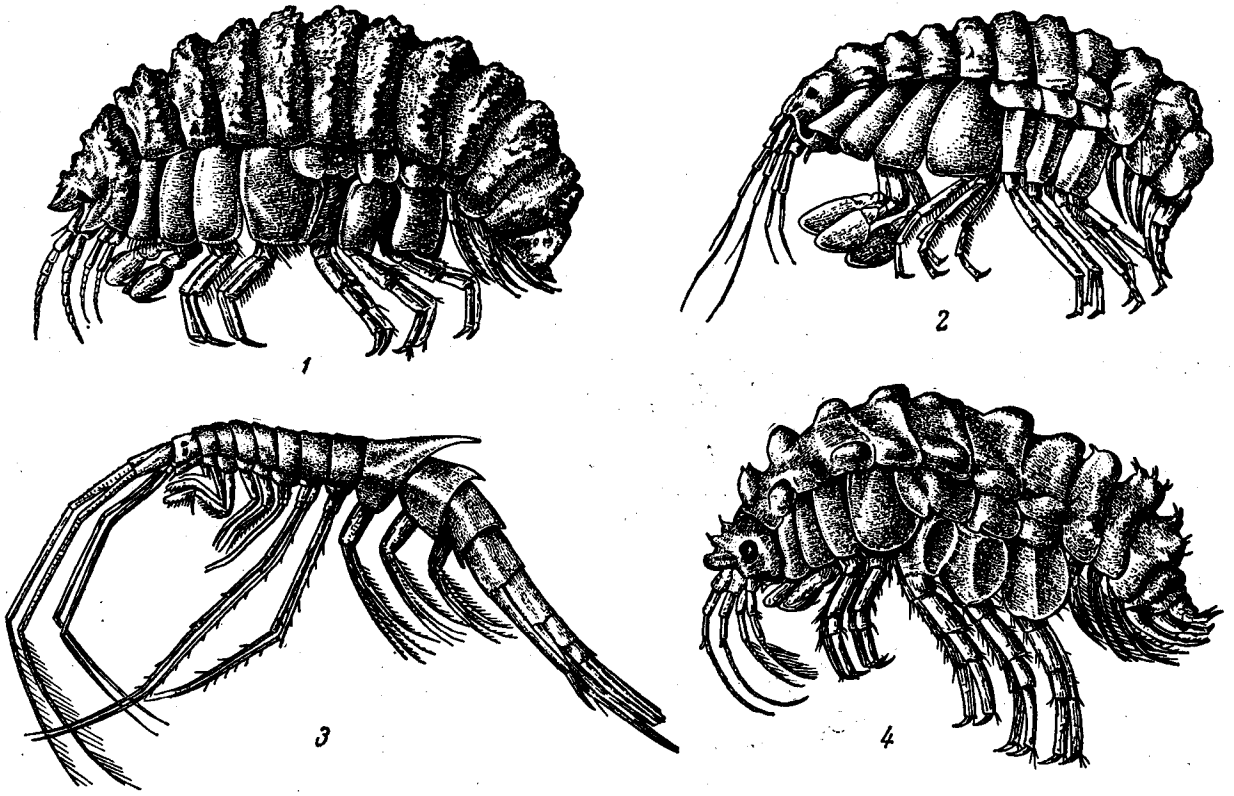


Рис. 48. Байкальские бокоплавы (по Базикаловой, 1945)

1 — Hyalellopsis taczanowskii, длина тела до 10 *мм*; *2* —Axelboeckia karpenteri, длина тела до 30 *мм*; *3* — пелагический бокоплав Macrohectopus branizkii, длина тела до 25 *мм*; *4* — Brandtia lata, длина тела до 18 *мм*

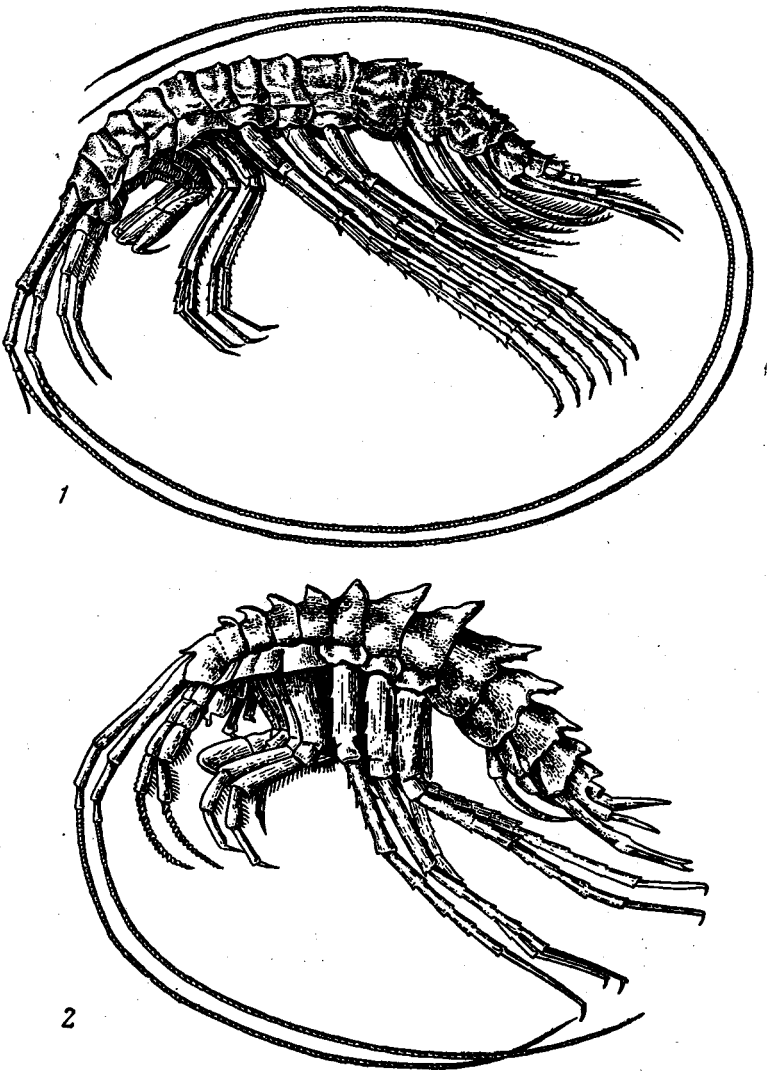


Рис. 49. Байкальские бокоплавы (по Базикаловой, 1945)

1 — Garjajewia sarsi, длина тела до 60 *мм*; *2* — Garjajewia cabanisi, длина тела до 80 *мм*

характеризующийся широким вальковатым телом с укороченным хвостовым отделом]. Оригинальные виды рода Spinacanthus (по А. Я. Базикаловой — подрод рода Brandtia) живут на губках (рис. 46, *1*). Это очень ярко и пестро окрашенные, цепкие, вооруженные шипами рачки.

Еще своеобразнее род Hyalellopsis (рис. 48, *1*), виды которого ведут роющий образ жизни, имеют широкое, плотное тело с очень укороченным хвостовым отделом, с нерезко выраженными кожными выростами в виде бугорков, валиков и т. д. К этому роду примыкают роды Gammarosphaera и, по-видимому, Carinurus и Coniurus.

Особую ветвь вооруженных гаммарид составляют роды Pallasea (рис. 46, *4*), Parapallasea (рис. 46, *3*), Metapallasea и примыкающие к ним роды Hakonboeckia Ceratogammarus.

К роду Pallasea по А. Я. Базикаловой (1945) близок род Poekilogammarus (рис. 46, *8*), от которого отщепился пелагический бокоплав Macrohectopus branickii (рис. 48, *3*). Род Metapallasea, недавно установленный

А. Я. Базикаловой (1959), по мнению этого автора, соединяет в себе черты, свойственные Pallasea и Poekilogammarus.

Род Carinogammarus является как бы промежуточным между вооруженными и невооруженными гаммаридами. Характерным признаком этого рода является присутствие по срединной линии спинной поверхности сегментов тела небольших килей или бугорковидных возвышений.

Совершенно обособленную группу составляют роды Crypturopus, Micruropus и Homocerisca, характеризующиеся главным образом укороченным, относительно широким, гладким, без каких-либо выростов, телом, обычно с недлинными антеннами, одночленистым придаточным жгутом на верхних антеннах. Многочисленные виды этих родов являются преимущественно зарывающимися в грунт формами. Несколько особняком стоят роды Gmelinoides и Baicalogammarus.

По мнению А. Я. Базикаловой (1945), все это разнообразие байкальских амфипод возможно расположить вокруг немногих центральных родов, а именно: 1) Homocerisca-Crypturopus, 2) Acanthogammarus-Garjajewia, 3) Pallasea, 4) Eulimnogammarus.

Количественно гаммариды представлены в Байкале также чрезвычайно богато, живут на самых разнообразных биотопах и играют важную роль в биологических процессах. Некоторые из них растительноядны или питаются перегнивающими органическими остатками, трупами крупных животных и т. д. Многие из них хищники, охотящиеся за мелкими беспозвоночными или набрасывающиеся на попавших в сети рыб; бывают случаи, когда рыбаки вместо омуля и хариуса вынимают из сетей буквально мешок из их кожи, набитый крупными гаммаридами; особенно преуспевают в этом такие виды, как Acanthogammarus godlewski (рис. 46, 7), A. wictori (колючий бормаш, рис. 47, *2*), виды рода Ommatogammarus (рис. 47, *1*).

Огромное большинство видов байкальских бокоплавов является обитателями дна, заселяя все зоны Байкала вплоть до предельных глубин, некоторые виды менее связаны с дном, быстро передвигаются в придонных слоях воды в поисках добычи и могут быть охарактеризованы как наддонные бенто-нектические, например, виды Ommatogammarus, Abyssogammarus и др. Мизидообразный бокоплав Macrohectopus branickii (рис. 48, *3*) ведет исключительно пелагический образ жизни, обитая в толще вод и перемещаясь в течение суток из глубинных слоев (150—200 *м* и глубже), где он живет днем, в поверхностные слои, куда он выходит ночью, охотясь здесь за мелкими планктонными организмами.

Сосредоточиваясь в литорали в огромных количествах, нередко до тридцати тысяч и более экземпляров на 1 $м^2$ дна, гаммариды служат одним из важнейших объектов питания рыбного населения Байкала. Так, например, для байкальского хариуса они служат главным и преимущественным источником питания в течение почти круглого года. Важным компонентом они являются в пищевом рационе байкальских донных бычков, налима, осетра и других донных рыб, обитающих в Байкале. Питается ими и важнейшая промысловая рыба Байкала — омуль. Большое кормовое значение для омуля имеет пелагический бокоплав Macrohectopus, или юр, как его называют рыбаки. В пищевом режиме байкальской рыбки голомянки этот бокоплав также играет весьма существенную роль. Сам он питается планктонными водорослями и зоопланктоном (Вилисова, 1951).

Гаммариды, живущие на больших глубинах, приобретают ряд интересных особенностей. Так, цвет глаз у литоральных форм обычно черный, а у глубинных красный, розовый, причем у типично глубоководных видов глаза теряют пигмент, замечается уродливость в расположении глаз, что было замечено еще А. А. Коротневым (1901). У глубоководных форм тело обычно бледно-желтого цвета, антенны очень длинные.

Большая часть гаммарид Байкала размножается почти круглый год. Период размножения очень длительный не только у глубоководных видов, но и у прибрежных. Однако все же у многих видов намечаются периоды особо массового размножения, преимущественно в весенний период, и затухание размножения осенью и в первую половину зимы.

Большинство видов и родов байкальских гаммарид ограничены в своем обитании только Байкалом. До 50 видов живут в верхнем участке Ангары. Около 20 из них проникают в среднее и нижнее течение Ангары, а также в Енисей, по которому они распространяются вплоть до Енисейской губы. Таковы, например: Gmelinoides fasciatus, Eulimnogammarus viridis, E. verrucosus, E. cyaneus, E. lividus, Micruropus wahli, M. glaber, M. litoralis, M. vortex, Pallasea canceloides, P. kessleri, Hyalellopsis sp., Brandtia lata и некоторые другие. Байкальский вид Gmelinoides fasciatus П. Л. Пирожниковым (1937а, б, 1941) был обнаружен в крупном проточном оз. Налимьем и других озерах системы Енисея и в системе р. Пясины. В р. Верхней Таймыре живет Eulimnogammarus verrucosus, а в полярном оз. Таймыр Eulimnogammarus viridis. Здесь же найдена байкальская полихета Manayunkia baicalensis и мшанка Hislopia placoides (Грезе, 1953). Интересно, что в указанных озерах байкальские выходцы живут вместе с такими реликтовыми формами как Pallasea quadrispinosa и Mysis oculata relicta, а в оз. Таймырском они встречаются вместе с Pontoporeya affinis, Gammaracanthus loricatus.

Следует заметить, что все перечисленные выше виды, распространенные до низовьев Енисея, в Байкале живут исключительно в литорали и являются наиболее стойкими к выживанию во внебайкальских условиях. Так, Gmelinoides fasciatus, Micruropus wahli нередко встречаются в сорах и озерах, расположенных на берегу Байкала, а также в низовьях крупных притоков. Кроме того, в соры и низовья рек заходят такие виды как Eulimnogammarus verrucosus, Micruropus possolskii, M. talitroides и некоторые другие, образуя здесь локальные формы.

Приживаемость некоторых видов байкальских гаммарид в таких местах, как Енисейский залив и полярные реликтовые озера, в которых они составляют существенную часть бентоса, позволили В. Н. Грезе (1951б) высказать предположение о возможности акклиматизации их в других реках и озерах Сибирского побережья Ледовитого океана.

По современным данным, из байкальских родов гаммарид вне Байкала, если не считать Ангару и Енисей, представлен лишь род Pallasea, к которому, кроме байкальских видов, относятся еще Pallasea quadrispinosa и P. laevis. Pallasea quadrispinosa широко распространена в крупных озерах прибрежных районов Балтийского и Белого морей, а также в полярных реликтовых озерах Сибирского побережья (оз. Таймыр и др.). Pallasea laevis известна из пресных вод побережий Новой Земли. В отличие от других реликтовых бокоплавов (Pontoporeya, Gammaracanthus), виды Pallasea предпочитают жить в пресных водах.

Зегерштрале (Segerstrale, 1956, 1957, 1958) считает виды рода Pallasea, живущие в озерах Северо-Западной Европы, выходцами из Сибири, проникшими в Европу после великого оледенения. Можно предполагать, что род Pallasea вообще сформировался в Сибири. Вероятно, предок этого рода жил в древнем (третичном) Байкале, где имеется в настоящее время около 10 видов этого рода.

Включение в байкальский род Carinogammarus ряда видов из Балкан, Каспия, Камчатки и т. д. оказалось неправильным (Базикалова, 1945). Так же неправильно были объединены в единый род виды Boeckia из Каспия и Axelboeckia (= Boeckaxella) из Байкала. Нахождение в Байкале видов Gammaracanthus, распространенных в реликтовых озерах и солоноватых водах приполярных районов Евразии, не подтверждается.

Род Eulimnogammarus, характеризующийся наибольшим видовым разнообразием, по А. Я. Базикаловой, ближе всего стоит к широко распространенному в пресных, солоноватых и морских водоемах роду Gammarus. Этот род, по А. Шелленбергу (Schellenberg, 1937а, б), включает в себя 7 подродов: Gammarus, представленный морскими солоноватоводными формами в водоемах северного полушария, Rivulogammarus, виды которого (R. lacustris и др.) широко распространены в пресных водах Евразии, но в Байкале отсутствуют, Echinogammarus, свойственный Балканам и Средиземноморскому побережью (но не Байкалу, по Совинскому, 1915), Chaetogammarus, включающий пять понто-каспийских видов, Marinogammarus, распространенный в северной части Атлантики, и два других подрода, виды которых рассеяны в пресных водах Средиземного моря и Туркестана. А. Я. Базикалова считает, что байкальский род Eulimnogammarus ближе всего стоит к подроду Marinogammarus, от которого отличается лишь отсутствием шипов на сегментах метасомы и мезосомы. Имеется сходство также и с подродом Gammarus. А. Мартынов (1935б) сближал Eulimnogammarus с родом Ostiogammarus, представленным в пресных и солоноватых водах Балканского полуострова.

Из группы вооруженных гаммарид байкальский род Acanthogammarus и примыкающие к нему роды имеют известное отношение к реликтовому виду Gammaracanthus loricatus. А. Я. Базикалова (1945) и А. В. Мартынов (1935б) указывают на сходство каспийского вида Boeckia spinosa с Axelboeckia (= Boeckaxella) из Байкала, однако, по А. Я. Базикаловой, еще ближе сходство Boeckia с байкальским родом Hyalellopsis. Шелленберг (Schellenberg, 1937б) считает, что байкальский Hyalellopsis имеет родство с подземными родами группы Crangonyx.

Род Gmelinoides авторы сближают с Gammarus kusceri из Балкан, а также с родами Gmelina и Pontogammarus из Каспия.

В связи с вопросом о происхождении байкальских гаммарид, А. Я. Базикалова, Я. А. Бирштейн и Д. Н. Талиев (1946а, б) определяли осмотическое давление полостной жидкости некоторых видов. Оказалось, что осмотическое давление полостной жидкости байкальских бокоплавов колеблется в очень широких пределах, причем видам одной и той же систематической группы соответствует своя амплитуда изменений осмотического давления. Наиболее высокие показатели внутреннего осмотического давления обнаружены у гаммарид рода Eulimnogammarus, Odontogammarus и Micruropus, что, по мнению указанных авторов, соответствует более близкому родству первых двух родов к морским предкам (Marinogammarus). Самые низкие показатели осмотического давления обнаружены у Garjajewia и Spinacanthus. Авторы полагают, что эти роды гаммарид развились в самом Байкале и потому более далеки от своих морских предков.

Очень низкий показатель осмотического давления обнаружен у обыкновенного озерного бокоплава Gammarus (Rivulogammarus) lacustris, не живущего в Байкале. Авторы пишут по этому поводу, что G. lacustris отстоит дальше от исходных морских предков, чем все байкальские гаммариды. В заключение авторы указывают, что байкальские бокоплавы за время своего существования в пресной воде снизили свое внутреннее осмотическое давление, но наиболее консервативные из них (Eulimnogammarus) остаются в этом отношении на одном уровне с каспийскими видами.

Анализируя имеющиеся в литературе предположения о родстве байкальских гаммарид с гаммаридами других бассейнов, мы приходим к выводу, что за исключением родов Pallasea, несомненной и близкой связи между байкальскими родами и родами, представленными в Каспии, на Балканах, в морях северного полушария и в других водоемах как пресных, так и соленых, не обнаруживается. Имеющиеся черты сходства, очевидно, вполне могут быть объяснены конвергенцией и не имеют серь-

езного филогенетического значения. Очевидно байкальский круг родов формировался самостоятельно и независимо от Понто-Каспийского и Балканского центров видообразования и лишь самые далекие корни их могли быть общими.

Д. Н. Талиев (1955) считал, что первоначальной родиной предков байкальских и каспийских гаммарид были северные моря, из которых они проникли сначала в Понтокаспийский бассейн, а из него в Байкал через текучие воды. А. В. Мартынов (1935б) высказал предположение, что Байкал и Каспий получили некоторые близкие или общие формы из Сарматского бассейна, куда главное ядро этой морской фауны попало в палеогене из более древнего водоема, бывшего на месте Сарматского бассейна. В Байкал эти предки попали через текучие воды и многочисленные озера, которыми, как он допускает, в третичное время были очень богаты Сибирь и Туркестан.

По мнению А. Я. Базикаловой (1945), предки байкальских гаммарид произошли из какого-то неизвестного водоема — деривата моря, постепенно опреснявшегося и содержавшего богатую фауну амфипод, в состав которой входили предки современных байкальских и каспийских родов, а также рода Gammarus.

Недавно Е. А. Коряковым (1957) планктонной сетью, поставленной в истоке р. Ангары, был выловлен экземпляр бокоплава, определенный А. Я. Базикаловой как Synurella sp. Очевидно, эти рачки живут в Байкале, но до сих пор не были обнаружены. Виды рода Synurella известны в Сибири из дельты Лены, в Северной Америке из озер Аляски и представляют собою древний (третичный) элемент в фауне Палеарктики.

ПАУКООБРАЗНЫЕ. ARACHNOIDEA

Пауки (Araneina). Во внутренних частях глубоко вдающихся в берег Байкала заливов, а также в сорах встречаются водные пауки (Argyroneta), несомненно тождественные европейско-сибирским видам. В открытых частях заливов и, тем более, в открытом Байкале их нет.

Водные клещи (Hydracarina). Сибирские формы клещей группы Hydrachnella часто встречаются в сорах Байкала и у устьев речек — притоков Байкала, но систематическому изучению они не подвергались. И. И. Соколов (Sokolov, 1930) в своей работе по клещам Сибири приводит 91 вид для Сибири, из них с побережий Байкала лишь два вида: 1) Thermacarus thermobius из горячего ключа Хакусы, находящегося на северо-восточном побережье Байкала, 2) Pionacercus leuckarti из Байкала у Маритуя.

В открытом Байкале живут маленькие (длина 1—1,5 *мм*) клещики (рис. 50), описанные И. И. Соколовым (1944) сначала как Baicalacarus vermiformis n. gen. n. sp. из семейства Protziidae (Hydrachnellae), а позднее (Соколов 1948) отнесенные им к группе Trombidiida, к роду Stygothrombium и подроду Cerberothrombium. Группа Trombidiida представлена преимущественно наземными формами, и лишь род Stygothrombium имеет в своем составе несколько пресноводных видов, обнаруженных в подземных водах (колодцах) Югославии. И. И. Соколов расценивает род Stygothrombium как третичный реликт, ареал которого в настоящее время далеко разобщен.

В Байкале указанный вид живет в литорали на камнях среди водорослей, в пустых кладках пиявок и моллюсков, которые, возможно, клещики прогрызают, выедая содержимое кладок.

И. И. Соколов (1948) указывает на характерное для байкальской фауны явление — отсутствие представителей гр. Hydrachnella (настоящих водных клещей), широко распространенных в водоемах земного шара, если не считать упомянутого выше Pionocercus leuckarti, из устья р. Маритуйки. Зато были обнаружены три вида из отряда Halacarae,

относящиеся к роду Parasaldanelonix, в районе пролива Ольхонские ворота на глубине 34—40 *м* (Соколов, 1952). Один из них — новый — P. baicalensis, два других расцениваются как вариации вида P. parisculatus, живущего в озерах Швейцарии, Германии, Шотландии и Кольского

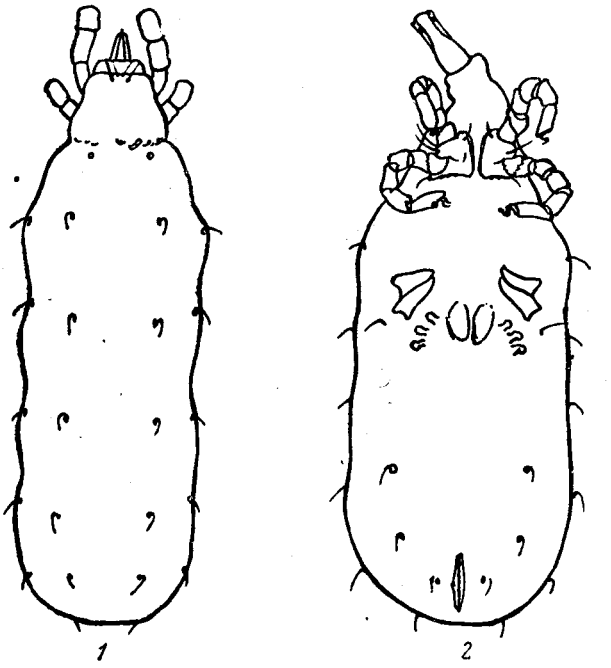


Рис. 50. Водный клещ Stygothrombium vermiformis (по Соколову, 1952)

Самка, длина тела от 1,00 до 1,52 *мм*; *1* — вид со спины; *2* — вид брюшной стороны

полуострова, и P. typhlops. Последний вид живет в подземных водах Югославии и Венгрии. По-видимому, виды рода Parasaldanellonix, также как и Stygothrombium, представляют собой остатки третичной фауны Евразии, сохранившейся лишь в немногих местах.

Можно предполагать, что указанными выше видами фауна клещей открытого Байкала не исчерпывается.

НАСЕКОМЫЕ. INSECTA

Веснянки. Plecoptera

Во внутренних частях некоторых заливов изредка встречаются водные стадии веснянок, по-видимому, общих с обычными сибирскими видами; однако систематическому изучению они не подвергались. В районе Больших Котов ранней весной (начало июня) нам приходилось встречать у уреза воды в открытом Байкале, но недалеко от устьев речек, матово-черную небольшую личинку какой-то веснянки (может быть, вынесенной из ручья).

По устному сообщению К. К. Вотинцева, он встречал эту личинку повсеместно к северу от истока Ангары до Больших Котов в открытой литорали озера. Видовая принадлежность этой веснянки пока не установлена. В районе, примыкающем к истоку р. Ангары, в июне появляется огромное количество веснянки Arcynopterix dichroa, довольно крупные

личинки которой у местных рыбаков носят название «козява». Личиночная стадия этой веснянки встречается и в Байкале, но лишь в непосредственном соседстве с истоком Ангары; очень многочисленная она в Ангаре.

Поденки, стрекозы, клопы и жуки. Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Coleoptera

Личиночные стадии общесибирских видов поденок заходят иногда в самые внутренние части некоторых заливов и загубки губ, но все же они и там очень редки. Вдоль открытого Байкала их совсем нет.

То же самое можно сказать о клопах Hydrometra, Nepa и о жуках и стрекозах: в открытом Байкале их нет, в заливах и губах они очень редки, за исключением прибрежно-соровых участков.

Недавно Б. Ф. Белышев (1956) нашел интересную стрекозу Orthetrum albistylum в горячем ключе на северо-восточном побережье Байкала. Находка имеет значительный интерес, так как найденный вид обитает в настоящее время в субтропических странах (Япония, Южная Европа и т. д.) и в районе Байкала должен быть расценен как реликт теплолюбивой фауны.

Ручейники. Trichoptera

Благодаря исследованиям А. В. Мартынова (1909, 1910, 1914), И. М. Леванидовой (1948) и других, на побережье Байкала известны до 50 видов имагинальных стадий ручейников. Но большинство их в личиночном состоянии живет в прибрежных озерах и сорах и с открытыми водами Байкала не связано. Таковы палеарктические виды семейств Phryganeidae, Sericostamatidae, Molannidae, Leptoceridae, Limnophilidae и др. Немногие из них в личиночной стадии обнаружены в относительно открытых губах и заливах Байкала, но лишь во внутренних частях, где, по данным М. И. Леванидовой (1948), обнаружен 21 вид — представителей перечисленных выше семейств. Из них особенно часто в губах встречаются Phryganea rotunda, Phryganea sp., Molanna palpata, виды Leptocerus и др.

В открытые участки Байкала эти виды не заходят.

Из открытых районов Байкала описаны 14 видов ручейников, относящихся к семейству Limnophilidae и подсемейству Apataniinae (Мартынов, 1909, 1910, 1914, 1924; Martynow, 1914, 1924; Бебутова, 1941). Семейство Limnophilidae делится на два подсемейства: Limnophilinae и Apataniinae. Все байкальские виды, живущие в открытых водах, относятся к этому последнему. Подсемейство Apataniinae в свою очередь (по Мартынову) делится на две трибы: Apatanini и Baicalinini. В последнее время Шмид (Schmid, 1953—1953), ревизуя систематику ручейников трибы Apatanini, образовал особую трибу Thamastini, упразднив при этом группу Baicalinini, виды и роды которой целиком вошли в трибу Thamastini. Однако мы применяем здесь систему Мартынова.

К трибе Apatanini относится род Archapatania (по Шмиду — Apatania), представленный в Байкале двумя видами: A. baicalensis, A. nigrostriata. К трибе Baicalinini относятся остальные роды и виды.

Из Baicalinini лишь один вид Radema infernalis известен также из р. Лены и из ручьев притоков Байкала. Таким образом, можно считать, что эта группа образовалась целиком в Байкале.

Род Archapatania распространен в Центральной и Восточной Азии и Северной Америке. Байкальские виды этого рода предпочитают в Байкале заливы, бухты, мелководья. В открытой литорали они, как правило, не встречаются.

По мнению А. Мартынова, роды Thamastes и Radema произошли от примитивных апатаниаобразных форм в самом Байкале, причем байкальские виды рода Archapatania можно считать остатком этих примитивных форм. Наиболее характерными признаками для всей группы Baicalinini являются, по А. Мартынову, сильный половой диморфизм, крупная луковицеобразная голова, толстые щупики, редукция крыльев у некоторых видов, примитивность строения половых придатков и т. д. Для личинок характерны редукция жаберного аппарата, лишь у Baicalina foliata сохраняется одна пара жабер в виде слабо заметных остатков. Характерны для байкальских видов очень длительный срок личиночной жизни (2—3 года) и сравнительно крупная величина.

В прибрежной полосе открытого Байкала байкальские ручейники занимают весьма заметное место среди других животных. Еще до вскрытия Байкала ото льда в апреле выходят из воды на лед крупные черные куколки некоторых видов ручейников из рода Radema. Они протискиваются через щели или через поры подтаявшего льда, выходят на его поверхность. Превращаясь в имаго, расправляют плотно сложенные крылья, бегают по льду, пытаются лететь к берегам. При раскалывании весеннего льда можно обнаружить много мертвых куколок этих насекомых, не сумевших выбраться наверх и вмерзших в лед. После вскрытия Байкала ото льда поверхность прибрежных вод бывает усеяна огромным количеством маленьких (длина тела 4—6 *мм*) темно-серых или почти совсем черных насекомых — имаго ручейников преимущественно Thamastes dipterus (рис. 51, 52), Baicalina reducta. Они быстро плавают по воде целыми группами или в одиночку. Оба вида имеют лишь переднюю пару крыльев и то очень слабую, задние крылья у них редуцированы и на их месте остаются лишь незначительные рудименты (рис. 52). Задняя и средняя пара ножек превращены в своеобразные гребки, тело и крылья густо покрыты волосками, посредством которых они хорошо удерживаются на воде и не обнаруживают попыток к взлету. Здесь же на воде происходит спаривание и откладка яиц, хотя значительное количество этих насекомых накапливается и у уреза воды, на камнях. Личинки их живут на каменистых грунтах преимущественно в зоне глубин 2—4 *м*.

В начале июня и позднее, до июля включительно, начинается массовое превращение других видов. Из них особенно многочисленна Baicalina bellicosa. Крупная ярко-желтая личинка этого вида (12—17 *мм* в длину) живет на каменистых грунтах литорали. В июне в спокойные безветренные дни и особенно по утрам можно наблюдать интересное зрелище. Многочисленные куколки ручейников B. bellicosa и других видов поднимаются со дна на поверхность воды, некоторое время «плавают», затем тут же превращаются в имагинальную стадию, пытаясь взлететь над водой, но снова садятся и «плывут» быстро к берегу. У некоторых видов личинки перед окукливанием ползут по дну к берегам, к урезу воды и уже здесь окукливаются, выползают на камни и превращаются в имаго.

Кладки самок имеют вид небольших студневидных округлых комочков. Кладки некоторых видов ручейников можно найти тут же у уреза воды и нередко даже на берегу в наполненных водой ямках между камнями, причем кладки довольно крепко приклеены к субстрату — к камням или другим твердым предметам. Благодаря постепенному повышению уровня Байкала к лету и особенно к осени кладки оказываются уже далеко от берега.

В период максимума «вылета», в июне, на берегах у уреза воды и на прибрежных скалах накапливается громадное количество ручейников. На 1 $м^2$ площади берега можно нередко насчитать десятки тысяч этих насекомых. Они лепятся на береговых скалах, в закрытых от ветров участках иногда слоем толщиной до 10 *см*. Но при приближении к ним

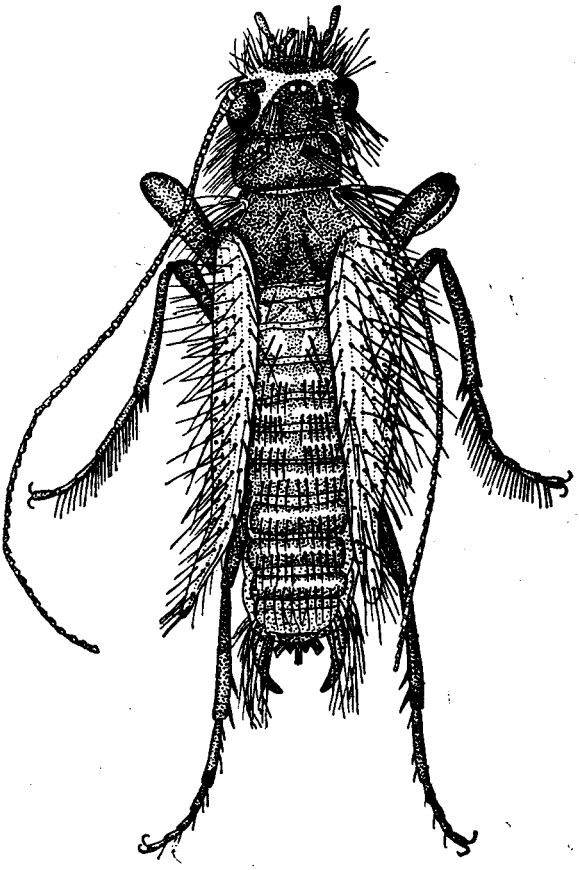


Рис. 51. Ручейник Thamastes dipterus, самец, длина тела 7—8 *мм* (по Голышкиной, в печати)

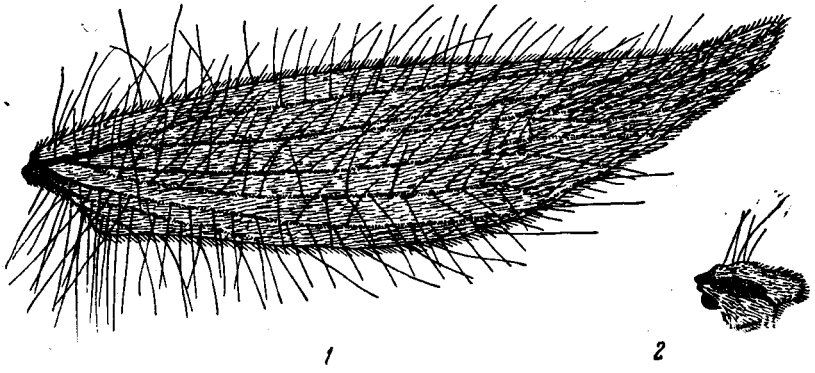


Рис. 52. Крылья ручейника Thamastes dipterus (по Голышкиной, в печати)
1 — переднее правое крыло; *2* — рудимент заднего крыла (увеличение)

или при самом слабом ветре они кучами скатываются к подножию скал. О. К. Гусев (1956) пишет, что, по его наблюдениям, на северо-восточном побережье Байкала в период выхода ручейников из воды нагорная береговая тайга преображается, как бы надевая новый наряд. Сучья лиственницы делаются совершенно черными от облепивших их ручейников. Молодые кедры и пихты напоминают пушистые черные шатры: так густо сидят на них насекомые.

Время «лета» ручейников является временем привала к берегам хариуса, который усиленно питается куколками и имаго этих насекомых. Чтобы привлечь хариусов к берегам рыбаки иногда собирают на берегу ручейников в корзины и мешки и рассыпают их по воде, где после этого ловят рыбу неводом. Байкальский омуль также охотно ловит этих насекомых и задерживается у берегов во время выхода ручейников. Птицы, бурундуки, белки и даже такой житель тайги, как медведь, не прочь в глухих местах полакомиться ручейниками.

Байкальские ручейники живут в стадии имаго, по-видимому, всего лишь несколько дней, тогда как в личиночной стадии в воде — до трех лет. В июле выход из воды имаго обычно заканчивается. Отмершие насекомые большими массами скапливаются у уреза воды и их тельца смываются прибойной волной в Байкал.

Личинки байкальских ручейников строят себе домики обычно из грубых или мелких песчинок. Питаются они детритом и растениями, особенно донными диатомеями и, возможно, бактериями.

По мнению А. В. Мартынова (1929, 1935а), крайне богатое видами и разнообразное семейство Limnophilidae, к которому относятся байкальские ручейники, сформировалось и эволюционировало в третичные времена в северо-восточной Азии и северо-западной Америке, соединенных в свое время так называемой Беринговой сушей. Климат значительной части третичного времени в этой области, как думал Мартынов, был умеренный, а частью совсем прохладный. На расселение и особенно на продвижение этой холодолюбивой фауны далеко на юг (до Гималаев) и на юго-запад (Алтай, Туркестан, Иран, Европа) оказало сильное влияние наступление похолодания в миоцене.

Древние вымершие предки группы Baicalinini могли жить в текучих, а также и в стоячих водах; какая-то часть этой группы проникла в Байкал, здесь оказалась изолированной и дифференцировалась дальше. В нижнем олигоцене в Европе уже жили те же самые роды ручейников, какие живут там и в настоящее время. Ископаемые находки насекомых в третичных (олигоценовых или нижне-миоценовых) отложениях на Тихоокеанском побережье в Приморской области показывают, что лимнофилы в Сибири в это время уже были.

А. В. Мартынов считает, что начало отщепления группы Baicalinini от общего ствола с лимнофилами восходит к очень глубокой древности. «Дифференцирование родов Baicalina и Thamastes,— пишет Мартынов (1914, стр. 78),— может относиться по крайней мере к началу миоцена, а вероятно и к еще более ранней эпохе. Так как личинки этих родов могли жить только в Байкале, то отсюда вытекает, что к этому времени, т. е. к миоцену или к концу олигоцена, Байкал был пресноводным озером». Мартынов считает также, что нет фактических оснований для предположения о том, что китайская теплолюбивая фауна была в верхнетретичное время распространена по всей Сибири.

Можно полагать, что все многообразие байкальских ручейников имеет своим корнем два-три древних вида из Limnophilidae, проникших в древний Байкал. Из них сформировались новые виды и роды уже в самом Байкале. Своеобразные условия жизни наложили резкий отпечаток на жизненный цикл и строение как личиночных, так и имагинальных стадий этой группы в Байкале. Из этих особенностей бросается в глаза прежде

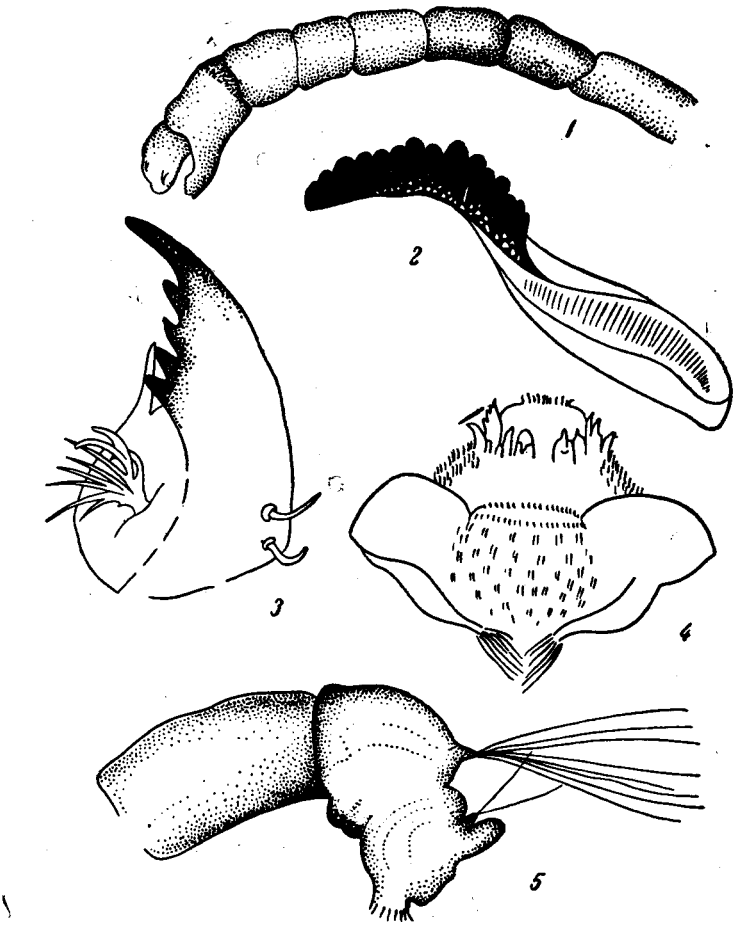


Рис. 53. Байкальский хирономус Sergentia kožowi (по Линевич, 1948)

1 — общий вид передней части личинки; *2*—субментум; *3*—мандибула; *4* — подглоточник; *5* —задний конец тела

всего потеря способности к летанию у имагинальных стадий. Это свойство могло выработаться лишь в условиях громадного и глубокого водоема, где отнесенные ветрами далеко от берегов крылатые насекомые обречены на гибель и не могут обеспечить потомство. Эволюция ручейников, выразившаяся в редукции летательного аппарата, могла идти лишь путем естественного отбора, подобно тому, как это происходило у насекомых — обитателей океанических островов, о чем писал в свое время еще Ч. Дарвин (1939). Другая особенность байкальских ручейников заключается в удлинении периода личиночной жизни, что связано с низкими температурами воды. Особенно следует отметить, что ряд видов ручейников выходит из воды еще до вскрытия Байкала от льда, протискиваясь сквозь подтаявший игольчатый лед и пользуясь пустотами и щелями в ледяном покрове. Все это указывает на то, что очень продолжительный период эти виды насекомых жили в условиях холодных вод и успели выработать такие свойства, которые позволяют им успешно развиваться в суровых условиях Байкала.

Следует отметить, что байкальские ручейники не заходят в Ангару и, наоборот, живущие в Ангаре палеарктические виды не проникают в Байкал даже вблизи истока.

Двукрылые. Diptera

Из двукрылых заметную роль в биоценозах Байкала занимают хирономиды (Chironomidae); однако в систематическом отношении эта группа до сих пор изучена слабо и поэтому мы принуждены здесь ограничиться лишь немногими замечаниями. В глубоко вдающихся в берег Байкала заливах можно встретить в большом количестве личиночные стадии тех же видов хирономид, которые обильно заселяют и обычные водоемы Сибири и Европы. Так, в заливе Мухор на темном вязком иле нередки личиночные стадии Chironomus gr. semireductus, характерного для эутрофных и слабо эутрофных озер. Здесь же и в других заливах встречаются личинки Endochironomus, живущие обычно в растениях, затем Cryptochironomus и многие другие. Леванидова (1948) дает список 10 форм личинок хирономид, обнаруженных ею в заливах Байкала, и, кроме того, пять форм в сорах. По А. А. Линевич (1948, 1957) всего из Байкала известно 60 видов хирономид, относящихся к 20 родам. Из них в открытых районах Байкала живут лишь 22 вида, относящиеся к 10 родам. Из последних 11 видов эндемичны. Они относятся преимущественно к холодолюбивым представителям родов Orthocladius, Diamesa, Sergentia, Tanyrsus. Из рода Sergentia описаны 5 видов, образующих эндемичный подрод Baicalosergentia. Из эндемичных видов широко распространены личинки Sergentia kožowi (рис. 53) и Diamesa baicalensis. Личинки Sergentia крупные, до 12—20 *мм*, ярко-красные, живут на иловатых или песчаных грунтах, на глубине до 200 *м* и более. На камнях прибрежной полосы открытых районов многочисленны маленькие, буро-зеленые личинки Orthocladius setosus, а также указанной выше Diamesa baicalensis и др. Многие литоральные виды хирономид откладывают яйца у уреза воды на камнях. Виды Sergentia откладывают их на поверхность воды, откуда они опускаются в придонные слои. Личинки хирономид составляют существенную долю питания бентоядных рыб — хариуса, сигов, бычков, осетра. Виды хирономид, родственные или тождественные байкальским видам, живут вне Байкала, преимущественно в горных озерах и реках Палеарктики. Из рода Sergentia вне Байкала известны два вида: Sergentia longiventris из горных озер Европы (Альпы) и из Баунтовских озер в бассейне рек Витима и Олекмы.

Кроме приведенных здесь отрядов насекомых, личиночные стадии которых ведут водный образ жизни, из Байкала описан наружный паразит байкальского тюленя,— вошь Echinophthirius horridus var. baicalensis (Acc, 1935).

ТИХОХОДКИ. TARDIGRADA

На песчаном грунте в открытых местах прибрежной полосы Байкала можно нередко встретить этих любопытных, полупрозрачных и малоподвижных микроскопических животных: в систематическом отношении они совершенно не изучены. Нередко тихоходки обнаруживаются в пустых (старых) кладках байкальских пиявок, откладываемых на камнях.

МЯГКОТЕЛЫЕ. MOLLUSCA

Первые сведения о фауне моллюсков Байкала мы имеем в работе Герстфельдта (Gerstfeldt, 1859б), опубликованной более ста лет тому назад. Герстфельдт по сборам Р. Маака описал следующие пять видов: Benedictia baicalensis, Baicalia angarensis, Pseudancylastrum sibiricum, Valvata baicalensis, Choanomphalus maacki.

В 60-х годах обширные материалы по моллюскам были собраны в Байкале Б. Дыбовским и В. Годлевским. Они были обработаны частично

самим Б. Дыбовским, в основной же своей части В. Дыбовским (W. Dybowsky, 1875, 1884б, 1886б, 1901, 1902, 1903, 1912). В. Дыбовский описал 32 новых вида из родов Sphaerium, Pisidium, Benedictia, Baicalia и Choanomphalus.

Некоторые виды были бегло исследованы им анатомически.

Следующий крупнейший шаг в познании моллюсков был сделан В. А. Линдгольмом (Lindholm, 1909, 1924а, б, 1927), обработавшим обширные сборы экспедиции А. А. Коротнева. Им было дано описание 48 новых видов.

Материалы по моллюскам, собранные экспедицией Московского университета 1917 г. (Месяцев и др., 1922), были обработаны А. Старостиным (Starostin, 1921).

После основательной ревизии фауны моллюсков, сделанной М. М. Кожовым (1936б, 1945, 1950а, 1951) на основании своих сборов и материалов экспедиций Академии наук, в настоящее время известно из Байкала 84 вида моллюсков с 50 разновидностями. Все эти виды могут быть разбиты на две группы: 1) представители обычной общесибирской фауны, 2) байкальская коренная фауна. Ниже в табл. 3 представлены количественные отношения между обеими этими группами. К общесибирским (обычным палеарктическим) родам или подродам относятся лишь 28 видов, остальные 56 принадлежат коренным байкальским родам или подродам, за исключением одного вида Sphaerium и двух видов Pisidium.

Байкальская фауна моллюсков, несмотря на бедность двустворчатыми, составляет по количеству видов почти половину всех моллюсков, обитающих в пресных водоемах на всей огромной территории СССР, причем почти $^3/_4$ видового состава ее принадлежит Gastropoda.

Не менее интересен и тот факт, что общесибирская группа видов чужда собственно Байкалу и живет, как правило, лишь в сорах и во внутренних частях мелководных заливов и губ Байкала, тогда как коренные байкальские виды совершенно не встречаются в материковых прибрежных водоемах и в сорах и избегают внутренние части заливов, выпадая тотчас же, как только условия среды становятся близкими к условиям, существующим в обычных озерах.

Моллюски занимают выдающееся место среди населения дна Байкала. Наиболее заселены ими прибрежные отмели до глубины примерно в 15—20 *м* (за исключением полосы прибоя). Количественно особенно богато здесь заселены камни, поросшие растениями, а также песчаные грунты, обогащенные органическими веществами. За пределами глубин в 20—30 *м* фауна моллюсков заметно беднеет, причем сильно заиленные грунты становятся особенно скудно населенными. На глубинах свыше 100—200 *м* обеднение уже резко бросается в глаза, а в глубоководной зоне встречаются лишь единичные экземпляры немногих относительно глубоководных форм, какими можно считать Benedictia fragilis, B. maxima и Valvata bathybia.

Будучи преимущественно растительно- или детритоядными, байкальские моллюски играют весьма существенную роль в биологических процессах в прибрежной полосе Байкала; большинство видов охотно поедается рыбами, особенно сигом, осетром, а также нередко хариусом, налимом, бычками и т. д.; немало моллюсков истребляет водоплавающая дичь, трупы моллюсков поедаются гаммаридами, которые в свою очередь составляют немаловажный компонент в пищевом режиме рыб; таким образом, места, где обитают моллюски, обычно обильно заселены также и другими животными.

Одной из специфических особенностей байкальских видов моллюсков является крайняя тонкостенность их раковины, причем у некоторых видов (Benedictia fragilis) последний оборот состоит почти из одной поверхностной кожицы. Это явление, по-видимому, находится в связи с низкой

Таблица 3

Моллюски озера Байкал (по М. М. Кожову, 1936б)

Класс	Подкласс	Отряд	Семейство	Подсемейство	Род	Подрод	Число видов в оз. Байкал		Примечание
							байкальских эндемичных	общесибирских	
Gastropoda	Prosobranchia	Monotocardia	Valvatidae		Valvata	Megalovalvata	4		Подрод Megalovalvata эндемичен для Байкала
						Valvata	4	1	
						Cincinna	—	1	
			Hydrobiidae	Benedictiinae	Kobeltocochlea		2	—	Род Kobeltocochlea известен лишь для озер Байкал и Хубсугул
					Benedictia		4	—	
				Bithyniinae	Bithynia		—	1	
			Baicaliidae		Baicalia		32	—	Семейство Baicaliidae эндемично для Байкала
					Liobaicalia		1	—	
	Pulmonata	Basommatophora	Physidae		Aplexa		—	1	
					Physa		—	1	
			Limnaeidae		Limnaea		—	6	
			Planorbidae	Choanomphalinae	Choanomphalus		7	—	Подсемейство Choanomphalinae известно в озерах Байкал и Хубсугул
				Planorbinae	Planorbis		—	7	
			Ancylidae		Acroloxus		—	1	
					Pseudancylastrum		3	—	Род Pseudancylastrum эндемичен для Байкала
Bivalvia		Eulamellibianchia	Unionidae		Anodonta		—	2	
			Sphaeriidae		Sphaerium		1	2	
					Pisidium		2	5	
					Всего в Байкале		56	28	

температурой вод Байкала и недостатком кальция. Последнее обстоятельство, вероятно, препятствует выработке особых прибойных форм с прочной устойчивой раковиной, а поэтому прибойная полоса открытого Байкала до глубин 0,5 *м*, как правило, лишена моллюсков.

Центральной по обилию видов и своеобразию группой из числа коренных байкальцев является семейство Baicaliidae (рис. 54, *1—4*; 56, *1—3*). Это моллюски с различной по форме и величине раковиной, обычно украшенной на поверхности разнообразной скульптурой в виде килей, ребер, бугорков, а также тончайшей спиральной и сетчатой исчерченностью, нередко с волосками. Следующей по обилию видов группой являются Benedictiinae (рис. 55, *4—6*), представленные довольно крупными формами с гладкой округло-яйцевидной или широко-конической раковиной и довольно своеобразной радулой. Байкальские Valvatidae (подрод Megalovalvata) (рис. 54, *5—6*) — гиганты среди своих сородичей из других стран, также представлены несколькими видами, играющими крупную роль в биоценозах прибрежной полосы Байкала.

Из легочных моллюсков выдающуюся роль в жизни прибрежной полосы играет подсемейство Choanomphalinae (сем. Planorbidae) с единственным родом Choanomphalus (рис. 54, 7), представленным семью видами, чрезвычайно густо заселяющими прибрежные камни, пески и т. д. Наконец, из Ancylidae мы имеем три вида из эндемичного подрода Pseudancylastrum (рис. 57), из которых особенно интересен снабженный радиальными ребрами P. kobelti (рис. 57, *1*). Выдающуюся роль играют также несколько видов из родов Sphaerium и Pisidium.

Родственные связи между байкальскими родами моллюсков и аналогичными современными группами из других стран, а также и ископаемой фауной представляются нам в настоящее время в следующем виде. Из оз. Бива (Япония) описан Choanomphalus japonicus (Preston, 1916). По воронковидному пупку он сильно напоминает байкальский вид C. maacki, только в несколько раз мельче последнего; но, по-видимому, это не Choanomphalus, так как у последнего верхушка раковины не бывает вдавленной, что является весьма важным признаком, тогда как у первого она ясно вдавлена в центре, что характерно для группы видов Gyraulus (Lindholm, 1927; Кожов, 1936б). В литературе (Берг, 1910) упоминается как родственник байкальским хоаномфалам Planorbis paradoxus из балканского оз. Охрида, вообще богатого третичными реликтами, но в действительности этот последний имеет предков и близких родственников среди третичных планорбисов юго-восточной Европы (P. multiformis и др.) и не является близким к Choanomphalus. То же самое можно сказать и о североамериканских планорбидах Pompholicodae и Carinifex (Кожов, 1936б).

В озерах Охрида и Преспа на Балканах живут представители рода Carinogyraulus (подрод Gyraulus), имеющие, подобно Choanomphalus, киль вдоль оборотов и воронковидный пупок. Но судя по радуле и другим признакам эти виды ближе к видам рода Gyraulus, чем к Choanomphalus (Lindholm, 1927). В 1944 г. в большом монгольском оз. Хубсугул, удаленном от Байкала по прямой на 200 *км*, Д. Анударином обнаружен новый вид Choanomphalus, описанный Кожовым (1946),— C. mongolicus.

Своеобразная архитектура раковины байкальских Choanomphalus, а именно приподнятая верхушка, угловатость последнего оборота или наличие вдоль него киля, имеет несомненно приспособительное значение, так как придает раковине прочность. Этот признак мог выработаться, по-видимому, лишь в крупных водоемах, в прибрежной, подверженной волнению полосе (Кожов, 1946).

В ископаемом состоянии Choanomphalus найден лишь в третичных отложениях байкальских террас к югу от дельты р. Селенги (Мартинсон, 1956).

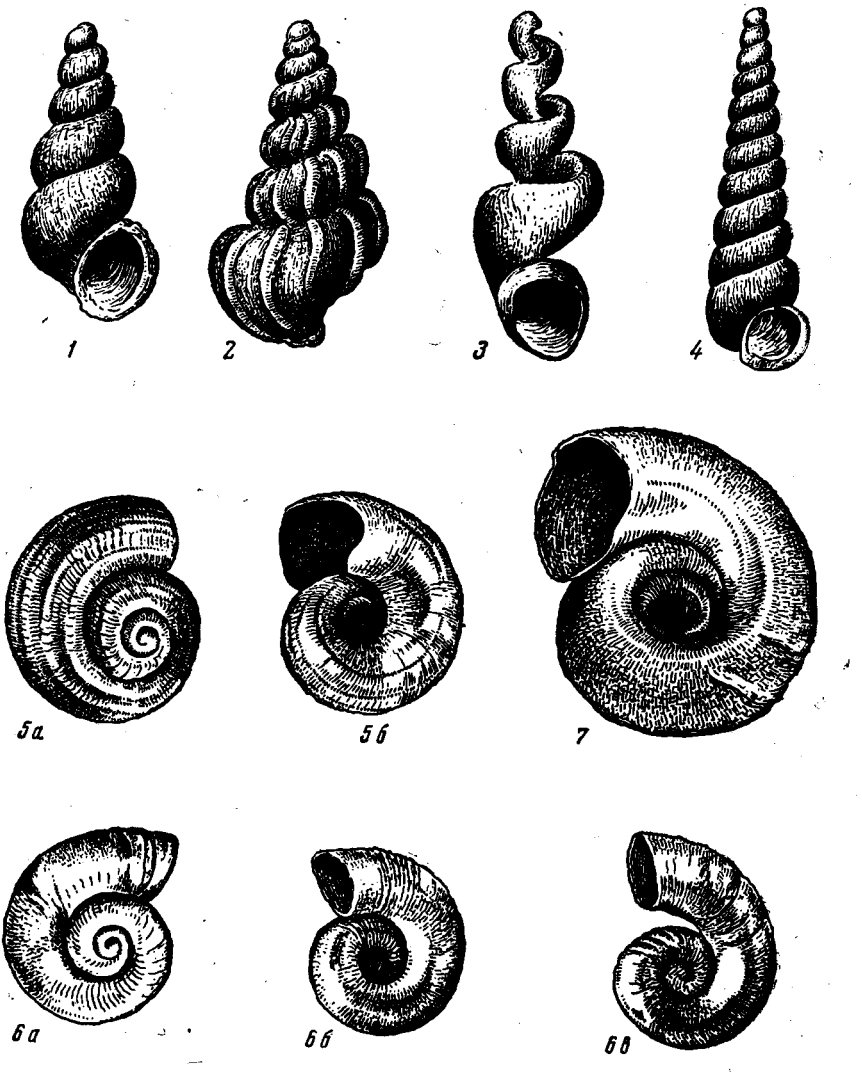


Рис. 54. Байкальские моллюски (по Кожову, 1936б)

1 — Baicalia korotnevi, высота раковины 15—19 *мм*; *2* — Baicalia costata, высота раковины 9—10 *мм*; *3* — Liobaicalia stiedae, высота раковины 10—11 *мм*; *4* — Baicalia godlewskii, высота раковины 18—20 *мм*; *5* — Valvata piligera nudicarinata: *5а* — вид сверху; *5б* — вид снизу, диаметр раковины до 10—12 *мм*; *6* — Valvata baicalensis: *6а,б* — вид сверху; *6в* — вид снизу, диаметр раковины до 10—16 *мм*; *7* — Choanomphalus maacki, диаметр раковины до 8—11 *мм*

В последнее время Я. И. Старобогатов (1958) разработал новую систему Planorbidae, согласно которой байкальское подсемейство Choanomphalinae является лишь одним из родов подсемейства Planorbinae. Все семейство Planorbidae исключительно пресноводное. В ископаемом состоянии планорбиды известны с мезозоя. По анатомическим признакам виды рода Choanomphalus имеют более близкое отношение к роду Gyraulus, объединяемому Я. И. Старобогатовым с родом Anisus, и широко представленному в пресных водах Северного полушария.

Можно предположить, что Choanomphalus отделился от общего с Anisus ствола еще в третичное время и окончательно сформировался в Байкале и других крупных озерах его системы.

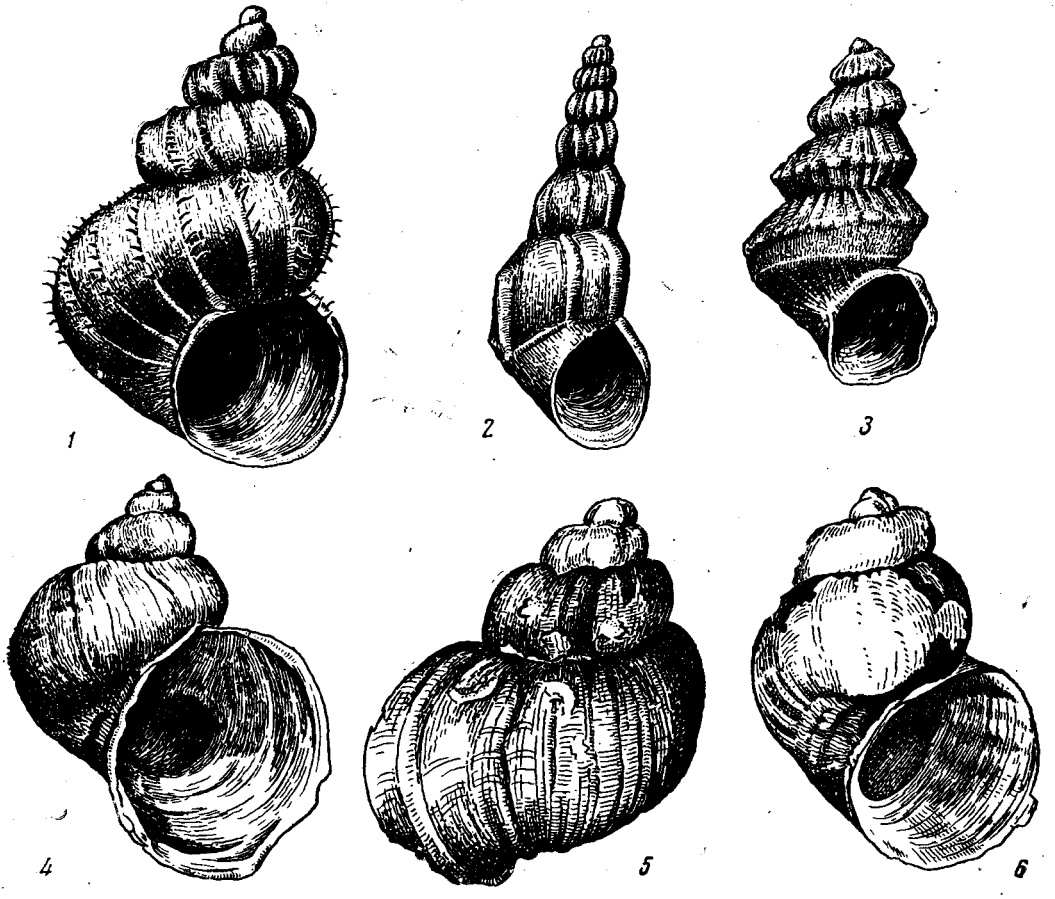


Рис. 55. Байкальские моллюски (по Кожову, 1936б)

1 — Baicalia ciliata, высота раковины до 8 *мм*; *2* — Baicalia carinato-costata, высота раковины до 12 *мм*; *3* — Baicalia variesculpta, высота раковины до 6—8 *мм*; *4*, *5* — Benedictia fragilis W. Dyb., высота раковины до 40—50 *мм*; *6* — Benedictia baicalensi Gerstf., высота раковины до 20—22 *мм*

Близких родственников байкальских анцилид (Pseudancylastrum) до сих пор не найдено ни среди ископаемой, ни среди современной фауны.

На основании анатомических исследований нам удалось показать близкое родство байкальских Benedictiinae с родом Lithoglyphus, представители которого в настоящее время сохранились в Каспийском море (L. caspius), в реках и лиманах Черного моря (L. naticoides), в ряде водоемов юго-восточной Европы, главным образом на Балканах, а также кое-где в Северном Китае (Кожов, 1945, 1950а). Стоит заметить, что в третичных отложениях побережья Байкала Мартинсоном (1948а) обнаружены ископаемые гастроподы, очень напоминающие некоторые современные китайские виды Lithoglyphus. Некоторое сходство Benedictiinae показывают также с североамериканским родом Fluminicola; однако истинное родство их может быть установлено лишь после изучения анатомического строения. Несомненный представитель байкальского рода Kobeltocochlea, K. michnoi найден в монгольском оз. Хубсугул (Lindholm, 1929).

Ясных остатков представителей Benedictiinae в ископаемом состоянии до сих пор не было обнаружено, за исключением третичных террас юго-восточного побережья Байкала (Мартинсон, 1956). Описанные Е. С. Рамельмейер (1935, 1940) из нижнемеловых отложений Забайкалья виды

Benedictia нельзя отнести к современному байкальскому роду Benedictia, так как плохая сохранность раковин из материалов Раммельмейер совершенно исключает возможность точного определения.

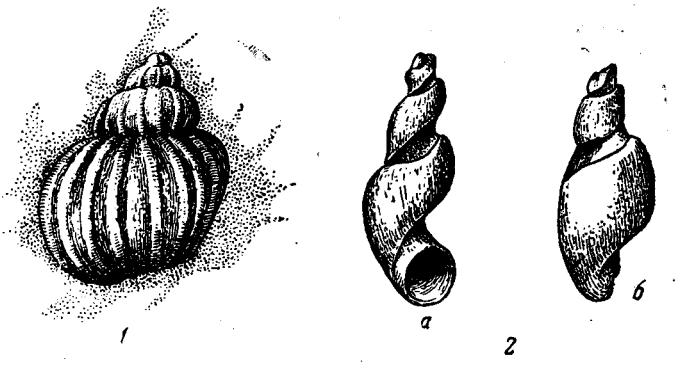


Рис. 56. Моллюски из третичных отложений байкальских террас (по Мартинсону, 1956)

1 — Baicalia duthersioides, высота раковины 4—5 *мм*; *2а* и *б*— Liobaicalia, высота раковины 8 *мм*

Все виды Benedictiinae настолько стенотопны, что, заходя в Ангару, спускаются по ней лишь в самой верхней ее части, недалеко от истока; в соры и заливы они совсем не заходят.

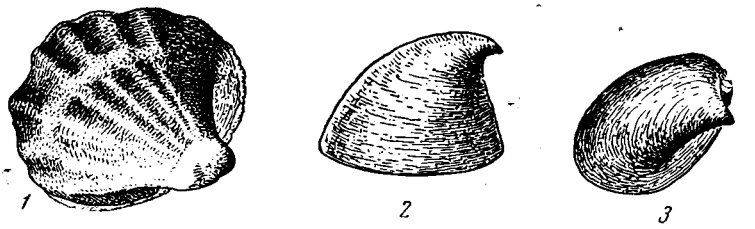


Рис. 57. Байкальские моллюски (по Кожову, 1936б)

1 — Pseudancylastrum kobelti, диаметр раковины 2—4 *мм*; *2—3*— P. sibiricum, диаметр раковины 8 *мм*

Байкальские вальватиды из подрода Megalovalvata не имеют ясных близких связей ни с современными, ни с ископаемыми вальватидами. Правда, в Северной Америке живут несколько видов ребристых, очень мелких вальват (Valvata tricarinata и др.), имеющих некоторое внешнее сходство с ребристой байкальской Valvata piligera. Однако нет достаточных анатомических оснований считать эти американские виды близкими родственниками байкальским; по строению радулы (Walker, 1918) они ближе к широко распространенным Valvata aliena и европейской V. piscinalis, чем к байкальским видам. В ископаемом состоянии форм, несомненно близких к подроду Megalovalvata, также до сих пор не найдено.

Многочисленная группа видов семейства Baicaliidae была неправильно отнесена Тиле (Thiele, 1929, 1931, 1934) и нами к семейству Micromelaniidae, представленному главным образом в Каспийском море (более 20 видов), затем в озерах Охрида и Преспа (около 10 видов) и в лиманах Черного моря (один-два вида).

Анатомические исследования автора (Кожов, 1951) показали, что прежнее мнение о близком родстве Baicaliidae с каспийскими Micromelaniidae не оправдывается. Последние более близки к Hydrobiinae и, в частности, к роду Hydrobia, из которого они и сформировались в сред-

не- и позднетретичное время в дериватах Сарматского моря, тогда как Baicaliidae стоят анатомически совершенно обособленно и далеки как от Hydrobiidae, так и от каспийских Micromelaniidae.

В ископаемом состоянии несомненные Baicaliidae найдены в третичных отложениях на юго-восточном побережье Байкала (рис. 56). Отнесение мезозойской «Cerithium» gerassimowi из юрских или нижнемеловых отложений по Витиму и из других мест Забайкалья к роду Baicalia, как это сделала Е. С. Раммельмейер (1940), по нашему мнению неправильно, так как наряду с известным внешним сходством этих ископаемых моллюсков с башневидными современными Baicalia раковина их несет структуру, чуждую последним. В последнее время Г. Г. Мартинсон (1949б) переименовал мезозойских ископаемых «Baicalia» в Probaicalia.

Недавно обнаружена интересная фауна гаспропод в третичных (миоцен-плиоцен) отложениях Северо-Западного Китая. Раковины гастропод из этих отложений очень похожи на раковины некоторых видов современных и ископаемых Baicaliidae. Г. Г. Мартинсон (1955а, б, 1956, 1959а, б, 1960) прямо относит некоторые из них к роду Baicalia. В своих последних работах этот автор подчеркивает возможную генетическую связь между байкальской и третичной понтокаспийской (балканской) фауной моллюсков. Однако, по нашему мнению, значение этих связей сильно преувеличивается. В основе комплекса пресноводной и солоноватоводной фауны гастропод понто-каспийского бассейна и Балкан стоят Micromelaniidae, Hydrobiinae и Pyrguliinae, не имеющие сколько-нибудь близкого родства с Baicaliidae из Байкала.

В последнее время Г. Г. Мартинсон и С. М. Попова (1959) описали из третичных отложений юга Западной Сибири несколько видов башенковидных гастропод, которые они относят к сем. Baicaliidae и роду Baicalia. Однако возможно, что известное внешнее сходство в строении раковины некоторых башенковидных третичных видов гастропод с байкалиидами является результатом конвергентного развития в сходных условиях.

Естественно предположить, что в третичное время в Центральной Азии был свой центр формирования своеобразной и богатой фауны моллюсков, аналогичный понто-каспийскому и балканскому, однако расцвет этой фауны приходится по времени на более раннюю эпоху, чем в понто-каспийском бассейне и на Балканах.

РЫБЫ. PISCES

В очерке истории исследований Байкала уже указывалось, что начало изучения рыб этого озера было положено Палласом и Георги. Но основы познания ихтиофауны были заложены Б. Дыбовским (1876). В последующие годы и особенно в советский период были выполнены многочисленные исследования систематики, биологии и промысла рыб озера, подробно указанные в вышедшем под редакцией М. М. Кожова и К. И. Мишарина сборнике «Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал» (1958). Там же дана библиография основной литературы по рыбному хозяйству Байкала.

В Байкале, в его сорах и заливах констатировано к настоящему времени 50 видов рыб, относящихся к 9 семействам. Из них семейство голомянковые (Comephoridae) для Байкала эндемично. Это семейство представлено в Байкале единственным родом Comephorus (голомянки) с двумя видами: Comephorus baicalensis (голомянка байкальская или большая) и C. dybowskii (голомянка Дыбовского или малая, рис. 58, *1*). Первый из этих видов был описан еще Палласом (Pallas, 1776, 1811), второй А. А. Коротневым (Korotneff, 1905). Оба вида являются характернейшими обитателями толщи вод открытого Байкала, где они живут на глубине от 0 до 500 *м*, встречаясь и глубже. Длина этих рыбок не превышает

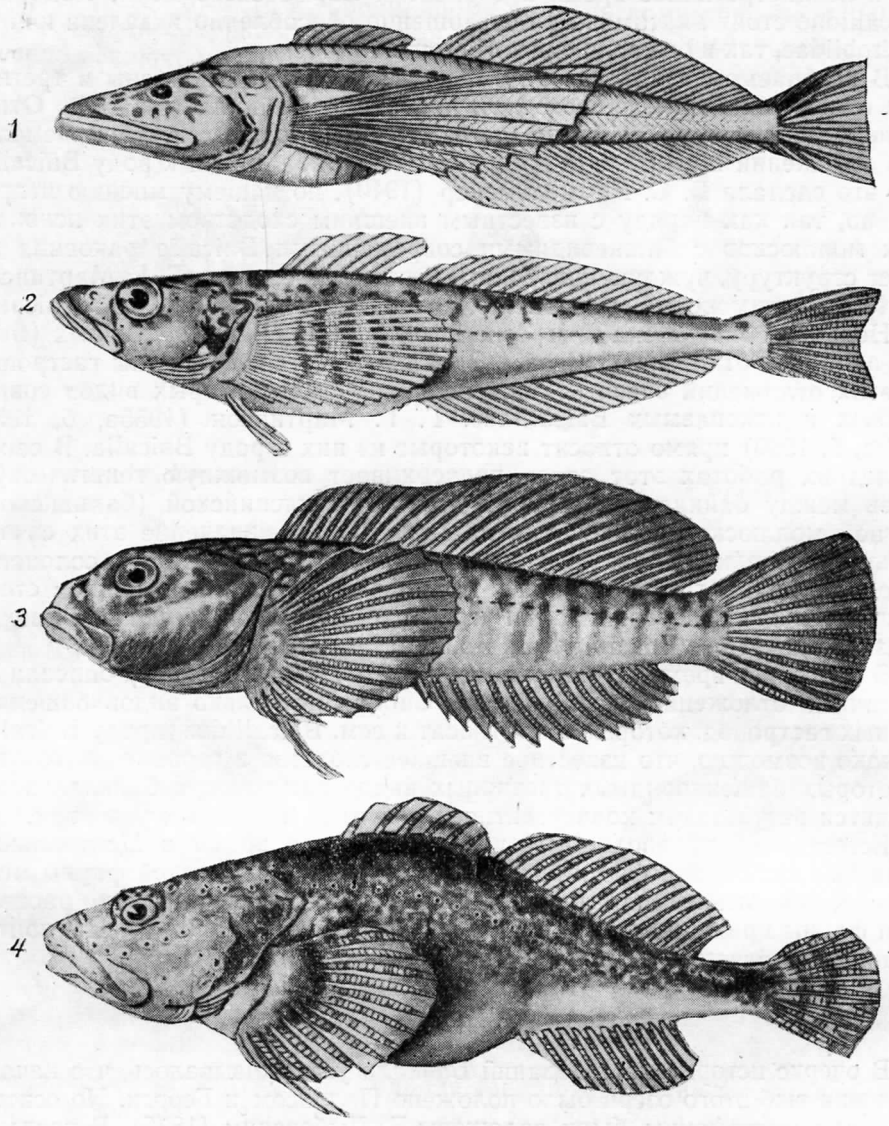


Рис. 58. Байкальские бычки (по Талиеву, 1955)

1 — голомянка малая (Commeforus dybowskii), самка, длина тела до 10—16 *см*; *2* — бычок-желтокрылка (Cottocomephorus grewingki), самка, длина до 10—12 *см*; *3* — красная широколобка (Procottus jettelesi), длина тела до 18 *см*; *4* — большеголовая широколобка (Batrachocottus baicalensis), длина тела до 20 *см*

18—20 *см* (большая голомянка). Тело их совершенно голое (без чешуи), стеклянно-матового цвета с розоватым оттенком, у живых особей сильно просвечивает. Брюшных плавников нет, грудные же очень длинные, достигают почти половины длины тела, голова очень крупная, с сильно развитыми полостями органов боковой линии.

Еще Б. Дыбовским (B. Dybowsky, 1873) установлено, что голомянки икру не откладывают, но рождают живых личинок, число которых у одной самки достигает 2—3 тыс. По наблюдениям Г. Ю. Верещагина (1926, 1937б), Г. Ю. Верещагина и И. П. Сидорычева (1929б) и Е. А. Корякова (1955, 1956, 1958), спаривание у малой голомянки происходит в сентябре — ноябре, а отрождение личинок в феврале — апреле, у большой

спаривание бывает в апреле — июне, отрождение личинок в сентябре — ноябре. Высказанное в свое время Д. Н. Талиевым (1949, 1951) мнение об однополом размножении голомянок не оправдывается.

Голомянки распространены по всему Байкалу, держатся круглый год в его открытых глубоководных районах, избегая заливы, соры и другие мелководные защищенные участки. Осенью замечаются скопления голомянок вблизи берегов в придонных слоях, на глубинах 30—50 *м*. Питаются голомянки бокоплавом Macrohectopus, личинками и мальками бычков, также, по-видимому, и собственными личинками. Молодь питается рачком эпишурой. Запасы голомянок в Байкале (по Корякову, 1958) составляют сотни тысяч центнеров. Однако эти рыбы не стайные, мало подвижные, держатся разрозненно и густых промысловых скоплений не образуют, что является главным препятствием к освоению их промысла. По вкусовым качествам голомянки напоминают желтокрылых бычков, тело их очень жирное (у самок жира 30—35% их веса), богато витамином А. Удельный вес тела очень низок, что облегчает пребывание во взвешенном состоянии в водной толще (Талиев и Коряков, 1949).

Голомянки являются компонентом питания байкальской нерпы.

Семейство бычковых (Cottidae), по последним исследованиям Д. Н. Талиева (1955), представлено в Байкале двумя подсемействами Cottocomephorinae и Abyssocottinae. К подсемейству Cottocomephorinae (голомянко-бычковые) относится 5 родов: Procottus (1 вид, рис. 58, *3*), Metacottus (1 вид), Batrachocottus (4 вида, рис. 58, *4*), Paracottus (4 вида, рис. 59, *2*), Cottocomephorus (2 вида, рис. 58, *2*).

Подсемейство Abyssocottinae включает следующие роды: Cottinella (2 вида), Asprocottus (5 видов), из них один вид описан из оз. Баунт, в бассейне р. Витим, Abyssocottus (5 видов, рис. 59, *1*). Из рода Paracottus известны два вида: P. kneri (рис. 59, *2*) и P. kesleri. Кроме оз. Байкал, последние два вида живут в некоторых озерах байкальского бассейна, в Ангаре; встречаются также в бассейне Лены.

Оба вида рода Cottocomephorus — C. grewingki (бычок-желтокрылка рис. 58, *2*) и C. inermis (бычок-черногривка) являются пелагическими. В отличие от голомянок бычки-желтокрылки придерживаются больше прибрежной полосы Байкала. Икру они откладывают у берегов на мелких местах, преимущественно на каменистых грунтах. Число икринок у самок от 900 до 2400.

Питаются эти бычки планктонными рачками, а летом, в июле-августе, ловят и собственных мальков, которые в громадных количествах концентрируются в это время у берегов.

Наиболее крупные самцы вида C. inermis достигают в длину 16—18 *см*, C. grewingki 11—13 *см*, при весе 15—20 *г*. Несмотря на свою малую величину, эти виды имеют промысловое значение и легко доступны для облова во время нереста и зимовок. Для икрометания бычки-желтокрылки приваливают к берегам густыми косяками, и в это время их ловят вентерями, неводами и т. д. Ход на нерест у бычка-желтокрылки обнаруживается в марте и затягивается до мая-июня. Иногда половозрелые самки с текучей икрой встречаются и позднее. После икрометания самцы охраняют икру в течение двух-трех недель, затем большая часть их, а также и часть самок погибает. В июле-августе значительные массы бычков продолжают держаться у берегов, где истребляют развившуюся из икры собственную молодь. Некоторая часть бычков всех возрастов продолжает оставаться у берегов до глубокой осени. После охлаждения вод они постепенно отходят в более глубокие слои воды, на 50—100—200 *м*, где и зимуют нередко вместе с омулем вблизи обширных мелководий.

Промысел бычков практикуется пока лишь в Малом море и в южной оконечности Байкала. В этих районах добывается в некоторые годы от 15 до 20 тыс. центнеров бычков вентерями, которые устанавливаются

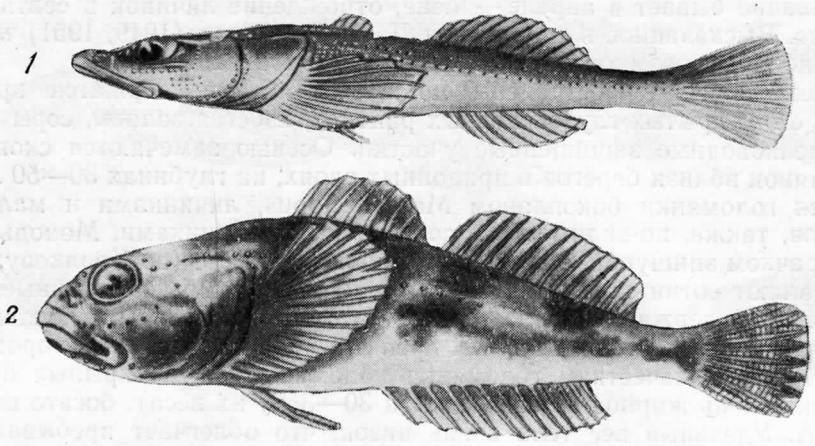


Рис. 59. Байкальские бычки (по Талиеву, 1955)

1 — глубоководный бычок Abyssocottus pallidus, длина до 18 *см*; *2* — каменная широколобка Paracottus kneri, длина до 12 *см*

весной у берегов на пути идущих на нерест стай. Массовое появление вдоль берегов нерестующих косяков желтокрылок наблюдается через промежутки в два-три года.

Молодь желтокрылок является одним из важнейших компонентов пищи омуля, взрослые поедаются тюленем.

Все остальные роды бычкообразных представлены придонными видами, занимающими всевозможные глубины Байкала, но в основной своей массе концентрирующимися в прибрежной полосе. Из них многочисленны на небольших глубинах, преимущественно на каменистых и песчаных грунтах: бычок байкальский (Batrachocottus baicalensis), бычок Ейтелеса (Procottus jeitelesi), бычок Кнера, или каменная широколобка (Paracottus kneri), бычок Кеслера, или песчаная широколобка (P. kessleri).

Виды донных бычков регулярным промыслом не охвачены, хотя запасы их должны быть довольно велики, так как они населяют дно Байкала на всех глубинах и играют важную роль в жизни бентоса, за счет которого они живут, конкурируя с хариусом, сигом и другими придонными промысловыми рыбами. Сами бычки служат пищей некоторых хищных рыб, особенно налима, окуня, щуки, белого хариуса и т. д. (Базикалова и др., 1937; Базикалова и Вилисова, 1959).

Сиговые рыбы в Байкале представлены омулем (Coregonus autumnalis migratorius, рис. 60) и сигами. В Байкале живет не менее четырех рас омуля, а именно: 1) северо-байкальская, мечущая икру в реках Северного Байкала; 2) селенгинская, мечущая икру в р. Селенге; 3) чивыркуйская, нерест которой проходит в реках Чивыркуйского залива и 4) посольская, нерестящаяся в речках, впадающих в Посольский сор (Талиев, 1941; Мухомедиаров, 1942; Мишарин, 1953а, б).

Омуль является исключительно ценной промысловой рыбой в оз. Байкал как по качеству, так и по обилию. Половозрелыми омули становятся на пятом — седьмом году жизни, достигая к этому времени в среднем 30 *см* в длину и 300—450 *г* веса, причем вес самок значительно превышает вес самцов. Старшие возрастные группы достигают 40—45 *см* в длину (8—11-летки) и 1—2 *кг* веса, а в исключительных случаях до 50 *см* в длину и до 3 *кг* и более веса (13-летки).

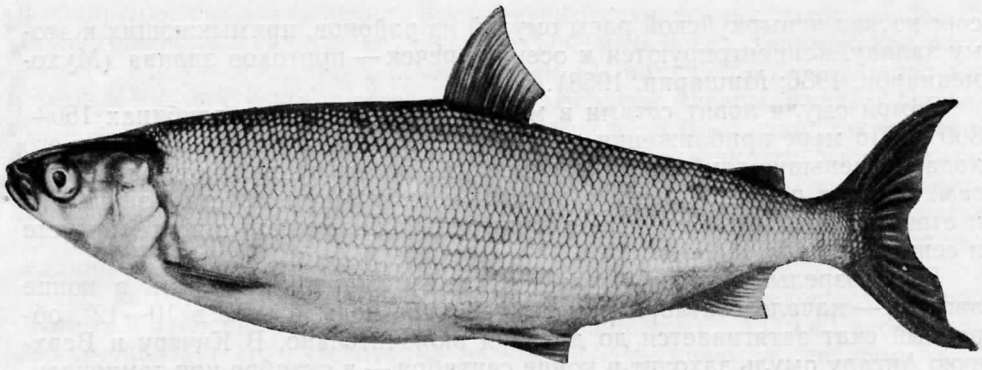


Рис. 60. Омуль (Coregonus autumnalis migratorius), длина половозрелых экземпляров (5—7 лет) до 30—40 *см* (по Мишарину, 1958)

Главнейшими местами концентрации омуля весной и летом являются обширные и богатые жизнью мелководья, в частности Селенгинское мелководье (район дельты р. Селенги), районы к югу и северу от него, пространства перед устьями рек Верхней Ангары и Кичеры, затем Малое море, Чивыркуйский и Баргузинский заливы, район Горячинска и многие другие участки Байкала.

Зимует омуль на глубинах 200—300 *м*, преимущественно вблизи тех же районов, которые служат летом местами весеннего привала и летнего нагула: почти на середине Байкала против дельты р. Селенги в «ямах» и на «свале», в северной части Малого моря у створа, против устьев Верхней Ангары и Кичеры под «обрывом», затем в створе Чивыркуйского залива, вдоль побережья Святого носа в Баргузинском заливе и т. д. Незначительные по величине косяки омуля задерживаются на зимовку во многих других местах как вдоль западного, так и вдоль восточного побережий Байкала. В марте-апреле омуль с мест зимовок начинает двигаться подо льдом к берегам, к местам нагула, а в конце апреля и в мае концентрируется на мелководьях, придерживаясь их до середины июля.

Зимой омуль питается мало, пищей ему в это время служат планктонные рачки, которые сохраняются на зиму в глубинных слоях воды, частично донные гаммариды, бычки и т. д. По мере продвижения к берегам, к местам весеннего привала, питание омуля становится более интенсивным, причем известную роль в питании начинают играть придонные бокоплавы, имагинальные стадии и куколки ручейников, хирономид и т. д. (Шульгина, 1953).

Время массового подхода к берегам косяков омуля весной регулируется степенью прогрева прибрежных вод и поэтому в различные по метеорологическим условиям годы интенсивность и сроки весеннего привала бывают различными.

К середине июля, когда весенний режим вод Байкала сменяется на летний, максимум развития пелагических рачков, важнейшего компонента в пищевом режиме омуля, передвигается в более открытые районы. В связи с этим омуль удаляется от берегов и нагуливается в верхних слоях воды открытых районов.

К этому же времени формируются крупные косяки половозрелых омулей. Из северной и средней части Байкала, в том числе и из Малого моря и частично из Баргузинского залива омуль северной расы устремляется на север к устьям рек Кичеры и Верхней Ангары (Кожов и др., 1958; Мишарин, 1958); из южной и средней части (селенгинская и посольская расы) — к устьям рукавов р. Селенги и речек, впадающих в Посольский

сор; косяки чивыркуйской расы омулей из районов, примыкающих к этому заливу, концентрируются к осени у речек — притоков залива (Мухомедиаров, 1936; Мишарин, 1958).

Зимой омуля ловят сетями в местах его зимовок, на глубинах 150—300 *м*. По мере приближения омуля к берегам сети ставят на путях его хода на меньшие глубины; в мае-июне, во время привала омуля к берегам, главная роль в промысле переходит к большим морским закидным и ставным неводам. Сетной лов занимает важное место в июле, августе и сентябре.

Половозрелые косяки омуля в Селенгу начинают входить в конце августа — начале сентября при температуре воды в реке в 10—12°, обратный скат затягивается до декабря включительно. В Кичеру и Верхнюю Ангару омуль заходит в конце сентября — в октябре при температуре воды в 7—8°, а скатывается в конце октября и в ноябре. В речках Чивыркуйского залива омуль появляется в первых числах октября, при температуре воды в 3,5—4°. Нерестилища представляют собой участки рек с каменисто-галечным или песчано-галечным дном с умеренно быстрым течением. Количество икринок в одной самке колеблется, в зависимости от возраста, от 10—15 до 30—40 тыс. Развитие икры идет до апреля-мая и длится 180—200 дней. Выклюнувшиеся личинки пассивно сносятся течением в Байкал, где и переходят к самостоятельному питанию.

В Селенге основная масса личинок омуля скатывается с нерестилищ в первой половине мая с максимумом между 5 и 15 мая. В течение этого срока сплывают вниз по течению, по-видимому, более 90% всех личинок. Как показали наблюдения С. И. Краснощёкова (1958) и И. Г. Топоркова (устное сообщение), часть личинок задерживается по разливам и заливчикам реки, где и нагуливается, так что скат части личинок затягивается до июня и даже до июля. В открытые воды Байкала личинки и мальки проникают лишь при условии прогрева вод до 8—10° и выше. Так, 26 мая 1954 г. температура воды Байкала против протоки Шаманка, в 2 *км* от берега, была равной 10°, а в 4 *км* лишь 2,8—2,6°. В этой последней зоне личинки в указанное время не встречались. При большой разнице температуры в устьях рек и в Байкале личинки задерживаются в зоне прогретых вод, в протоках, в губах, струях отбойного течения у берегов, в сорах и в других защищенных местах, где вода лучше прогревается. В реке и в Байкале скатывающаяся молодь омуля интенсивно истребляется хищниками — гольяном, ельцом, хариусом, а в Байкале даже самим омулем. В этот период и происходит их массовая гибель, вследствие чего коэффициент промыслового возврата у омуля крайне низок: с естественных нерестилищ из 10 тыс. икринок до промысловых размеров развиваются и выживают 5—7 рыб. Из 100 выпущенных Посольским рыборазводным заводом личинок омуля выживает до промысловых размеров лишь одна рыба (Мишарин, 1953б, 1958).

В октябре-ноябре нагульные, а также отнерестившиеся и скатывающиеся из рек омули отходят на зимовку в глубинные слои.

Запасы омуля в Байкале подвержены сильным колебаниям, зависящим как от интенсивности промысла, так и от природных условий, сопровождающих нерестовой ход, развитие икры и молоди.

История байкальского промысла за 100 лет указывает на то, что максимальные уловы омуля в Байкале наблюдались в сороковых годах прошлого столетия, а также в 1937—1941 гг., когда они колебались в пределах 60—80 тыс. *ц*. В последнее время добыча товарного омуля в Байкале снизилась вследствие переловов производителей при подходе на нерест, во время ската после нереста и вылова молоди в больших количествах. В настоящее время разработаны обширные мероприятия по восстановлению и увеличению запасов омуля путем охраны молоди и производителей и

расширения рыборазведения. Кроме существующего омулевого рыбоводного завода в Посольске, рассчитанного на 600 млн. икринок, построен завод в Малом море (на 200 млн. икринок), намечено строительство заводов в Чивыркуйском заливе, в устьях Верхней Ангары, Кичеры, Селенги и других местах, общей мощностью до 2,5—3 млрд. икринок омуля и сигов. Однако в целях резкого увеличения эффективности рыборазведения совершенно необходимо при заводах предварительно выдерживать омулевую молодь в питомниках, в искусственных и естественных прудах по крайней мере до 1,5—2-месячного возраста, что предохранит ее от выедания хищниками, а также и от голода в мае и июне.

Из сигов в Байкале водятся несколько форм, еще недостаточно изученных и относящихся к широко распространенному в Азии и Европе виду Coregonus lavaretus. Некоторые из этих форм являются озерными, т. е. нерест их проходит в самом озере, таковы, например: маломорский сиг (C. lavaretus baicalensis) и чивыркуйский сиг (C. lavaretus baicalensis natio dybowskii) (Крогиус, 1933; Мишарин, 1947). Другие сиги Байкала являются речными, т. е. нерест их проходит в реках. Речные формы, по Ф. В. Крогиус (1933), ближе к европейской форме сигов — C. lavaretus pidschian. Байкальские сиги достигают 5—8 *кг* веса и 60—75 *см* в длину при возрасте в 15—20 лет (Малое море).

Нерестуют озерные сиги на мелководьях, защищенных от сильного волнения и богатых подводной растительностью, в Малом море, например в заливе Мухор, в полосе сильного течения, направленного от устья р. Сармы к проливу Ольхонские ворота. Массовый нерест маломорского сига приходится на ноябрь. Половозрелыми сиги становятся: самцы на 5—6, самки на 7—8 году. Индивидуальная плодовитость у маломорского сига — от 20 до 90 тыс. икринок. В августе сиги, собираясь в косяки, подвигаются к берегам, а половозрелые устремляются к местам нереста, к районам с богатой донной растительностью. Концентрируются они у мест нереста осенью, в октябре — ноябре. В это время и проходит в основном сиговый промысел.

Сиги питаются бентосом, главным образом моллюсками и гаммаридами, и поэтому придерживаются богатых бентосом участков дна, преимущественно на глубинах до 20—120 *м*, а зимой, вероятно, значительно более глубоких. Весной наблюдается подход сигов к берегам вместе с омулем, но сравнительно в незначительных количествах (преимущественно молодь). Подход к рекам речных сигов приурочен к августу. Известен заход сигов для нереста в реки Селенгу, Турку, Баргузин, Верхнюю Ангару, Кичеру. В р. Баргузин сиг заходит из Байкала во второй половине августа, а на нерестилищах, удаленных от устья на 250 *км*, появляется во второй половине сентября.

За последние годы добывали по всему Байкалу до 2000 *ц* сига в районах Маломорском, Селенгинском, Баргузинском, Чивыркуйском и Северобайкальском.

Как уже отмечено, промысел сигов приурочен преимущественно ко времени нерестового хода и к местам нерестилищ, что, конечно, подрывает их запасы. На прирост стада сигов в Байкале без рыбоводных мероприятий рассчитывать нельзя, несмотря на весьма благоприятные кормовые условия для его роста и нагула в Байкале, особенно в таких районах как Малое море, Чивыркуйский и Баргузинский заливы, Селенгинское мелководье и т. д. (Мишарин, 1954).

Из рода хариусов (Thymallus) в Байкале известны две разновидности широко распространенного в Сибири вида T. arcticus: T. arcticus baicalensis (черный хариус) и T. arcticus brevipinnis (белый хариус) (Дорогостайский, 1923а; Световидов, 1931; Тугарина, 1956а, б). Белый хариус, а по-видимому также и черный хариус являются эндемичными для Байкала. Окраска черного хариуса сильно варьирует, однако она

вообще более темная, чем у белого хариуса, отличающегося также более высоким и крупным телом и высокой упитанностью. Белый хариус водится по всему Байкалу, но больше всего вдоль восточных берегов, предпочитая песчаные, богатые кормом приглубые участки дна. Черный хариус распространен всюду и населяет преимущественно каменистые грунты вдоль прибрежной полосы, на небольших глубинах.

Черный хариус мечет икру ранней весной в небольших речках — притоках Байкала. Белый хариус предпочитает для икрометания более крупные притоки. В такие реки, как Селенга, он начинает заходить с августа и продолжает ход до декабря и, возможно, в продолжение всей зимы, но нерестится он весной на быстром течении в Селенге и ее притоках.

Обе расы хариусов питаются преимущественно гаммаридами, личинками водных насекомых: ручейников, хирономид и т. д., а также моллюсками и молодью бычков. В промысле хариусы занимают довольно заметное место, но абсолютная добыча их все же невелика, не более 3—4 тыс. *ц* в год.

На количество хариуса в Байкале оказывает отрицательное влияние недостаток удобных для икрометания речек. Например, вдоль всего восточного берега Байкала имеется лишь четыре-пять небольших речек, пригодных для захода и икрометания хариуса. Поэтому совершенно необходимо массовое развертывание рыбоводных мероприятий в речках Байкала, что вполне возможно и доступно при затрате очень небольших средств.

Такие представители лососевых, как таймень, ленок, голец или даватчан (Salvelinus alpinus erithrinus), в Байкале малочисленны и живут главным образом лишь вблизи устьев рек, а голец изредка встречается только около устья р. Фролихи, впадающей в Байкал в северной его части.

Семейство осетровых представлено в Байкале подвидом обыкновенного осетра — сибирским осетром (Acipenser baeri stenorhynchus). Осетр в Байкале живет на обширных мелководьях, в крупных заливах и вблизи устьев крупных рек, которые служат местом нереста. Главные места концентрации осетров в Байкале в настоящее время: придельтовый район р. Селенги, включая залив Провал, затем заливы Баргузинский и Чивыркуйский, предустьевые участки Верхней Ангары (здесь они очень малочисленны). Летом, особенно в августе, когда прибрежные воды Байкала прогреваются до 10—15°, осетры в поисках пищи расселяются вдоль побережья довольно далеко от обычных мест обитания и единично встречаются вдоль западного берега. В реки осетр начинает заходить ранней весной перед вскрытием их ото льда (Егоров, 1947).

В конце прошлого столетия в Байкале и в нерестовых реках (Селенга, Верхняя Ангара, Баргузин) добывали свыше 1000 *ц* осетров, из них более половины — в Селенгинском районе. Однако из-за неограниченного вылова в реках на нерестилищах и во время хода на нерест, а также из-за истребления молоди стадо осетров было разгромлено, и осетровый промысел в начале XX столетия упал до ничтожных размеров. С 1943 г. введен запрет на лов осетра, и запасы его постепенно возрастают.

Крупные осетры из Байкала весят до 115 *кг* при длине 120—180 *см*.

Семейство карповых представлено в Байкале общесибирскими озерно-речными видами, ютящимися преимущественно по сорам, заливам, предустьям рек и в прибрежных мелководных районах Байкала. Из карповых более видное место в количественном отношении принадлежит сороге (Rutilus rutilus lacustris) и ельцу (Leuciscus leuciscus baicalensis), водится также язь (Leuciscus idus). Всего добывают карповых в Байкале, в его сорах, устьях рек и т. д. до 10—12 тыс. *ц* в год, главным образом сороги и ельца.

В 1943—1944 гг. Сибрыбводом по нашей рекомендации в Посольский сор выпущено свыше 1000 экз. амурского сазана разного возраста. Сазан в сорах и в прибрежной зоне Байкала показал хороший рост, а для икрометания нашел удобные нерестилища в дельтовом участке Селенги и в других притоках. В настоящее время сазан широко расселился в прибрежной зоне Селенгинского мелководья, проник в систему оз. Гусиного, а по притоку Селенги Хилку — в Беклемишевские озера Читинской области.

Семейство окуневых представлено в Байкале окунем. Окунь живет в сорах на мелководьях, в закрытых заливах, но летом, а иногда и зимой, выходит в открытые участки Байкала, концентрируясь преимущественно вблизи устьев рек, соров и заливов; в августе его можно встретить вдоль открытого побережья.

Из семейства щуковых в соровой системе Байкала живет щука.

Семейство Gadidae (тресковые) в Байкале представлено двумя расами налима (Lota lota), еще недостаточно изученными. Одна из рас живет вдоль открытого побережья Байкала, другая связана в своем обитании с реками и предустьевыми районами. Промысловое значение налима невелико, однако запасы его в Байкале, очевидно, довольно крупные, позволяющие рассчитывать на ежегодный улов до 5 тыс. *ц*.

Кроме отмеченных здесь рыб, в Байкале встречаются сибирский голец (Nemachilus barbatulus toni), щиповка (Cobitis taenia sibirica), гольяны (Phoxinus percnurus, P. phoxinus, возможно, P. lagowskii), изредка встречается пескарь (Gobio gobio cynocephalus) и даже карась (Carassius carassius).

В последние годы в Байкал проник по системе Хилок — Селенга амурский сом (Parasilurus asotus). Он был переселен рыбаками из р. Онон (бассейн Амура) в 1932 г. в оз. Шакша Читинской области, из которого вытекает Хилок (Талиев, 1951б).

Из констатированных в Байкале 50 видов рыб, 25 относится к Cottoidei.

С 1937 по 1956 г. добыча учитываемой рыбы по всему Байкалу вместе с сорами достигла в среднем 80—90 тыс. *ц* в год, из них омуля до 70%. Если принять во внимание, что не менее 30% добываемой рыбы не учитывается статистикой, общий годовой вылов всей рыбы в Байкале, в прилегающих к нему озерах и нижних участках рек — притоков в десятилетие 1946—1956 гг., вероятно, близок к 120—130 тыс. *ц*, из которых 75% составляет омуль. При расчете на всю площадь Байкала (округленно 3 000 000 *га*), количество добываемой товарной рыбы с одного гектара равно 4 *кг*. Но если принять во внимание, что байкальский промысел, как правило, не выходит за пределы 250—300 *м* и что площадь мелководий до этих глубин в Байкале не превышает 600 тыс. *га*, количество рыбы, добываемой с гектара промышляемой площади, оказывается в Байкале равным 18—20 *кг*.

Более подробные сведения о рыбах и рыбных промыслах оз. Байкал изложены в указанном выше сборнике «Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал» (1958).

Перейдем к рассмотрению вопроса о родственных связях рыб Байкала с рыбами из других стран.

Как было показано А. П. Березовским (1927) и Ф. Б. Мухомедиаровым (1942), байкальский омуль очень близок к ледовитоморскому омулю, в частности, к его енисейской расе (Coregonus autumnalis). По общепринятому мнению, омуль проник в Байкал по системе Енисей — Ангара в четвертичном периоде из Ледовитого океана (Черский, 1877).

Наиболее интересной группой из рыб Байкала является эндемичное семейство голомянковых (Comephoridae), а также и все другие бычкообразные Байкала.

Весьма замечательным является находка одного из представителей байкальского рода Asprocottus в крупных озерах Ципинской (Баунтовской) системы в бассейне р. Витим. Как было отмечено ранее, в этих же озерах живет байкальская полихета Manayunkia.

Д. Н. Талиев (1946, 1955) считает, что немногие исходные формы для байкальских бычков-подкаменщиков жили в морях, омывающих восточные берега Азии. Проникли они в Байкал в конце третичного периода по рекам. Их предки произошли от родов Mesocottus и Trachidermis из дальневосточных морей. Paracottus kneri и P. kessleri, по мнению Талиева, ведут начало также от дальневосточных форм. Л. С. Берг считает, что байкальские бычки-подкаменщики являются реликтами пресноводной верхнетретичной сибирской фауны и что предположение о происхождении Limnocottus и вообще байкальских Cottocomephorinae от Mesocottus не имеет никаких оснований (Берг, 1949а). Что касается голомянок, то Берг считал, что ближайших родичей им нет ни в пресной, ни в морской воде.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ. MAMMALIA

Млекопитающие в Байкале представлены единственным видом из отряда ластоногих, байкальским тюленем, или нерпой (Phoca sibirica, рис. 61). Это крупное животное, достигающее в длину 1,65 *м* (от конца носа до конца задних ластов), весом от 50 до 130 *кг*. Окраска взрослых особей на спине серебристо-серая, на брюхе светлая, с примесью желтого цвета.

Байкальская нерпа живет по всему Байкалу, но главные места ее концентрации — это районы северной и средней части озера. О численности нерпы в Байкале можно судить по цифрам ежегодных заготовок нерпичьих шкур промысловыми организациями. По всему Байкалу их заготовляют в разные годы от 2—3 до 5 тыс. штук. По данным Н. С. Свиридова и П. И. Мартынова (устное сообщение), в Байкале в настоящее время стадо нерпы составляет примерно 25—30 тыс. штук.

У нерпы ценится шкура, идущая на различные грубые меховые изделия, жир находит применение как пища и как технический жир, мясо также съедобно.

Период размножения у байкальской нерпы приходится на май-июнь, когда стада половозрелых особей собираются в малодоступные участки побережья. Продолжительность беременности 9 месяцев, детеныш обычно один. Рождаются детеныши в феврале-марте. В течение 1,5—3 месяцев самки кормят его молоком, а затем приучают к рыбе. Половозрелость наступает на четвертом году как у самцов, так и у самок (Сватош, 1925; Иванов, 1938). Питаются нерпы рыбой, преимущественно байкальскими бычками, особенно голомянкой и желтокрылым бычком. Местами летних лежбищ нерпы служат прибрежные районы вдоль открытого побережья Байкала и в крупных заливах. В зимнее время нерпы сообщаются с воздушной средой через отверстия во льду (отдушины), которые устраиваются еще в период ледостава и поддерживаются в течение всей зимы. Самки рождают детеныша на льду, для чего устраивают логовище в торосистых участках ледяного покрова, в снежных заносах, вблизи отдушин. В конце зимы, в марте-апреле, в солнечные дни нерпы часто выходят на поверхность льда и греются на солнце, чем и пользуются охотники-нерповщики.

Охота на нерпу проходит ранней весной. Убивают нерпу из нарезного оружия, подкрадываясь на выстрел к лежащему на льду у «продушины» животному, пользуясь саночками с маскировочным парусом из белого материала.

По своим морфологическим признакам байкальская нерпа, как указывает С. И. Огнев (1935), близка к каспийскому тюленю Phoca caspica.

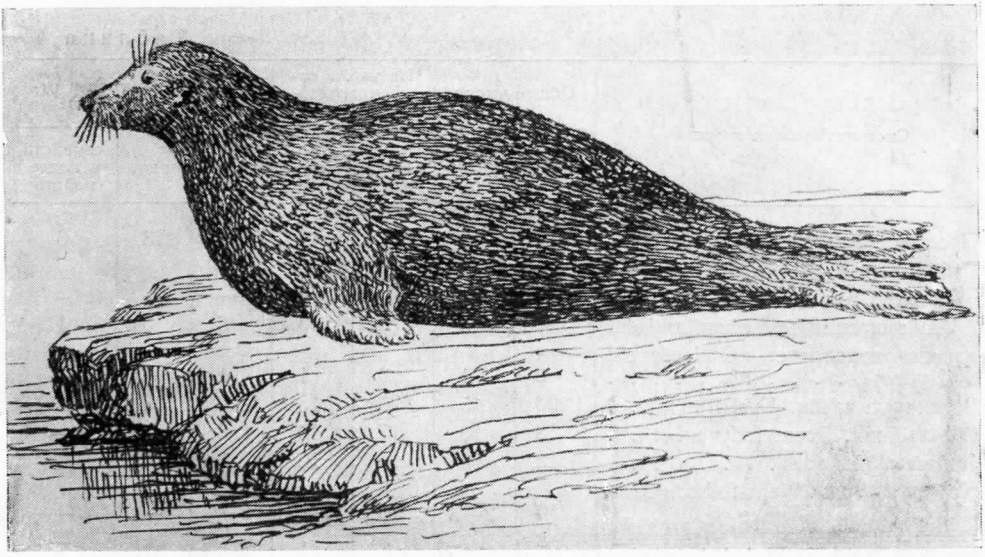


Рис. 61. Байкальский тюлень, или нерпа (Phoca sibirica), длина тела до 165 *см*, вес до 130 *кг*. Рис. Б. И. Лебединского

Однако большинство исследователей придерживается предположения И. Д. Черского (1877) о том, что нерпа проникла в Байкал из Ледовитого океана через систему Енисей — Ангара в ледниковую эпоху, одновременно с омулем. Такое предположение получает подтверждение со стороны паразитологических исследований. На байкальской нерпе паразитирует вошь Echinophtyrius horridus baicalensis, очень близкая к этому же виду, паразитирующему на северных тюленях (Acc, 1935). Нематода Contracaecum osculatum baicalensis, паразитирующая на байкальском тюлене, относится к виду, широко распространенному также у тюленей северных морей. У каспийского тюленя этот паразит отсутствует (Мозговой и Рыжиков, 1950).

По Д. Н. Талиеву (1940), основывающемуся на реакции преципитации, байкальский тюлень обнаруживает более близкое родство с ледовитоморскими формами тюленей (Новая земля, Белое море) нежели с каспийской.

Очевидно гипотеза о происхождении байкальского тюленя от одной из форм ледовитоморского северного вида Ph. hispida более вероятна.

ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ О СОСТАВЕ ФАУНЫ БАЙКАЛА И ПОЛОЖЕНИЕ ЕЕ В СИСТЕМЕ БИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ДЕЛЕНИЙ

Из приведенного выше обзора видно, что число видов животных, известных в настоящее время в Байкале, более 1200. Они распределяются по следующим группам (табл. 4).

Далеко не о всех группах животных наши познания достаточны. Такие группы, как ресничные черви, нуждаются в систематическом отношении в коренной переработке; о тихоходках и свободно живущих нематодах сведения крайне отрывочны. Необходимы дальнейшие исследования, чтобы пополнить все эти пробелы. Кроме того, следует сказать, что и хорошо исследованные группы животных (например, инфузории, гаммариды и др.) нуждаются в основательной ревизии, так как при высокой изменчивости, свойственной байкальским животным, значительное

Таблица 4

Систематическая группа	Общее число		Из них-в открытом Байкале		Число эндемиков в открытом Байкале		
	видов	родов	видов	родов	видов	родов	семейств и подсемейств
Простейшие. Protozoa	317	80	110	45	90	13	3
Губки. Porifera							
Бодяги. Spongilidae	4	2	—	—	—	—	—
Любомирскииды. Lubomirskiidae	6	3	6	3	6	3	1
Кишечнополостные. Coelenterata (Hydra)	2	1	2	1	1	—	—
Ресничные черви. Turbellaria	90	15	90	15	90	13	1
Сосальщики. Trematodes	18	10	17	10	6	—	—
Ленгецы. Cestodes	12	10	12	10	—	—	—
Круглые черви. Nematodes:							
Свободноживущие	10	2—3	10	2—3	5—6	—	—
Паразитические	8	7	8	7	3—4	2	—
Колючеголовые. Acanthocephala	3	3	3	3	2	—	—
Коловратки. Rotatoria	48	21	12	6	5	—	—
Многощетинковые. Polychaeta.	1	1	1	1	1	—	—
Малощетинковые. Oligochaeta	62	23	48	20	45	2	—
Пиявки. Hirudinea	17	10	10	4	10	1—2	—
Мшанки. Bryozoa	5	3	1	1	1	—	—
Ракообразные. Crustacea:							
Каланоиды. Calanoida	5	4	3	3	1	—	—
Циклопы. Cyclopoida	25	7	19	6	16	—	—
Паразитические. Parasitica	13	7	13	7	2—3	1	—
Харпактициды. Harpacticoida	43	9	43	9	38	—	—
Ракушечковые. Ostracoda	33	3	31	3	31	—	—
Ветвистоусые. Cladocera	10	7	2	2	—	—	—
Батинеллиды. Bathynellidae	2	1	2	1	2	—	—
Равноногие. Isopoda (Asellus)	5	1	5	1	5	—	—
Гаммариды. Gammaridae	240	35	239	34	239	34	—
Хелицеровые. Chelicerata:							
Клещи. Acari	6	4	5	3	3	—	—
Трахейные. Tracheata:							
Ручейники. Trichoptera	36	8—9	16	3	13	2	—
Веснянки. Plecoptera	2?	2?	1?	1?	1?	—	—
Хирономиды. Chironomidae	60	20	22	10	11	(1 подрод)	—
Вши. Anoplura Parasita	1	1	1	1	—	—	—
Тихоходки. Tardigrada	1	1	1	1	?	—	—
Моллюски. Mollusca							
Брюхоногие. Gastropoda	72	12	55	8	53	6	3
Двустворчатые. Bivalvia	12	3	3	3	3	—	—
Позвоночные. Рыбы. Pisces							
Бычки-подкаменщики. Cottoidea	25	9	25	9	23	8	3
Прочие рыбы	25	18	25	18	—	—	—
Млекопитающие	1	1	1	1	1	—	—
Всего	1219	346	842	253	708	87	11
%	—	—	100	100	82	34	

Примечание. В список не вошли поденки, встречающиеся в бухтах и сорах, но не живущие в открытых водах. Стрекозы и другие насекомые, личинки которых живут в сорах и бухтах, не исследованы и поэтому в список также не внесены.

число видов, описанных по недостаточному материалу, может оказаться формами внутривидовой изменчивости.

Число эндемичных видов, из числа живущих в открытых водах Байкала, составляет не менее 82% общего числа видов. Эндемичны 87 родов и 11 семейств и подсемейств (см. табл. 4).

Благодаря глубокому своеобразию байкальской фауны, затруднительно определить для нее место в существующем зоогеографическом районировании. Л. С. Берг (1909), основываясь на фауне рыб, выделил Байкал в особую байкальскую подобласть Голарктики. Г. Ю. Верещагин (1940а, б) считал, что включение Байкала в систему зоогеографических подразделений, существующих для обычных, континентальных вод, вообще неправильно, так как отличия фауны Байкала от фауны вод окружающей его страны не только очень резкие, но и базируются на иной генетической основе. Эти отличия аналогичны отличиям между фауной морей и фауной окружающих эти моря континентальных вод. Ссылаясь на Экмана, который выделял каспийскую фауну из существующей системы зоогеографических делений в особую сарматскую фауну, Г. Ю. Верещагин считает более правильным расценивать байкальскую фауну особой биогеографической единицей, промежуточной между морскими и пресноводными единицами.

Это мнение Г. Ю. Верещагина подчеркивает весьма существенный момент в истории фауны Байкала (как и Каспия и других аналогичных древних великих озер) — ее самобытность. Тем не менее, выделение Байкала из существующих зоогеографических делений в виде самостоятельной высшей зоогеографической единицы, как это предлагает Г. Ю. Верещагин, едва ли будет правильным. Несмотря на глубокий эндемизм байкальской фауны, ее история, как будет показано ниже, все же тесно связана с историей современной фауны Палеарктики и противопоставлять ее последней в качестве равноценной зоогеографической единицы нет оснований.

Глава вторая

КРАТКИЙ ОЧЕРК ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В настоящей главе сведения о флоре даются лишь в той мере, в какой это необходимо для освещения вопросов о распределении и истории животной жизни в Байкале.

Работами К. И. Мейера (1930 и др.), С. М. Вислоуха (Wislouch, 1924), В. Н. Яснитского (1931, 1936, 1956), Б. В. Скворцова (Skvortzov, 1937; Skvortzov a. Meyer, 1928), А. П. Скабичевского (1929, 1936, 1952), Н. Л. Антиповой (1955, 1956а, б), а также других исследователей установлено наличие в Байкале в его заливах, сорах, предустьях рек и т. д. 566 видов водорослей с 162 разновидностями, описанными как подвиды, формы, вариации и т. д. Из них примерно половина встречается в открытом Байкале с его слабо защищенными от ветров бухтами и обширными заливами, остальные живут лишь в сорах и глухих мелководных участках губ и заливов. Среди водорослей 35% (более 100 видов и 80 разновидностей) пока известны только из Байкала.

Ниже даются количественные данные о видовом составе различных групп водных растений Байкала.

Кроме водорослей, в Байкале обнаружены около 20 видов цветковых водных растений: рдесты, уруть, роголистник, водяная гречиха, тростник, камыш, ежеголовник, кубышка и много других обычных озерных видов. Но все они густо заселяют лишь соры, глухие бухты и тому подобные участки. В открытых водах Байкала высшая цветковая гидрофлора представлена лишь одним-двумя видами рдестов и урутью, рассеянными разрозненными кустиками и незначительными скоплениями по песчаному дну более или менее защищенных от сильного волнения прибрежных участков.

В открытой литорали Байкала встречается также лишайник Collema Ramenskii, образующий на камнях «курчавые» кустики, состоящие из ветвящихся, глубоко изрезанных лопастей.

Перейдем к краткой характеристике отдельных групп водорослей, живущих в Байкале.

Синезеленые водоросли (Cyanophyta) в Байкале представлены более чем 70 видами, но из них лишь 30 встречаются в открытых районах Байкала и преимущественно вблизи устьев рек, мелководных заливов и бухт. Из планктонных синезеленых водорослей, встречающихся в открытых участках Байкала, следует отметить Anabaena flos-aquae, A. lemmermannii, A. spiroides, Aphanizomenon flos-aquae, Gloeorichia echinulata. Эти водоросли нередко обусловливают «цветение» воды летом в прибрежных участках, в предустьях рек, губах, заливах, а после продолжительных

Таблица 5

Число видов и форм водорослей, обнаруженных в Байкале, в его сорах, бухтах и заливах

(Составлена О. М. Кожовой)

Группа водорослей	Число известных видов	Кроме того, число разновидностей тех же видов
Синезеленые водоросли. Cyanophyta		
Класс хроококковые. Chroococceae	15	2
Класс хамесифоновые. Chamaesiphoneae]	2	—
Класс гормогониевые. Hormogoneae	56	5
Итого: Cyanophyta	73	7
Красные водоросли. Rhodophyta	2	—
Золотистые водоросли. Chrysophyta		
Класс хризомонадовые. Chrysomonadineae	9	2
Класс хризокапсовые. Chrysocapsineae	1	
Класс хризосферовые. Chrysosphaerineae	1	—
Класс хризотрихиновые. Chrysotrichineae	1	—
Итого: Chrysophyta	12	2
Диатомовые водоросли. Bacillariophyta		
Класс центрические. Centricae	19	4
Класс пенатные. Pennatae	315	139
Итого: Bacillariophyta	334	143
Желтозеленые водоросли. Xanthophyta		
Класс разножгутиковые. Heterocontae	5	
Пирофитовые водоросли. Pyrrophyta		
Класс перидинеи. Peridineae	7	1
Эвгленовые водоросли. Euglenophyta	3	—
Зеленые водоросли. Chlorophyta		
Класс вольвоксовые. Volvocineae	5	—
Класс хлорококковые. Chlorococcineae (Протококковые. Protococcineae)	37	5
Класс улотриксовые. Ulothrichineae	32	1
Класс сифонокладиевые. Siphonocladineae	15	2
Классы отдела коньюгат. Conjugatae	41	1
Итого: Chlorophyta	130	9
Харовые водоросли. Charophyta	3	—
Всего:	566	162

теплых штилевых дней «цветение» иногда охватывает и более открытые участки, расположенные по соседству с мелководьями.

Из бентосных синезеленых водорослей наибольшее значение имеет Tolypothrix distorta и Stratonotsoc verrucosum, густо заселяющие литораль крупных заливов. В некоторых бухтах в громадном количестве развивается Sphaeronostoc pruniforme.

Из красных водорослей известно два вида из соров и устьев рек.

Золотистых водорослей в Байкале обнаружено 12 видов, из них Mallomonas два вида, Dinobryon четыре вида, затем по одному виду из родов Uroglena, Chrysosphaerella, Synura, Tetrasporopsis, Chrysothallus, Epichrysis. Последние три рода считались ранее эндемичными для Байкала. Однако в последние годы представители этих родов обнаружены и в некоторых водоемах Европы (Матвиенко, 1954).

В открытых районах Байкала обычен Dinobryon cylindricum, появляющийся в некоторые годы в большом количестве в весенне-летний период. Летом в открытых районах появляется также Dinobryon divergens, более обычный, однако, лишь на мелководьях. Другие виды Dinobryon (D. sociale, D. sertularia) встречаются лишь в заливах.

В пелагиали обычен эндемичный вид Epichrysis melosirae, появляющийся в большом количестве на нитях массовой планктонной диатомеи Melosira baicalensis. В литорали открытого Байкала нередко встречается Mallomonas sp.

Другие виды планктонных золотистых водорослей обнаружены лишь в предустьях рек и в мелководных закрытых бухтах, хотя летом они и выносятся нередко в прилегающие открытые районы озера.

Из бентосных Chrysophyta заслуживает внимания эндемичный вид Tetrasporopsis reticulata — водоросль, в виде широкой (5—15 *см*), очень тонкой, скользкой и слизистой на ощупь пленки неопределенных очертаний с прорванными бахромчатыми краями. Цвет ее темно- или светло-бурый, иногда оливково-бурый. Эта водоросль или свободно плавает в воде среди камней или прикрепляется к этим последним короткой довольно толстой «ножкой» (Мейер, 1930). Распространена эта водоросль всюду в литорали Байкала на каменистых грунтах.

Chrysothallus baicalensis живет на стебельках водоросли дидимосфении.

Диатомовые водоросли по обилию видов занимают первое место среди других групп. Установлено наличие 334 видов этой группы в Байкале, что составляет 60% общего числа всех видов водорослей. Из них около 33% эндемичны.

Диатомеи играют исключительно важную роль в биологической продуктивности Байкала. В толще вод открытых районов они составляют главную долю фитопланктона. В литорали Байкала они поселяются на донных водорослях, на камнях и прочих грунтах, составляя основную массу пищи для многочисленных бентосных животных.

Из планктонных диатомей в открытом Байкале исключительно важное значение имеют Cyclotella baicalensis (рис. 62, *7*), C. minuta, Melosira baicalensis (рис. 62, *8*), M. islandica subsp. helvetica (рис. 62, *9, 10*), Stephanodiscus binderanus (рис. 62, *11*), Synedra ulna var. danica и S. acus var. radians.

Кроме указанных выше диатомей, в планктоне открытых вод Байкала в летнее время встречается Asterionella formosa, но более обильно она представлена в предустьях рек, в заливах и других мелководных районах.

В мелководных районах летом встречаются также несколько видов рода Fragilaria. Из них в открытых районах по соседству с мелководьями в небольшом количестве появляется иногда F. crotonensis и F. capucina, выносимые течениями. В мелководных районах встречаются летом также виды рода Tabellaria: T. fenestrata, T. flocculosa.

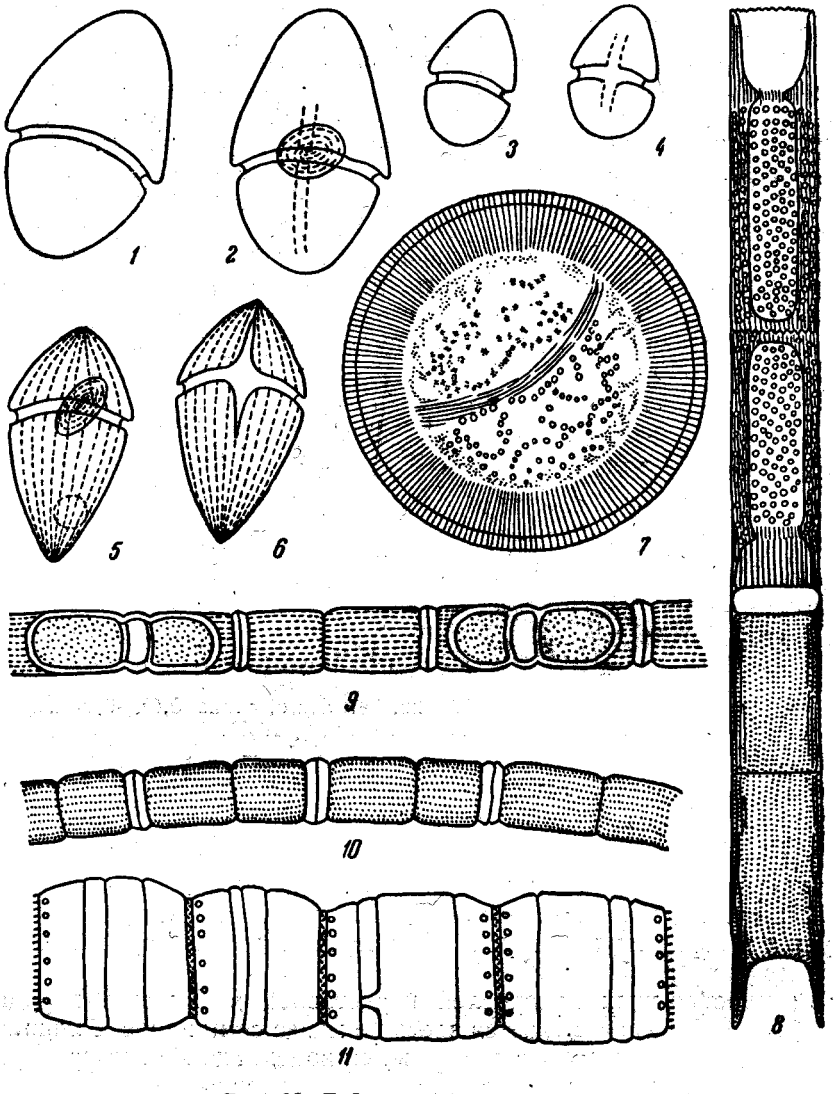


Рис. 62. Байкальские водоросли

1—6— Peridinea: *1, 2*— Gymnodinium baicalense, длина клетки 0,05—0,09 *мм*; *3, 4*—Gymnodinium baicalense var. minor; *5, 6*— Gymnodinium coeruleum, длина клетки 0,04— 0,05 *мм* (по Антиповой, 1955); *7—11*— Diatomea: *7* — Cyclotella baicalensis, диаметр клетки 0,095—0,113 *мм*; *8* — Melosira baicalensis; *9* — Melosira islandica helvetica, диаметр клетки 0,003—0,028 *мм*, колония со спорами; *10* — то же, общий вид колонии; *11* — Stephanodiscus binderanus, диаметр клетки 0,04—0,25 *мм*; (7—10 по Скабичевскому, 1952)

Указанными выше диатомеями почти исчерпываются планктонные формы открытого Байкала. Все остальные планктонные диатомеи живут лишь в сорах, глухих бухтах и предустьях рек.

Несмотря на важное значение планктонных диатомовых в жизни толщи вод Байкала, число видов их едва ли достигает 5—6% общего числа всех видов диатомей Байкала. Громадное большинство их относится к эпифитам, поселяющимся на водорослях, камнях, песчинках и т. д. Отрываясь от дна, они нередко встречаются в значительном количестве в толще вод литорали и даже по соседству с нею, в глубоководных участ-

ках. Из них особенно часто попадают в планктонную сеть Ceratoneis arcus, виды родов Gomphonema, Navicula и др.

Эпифиты заселяют дно не только в литорали, но заходят, постепенно разрежаясь, далеко за ее пределы до глубины 60—70 *м*, а возможно, и глубже. Из них наиболее важное значение имеют виды родов Gomphonema и Didymosphaenia, всюду распространенные в Байкале и покрывающие камни прибрежной полосы сплошным слоем желтовато-белесоватого войлока.

Среди живущих в Байкале эпифитных и донных диатомей около двух третей являются широко распространенными в пресных водах Европы и Азии. Однако имеются виды с весьма разорванным ареалом; некоторые виды, обитающие в Байкале, живут также в солоноватых водоемах.

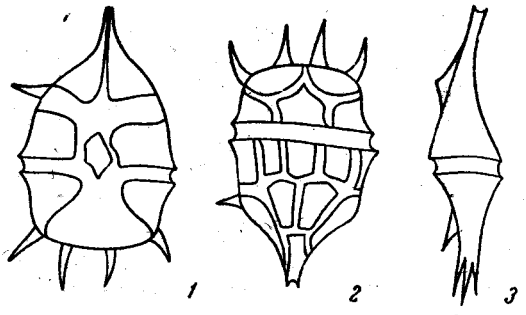


Рис. 63. Жгутиконосец Peridinium baicalense, длина 0,05—0,07 *мм* (по Kisselew u. Zwetkow, 1935)

1, *2* — брюшная и спинная стороны, *3* — вид сбоку

Следует отметить, что наиболее массовые, широко распространенные в открытом Байкале виды или разновидности являются, как правило, эндемичными (Melosira baicalensis, Cyclotella baicalensis, C. minuta).

Из желтозеленых водорослей в Байкале обнаружены пять видов, живущих в сорах и устьях рек (Ophiocytium два вида, Tribonema один вид и др.).

Тип пирофитовых водорослей представлен в Байкале перидинеями (Peridineae). Их насчитывается здесь не менее семи видов, большая часть которых эндемична и живет в открытых водах, где играет крупную роль в фитопланктоне ранней весной. Наибольшее значение из них имеют несколько своеобразных видов из рода Gymnodinium (G. baicalense, рис. 62, *1—4*, G. coeruleum, рис. 62, *5*, *6*), в массовом количестве появляющиеся в открытых водах в подледный период (март-апрель). Часто в открытых водах Байкала весной и осенью можно обнаружить также Peridinium baicalense (Kisselew u. Zwetkow, 1935) (рис. 63). Широко распространенный вид Ceratium hirundinella встречается в открытых водах летом; более обычен он в мелководных заливах, губах, предустьях рек и т. д.

Н. С. Гаевская (Gajewskaja, 1933) отметила наличие в прибрежной зоне Байкала одного из видов рода Glenodinium.

Из эвгленовых водорослей в Байкале обнаружено три вида и то лишь в сорах.

Зеленые водоросли в Байкале представлены приблизительно 130 видами. По обилию они являются основной частью фитобентоса открытых районов Байкала, где живут более 40 видов из этой группы, из них около 30 эндемиков.

Из класса вольвоксовых известно пять видов, из них один относится к эндемичному байкальскому роду — Swartschewskiella (S. hemisphaerica). Эта микроскопическая водоросль поселяется на различных донных

диатомеях открытой литорали. Остальные четыре вида Volvocinae встречаются лишь в глухих заливах, бухтах и предустьях рек.

Тетраспоровые представлены в открытых водах Байкала видами рода Tetraspora — T. cylindrica var. bullosa и T. lubrica. Из них наибольшее значение имеет донная водоросль T. cylindrica var. bullosa. Она имеет форму длинной цилиндрической светло-зеленой трубки, которая с возрастом сильно вздувается и принимает вид неправильного мешка с волнистыми раздутыми и гофрированными стенками. Высота такой трубки достигает 100 *см* при ширине в одну треть высоты, но иногда встречают-

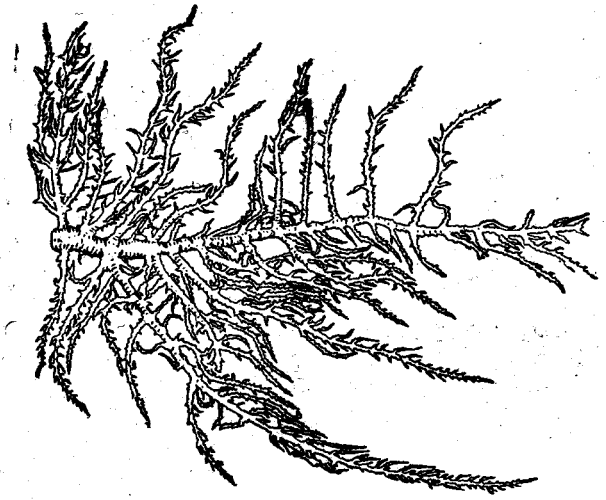


Рис. 64. Байкальская водоросль Draparnaldia baicalensis, высота ветвей до 20—30 *см*

ся экземпляры высотой более 1,5 *м* и диаметром более 50 *см* (Яснитский, 1952). Эта водоросль густо заселяет камни открытой литорали на глубине от 1 до 3 *м*.

Представители протококковых водорослей являются обычными компонентами планктона прибрежно-соровой области Байкала. Известно более 30 видов этого класса, но в открытом Байкале из них встречаются немногие. Из них нужно отметить Bothryococcus sp., который обычно появляется в планктоне открытых районов летом, а в некоторые годы в значительном количестве весной и зимой. Возможно, что открыто-байкальский вид не является тождественным B. brauni, который встречается летом по мелководьям Байкала, в заливах, губах и т. д. Довольно часто в открытом Байкале встречается также Ankistrodesmus pseudomiriabilis, развивающийся в максимальном количестве в летний период. Нередко здесь можно обнаружить Sphaerocystis (Gloeococcus) Schroeteri, представителей рода Scenedesmus и некоторых других, выносимых сюда течениями из мелководных районов.

Среди бентосных видов протококковых представляет интерес эндемичный вид Sykidion gomphonematis, живущий в огромном количестве на диатомее Gomphonema. Следует отметить, что род Sykidion представлен исключительно в морях и лишь байкальский вид живет в пресном бассейне.

В открытых водах Байкала обычна Chlorella vulgaris (Zoochlorella), живущая в качестве симбионта в тканях байкальских губок и обусловливающая ярко-зеленый цвет последних.

Большое значение в открытом Байкале имеют улотриксовые (Ulothrichinae) и сифонокладиевые (Siphonocladineae), представленные преимущественно эндемичными видами. Из улотриксовых в Байкале широко распространена Ulothrix zonata, густо заселяющая урез воды вдоль каменистых берегов Байкала. Этот вид широко распространен и вне Байкала, в крупных озерах и реках.

Исключительно важную роль в фитобентосе Байкала играют виды рода Draparnaldia (сем. Chaetophoraceae). Известны девять эндемичных

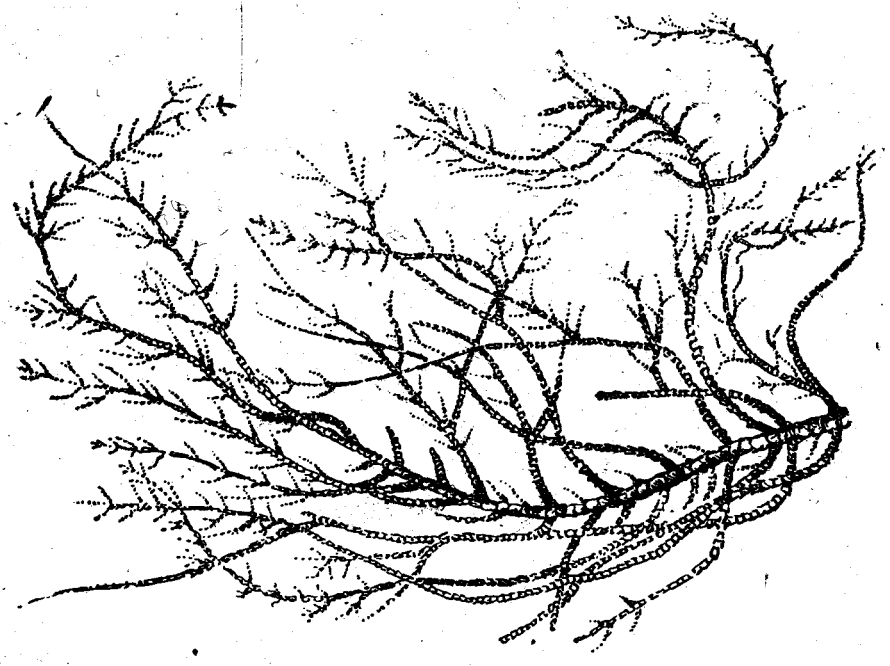


Рис. 65. Байкальская водоросль Draparnaldia pilosa (по Мейеру, 1930)

видов этого рода, образующих особую секцию Baicalia (рис. 64, 65). Наиболее широко распространена из них Draparnaldia baicalensis (рис. 64), образующая темно-зеленые кустики высотой до 15—35 *см*, прикрепляющиеся к камням. Ветви ее достигают в толщину 3—4 *мм* и одеты толстым слоем прозрачной слизи. Размеры кустиков других видов меньше. Поселяясь на камнях, D. baicalensis вместе с другими видами образует густые темно-зеленые заросли, нередко сплошными лугами покрывающие каменистое дно вдоль открытых берегов Байкала. В сорах и глухих бухтах D. baicalensis не живет.

К тому же семейству относится эндемичный род Ireksokonia, представленный видом I. formosa, образующий длинные тонкие нити до 10—12 *см* длиной, растущие дерновинками на камнях открытой литорали.

Один вид из группы улотриксовых является планктонным, именно Binuclearia tatrana, довольно широко распространенная по обширным заливам Байкала, однако встречающаяся также и в открытом Байкале.

Из сифонокладиевых в Байкале констатированы представители 5 родов и 15 видов, из которых лишь 5 видов встречаются также и в других водоемах, тогда как остальные — эндемичны, а один из видов послужил к установлению эндемичного байкальского рода Geminiphora.

Из рода Cladophora наибольшее распространение имеет C. floccosa, образующая невысокие (до 1 *см*) густые кустики или шарообразные

хлопья из многочисленных нитевидных веточек диаметром 1—1,5 *см*, укрепляющихся на камнях литорали.

Род Aegagropila представлен в Байкале четырьмя эндемичными видами, из которых наибольшее распространение имеет A. compacta, образующая маленькие полушаровидные очень плотные подушечки высотой 2—5 *мм* и диаметром 2—10 *мм*, густо обрастающие камни литорали.

Из рода Chaetomorpha крупную роль в фитобентосе литорали Байкала играет C. pumila, растущая на камнях густыми дерновинками из толстых, более или менее прямо стоящих жестких нитей, 2—4 *см* высотой и около 0,5 *мм* в толщину.

Из группы коньюгат известен 41 вид, но все они живут только в сорах, изолированных заливах, бухтах и тому подобных прибрежно-соровых участках.

Харовые водоросли в открытых участках Байкала представлены двумя видами рода Nitella. Они нередко образуют густые заросли в бухтах, губах и заливах.

Исследования бактерий Байкала (Нечаева и Салимовская-Родина, 1953; Кузнецов, 1951, 1957; Родина, 1954; Кожова, 1956б; Романова, 1958) показали, что микрофлора открытых вод Байкала количественно далеко не бедна. В толще вод бывает до 1 млн. клеток в $см^3$, а на камнях литорали обнаружены сотни миллионов бактерий на 1 $см^2$, особенно их много среди зарослей макрофитов и в тканях губок. Среди микробов обнаружены различные физиологические группы: гнилостные, нитрифицирующие бактерии, дрожжевые грибки, а также и азотфиксирующие: Azotobacter и Clostridium pasteurianum.

БЕНТОС ОЗЕРА БАЙКАЛ

Глава первая

СИБИРСКАЯ И БАЙКАЛЬСКАЯ ФАУНЫ И ПРОБЛЕМА ИХ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ НЕСМЕШИВАЕМОСТИ

Фауна и флора Байкала слагается из двух генетически и экологически различных комплексов. Один из них состоит из видов и родов европейско-сибирских, другой — из коренных байкальских; эти последние и придают фауне Байкала глубоко своеобразный характер [1].

На этот факт обратил внимание еще В. Дыбовский (W. Dybowski, 1912), который различал в Байкале фауну, населяющую береговую область, и коренную байкальскую фауну, населяющую глубоководную область. Под глубоководной областью В. Дыбовский подразумевал собственно Байкал, населенный древней фауной, не имеющей ничего общего с современной фауной Палеарктики.

Позднейшие исследователи Байкала также не раз отмечали эту генетическую и экологическую неоднородность байкальской фауны (Коротнев, 1901; Кожов, 1930, 1936б, 1947; Верещагин, 1935, 1940б), причем Г. Ю. Верещагин предложил называть общесибирскую фауну Байкала сибирским комплексом, коренную байкальскую — байкальским, а группу форм, относящихся к широко распространенным палеарктическим родам, приспособившимся к жизни в Байкале и образовавшим здесь новые подвиды и виды — сибирско-байкальским.

Совокупность биотопов, заселенных сибирским комплексом фауны, мы выделили в качестве особой прибрежно-соровой зоны в отличие от более или менее открытых вод озера, населенных преимущественно байкальскими элементами. К прибрежно-соровой зоне мы относим следующие участки Байкала: 1) все соры, в том числе сор-залив Провал; 2) внутренние части и закрытые заливчики и загубки таких крупных и защищенных заливов и бухт, как Анга (западное побережье южной половины Байкала), Тутская, Куркутская, Базарная (Ольхонские ворота), почти весь залив Мухор (Малое море), южную часть Чивыркуйского залива к югу от о. Бакланьего, губу Заворотную и другие аналогичные участки, губы и заливы.

Население соров оз. Байкал по существу ничем не отличается от населения любого, сходного по условиям, сибирского озера и состоит из

[1] Именно поэтому при описании зон и биотопов Байкала мы придерживаемся не физико-географического районирования, а зоогеографического. Вследствие этого одни и те же физико-географические участки Байкала (заливы, прибрежные районы и т. д.) описываются в разных разделах.

обычных представителей сибирской гидрофауны. Во внутренние части мелководных заливов Байкала также проникает почти вся общесибирская гидрофауна, но все же некоторые формы выпадают или становятся более редкими; так, почти совсем выпадет или становится здесь очень редким обычный озерный бокоплав Gammarus lacustris, очень редки моллюски Limnaea stagnalis, Stagnicola palustris, Physa fontinalis и другие виды. По мере приближения условий к байкальским все большее и большее количество общесибирских элементов исчезает и постепенно заменяется представителями коренной байкальской фауны.

Тщательное изучение распределения донной фауны в различных участках Байкала показало, что озерно-соровая фауна, состоящая из общесибирских видов, как бы вкраплена в прибрежную полосу Байкала отдельными, изолированными друг от друга гнездами, редко занимающими сколько-нибудь обширные пространства и удаленными друг от друга нередко на многие десятки километров. В тех районах Байкала, где очаги озерно-соровой фауны, вследствие сильной изрезанности береговой линии, чередуясь с открытыми участками, отстоят недалеко друг от друга, как, например, в южной и отчасти в средней части Малого моря или в Чивыркуйском заливе, при беглом исследовании может получиться такое впечатление, что вообще вся прибрежная полоса озера населена пестрой смесью из некоторых общесибирских и чисто байкальских элементов. Но если внимательнее присмотреться к распределению фауны таких районов, то ясно видно, что озерно-соровые виды, населяя какой-нибудь закрытый залив и распространяясь также и вне его в обе стороны, вскоре очень редеют, не заходят на глубины больше 15—20 *м*, ютясь у берегов; при приближении к соседнему и такому же закрытому заливу они снова встречаются чаще и становятся в нем опять многочисленными и т. д. В районах Байкала с менее изрезанной береговой линией «гнезда» общесибирской фауны удалены друг от друга на очень большие расстояния. Например, некоторые виды общесибирских моллюсков (Radix auricularia, Gyraulus gredleri) встречаются в гаванях у ст. Байкал и с. Лиственичного; дальше на север, на расстоянии 50 *км*, их нет совсем вплоть до района устья р. Голоустной, где изредка встречаются R. auricularia, затем следует опять перерыв более чем на 30 *км* до бухты Песчаной, затем до Бугульдейки и Анги, дальше перерыв на 40—45 *км* до пролива Ольхонские Ворота и т. д.

В полосе, пограничной между участками прибрежно-соровой зоны и более открытыми частями Байкала, т. е. там, где условия среды, с одной стороны, уже приблизились в известной степени к байкальским, но в то же время еще сохранили некоторые черты обычных озерных условий, мы встречаем весьма пестрое население, состоящее частью из некоторых заходящих сюда сибирских элементов, частью из байкальских эндемиков. Из сибирских элементов дальше других проникают вдоль побережья в открытые районы Байкала из моллюсков Gyraulus gredleri var., Radix auricularia var. Лишь активные пловцы из числа сибирских видов рыб, а также планктонные организмы при благоприятных условиях временно распространяются за пределы заливов и губ.

Что касается коренной байкальской фауны, относящейся к эндемичным видам, то она, как правило, не живет в сорах и глубоко вдающихся в берег мелководных заливах. Исключение составляет очень небольшое число относительно эвритопных видов из гаммарид, олигохет и некоторых других групп животных. Из них более часто встречаются во внутренних участках губ и заливов и в сорах: из олигохет Limnodrilus arenarius, Propappus volki, Peloscolex inflatus, из гаммарид Gmelinoides fasciatus, виды рода Micruropus: M. possolskii, M. talitroides, M. litoralis, M. wahli, Eulimnogammarus viridis; затем мшанка Hislopia, в более редких случаях моллюск Baicalia korotnewi, полихета Manayunkia baicalensis.

Широко распространенные виды цветковых водных растений также избегают открытых вод Байкала, а байкальские эндемичные виды водорослей, густо заселяющие открытую литораль (виды родов Draparnaldia, Tetraspora, Cladophora, Chaetomorpha), не живут в сорах, глухих бухтах и внутренних частях заливов.

Более подробная характеристика населения прибрежно-соровой зоны и условий жизни в ней будет дана ниже.

Вопросу о причинах относительной несмешиваемости в Байкале сибирских и байкальских элементов посвящена значительная литература.

Общеизвестно, что одной из основных причин, обусловливающих распределение организмов, являются условия существования, специфические для каждой экологически обособленной группы. Для процветания таких экологически обособленных групп необходим совершенно определенный, специфический комплекс условий, к которому они приспособлялись в борьбе за существование в течение очень долгого времени и выработали определенные, соответствующие этим условиям, физиологические и морфологические признаки. Общая для Сибири фауна сравнительно мелководных водоемов и фауна такого колоссального и своеобразного озера, как Байкал, в своей эволюции развивались совершенно различными путями; каждая из них приспосабливалась к особым экологическим условиям. Значительная прогреваемость вод летом до дна, вследствие малой глубины, вызывает в сорах и обычных озерах интенсивное развитие биологических процессов, что ведет к обеднению вод кислородом зимой; подо льдом вода здесь еще более беднеет кислородом. Такой комплекс условий, типичный для мелководных материковых водоемов, невыносим для байкальских эндемиков, но к нему хорошо приспособлены озерные формы. С другой стороны, для озерных форм неблагоприятным является комплекс условий чисто байкальского типа; из этого комплекса, несомненно, очень важную роль играет температура вод.

Рассмотрим некоторые факторы водной среды, которые могут оказывать наибольшее влияние на распределение гидробионтов в Байкале.

Как уже указано в физико-географической характеристике Байкала, в открытых районах озера температура придонных слоев даже в литорали на глубине 3—5 *м* летом редко поднимается выше 12—13° и держится на этом уровне всего лишь 10—15 дней (август). За пределами литорали температура воды еще ниже. В тех участках, где прибрежная отмель узка, во время сильных ветров температура воды и летом нередко понижается до 5—4° вследствие выхода глубинных вод и сгона от берегов теплых поверхностных слоев.

Совсем иной режим в сорах и мелководных защищенных заливах. Там летом придонные температуры на глубине 3—5 *м* достигают 22—23° (в некоторые дни больше), а температура свыше 12—13° (т. е. выше максимальной байкальской) держится по крайней мере $3^1/_2$—4 месяца. Зимние придонные температуры благодаря мощным иловым отложениям также не опускаются ниже 2—3°. В Посольском соре, например, над иловыми отложениями температура воды зимой не опускается ниже 4—5°. Среднегодовое количество градусодней, выраженное в произведении температуры на время, в таких прибрежно-соровых участках в придонных слоях воды (до 3—5 *м* глубины) в два раза превышает количество градусодней в водах открытых районов Байкала на тех же глубинах, о чем уже было сказано выше, в физико-географическом очерке (рис. 8 и 9).

Совершенно очевидно, что низкие температуры воды в открытых районах Байкала являются мощным препятствием к распространению в них прибрежно-соровой фауны и флоры. Низкие температуры влияют не на индивидуальную выживаемость в открытом Байкале особей этих видов, проникающих сюда из рек, прибрежных озер и соров, а на процессы размножения этих видов и на эмбриональное развитие. Очень вероятно, что

прибрежно-соровым теплолюбивым видам не хватает в Байкале тепла для нормального созревания и развития половых продуктов — яиц и сперматозоидов, а также для нормального хода первых стадий развития зародыша, если оплодотворение состоялось. Это соображение имеет косвенное подтверждение в следующих наблюдениях.

В южной и средней части залива Мухор ранней весной мы обнаруживаем кладки и громадное количество молоди обыкновенного озерного моллюска Limnaea auricularia var., но по мере приближения к створу залива и особенно за его пределами число молоди резко сокращается.

Аналогичная картина наблюдается и в губах Чивыркуйского залива, а также в Богучанской губе. В последней кладки и молодь обычных озерных моллюсков встречаются лишь в мелководных и хорошо защищенных загубках, где можно встретить также и взрослые особи, населяющие прибрежные озерки и болота, связанные с Байкалом; но кладки и молодь очень редки в более открытых частях губы. Следует отметить, что здесь взрослые особи озерно-соровых видов моллюсков, как Radix auricularia, Valvata aliena и другие, также намного мельче, чем в лежащих вблизи Слюдянских озерах.

Нужно отметить, что в открытых районах Байкала не развиваются обычные сибирско-европейские формы ручейников, нет поденок, веснянок и других водных насекомых, хотя некоторые виды, несомненно, откладывают в воду яйца вблизи соров и прибрежных озер. Нам приходилось ловить над водой в открытых районах Байкала самок озерных видов хирономид, например, в районе Посольского сора самок Chironomus gr. plumosus, между тем, встречать личиночные стадии этих видов в водах тех же районов открытого Байкала никогда не приходилось. Озерный бокоплав Gammarus lacustris живет в озерах и сорах, но никогда не встречается в открытых районах Байкала, между тем, уже десятки лет его в огромных количествах рассеивают в прибрежной полосе Байкала, как приманку для рыб при бормашевом промысле.

Отрицательное влияние низкой температуры воды на размножение и развитие сибирских видов фауны и флоры сказывается также на развитии обычного озерного планктона в открытых районах Байкала, о чем будет сказано ниже.

Необходимо подчеркнуть, что «барьер», препятствующий теплолюбивым обитателям эвтрофных вод приживаться в открытом Байкале, не является, вопреки мнению Г. Ю. Верещагина (1940б), непроходимым барьером для некоторых холодолюбивых или эвритопных видов, обитателей олиготрофных водоемов, ручьев и глубоких холодных горных озер. Так, в открытых районах Байкала приживаются некоторые, хотя и немногие, холодолюбивые виды из хирономид групп Sergentia и Orthocladiinae. В открытых водах, но недалеко от соровых участков, встречаются моллюск Gyraulus gredleri, вид весьма эвритопный, прудовик Radix auricularia, образующий мелкие разновидности, распространяющиеся иногда за пределы закрытых губ и заливов. Прижились здесь олигохеты из рода Nais, пресноводная гидра; из рыб — хариус, сиги, налим и др.

Если низкие температуры вод Байкала являются препятствием для процветания в его открытых районах озерно-соровых видов сибирской фауны, то, очевидно, для коренной байкальской фауны температурный и химический режим соров и озер в свою очередь является неблагоприятным. Объясняется это относительно высокими температурами, а также дефицитом в содержании кислорода, общим загрязнением вод органическими веществами, к чему не приспособлены байкальцы и что нарушает у них нормальный ход физиологических процессов. Чтобы убедиться в значении этого фактора, следует присмотреться к особенностям распределения байкальцев в зонах, непосредственно примыкающих к сорам и прибрежно-соровым участкам. В этом отношении особенно интересно

ведут себя моллюски. Например, в Чивыркуйском заливе почти ни один из байкальских видов моллюсков не встречается к югу от о. Бакланьего на огромном мелководном пространстве, включенном между этим островом и южным берегом залива; между тем, этот участок очень богат озерно-соровыми видами. Правда, здесь можно обнаружить взрослые живые экземпляры Baicalia dybowskiana carinatoides, но чаще встречаются мертвые раковины этого вида. Очевидно, проникающие сюда особи погибают, не оставляя потомства.

В зал. Мухор (Малое море) из байкальских моллюсков лишь Baicalia korotnevi и Sphaerium baicalense заходят до средней части залива, но чем дальше к внутренней части, тем они встречаются реже, причем B korotnevi здесь, очевидно, также не размножается, о чем говорит отсутствие молоди; к тому же в таких участках проникающие сюда особи байкальских видов имеют угнетенный вид, образуют карликовые формы и т. д.

Еще интереснее было поведение байкальцев в Ангаре, куда они заходили из Байкала. В верхнем течении Ангары вода, как и в Байкале, очень холодная и до регулирования на протяжении 80—100 *км* благодаря быстрому течению не успевала прогреваться выше 10—12°. Соответственно сходству в температурных и химических условиях здесь жило довольно много байкальских видов, преимущественно представителей прибрежной фауны.

Из приведенных фактов прежде всего следует, что речные условия в общем более благоприятны для байкальцев, чем озерные, вследствие чего некоторое число видов байкальской фауны, особенно из гаммарид, живет в Ангаре и доходит до Енисея, Енисейского залива и других водоемов полярного побережья.

Более благоприятные в реках условия заключаются, во-первых, в сравнительно умеренных летних температурах, свойственных речной воде, причем, чем ниже летние температуры (верхний участок Ангары), тем более видов байкальцев выживает, чем температура выше (нижнее течение), тем меньше их сохраняется; во-вторых, в сходном химическом режиме, особенно в обилии кислорода, отсутствии загрязненности и т. д.

Отрицательное влияние относительно высоких летних температур на байкальцев заключается, вероятно, в нарушениях нормального течения процесса созревания половых продуктов и развития молоди, если оплодотворение яйца состоялось. Наши исследования над созреванием половых продуктов у байкальских моллюсков Benedictiinae (Кожов, 1928, 1945) показали, что толчком к массовому созреванию сперматозоидов в семенниках самцов является температура воды около 8—10° (максимальная для придонных слоев, наблюдающаяся в прибрежных водах открытых районов Байкала к августу). По мере созревания половых продуктов происходит спаривание, приуроченное главным образом к августу-сентябрю, после чего самки откладывают коконы с яйцами в течение всей осени, части зимы и до весны включительно. Животные, посаженные в проточный аквариум с байкальской водой, температура которой поддерживается на уровне 8—10° (как в придонных слоях Байкала), спариваются, а самки откладывают яйцевые коконы. При повышении температуры до 14—16° откладка коконов уже не происходит, хотя животные могут месяцами жить, если их подкармливать, подсаживая в аквариум свежие растения. При повышении температуры воды в аквариуме до 18—20° в течение нескольких недель животные погибают. Аналогичные наблюдения были проделаны нами над моллюском Valvata baicalensis. Если аквариум проточный, то этот моллюск откладывает свои коконы в июле и августе при температуре воды даже более высокой, чем в Байкале (14—15° при 8—10° в Байкале). Развитие яиц в коконе сначала идет нормально, но через две-три недели все зародыши погибают, а коконы покрываются грибком.

Все приведенные выше данные еще раз подтверждают общеизвестный факт, что температура и химический режим являются мощными регуляторами физиологических процессов и важнейшими факторами распределения животных.

Влияние химических факторов во взаимодействии с температурным режимом очень наглядно сказывается на поведении так называемых «соровых» пород рыб: сороги, окуня и других обитателей соров и прибрежных озер. Эти рыбы летом в основной своей массе живут в прибрежной полосе мелководий Байкала, где находят достаточно корма и где в конце июля, в августе, а также и в сентябре температура сравнительно мало отличается от температуры соров. Осенью, когда на Байкале свирепствуют штормы и открытые для ветров мелководья становятся по условиям жизни очень неспокойными, рыба устремляется в соры, реки и озера и живет здесь до января-февраля. К этому времени химический режим соров ухудшается, кислород становится резко дефицитным, особенно в таких мелководных сорах, как Рангатуй и Северо-Байкальский, и рыба устремляется из них в Байкал, который покрывается льдом. Здесь она живет до весны, а затем ко времени вскрытия соров ото льда возвращается в них для нереста и нагула и живет до июля-августа, когда снова уходит из соров в Байкал. Но если такие активные гидробионты, как рыба, могут менять место своего обитания, появляясь то в сорах, то в Байкале, в зависимости от изменений режима вод, то малоподвижным или, тем более, сидячим животным при наступлении неблагоприятных условий, не свойственных их природе, остается только погибать. Именно поэтому мы обнаруживаем, например, скопления мертвых раковин моллюсков в переходной зоне, т. е. в зоне стыка сибирских и байкальских элементов фауны. Здесь вымирают как те, так и другие, если они не способны выжить в несвойственных им условиях или лишены возможности нормально размножаться.

В качестве возможных причин несмешиваемости в Байкале сибирского и байкальского комплексов фауны можно было бы рассмотреть также различия в источниках питания, хотя бы для растительноядных организмов, так как в Байкале среди макрофитов мы имеем преобладание водорослей, относящихся к эндемичным видам и родам, а в сорах господствуют обычные озерные растения. Однако имеющиеся данные говорят о довольно безразличном отношении как байкальцев, так и сибиряков к систематическому составу той растительной пищи, которой они питаются, хотя бы и продолжительное время.

Несомненно, что постоянное волнение и сильный прибой в прибрежной полосе Байкала являются немаловажным фактором, безусловно, отрицательно влияющим на расселение в эту полосу дна обитателей соров, озер или тихих, защищенных бухт.

Итак, нельзя не признать, что температурный и химический режим вод, может быть, отчасти прибойные волнения являются важными ограничивающими факторами в распределении водных организмов, и причины относительной несмешиваемости сибирской и байкальской фаун, очевидно, кроются в том, что та и другая фауна развивалась в различной среде. Крайне незначительное количество, хотя бы относительно эвритопных видов в Байкале, указывает на то, что в истории Байкала не было таких стадий, которые были бы благоприятны для их формирования.

В противоположность этому, обычная континентальная пресноводная фауна (фауна озер, болот, рек и т. п.) развивалась в условиях крайней изменчивости факторов среды как в течение года по сезонам, так и в вековой истории этих водоемов. Быстрое прогревание вод весной, высокие температуры летом, продолжительность теплого периода, сменяющегося затем резким охлаждением, нередко вплоть до полного промерзания (по крайней мере в Сибири), резкие изменения газового

режима привели к выработке у обитателей таких водоемов ряда важнейших приспособительных признаков, физиологических особенностей в процессах размножения и эмбрионального развития. У громадного большинства таких животных период размножения приурочен к ранней весне, с тем чтобы за короткое и жаркое лето молодь успела подрасти и окрепнуть. Разнообразие самих водоемов и условий существования в них в свою очередь приводят к образованию эвритопных форм. Лишь в горных, холодных водоемах, в ключах или пещерных водах, в термальных источниках и т. п. имеются условия для выработки стенотопных элементов. Однако по длительности существования и по постоянству условий жизни они не могут выдержать даже отдаленного сравнения с глубинными зонами Байкала.

Рассмотренные здесь положения о причинах несмешиваемости байкальской и сибирской фауны не получили признания со стороны некоторых авторов, занимавшихся этим же вопросом, и особенно со стороны Г. Ю. Верещагина. Еще в работе «Два типа биологических комплексов Байкала» (1935) Верещагин указывает на то, что своеобразие байкальской фауны и ее экологическая изолированность не могут быть объяснены только древностью Байкала и постоянным воздействием таких факторов среды, как температура, газовый режим и т. д. Отказавшись от таких причин, Г. Ю. Верещагин выдвинул в качестве объяснения наличие в Байкале воды «с измененной молекулярной структурой» (Менделеев, 1935). Приведем собственные слова Верещагина по этому поводу (1940б, стр. 211): «Возможно, что именно вследствие этой особенности («тяжелая вода».— *М. К.*) со времени образования больших глубин вода Байкала является вредно действующей на многие организмы, и поэтому, возможно, именно эта примесь в некоторых районах и в некоторые времена года глубинной воды в составе поверхностных вод Байкала и является одним из тех ограждающих моментов, который препятствует проникновению сибирского комплекса в состав комплекса байкальского... Весьма возможно, что не только для Байкала, а также для оз. Танганьика, наличие больших глубин со специфическими особенностями строения воды является фактором, который препятствует современному, окружающему эти озера, населению внедриться в тот комплекс их населения, который медленно, постепенно с образованием больших глубин этих озер приспособился к этим специфическим особенностям воды».

Гипотеза Г. Ю. Верещагина об особых специфических свойствах байкальской воды, ведущих к несмешиваемости двух комплексов организмов в Байкале, получила свое отражение в некоторых учебных пособиях по биогеографии, а также и в высказываниях по этому поводу академика Л. С. Берга. В своей последней работе, посвященной Байкалу (1949а), Л. С. Берг пишет: «Население вод Байкала почти не смешивается с населением окрестных рек и озер, посылающих свои воды в Байкал. Попав в это озеро, чуждое население, как правило, погибает. Причина, вероятно, лежит в химическом составе вод Байкала, пока еще недостаточно изученном в отношении микроэлементов, т. е. элементов, находящихся в ничтожно малых количествах, но тем не менее жизненно важных для тех или иных организмов» (стр. 291—292).

В последней большой работе «Происхождение и история байкальской фауны» (1940б) Верещагин категорически возражает против таких факторов среды, как температура и химизм воды. Говоря о температуре, Г. Ю. Верещагин заявляет, что «температурный фактор не может помешать проникнуть ни сибирскому элементу в Байкал, ни большинству байкальских элементов в окружающие его водоемы» (стр. 112). В доказательство этого положения он ссылается на Телецкое озеро: «вода в последнем холодная, но это не служит препятствием для заселения его обычной сибирской гидрофауной».

Однако примеры с Телецким озером нельзя считать удачными. В Байкале вода холодная, в балканском озере Охриде несколько теплее, в Танганьике еще теплее, но во всех этих водоемах температурный и химический режим устойчив, что способствует выработке стенотопии и стенотермии у его обитателей, а это последнее и ведет к несмешиваемости. В Телецком озере фауна действительно типично сибирская, но так как это озеро молодое, то эндемичные виды в нем не имели времени выработаться.

Г. Ю. Верещагин утверждает, что «если бы особенности населения Байкала определялись его обычными современными экологическими условиями, то из всего комплекса населения пресных вод Восточной Сибири экологические факторы отобрали бы для Байкала все те формы, которые обитают в холодных «ультраолиготрофных» озерах. В нем были бы сосредоточены все холодолюбивые формы, а также вся группа форм, принадлежащих к ледниковым реликтам, поскольку ледник вплотную подходил к Байкалу. На самом же деле в Байкале эта группа обычных пресноводных холодолюбивых форм отсутствует полностью, из всей обычной пресноводной фауны в него проникают лишь формы, близкие к убиквистам, с наиболее широкими возможностями приспособления к любым экологическим условиям. Из этого следует, что современными экологическими условиями Байкала совершенно не определяется его население, так как формы, близкие к убиквистам, в равной степени могли бы населять водоем, не имеющий ничего похожего на Байкал» (Верещагин, 1940б, стр. 113).

Но это утверждение не соответствует действительности. Холодолюбивые сибирские элементы в Байкале имеются, причем как древние, так и более молодые, а немногочисленность последних можно объяснить тем, что их стенотопность вырабатывалась в ином комплексе условий среды.

Г. Ю. Верещагин утверждает, что «если бы температура была важным фактором среды, то байкальские элементы могли бы расселиться в холодных сибирских озерах, на самом же деле их там нет». Этот довод также не убедителен. Нельзя рассматривать температурный фактор изолированно от других факторов среды, в особенности от газового режима, который является в значительной мере иным в прибайкальских холодных горных озерах, как оз. Фролиха или Кулинда, чем в оз. Байкал. В придонных слоях этих озер наблюдается дефицит кислорода даже летом, активная реакция воды кислая, озера очень бедны автотрофными организмами, что обусловливает их чрезвычайно слабую кормность. Во-вторых, некоторые, хотя весьма немногие, байкальские элементы живут в холодных водах вне Байкала; такова, например, олигохета Mesenchitraeus bungei, встречающаяся в холодных ручьях, притоках Байкала, ручейники из рода Radema, ручьевые хирономиды, а также эмигранты из Байкала в Ангару и Енисей. Нельзя температурный фактор отрывать от других факторов среды, так как не только к нему приспосабливались байкальские элементы, но к совокупности многих факторов, а байкальскую комбинацию последних, мы, конечно, не можем встретить вне Байкала даже в глубоких горных озерах и тем более в мелких холодных ручьях. Наконец, нельзя утверждать, что в химическом отношении и особенно по газовому режиму никакого существенного отличия Байкала от окружающих его водоемов не наблюдается.

Г. Ю. Верещагин считает также, что байкальские виды довольно безразлично относятся к температурным и газовым условиям и ссылается на опыты А. Я. Базикаловой с гаммаридами (Базикалова, 1941), которые показали, что не только прибрежные, но и глубоководные гаммариды Байкала выдерживают падение кислорода до 0.5—1,0 *см*^{3} в литре. Но из опытов Базикаловой следует, что такое падение выдерживают лишь немногие, относительно эвритермные виды, как, например,

бокоплав Gmelinoides fasciatus. Большинство же выживает лишь при относительно высоком содержании кислорода. Однако самое важное здесь то, что опыты проводились в аквариальных условиях и длительность их не превышала 100 час., тогда как в природе дело идет о выживаемости в течение всего жизненного цикла животного от рождения до половозрелости, длящегося несколько лет, поэтому и требования к кислороду у тех же видов, исследованных Базикаловой, будут совсем другими и, конечно, во много раз более строгими. По-видимому, здесь недоучитывается фактор времени в связи с жизненным циклом, что является самым существенным в природной обстановке.

В последние годы были проведены специальные исследования, посвященные проблеме несмешиваемости (Леванидова, 1948; Бекман, 1952; Коряков, 1959а).

М. Ю. Бекман пыталась экспериментально выяснить, обладает ли байкальская вода свойством убивать или угнетать организмы, чуждые Байкалу, не приспособленные к существованию в нем. Объектом для этого был бокоплав Gammarus lacustris. Десятки взрослых бокоплавов этого вида были опущены в садках в Байкал, начиная от литорали до глубины 1000 *м*. Они жили здесь многие месяцы и не показали никаких признаков угнетения — откладывали яйца, но развитие яиц очень задерживалось. Для эмбрионального развития рачка необходимо 360 градусодней, эффективные температуры роста и развития молоди лежат у него в пределах 25° (оптимум выше 10°), сумма температур до момента наступления половозрелости должна быть не менее 1800°. В Байкале же температурный режим даже в прибрежной области исключает возможность нормального роста и развития молоди.

Д. Н. Талиевым и Е. А. Коряковым (1947, 1948) были поставлены опыты по определению степени чувствительности байкальских бычков и голомянок к температурному и газовому режимам. Опыты показали крайне малую теплостойкость у голомянок, погибающих при температуре выше 8—9°. Наибольшая теплостойкость обнаружена у видов рода Paracottus (P. kneri, P. kessleri), а также у пелагического бычка Cottocomephorus grewingki (19—21°) и у Batrachocottus baicalensis.

И. М. Леванидова (1948) произвела сравнительное исследование распределения фауны в некоторых байкальских сорах и бухтах и пришла к заключению, что среди абиотических факторов, влияющих на распределение организмов в «зоне стыка», первенствующую роль играет термический режим, затем сезонный и суточный газовый режимы, солевой состав и прибойность.

В то же время И. М. Леванидова выдвигает в качестве одной из причин несмешиваемости биоценотический фактор, хотя и не развивает этого положения на основании каких-либо специальных наблюдений. Г. Ю. Верещагин (1940б) также утверждал, что сложившиеся в Байкале биоценозы не оставляют свободного места для новых вселенцев.

Биоценотический фактор, конечно, должен иметь свое значение, однако едва ли следует его переоценивать. Мы и в Байкале имеем примеры того, как легко внедряются казалось бы чуждые ему элементы фауны в сложившиеся веками биоценозы, если имеются подходящие для этого условия (омуль, нерпа и др.).

Итак, все имеющиеся к настоящему времени факты и наблюдения указывают на несостоятельность таких гипотез, которые сводят экологическую обособленность фаун лишь к воздействию каких-то специфических свойств воды, будь это «тяжелая вода» или «особые еще неизвестные нам микроэлементы». Такие гипотезы уводят нас в сторону от поисков истинных причин несмешиваемости, от раскрытия механизма сложного воздействия на организмы вековых влияний комплекса таких важных факторов водной среды, как температура, химизм, свет, грунт, биотические отношения и т. д.

Глава вторая

УЧАСТКИ ПРИБРЕЖНО-СОРОВОЙ ЗОНЫ И ИХ НАСЕЛЕНИЕ

Как уже было сказано выше, мы относим к прибрежно-соровой зоне соры, закрытые и защищенные губы, бухты и заливы и предустьевые участки крупных притоков Байкала.

Под сорами подразумеваются более или менее отчлененные от Байкала прибрежные мелководные участки, воды которых не полностью изолированы от вод открытого Байкала, непосредственно связаны с ними широкими или узкими проливами (прорвами) или протоками, причем уровень воды в этих участках регулируется главным образом уровнем воды в Байкале.

Соры образуются преимущественно у устьев рек и являются результатом взаимодействия между работой прибойной волны Байкала и потока речной воды, выносящей и отлагающей у устьев массу материалов и затем пробивающей себе путь через эти же материалы. Ширина прорв, соединяющих соры с Байкалом, зависит от мощности реки, впадающей в сор; чем сильнее водный поток, тем шире прорва, через которую его вода проникает в Байкал.

По степени изолированности от открытых вод Байкала соры могут быть разбиты на ряд групп (Кожов, 1947):

1. Соры-озера, т. е. такие водоемы, связь которых с водами Байкала осуществляется лишь через узкие протоки (истоки), пробивающие себе путь через более или менее широкую и низкую намывную песчаную косу, отделяющую водоемы от вод Байкала.

Одним из таких соров-озер является крупное озеро-сор Рангатуй, расположенный на юго-восточном побережье Чивыркуйского залива, озеро-сор на м. Мужинай, сор на м. Арул, оз. Загли-Нур.

На гидрологический и гидрохимический режим вод таких соров-озер воды Байкала оказывают слабое влияние или не оказывают его совсем. При вековых колебаниях уровня Байкала соры-озера могут полностью отделяться от последнего и превращаться в обычные озера, причем уровень их может оказаться выше уровня вод Байкала, что и случилось, например, с оз. Котокель, занимающим пространство до 16 000 *га* на восточном побережье Байкала, в районе р. Кика. Это озеро, несомненно, было когда-то заливом, а затем сором Байкала, теперь уже удалено от него на 7—8 *км*, расположено на 10—12 *м* выше уровня Байкала и связано с ним уже через систему речек. Наконец, такие водоемы могут не только отчлениться от Байкала, но и совсем потерять связь с ним и оказаться временно или постоянно бессточными, что случилось, например,

с крупными озерами, расположенными на северо-западном берегу оз. Байкал, в районе губ Слюдянской и Богучанской и с многими другими.

2. Соры типичные, т. е. водоемы, связанные с Байкалом более или менее широким проливом или прорвой, промытой на узкой и низкой песчаной косе, отделяющей сор. На такие водоемы воды Байкала могут оказывать некоторое влияние, проникая в них во время нагонных ветров, однако это влияние не бывает значительным. К таким типичным сорам относятся Посольский и Верхнеангарский.

3. Соры-заливы, т. е. такие водоемы, которые отчленены от Байкала не полностью и связаны с ним настолько широкими проливами-прорвами, что в гидрологическом отношении подвержены значительному влиянию открытых вод Байкала, особенно во время нагонных ветров. Примером такого сора-залива может служить крупный залив Провал (Дубининский сор), расположенный к северу от дельты р. Селенги.

В качестве примера закрытых губ можно назвать губу Ангу (внутреннюю ее часть), расположенную на западном побережье к югу от Малого моря, и губу Заворотную на западном побережье северной части Байкала.

Однако в прибрежно-соровую зону входят лишь внутренние участки таких губ, тогда как внешние находятся под сильным влиянием открытых вод Байкала. Загубки, закоски и другие изолированные участки более или менее открытых губ Байкала тоже населены обычной прибрежно-соровой фауной.

В некоторых участках против устьев крупных притоков Байкала также создаются условия, позволяющие сохраниться озерно-соровой фауне, которая пассивно сюда заносится, а затем или вымирает или ютится в загубках, под косами, в затонах и т. п. защищенных участках. Такие участки встречаются, например, в устье рек Турки, Кики, Баргузина, Кичеры; сколько-нибудь обширных пространств они не образуют.

Общая площадь участков прибрежно-соровой зоны занимает в Байкале ничтожное пространство по сравнению со всей площадью озера, не более 40—50 тыс. *га*. Несмотря на это нельзя отрицать положительного значения соров Байкала в биологической продуктивности прилегающих к ним районов озера.

Переходим к более подробной характеристике участков прибрежно-соровой зоны.

ОЗЕРО-СОР РАНГАТУЙ И ОЗЕРО ЗАГЛИ-НУР

Сор Рангатуй был исследован в 1931 и 1934 гг. под руководством автора (Кожов, 1947). Летом 1932 г. изучен зообентос В. С. Буровым (1935), а химический анализ вод произведен П. Ф. Бочкаревым (1935). В 1943 г. с июня по сентябрь химический анализ воды был сделан во многих точках озера М. Д. Ермолаевой (в печати).

Озеро-сор Рангатуй расположен в обширной, низкой, болотистой равнине, являющейся продолжением на юг Чивыркуйского залива, и отделен от последнего низкой песчаной косой шириною до 2,5 *км*, по которой вьется р. Исток — узкая проточка, соединяющая воды сора с водами Чивыркуйского залива.

Площадь Рангатуя — около 5500 *га*. Он делится на две части: Малый сор, из которого вытекает р. Исток, и Большой сор, отделенный от Малого сора широким проливом с расположенными в нем низкими островками.

По берегам сора и р. Истока — масса болотной и полуводной растительности, среди которой господствуют вейник, горлец, поручейник, вахта или трилистник, осоки, тростники, рогоз и др. На берегу разбро-

сано много мелких озерков, поросших густой водной и полуводной растительностью, служащей приютом для водоплавающей дичи.

Глубина сора очень незначительна. Максимальная глубина 3—5 *м* отмечена лишь на одном маленьком участке в южной части Большого сора; глубина всей остальной части не превышает 2 *м*, а большая часть площади сора — не глубже 1,5 *м*.

В сор впадает горная речка Малый Чивыркуй длиной до 20 *км*; в нижней части она течет по низменной Чивыркуйской долине, меандрирует и имеет спокойное течение; в нескольких километрах выше устья речка имеет типичный горный характер. Кроме нее в сор впадает еще несколько ручьев. Малый Чивыркуй служит местом икрометания чивыркуйской расы омуля.

Дно Рангатуя покрыто вязким бурым илом, богатым органическими веществами. Сравнительно незначительные площади заняты заиленными песками. По соседству с устьями речек и вдоль восточных открытых берегов сора развиты песчаные грунты.

Температурный режим вод озера-сора Рангатуй не отличается от режима вод любого эвтрофного мелководного озера Прибайкалья. Сор вскрывается ото льда в начале мая, а в июне его воды благодаря мелководности нагреваются до 18—20°. Июльские температуры достигают в среднем 22—25°; в середине же августа замечается уже некоторое охлаждение воды. В начале сентября температура воды понижается до 12—13°, к середине сентября до 6—9°, а 20—25 октября сор покрывается льдом и зимой в большей своей части промерзает до дна.

Вода в Малом Чивыркуе летом значительно холоднее воды сора; в июле температура ее в устье колеблется около 14—15° при 20—25° в соре.

Химический режим вод сора характеризуется летом пересыщением вод кислородом, щелочной реакцией воды и слабой ее минерализацией. Зимой в соре могут создаваться заморные условия вследствие промерзания значительной его части до дна, особенно в годы с низким уровнем воды.

Качественный состав донной фауны сора Рангатуй беден. В нем обнаружено летом до десятка форм хирономид, из которых главенствующее место занимают, очевидно, Chironomus gr. semireductus, виды Cryptochironomus, Procladius, Tendipes salinarius, Endochironomus, несколько видов ручейников (Limnophilus, Molanna), олигохеты, из которых количественно преобладают Tubificidae, обычные озерные формы моллюсков, особенно Pisidium henslowanum, P. subtruncatum var. semenkewitschi, Valvata aliena, Gvraulus gredleri, Pisidium amnicum, из гаммарид здесь встречается байкальский вид Gmelinoides fasciatus и обыкновенный гаммарус Gammarus lacustris.

Количественные исследования зообентоса недостаточны для каких-либо определенных заключений о его биомассе.

Из рыб в соре Рангатуй водятся сорога, елец, язь, окунь, щука. Встречаются также налим, бычки-подкаменщики и черный хариус, заходящие в Малый Чивыркуй. В Малом Чивыркуе нерестится омуль (чивыркуйская раса), который заходит сюда осенью из Чивыркуйского залива.

Основная масса рыбного населения сора — сорога, елец, окунь и щука — совершает правильные миграции из сора в залив и обратно. Эти рыбы в своей основной массе нерестятся в соре и частично в южной части Чивыркуйского залива. На нерест они идут в апреле и мае. После окончания нереста рыба некоторое время задерживается в соре, но в начале — середине июля большая часть ее уходит в залив. В соре на лето остается лишь часть молоди и незначительное число старших возрастов.

К осени, начиная с сентября, когда вода в соре охладится, рыба снова идет в сор и остается здесь до зимы. Но большая часть ее предпочитает осенью и зимой оставаться в заливе. Средняя рыбная продуктивность оз. Рангатуй (без залива) едва ли может превышать 30—40 *кг/га*, т. е. 1500—2000 *ц* в год.

В качестве примера такого же озера-сора дадим краткую характеристику озера, расположенного на берегу бухты Загли в Малом море, исследование которого произвела М. Ю. Бекман (1959а).

Котловина оз. Загли-Нур является продолжением котловины бухты Загли. Озеро связано с заливом узкой проточкой длиной в несколько десятков метров, промерзающей зимой. Площадь озера 6 *га*, максимальная глубина в центральной части 5,5 *м*. Благодаря малому количеству осадков, выпадающих в районе о. Ольхон особенно в зимний период, снега на льду озера бывает очень мало и он сдувается ветрами. Через прозрачный лед проникает достаточно света, чтобы еще зимой в водах озера довольно интенсивно вегетировали растения. Благодаря этому наблюдается обилие кислорода в водах озера даже в конце зимы. Вода в озере минерализована в два-три раза больше, чем в Байкале, преимущественно за счет карбонатно-сульфатных солей кальция, магния и хлора.

Планктон озера сходен с планктоном обычных озер. Из водорослей зимой здесь преобладают диатомеи Melosira italica, Asterionella formosa. В зоопланктоне массовыми видами являются Diaptomus graciloides, Mesocyclops leuckarti, Bosmina longirostris similis, Keratella quadrata, K. cochlearis, Notholca longispina (озерные формы). Зообентос количественно довольно богат. Обильно заселены илы, поросшие растениями, занимающими 3/4 площади озера. Здесь среднегодовая биомасса зообентоса достигает 56 *г/м*^{2} (560 *кг/га*). Преобладают из гаммарид Eulimnogammarus viridis, E. cyaneus, Gmelinoides fasciatus, из моллюсков Physa fontinalis, Limnaea stagnalis, Sphaerium corneum, затем планарии, пиявки, олигохеты. Заиленные пески населены беднее. Здесь биомасса 16,7 *г/м*^{2} (167 *кг/га*), преобладающие виды из гаммарид Micruropus possolskii, Gmelinoides fasciatus, имеется значительное число олигохет. Илы бедны зообентосом (7,8 *г/м*^{2} или 78 *кг/га*). Средняя для озера биомасса зообентоса определяется М. Ю. Бекман высокой цифрой (450 *кг/га*). Из рыб в оз. Загли-Нур живут тугорослая раса окуня, сорога, щука и елец.

СЕВЕРО-БАЙКАЛЬСКИЙ (АНГАРСКИЙ) СОР

Сор был изучен рекогносцировочно Г. Муромовой и Г. Петровым в 1931 г. (in litter). Отрывочные наблюдения проведены здесь в разные годы также автором. Химический анализ вод был сделан С. И. Кузнецовым и А. П. Щербаковым (1930), П. Ф. Бочкаревым (1934). В 1940—1941 г. сор обследовала И. М. Леванидова (1948).

Сор расположен на северном побережье оз. Байкал, на окраине Верхне-Ангарской котловины, являющейся северным продолжением котловины Байкала и заполненной выносами рек Верхней Ангары и Кичеры.

Сор отделен от Байкала низкой песчаной косой (о-в Ярки), длиной до 15 *км*, шириной до 200 *м*, прорванной в нескольких местах.

Площадь сора равна приблизительно 2300 *га*. Форма его довольно сложная, так как берега в сильной степени изрезаны, образуя массу мысов, заливов и губ. По берегам сора много отпочковавшихся от него озер, которые во время высокого стояния воды сливаются с сором. Ширина сора колеблется от 3 до 0,25 *км*. Северный берег его незаметно переходит в болотистую низину, на которой рассеяно большое количе-

ство мелких и крупных озер. Ближайшие к сору озера соединены с ним протоками, другие же соединены протоками с Верхней Ангарой или Кичерой и уже через них связаны с сором или остаются замкнутыми. В северо-западный угол сора впадает р. Кичера, а восточный связан с Верхней Ангарой. Связь сора с Байкалом осуществляется через прорвы.

Глубина сора невелика. Максимальные глубины достигают 3—3,5 *м*, они придвинуты к песчаной карге, отделяющей сор от Байкала. Средняя глубина сора 1,7 *м*.

Преобладающий грунт — бурый ил с большим количеством органических веществ. Лишь вдоль Ярков проходит узкая полоса песчаных грунтов.

Сор благодаря мелководности быстро прогревается и в конце июня — начале июля температура воды в нем достигает 17—18°, хотя в грунте сора обнаруживается в это время еще лед. В первой половине августа замечается похолодание вод и летний период сменяется осенним. Замерзает сор в конце октября.

Результаты гидрохимических исследований сора приводим ниже (табл. 6). Для сравнения здесь же даются результаты исследования химизма вод в прилегающих к сору районах Байкала.

Из приведенных материалов следует, что по химизму вод Северо-Байкальский сор очень сходен с озером-сором Рангатуй. Несомненно, что газовый режим благоприятен здесь для животных только летом, в вегетационный период; зимой же кислород находится в дефиците, особенно в мелководных частях, где между льдом и дном остается лишь небольшой слой воды. По-видимому, лишь в районах, расположенных вдоль Ярков, поблизости от прорв, газовый режим более благоприятен.

Сор летом сильно зарастает водной растительностью, причем площадь покрытия достигает 75%. Основными компонентами зарослей являются рдесты (пронзеннолистный и плавающий), уруть, роголистник, пузырчатка, водяной лютик, лягушатник, в некоторых участках — хвощ, кувшинка, кубышка, водяная гречиха.

Качественный состав фауны сора однообразен и состоит из типичных озерных сибирских видов. Из байкальских видов в соре были обнаружены гаммариды Gmelinoides fasciatus, Micruropus vortex, M. wahli, затем мшанка Hislopia placoides (Леванидова, 1948).

В количественном отношении зообентос сора изучен лишь рекогносцировочно. По данным Г. Муромовой, биомасса в конце июня — в начале июля 1931 г. колебалась от 0,7 до 74,43 *кг/га*. Осенью (октябрь) пробы дали в среднем 32,57 *кг/га*.

Как уже отмечалось выше, с севера, т. е. со стороны материка, в громадной болотистой низине у дельт Верхней Ангары и Кичеры, имеется масса озер, глубины которых также очень невелики. Эти озера можно разбить на две группы — Дагарскую, расположенную в низовьях р. Верхней-Ангары, и Нижне-Кичерскую, расположенную по обе стороны нижнего течения р. Кичеры и ее притоков. Число более или менее крупных озер в Нижне-Кичерской системе не менее 30, общей площадью до 3000 *га*, в Дагарской системе число озер не менее 40, площадью до 1000 *га*. Максимальная глубина озер 3—4 *м*. Все эти озера представляют собой остатки единого громадного, но сильно обмелевшего Северо-Байкальского сора. Количественно фауна озер довольно богата, биомасса зообентоса достигает в них летом 180 и более *кг/га*, в мелких же озерах, промерзающих до дна и заморных, биомасса очень мала.

Рыбное население Северо-Байкальского сора и связанных с ним озер состоит из сороги, язя, ельца, окуня, щуки, карася и других обычных озерных видов; в некоторые озера входит сиг, встречается бычок Paracottus kessleri.

Таблица 6

Химический режим вод Северо-Байкальского сора, рек Кичера и Верхняя Ангара и прилегающих районов Северного Байкала

(по П. Ф. Бочкареву, 1934)

Место взятия пробы	Дата	Глубина взятия пробы, *м*	Температура, °С	pH	O_2		Окисляемость (O_2, *мг/л*)	CO_2 *мг/л*		CaO, *мг/л*	Fe_2O_3, *мг/л*	SiO_2, *мг/л*	MgO, *мг/л*
					мг/л	% насыщения		свободная	связанная				
Сор у В.-Ангары у среднего устья	11—12.VII 1931	0	15,4—16,3	7,4—8,0	6,7—7,8	96,9—120,6	8,7—3,9	2,7—1,3	23,8—28,2	11,0	0,25—0,1	2,7	0,8
		1	15,4	7,4	6,4	96,9	—	2,5	23,2	10,4	—	2,6	1,9
	Январь1932г.	1	—	—	—	48	—	—	—	—	—	—	—
	весна* 1931 г.	1	—	—	—	58—73	—	—	—	—	—	—	—
Река Кичера	10.VII 1931	0	14,4	7,15	7,25	107,4	3,6—4,4	3,4	21,6	9,0	0,2	3,4	1,6
Река В. Ангара	13.VII 1931	0	18,6	7,5	6,3	101,9	5,0	2,9	37,0	15,8	—	5,0	1,5
Оз. Байкал в створе Богучанской губы	6.VII 1931	0	11,7	8,1	8,5	118,5	4,5	1,8	46,0	17,4	0,04	—	2,1
		5	10,0	8,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
в 1,5 *км* от устья В. Ангары	19.VII 1931	0	18,2	7,8	6,5	104,3	4,2	2,6	38,4	16,0	—	5,0	0,8
		5	10,5	8,15	8,9	121,1	2,5	1,0	51,8	20,8	—	1,9	—
против среднего устья В. Ангары	20.VII 1931	0	20,5	7,8	6,3	106,6	4,2	1,4	40,0	16,8	—	5,0	0,9
		5	11,5	—	8,4	116,6	2,5	1,4	53,2	21,6	—	1,8	1,8

* После вскрытия ото льда.

Северо-Байкальский сор, а также многочисленные примыкающие к нему озера являются местом нереста соровой рыбы и местом их нагула. Вторую половину зимы с января по апрель рыба живет в Байкале, распространяясь по мелководьям в придельтовом районе Верхней Ангары и Кичеры, особенно вдоль северо-западного угла Байкала. Ранней весной из Байкала рыба идет на нерест в сор, а также в Верхнюю Ангару и Кичеру, а через них в многочисленные озера. После нереста часть рыбы остается в соре и в озерах, но большая ее часть к июлю скатывается обратно в Байкал. В соре и озерах остается некоторое количество молоди.

К осени соровая рыба из Байкала снова возвращается в соры и озера. Здесь она задерживается до декабря-января, после чего в связи с резким ухудшением условий почти полностью уходит в Байкал, покрывающийся к этому времени льдом, где и зимует до весны. В озерах сохраняется лишь карась, который остается здесь круглый год. Среднюю естественную продуктивность сора по рыбе можно определить 30—40 *кг/га*, т. е. 700—1000 *ц*, а вместе с прилегающими озерами 2000—3000 *ц* в год.

Сиг и омуль встречаются в соре и связанных с Кичерой озерах лишь эпизодически, во время хода на нерест и во время ската молоди.

ПОСОЛЬСКИЙ СОР

Посольский сор был изучен нашей экспедицией в 1943 и 1944 гг. В 1938 г. здесь были проведены бонитировочные работы под руководством К. И. Мишарина (Кожов, 1947). В 1948—1949 гг. планктон сора изучала И. К. Вилисова (1954) и в 1960—1961 гг. Т. П. Шнягина (в печати).

Посольский сор расположен на восточном берегу Байкала, к югу от дельты р. Селенги. Общая площадь его около 3500 *га*, максимальная длина (вдоль береговой линии Байкала) 12,6 *км*, ширина — 4,6 *км*. От Байкала сор отделен узкой и низкой песчаной косой (каргой), прерванной лишь в одном месте, приблизительно на середине. Ширина прорвы — около 200 *м*.

Наибольшие глубины сора — 3—3,5 *м* — расположены в центральной части котловины, глубина в прорве 2,5—2,7 *м*.

В сор впадают четыре речки. Самая мощная из них р. Большая. Ширина ее в нижнем течении 25—30 *м*, глубина на плесах до 2—3 *м*. Количество воды, поступающей из р. Большой при нормальном уровне в августе 1943 г., в 200 *м* выше устья, было равно 2,5 $м^3/сек$, а из Култучной 1,87 $м^3/сек$. Объем водной массы сора равен приблизительно 70 000 000 $м^3$, следовательно, вода в соре может полностью смениться речной водой в течение одного года не менее двух-трех раз.

Грунты дна сора трех типов: 1) более или менее чистые пески, занимающие преимущественно прибрежную полосу и более развитые у устьев рек, в прорве и вдоль восточных открытых берегов; 2) заиленные пески, более распространенные в южной части сора; 3) вязкий серый ил с большой примесью органических веществ, занимающий центральную глубинную часть сора.

Посольский сор вскрывается ото льда в начале мая, притоки его в конце апреля. В конце мая температура воды в соре достигает уже 14—18,5° на поверхности и 13—15° у дна, хотя в притоках температура в это время держится на уровне 9—10°. Вода в соре в районе, примыкающем к прорве, в это время также холоднее на 2—3°, чем в других участках. В июле-августе температура воды в соре держится на уровне 19—23° как в поверхностных слоях, так и в придонных (см. рис. 8).

Переломным моментом в температурном режиме вод сора является середина августа, когда постепенно и медленно вода начинает

охлаждаться. В начале сентября температура воды в соре держится обычно на уровне 14,5—16°, а дальше идет довольно быстрое охлаждение вплоть до замерзания сора, приходящегося на конец октября. Незамерзающей остается лишь прорва, которая может сковываться льдом в самые сильные морозы, но лишь на несколько дней. Мощность ледяного покрова в соре достигает 1,2—1,4 *м*. Значительная часть прибрежной мелководной полосы сора промерзает до дна. Подо льдом придонные температуры вод сора понижаются до 4,0—4,8° в конце ноября и до 3,5—4° в первой декаде апреля; температура грунта остается на уровне 6,2° в конце ноября и 5,5—5,8° в апреле.

Газовый режим вод сора характеризуется летом обычным пересыщением кислородом, зимой же не очень резким кислородным дефицитом (52—57% насыщения в придонных слоях). Активная реакция среды слабо щелочная. Минерализация слабая, что видно из данных (табл. 7), полученных П. Ф. Бочкаревым (в печати).

Таблица 7

Минеральный состав воды Посольского сора, *мг/л*

	HCO_3' *мг/л*	SO_4'' *мг/л*	Cl' *мг/л*	$Ca^{\cdot\cdot}$ *мг/л*	$Mg^{\cdot\cdot}$ *мг/л*	Жесткость воды *мг-экв.*	Si *мг/л*	Окисляемость, O_2 *мг/л*
Зима	45—72	3,5—6	2—4	11—17	2—4	0,7—1,2	1,4—2,4	9—13
Лето	28—32	—	—	—	—	0,5—0,7	1,5—2,0	20 и более

В первых числах июня растительность в соре представлена еще слабо; бурное развитие ее наблюдается с середины июня. К этому времени покрываются густой водной растительностью мелководья, защищенные районы, особенно Малый сор, который почти сплошь зарастает рдестами, ежеголовкой, кувшинками, кубышками, гречихой, урутью и прочими обычными озерными растениями. Сильное развитие растительность получает также вдоль северо-восточного берега. Значительно беднее растительность представлена вдоль восточного берега, открытого ветрам с Байкала. В центральной части сора рдесты встречаются до глубины 2—3 *м* на песчано-илистых грунтах отдельными участками, занимающими иногда площадь в несколько десятков гектаров.

В составе фауны Посольского сора явно преобладают обычные озерные сибирские виды, но обращает на себя внимание наличие и байкальских видов, особенно из гаммарид, среди которых более многочисленны здесь Micruropus possolskii, M. cristatus, а также Gmelinoides fasciatus; встречаются Micruropus fixeni, M. wahli, M. talitroides, M. glaber, Pallasea glubei и др. Обнаружена также мшанка Hislopia placoides. Распространены все эти байкальские виды преимущественно среди зарослей водных растений и на песчаных грунтах.

Материалы по количественному распределению донной фауны в Посольском соре приведены в табл. 8, составленной на основании исследований в июле и августе 1938 г. и с мая по сентябрь 1943 г., причем в 1943 г. пробы дночерпателем повторялись на одних и тех же разрезах и точках в июне, июле, августе и сентябре, что дает некоторое представление о сезонной смене бентоса. В табл. 8 и 9 приведены данные по количественному составу населения различных грунтов с указанием веса и количества экземпляров каждого вида или группы видов на разных грунтах и площадях, занимаемых последними. Эти данные позволяют высчитать среднюю биомассу бентоса для всего сора (см. табл. 10).

Таблица 8

Биомасса зообентоса Посольского сора

Дата	Грунт и занимаемая им площадь	Количество проб	Биомасса, *г/м²* (сырой вес)							Биомасса зообентоса	
			олигохеты	пьявки	моллюски	гаммариды	хирономиды	другие насекомые	Всего	*кг/га*	*ка* (на всем грунте)
1938 г.; 8—13.VII	Песок, 1300 *га*	9	0,570	—	0,790	4,330	0,030	0,030	5,750	57,5	74 750
22—25.VIII		9	0,780	—	0,680	3,600	0,200	0,024	5,284	52,8	68 640
1943 г.; 30.V—5.VI		6	0,320	—	1,070	0,850	0,100	—	2,340	23,4	30 420
5—10.VII		5	0,150	—	0,090	0,740	—	—	0,980	9,8	12 742
3—8.VIII		6	0,430	0,070	0,750	2,250	0,070	0,030	3,600	36,0	46 800
4—5.IX		4	0,210	—	0,540	3,650	0,250	0,070	4,720	47,2	61 360
1938 г.; 9—16.VII	Заиленный песок, 1500 *га*	8	2,200	0,630	6,230	1,910	0,070	—	11,040	110,4	165 600
22—25.VIII		6	0,880	1,660	3,960	4,330	1,040	—	11,870	118,7	178 050
1943 г.; 30.V—5.VI		2	1,090	—	1,035	0,525	0,326	—	2,976	29,8	44 640
5—10.VII		3	0,510	—	0,990	1,820	0,660	—	3,980	39,8	59 700
3—8.VIII		2	0,200	—	2,670	2,700	1,960	—	7,530	75,3	112 950
4—5.IX		4	3,210	—	0,930	5,100	0,470	—	9,710	97,1	145 650
1938 г.; 10—16.VII	Ил, 800 *га*	8	0,930	2,562	14,030	0,500	0,280	0,420	18,722	187,2	149 760
25.VIII		2	1,500	0,020	8,960	1,740	3,750	—	15,970	159,7	127 760
1943 г.; 30—5.II		2	1,090	0,080	1,200	0,850	2,700	—	5,920	59,2	52 360
5—10.VII		4	0,960	0,360	3,180	1,160	3,540	0,210	9,410	94,1	75 280
3—8.VIII		5	0,690	1,100	3,090	1,580	9,790	—	16,250	162,5	130 000
4—5.IX		2	1,130	0,110	3,210	4,840	29,180	0,110	38,580	385,8	308 480

Таблица 9

Биомасса зообентоса Посольского сора в июле-августе 1938 г.

Компоненты биомассы	Количество экземпляров на 1 м² на разных грунтах		
	песок (18 проб)	заиленный песок (14 проб)	ил (10 проб)
Олигохеты	150	328	229
Пиявки			
Helobdella stagnalis	—	8	7
Herpobdella octooculata	—	9	23
Glossosiphonia complanata	—	1	6
Итого	—	18	36
Моллюски			
Pisidium subtruncatum	88	166	197
P. henslowanum	29	81	20
P amnicum	1	9	13
Pisidium sp.	22	95	61
Sphaerium corneum	2	71	154
Limnaea auricularia	1	2	—
Planorbis gredleri var.	1	1	—
Pl. leucostoma	—	4	1
Acroloxus lacustris	—	—	1
Valvata aliena	2	20	26
V. sibirica	1	2	12
Итого	147	451	485
Гаммариды			
Micruropus possolskii	254	246	20
M. fixeni	1	19	3
M. wahli	1	—	—
Gmelinoides fasciatus	104	124	8
Pallasea grubei	1	1	—
Gammarus lacustris	—	6	21
Не определенные (молодь)	76	64	86
Итого	437	460	138
Хирономиды			
Glyptotendipes	4	—	—
Orthocladiinae	1	—	—
Gryptochironomus	1	4	5
Procladius	—	1	—
Paratanytarsus	—	22	99
Psilotanytarsus	—	—	19
Semireductus	—	5	1
Cladopelma	—	—	1
Не определенные	1	—	—
Итого	7	32	125
Ручейники (Molanna palpata, Archapatania baicalensis)	2	14	2
Другие насекомые	—	—	5
Мшанка Hislopia	—	2	—
Всего	743	1305	1020

Таблица 10

Средняя биомасса зообентоса Посольского сора

Год	Месяц	Число проб	Биомасса зообентоса, *кг/га*
1938	Середина июля	25	104,0
	Конец августа	17	108,3
1943	Конец мая — начало июня	10	35,3
	Начало июля	12	41,3
	Начало августа	13	80,4
	Конец августа — начало сентября . .	10	143,1

Из имеющихся материалов можно сделать следующие заключения. Биомасса зообентоса на всех грунтах прибывает от весны к осени и достигает своего максимума в августе и начале сентября. Это увеличение идет преимущественно за счет хирономид, биомасса которых к осени увеличивается во много раз, особенно на илистых грунтах, а также за счет гаммарид, отчасти за счет моллюсков, тогда как количество олигохет в общем стоит на одинаковом уровне в течение всего вегетационного периода. В течение всего лета наиболее богатыми жизнью в количественном отношении являются илистые грунты и особенно вблизи устьев речек (например, Малый сор у устья р. Большой). Биомасса на илистых грунтах в августе — начале сентября достигает в среднем 160—386 *кг/га* (1943), причем у устья р. Большой биомасса достигает 1000 *кг/га*, главным образом, за счет моллюсков Sphaerium corneum (до 114 экз. весом около 85 *г* на 1 $м^2$), а также Pisidium subtruncatum, Valvata aliena, ручейников, пиявок (Herpobdella octoculata), хирономид и т. д. На середине Большого сора биомасса достигает 263 *кг/га*. Главная доля биомассы на илах центральной котловины принадлежит хирономидам (5 $г/м^2$) и моллюскам (10 $г/м^2$). Из хирономид руководящей формой здесь являются Chironomus gr. semireductus, из моллюсков Valvata aliena, а также Pisidium henslowanum, P. amnicum и др. Гаммариды играют здесь подчиненную роль, из них чаще всего встречаются Micruropus possolskii, Gmelinoides fasciatus. На илах Малого сора против устья р. Большой чрезвычайно обильно представлен моллюск Sphaerium corneum, из гаммарид именно здесь чаще всего встречается обычный озерный бокоплав Gammarus lacustris.

Меньшим богатством жизни обладают песчано-илистые грунты, биомасса на которых колеблется в августе в среднем от 118,7 до 97,1 *кг/га*. Однако и на этих грунтах в Малом соре против устья р. Большой биомасса достигает 470 *кг/га*. Преобладающими группами являются моллюски, среди которых очень обилен Sphaerium corneum, а также виды рода Pisidium, затем гаммариды, из которых более обильны уже байкальские виды Micruropus possolskii, Gmelinoides faciatus. В Большом соре на песчано-илистых грунтах преобладают гаммариды, моллюски и олигохеты. Из гаммарид виднейшее место занимают здесь также Micruropus possolskii, Gmelinoides fasciatus, из моллюсков Pisidium henslowanum, P. subtruncatum, Sphaerium corneum, Valvata aliena, из олигохет Enchitraeoides aliger, Rhyacodrilus coccineus.

Более скудно населены пески, биомасса которых в августе колеблется в среднем от 47 до 55 *кг/га*, а в некоторых участках, в районах влияния речек, доходит до 80 *кг/га*. Здесь преобладают гаммариды и моллюски, причем для тех и других характерны те же виды, что и на песчано-илистых грунтах.

Соответственно сезонной смене бентоса общая средняя биомасса для всего сора меняется и, поскольку можно судить по имеющимся материа-

лам, для различных лет и месяцев выражается в среднем в величинах, приведенных в табл. 10.

Рыбное население сора состоит из восьми-девяти видов рыб; в соре встречаются сорога, окунь, язь, щука, елец, налим, черный хариус, омуль, сазан.

Сорога. Широко распространена в соре и в прилегающем к сору районе Байкала, на мелководьях. Нерест сороги проходит в соре в конце апреля — начале мая.

Окунь. Широко распространен в соре. Старшие возрастные группы после нереста в значительной части уходят из сора в Байкал, уходит в Байкал также некоторая часть молоди. В Байкале окунь живет главным образом в ближайшем к сору районе, на мелководьях, где летом нередко попадает в омулевые сети и в невода. Однако большая часть рыбы, преимущественно молодая рыба, летом остается в соре. Впрочем, между сором и Байкалом наблюдается постоянный обмен ихтиофауной как летом, так и особенно зимой. Удельный вес окуня в промысле значителен. Икру мечет окунь в соре в начале июня в защищенных местах, где развивается богатая растительность, на плотных грунтах, особенно в районе р. Култучная — Абрамиха, а также в северо-восточном углу у Ярков и дальше вдоль восточного берега. Здесь же летом обнаруживаются скопления молоди окуня.

Язь. В соре немногочислен. Чаще встречается в Малом соре.

Щука. Обитает в соре круглый год, но в промысле занимает очень небольшое место.

Елец. Заходит в сор на нерест во второй половине апреля и в первой половине мая. Летом уходит из сора в Байкал. Осенью снова наблюдаются миграции его в сор, но зимой он предпочитает жить в Байкале.

Налим. В соре довольно редок.

Щиповка и гольян. Очень много гольянов бывает в Большой речке в период ската из нее молоди омуля.

Хариус черный. Встречается редко, преимущественно у прорвы.

Омуль. Заходит из Байкала в сор и далее в реки в поисках нерестилищ с конца августа до осени. Весной большое количество молоди омуля скатывается через сор из нерестовых рек.

Осетр. В соре встречается эпизодически, преимущественно молодь.

В 1934 г. были поселены в сор около 20 экз. производителей сазана из бассейна Амура. Имеются сведения, что сазан этого привоза попадал в сети в невода рыбакам как в соре, так и в Байкале, но молодь сазана не встречалась. В 1944 г. организациями Сибрыбвода по нашей рекомендации в сор было завезено весной 230 экз. взрослых сазанов и в двадцатых числах октября свыше 900 экз., преимущественно двух- и трехлеток. В конце мая 1945 г. было выпущено в р. Толбозиху (приток Посольского сора) в 1,2—1,5 *км* от устья 221 экз. сазана крупных размеров.

Наблюдения за поведением сазана показали, что он хорошо переносит условия жизни в соре и в Байкале. В последние годы в Посольском соре и в озерах бассейна Селенги встречаются как взрослые сазаны, так и их молодь. Особенно много молоди сазана появилось летом 1959 г. как в Байкале, так и в бассейне Селенги.

Достоверных статистических данных об уловах рыбы в соре нет. Приблизительно можно считать, что фактическая валовая добыча соровой рыбы здесь может достигать в год приблизительно в среднем 800 *ц*, что составляет 23 *кг* на *га*.

СОР-ЗАЛИВ ПРОВАЛ (ДУБИНСКИЙ СОР)

Залив Провал (рис. 66, 67) образовался в Байкале 30 и 31 декабря 1861 г. (по старому стилю) во время сильного землетрясения и опускания обширной низменности, примыкающей с севера к дельте р. Селенги (Фи-

Рис. 66. Мыс Облом (залив Провал). Фото автора

тингоф, 1865; Леонтьев и Айбулатов, 1956). Залив занимает 18 500 *га* и расположен в виде широкого треугольника между дельтой Селенги, коренным берегом Байкала и низкой песчаной косой, не полностью ограничивающей залив от открытых вод Байкала. Коса тянется на расстоянии свыше 20 *км* в северо-восточном направлении и прорвана в пяти местах. Ширина этих «прорв» меняется в зависимости от высоты уровня воды в Байкале. При высоком уровне водою покрывается почти вся коса и обнаженными бывают лишь узкие длинные и низкие островки, разделенные друг от друга узкими или широкими водными пространствами. При низком уровне воды острова занимают более значительную площадь и тогда обозначаются более или менее постоянные «коренные прорвы». Общая ширина всех прорв даже при низком уровне достигает приблизительно $^1/_3$ всего расстояния от дельты р. Селенги (Северное устье) до м. Облом на северо-восточном берегу Байкала. Таким образом, воды Байкала могут свободно проникать в залив при нагонных ветрах или они выгоняются из залива при сгонных ветрах. В тихую погоду вода из рукавов Селенги, впадающих в залив, может свободно вытекать из него через прорвы. В связи с этим можно наблюдать медленные, но всегда отчетливо выраженные течения в прорвах, направленные то в Байкал (при сгонных ветрах или при тихой погоде), то из Байкала в сор.

В залив впадает несколько довольно многоводных рукавов р. Селенги. Эти рукава приносят вместе с водой массу взвешенного материала, который оседает на дно залива. Благодаря постоянным ветрам, незначительным глубинам и перебалтыванию осевшего на дно ила в летнее время вода в заливе всегда мутная, а прозрачность ее очень низкая.

Глубина залива лишь в очень немногих местах превышает 4,5—5,0 *м*. Наибольшие глубины занимают центральную и восточную часть залива, тогда как придельтовый и южный районы весьма мелководны; изобата 1 *м* удалена здесь на 2—3 *км* от берега. Глубина прорв не более 2—3 *м*.

Вдоль берегов низких песчаных островков и кос, отделяющих залив от Байкала, проходит неширокая полоса чистых песчаных грунтов; такие же грунты сильно развиты вдоль восточного берега, открытого волнению из Байкала. Против с. Оймур пески занимают лишь небольшие

участки у мысов. Вдоль южного придельтового берега также развиты пески то чистые, то в различной степени заиленные.

Илы имеют различный характер. Против с. Оймур ил состоит из частичек торфа, вымываемого из древних торфяных отложений, слагаю-

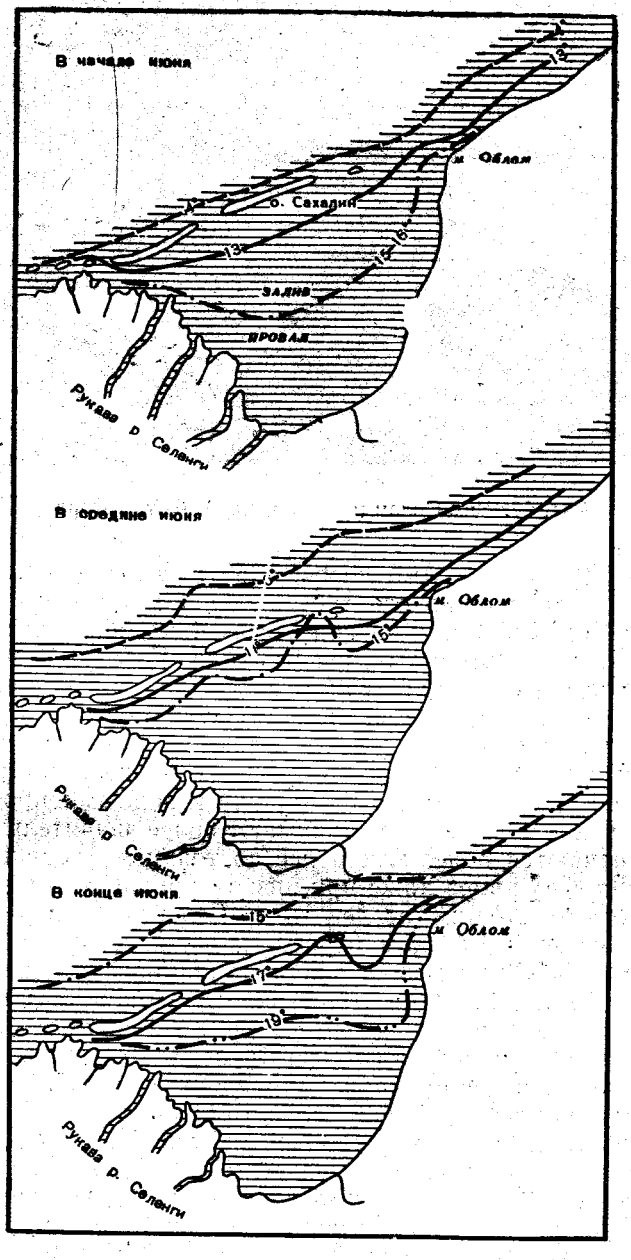


Рис. 67. Температура воды в заливе Провал в июне 1954 г.

щих берег. Раздробленный торф или целые куски его можно встретить и в значительном удалении от южного берега. В центральной котловине илы имеют преимущественно минеральный характер и состоят из выносов р. Селенги. По мере приближения к карге к этим илам примешивается все большее количество веществ органического происхождения.

вдоль карги, особенно под о. Сахалин, ил очень вязкий и богат органическими примесями.

Температурный режим характеризуется быстрым прогреванием весной и летом (рис. 67). В районе Обломовской прорвы, находящемся под влиянием нагонных вод Байкала, в июне и июле температура воды на 3—5° ниже, чем в центральной и особенно придельтовой части сора. К сентябрю температура воды залива и прилегающих к нему мелководных районов Байкала выравнивается, колеблясь на поверхности около 13—16°. Имеющиеся у нас материалы по температурному и химическому режиму вод залива помещены в табл. 11 и 12.

Залив Провал отличается богатством вод кислородом в летний период. Зимой, подо льдом, в марте-апреле содержание кислорода опускается до 65—70% насыщения. Далее, обращает на себя внимание высокое, по сравнению с другими сорами, тем более с Байкалом, содержание кремния (SiO_2), что, вероятно, связано с огромным количеством минеральных взвесей, отстаивающихся в заливе. Следует отметить, что зимой газовый режим вод рукавов р. Селенги, впадающих в залив, может оказывать отрицательное влияние на газовый режим вод залива, так как вода Селенги зимой подо льдом содержит малое количество кислорода, например, в Лобановской протоке всего лишь 40% насыщения (Верещагин и Сидорычев, 1929а).

Прибрежная и надводная растительность развита главным образом в придельтовой и южной частях залива. В качестве примера распределения растительности в южной части залива можно привести следующие данные по участку у с. Оймур. У берега идет зона трилистника и ириса, дальше вглубь на сплавине идет зона тростников, в ней же распространены осоки, калужница, трилистник, манник и др. Дальше следует зона погруженной растительности, состоящая из кубышки, рдеста, пузырчатки, урути, роголистника, ежеголовки и др. Наконец, еще дальше вглубь, до глубины 1,5—2 *м*, а в некоторых участках до 3 *м* идет зона рдестов.

Участки с густыми зарослями рдестов встречаются также вдоль островов, отделяющих залив от Байкала, занимая здесь полосу дна 0,1—1,0 *км* до глубины 2—3 *м*. Разрозненные участки рдестов встречаются в 3—4 *км* от указанных выше островов.

В более открытых районах, прилегающих к Обломовской прорве, растительность представлена скудно или совсем отсутствует.

В заливе Провал благодаря разнообразию его биотопов представлена почти вся общесибирская пресноводная фауна. Исключительного обилия здесь достигают двустворчатые моллюски-беззубки (Anodonta), очень густо населяющие песчано-илистые грунты, богатые органическими веществами, а также обычные сибирские виды рода Pisidium. Обильно представлены здесь также хирономиды, олигохеты (Stylaria lacustris и др.).

В районах, прилегающих к прорвам, бросается в глаза обилие байкальских видов гаммарид и в особенности Micruropus possolskii, M. wahli, M. talitroides, Crypturopus pachytus, C. inflatus, встречающихся почти по всему заливу; всего в Провале обнаружено до двух десятков байкальских видов гаммарид, чего не наблюдается ни в одном другом соре. Отмечено также наличие здесь в больших количествах байкальской полихеты Manayunkia baicalensis, а также присутствие байкальской мшанки Hislopia placoides, олигохет Rhyacodrilus coccineus, Limnodrilus arenarius var. inaequalis, Propappus volki.

Несомненно, что наличие здесь значительного количества байкальских элементов связано с богатством вод кислородом в течение круглого года и менее высокой, чем в других сорах, температурой воды летом в районах, примыкающих к Байкалу, где, как указано, главным образом и концентрируются байкальские элементы.

Таблица 11

Температура воды в заливе Провал в 1943 г. (в °С)

Место пробы	Общая глубина, м	29.III		29.IV		16—24.VI		VII		3—10.IX		15—16.IX	
		на поверхности	у дна	на поверхности	у дна	на поверхности	у дна	на поверхности	у дна	на поверхности	у дна	на поверхности	у дна
Юго-западная часть залива в 1—2 км от берега	1—2	—	—	0,2	—	19,6	18,2	22—26	—	14,5	—	—	—
Середина залива	4—4,5	—	—	0,2	2,5	19,2	16,7	22—26	—	14,7—15,0	14,0	—	—
Против Обломовской прорвы	3—4,5	—	—	—	—	16,0	15,0	—	—	15,0	—	—	—
У о. Сахалин	2—3	0,3	3,9	—	—	—	—	—	—	14,4	—	12,6	—
У м. Облом	10—15	—	—	—	—	—	—	19,0	—	15,6	—	—	—

Таблица 12

Химический режим воды залива Провал

Дата	Место взятия пробы	Общая глубина, м	Глубина взятия пробы, м	Температура воды, °С	pH	O_2 мг/л	O_2 % насыщения	Окисляемость (O_2, мг/л)	CO_2 свободная мг/л	HCO_3' мг/л	Общая жесткость мг-экв	Ca'' мг/л	Fe общее мг/л	Cl' мг/л	SO_4'' мг/л	Si мг/л
29/IV—1943 г.	Точка 1, ю.-з. часть, 4—5 км от берега (толщина льда 1,4)	2,5	0	0,2	7,36	9,88	67,7	13,6	8,8	71,2	0,96	17,1	1,4	10,6	10,2	9,5
	Точка 2, середина сора против о. Сахалин (лед 1,2 м)	3,7	0	0,2	7,5	9,55	61,0	10,6	8,3	90,8	1,00	17,1	1,0	8,6	8,8	9,5
	Точка 3, у о. Сахалин (лед 1,1 м)	4,0	0	0,2	7,6	10,69	73,2	6,0	5,7	47,7	0,59	11,6	0,7	8,6	8,0	—
8/IX—1943 г.	Точка 1	2,5	0	14,5	8,0	10,43	100,0	12,4	1,0	112,8	1,4	19,3	1,8	10,6	14,4	15,1
	Точка 2	2,25	0	15,0	8,1	10,86	105,1	11,7	0,4	96,1	0,96	17,1	0,6	10,6	—	12,5
	Точка 3	3,0	0	14,7	8,0	11,17	106,8	10,2	0,9	90,8	0,84	15,7	0,2	8,6	7,8	7,5
	»	3,0	3	14,0	7,8	10,39	98,6	—	0,5	—	—	—	—	—	—	—

В зарослях водных растений у берегов живут из байкальских гаммарид Gmelinoides fasciatus, Micruropus possolskii, обычный озерный вид Gammarus lacustris, из пиявок — сибирские виды Herpobdella и Glossiphonia, из моллюсков — прудовики, а также Planorbis gredleri var., Pisidium amnicum, P. henslowanum, P. subtruncatum, Valvata sibirica.

Дальше от берегов на песчаных и песчано-илистых грунтах преобладают из гаммарид байкальские виды Micruropus possolskii и Gmelinoides fasciatus, Micruropus fixeni, Pallasea grubei, Eulimnogammarus fuscus, Carinogammarus sp., из моллюсков же лишь сибирские виды Anodonta, Pisidium, Sphaerium и Valvata aliena. На илистых грунтах особенно обильно представлены из моллюсков беззубки и Valvata aliena.

По мере приближения к Байкалу к прежним видам байкальских гаммарид примешиваются Micruropus litoralis, M. talitroides, M. wahli, Crypturopus pachytus, C. inflatus, Acanthogammarus, godlewskii и другие, из моллюсков Sphaerium baicalense, затем полихета Manayunkia, мшанка Hislopia и другие байкальцы.

В табл. 13 и 14 даются материалы по биомассе зообентоса Провала по дночерпательским пробам на основе исследований 1938, 1939 и 1943 гг.

Из этих материалов следует, что средняя летняя биомасса зообентоса на илистых грунтах в соре-заливе Провал определяется в 370 *кг/га*, из которых 230 *кг/га* принадлежит беззубкам и 150 *кг/га* всем остальным группам, причем общее богатство фауны илистых грунтов заметно прибывает по направлению к карге, особенно к о. Сахалин. Здесь на богатых детритом грунтах донная фауна очень богата; особенно бросается в глаза обилие беззубок и хирономид, количество которых, по-видимому, значительно больше, чем показывают пробы дночерпателя, так как в желудках осетров, добытых под о. Сахалин, хирономид очень много.

На песчано-илистых грунтах явно преобладают моллюски, за которыми следуют гаммариды и затем хирономиды. Средний вес биомассы здесь определяется приблизительно в 120 *кг/га*, из которых $^2/_3$ также принадлежит беззубкам.

Материалы по песчаным грунтам показывают, что здесь преобладают Anodonta и Pisidium; из средней биомассы в 556,7 *кг/га* лишь 28,9 *кг/га* приходится на биомассу всех остальных групп бентоса.

Рыбное население залива состоит из следующих видов: сорога, весьма широко распространенная по всему заливу, главным образом, в районах с развитой донной растительностью и занимающая первое место в промысле; окунь, распространенный там же, где и сорога, молодь которой он уничтожает; щука, широко распространенная в заливе, преимущественно среди зарослей водных растений; елец и язь. Залив представляет собой основную нагульную площадь для осетра. Особенно много в Провале молоди осетра, концентрирующейся под о. Сахалин и в центральной котловине, в районах с богатой растительностью и детритом и густо населенных хирономидами. В желудках осетров обнаруживаются преимущественно хирономиды, особенно часто Chironomus gr. semireductus, а также мелкие виды моллюсков и гаммариды. В желудках крупных осетров встречаются иногда и крупные беззубки. Осетр является в заливе важнейшим потребителем зообентоса. Осенью осетры в своей массе уходят из залива в Байкал, где и зимуют, к лету же возвращаются обратно.

Кроме указанных выше рыб, в Провале встречается хариус белый (под о. Сахалин и в прорвах). В августе он появляется в заливе вместе с омулем, поднимаясь далее в Селенгу. Омуль встречается в заливе, начиная с августа, во время хода на нерест в протоки Селенги, впадающие в залив. В некоторые годы этот ход бывает выражен слабо. В заливе омуль долго не задерживается и после икрометания быстро уходит в

Таблица 13

Биомасса зообентоса залива Провал

Дата	Грунт	Количество проб	Биомасса, *г/м²* (сырой вес)					Биомасса, *г/м²* (сырой вес)				
			олигохеты	тьявки	моллюски (без Anodonta)	моллюски (Anodonta)	гаммариды	хирономиды	другие насекомые	всего без Anodonta	всего	биомасса, *кг/га*
1939 г.: 13.VII—3.VIII	Песок	12	1,029	—	0,449	52,783	1,411	0,002	—	2,891	55,674	556,7
1938 г.: VIII	Песок с илом	3	0,447	—	1,180	2,600	2,150	0,007	—	3,784	6,384	63,8
1939 г.: 13.VII—3.VIII		21	0,594	0,011	2,109	20,100	1,003	0,058	0,015	3,790	23,890	238,9
1943 г.: IX		3	0,073	—	—	32,660	14,200	0,270	—	—	47,203	472,0
1938 г.: VIII	Ил	2	0,425	—	16,130	—	0,610	0,125	—	17,290	17,290	172,9
1939 г.: 13.VII—3.VIII		15	1,923	0,099	13,138	35,660	1,710	0,276	0,020	17,166	52,826	528,3
1943 г.: IX		2	0,200	—	8,215	34,185	0,720	0,170	—	9,305	43,490	434,9

Таблица 14

Биомасса зообентоса залива Провал в июле - августе 1939 г.

Компоненты биомассы	Биомасса (количество экз. на 1 м²) на разных грунтах		
	песок	заиленный песок	ил
Олигохеты	222	196	812,0
Пьявки (Herpobdella octooculata)	—	2	6,6
Моллюски			
Pisidium subtruncatum	50	202	1440,0
P. henslowanum			
P. amnicum			
Sphaerium ssorense	—	—	0,46
Anodonta piscinalis	2	—	1,34
Valvata aliena	—	—	6,0
Итого молюсков	52	204	1447,8
Гаммариды			
Micruropus possolskii	169	116	320,6
M. fixeni	15	48,5	64,7
M. wahli	22,5	10,5	1,3
M. talitroides	185	32,5	1,3
Crypturopus inflatus	8,3	19,5	2,7
Cr. pachytus	17,5	1,0	0,7
Gmelinoides fasciatus	—	1,0	19,3
Acanthogammarus godlewskii	0,8	4,0	—
Carinogammarus sp.	1,6	59,5	134,0
Eulimnogammarus fuscus	1,6	1,5	2,0
Pallasea grubei	3,3	5,5	9,3
Не определенные (преимущественно молодь)	—	42,5	9,3
Итого гаммарид	424,6	342,0	565,2
Хирономиды	1	6	31
Другие насекомые	—	2	0,6
Всего	699,6	750,0	2863,2

Байкал. Налим заходит в залив в сентябре и в октябре. В заливе живут также гольяны, бычки-подкаменщики.

Добыча рыбы в заливе Провал без омуля колебалась в последние годы в пределах около 2000—3000 *ц* в год, что соответствует примерно 15—17 *кг/га*. Более 80% улова составляют сорога и елец.

ГУБЫ И БУХТЫ

Из крупных губ Байкала рассмотрим в качестве примера Ангу. Она расположена у западного берега в 45 *км* к северу от устья р. Бугульдейки. Длина ее около 2 *км*. Внутренняя часть мелководна и по своему населению может служить примером прибрежно-сорового участка. Она непосредственно примыкает к озеркам поймы р. Анги. Летом этот участок

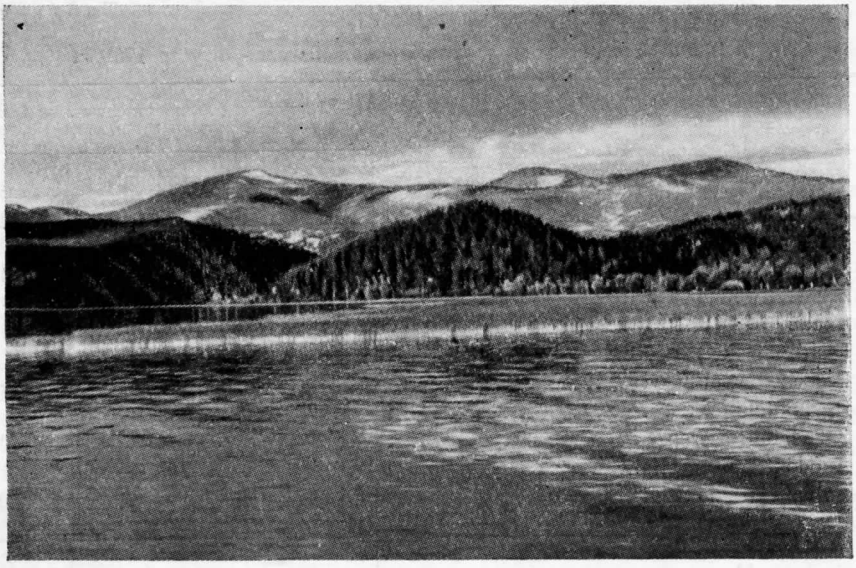


Рис. 68. Чивыркуйский залив, губа Крутая. На заднем плане Баргузинский хребет. Фото автора

сильно зарастает подводной и надводной флорой: рдестами, урутью, роголистником, водяной гречихой, камышами и т. д. Преобладающий грунт — пески чистые или илистые.

Летом температура воды в конечной мелководной части бухты достигает 20°. Здесь наряду с озерными видами моллюсков Radix auricularia, Gyraulus gredleri, хирономид Chironomus gr. plumosus, ручейников Agrypnia obsoleta и т. д. встречаются байкальские виды гаммарид Micruropus possolskii, Eulimnogammarus verrucosus var. oligocanthus. Еще более закрытой и мелководной является губа Крутая (Чивыркуйский залив, рис. 68). Внутренняя ее часть также густо покрыта водными растениями. Зообентос состоит почти исключительно из обычных обитателей мелководных озер Забайкалья.

Мы ограничимся этими примерами, характеризующими условия жизни в прибрежно-соровых участках губ и бухт. Аналогичные участки таких районов, как Малое море, Чивыркуйский и Баргузинский заливы, будут более подробно охарактеризованы при специальном описании этих районов.

Глава третья

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕНТОСА В ОТКРЫТОМ БАЙКАЛЕ

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ БАЙКАЛА ПО РАСПРЕДЕЛЕНИЮ ДОННОЙ ФАУНЫ

Изучая распределение по Байкалу моллюсков на основании материала, собранного из всех районов и зон Байкала, мы натолкнулись на ряд фактов, указывающих на ясные различия между фауной северной и южной частей озера с границей между ними вдоль восточного побережья в районе, прилегающем к устью р. Турки, вдоль западного — в районе к югу от пролива Ольхонские ворота. Различия между этими частями Байкала по фауне моллюсков выступают с полной ясностью; мы имеем немало видов и много разновидностей, ареал которых ограничен либо северной половиной Байкала, либо южной. Например, такие виды, как Baicalia variesculpta, B. jentteriana, B. angigyra, B. macrostoma, Choanomphalus annuliformis, живут только в северной половине Байкала, тогда как Liobaicalia stiedae, Baicalia herderiana, B. turriformis — только в Южной.

Такие же различия между северной и южной частями Байкала отмечал В. Ч. Дорогостайский (1923б) по отношению к гаммаридам. Причем он указывал примерно те же границы соприкосновения северной и южной фаун озера: вдоль западного берега район Анги, вдоль восточного — северная окраина Селенгинского мелководья.

А. Я. Базикалова (1945) на основании распространения гаммарид делит Байкал не на две, а на три части, соответственно трем морфологическим котловинам, из которых состоит современный Байкал: южную, среднюю и северную. Однако и Базикалова отмечает переходный характер фауны гаммарид средней части озера. В то же время она отмечает, что различия между фаунами трех котловин выражены преимущественно в прибрежной зоне, тогда как в глубинных зонах они мало заметны.

Среди глубоководных видов гаммарид южной котловине свойственны (по Базикаловой) Poekilogammarus lydiae, Leptostenus leptoceras, Garjajewia dogieli, Eulimnogammarus parvetiformis и др., северной — Eulimnogammarus rachmanowi, Lobogammarus latus, Abysogammarus gracilis, Ceratogammarus acerus, Pallasea meissneri, Axelboeckia carpenteri profundalis.

Так как глубоководная фауна Байкала изучена недостаточно, возможно, что некоторые из указанных выше видов глубоководных гаммарид, свойственных той или иной котловине, окажутся общими для всего Байкала.

Различия между прибрежной донной фауной северного и южного Байкала можно объяснить отчасти различиями в физико-географических

условиях, существующих в настоящее время. Так, сроки вскрытия ото льда северной половины Байкала, в общем, на одну-две недели запаздывают по сравнению с южной, годовой ход температуры на севере несколько иной. Но эти различия не настолько велики, чтобы причины различий в фауне заключались только в них. Например, Малое море по режиму вод более резко отличается от открытых районов Северного Байкала, нежели от Южного, однако фауна Малого моря имеет ясно выраженный северный, но не южный характер.

Причины дифференцировки в общем единой байкальской фауны на южно-байкальскую и северо-байкальскую нужно искать, следовательно, не только в современных экологических условиях, но и в геологической истории байкальской котловины, о чем более подробно будет сказано в части, посвященной эволюции байкальской фауны.

В своей работе (Кожов, 1936б) мы назвали северную и южную части Байкала Северобайкальской и Южнобайкальской провинциями байкальской подобласти Голарктики, установленной для Байкала Л. С. Бергом (1909). Термин «провинция» встретил возражение со стороны Г. Ю. Верещагина (1940б), который предлагает заменить его термином «округ». По Л. С. Бергу, байкальская подобласть (Байкал без притоков) включает лишь одну провинцию — Байкальскую, следовательно Северный и Южный Байкал в зоогеографическом отношении составят Северобайкальский и Южнобайкальский округи.

Более детальное знакомство с распределением донной фауны Байкала позволило установить ряд участков, отличающихся по характеру своей фауны в пределах обеих половин Байкала. В северной части Байкала мы наметили участки Маломорский, Чивыркуйско-Баргузинский и собственно Северобайкальский, в южной — Туркинский, Селенгинский, Южнобайкальский, Голоустинский и Ангинский.

А. Я. Базикалова (1945), на основании распределения гаммарид, дает несколько иную, хотя и очень близкую схему горизонтальных делений Байкала на участки.

Маломорский участок характеризуется тем, что его фауна качественно очень богата; в Малом море представлены почти все байкальские виды, затем здесь как бы в наиболее ясном виде развернулись тенденции к образованию различных украшений на раковине у моллюсков: бугорков, килей, ребер, спиральной скульптуры и т. д., более слабо выраженных у тех же видов в других участках Байкала. Вероятно, это имеет экологические причины: богатое пищей дно, более умеренный температурный режим и т. д. Однако в Малом море есть, по-видимому, и эндемичные формы. Таковы, например, из моллюсков Baicalia werestschagini, обнаруженная пока только в Малом море, B. wrzesniowskii olchonensis, из гаммарид Axelboeckia carpenteri elegans и др. В последнее время А. Я. Базикалова (1959) описала пять новых видов гаммарид из Малого моря и для одного из них установила новый род Metapallasea. Являются ли все эти виды свойственными только Малому морю — покажут будущие исследования. Преимущественно только в Малом море живет так называемый маломорской сиг. Аналогичные примеры можно привести и для других участков, особенно для района Ушканьих островов. По-видимому, этот район заслуживает выделения в самостоятельный Ушканий участок, на что было в свое время указано В. Ч. Дорогостайским (1923б) и в последнее время А. Я. Базикаловой (1945) и Д. Н. Талиевым (1955). По данным Д. Н. Талиева (1955), в районе Ушканьих островов живут эндемичные для этого района виды бычков Batrachocottus uschkani, Paracottus insularis. Там отсутствуют Batrachocottus baicalensis, Paracottus kneri, широко распространенные в других районах Байкала.

В районе Ушканьих островов пока не обнаружена из широко распространенных в озере моллюсков Baicalia ciliata, а также типичная форма

моллюска Choanomphalus maacki. Своеобразие фауны района Ушканьих островов, очевидно, связано с тем, что этот район изолирован от других районов Байкала и его фауна продолжительное время развивается самобытно.

Ряд особенностей имеет в своем составе донная фауна района мелководий, примыкающих к дельте Селенги (Селенгинский участок), где имеются свои эндемичные формы из моллюсков (Baicalia korotnewi gracilis), ряд видов из гаммарид и других групп фауны.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ БЕНТОСА

Известно, что различные факторы водной среды — температура, химизм, освещенность, движение или покой водной массы, свойства грунтов зависят от глубины водоема, т. е. от мощности слоя воды, отделяющего дно от поверхности. По мере увеличения глубины уменьшается количество света, падающего на дно и в придонные слои воды, понижается температура, изменяется газовый режим, слабее сказывается влияние течений и волнения, более однородными и мелкозернистыми становятся грунты и т. д. Соответственно этим изменениям происходит смена организмов, населяющих водоем и образующих по мере повышения глубин все новые и новые естественные группировки — биоценозы. Такая смена донного населения по глубинам в связи со сменой факторов среды дает основания каждый сколько-нибудь крупный и глубокий водоем разбить до вертикали на ряд зон. Существующие схемы биологической зональности прибрежной области озер (литораль, сублитораль) основаны главным образом на распределении донной растительности. Всю глубинную часть озер, где растения полностью отсутствуют и где явно господствуют процессы распада органического вещества, принято называть профундалью. Устанавливаемые в озерах зоны в тех или иных границах являются как бы обобщением воздействия на организмы комплекса факторов среды, и особенно света, необходимого для жизни растений. Однако эти зоны и границы между ними являются в значительной мере условными и служат скорее для удобства описания биоценозов. Благодаря необычайной глубине озера и резко выраженной смене факторов среды от мелководий до глубоких пучин, биологические зоны Байкала невозможно целиком уложить в существующие для обычных озер схемы.

Известно, что среди факторов среды, влияющих на распределение зообентоса, особенно важное значение имеют, кроме наличия пищи, свойства грунта. Распределение же грунта зависит от многих причин: от степени защиты прибрежного участка от господствующих ветров, течений и волнения, от крутизны склона, от характера разрушаемых берегов, близости устьев крупных рек, заполняющих наносами предустьевые районы, и т. д. Эти условия создают довольно пеструю картину распределения грунтов прибрежной области, что не может не сказаться на распределении бентоса. Поэтому для каждого отдельного участка, характерного по своим особенностям (обширные мелководья, заливы, открытые участки со скалистыми берегами и т. д.), следовало бы разработать свои схемы биологической зональности. Однако пока для этого нет достаточных материалов и мы при описании распределения бентоса принуждены пользоваться обобщенной для всего озера схемой, основанной главным образом на особенностях распределения растений (в прибрежной области) и относительно резкой смене фауны по мере увеличения глубин (Кожов, 1931, 1934а, б, 1947; Яснитский, 1928).

Донная растительность в открытых районах Байкала располагается поясами. Эти пояса следующие: пояс улотрикса (Ulothrix zonata) — зеленой водоросли, густо обрастающей прибрежные камни в полосе наибольшего действия прибоя. Он простирается от уреза воды до глубины

1—1,5 *м*, иногда несколько глубже; среди улотрикса встречается немало различных видов донных и эпифитных диатомей. К этому поясу нередко примыкают снизу пояса водорослей Tetraspora cylindrica и Didymosphaenia geminata.

Ниже проходит пояс, заключающий в себе главную массу донной растительности. Этот пояс прерывается лишь там, где свойства дна не позволяют водорослям селиться, большей частью против впадения крупных рек на песчаных и илистых грунтах. На каменистых грунтах он состоит главным образом из водорослей Cladophora и Aegagropila, идущих вглубь до 10—15 *м*, затем из видов рода Draparnaldia, проникающих в глубины также до 10—15 *м*, Chaetomorpha до 15—30 *м* и глубже, а также и из других водорослей.

В губах Байкала и в защищенных от господствующих ветров участках часть указанных выше водорослей, свойственных открытому Байкалу, выпадает и на смену им появляются Nostoc sp., а также рдесты, уруть, роголистник, хара и др.

Помимо макрофитов, в Байкале имеется также богатейшая флора донных диатомей. С увеличением глубины она также сильно беднеет, хотя прослеживается единично до глубин в 50—70 *м*.

В распределении грунтов в вертикальном направлении в Байкале наблюдаются следующие закономерности. У уреза воды располагается полоса чисто промытых прибрежных песков, а вдоль каменистых берегов полоса валунов, гальки или неокатанных обломков скал; несколько отступя идет полоса крупнозернистых сравнительно чистых песков, занимающих обширные пространства или расположенных пятнами вперемежку с грядами валунника. С глубины 8—12 *м* пески начинают заиливаться, а с 15—20 *м* становятся мелкозернистыми и заметно заиленными. Лишь перед устьями больших рек, несущих массу минеральных и органических взвесей, и в изолированных от течений, местах сильное заиливание наблюдается у самого берега, недалеко от уреза воды.

При скалистом дне вдоль открытых берегов Байкала прибрежная, размытая волной платформа в некотором отдалении от берега кончается обрывом, хорошо выраженным во многих местах вдоль берегов на глубине около 2—5 *м*, что также несколько сказывается на распределении зообентоса, так как крутизна уклона дна за обрывом увеличивается нередко до 40—60°.

Очевидно, резкое угасание растительности, заметная смена грунта и температурного режима придонных слоев, а также и другие факторы во взаимодействии между собою обусловливают тот факт, что в полосе глубин около 15—20 *м*, вдоль открытых берегов, как правило, замечается скачок в распределении фауны как в количественном, так и в качественном отношениях. Таким образом, очерчивается прибрежная зона, аналогичная литорали других озер. Однако и в пределах этой зоны фауна постепенно меняется соответственно изменениям условий обитания. Внутри нее выделяется довольно характерная по условиям жизни подзона прибоя, затем очерчивается полоса между последней и глубинами 4—6 *м*, где прибойная волна уже теряет свою разрушительную силу и донная растительность получает возможность массового развития.

За пределами глубин 20 *м* мы вступаем в область, переходную к более глубоким зонам. Верхний отдел этой переходной области до глубины примерно 70 *м* (предел распространения донных диатомей) мы называем сублиторалью. Здесь начинают проявлять свое действие более низкие (летом) придонные температуры, явный недостаток освещения, малое количество органических примесей в грунте, а также преобладание иловатых песков над каменистыми и песчаными грунтами. В связи с этим наряду с прибрежными появляются уже и глубинные виды фауны, а частично и чисто глубоководные. Зону глубин за пределами субли-

торали до изобаты 250 *м* мы называем переходной или супраабиссальной. Нижняя ее граница соответствует тому слою воды, температура которого практически постоянна круглый год. Грунты здесь — сильно заиленные пески или илы, а в участках с крутым уклоном дна преобладает голая скала.

Абиссальная или глубоководная зона охватывает уклон дна и всю основную котловину Байкала глубже 250 *м*; здесь, за немногими исключениями, преобладает глубоководный, по преимуществу диатомовый ил, режим вод характеризуется постоянством, температура круглый год около 3,4—3,6°, содержание кислорода — 90—70% насыщения, свет практически полностью отсутствует. Фауна представлена почти исключительно глубоководными видами.

Абиссальную зону можно расчленить на две подзоны: верхнюю до глубины в 500—600 *м* и нижнюю до предельных глубин, в которой господствуют уже типично глубоководные виды.

Предлагаемая мною схема вертикального расчленения открытого Байкала на зоны не является общепринятой. В свое время пытались наметить зональность в распределении донной фауны в Байкале В. А. Линдгольм (Lindholm, 1909), В. Совинский (1915), В. Ч. Дорогостайский (1923), Верещагин (1949) и другие исследователи.

Г. Ю. Верещагин (1949) различал в Байкале шесть зон, границы между которыми близки к границам, намечаемым нами, а именно: зону прибоя — от уреза воды до глубины 1—1,5 *м*, зону малых глубин (от 1—1,5 до 10—15 *м*), сублитораль (от 10—15 до 100 *м*), переходную (100—250 *м*), субабиссальную (250—500 *м*), абиссальную (ниже 500 *м*). Каждой из этих зон Г. Ю. Верещагин дает биологическую характеристику. В 1945 г. А. Я. Базикалова предложила схему зональности, разработанную на основании распределения гаммарид, несколько отличающуюся

Таблица 15

Схемы вертикальной зональности в распределении бентоса в озере Байкал

Название зоны	Кожов (1931, 1947)	Совинский (1915)	Дорогостайский (1923)	Базикалова (1945)	Верещагин (1949)
Литораль	0—15—20 *м*. Верхний отдел или подзона прибоя, 0—1,5 *м*. Средний отдел, 1,5—5 *м*. Нижний отдел, 5—15—20 *м*	0—10 *м*	0—5 *м*	0—5 *м*	Зона прибоя 0—1,5 *м* Зона малых глубин 1—1,5—10—15 *м*
Сублитораль	20—70 *м*	10—50 *м*	5—50 *м*	5—70—150 *м*	10—15—100 *м*
Супраабиссаль (переходная)	70—250 *м*	Переходная, 50—200 *м*	Переходная, 50—300 *м*	Переходная, 70—150—300 *м*	Переходная, 100—250 *м*
Абиссаль	Свыше 250 *м* Верхний отдел, 250—500 *м* Нижний отдел, более 500 *м*	Субабиссаль, 200—500 *м* Абиссаль, более 500 *м*	Абиссаль, более 300 *м*	Профундаль, 300—500 *м* Абиссаль, более 500 *м*	Субабиссаль, 250—500 *м* Абиссаль (ниже 500 *м*)

от нашей схемы. М. Ю. Бекман (1959б) для Малого моря предлагает схему, близкую к нашей.

Не вдаваясь в подробный анализ всех предложенных схем, мы приводим табл. 15, в которой указаны наиболее разработанные из них.

Переходим к более подробному рассмотрению распределения бентоса открытого Байкала по намеченным выше зонам.

Литоральная зона

Ширина верхней подзоны литорали, находящейся под влиянием прибойной волны, колеблется в различных участках Байкала очень сильно; в некоторых участках вдоль скалистых берегов она не превышает 5—10 *м*, в других участках ее ширина достигает сотни метров. Преобладающий грунт — крупный валунник, нередко огромные, мало окатанные глыбы от разрушающихся прибрежных скал.

Против устьев рек, в губах и бухтах против песчаных берегов преобладает песок.

Условия жизни в этой подзоне крайне своеобразны. Прибрежные камни и галька во время сильного прибоя перекатываются, пески взмучиваются и переслаиваются; лишь крупные камни находятся в более неподвижном состоянии. Прибойная волна, набегая на берег, смывает с него песок и мусор, остатки прежде выброшенных на берег водных растений, трупы насекомых и других мелких животных. Все это или оттесняется далеко от берегов и там оседает на дно, или снова выбрасывается на берег. В зоне действия прибойной волны во время сильного шторма вода становится мутной, особенно в районах с песчаными берегами.

Температура воды летом здесь вообще более высокая, чем в соседней подзоне; в ясные и спокойные дни в начале июля на глубине 0,25 *м* вода нагревается до 5—7°, в конце июля и в августе до 12—16°, иногда и выше. Однако во время шторма, а особенно во время сильных ветров с прибрежных гор вода даже летом сильно и очень быстро охлаждается, особенно вдоль подветренных берегов.

Летом у уреза воды наблюдаются суточные колебания температуры воды, причем разница между температурами в различные часы одних и тех же суток доходит до 2—3° и больше.

Химизм воды здесь в течение суток также испытывает значительные колебания; летом в дневное время наблюдается сильное пересыщение воды кислородом (до 150% насыщения), ночью же кислород может оказаться в небольшом дефиците (Яснитский, Бланков, Гортиков, 1927), зато наблюдается пересыщение свободной CO_2.

Ввиду того, что уровень воды в оз. Байкал в течение года изменяется в пределах до 1 и более *м*, прибойная полоса все время перемещается. Наиболее низкий уровень воды в Байкале бывает весной (в апреле), перед вскрытием ото льда, наиболее высокий — осенью (в сентябре-октябре). Соответственно этому, начиная с ранней весны, подзона прибоя «ползет» на берег, т. е. постепенно перемещается кверху. С этими периодическими изменениями уровня вод связаны некоторые биологические явления в жизни ручейников и других водных насекомых. Как уже было отмечено, многие из них весной откладывают яйца у самого уреза воды или даже на берегу в промежутки между камнями, наполненные водой. Здесь яйца быстро развиваются, и по мере подъема уровня кладки покрываются все большим слоем воды и вылупляющиеся из яиц личинки оказываются к концу лета уже на глубине 1—1,5 *м*. Зимою прибрежная полоса глубиной 1 *м* промерзает до дна.

На песках прибойной полосы в открытых участках макрофиты отсутствуют, так как постоянное перемешивание грунта не дает им возможности укрепиться. Из животных здесь обнаруживается в массовом количе-

стве маленькая желтая олигохета Mesenchitraeus bungei. Эта олигохета населяет песок прибойной полосы, особенно у уреза воды и на увлажняемом прибоем берегу, иногда в колоссальном количестве.

Камни прибойной полосы летом обильно покрыты сплошным темно-зеленым ковром из водоросли Ulothrix zonata, которая появляется весной сначала у самого уреза воды, а затем, по мере поднятия уровня Байкала, покрывает дно до глубины 1—1,5 *м*.

Из животного населения наиболее характерными обитателями каменистых участков прибойной полосы является прежде всего уже упоминавшаяся выше олигохета Mesenchitraeus bungei, образующая массовые скопления между камнями и под ними; затем здесь обычны крупный гаммарус Eulimnogammarus verrucosus, голубоватый маленький E. cyaneus, затем E. viridis, Gmelinoides fasciatus, Brandtia lata (рис. 48, *4*) и некоторые другие. Из низших ракообразных среди улотрикса водится обычно масса крупных Harpacticidae. Из планарий живут Baicalobia guttata (рис. 21, *4*), B. copulathrix (рис. 20, *3*), B. variegata (рис. 20, *2*). Среди водорослей обращает на себя внимание массовое количество личинок хирономид из группы Orthocladiinae и Tanytarsini, а также олигохеты Nais sp. Во время сильного прибоя эти животные обычно прячутся среди камней или в зарослях растений, или зарываются в песок.

Ранней весной в полосе прибоя на берегу у самого уреза воды скапливается громадное количество ручейников в имагинальной стадии, переживающих брачный период. Губки в подзоне прибоя отсутствуют, моллюски заходят единично и то лишь в спокойные дни. В тихие дни сюда заходят иногда некоторые виды из соседней подзоны, но они не образуют здесь массовых скоплений и при волнении отодвигаются глубже.

К осени полоса прибоя оголяется от улотрикса, животные зимой перекочевывают в соседнюю, более глубокую полосу дна. Лишь олигохета M. bungei остается на месте, глубоко зарываясь в грунт.

Подзона прибоя с характерным для нее комплексом населения выражена хорошо вдоль берегов всего открытого Байкала и его открытых губ и заливов.

Количественно фауна прибойной полосы летом довольно богата, особенно на каменистых грунтах, среди водорослей. Наибольшее богатство жизни наблюдается весной и в первую половину лета, когда происходит массовый вылет ручейников. В это время ночами сюда подходит и нередко держится у самого уреза воды хариус, находящий здесь богатую пищу, обычны бычки-подкаменщики. Прибойная полоса песчаных грунтов в сильно открытых и мелководных районах, особенно вдоль восточных берегов Байкала (Селенгинское мелководье), населена бедно.

Условия жизни в литорали за пределами подзоны прибоя более благоприятны для байкальских организмов. Влияние прибойной волны здесь сильно ослаблено. Амплитуда сезонных колебаний температуры в придонных слоях меньше, чем в подзоне прибоя.

Преобладающими грунтами вдоль открытого побережья и вдали от крупных рек являются: валунник, галька или плитняк и сравнительно чистые, крупнозернистые пески, которые, начиная с глубин 5—6 *м*, становятся мелкозернистыми с примесью ила. В неровностях дна нередко можно встретить значительные скопления грубого детрита, вынесенного реками, отмершие и отмытые с берегов водоросли и т. д.

В предустьевых районах крупных рек дно литорали обычно песчаное, нередко с грядами галек или сильно заиленное, причем заиленность в защищенных участках придельтового района иногда начинается сразу же за подзоной прибоя.

В литорали на каменистых грунтах, как выше указано, сосредоточена главная масса растительности.

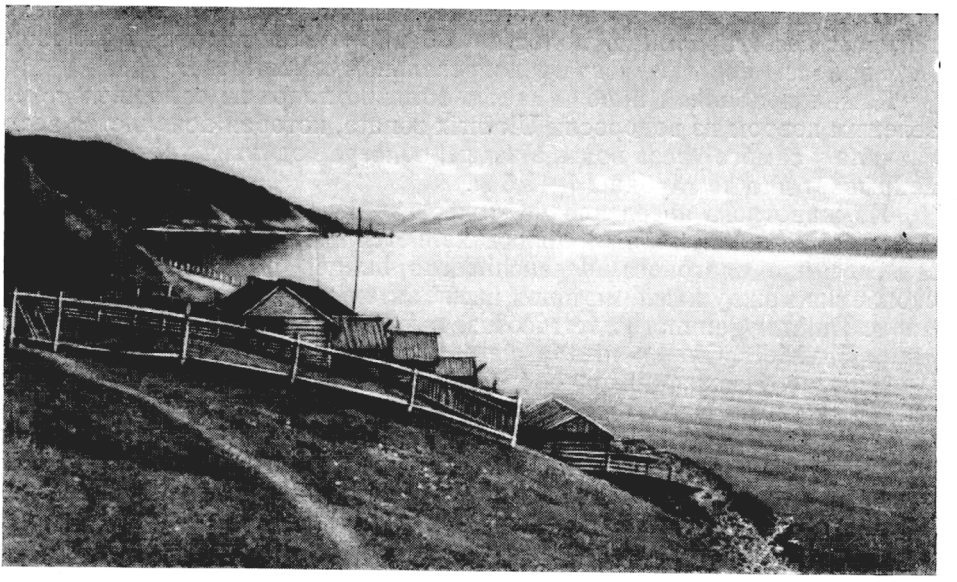


Рис. 69. Залив Лиственичный. На заднем плане хребет Хамар-Дабан. Фото автора

На песчаных грунтах литорали можно обнаружить изредка разрозненные кустики или небольшие заросли урути, главным образом под защитой мысов, далеко вдающихся в озеро. В более защищенных участках встречаются рдесты, водяная гречиха, а также харовые и другие водные растения.

Рассмотрим население литорали по главнейшим биотопам.

Каменистые грунты. Каменистые грунты литорали вдоль открытых побережий оз. Байкал являются наиболее распространенными и населены очень богатой фауной как в качественном, так и в количественном отношениях. Обыкновенно любой камень, взятый с глубин 2—10 *м*, бывает покрыт сверху, с боков, а иногда даже снизу, в выбоинах, в щелях и т. д. сплошь или отдельными пятнами водорослями Didymosphenia, Cladophora, Chaetamorpha, Draparnaldia, Tetraspora и т. д., а также лишайниками и колониями байкальской губки. Часто из растений на камне в массе преобладает какой-либо один вид или камень бывает покрыт почти исключительно губками. В районе Больших Котов в зоне, занятой драпарнальдиями, сырой вес их биомассы на гектаре площади может достигать 4,5 *т*.

Фауна здесь всегда бывает весьма разнообразной и обильной.

Байкальская губка Lubomirskia baicalensis (рис. 17) в массовом количестве населяет каменистые грунты, начиная от прибойной полосы до глубин 15—20 *м*. Наибольший расцвет она имеет на глубине 4—10 *м*, где нередко можно видеть целые леса этой ярко-зеленой ветвистой губки. Г. Б. Гаврилов (1950а, б) указывает, что в районе залива Лиственичного (рис. 69) губки занимают на каменистых грунтах литорали не менее $^1/_4$ площади дна. Основание губки обычно толстой коркой одевает камень не только сверху, но и сбоков; от корки отходит вверх целый лес толстых ветвей, достигающих 50—70 *см* в высоту. Под основанием губки живут олигохеты, преимущественно Lamprodrilus nigrescens, по краям основания или в оскулах губки торчат нередко целыми сотнями трубочки байкальской полихеты Manayunkia baicalensis, в неровностях камня — личинки ручейников, строящих свои домики из грубых песчинок. На поверхности губки мы всегда находим огромное количество замечательно красивых, изумрудно-зеленых маленьких гаммарусов Brandtia parasitica (рис. 46, *1*),

крепко цепляющихся за губку ножками, не расстающихся с ней даже в том случае, если губку вытянуть из воды; кроме того, на губке живет много крупных, темно-красных гаммарид Eulimnogammarus cruentus, мелких красноватых E. grandimanus Baz.[1], и многие другие виды. Здесь же, на поверхности губки, всегда можно обнаружить массу маленьких рачков из Harpacticidae, передвигающихся по ветвям в виде беловатых точек. Несомненно, что наличие массовых скоплений на губке этих маленьких рачков является причиной массового обитания здесь характернейшего для биоценоза губки бокоплава Brandtia parasitica и других видов.

На глубине 2—5 *м* камни, покрытые водорослями, населены очень богатой фауной. На обнаженных участках камней живет большое количество планарий (наиболее обычны Baicalobia copulathrix, B. guttata, B. variegata), олигохеты (Propappus glandulosus, Lamprodrilus nigrescens и другие), байкальские пиявки Trachelobdella torquata, масса мелких прямокишечных ресничных червей, ослики (Asellus angarensis, A. baicalensis), ручейники Baicalinini, личинки хирономид, масса гаммарид, прячущихся в щелях, под камнями среди водорослей и т. д. Из них особенно многочисленны Eulimnogammarus grandimanus, E. cyaneus, E. viridis, E. maacki, Brandtia lata, Gmelinoides fasciatus, Baicalogammarus pullus и др. Здесь же, как и на обнаженных участках камней, мы находим богатое население из моллюсков, из которых особенно многочисленны Choanomphalus amauronius, C. maacki, Baicalia herderiana., B. bithyniopsis, B. ciliata, на севере Байкала. B. macrostoma, B. variesculpta. Тут же на камнях или между ними можно нередко встретить байкальских бычков Batrachocottus baicalensis, Paracottus kessleri, P. kneri, а весной также и бычка-желтокрылку, откладывающего здесь икру.

Количественно такие биоценозы богаты, что можно видеть из результатов исследований, проведенных нами в районе Больших Котов (табл. 16).

Таблица 16

Население камней, покрытых водорослями и губками, взятых с площади в 1 *м*² на глубине 3—4 *м* в районе Больших Котов

Наименование групп	Число видов	Число экземпляров	Сырой вес, *г*	Преобладающие формы
Губки	2	15 (колоний)	—	Lubomirskia baicalensis
Ресничные черви	6	95	1,3	—
Полихеты	1	200	0,2	Manayunkia baicalensis[1]
Олигохеты	4	100	0,7	Lamprodrilus nigrescens
Пиявки	2	77	0,2	—
Изоподы	1	55	0,1	Asellus angarensis
Гаммариды	до 20	972	25,0	Eulimnogammarus grandimanus
Моллюски	9	2066	80,0	Baicalia herderiana, Choanomphalus amauronius, C. maacki
Ручейники	2—3	785	7,8	Baicalinini
Хирономиды . . .	2—3	143	0,3	—
Итого	до 50	4508	115,6	(вес без губок)

Примечание. Ostracoda и другие мелкие животные не учитывались.

[1] Вид, принимавшийся нами (Кожов, 1931, 1947) за Eulimnogammarus cyanoides, описан А. Я. Базикаловой под названием E. grandimanus.

Нужно полагать, что биомасса на каменистых банках литорали на глубине 2—3 *м*, покрытых водорослями и губкой, должна быть близка в среднем к 1000 *кг/га*, не считая громадного количества губок, вес которых иногда доходит до 1 *кг* и выше на 1 $м^2$.

Сравнение богатства жизни различных поясов дна с каменистым грунтом показывает, что глубины, непосредственно прилегающие к полосе прибоя, населены беднее, чем глубины в 3—8 *м*, где проходит максимум жизни. На таких участках, где дно образовано сплошной скалой или плитняком, жизнь также беднее, чем на грядах не окатанных или слабо окатанных крупных камней, но зато байкальская губка здесь очень мощно развивается, образуя нередко почти сплошной зеленый ковер, от которого отходят там и сям многочисленные толстые ветви.

Г. Б. Гаврилов (1950а, б) исследовал небольшой участок литорали с каменистым грунтом в районе с. Лиственичного и обнаружил на одном гектаре дна на глубине 0—4 *м* следующее количество видов: губок 3, плоских червей 14, мшанок 1, полихет 1, олигохет 24, осликов 3, гаммарид 75, ручейников 6, хирономид 12, моллюсков 18, рыб 15, всего 172 вида. Г. Б. Гаврилов пишет, что число видов исследованной им зоны глубин поражает воображение, если вспомнить, что во всем оз. Телецком (Алтай) содержится 169 видов. Биомасса животных, обитающих в зоне 0—4 *м*, Гавриловым определяется в 615,5 *кг/га* (без рыб, губок и микробентоса).

Каменистые грунты в губах или против устьев речек обычно бывают несколько занесены иловатым песком и население их значительно беднее, чем вдоль открытых берегов.

Следует отметить, что каменистые банки литорали открытого Байкала являются излюбленными местами обитания байкальского черного хариуса, а также многих видов бычков.

Крупнозернистые пески литорали на глубине 2—10 *м* вдоль открытого побережья. Участки из крупнозернистоого песка в литорали открытых районов Байкала с мало разработанной прибрежной платформой располагаются преимущественно между урезом воды и «обрывом». Они обычно вкраплены между каменистыми банками пятнами различной величины от 1 $м^2$ до нескольких гектаров или занимают обширные пространства против песчаных берегов и в предустьевых районах. В районе дельты р. Селенги и в обе стороны от нее пески занимают громадную площадь, простираясь в открытый Байкал далеко за пределы 10 *м* изобаты на расстояние до 10—8 *км* от берегов дельты. Обширные площади заняты песками также в районе устьев рек Верхней Ангары, Кичеры, Турки и во многих других местах.

Пески эти населены очень характерной фауной. Из ресничных червей здесь живет несколько видов, из них наиболее характерны розовато-белая маленькая турбеллярия Archicotylus plana, а также Sorocelis nigrofasciata,— буроватый плоский червь с характерным рисунком на спинной стороне, состоящим из нескольких поперечных черных полос (рис. 20, *5*). Из олигохет наиболее многочисленны здесь Teleuscolex korotneffi, Clitelio multispinus, Tubifex inflatus, затем Haplotaxis ascaridoides, Limnodrilus pygmeus. Обычны также песчанолюбивая форма полихеты Manayunkia baicalensis и пиявки. Но особенно многочисленны здесь гаммариды, причем по своей пестрой или желто-бурой окраске они вполне соответствуют тону песков. Из гаммарид следует особо выделить род Micruropus, большинство видов которого является типичными обитателями песков, в которые они зарываются. Из них особенно многочисленны M. kluhki, M. wahli, M. talitroides, M. crassipes, M. cristatus. Род Hyalellopsis также чрезвычайно характерен для песков; из видов этого рода на прибрежных песках обычны маленькие, плотные желтоватые рачки H. variabilis, H. czirnianskii. Из других групп байкальских гаммарид на песках часто встречаются красноглазый грязно-бурый рачок Carinogammarus rhodo-

phthalmus, C. microphthalmus, Echiuropus macronychus, Poekilogammarus areneolus и множество других видов. Из моллюсков к типичным обитателям прибрежных песков необходимо отнести: Choanomphalus dybowskianus, C. schrenki, C. gerstfeldtianus, Baicalia oviformis., B. dybowskiana, B. florii, B. bithyniopsis, B. elata, B. semenkewitschi, B. pulla, B. contabulata, Benedictia baicalensis Sphaerium baicalense, Pisidium maculatum. P. korotnewi, Valvata baicalensis.

В количественном отношении крупнозернистые прибрежные пески населены слабее, чем камни, но отнюдь не бедно. Лишь на глубинах до 2—3 *м*, граничащих с полосой прибоя, и в открытых для ветров и волнения районах жизнь на песках скудна.

В качестве примера биоценоза песчаных грунтов открытых районов Байкала мы даем список фауны, обитающей на песках в районе Больших Котов с указанием количеств и веса (табл. 17).

Из приведенных данных мы видим, что видовой состав биоценозов крупнозернистых песков литорали на глубинах до 5 *м* очень богат, число видов доходит до 50, не считая мелких форм, промывающихся через одномиллиметровое сито. Особенно много видов принадлежит моллюскам (около 20) и гаммаридам (свыше 20). Количество экземпляров на 1 $м^2$ дна доходит до 2000 и более, причем наибольшая доля принадлежит опять гаммаридам и моллюскам. Биомасса здесь меньше, чем на камнях, но, однако, не является малой, доходя в среднем до 150 *кг/га*, из которых большая часть приходится на моллюсков.

На этих песках можно обнаружить также значительные скопления бычков, особенно Paracottus kessleri.

В районе Селенгинского мелководья на чистых песках, на глубинах 5—10 *м* (по данным Л. Г. Миклашевской, 1935) приходится на 1 $м^2$ дна в среднем биомасса 14,52 *г* (145,2 *кг/га*) и 731 экз. животных (табл. 18).

В районе Северного Байкала, по нашим данным, биомасса зообентоса на песках литорали равна в среднем 150 *кг/га*.

Биомасса зообентоса открытых районов от губы Аяя до губы Богучанской на глубине 5—15 *м* на песчаных грунтах (среднее из 10 проб дночерпателя Петерсена) равна 15,016 $г/м^2$ (150,16 *кг/га*) и распределяется следующим образом:

	$г/м^2$
Черви	7,482
Моллюски	3,847
Гаммариды	1,787
Прочие	1,900
Итого:	15,016

На песках Муринской банки (Южный Байкал), на глубине 15—20 *м*, судя по траловым сборам, зообентос очень богат качественно; одних моллюсков здесь обнаружено более 20 видов, из которых главное место принадлежит Benedictia baicalensis, составляющей по весу и по количеству экземпляров больше половины всех остальных моллюсков, затем Baicalia oviformis, B. semenkewitschi, Valvata baicalensis, Pisidium korotnewi. Из всех имеющихся данных можно сделать заключение, что биомасса зообентоса песчаных грунтов литорали открытых районов Байкала в среднем близка к 12—15 *г* на 1 $м^2$ или 120—150 *кг* на *га*.

Заиленные мелкозернистые пески с детритом на глубине 8—20 *м*. Выше было уже отмечено, что в некотором удалении от берегов пески становятся мелкозернистыми, заиливаются, а поблизости от устьев речек или от участков с очень богатой растительностью, например в ямках и углублениях дна, по соседству с каменистыми грунтами к песку примешиваются остатки растений или речные выносы, обычно мало переработанные.

Таблица 17

Зообентос песков литорали открытого Байкала в районе Больших Котов и у устья р. Черной

Компоненты биомассы	Биомасса на разных грунтах					
	район Больших Котов				район р. Черной	
	крупнозернистые пески, глубина 2,5 м (12 проб)		пески, глубина 1,5 м (3 пробы)		крупнозернистые пески, глубина 1,5 м (3 пробы)	
	количество экз. на 1 м²	г/м²	количество экз. на 1 м²	г/м²	количество экз. на 1 м²	г/м²
Ресничные черви						
Archicotylus plana	7	0,06	30	0,2		
Sorocelis nigrofasciata	2					
Итого ресничных червей	9	0,06	30	0,2		
Олигохеты (Limnodrilus schizochaetus, L.sp., Teleuscolex korotnevi) и 3—5не определенных видов	279	4,2	100	1,7	133	2,0
Полихета (Manajunkia baicalensis)	42	0,2	10	0,05	—	—
Гаммариды						
Micruropus kluhki	274	—	1210	—	—	—
M. talitroides	18	—	—	—	13	—
M. wahli	194	—	340	—	13	—
M. litoralis	11	—	—	—	100	—
M. vortex	1	—	—	—	—	—
Microgammarus simplex+M. sp.	118	—	—	—	40	—
Echiuropus morawitschi	7	—	—	—	—	—
E. lata	1	—	—	—	—	—
Gmelinoides fasciatus	1	—	—	—	—	—
Carinogammarus rhodophthalmus	6	—	330	—	—	—
Echiuropus macronychus	5	—	—	—	—	—
Crypturopus pachytus	5	—	—	—	—	—
Hyalellopsis variabilis	3	—	—	—	—	—
H. czirnianskii	3	—	—	—	13	—
Pallasea cancelloides	2	—	—	—	3	—
P. viridis	1	—	—	—	—	—
Baicalogammarus pullus	1	—	—	—	—	—
Eulimnogammarus cyanoides	1	—	—	—	—	—
E. fuscus	1	—	—	—	—	—
Итого гаммарид	653	4,5	1890	8,8	182	1,93
Моллюски						
Choanomphalus dybowskianus	22	—	—	—	—	—
Ch. schrenki	15	—	20	0,5	—	—
Ch. amauronius	4	—	—	—	7	—
Ch. maacki	3	—	—	—	30	—
Baicalia oviformis	37	—	—	—	160	—
B. herderiana	19	—	—	—	3	—
B. contabulata	8	—	—	—	—	—

Таблица 17 (окончание)

Компоненты биомассы	Биомасса на разных грунтах					
	район Больших Котов				район р. Черной	
	крупнозернистые пески, глубина 2,5 м (12 проб)		пески, глубина 1,5 м (3 пробы)		крупнозернистые пески, глубина 1,5 м (3 пробы)	
	количество экз. на 1 м²	г/м²	количество экз. на 1 м²	г/м²	количество экз. на 1 м²	г/м²
B. semenkewitschi	3	—	—	—	23	—
B. pulla	2	—	—	—	—	—
B. columella	1	—	—	—	—	—
B. elata	—	—	—	—	16	—
Kobeltocochlea moptensiana	1	—	—	—	—	—
Benedictia baicalensis	11	—	—	—	70	—
Valvata baicalensis	1	—	—	—	—	—
V. piligera	3	—	—	—	16	—
Sphaerium baicalensis	7	—	—	—	—	—
Pisidium korotnewi	127	—	—	—	60	—
Итого моллюсков	264	6,6	20	0,5	385	9,01
Ручейники 2 вида	17	0,17	—	—	20	0,19
Хирономиды 1 вид	1	0,003	—	—	—	—
Всего:	1265	15,73	2050	11,2	720	13,13
Биомасса *кг/га*	—	157,3	—	112,0	—	131,3

Донная фауна таких участков качественно и количественно богаче фауны чистых песков. Здесь встречаются не только характерные обитатели песков, но и некоторые новые формы, предпочитающие отложения детрита. Так, из олигохет наряду с Licodrilus schizochaetus, L. parvus, Limnodrilus arenarius встречаем Licodrilus dybowskii, Lamprodrilus stigmatias, Styloscolex baicalensis и некоторые другие формы. В большом количестве здесь живет «иловая» форма полихеты Manayunkia baicalensis. Из гаммарид наряду с некоторыми характерными песчанолюбивыми формами многочисленны Crypturopus pachitus, C. inflatus, C. tuberculatus, Carinogammarus rhodophthalmus, Axelboeckia karpenteri, а на глубинах около 15—20 *м* нередки Pallasea brandti, Carinogammarus cinnamomeus. Из моллюсков появляются в массовом количестве Pisidium maculatum, Baicalia carinata, B. contabulata, B. florii, B. pulla, B. pulchella, B. wrzesniowskii и др. Число встречающихся здесь видов увеличивается до 50 и более, причем они более или менее равномерно распределяются между моллюсками, гаммаридами и олигохетами.

Фауна иловатых песков с детритом и в количественном и в качественном отношениях значительно превосходит фауну чистых песков. Число экземпляров здесь доходит до 2500—5000 на 1 $м^2$ дна, а биомасса — до 150—250 *кг/га*, причем по весу моллюски преобладают над всеми остальными группами бентоса.

Против устьев крупных рек органические наносы отлагаются в значительном удалении от берегов. Так, в районе, прилегающем к дельте р. Селенги, выносы реки увлекаются очень далеко от берега течениями, и мелкозернистые пески уже на глубине 10—20 *м* получают примесь тонкого детрита, придающего им темно-серый цвет.

Биомасса зообентоса на разных грунтах
(по данным

Район	Грунт и глубина, *м*	Биомасса					
		ресничные черви		олигохеты		полихеты	
		колич. экз. на 1 *м*²	*г/м*²	колич. экз. на 1 *м*²	*г/м*²	колич. экз. на 1 *м*²	*г/м*²
Селенгинское мелководье	Песок, 5—10	—	—	203	9,19	116	0,12
	Заиленный песок, 10—25	120	1,83	3935	14,87	—	—
От Селенгинского мелководья до р. Слюдянки	Ил, 10—25	—	—	150	3,60	—	—

Животное население на этих грунтах в общем то же самое, что и на других песчаных и песчано-илистых грунтах, биомасса же сильно колеблется в зависимости от количества примесей детрита, что в свою очередь зависит от удаления от берега или от степени защищенности от сильного волнения. В некоторых участках биомасса и плотность населения весьма значительны. Так, против дельты р. Селенги на песчано-илистой фракции на глубинах 10—25 *м* биомасса достигает 27,4 *г/м*² (274,0 *кг/га*) и 3760 экз. на 1 *м*² (см. табл. 18).

На Северном Байкале, по нашим данным, биомасса колеблется на таких участках на глубинах 5—10 *м* в пределах 10—15 *г* на 1 *м*² (100—150 *кг/га*), доходя в некоторых местах до 40 *г* на 1 *м*² (400 *кг/га*). На заиленных с детритом песках устьев рек, на глубинах 10—15 *м* против р. Кичеры, Слюдянки и других биомасса колеблется в пределах 10—20 *г* на 1 *м*² (100—200 *кг/га*), причем на темных песках с большой примесью детрита преобладают олигохеты.

Заиленный песок без ясно видимых примесей детрита населен беднее. Средний вес из 17 проб, взятых дночерпателем на Северном Байкале на таких участках дна с глубины от 2 до 15 *м*, равен 14,25 *г* на 1 *м*² (142,5 *кг/га*).

Заросли хары, урути, рдестов и других растений под мысами вдоль открытых районов Байкала. Как уже было отмечено, участки песчаных грунтов с разрозненными кустиками высших растений встречаются в открытых районах Байкала лишь под мысами, защищающими дно от сильного волнения, на глубинах от 2—3 до 10—25 *м*. На таких участках к пескам примешиваются остатки перегнивающих растений и грунт имеет темный цвет.

Как правило, эти участки очень богаты жизнью, причем население здесь еще более разнородное, чем на описанных выше грунтах. Здесь встречаются такие обитатели каменистых участков, покрытых водорослями, как моллюски Choanomphalus amauronius, Baicalia herderiana, гаммариды Eulimnogammarus grandimanus, Baicalogammarus pullus и т. д., а также типичные песчанолюбивые и детритоядные формы Carinogammarus rhodophthalmus, Crypturopus tuberculatus, Micruropus litoralis и т. д. Нередко можно встретить из гаммарид также Pallasea cancelloides, P. brandti, Heterogammarus sophianosi. Из моллюсков очень

Таблица 18

литорали в открытом Байкале
Л. Г. Миклашевской, 1935).

Биомасса пиявки		Грунт и глубина, *м*	Биомасса						Общая биомасса *кг/га*
			моллюски		гаммариды		всего		
колич. экз. на 1 *м*²	*г/м*²		колич. экз. на 1 *м*²	*г/м*²	колич. экз. на 1 *м*²	*г/м*²	колич. экз. на 1 *м*²	*г/м*²	
2	0,01	Песок, 5—10	26	0,39	384	4,81	731	5,52	55,2
5	0,01	Заиленный песок, 10—25	1645	9,99	55	0,70	5760	27,4	274,0
20	0,18	Ил, 10—25	80	0,12	1900	22,80	2150	26,70	267,0

многочисленны Pisidium korotnevi, P. maculatum, Benedictia baicalensis, Kobeltocochlea martensiana, Baicalia oviformis.

О плотности населения можно судить по материалам, приведенным в табл. 19.

Таблица 19

Зообентос зарослей водных растений на темных иловатых песках (район Большие Коты, лето) на 1 *м*²

Компоненты зообентоса	Число видов	Число экземпляров
Ресничные черви	1—2	12
Олигохеты	6—8	290
Гаммариды	8—10	120
Моллюски	15	870
Ручейники	2	200
Итого . . .	до 40	1492

Примечание. Несомненно эти цифры намного меньше, чем должно быть в действительности, так как дночерпатель здесь улавливает далеко не все организмы.

Илистые грунты в полосе литорали. Илистые грунты или мелкозернистые, сильно заиленные пески на глубине до 20 *м* встречаются главным образом против устьев рек, в защищенных участках. Иногда они расположены у берегов, на границе с прибойными песками. Илы эти богаты органическими примесями и имеют темный цвет.

Населены такие грунты довольно богато, особенно олигохетами, а также гаммаридами. Так, по данным Л. Г. Миклашевской (1935), на илистых фациях глубин 10—25 *м* в районе от Селенгинского мелководья до Слюдянки (преимущественно у устьев рек) биомасса и плотность населения выражаются в среднем соответственно величинами 267 *г/м*² и и 2150 экз. на 1 *м*² (см. табл. 18).

Условия жизни в бухтах и губах заметно отличаются от условий жизни вдоль открытых берегов, главным образом вследствие относительной защищенности их от сильного волнения. Благодаря этому придонные слои воды находятся здесь в более спокойном состоянии, грунт менее

переслаивается, а вода относительно изолирована от прибрежных течений. Поэтому в губах и бухтах, как правило, господствуют песчаные, песчано-илистые и илистые грунты, отлагающиеся в котловине, тогда как каменистые грунты играют подчиненную роль, хотя и образуют скопления против каменистых мысов, особенно у входа в губы и бухты. Прибойная полоса выражена здесь слабее, чем в открытом Байкале, а донная растительность имеет большую возможность развиваться на песчаных грунтах вследствие относительной устойчивости их и слабости волнений. Если в бухту или губу впадает речка или ручей, то выносы их не относятся далеко в Байкал, а отлагаются в котловине губы, создавая здесь благоприятные кормовые условия для донных животных.

Таких бухт и губ в Байкале много. Из них вдоль западного берега заслуживают внимания по своей величине губы Песчаная, Бабушка, Берхин, Ая, Мужинай, Молокай, Болсодей, Хара, Горячинская, Богучанская, Слюдянская, Сеногда и другие, вдоль восточного берега — Дагарская, Фролиха, Аяя, Амнундакан, Туркукит, Иринда, Давша, Сосновка, Безымянная, Таланка, Мысовая, Мамай, Половинка и др. Сходные условия создаются также во внешних частях глубоко вдающихся в берег и хорошо защищенных мелководных губ, например в губах Анге, Заворотной и т. п., тогда как внутренние их части представляют собой уже озерно-соровые участки.

Переходными от открытого берега к губам и бухтам являются участки, расположенные за далеко выдающимися в Байкал мысами.

Нет надобности характеризовать биотопы и их население во всех губах Байкала. Мы остановимся здесь на некоторых, лучше всего нами изученных и наиболее характерных.

Губа Богучанская (Букачанская) расположена на северо-западном берегу Байкала в 45 *км* к югу от устья р. Кичеры (по прямой линии). Она ограничена с севера мысом Тонким, далеко выдающимся в Байкал, с юга — мысом Писаный камень. У входа в губу расположен каменистый островок, служащий волноломом и значительно ослабляющий действие волн, докатывающихся до губы из открытого Байкала. Губа служит местом весенне-летнего привала для омуля. Преобладающими грунтами являются желтые пески, простирающиеся до 10—15 *м* глубины, после чего они сменяются мелкозернистыми иловатыми песками, а затем илами.

Полоса прибоя выражена здесь ясно лишь против мысов, причем животное население песков и каменистых грунтов, покрытых улотриксом, такое же, что и в открытых районах Байкала.

Каменистые банки из гальки, валунника и неокатанных глыб более всего развиты вокруг о. Богучанского и против скалистых берегов у мысов, простираясь вглубь до 5—10 *м* и более; занимают они довольно значительные площади. Промежутки между камнями заполнены песком. На камнях мы обнаруживаем обычные байкальские макрофиты Draparnaldia, Aegagropila и другие (до глубин 5—6 *м*), а также Cladophora, Chaetomorpha, идущие до глубин 20—25 *м*, располагающиеся ярусами в той же последовательности, как и в открытых районах Байкала.

Животное население этих камней также очень богато типичной литоральной фауной: губками, ярко и пестро окрашенными гаммаридами, а также олигохетами и планариями — теми же, что и на камнях открытых районов. Из моллюсков здесь многочисленны Baicalia variesculpta, B. macrostoma, Choanomphalus amauronius, C. maacki.

Плотность населения камней в губе Богучанской не меньше, чем в открытых районах.

Желтые и серые пески занимают в губе Богучанской более $^3/_4$ всей ее площади, распространяясь в глубину до 10—15 *м*. Всюду фауна песков покрыта зарослями растений — урутью, рдестами, иногда Cladophora

floccosa, сидящей на песчинках в виде мелких косматых шариков на глубине 5—25 *м*, затем Chaetomorpha, Tetraspora и др.

Видовой состав бентоса на таких участках весьма богат, а плотность населения высокая, значительно выше, чем на песчаных или песчано-илистых грунтах открытых районов. Преобладающими формами здесь являются из гаммарид Micruropus cristatus, M. talitroides, M. kluhki, Crypturopus tuberculatus, Cr. inflatus, Baicalogammarus pullus, Pallasea concellus, Poekilogammarus araneolus, Pallasea brandti, Gmelinoides fasciatus, Carinogammarus rhodophalmus, C. microphthalmus.

Из моллюсков наиболее характерны Baicalia florii, B. oviformis, населяющие эти грунты в колоссальном количестве; многочисленны также Pisidium amnucum var. baicalense, P. korotnewi, нередки Valvata piligera, Baicalia carinata, Benedictia baicalensis, часто встречается и прудовик Limnaea auricularia var. Из олигохет здесь преобладают Tubifex inflatus, Propappus volki, Teleuscolex korotnevi, Lamprodrilus satyriscus, Clitellio korotneffi, Limnodrilus arenalius, Lamprodrilus pygmeus. Из ресничных червей встречается Archicotylus sp., Sorocelis nigrofasciata. Нередка также полихета Manayunkia baicalensis.

Наиболее богатая жизнью полоса песков проходит на глубине 3—7 *м* во внутренних частях губы. Пески дальше от берега на больших глубинах и на глубине менее 3 *м* населены заметно слабее. Биомасса зообентоса песков на глубине 3—15 *м* может быть вычислена по данным, приведенным в табл. 20.

Таблица 20

Биомасса зообентоса губ Богучанская, Аяя и Фролиха летом 1931 г.
(по М. М. Кожову, 1934а)

Место	Грунт и глубина, *м*	Количество проб	Биомасса, *г/м²*						Биомасса, *кг/га*
			черви	моллюски	гаммариды	насекомые	прочие	всего	
Губа Богучанская	Пески, 3—6	11	11,147 (521)	42,100 (741)	2,352 (386)	2,214 (111)	—	57,813 (1759)	578,1
	Песок, 6—15 . . .	8	5,150	7,530	3,290	—	2,830	18,80	188,0
	Ил с песком, 60—65	2	7,473	0,865	5,520	—	—	13,858	138,6
Губа Аяя	Пески, 5—15	4	11,990	3,830	2,000	—	0,250	18,070	180,7
	Песок с илом, 25—45	9	9,924	1,384	3,548	—	0,500	15,356	153,7
	Ил, 55—60	5	1,870	—	1,200	—	—	3,070	30,7
Губа Фролиха	Песок с илом 40—75	4	3,787	1,970	0,875	—		6,632	66,3

Примечание. Цифры в скобках — число экземпляров на 1 *м²*.

Преобладающей группой на песках литорали в губе Богучанской являются моллюски (40—70%) всей биомассы, а затем — олигохеты и гаммариды. Однако, несомненно, что количество гаммарид в приводимых данных значительно преуменьшено, так как они убегают от дночерпателя.

Губа Аяя расположена на северо-восточном побережье Байкала. По своему положению она открыта для северо-западных и западных ветров и режим ее вод лишь немногим отличается от режима вод открытого Байкала. Глубины до 20 *м* занимают здесь сравнительно узкую прибрежную полосу, основная же часть губы представляет собою котловину с глубинами до 60—80 *м*.

Губа Фролиха, расположенная рядом с Аяя к северу от нее, еще более открыта для ветров и более глубокая (до 100 и более метров). В губу Фролиха впадает довольно мощная речка Нижняя Фролиха, вытекающая из горного и глубокого озера Фролиха. В губу Аяя впадают лишь незначительные речки и ключи. Преобладающим грунтом в обеих губах является песок, а в глубинной части ил. Более подробно биотопы и их население охарактеризуем для губы Аяя. В полосе прибоя в губе Аяя преобладают камни, представленные россыпями валунов величиной от 8—10 *см* до глыб в 2—3 *м* и более в поперечнике, лежащих вперемежку с крупнозернистыми песками. Камни покрыты водорослью Ulothrix и населены обычной фауной, характерной для прибойной полосы Байкала. Дальше вглубь грунты довольно разнообразны. Каменные россыпи простираются до глубины 6—7 *м*, удаляясь от берегов на 20—30 *м*, иногда до 100 *м*, в зависимости от рельефа уклона дна. Заселены они всюду богатой и разнообразной литофильной фауной, среди которой наиболее обильны моллюски Baicalia variesculpta, а также B. macrostoma, Choanomphalus annuliformis, которые в южном Байкале отсутствуют.

Довольно плотный желто-серый песок является основой всех фаций дна губы. В чистом виде эти пески выступают на глубинах между семи- и двадцатиметровой изобатами. На глубинах меньше 7 *м* на песках лежат обычно валуны; на глубинах более 20 *м* к пескам примешивается в большом количестве ил. По цвету и величине зерна пески довольно сильно варьируют. Во входных частях губ преобладают крупнозернистые пески, в средних и внутренних частях — более мелкие, серого цвета, особенно на южном берегу Аяя. Вдоль северного берега Аяя, на глубине 10—20 *м* проходит весьма характерная полоса красноватых песков, постепенно сменяющихся серыми в глубине бухты. Особенностью этих песков является присутствие крупных зерен полевого шпата до сантиметра величиной, густо обросших водорослями. Те же пески по южной стороне губы Аяя развиты слабее вследствие более крутого падения дна. Начиная с изобаты приблизительно в 20 *м*, песчаные грунты уже в ясной степени заилены. С глубиной заиленность увеличивается и фация песков сменяется фацией ила, приблизительно с глубины 45 *м*. Следует отметить, что во внутренних частях губ Аяя и Фролиха пески имеют примесь детрита, выносимого, по-видимому, речками.

В губе Фролиха площадь заиленных песков довольно обширна, причем они распространены далеко за пределами литорали. Прибрежные пески населены такой же фауной, как и аналогичные пески губы Богучанской. Из моллюсков здесь наиболее часто встречаются Baicalia oviformis, виды рода Pisidium, Choanomphalus dybowskianus, C. amauronius, Sphaerium, из гаммарид — Micruropus litoralis, M. wahli, Crypturopus inflatus и т. д.

О количестве и плотности населения этих песков могут дать представление материалы, приведенные в табл. 20.

Губа Песчаная расположена на западном побережье Байкала, в его южной половине. Она хорошо закрыта от северо-западных и северо-восточных ветров, но открыта для южных и юго-восточных.

Глубины до 10—20 *м* простираются здесь далеко от берега. Дно преимущественно песчаное с густыми зарослями макрофитов. Литораль губы богата жизнью. По данным Л. Г. Миклашевской (1935), на глубине до 5 *м* на 1 $м^2$ дна приходится 3231 экз. (33,46 $г/м^2$). Биомасса равна 334,6 *кг/га* (см. табл. 21).

На глубине 10—15 *м* на 1 $м^2$ дна с песчаным грунтом приходится 2864 экз. животных весом 39,92 (399,2 *кг/га*), причем соотношения между различными группами в общем остаются такими же.

Аналогичную картину богатства жизни в литорали мы обнаруживаем в хорошо защищенных губах Заворотная и Ангинская, внутренние части

Таблица 21

Зообентос губы Песчаная; грунт — песок, глубина до 10—20 м
(по данным Л. Г. Миклашевской, 1935)

Компоненты зообентоса	Биомасса		
	количество экземпляров на 1 м²	г/м²	кг/га
Олигохеты	117	7,03	70,3
Полихеты	73	0,48	4,8
Моллюски	280	3,62	36,2
Гаммариды	2257	21,80	218,0
Остракоды	367	0,02	0,2
Ручейники	45	0,45	4,5
Хирономиды	92	0,06	0,6
Всего . .	3231	33,46	334,6

которых населены озерно-соровой фауной, внешние же — байкальской, а также и в ряде других более или менее хорошо защищенных от ветров губ.

Население обширных заливов и Малого моря описано в специальном разделе, посвященном этим районам.

Общие выводы о населении литоральной зоны открытых районов Байкала и его открытых губ

Обобщая приведенные данные, мы приходим к следующим выводам. Литоральная зона характеризуется большим разнообразием условий существования и, соответственно этому, разнообразием биотопов и богатством донного населения. Эта зона среди всех является наиболее насыщенной жизнью и представляет собой по существу основную продуктивную зону Байкала. Это объясняется тем, что именно здесь проходит пояс массового развития растительности, здесь оседает основная масса детрита, вносимого речками (лишь крупные реки выносят свои органические взвеси и на более значительные глубины); здесь же перегнивает, перерабатывается и затем потребляется животными отмирающая масса подводной растительности. Ветры и бури несут сюда из прибрежных лесов листву, хвою, пыльцу и другие продукты тайги; временные потоки после сильных ливней захватывают по берегам органические материалы, главная масса которых отлагается здесь же в непосредственной близости от береговой линии, и лишь меньшая доля уносится на более удаленные от берегов и более глубокие места. Физические и химические факторы (температура, свет, газовый режим и т. д.) здесь также более благоприятны для процветания жизни, чем в других, более глубоких зонах.

Лишь в тех местах с песчаными грунтами, где литораль сильно открыта для господствующих ветров и прибойная волна достигает особой мощности, мелководная полоса литорали оказывается лишенной макрофитов и сильно обедненной животными. Что же касается каменистых банок, то они и в самых беспокойных местах оказываются населенными не менее богато, чем в других, более спокойных участках.

В последние годы были проведены исследования микробентоса в литорали Байкала. Оказалось, что он играет значительную роль в обогаще-

нии грунта органическими веществами. На камнях, обросших водорослями, и на песках литорали живет много донных диатомей, копепод-харпактицид, циклопов, встречаются коловратки, тихоходки, нематоды. Среди копепод значительную роль в микробентосе играют Cuclops serrulatus, виды рода Acanthocyclops. К сожалению, микробентос с количественной стороны в литорали открытых вод Байкала не изучался.

В пищевом режиме животных бентоса в литорали, очевидно, большую роль играют бактерии, поэтому мы считаем необходимым привести здесь некоторые количественные данные по этой группе организмов. По исследованиям А. Г. Родиной (1954), на камнях литорали бактерии образуют покрытия, причем степень этого покрытия зависит главным образом от биологических факторов. Развиваясь на камнях литорали в огромном количестве, бактерии участвуют в разрушении этих пород и в круговороте отдельных элементов, в том числе кремния. Бактерии покрывают камни сплошной пленкой. Особенно многочисленны бактерии на участке с богатой растительностью.

Большое количество бактерий было найдено в тканях губок (до 563 млн. на 1 *см*^{2}), что дает повод Родиной предполагать, что бактерии для губок являются не только пищей, но имеют отношение к процессам выделения.

Биомасса микробов на каменистой литорали, по мнению Родиной, достигает в среднем 8 *г* на 1 *м*^{2} в летнее время (июль-август). Значительные количества микробов обнаружены также на песчаных грунтах литорали, особенно на участках, богатых детритом. Наивысшая численность микробов, высчитанная на песчанных участках, достигает 62 млн. на 1 *г* грунта. Как выяснено Родиной (1954), донные микробы в Байкале играют важную роль в питании водных животных.

Биомасса животного населения открытой литорали Байкала в различных участках дна в разных биоценозах, как мы видели, сильно колеблется: почти от полной безжизненности на песках подзоны прибоя до 5—10 *г* на 1 *м*^{2} дна (50—100 *кг/га*) на прилегающих к прибойной полосе песках, до 50—70 *г* и более на 1 *м*^{2} дна (500—700 *кг/га*) в губах, около устьев рек и т. д., наконец, до тонны и более на гектар на каменистых грунтах вдоль открытых районов.

Мы думаем, что вряд ли сильно ошибемся, если предположим, что биомасса зообентоса на 1 *м*^{2} дна литорали открытых районов Байкала и его открытых губ в среднем не менее 25—30 *г*, т. е. 250—300 *кг/га*. Площадь литорали в Байкале (глубины 0—20 *м*) без Малого моря, Чивыркуйского и Баргузинского заливов и без соров равна приблизительно 120—150 тыс. *га*.

Сублиторальная зона (20—70 *м*)

Сублитораль открытых районов Байкала охватывает верхний отдел уклона дна, крутизна которого сильно варьирует. Вдоль открытых западных берегов Байкала дно опускается, как уже было отмечено, нередко под углом 30—45°, а иногда и более. Коренные породы, слагающие уклон, с поверхности бывают нередко настолько разрыхлены, что растираются в порошок между пальцами. При более спокойном уклоне скалистое дно сублиторали покрыто тонким слоем песка, большей частью слегка заиленного. Вдоль восточных берегов и особенно против устьев крупных рек уклон дна более пологий, причем дно покрыто заиленными песками, нередко с примесью детрита, придающего пескам темный цвет. Особенно обширные площади пески занимают в Селенгинском мелководье. Вдоль дельты и по обе стороны от нее на протяжении более 90 *км* ширина полосы, занятой иловатыми песками, доходит в некоторых местах до 5—10 *км*. Обширные пространства иловатые пески занимают

также на Северном Байкале, против устьев рек Кичеры, Верхней Ангары и Тыи, где они простираются от берега на расстоянии до 1—2 *км*, особенно против Кичеры. Сильно развиты песчаные грунты в районе устья Турки, Кики и других рек.

Однако нередко и в сублиторали встречаются сравнительно чистые пески, располагающиеся по уклону дна в участках, более или менее удаленных от устьев рек, преимущественно там, где имеются придонные течения.

Иловатые пески сублиторали содержат иногда значительные примеси органических веществ (детрита); такие примеси более обычны для грунтов, находящихся под сильным влиянием речных выносов.

Примеси детрита обнаруживаются на заиленных песках сублиторали и вдали от устьев рек и речек, особенно в неровностях дна. Источниками детрита здесь являются смываемые волнением с литорали остатки отмерших организмов, главным образом растительных, затем сдуваемые ветрами с прибрежных лесов материалы в виде листвы, пыльцы хвойных и т. д. Пески крутых склонов дна очень бедны такими примесями; бедны ими участки сублиторали вдали от берегов и от устьев рек и речек, а также участки, не находящиеся в сфере влияния течений, направленных от рек, воды которых содержат значительные примеси органических веществ.

Температура придонной водной массы испытывает в зоне сублиторали значительно более слабые сезонные колебания, чем в литорали. На глубине 50 *м* температура достигает 7—8° к концу сентября, причем максимум держится около месяца. Таким образом, годовой размах колебаний температуры на этих глубинах, очевидно, не превышает 5—6°. Влияние волнения практически уже не ощущается. Света здесь недостаточно для массового развития макрофитов, однако в непосредственной близости к литоральной зоне на более или менее чистых или слабо заиленных песках и на камнях можно еще обнаружить колонии некоторых тенелюбивых зеленых водорослей, а также донных диатомей. Так, А. П. Скабичевский (1936) указывает, что некоторые виды Cladophora и Chaetomorpha способны жить на глубине 35—60 *м*, но дальше этих глубин они, по-видимому, не проникают и лишь скудные признаки живых диатомей обнаруживаются до глубин в 70 *м*.

По характеру населения сублитораль еще испытывает сильное влияние прибрежной фауны, и здесь можно встретить немало литоральных форм, особенно из детритоядов и хищников. Однако появляется в то же время много глубинных видов, предпочитающих сублитораль. Что же касается плотности населения и биомассы, то она сильно колеблется, как мы увидим ниже, от ничтожного количества на скалистом грунте и на «чистых» песках, бедных органическими примесями, до весьма высоких величин на иловатых песках, богатых детритом.

Распределение животных по биотопам сублиторали изучено недостаточно, и мы в состоянии дать здесь лишь беглую и приблизительную характеристику населения некоторых из них, наиболее распространенных.

Изучать население каменистых участков дна сублиторали очень трудно, так как ни один из приборов, употребляющихся в гидробиологической практике, не работает здесь удовлетворительным образом.

Наиболее часто встречаем мы на скалистом уклоне губку Baicalospongia bacillifera, а также иногда глубоководную бледно-зеленоватую, корковидную форму губки Lubomirskia baicalensis. Из гаммарид отсюда вылавливаются такие крупные виды, как Poekilogammarus pictus, Carinogammarus cynnamomeus, Odontogammarus pulcherrimus, обычные, впрочем, и на песчаных грунтах, из изопод — чрезвычайно своеобразный и плоский Asellus dybowsckii, из моллюсков — Baicalia godlewskii, B. costata.

Плотность населения здесь, по-видимому, очень невелика, но каких-либо цифр, характеризующих ее, у нас не имеется.

Слабо заиленные пески без примесей детрита или лишь со следами последнего имеют довольно широкое распространение в сублиторали открытого Байкала. Распространяются они по уклону дна между устьями рек, против песчаных берегов, под мысами и т. д. Населены они довольно разнообразной фауной, хотя и несколько обедненной по сравнению с заиленными песками, обогащенными детритом. Чаще всего здесь встречаются из моллюсков Benedictia baicalensis, B. limnaeoides, Baicalia carinata, B. wrzesniowskii, B. contabulata, B. carinata-costata, Pisidium korotnewi, из гаммарид Pallasea viridis Gar., P. brandti, Hyalellopsis carinata, B. wrzesniowskii, B. contabulata, B. carinato-costata, Pisidium Poekilogammarus pictus, из олигохет Tubifex inflatus, Limnodrilus baicalensis, Styloscolex baicalensis, Limnodrilus schizochaetus, затем полихета Manayunkia baicalensis.

Плотность населения, по-видимому, несколько уступает плотности населения соответствующих грунтов литорали, особенно в местах, удаленных от берегов или расположенных по крутому уклону дна. Биомасса колеблется здесь от 50 до 100 *кг/га*. Однако в участках, расположенных недалеко от богатой жизнью литорали, биомасса повышается до 120—150 *кг/га*.

Уже было выше отмечено, что предустьевые участки рек и речек оказываются всегда в той или иной степени заиленными, причем иловатые пески нередко начинаются уже в литорали. Обычно эти пески включают значительную примесь органических веществ и имеют темноватый цвет. Даже против самых маленьких ручьев в сублиторали мы находим такие заиленные насыщенные детритом участки, особенно по дну подводных долин. Заиленные пески с детритом встречаются также вблизи литорали в неровностях дна, куда отмываются отмершие растительные остатки из литорали.

Население таких участков довольно богато и разнообразно. Мы обнаруживаем на них чаще всего следующие виды: из ресничных червей Sorocelis nigrofasciata, Archicotylus plana; из олигохет Licodrilus schizochaetus, Limnodrilus arenarius, Tubifex inflatus, Teleuscolex korotneffi, из гаммарид — Poekilogammarus pictus, Odontogammarus pulcherrimus, Crypturopus inflatus, Micruropus wahli, M. litoralis, Echiuropus macronychus, Carinogammarus cinnamomeus, C. rhodophthalmus, Axelboeckia carpenteri, Pallasea brandti, Acanthogammarus albus, из изопод Asellus baicalensis; из моллюсков — Benedictia limnaeoides, Kobeltocochlea martensiana, Liobaicalia stiedae (в южной части Байкала), Baicalia pulla, B. contabulata, B. duthiersi, B. turriformis, B. godlewskii, B. wrzesniowskii, B. carinata, B. carinato-costata, B. dybowskiana, Pisidium korotnewi, P. maculatum. Кроме того, нередка здесь иловая форма байкальской полихеты Manayunkia baicalensis, один-два вида ручейников, ярко-красные личинки хирономид из Orthocladiinae.

Прежде всего нас поражает здесь огромное количество родов и видов гаммарид и моллюсков, обитающих вместе на сравнительно незначительной, захваченной дночерпателем, площади дна. Так, в 10 пробах дночерпателя Петерсена мы обнаружили здесь 21 вид гаммарид и 21 вид моллюсков. Но плотность населения здесь все же значительно меньше, чем на темных песках, зарослях хары и даже на голых крупнозернистых песках литорали. По численности особей здесь более всего выделяются из гаммарид Odontogammarus pulcherrimus, Carinogammarus cinnamomeus, из моллюсков — Pisidium korotnewi, Baicalia godlewskii.

По нашим наблюдениям, в районе Больших Котов, на Северном Байкале, в Баргузинском заливе и в других районах, а также по материалам Л. Г. Миклашевской (1935) против некоторых речек вдоль обо-

их берегов Байкала биомасса зообентоса на иловатых песках колеблется в пределах от 5 до 30 *г* на 1 $м^2$ дна. Наиболее надежные пробы дночерпателя дают чаще всего цифры в 10—20 $г/м^2$, поэтому за среднее для таких участков можно, вероятно, принять цифру в 15 *г* на 1 $м^2$ дна, или 150 *кг/га*.

Сильно заиленные темные пески и илы с детритом в предустьевых районах крупных рек населены довольно разнообразной фауной. Наиболее часто здесь встречаются из гаммарид Macropereiopus dagarskii, M. wagneri, Micruropus cristatus, Crypturopus inflatus, Carinurus platicarinus, Carinogammarus microphthalmus, Echiuropus macronychus, Acanthogammarus godlewskii, Crypturopus pachytus, Acanthogammarus brevispinus, Poekilogammarus pictus, Parapallasea puzilli, Axelboeckia potanini, Acanthogammarus wictori и др., из моллюсков Pisidium korotnewi, Baicalia semenkewitschi, B. korotnevi, B. pulla, Benedictia limnaeoides, B. fragilis и др. Из олигохет Teleuscolex korotneffi, Lamprodrilus pygmeus, Limnodrilus dybowskii, L. schizochaetus, L. grubii, Lamprodrilus stigmatias Michlsn., Clitellio multispinus, из планарий Sorocelis hepatizon, Archicotylus plana, иногда гигантская планария — Polycotylus sp.

В сублиторали живет значительное число видов бычков, из которых более обычны Batrachocottus baicalensis (на Ушканьих островах Batrachocottus uschkani), Procottus jettelesi, Metacottus gurwiči и др. На песчано-илистых грунтах промысловых районов живут также донные сиги, глубинная форма налима, сюда заходит, по-видимому, и белый хариус.

Плотность населения илов и песков с детритом обычно весьма значительна. Так, по данным Миклашевской, против р. Турки на глубине 45 *м* в одной станции дночерпателя, взятой с заиленного песка, биомасса была равна 64 экз./$м^2$, или 4,64 $г/м^2$ (464,0 *кг/га*), причем на 1 $м^2$ приходилось

	Экз.	Вес, *г*
Гаммарид	12	1,00
Олигохет	49	2,89
Турбеллярий	3	0,75

Против дельты р. Селенги на заиленных песках на глубинах от 28 до 46 *м* (данные Л. Г. Миклашевской, 1935) биомасса колебалась в пределах от 5,94 до 45 *г* на 1 $м^2$ дна; здесь же, против дельты на илах на глубине 30—70 *м*, биомасса в среднем была 33 $г/м^2$ (330 *кг/га*). Несколько станций, взятых нами в 1931 г. против устья рек Верхней Ангары и Кичеры (Кожов, 1934а), дают значительно меньшие показатели, хотя, судя по некоторым отдельным станциям, и здесь в некоторых участках биомасса доходит до 30 *г* на 1 $м^2$ (300 *кг/га*). Таким образом, мы видим, что предустьевые пространства крупных рек в зоне сублиторали на заиленных грунтах, богатых органическими веществами, имеют довольно густое и богатое население, причем биомасса зообентоса в таких районах в среднем едва ли меньше 25—30 *г* на 1 $м^2$ дна, что соответствует 250—300 *кг/га*.

Сублитораль губ по своим условиям и животному населению мало чем отличается от сублиторали открытого Байкала.

Сублитораль губы Богучанской характеризуется наличием мелких иловатых песков, начинающихся с изобаты 15—20 *м* и простирающихся вглубь до 60—80 *м*, переклиниваясь и перемешиваясь с глубоководным илом. Занимает эта фация по площади сравнительно незначительную часть губы, являясь переходной от крупнозернистых песков к глубоководным илам. Растительных донных организмов здесь найдено не было.

Наиболее часто мы встречаем в этой фации из гаммарид Micruropus cristatus, M. litoralis, Carinogammarus microphthalmus, C. seidlitzi,

Acanthogammarus platycarinus, Macropereiopus dagarskii, Crypturopus inflatus, Plesiogammarus gerstaeckeri; встречаются также Carjajewia cabanisi, Acanthogammarus wictori, Hyalellopsis carinata и др.; из моллюсков обычны Baicalia korotnewi, B. carinata, B. tenuicosta, B. pulchella, Benedictia limnaeoides, Pisidium korotnewi и др., из олигохет Lamprodrillus pygmeus.

Плотность населения в этой фации заметно меньше, чем на песках литорали. Среднее из двух проб дночерпателя Петерсена, взятых с глубин 37—45 *м*, оказалось следующим: червей — 675 *мг*, моллюсков — 205 *мг*, гаммарид — 754 *мг*, всего — 1634 *мг*, или 163,4 *кг/га*.

Начиная с глубин 40—50 *м*, впадина губы Богучанской выполнена уже темным, вязким илом с примесью песка и небольшого количества детрита. Из животного населения здесь многочисленны следующие: из гаммарид наиболее типичной формой является Macropereiopus dagarskii, встречающийся почти во всех взятых пробах, затем нередки уже упоминавшиеся выше Micruropus cristatus, Plesiogammarus gerstaeckeri, Garjajewia cabanisi, Carinogammarus seidlitzi, Crypturopus inflatus, Parapallasea puzilli, Acanthogammarus wictori, A. platicarinus и другие, встречающиеся в единичных экземплярах; из червей Tubifex inflatus, Lamprodrilus wagneri, Rhynchelmis brachycephala, Teleuscolex sp., Limnodrilus baicalensis; из моллюсков изредка попадаются Pisidium korotnewi, Sphaerium baicalense, Choanomphalus dybowskianus. О биомассе животного населения илов впадины губы Богучанской на глубине 60—65 *м* могут дать представление наши данные, приведенные в табл. 20. Из отдельных групп зообентоса на песчаных грунтах сублиторали губ Аяя и Фролиха, как и в губе Богучанской и в открытых районах Байкала, преобладают олигохеты и гаммариды; моллюски играют подчиненную роль. Темно-серые илы сублиторали губ Аяя и Фролиха населены бедно.

Общие выводы о населении сублиторали открытых районов, бухт и губ Байкала

Подводя итоги приведенным данным, мы можем сделать следующие обобщения по сублиторали открытых районов Байкала и его открытых губ.

Наиболее характерным и распространенным грунтом сублиторали являются пески различной степени заиленности. Животное население сублиторали по своему составу заметно отличается от населения литорали и имеет ряд характерных форм, однако влияние литоральной зоны еще довольно сильное. Преобладающими группами из донной фауны являются здесь олигохеты, гаммариды и моллюски, причем по мере увеличения заиленности моллюски исчезают, замещаясь олигохетами. Нередки также турбеллярии, полихеты и личинки хирономид.

Наиболее богато населены здесь иловатые, с примесью детрита, пески и илы с песком и детритом в предустьевых районах, в среднем до 30 *г* на 1 *м*^{2}, или 300 *кг/га*, затем аналогичные грунты котловин губ, биомасса зообентоса которых равна около 200 *г* на 1 *м*^{2} (200 *кг/га*), подводные долины и ямки против речек и ручьев — 15—20 *г* на 1 *м*^{2} (150—200 *кг/га*). Слабо населены чистые пески, бедные органическими примесями, удаленные от литорали или расположенные на крутом уклоне дна, а также скопления галек и валунника на песках (5—10 *г* на 1 *м*^{2}, или 50—100 *кг/га*); наконец, еще беднее голая скала на крутых уклонах дна.

За среднюю величину биомассы зообентоса для всей сублиторали Байкала можно принять цифру в 20—25 *г* на 1 *м*^{2} дна, или 200—250 *кг/га*, причем цифра эта является, конечно, сугубо ориентировочной. Площадь сублиторали в Байкале (без Чивыркуйского и Баргузинского заливов и Малого моря) равна приблизительно 150 тыс. *га*.

Супраабиссальная (переходная) зона (70—250—300 *м*)

Крутизна склона дна в супраабиссали бывает различной. Вдоль открытых западных берегов Байкала уклон продолжает оставаться очень крутым и образован обычно скалой, голой или прикрытой тонким слоем иловатого песка. Ширина супраабиссали здесь обычно небольшая, до 200—500 *м*, редко более.

Против дельт крупных рек, а в особенности вдоль восточных берегов южной половины Байкала, уклон дна более постепенный, и супраабиссаль занимает обширные пространства. Преобладающим грунтом таких районов являются мелкозернистые заиленные пески, переходящие нередко в илы. Там, где береговая отмель сильно развита и дно понижается медленно, обычно уже с глубины 30—40 *м* пески сильно заилены и среди них встречаются клинья тонкого вязкого ила, расширяющиеся по мере удаления от берегов. Особенно сильно заилены приустьевые районы, где илы занимают почти всю сублитораль и супраабиссаль.

Сезонные колебания температуры в придонных слоях воды сколько-нибудь заметны лишь в верхних горизонтах. На глубине около 100 *м* в открытом Байкале вода нагревается лишь до 5—5,5°, причем этот максимум приходится на середину октября и держится не более 15—20 дней; температура слоев в 200 *м* почти не испытывает колебаний и держится в пределах 3,6—4° круглый год. Количество света, достигающего дна супраабиссали, настолько незначительно, что донная растительность существовать здесь не может и отсутствует полностью.

Донное население супраабиссали открытого Байкала изучено слабо, и мы принуждены ограничиться краткой характеристикой лишь некоторых биотопов с теми количественными показателями, какие имеются по немногим взятым отсюда дночерпательским пробам.

Фауна скалистого уклона дна всюду очень бедна количественно и качественно. Изредка удается здесь обнаружить губку Baicalospongia bacillifera, а также ослика Asellus dybowskii. По-видимому, эти две формы являются наиболее характерными для «скалы» супраабиссали. Встречается здесь несколько видов гаммарид, обычных и для песчаных грунтов супраабиссали (см. ниже). Плотность населения и биомасса скалистого уклона дна, несомненно, ничтожны.

Иловатые пески, как отмечено выше, являются в супраабиссали преобладающим типом грунта. В районах влияния речных выносов, а также в губах иловатые пески и илы несут примеси детрита и имеют темный цвет; вдоль открытых берегов, вдали от рек и от берегов эти грунты бедны органическими остатками.

В районе Больших Котов на заиленных песках с глубин около 100 *м* чаще всего мы находим следующие виды животных: из олигохет Limnodrilus arenarius, из гаммарид Eulimnogammarus acheneus, Poekilogammarus pictus, P. ssukatzewi, Ommatogammarus sp., Plesiogammarus gerstaeckeri, Carinurus ssolski, Carinogammarus seidlitzi, из турбеллярий Archicotylus sp., изредка Polycotylus sp.; из моллюсков Benedictia fragilis, Baicalia godlewskii, Valvata piligera; из хирономид ярко-красную личинку из группы Orthocladiinae. Для глубин 70—150 *м* Базикалова (1945) считает характерными из гаммарид Homocerisca caudata, Axelboeckia karpenteri profundalis, Carinurus reissneri, Garjajewia cabanisi, Plesiogammarus zienkowiczi, Ceratogammarus dybowskii. В этой же полосе глубин встречаются рачки-батинеллиды.

На сильно заиленных песках глубин 180—200 *м* фауна имеет несколько иной состав. Из олигохет здесь чаще встречается Lamprodrilus wagneri, Rhynchelmis brachycephala, из гаммарид Macropereiopus sp., из моллюсков Vallata bathybia.

Плотность населения здесь очень невелика; так, в 6 станциях дночерпателя Петерсена в районе Больших Котов с глубин 180—250 *м* было обнаружено (в пересчете на 1 $м^2$): турбеллярий 3 экз., олигохет 2, осликов 2, гаммарид 60, моллюсков, 2, хирономид 7.

Всего обнаружено 76 экз., относящихся примерно к 20 видам, причем на долю гаммарид приходится около 10 видов.

Биомасса не превышает 3—5 *г* на 1 $м^2$, что соответствует 30—50 *кг/га*.

Судя по материалам, имеющимся у нас по другим районам, плотность населения и биомасса на различных грунтах супраабиссали чрезвычайно варьируют. Наиболее бедно населены иловатые пески и илы, расположенные по уклону дна вдали от рек и от богатых жизнью губ и заливов, или значительно удаленные от литорали, откуда могли бы заноситься течениями и волной различные остатки отмерших организмов. Дночерпатель приносит с таких участков дна обычно не более 0,1—0,4 *г*, что соответствует биомассе в 1—4 *г* на 1 $м^2$ дна, или 10—40 *кг/га*.

Примерно такие же показатели получены и для илов, кое-где заходящих языками вдоль открытых берегов в супраабиссаль; например, среднее из 10 станций дночерпателя Петерсена, взятых нами с илов на глубине 100—200 *м* в Северном Байкале, равно 0,347 *г*, что соответствует 3,47 *г* на 1 $м^2$ дна, или 34,7 *кг/га*, из них на 1 $м^2$ гаммарид — 1,32 *г*, олигохет — 0,5 *г*, хирономид — 0,1 *г*.

Более или менее богатое население мы находим лишь против устьев рек и в полосе течений, идущих от предустьевых районов в открытый Байкал. Здесь биомасса зообентоса на заиленных песках и илах колеблется в пределах 20—50 *г/$м^2$*, или 200—500 *кг/га*, причем господствуют по биомассе и численности олигохеты, дающие обычно более 50% сырого веса. За ними по величине биомассы следуют обычно гаммариды. Довольно высокая биомасса обнаруживается иногда в супраабиссали против открытых губ и бухт. В районе Горячинска, Сосновки, Фролихи, Анги, Туркукит, а также в районе Муринской банки биомасса колеблется в пределах от 100 до 500 *кг/га*, причем всюду преобладают олигохеты. Гаммариды здесь, вероятно, тоже представлены не бедно, но дночерпателем улавливаются плохо.

Супраабиссаль губ Байкала населена, по-видимому, богаче, чем в открытых районах Байкала.

В губе Богучанской глубины до 100—120 *м* заходят двумя впадинами между мысом Тонким и о. Богучанским. Эти впадины выполнены глубоководным илом, который простирается и дальше, за пределы губы.

Глубоководный серый ил прослежен в открытых частях Северного Байкала с глубин 80—120 *м* до предельных.

Наиболее типичным из донных животных на этой фации является гаммарус Macropereiopus dagarskii, который присутствует здесь обычно в подавляющем количестве как по числу особей, так и по биомассе. Затем здесь обычны Carinogammarus seidlitzi, C. rhodophthalmus, C. microphthalmus, Garjajewia cabanisi, Crypturopus inflatus subsp., Abyssogammarus sp.; из олигохет Rhynchelmis brachycephala, Tubifex inflatus, Lamprodrilus wagneri, Styloscolex sp., из моллюсков в материале, полученном при драгировке, изредка попадаются Benedictia limnaeoides, Valvata bathybia.

Плотность населения на глубоководных илах на глубинах 80—140 *м* в губе Богучанской, а также в рядом расположенной губе Сеногда еще довольно высокая, в чем можно убедиться из данных, приведенных в табл. 22.

В губе Фролиха глубины свыше 80 *м* приурочены к внешней части губы, грунт здесь илистый. По плотности населения эти илы очень бедны. Бедно населены илы супраабиссали и вдоль северо-западного побережья Байкала, что видно из материалов, полученных нами в 1931 г. (табл. 22).

Таблица 22

Биомасса зообентоса глубоководных илов летом 1931 г.
(по М. М. Кожову, 1934).

Район	Глубины, *м*	Количество проб	Биомасса, *г/м²* (сырой вес) олигохеты	моллюски	гаммариды	хирономиды	всего	Биомасса, *кг/га*
Впадина губы Богучанской . . .	80—140	4	2,220	0,140	10,760	—	13,120	131,2
Впадина губы Сеногда	82	1	1,500	20,000	2,000	0,100	23,600	236,0
Супраабиссаль вдоль с.-з. побережья Байкала	80—200							
район губы Богучанской . .		4	1,100	—	1,120	—	2,220	22,2
район губы Слюдянской . . .		2	0,575	—	1,100	—	1,675	16,7
район губы Сеногда		1	2,250	—	3,970	—	6,220	62,2

Из рыб в супраабиссали на илистых и песчано-илистых грунтах обнаружено значительное число видов бычков-подкаменщиков. Здесь живут Batrachocottus multiradiatus, Procottus jettelesi, Asprocottus gerzenschteini, A. pulver, A. megalops и др. В эту зону спускаются, по-видимому, глубинная форма налима и донные сиги.

Общие выводы о населении супраабиссальной зоны Байкала

Из приведенных материалов можно видеть, что супраабиссаль против устьев крупных рек, а также в некоторых губах, населена довольно богатой фауной. Если взять средние величины биомассы из указанных участков дна Байкала на песчано-илистом грунте на глубине 80—200 *м*, то они выражаются в предустьевых районах приблизительно в 15—18 *г* на 1 *м²* дна, или 150—180 *кг/га*; в котловинах губ и заливов на глубинах 80—150 *м* в 15—20 *г/м²*, или 150—200 *кг/га*.

Если принять во внимание, что указанные относительно богатые бентосом районы занимают в Байкале обширные пространства, возможно предположить, что средняя биомасса для всей супраабиссальной зоны будет приблизительно равна 10—15 *г*, т. е. 100—150 *кг/га* вместо 200—250 *кг/га* в сублиторали. Площадь всей супраабиссали (без Малого моря, Баргузинского и Чивыркуйского заливов) равна приблизительно 150 тыс. *га*.

Абиссальная зона

Верхняя подзона абиссали — 250—500 м

Верхняя подзона абиссали охватывает склон в основную котловину Байкала, причем склон этот нередко еще очень крутой и поэтому ширина зоны невелика — до 0,5—1 *км*, особенно вдоль западного берега. Но в ряде районов глубины до 500 *м* занимают обширные пространства. Так, против дельты р. Селенги они занимают громадную площадь, включенную между обоими берегами Байкала, ограниченную вдоль западного берега мысами Арка и Голый, вдоль восточного — Посольским сором и д. Сухая. Глубины до 500 *м* занимают большие площади также в северной оконечности Байкала, затем в средней части Байкала вдоль линии островов Ольхон — Ушканьи острова (Академический подводный хребет).

Температура придонных слоев абиссали остается постоянной круглый год на уровне около 3,4—3,6°. Содержание кислорода в придонных слоях несколько пониженное (до 90—70% насыщения). Свет практически отсутствует. Преобладающими грунтами здесь являются вязкие илы сероватого или голубоватого цвета, нередко с конкрециями. Но вблизи берегов илы нередко еще содержат значительную примесь глины. Вдоль западных берегов при крутом уклоне дна между подводными падями прощупывается голая скала с пятнами иловатого песка или бурого ила, скапливающегося в неровностях уклона. Против устьев рек мы опять же нередко наталкиваемся на обширные участки сильно заиленных песков, перемежающихся с участками ила, а также кое-где на гряды гальки и валунника.

Бентос глубин свыше 250 *м* исследован в Байкале еще очень недостаточно.

Скалистый уклон дна с участками заиленных песков и илов в неровностях уклона населен, по-видимому, чрезвычайно скудно. Отсюда драги и тралы иногда срывают с камней колонии губок Baicalospongia bacillifera и приносят (очень редко) ослика Asellus dybowskii, иногда моллюсков Benedictia fragilis, B. maxima, Valvata bathybia, глубинные формы гаммарид — Abyssogammarus sarmatus, Acanthogammarus albus, Garjajewia cabanisi, Ommatogammarus flavus в очень небольшом количестве. Несомненно богаче населены заиленные пески, встречающиеся кое-где по уклону дна. В южной части Байкала нам приходилось ловить с таких песков следующие виды из гаммарид: Macropereiopus albulus, Brachiuropus grewingki, B. reicherti, Ommatogammarus albinus, Parapallasea sp., Abyssogammarus sarmatus, A. swartschewskü, Jarjajewia cabanisi

По данным Базикаловой (1945), из гаммарид здесь живут Garjajewia dogieli, G. sarsi, Poekilogammarus rostratus, Polyacanthisca calceolata, Abyssogammarus sarmatus, A. gracilis, A. swartschewskii и др. Живут здесь, по-видимому, и батинеллиды.

Кроме типично глубоководных видов гаммарид, сюда заходят и прибрежные, в широком смысле, виды: Poekilogammarus pictus, Eulimnogammarus ussolcewi, Parapallasea borowskii, Eulimnogammarus acheneus, Carinogammarus rhodophthalmus, Acanthogammarus godlewskii.

При ловле драгами и тралом обращает на себя внимание сравнительно большое количество наддонных форм гаммарид, вылавливающихся с глубин 250—500 *м*, например, некоторых видов из родов Ommatogammarus и Abyssogammarus, которые нередко попадают и в планктонные сети из придонных слоев воды.

Из моллюсков здесь встречаются Benedictia fragilis, B. limnaeoides, Valvata bathybia, Baicalia godlewskii; из олигохет — Lamprodrilus wagneri, Rhynchelmis brachycephala, Limnodrilus arenarius, Tubifex sp. Встречаются также и ресничные черви, в том числе Polycotylus sp. Из рыб в верхней зоне абиссали встречаются (по Д. Н. Талиеву, 1955) бычки-подкаменщики Abyssocottus korotneffi, A. godlewskii griseus, A. pallidus, A. bergianus, Batrachocottus nikolskii, Asprocottus gibbosus, заходят сюда из супраабиссали также Asprocottus megalops, A. herzenschteini, Batrachocottus multiradiatus, Procottus jettelesi и др.

Глубоководные илы имеют, по-видимому, то же население, что и иловатые пески, но еще более обедненное.

В Баргузинском заливе на глубинах 250—400 *м* на илах с примесью песка мы вылавливали следующих гаммарид: Macropereiopus dagarskii, M. florii., Carinogammurus seidlirzi, C. rhodophthalmus, C. microphthalmus, Carinurus belkini, C. platicarinus, Pallasea dryshenkoi, Garjajewia cabanisi, Crypturopus inflatus, Homocerisca perla, Micruropus cristatus, Cheirogammarus sp.

Из всех этих видов наиболее многочислен Macropereiopus dagarskii.

Из моллюсков были обнаружены лишь единичные экземпляры Baicalia korotnewi, из олигохет чаще всего попадался Rhynchelmis brachicephala, из ресничных червей Archicotylus multiclada.

Количественные данные по плотности населения фауны глубин свыше 250 *м* весьма скудны. Из тех материалов, какие нам известны, можно сделать заключение, что плотность населения и биомасса здесь чрезвычайно варьируют. Против устьев крупных рек во впадинах, где отлагаются органические выносы рек, а также в полосе течений, направленных от устьев рек в открытый Байкал, биомасса может достигать крупных величин — до 200—500 *кг/га*; вероятно, не является бедным дно и в таких участках, где создаются условия для отложения органических веществ, отмываемых с богатой жизнью литорали. Зато вдали от берегов и от рек, где единственным источником пищи для донных организмов является «дождь» отмирающих планктеров и трупы пелагических рыб, плотность населения очень низка.

В еще большем отдалении от берега дночерпатель в большинстве случаев не приносит ни одного организма, хотя и бывает сплошь наполнен илом, что дает право заключить, что плотность населения здесь крайне низка; например, в 8 станциях, взятых нами дночерпателем в 1931 г. на Северном Байкале на глубинах от 250 до 400 *м* с илов, оказалось олигохет 785 *мг*, гаммарид — 324 *мг*, всего 1109 *мг*, что составляет на 1 $м^2$ дна 1,386 *г*, или 13,86 *кг/га*.

Эти заключения могут быть иллюстрированы следующими данными.

Во впадине против Северного устья Селенги по материалам одной пробы дночерпателя, взятой с глубины 319 *м*, биомасса равна 2350 экз./$м^2$, или 49,33 *г*/$м^2$ (493,3 *кг/га*) и распределяется следующим образом:

	Экз.	Вес, *г*
Олигохеты	1780	42,72
Гаммариды	550	6,60
Хирономиды	20	0,01

Нужно полагать, что очень высокая биомасса против Северного устья Селенги связана с отложениями органических выносов реки. Речные органические выносы влияют на величину биомассы и в Баргузинском заливе, условия жизни в котором описаны ниже. Однако на глубине 250—400 *м* в Баргузинском заливе величина биомассы хотя и достигает 110,2 *кг/га*, она все же ниже, чем против устья Селенги, и ниже, чем в полосе Баргузинского течения вдоль Святого носа. Биомасса в Малом море (см. ниже) на глубинах 200—300 *м* также значительно ниже (около 80—90 *кг/га*), чем в районе против устьев Селенги, и уменьшается с глубиной.

Нижняя подзона абиссали (глубже 500 м)

Нижняя подзона абиссали захватывает частично уклон дна, а также всю основную центральную часть котловины Байкала. При наличии крутого склона здесь все еще кое-где прощупывается «голая скала», но вся основная котловина покрыта вязким голубоватым илом, состоящим преимущественно из створок отмерших планктонных диатомей.

Характерным для этой полосы дна являются: постоянная (круглый год) температура придонных слоев воды (3,3—3,6°), отсутствие света, пониженное содержание O_2 (до 80—70% насыщения около 10 *мг/л*).

Фауна здесь состоит почти сплошь из своеобразных глубоководных форм, большая часть которых уже была перечислена выше.

Материалы о биомассе и плотности населения глубин свыше 500 *м* очень неполны и отрывочны, что дает повод для самых разноречивых

предположений о степени их заселенности, хотя эти глубины охватывают не менее $^5/_6$ всей площади дна Байкала.

В 1948 г. была опубликована статья Р. С. Деньгиной о бентосе абиссали Южного Байкала. Автор дает для абиссали величины биомассы, очень резко отличающиеся друг от друга в разных пробах: для гаммарид от 0,3 до 6,6 *г/м*^{2}, олигохет от 0,45 до 16,4 *г/м*^{2} и т. д. Автор отмечает наличие «мертвой зоны» на разрезе Голоустная — Мысовая, которую объясняет вредным влиянием подводных источников (!?). Автор не указывает методику своих сборов в абиссали и поэтому приведенные ею цифры и пояснения к ним должны быть проверены на более солидном материале.

Драги и тралы иногда приносят отсюда довольно богатое и разнообразное население, причем нередко исключительно гаммарид; но необходимо принять во внимание, что обычно при работе с этими орудиями лова их тянут по дну катером многие сотни метров, и поэтому получается впечатление об относительном богатстве абиссали жизнью. Немногие дночерпательные пробы, взятые отсюда в последние годы, указывают на то, что количественно фауна здесь очень бедна. Поступления органических веществ извне крайне ограничены, жизнь может развиваться лишь за счет «дождя» отмирающих планктеров и остатков отмерших пелагических рыб, и т. д., падающих на дно. Такие остатки, по-видимому, привлекают глубоководных гаммарид, большинство которых являются прекрасными пловцами. Поэтому мы должны допустить, что биомасса нижней подзоны абиссали в общем во много раз ниже биомассы прибрежных зон и даже верхней подзоны абиссали.

Из рыб в нижней зоне абиссали обнаружены бычки-подкаменщики: Cottinella boulengeri, C. werestschagini, Asprocottus gibbosus, A. herzensteini abissalis, Batrachocottus nikolskii. Заходят сюда также некоторые виды, характерные для верхней подзоны абиссали. Д. Н. Талиев пишет, что абиссальные виды бычков имеют обычно «рыхлое» тело, покрытое очень нежной, легко собирающейся в складки кожей. Органы боковой линии развиты очень хорошо, глаза у большинства форм редуцированы. Тело преимущественно бесцветное или светло-палевое и, как правило, лишено пятнистости (Талиев, 1955).

Глубоководность обитания накладывает резкий отпечаток на облик животных. Например, глаза у глубоководных гаммарид обычно совсем лишены окраски или бледно-розового цвета, зато сильное развитие приобретают антенны, как правило, чрезвычайно длинные. Цвет тела у животных обычно беловатый или бледно-розовый.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕНТОСА В ОБШИРНЫХ ЗАЛИВАХ БАЙКАЛА (БАРГУЗИНСКОМ, ЧИВЫРКУЙСКОМ) И В МАЛОМ МОРЕ

Распределение бентоса в Баргузинском заливе (Кожов, 1934б)

Баргузинский залив — самый большой на Байкале (рис. 70, 71). Он вдается в берег на 32 *км*, имеет ширину в створе 19,25 *км*, по середине 28,5 *км*. Площадь залива — 72 500 *га*.

Южный, юго-восточный и северо-западный берега залива (побережье п-ова Святой нос) обрывисты и каменисты, лишь в немногих местах берега песчаные. Вдоль восточного берега по обе стороны от р. Баргузин имеется низкая песчаная карга, тянущаяся на протяжении почти 20 *км*.

На южном побережье в залив впадают небольшие речки Максимиха и Духовая, на восточном — мощная р. Баргузин. У устья она имеет ширину 150—300 *м*, глубину 2—3 *м*, при довольно быстром течении.

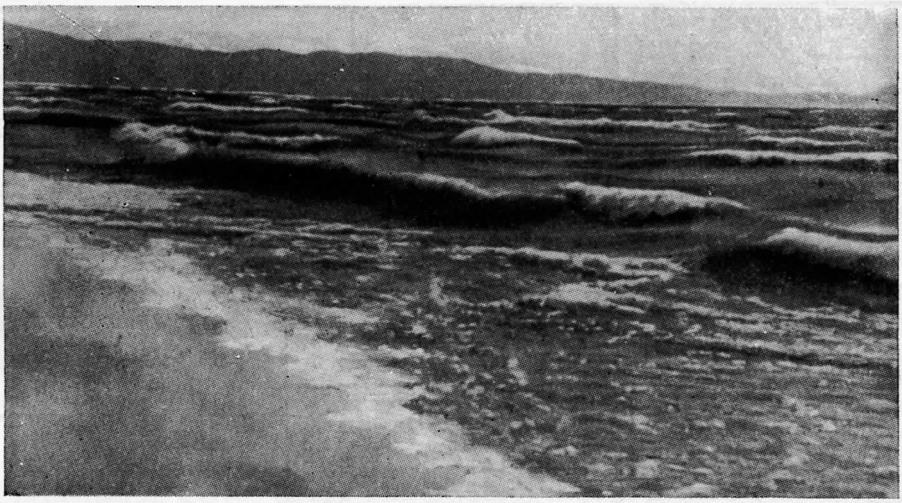


Рис. 70. Баргузинский залив во время шторма. Фото автора

Из открытого Байкала большие глубины заходят в залив двумя впадинами. Одна из них идет вдоль побережья Святого носа (северная), а другая — вдоль юго-восточного побережья (южная). Обе эти впадины, не доходя 8—10 *км* до восточного берега залива, постепенно выклиниваются, переходя в сравнительно плоскую мелководную платформу, широким четвероугольником занимающую всю остальную, внутреннюю, часть залива. Эту платформу мы называем Баргузинской. Вдоль побережья Святого носа большие глубины идут около самого берега. Вдоль юго-восточного берега прибрежная мелководная платформа значительно более развита, достигая по ширине 3—3,5 *км*. Вдоль восточного берега, по обе стороны от устья р. Баргузин, мелководная платформа простирается на 8—10 *км*. Из общей площади в 72 500 *га* глубины до 200—250 *м* занимают приблизительно 50 000 *га*, т. е. до $^2/_3$ площади залива.

На распределение и свойства грунтов в заливе сильное влияние оказывает р. Баргузин; воды ее, обогащенные органическими веществами, по выходе из устьев идут, в общем, на северо-запад, к нижнему изголовью п-ова Святой нос, уклоняясь при ветрах юго-западного сектора к северо-восточному углу залива (зал. Култук). Благодаря выносам реки, дно почти всей мелководной части залива, прилегающей к устью, т. е. почти вся Баргузинская платформа выстлана заиленными песками и илами, обогащенными детритом, особенно распространенными в упомянутом выше зал. Култук. Грунт по всей глубинной части залива, прилегающей к открытому Байкалу, а также во впадинах залива за пределами мелководья представляет собой характерный глубоководный ил.

На температурный и химический режим залива заметное влияние оказывает также р. Баргузин (рис. 71). Соответственно течению речных вод, температура поверхностных слоев воды залива в северо-восточном углу и вдоль побережья Святого носа в июне выше, чем в открытом Байкале, на 9—10°. Так, 20 июня 1932 г. в створе залива она была равна 4—4,3°; вдоль южного берега, где речная вода не проходит, температура верхнего слоя 6—7°; в защищенных участках — 9—10°; в то же время вдоль карги и побережья Святого носа температура воды колеблется от 11—12 до 15—16°. Придонные температуры воды держатся в это время на таком уровне: в мелководной полосе против устья р. Баргузин на глубине 5 *м* — 5,5—6,5°, 10 *м* — 5—5,5°; в полосе речного течения вдоль побережья

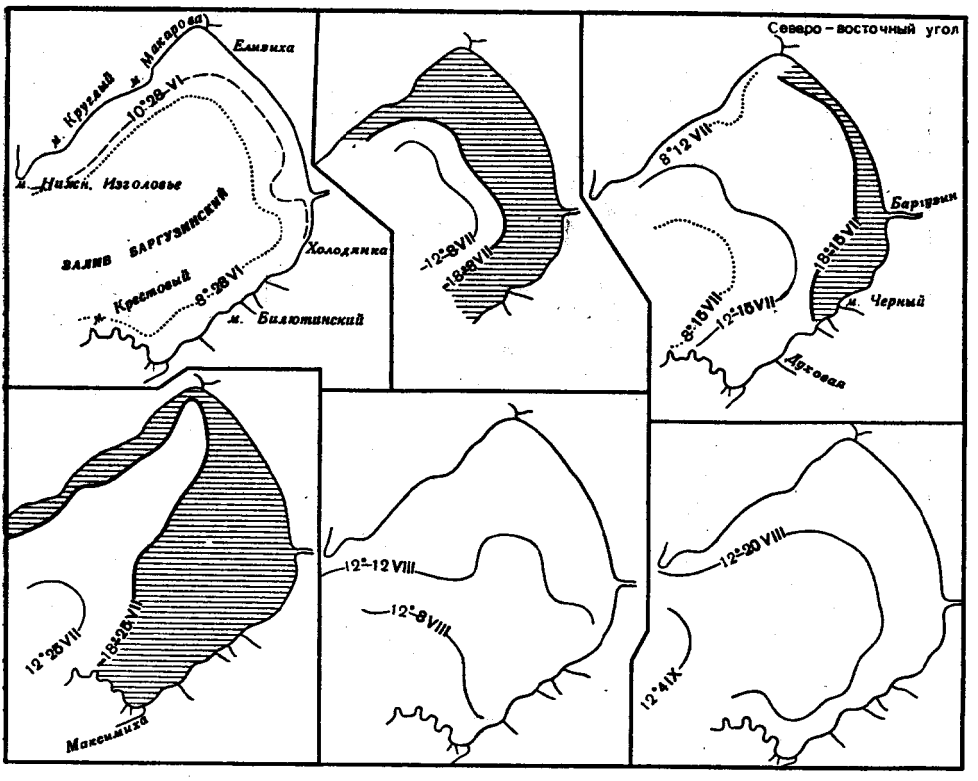


Рис. 71. Схема прогрева вод Баргузинского залива летом 1932 г.

Святого носа на глубине 5 *м* — 8°, 10 *м* — 4,5—8°. На больших глубинах температура соответственно ниже (до 5—4°).

Однако к началу июля температура воды по всему мелководью залива более или менее выравнивается, доходя 8 июля на поверхности до 15—20°, и лишь во внешней части залива не превышает 12—11°, а в створе залива 6—8°. Придонные температуры на мелководьях в это время достигают на глубине 15 *м* 11—17°; на 10 *м* — 6—10°. На глубине более 25 *м* в это время температура воды также не превышает 4—5°.

К августу температура поверхностных слоев воды на мелководьях достигает 19—22°, придонных слоев на 5 *м* — 17—18°, на 10 *м* — 7—13°; в открытой внешней части поверхностные слои нагреваются в это время до 15—16°, в горловой части — до 11—13°, придонные на глубине 25 *м* — до 5—6°, глубже 50 *м* — до 4—4,5°. К концу августа — началу сентября температура воды в значительной мере выравнивается по всему заливу, держась на уровне 13—15°, причем на мелководьях придонные температуры (глубина до 10 *м*) держатся также на уровне 13—15°, тогда как в глубоководной части на глубине 25 *м* температура воды равна 9—10°, на глубине 50 *м* — 5°, а ниже 50 *м* — около 4°.

Максимум прогрева внутренней мелководной части залива приходится на конец июля, температура поверхности держится на уровне 20—21°, причем температура в 12° продвигается в толщу воды до глубины 10 *м*, в 18° — до глубины 5 *м*.

Температуры воды, наблюдавшиеся в заливе в 1950—1954 гг., показаны в табл. 23.

Химический режим вод залива также стоит в некоторой зависимости от направления течения вод р. Баргузин. Поверхностные воды вдоль карги и побережья Святого носа по химизму близки к воде р. Баргузин и

Таблица 23

Температура воды в Баргузинском заливе в 1950—1954 гг.

Районы залива	7—9/VII 1950 г.		31/VII—6/VIII 1950 г.		10—12/VIII 1954 г.		27—29/VIII 1951 г.	
	глубина, *м*	температура, °С	глубина, *м*	температура, °С	глубина, *м*	температура, °С	глубина, *м*	температура, °С
Южная часть (в полосе течения р. Баргузин)	0,3	18—19	0,3	14,5	0	16,6—17,6	0	14,5
					10	12,4—14,0	10	13,1
					25	5,9	25	13,1
Средняя часть	0,3	12,4—13,6	0,3	12,5—12,7	0	12,5—16,5	—	—
					10	8,1—10,9		
					25	5		
Центральная часть	—	—	0,3	11,0—11,8	—	—	0	14
					—	—	10	13,5
					—	—	25	12,8
Внешняя часть	—	—	—	—	—	—	0	13,5
					—	—	10	12,7
					—	—	25	12,2
Створ залива					0	11,1—12,6	0	11,0
					10	4,5—7,2	10	9,6
					25	4,2—4,7	25	5,5

содержат большое количество кремния, бикарбонатов и свободной CO_2; они характеризуются также пониженным содержанием кислорода (Карнаухов, 1936).

Прибрежные каменистые грунты расположены вдоль берегов всего залива, за исключением карги и незначительных песчаных перерывов в губах. Ширина этой полосы весьма различна.

Каменистые грунты в зоне прибоя населены специфическими прибойными формами, преимущественно из гаммарид и турбеллярий, а также, как правило, прибойной водорослью Ulothrix.

Каменистые грунты за пределами 1—1,5 *м* оказываются гораздо более богатыми жизнью. Масса характерных для открытой литорали водорослей заселяет камни этой полосы глубин. Здесь в массовом количестве мы встречаем колонии байкальских губок Lubomirskia baicalensis, Baicalospongia bacillifera.

Среди водорослей на камнях, кроме губок, находим, как правило, очень пестрое и многочисленное население, состоящее из представителей самых разнообразных групп, подобно тому, как это уже описано для каменистых грунтов открытых вод Байкала.

Мелководные каменистые банки представляют собой, несомненно, богатые пастбища для донных рыб. По богатству жизни они, по-видимому, как и в других районах Байкала, превосходят все остальные грунты и глубины залива.

Прибойные чистые, сравнительно мелкозернистые, пески тянутся полосой в 100—300 *м* шириной вдоль берега карги. Жизнь здесь, вследствие постоянного волнения и перебалтывания грунта прибоем, скудна. Донная растительность отсутствует. На глубине 2—3 *м* биомасса зообентоса в

среднем равна 2,5 *г* на 1 *м*². В пробах, взятых дночерпателем, преобладают по весу гаммариды (79%), олигохеты (13%) и моллюски (7,8%).

Наиболее часто встречаются здесь следующие гаммариды: Gmelinoides fasciatus, а на глубинах свыше 1,5—2,5 *м* Crypturopus pachytus, Micruropus talitroides, Echiuropus morawitschi, Micruropus cristatus. Из моллюсков сюда проникают лишь Pisidium sp., из олихогет встречаются Clitellio sp., Lumbriculidae.

На песках на глубине до 10—12 *м* биомасса (см. табл. 24) равна 7,646 *г* на 1 *м*² (76,5 *кг/га*). На этих глубинах встречаются (в %): гаммариды (30,4), моллюски (21,3), олигохеты (23,1), полихеты (23,2), планарии (0,9), насекомые (1,1).

Из гаммарид наиболее многочисленны: Micruropus cristatus, M. talitroides, M. wahli, Crypturopus pachytus, C. tubercalatus, Echiuropus macronychus, Acanthogammarus godlewskii. Из моллюсков найдены Sphaerium baicalense, Pisidium baicalense, Baicalia oviformis, B. costata, B. godlewskii. Из олигохет наиболее характерны Lamprodrilus pygmeus, Teleuscolex korotneffi. Довольно обычны также полихета Manayunkia baicalensis, турбеллярия Archicotylus plana.

Красноватые, сравнительно крупные, иногда с гравием, довольно плотные, чистые или мало заиленные пески обнаружены вправо и влево от устья р. Баргузин, распространяясь в глубь залива на расстоянии 2,5—3 *км*, до глубин 10—15 *м*. По направлению к середине карги полоса этих песков суживается и, наконец, совсем выклинивается; против устья они граничат с сильно заиленными песками приустьевой борозды.

Биомасса на красноватых песках на глубине 8—15 *м* колеблется от 4,90 до 19,00 *г/м*² и в среднем равна 12,466 *г/м*², или 124,66 *кг/га* (см. табл. 24). Здесь явно преобладают олигохеты, составляющие почти $^2/_3$ общей биомассы.

Наиболее часто встречаются здесь из гаммарид Crypturopus tuberculatus, C. pachytus, Micruropus talitroides, Hyalellopsis czyrnianskii, Pallasea viridis, Gmelinoides fasciatus, Acanthogammarus flavus, Poekilogammarus araneolus, Eulimnogammarus sp., из моллюсков Baicalia elata, B. oviformis, B. carinata, B. semenkewitschi, B. pulla, B. costata, B. contabulata, B. variesculpta, Valvata lauta, Pisidium korotnewi; из олигохет Lamprodrilus korotneffi, L. pygmeus, Clitellio multispinus; из турбеллярий Archicotylus lacteus, кроме того, нередко попадают личинки хирономид.

Песчаные грунты в губах юго-восточного берега на глубинах 4—10 *м* оказываются очень богатыми жизнью. В губе Максимиха биомасса зообентоса в среднем равна 71,45 *г/м*², или 714,5 *кг/га* (см. табл. 24).

Биомасса зообентоса песчаных грунтов этих губ за пределами зоны прибоя почти в два раза богаче илов и заиленных песков Баргузинской платформы; они уступают лишь каменистым грунтам открытых частей залива на тех же глубинах.

Как и всюду, преобладающее место по весу принадлежит олигохетам (36%), но это преобладание здесь менее резкое, чем на других мягких грунтах; зато очень сильно поднимается удельный вес моллюсков, по биомассе почти выравнивающихся с олигохетами. Ни на каком другом грунте, за исключением камней, мы не наблюдаем такого богатства моллюсков; они здесь представлены почти в 20 раз богаче, чем на заиленных песках Баргузинской платформы, и в 60 раз богаче, чем на илах северо-восточной части залива. Наоборот, гаммариды, несмотря на относительное обилие, представлены здесь, по сравнению с олигохетами и моллюсками, более слабо. Очень богато представлены личинки ручейников, удельный вес которых достигает 20% общей биомассы.

В некоторых губах юго-восточного берега мы находим на небольших глубинах, у берегов, и в более защищенных от прибоя местах, заросли кубышки и других водных растений, богато заселенные жизнью, привле-

кающие сюда соровых рыб, главным образом сорогу, окуня и др. Из представителей отдельных групп животных на песчаных грунтах в губах чаще всего обнаруживаются из гаммарид: Micruropus talitroides, Acanthogammarus flavus, Hyalellopsis czyrnianskii, Micruropus sp., Pallasea cancellus, P. cancelloides, из моллюсков Baicalia oviformis, B. carinata, B. contabulata, B. elata, B. sachwatkini, Pisidium korotnewi, P. baicalense, Valvata lauta. Наиболее характерной формой из моллюсков являются Baicalia oviformis, многочислен также Pisidium korotnewi. Из олигохет наиболее многочисленны Lamprodrilus sp., Limnodrilus chizochaetus, L. dybowskii, L. arenarius, Clitellio sp., Tubifex inflatus.

Заиленные, темные, мелкие пески Баргузинской платформы на глубине до 50 *м* занимают обширную площадь. Общая сырая биомасса на них колеблется в пределах от 107 до 678 *кг/га*. Наибольшее количество проб (18 из 21) дают до 500 *кг/га*. Общая биомасса (среднее из 21 пробы) на 1 *м*^{2} равна 36,54 *г* (365,4 *кг/га*), из них приходится (в %): на долю гаммарид 30,31, моллюсков 3,51, олигохет 54,68, полихет 9,02, планарий 0,9, личинок насекомых (хирономид и ручейников) 1,58.

Из представителей отдельных групп донных беспозвоночных наиболее характерными для рассматриваемых грунтов являются из гаммарид Macropereiopus dagarskii, Micruropus cristatus, Crypturopus inflatus, Carinurus platicarinus, Carinogammarus microphthalmus, Echiuropus macronychus, Acanthogammarus godlewskii. Огромное преобладание как по биомассе так, и по количеству особей принадлежит Macropereiopus dagarskii, Micruropus cristatus. Из моллюсков здесь чаще всего встречается Pisidium korotnewi, Baicalia semenkewitschi, B. korotnewi, B. pulla, B. carinato-costata, Benedictia baicalensis.

Из олигохет наиболее часто встречаются Lamprodrilus pygmeus, Teleuscolex korotneffi, Limnodrilus dybowskii, из турбеллярий Arhicotylus plana, Sorocelis sp.

Темные, сильно заиленные пески в северо-восточной части залива на глубинах до 50—100 *м* заполняют весь северо-восточный угол. По мере приближения к северной впадине полоса рассматриваемых грунтов постепенно расширяется и незаметно переходит в глубоководные илы. По своей консистенции эти темные заиленные пески очень рыхлые и вязкие, иногда с большим содержанием перегнивающего детрита. Там, где детрит ясно не обнаруживается в грунте, темный цвет последнего говорит о значительном содержании в нем органических веществ, продуктов выноса р. Баргузин. Величины биомассы зообентоса достигают 34,233 *г/м*^{2}, или 342,33 *кг/га* (см. табл. 24). Здесь преобладают гаммариды (47,0% всей биомассы) и олигохеты (32,7% всей биомассы).

Из гаммарид здесь чаще встречаются Macropereiopus dagarskii, Micruropus cristatus, Crypturopus pachytus, Carinurus platicarinus, Echiuropus macronycrus; Macropereiopus dagarskii и Micruropus cristatus попадаются здесь в количестве до 200 экз. на одну пробу дночерпателя.

Из моллюсков, очень скудно представленных количественно, мы обнаружили здесь: Pisidium baicalense, Baicalia korotneffi, Sphaerium baicalense, Benedictia limnaeoides, Baicalia carinata, B. semenkewitschi, B. pulchella, из них явное преобладание принадлежит первым двум формам.

Из олигохет здесь наиболее часто встречаются: Limnodrilus schizochaetus, L. baicalensis, Lamprodrilus korotneffi, L. pygmeus, L. glandulosus и др. Из турбеллярий обнаружена Sorocelis hepatizon. Довольно обычна здесь также полихета Manayunkia baicalensis.

Заиленные пески Баргузинской платформы на глубине свыше 50—70 *м* являются продолжением уже рассмотренных заиленных песков и выглядят несколько более тонкими и светлыми, чем последние; ясной границы между теми и другими нет, границу же по изобате 50 *м* мы проводим лишь условно.

Биомасса колеблется здесь в пределах от 6,40 до 41 *г/м²* и в среднем равна 24,36 *г/м²*, или 243,6 *кг/га* (см. табл. 24).

Существенных изменений в видовом составе по сравнению с заиленными песками на глубинах 10—15 *м* незаметно.

Глубоководный серый или голубоватый ил против м. Крестового прощупывается на глубине 200 *м*, против м. Духового — на глубине 235 *м*, причем здесь наряду с илом, по склону в одной из проб даже на глубине 450 *м* (по склону с Баргузинского подводного мыса) мы обнаружили в иле значительное количество песка и даже гравия; по склону этого же мыса в створ залива глубоководный ил прощупывается уже на глубинах между 100 и 200 *м*, а по склону в северную впадину — на глубинах 80—100 *м*. Вдоль побережья Святого носа этот ил постепенно переходит в темный ил северо-восточного угла залива, о котором уже говорилось выше. Вся глубинная, открытая часть залива, начиная от указанных выше границ, по-видимому, сплошь выполнена глубоководным илом.

Переходная зона, проходящая на глубинах 100—250 *м*, находится под значительным влиянием берега и еще довольно богата жизнью. Так, в северной впадине на глубине 110 *м* на иле со значительной примесью песка биомасса достигает 35 *г* на 1 *м²* (350 *кг/га*), но на глубине 150 *м*, с переходом к типичному илу, биомасса уменьшается до 287—134 *кг/га*.

Такую же картину имеем в южной впадине: на глубинах 160—240 *м*, где ил еще содержит значительную примесь песка, биомасса колеблется от 221 до 26,8 *г/м²* и в среднем равна 24,516 *г/м²*, или 245,16 *кг/га* (см. табл. 24). Здесь преобладают олигохеты (58,8%) и гаммариды (40%).

Глубже и дальше от берега, на вязком и более типичном глубоководном иле, биомасса значительно меньше (11,025 *г/м²*, или 110,25 *кг/га*; см. табл. 24). Здесь явно преобладают олигохеты (71,6%) и гаммариды (26,5%).

Можно предполагать, что в большом отдалении от берега и на более значительных глубинах жизнь еще более скудна. Таким образом, глубинная открытая часть залива является мало благоприятной средой в отношении запасов пищи для донных рыб.

На глубоководных илах нами были обнаружены те же организмы, что и в других участках абиссали Байкала. Особенно обилен здесь из гаммарид Macropereiopus dagarskii, из моллюсков была обнаружена лишь Baicalia korotnewi, из олигохет Rhynchelmis brachycephala, из планарий Archicotylus multiclada.

Итак, наиболее богатыми жизнью грунтами залива являются, как и всюду, каменистые грунты, особенно между прибойной полосой и глубинами в 10—15 *м* в открытых частях залива.

Следующим по богатству жизни грунтом необходимо считать мелководные пески в губах юго-восточного берега на глубинах 5—10 *м* (не менее — 714,5 *кг/га*), что несомненно связано с относительной защищенностью этих губ от ветров и волнения.

Затем идут заиленные пески и илы с песком, занимающие обширные мелководья Баргузинской платформы на глубинах 15—50 *м* (биомасса первых не менее 365 *кг/га*, вторых — 356 *кг/га*). Очевидно, это богатство связано с удобряющим влиянием выносов р. Баргузин.

Значительной, хотя и меньшей, биомассой обладают простирающиеся дальше в глубь залива мелкие заиленные пески и илы с песком до глубин 200—250 *м*. Здесь мы имеем не менее 243—245 *кг/га*; далее — красноватые пески, идущие вдоль юго-восточного и отчасти восточного и северо-западного берегов, на глубинах 10—22 *м*, с биомассой не менее 165—125 *кг/га*. Почти равны последним иловатые пески, идущие по склону юго-восточной платформы на глубинах 50—200 *м* (162 *кг/га*).

Таблица 24

Биомасса зообентоса Баргузинского залива
(по М. М. Кожову, 1934б)

	Место взятия пробы	Грунт и глубина, *м*	Число проб	Биомасса, *г/м²*							Общая биомасса, *кг/га*
				ресничные черви	олигохеты	полихеты	моллюски	гаммариды	насекомые	итого	
Литораль	Вдоль открытого восточного берега	Песок 2—3	4	—	0,325	—	0,200	2,025	—	2,550	25,50
	Баргузинская платформа	Песок с илом до 10	6	**0,066**	**1,764**	1,783	1,633	2,317	0,083	7,646	76,46
	Вправо от устья р. Баргузин	Песок 8—15	9	—	8,000	—	0,533	3,775	0,174	12,482	124,82
	Вдоль юго-восточного побережья	Песок 10—22	10	0,050	11,750	—	1,670	2,650	0,390	16,510	165,10
	В губах юго-восточного берега	Песок 4—10	3	—	26,033	—	21,383	9,568	14,468	71,452	714,52
		Камни (ориентировочно) 3—10								до 80,000	800
Сублитораль	Баргузинская платформа	Заиленные пески до 50	21	0,324	19,976	3,295	1,290	11,076	0,581	36,542	365,42
	Северо-восточная часть залива	Темные сильно заиленные пески 10—60	18	4,100	11,588	1,972	0,328	17,402	1,188	35,578	355,78
		50—100	17	4,341	11,212	2,063	0,341	16,076	0,200	34,233	342,33
Супраабиссаль	Баргузинская платформа	Заиленные пески 50—120	5	—	19,980	—	0,220	4,160	—	24,360	243,6
	Вдоль юго-восточного побережья	Заиленные пески 50—160	7	—	9,171	0,428	0,286	6,329	—	16,214	162,14
	Южная впадина	Серый ил с примесью песка 100—240	6	0,133	14,450	—	0,166	9,767	—	24,516	245,16
		250—400	4	0,200	7,900	—	—	2,925	—	11,025	110,25

Температура воды в Чивыркуйском

Районы залива	12—13/VII 1950		30/VIII 1951	
	Глубина, *м*	Температура, °С	Глубина, *м*	Температура, °С
Бухта Змеиная	0,3	17,8	0,3	13,5
Бухта Онгоконская	—	—	—	—
Бухта Фертик, внутренняя часть	0,3	18,6	—	—
Южная часть залива	0,3	16,1—16,8	0,3	15,8
У о. Бакланьего	—	—	—	—
Средняя часть залива	0,3	13,0—15,1	0,3 10	14 12,2
Северная часть залива	0,3	10,8—13,0	0 10 25	13,0 12,4 10,8
Створ залива	0,3	3,9	0 10 25	13,0 12,8 12,5

Химический режим вод Чивыркуйского

(по П. Ф. Воч

Место взятия пробы	Дата	Глубина взятия пробы, *м*	Температура, °С	pH	O_2	
					мг/л	% насыщения
Сор Рангатуй	21—24.VII	0	22—24	7,3—8,4	6,79—8,19	80,12—100,1
		Дно	22—24	7,8—8,6	—	—
Чивыркуйский залив						
южная часть	30.VII—4.VIII	0	16,5	8,0	9,54	100,26
		Дно	16,4	—	9,59	100,13
средняя часть	1—13.VIII	0	16,2	7,3—8,1	12,0	95,55
		Дно	13,5	7,9—8,1	9,79	102,17
горловая часть	13.VIII	0	13,4	7,9	9,78	99,4
		Дно	10,3	7,7	11,06	109,1
Открытый Байкал	Лето	0	До 10—12	7—8	12—14	До 100—120

* Определения проведены в июле-августе 1944 г.

Все остальные грунты значительно беднее жизнью, и особенно бедны илы, выполняющие глубинные части залива вдали от берегов, за пределами глубин в 200—250 *м*.

Очень скудно населены мелководные пески открытых частей залива (вне губ), на глубинах 8—10 *м* (до 67 *кг/га*), и еще более скудно прибрежные прибойные пески до глубин в 2—3 *м* и мельче (до 25,5 *кг/га*).

Баргузинский залив довольно богат рыбой. Кроме омуля, который находит здесь для себя богатые пастбища, в заливе водятся сиг, осетр, сорога, окунь, щука, язь и другие рыбы. Добыча частиковых пород колеблется от 200 до 1200 *ц*. Годовая добыча сигов в заливах Баргузинском и Чивыркуйском колеблется от 150 до 900 *ц*.

заливе в 1947—1956 гг.

Таблица 25

8—11/IX 1947		12/IX 1952		11—13/X 1956	
Глубина, *м*	Температура, °С	Глубина, *м*	Температура, °С	Глубина, *м*	Температура, °С
0,3	13,5	—	—	—	—
0,3	11,0	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	0	16	0,3	14,0
—	—	5	15,8	2	14,0
		—	—	0	16,0
0,3	11,3			5	15,8
		0	14,0	0	12,1
		10	12,4	5	10,9
0,3	10,5	25	11,0		
		0	14,0	0,3	12—13,8
		10	12,3		
0,3	10,4	0	14,0	0,3	13,0—15,0
		10	12,4		
		25	10,3		
		50	6,2		

Таблица 26

залива и озера-сора Рангатуй летом 1932 г.

кареву, 1935)

CO_2					
свободная, *мг/л*	связанная, *мг/л*	Общая жесткость в нем. град.	CaO, *мг/л*	MgO, *мг/л**	SiO_2, *мг/л*
1,18—1,76	27,28—41,36	1,2—2,18	9,61—14,45	1,08	1,32—3,52
—	—	1,08—2,16	—	0,65—1,04	2,15—3,55
0,26	46,64	2,92	22,11	—	0,9
—	—	—	—	—	—
—	51,04	1,95	20,95	—	1,3
0,22	47,52	—	—	—	—
0,88	46,64	2,99	21,14	—	1,4
0,79	50,28	—	—	—	—
До 2—3	До 44—47	—	22,0—22,5	—	1—2

Распределение бентоса в Чивыркуйском заливе

Чивыркуйский залив является вторым по величине заливом Байкала. Длинным и широким четырехугольником он на 20 *км* вдается в берег Байкала и занимает площадь около 27 тыс. *га*.

Дно залива слабо покато по направлению к створу и лишь у выходов залива, по середине его, глубины достигают 100—200 *м*. Глубины большей части залива, не менее $^4/_5$ его площади, не превышают 20—25 *м*. а глубины до 70 *м* занимают 23 тыс. *га*. Таким образом, почти весь Чивыркуйский залив входит в зону литорали и сублиторали и лишь неболь-

Таблица 27

Биомасса зообентоса (*г/м²*) южной части Чивыркуйского залива летом 1932 г.

Место взятия пробы	Грунт и глубина, *м*	Число проб	Биомасса, *г/м²*							Общая биомасса *кг/га*
			ресничные черви	олигохеты	пиявки	моллюски	гаммариды	насекомые	всего	
Южная часть Чивыркуйского залива к югу от о. Бакланий	Мелкозернистые пески, 1,5—6	10	0,780	7,870	2,580	7,760	11,910	2,160	33,06	330,6
Бухты Крохалиная, Онгоконская, Фертик	Черный ил, 2,5	5	0,160	3,950	1,600	4,620	6,110	0,400	16,84	168,4
Бухты Крутая, Крохалиная, Безымянная	Коричневый ил, 1,5—4	6	0,190	0,390	1,320	1,530	3,430	0,300	7,160	71,6

шая его доля в створе, около 4 тыс. *га*, остается на долю супраабиссали.

Залив хорошо защищен от юго-восточных, южных, западных и отчасти северо-западных ветров, но открыт для северных.

Малые глубины и относительная защищенность вод залива от влияния вод открытого Байкала являются причиной более быстрого прогревания его вод по сравнению с водами открытого Байкала и более высоких летних температур всех слоев воды, что ясно видно из табл. 25—28, в которых даны также сведения о химизме вод залива [1].

Преобладающим грунтом залива являются пески и лишь у выходов залива, на глубинах свыше 20—30 *м*, они сменяются сначала илистыми песками, а затем серым илом. Черный или коричневый ил покрывает дно губ и бухт. Каменистые грунты развиты в заливе очень слабо.

Донная растительность как из цветковых, так и из водорослей очень богата и покрывает дно литорали почти всюду, простираясь до глубин 15—20 *м* и даже глубже. Все это, а также наличие значительных количеств детрита в грунте создает весьма благоприятные условия для процветания зообентоса (Буров, 1935).

Южная часть Чивыркуйского залива (к югу от о. Бакланьего) с глубинами не более 4—5 *м*, а также внутренние части губ и бухт по условиям жизни и населению должны быть отнесены к прибрежно-соровой области, заселенной общесибирской фауной и флорой, уже охарактеризованной нами выше. Такова, например, бухта Безымянная.

Из байкальских видов сюда заходят гаммариды Gmelinoides fasciatus, Pallasea cancellus, P. cancelloides, Crypturopus pachytus tuberculatus, Micruropus talitroides, Eulilimnogammarus fuscus, E. verrucosus var., Pallasea grubei. Из моллюсков встречаются Baicalia dybowskiana carinatoides.

На мелкозернистых песках южной части Чивыркуйского залива средняя биомасса достигает 33 *г* на 1 *м²*, или 330 *кг/га*. В губах залива на черном или коричневом иле биомасса беднее (168 *кг/га* и 71,6 *кг/га*). Преобладающей группой зообентоса на песках являются обычно моллюски, гаммариды и олигохеты; на илах в губах большая часть биомассы принадлежит гаммаридам.

---

[1] Более подробные сведения о химизме вод залива см. в книге К. К. Вотинцева (1961) *(Прим. авт.)*.

Против о. Бакланьего, который служит как бы границей между южной и средней частями залива, флора и фауна дна количественно очень богаты. Здесь густые заросли макрофитов, масса ряски, многочисленное пестрое животное население, состоящее как из байкальских видов, так и из обычных озерных. Из моллюсков особенно многочисленны байкальские виды Baicalia oviformis, B. dybowskiana carinatoides, B. carinata-costata, B. korotnewi, Sphaerium baicalense, виды рода Pisidium, Benedictia baicalensis, очень обильно представлен прудовик Radix auricularia var. Из гаммарид живут все перечисленные выше для южной части залива виды, а также ряд других видов, не заходящих к югу далее о. Бакланьего.

Описываемый район представляет собой богатое пастбище для бентосоядных рыб в течение всего года. Из донных рыб сюда приходят для нагула сиги, хариус, постоянно живут осетр, язь, сорога, елец, окунь, щука, многочисленные бычки. Осенью сюда же заходят крупные стада нерпы.

В средней части залива пески как мелкозернистые, так и крупнозернистые на глубинах от 1 до 10—15 *м* населены очень богато. Видовой состав бентоса здесь в общем тот же, что и в литорали открытых районов Байкала на песчаных грунтах, но биомасса и плотность населения значительно выше. Биомасса близка в среднем к 300 *кг/га*, из которых главная доля принадлежит моллюскам, гаммаридам и олигохетам.

Богато населены «черные» илы внешних частей губ на глубинах в 2—10 *м*, где биомасса достигает 340—500 *кг/га*. Лишь внутренние части губ, относящиеся уже к прибрежно-соровой зоне, на коричневых илах населены беднее, до 120 *кг/га*.

Наши материалы по биомассе зообентоса Чивыркуйского залива сведены в табл. 28.

Таблица 28

Биомасса зообентоса Чивыркуйского залива в 1932 г.

Место взятия проб		Грунт и глубина, *м*	Число проб	Биомасса, *г/м²*							Общая биомасса, *кг/га*
				ресничные черви	олигохеты и полихеты	пиявки	моллюски	гаммариды	насекомые	всего	
Литораль	Залив	Песок, 1—10 . .	27	2,126	5,894	0,041	16,807	4,244	0,159	29,271	292,71
		10—20 . . .	12	0,087	4,260	—	21,154	3,780	0,380	29,661	296,61
	Губы	Песок с черным илом, 6—17 . .	8	0,200	22,400	1,500	10,400	15,60	—	50,100	501,0
		Черный ил, 2—10	5	0,300	7,900	3,200	9,300	12,20	0,800	33,700	337,0
		Коричневый ил, 1,5—4	6	0,400	0,600	2,200	2,500	5,800	0,500	12,00	120,0
Сублитораль и супраабиссаль	Залив	Песок, 20—30 . .	4	—	0,862	0,080	10,500	0,850	—	12,292	122,92
		Ил, 40—50	4	0,875	20,125	0,037	0,100	5,650	—	26,787	267,87
		Ил, 70—250 . . .	5	—	3,240	—	0,030	2,010	—	5,280	52,800

В средней части залива на песчаных грунтах, особенно в участках, где в грунте много примесей детрита, очень многочисленны из моллюсков Pisidium amnicum, P. korotnewi, Baicalia dybowskiana, B. oviformis, B. korotnewi, Valvata aliena sorensis, Sphaerium baicalense, Valvata piligera и др.

Из других групп животных здесь обнаружены в массовом количестве гаммариды: «колючий бормаш» Acanthogammarus victorii, Parapallasea puzilli, Pallasea cancellus, много литоральных видов Eulimnogammarus, Micruropus, встречаются в изобилии олигохеты, полихета Manayunkia, турбеллярии, пиявки, личинки ручейников, хирономид и т. д.

По количеству жизни вообще и моллюсков в частности участки, прилегающие к губам средней и внешней части залива, являются самыми богатыми; по-видимому, здесь создаются наиболее оптимальные условия для существования байкальских эндемиков: режим вод очень близок к чисто байкальскому, грунт же богато насыщен питательными веществами, которые все время поставляются сюда волнением и течениями из прилегающих губ в виде перегнивающих растительных остатков, тогда как внутри губ сильное заиление препятствует развитию богатой фауны моллюсков и гаммарид. Аналогичную картину мы наблюдаем также и в других районах: всюду у выходов закрытых губ и бухт жизнь представлена очень богато. Озерно-соровые формы здесь почти совсем отсутствуют, за исключением Gyraulus gredleri borealis.

Пески на глубинах 20—30 *м* населены значительно слабее, чем в литорали; сырой вес зообентоса здесь в среднем всего лишь 120—125 *кг/га*. Среди моллюсков массовыми видами являются Pisidium korotnewi, Choanomphalus dybowskianus, Baicalia semenkewitschi, B. contabulata, B. carinata. Из гаммарид многочисленны Acanthogammarus victori и многие другие виды.

Илы в пределах сублиторали залива на глубине 40—50 *м* и больше населены количественно все еще довольно богато. Биомасса зообентоса здесь определяется в среднем около 270 *кг/га*.

На глубинах свыше 70—80 *м* преобладающий грунт — ил. Плотность населения здесь снижается до 53 *кг/га*. Но по данным Л. Г. Миклашевской (1935), против губы Сорожьей на глубине 100 *м* на иле биомасса зообентоса равна 830 экз./*м*^{2}, или 23 *г/м*^{2} (23 *кг/га*) и распределяется следующим образом:

	Экз.	Вес, *г*
Ресничные черви	80	5,0
Олигохеты	400	8,0
Гаммариды	350	10,1
Моллюски	50	0,1

Все приведенные выше материалы указывают на то, что Чивыркуйский залив является одним из самых богатых жизнью районов Байкала. Биомасса зообентоса для всего залива на глубинах до 50—70 *м* в среднем, очевидно, равна не менее 300 *кг/га*.

Чивыркуйский залив славится своими рыбными богатствами. Здесь вместе с сором Рангатуй добывалось ежегодно 5—6 тыс. *ц* частиковых пород, преимущественно ельца, сороги, а также окуня и щуки. В заливе живет черный и белый хариусы, сиг, нерестящийся в южной части залива, затем осетр. В речках Чивыркуйского залива нерестится омуль чивыркуйской расы, который в этом же заливе и по соседству с ним откармливается. В тридцатых годах омуля добывали в заливе до 2000—3000 *ц*. В последние годы добыча омуля, как впрочем и других промысловых рыб, стала падать вследствие недостаточной его охраны в нерестовый период.

Распределение бентоса в Малом море

Малое море занимает площадь приблизительно в 80 000 *га*, расположено между о. Ольхон и западным материковым берегом в средней части Байкала. На юге оно связано с открытым Байкалом нешироким проливом Ольхонские Ворота, на севере, постепенно расширяясь, сливается с от-

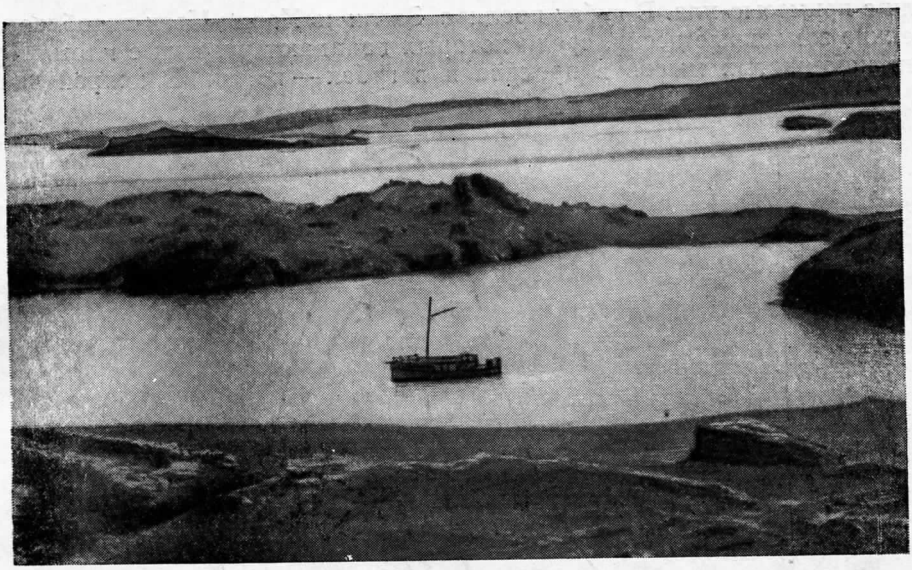


Рис. 72. Южная часть Малого моря. Фото автора

крытым Байкалом между северной оконечностью о. Ольхон (м. Хобой) и м. Арул — на западном (материковом) берегу.

Общая длина Малого моря 72 *км*. Ширина по линии Хобой — Зама 16,5—17 *км*, в средней части Малого моря ширина 13—14,5 *км*. Дальше к югу оно становится у́же и заканчивается заливом Мухор. Длина пролива Ольхонские Ворота около 8 *км*, ширина 2,5—2,75 *км*.

Берега южной части Малого моря и пролива Ольхонские Ворота сильно изрезаны бухтами и заливами (рис. 72).

В Малое море впадают небольшие речки Сарма, Кучелга (в залив Мухор), Курма (в южной части Малого моря) и несколько других мелких ручьев.

В Малом море можно различать следующие районы: 1) залив Мухор, представляющий его южную мелководную часть (Толмачев, 1959); 2) южную часть Малого моря от залива Мухор до северной оконечности о. Угунгой (так как топографически у о. Угунгой обособляется южная котловина Малого моря от средней) (Россолимо, 1957); 3) среднюю от о. Угунгой до линии мысов Будун-Зогдук; 4) северную от линии мыса Бундун-Зогдук до линии мыса Хобой-Арул.

Дно Малого моря имеет постепенный уклон с юга на север. Глубина южного конца (залив Мухор) не превышает 5 *м*. Пролив Ольхонские Ворота по середине имеет глубины от 25 до 40 *м*. Такие же глубины имеют губы ольхонского берега Харин-Ирги и Загли, тогда как губы материкового берега Куркутская, Тутская и Базарная мелководны и внутренние их части входят в прибрежно-соровую зону. К северу от залива Мухор глубины постепенно повышаются до 50—60 *м*, а за о. Угунгой достигают 75—85 *м*. Дальше на север от о. Зумугой глубины увеличиваются до 100—150 *м* (против м. Будунского). За м. Будунским дно понижается до 200—250 *м*, а на линии м. Хобой — Зама до 300 *м*.

Падение дна от берегов о. Ольхон более или менее постепенное, изобата в 50 *м* проходит здесь в 1,5—2 *км* от берега. Вдоль материкового берега уклон дна более крутой.

Преобладающими грунтами в Малом море являются илы и пески с разной степенью заиленности (Кожов, 1936а; 1947а; Патрикеева, 1959).

В проливе Ольхонские Ворота преобладают пески чистые (у берегов)

или с примесью ила. В губах пролива Загли и Харин-Ирги преобладают мелкие заиленные пески, среди которых попадают участки с илом. Против каменистых мысов в проливе и в губах — камни. В южной части

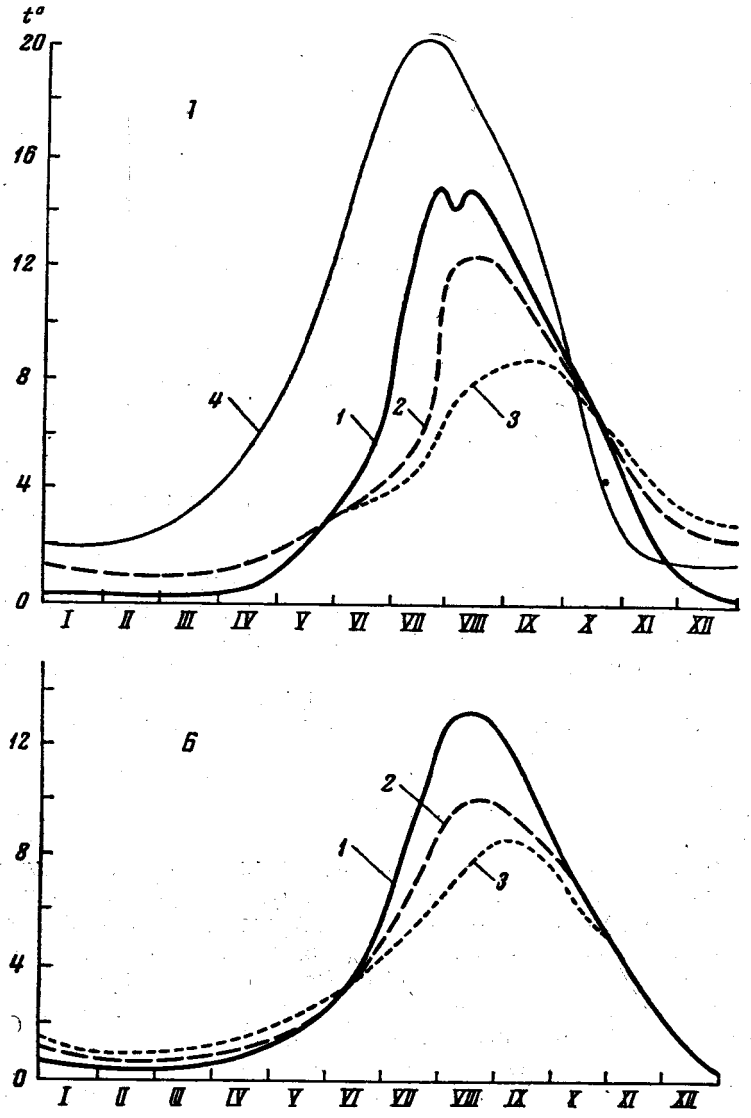


Рис. 73. Сезонные изменения температуры воды в Малом море

А — южная часть Малого моря: *1* — на глубине 0 *м* в районе Угунгой-Зумугой; *2* — на глубине 10 *м*; *3* — на глубине 25 *м*; *4* — залив Мухор в центральной части на глубине 0 *м*; *Б* — северная часть Малого моря: *1* — на глубине 0 *м* в районе Будун—Хобой—Зама; *2* — на глубине 10 *м* *3* — на глубине 25 *м*

Малого моря всюду распространены пески различной степени заиленности, у берегов же — более чистые крупнозернистые пески или камни, особенно распространенные вокруг островов.

В средней части Малого моря, между о. Зумугой и линией мысов Харанса — Ядыртуй, широко распространены мелкие иловатые пески; далее к северу их сменяют сильно заиленные пески, а на глубинах свыше 100—120 *м* они постепенно сменяются илами, которые получают в северной

части Малого моря сплошное распространение. Лишь вблизи берегов развиты более чистые, крупнозернистые пески и камни. Каменистые грунты занимают значительные пространства вдоль обрывистого ольхонского берега. У северной оконечности о. Ольхон и в ряде мест вдоль его побережья каменистые банки вперемежку с песками прощупываются в 1—2 *км* от берега, на глубинах до 50—100 *м*.

По температурному режиму вод Малое море (рис. 73) очень сходно с Чивыркуйским заливом. Как и там, вследствие относительной мелководности, в южной и частично в средней части Малого моря вода прогревается весной скорее, чем в открытых районах Байкала. Так, в заливе Мухор уже в мае вода нагревается до 6—7°, в июне до 12—14°, а летние температуры (середина июля) достигают 20° от поверхности до дна, что создает условия, сходные с условиями жизни в обычных озерах; в южной части Малого моря максимальные летние температуры поверхности, по-видимому, не превышают 15—17°, а придонные на глубине до 5—10 *м* — 10—13°. В средней части прогревание воды идет еще медленнее и температура воды несколько ниже. Внешняя часть Малого моря по температурному режиму вод мало отличается от открытого Байкала.

Таблица 29

Химический состав вод центральной части залива Мухор летом 1951 г.
(по В. А. Толмачеву, 1959)

Дата	23.VI		22.VIII		3.X
Глубина наблюдения, *м*	0,5	4,0	0,5	3,0	0,5
Температура воды, °С	16,87	12,90	13,2	13,2	8,46
O_2, *мг/л*	9,07	8,75	10,34	10,36	11,10
O_2, % насыщения	95,9	85,5	101,6	101,8	98,4
CO_2, *мг/л*	2,2	3,5	0,9	1,0	2,3
pH	7,6	7,4	8,2	8,2	7,6
SiO_2, *мг/л*	2,4	2,8	8,4	6,8	5,8
Окисляемость (O_2, *мг/л*)	5,0	5,1	3,5	3,8	2,4
Fe, *мг/л*	0,10	0,68	—	—	0,00
HCO_3', *мг/л*	54,9	56,1	97,6	97,6	90,3
PO_4''', *мг/л*	0,003	0,003	—	—	0,006
SO_4'', *мг/л*	6,3	6,7	—	—	4,8
NO_3, *мг/л*	0,19	0,19	0,00	0,00	0,00
Cl', *мг/л*	0,7	0,5	—	—	0,4
$Ca^{\cdot\cdot}$, *мг/л*	13,7	13,7	—	—	21,4
$Mg^{\cdot\cdot}$, *мг/л*	3,6	3,6	—	—	3,9
Na + K, *мг/л* Na	1,7	2,2	—	—	4,7
Сумма ионов, *мг/экв.(л)*	1,054	—	—	—	1,591
Жесткость, нем. град.	2,75	2,75	—	—	3,89

Зимние температуры (февраль) на глубине около 100 *м* в средней части Малого моря колеблются около 1,9—2,2°, в более глубоких районах около 2,4—3°, т. е. существенно не отличаются от зимних температур открытых вод Байкала на тех же глубинах (Россолимо, 1957, 1959). Малое море покрывается льдом обычно в конце декабря, губы и заливы значительно раньше — в октябре — начале ноября, вскрывается ото льда в открытых районах в конце мая — начале июня.

Химический режим вод Малого моря близок к режиму вод открытого Байкала (Толмачев, 1959; Вотинцев, 1961). Лишь залив Мухор (табл. 29) несколько отличается от районов открытого Байкала (дефи-

Биомасса зообентоса залива Мухор и губ западного бе-

Место взятия проб	Дата	Грунт и глубина, *м*	Число проб	Био-
				ресничные черви
Залив Мухор	20—27/VIII	Песок, 1,3—4,0	5	—
		Заиленный песок с растениями, 1,5—4,5*	12	0,340
		Ил, 5	2	—
Среднее для всего залива			—	—
Губы Куркутская, Базарная, Тутская	26. VII—2.VIII	Песок и заиленный песок, 2—3,5	6	0,100

* Кроме того, здесь же встречаются губки (41,80 *кг/га*).

цит в содержании кислорода, повышенное содержание железа, кремния) [1].

Залив Мухор, как отмечено выше, представляет собой самый южный и мелководный участок Малого моря, вдающийся в материк клином, направленным на юго-запад. Длина залива — до 8 *км*, наибольшая ширина в створе между мысами до 4 *км*, общая площадь около 1600 *га*. Глубина в широкой центральной части залива — 4,5—5 *м*, глубина в южной части 2—3 *м*.

Дно залива Мухор выполнено сильно заиленными песками, имеющими широкое распространение вдоль юго-восточного берега, а также илами, занимающими особенно широкую полосу вдоль северо-западного берега; довольно узкая полоска сравнительно чистых песков проходит вдоль обоих берегов.

Температурный режим вод залива находится под влиянием двух основных факторов. Благодаря мелководности, воды залива очень быстро могут нагреваться, подобно тому как это происходит в обычном мелководном водоеме. Однако залив по своему положению открыт для ветров, дующих с северо-востока, а также для ветров северо-западного направления. При ветрах северо-восточного направления в залив вгоняются более холодные воды открытых и более глубоких районов Малого моря. Они перемешиваются с водой залива и сильно охлаждают последние, особенно во внешней половине [2]. Поэтому летом температура воды залива во внешней его половине редко поднимается выше 20°.

Залив замерзает в конце октября или в ноябре. Замерзание идет очень медленно благодаря сильным северо-западным штормам, особенно свирепствующим осенью. Толщина льда достигает 1 *м* и более.

Дно залива сплошь покрыто растительностью. В губах и защищенных местах господствуют гречиха, кубышка, уруть, хара, роголистник, ностоки, ряска и т. д. Почти вся центральная котловина поросла рдестами, образующими здесь сплошные подводные луга.

Животное население залива Мухор в южной и средней частях резко отлично не только от открытых районов Байкала, но и от довольно мел-

[1] Более подробные сведения о режиме вод Малого моря даны в книге К. К. Вотинцева (1961) (*Прим. авт.*).

[2] По мнению К. К. Вотинцева (1961), охлаждающее влияние нагонных вод открытых частей Малого моря не простирается далее 1,5 *км* от створа залива (*Прим. авт.*).

Таблица 30

рега пролива Ольхонские Ворота в 1941 г.

масса, *г/м²*								Общая биомасса, *кг/га*
олигохеты	пиявки	гаммариды	моллюски	хирономиды	ручейники	жуки (личинки)	итого	
6,920	0,140	3,080	6,078	0,002	0,100	—	16,320	163,2
14,370	0,490	7,510	64,85	0,220	0,150	0,300	88,230	882,3
3,710	1,820	6,810	9,10	8,080	—	0,790	22,310	223,10
—	—	—	—	—	—	—	46,500	465
5,450	0,600	11,190	12,74	2,460	0,100	0,070	32,710	327,1

ководной южной половины Малого моря. Здесь, как и в сорах, явно преобладают обычные сибирские виды. Из представителей байкальской фауны сюда заходят немногие виды, из них пять-шесть видов моллюсков. Из последних наибольшего обилия достигают Baicalia korotnewi и Sphaerium baicalense. Однако в самую внутреннюю мелководную часть залива и в его закрытые губы эти виды не проникают. Из байкальских гаммарид в залив заходит значительное число видов, которые встречаются и в таких сорах, как Провал, а именно Crypturopus pachytus, C. inflatus, Micruropus litoralis, M. talitroides, M. possolskii, M. wahli, Gmelinoides fasciatus и несколько видов рода Pallasea (P. kessleri и др.). В створе залива встречается байкальская полихета, которая, однако, далеко внутрь залива не заходит. По мере приближения к горловой части залива постепенно уменьшается число видов сибирских и увеличивается число видов байкальских.

В количественном отношении зообентос залива Мухор богат. Наибольшее богатство жизни наблюдается на сильно заиленных песках, занимающих площадь равную приблизительно половине всей площади залива. Биомасса зообентоса достигает здесь в среднем 382 *кг/га* (см. табл. 30), причем явно преобладают моллюски, в том числе беззубки (465 *кг/га*).

На илистых грунтах фауна количественно также довольно богата. Две пробы дночерпателя дали здесь в среднем 223,2 *кг/га*, из которых главная доля принадлежит моллюскам и гаммаридам. Несколько беднее населены более или менее чистые прибрежные пески, биомасса зообентоса на которых определяется в среднем в 163 *кг/га*, причем преобладающей группой являются моллюски и затем олигохеты.

Средняя биомасса зообентоса залива Мухор по приведенным материалам определяется в 42 *кг/га*.

По данным М. Ю. Бекман (1959б), плотность населения залива Мухор очень велика, особенно многочисленны здесь гаммариды рода Micruropus

На 1 *м²* встречаются M. wahli 16 180, M. possolskii 16 180, M. litoralis 15 400, Gmelinoides fasciatus 19 200, Pallasea kessleri 4420, Eulimnogammarus viridis 4000 экз.

По этим же данным биомасса зообентоса в заливе Мухор выражается в следующих величинах (в *г* на *м²*):

	Май	Август	Октябрь
Гаммариды	32,4	23,2	18,4
Моллюски	2,8	7,7	8,0
Олигохеты	5,3	7,8	4,3
Хирономиды	1,4	0,6	0,5
Прочие	0,1	0,7	0,1
Всего . . .	42,0	40,0	31,3

Эти цифры, по-видимому, сильно занижены за счет недолова крупных двухстворчатых моллюсков беззубок, которых в Мухоре очень много.

Соответственно обилию бентоса, залив Мухор представляет собой богатое пастбище для рыб бентофагов. Здесь всегда живут окунь, елец, сорога, язь, щука, широколобки (особенно песчаная и каменная), заходит хариус, здесь же нерестится маломорский сиг.

Губы пролива Ольхонские Ворота — Куркутская, Базарная и Тутская по режиму вод весьма сходны с заливом Мухор, соответственно этому и растительное и животное население внутренних частей этих губ имеет совершенно такой же характер. В губах Ольхонского берега, значительно более глубоких, чем только что охарактеризованные, распределение растительности типично для открытых губ Байкала. Вдоль берегов, в подзоне прибоя, на камнях растет водоросль Ulothrix. За пределами прибойной полосы идет мощная полоса зарослей макрофитов, состоящая из пестрой смеси водорослей и цветковых растений. Здесь растут хара, ностоки, драпарнальдии, хетоморфы, тетраспоры, а на песках — рдесты, уруть, а также многочисленные нитчатки.

Растения покрывают каменистые, песчаные, даже илистые грунты. Мощные заросли макрофитов наблюдаются до глубины 15—17 *м* и глубже.

Различия между губами в отношении обилия растительности зависят от степени защищенности их от преобладающих ветров. В губах Малого моря: Елгай, Семисосенная и других, расположенных вдоль ольхонского берега, открытых для сильных северо-западных ветров и волнения, растительность развита скуднее, чем в губах Ольхонских Ворот и в губах, расположенных по западному (материковому) берегу, как Хагдэн-Халэ и другие, что сказывается также и на богатстве животной жизнью. Зообентос губ в количественном отношении очень богат, биомасса здесь в среднем выражается в 300 *кг/га* и более. Несколько уступают им по богатству жизни губы более открытые, расположенные вдоль берегов Малого моря.

В качественном отношении фауна губ также очень богата. В губах Загли и Харин-Ирги обнаружено два вида байкальских губок, 15 видов олигохет, до 30 видов моллюсков, среди которых лишь Limnaea auricularia озерно-соровый вид, затем около 40 видов гаммарид и т. д. Открытая литораль средней и северной части Малого моря населена намного беднее литорали губ и южной части Малого моря. Биомасса здесь не превышает 140—165 *кг/га*. Всюду на мягких грунтах литорали обращает на себя внимание преобладание олигохет, моллюсков и гаммарид.

В сублиторали Малого моря господствуют пески различной степени заиленности. Наиболее богато в количественном отношении населены пески сублиторали в южной части. Здесь биомасса достигает 300—350 *кг/га*, из которой почти половина, а иногда и $^3/_4$ веса приходится на долю олигохет. Особенно богата биомасса иловатых песков глубин 75—100 *м* в южном участке средней части Малого моря, где вес ее достигает 425 *кг/га*.

Таблица 31

Биомасса зообентоса Малого моря летом 1936—1941 гг.

	Место взятия проб	Грунт и глубина, *м*	Число проб	Биомасса, *г/м²*									Общая биомасса, *кг/м²*
				ресничные черви	олигохеты	полихеты	пиявки	моллюски	гаммариды	хирономиды	ручейники	итого	
Литораль	Губа Загли (Ольхонские Ворота)	Песок, 9—19	5	—	12,128	0,160	1,400	3,342	11,212	0,586	2,832	31,660	316,60
	Губа Харин-Ирги (Ольхонские Ворота)	Песок, 2—18	10	0,041	9,966	0,690	0,423	6,260	12,035	0,229	0,346	29,990	299,90
	Губы Будун, Нюргон, Шаманка, Хужир	Песок, 2—7	9	0,349	10,138	0,160	0,049	8,436	4,416	0,027	0,018	23,593	235,93
	Ольхонские Ворота	Песок, 7	5	0,180	4,330	0,280	0,500	5,690	3,380	0,100	0,300	14,760	147,60
	Малое море												
	Южная часть	Песок, 2—20	3	1,440	14,010	—	—	14,130	5,110	0,620	0,690	36,00	360,0
	Средняя часть	То же	3	0,050	12,860	—	—	0,410	1,080	0,010	—	14,410	144,10
	Северная часть	» »	9	0,540	9,640	—	—	0,460	5,680	—	0,100	16,440	164,40
	Губы пролива Ольхонские Ворота	Заиленный песок, 30—35	4	—	1,213	1,037	—	6,625	3,750	0,075	—	12,700	127,70
	Ольхонские Ворота	Песок, 30—45	4	—	6,605	0,440	—	6,112	2,582	0,125	—	15,864	158,64
Сублитораль	Малое море												
	Южная часть	Песок заиленный, 25—50	2	0,065	32,880	—	—	—	2,120	0,005	—	35,070	350,70
		Песок, 25—75	7	1,020	12,460	0,420	—	5,100	8,250	0,070	0,100	27,420	274,20
	Средняя часть	Сильно заиленный песок, 50—100	5	—	14,068	—	—	1,040	15,300	0,002	—	30,410	304,10
		Заиленный песок, 25—75	11	0,600	9,900	0,060	0,450	5,540	8,090	0,040	0,220	24,900	249,00
	Северная часть	Заиленный песок, 25—70	5	0,080	13,880	0,005	—	1,040	2,400	0,080	0,025	17,510	175,10
		Заиленный песок, 25—50	9	0,370	36,299	—	0,190	0,030	5,670	0,001	—	42,560	425,60
		Заиленный песок, 75—100	2	—	5,010	—	—	0,870	0,710	—	—	6,590	65,90
		Песок, 25—50	5	1,020	6,610	—	—	1,150	2,700	1,060	—	12,540	125,40

Значительно беднее населены песчаные и песчано-илистые грунты сублиторали в проливе Ольхонские Ворота, а также в губах этого пролива. Более открытые районы Малого моря — его северная часть и северный участок средней части — населены также беднее — от 175 до 66 *кг/га*.

В качественном отношении фауна сублиторали Малого моря продолжает оставаться еще богатой и разнообразной. Из олигохет здесь чаще всего встречаются Limnodrilus schizochaetus (на сильно заиленных песках и илах), Lamprodrilus satyriscus, L. pallidus, L. pygmeus; из моллюсков — Benedictia limnaeoides var., B. maxima, Kobeltocochlea martensiana var., Baicalia nana, B. florii var., B. semenkewitschi, B. jentteriana, B. pulla tenuicosta, B. korotnewi, B. wzersniowskii var., B. carinata, B. carinato-costata, Valvata piligera, Pisidium korotnewi; из гаммарид Hyalellopsis carinata, Crypturopus inflatus, Micruropus talitroides, Poekilogammarus pictus, Carinogammarus cynnamomeus, C. rhodophthalmus, C. capreolus, C. fuscus, Baicalogammarus pullus, Axelboeckia carpenteri, Acanthogammarus godlewskii, Pallasea brandti, P. kessleri и др.

Обращает на себя внимание постепенное обеднение здесь фауны моллюсков в связи с заилением песков.

В супраабиссали Малого моря (глубины от 70 до 250 *м*) преобладают сильно заиленные пески и илы. Указанные глубины приурочены к средней и северной частям Малого моря. Наиболее богато населены илы супраабиссали средней части Малого моря, особенно в районе, прилегающем к южной части; здесь на илах биомасса достигает почти 300 *кг/га*. Но чем дальше к створу Малого моря, тем дно беднее жизнью, биомасса зообентоса снижается до 140 *кг/га*, а в створе Малого моря, на глубинах свыше 200 *м* — до 85 и 50 *кг/га*.

Таблица 32

Средняя биомасса зообентоса Малого моря, *кг/га*

Пролив Ольхонские Ворота	Губы материкового берега Ольхонских Ворот	Губы Ольхонского берега Ольхонских Ворот	Прочие губы Малого моря	Залив Мухор	Южная часть Малого моря (без залива Мухор)	Средняя часть Малого моря	Северная часть Малого моря	Малое море в среднем
147	314	300	236	421	340	248	112	220

Материалы по биомассе бентоса Малого моря, приводимые в работе М. Ю. Бекман (1959б), несколько расходятся с нашими данными (ср. табл. 31—34). По данным М. Ю. Бекман, биомасса зообентоса в южной и средней частях почти одинакова, колеблясь в пределах около 330—380 *кг/га*. Эти данные почти точно совпадают с нашими для южной части Малого моря (340 *кг/га*), но превышают наши данные для средней части: по Бекман, средняя биомасса зообентоса здесь около 360—370 *кг/га*, по нашим данным — 243 *кг/га*. Очевидно те и другие цифры требуют еще уточнения. Биомасса зообентоса северной части Малого моря, по Бекман, колеблется в пределах 190—1110 *кг/га*, по нашим данным, средняя биомасса здесь не превышает 112 *кг/га*, т. е. намного меньше. Однако и мы обнаруживали в северной части очень резкие колебания биомассы зообентоса, поэтому и здесь наши расхождения можно объяснить лишь недостаточностью материалов.

В Малом море водится омуль и сиг, черный и белый хариусы, окунь, щука и в небольших количествах сорога, елец и некоторые другие озерно-речные виды, а также многочисленные виды бычковых. Промысел

Таблица 33

Биомасса зообентоса и среднее содержание органического углерода в грунте Малого моря в % на натуральный осадок

(по М. Ю. Бекман, 1959б и Г. И. Патрикеевой, 1959)

Район, характер грунта	Глубина, *м*	Биомасса, *г/м²*		Органический С, %		
		количество станций	средняя биомасса	число определений	пределы колебаний	среднее содержание
Залив. Мухор						
Чистые пески у берегов	—	16	13,67	3	0,02—0,21	0,12
Илистые пески (в куту)	0—2	25	37,70	3	0,53—1,80	1,00
Песчаные илы (середина)	3—5	35	60,48	6	1,35—3,47	2,54
Бухта Хужир-Нуго						
Илистый песок	0—1	16	42,38	2	—	0,98
Илы с небольшим количеством растительных остатков	1—3	14	78,20	5	4,08—6,47	5,33
Открытые участки						
Зона малых глубин, Чистые пески у Ольховского берега	0—5	38	17,86	9	0,00—0,55	0,23
Песок с детритом у материкового берега	1—5	22	46,52	9	0,10—1,53	0,47
Зона средних глубин. Песок у берегов	5—20	76	36,18	7	0,12—1,03	0,52
Пески	20—50	36	22,67	13	0,00—1,10	0,42
Зона больших глубин						
Илистый песок	50—100	20	33,91	14	0,29—1,25	0,57
Песчаный ил	100—200	20	31,21	7	0,24—1,92	0,89
Диатомовый ил	200 и более	6	7,77	15	0,51—2,86	1,47

Таблица 34

Биомасса зообентоса Малого моря, *г/м²*

(по М. Ю. Бекман, 1959б)

Группа фауны	0—3 (5) *м*, открытое побережье, чистый песок	1—5 *м*, песок среди камней	5—20, (25) *м*, песок	20—50 *м*, песок, илистый песок	50—100 *м*, илистый песок, песчанистый ил	100—200 *м*, песчанистый ил	200—300 *м* ил
Гаммариды	7	7,82	5,63	5,15	7,7	10,90	4,80
Олигохеты	10,26	20,17	12,59	11,12	25,5	20,14	2,41
Моллюски	0,13	16,22	15,58	4,32	1,09	0,04	0,02
Остракоды	0,01	0,37	0,47	0,83	0,61	0,08	0,01
Хирономиды	0,06	0,36	0,17	0,52	0,16	0,01	0,01
Прочие	0,40	1,58	1,75	0,56	0,29	0,04	0,51
Итого	17,86	46,52	36,19	22,50	35,41	31,21	7,77

частиковых пород колеблется в пределах от 200 до 2000 *ц* в год. Частиковая рыба концентрируется в заливе Мухор и в других губах и заливах Малого моря, здесь она и нерестится, а летом расходится вдоль побережья. Сига добывают в Малом море от 60 до 600 *ц*; нерестится он главным образом в заливе Мухор в ноябре. Годовая добыча хариуса не превышает 150—200 *ц* в год.

Промысел бычка-желтокрылки дает в последние годы от 2—3 до 15—18 тыс. *ц* в год. Омуля добывали здесь в иные годы до 15—20 тыс. *ц* обычно же не более 8—12 тыс. *ц*.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ О РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЗООБЕНТОСА В БАЙКАЛЕ

В табл. 35 дано распределение в Байкале биомассы зообентоса, которая пока имеет, конечно, лишь ориентировочное значение. Из нее мы видим, что наиболее богаты участки, характеризующиеся условиями, переходными к байкальским. Таковы, например, залив Мухор, в северной его половине (400 *кг/га*), губы Малого моря (330 *кг/га*), южная часть Чивыркуйского залива (330 *кг/га*) и т. д. Биомасса зообентоса соров, а также бухт, которые по условиям сходны с эвтрофными сибирскими озерами, значительно ниже, от 20 до 100—150 *кг/га*, что вполне соответ-

Таблица 35

Сводная таблица сырого веса биомассы зообентоса озера Байкал в *кг/га*
(по М. М. Кожову, 1947) *

Прибрежно-сороваязона							
Соры					Закрытые заливы и губы Байкала		
озеро-сор Ранатуй, VIII	С.-Байкальский сор, VI—VIII	сор Посольский, VI—VIII	сор-залив Провал, VIII—IX	залив Мухор (Малое море)	губы Малого моря	ю. ч. Чивыркуйского залива, к югу от о. Бакланий	губы Чивыркуйского залива
До 30	До 30—70	VI VIII 34—41 103—144 (108)	380—560**	420	330	330	70—170

Открытый Байкал								
Прибрежная область 0—250 *м*							Абиссаль	
Открытые районы			Обширные мелководья			среднее для глубин 0—250 *м* открытого Байкала		
литораль 0—20	сублитораль 20—70 *м*	супраабиссаль 70—250 *м*	Чивыркуйский залив 0—50 *м*	Баргузинский залив 0—100 *м*	Малое море 0—250 *м*		верхняя подона 250—500 *м*	нижняя подзона 500 *м*
250—300	200—250	100—150	300	200	220	200—250	30—50	10—20

* Площадь, занимаемая глубинами 0—250 *м*, в Байкале равна приблизительно 600 тыс. *га*, площадь абиссали (глубина более 250 *м*) — 2600 тыс. *га*. При расчете на всю площадь дна Байкала биомасса зообентоса очевидно не будет превышать 50—60 *кг/га*.

** Биомасса сора-залива Провал без Anodonta равна 120—150 *кг/га*.

ствует летней биомассе обычных прибайкальских озер. Прибрежная область открытых районов Байкала намного богаче соров по своей биомассе, особенно в литорали (250—300 *кг/га*) и в сублиторали (200—250 *кг/га*), а обширные мелководья таких районов, как Малое море, Баргузинский залив, Чивыркуйский залив и т. д., богаче открытых районов Байкала на соответствующих глубинах.

Средняя биомасса зообентоса (без губок) в прибрежной области Байкала до глубин 250 *м* определяется ориентировочно в 220 *кг/га*.

Что касается биомассы зообентоса глубоководной зоны Байкала (на глубинах свыше 250—300 *м*), то она, по-видимому, очень мала. Лишь в тех районах, где еще сказывается влияние речных выносов, биомасса абиссали достигает величин, сравнимых с биомассой прибрежной области, но вдали от берегов, в основной котловине Байкала, занимающей до 85% всей ее площади, величина биомассы, в среднем, по-видимому, вряд ли более 15—30 *кг/га*. И это понятно, так как источниками питания для донных животных здесь могут служить лишь трупы мелких и крупных пелагических организмов, опускающихся из толщи вод пелагиали на дно озера.

Средняя биомасса зообентоса для всей площади Байкала сугубо приближенно может быть определена в 50—60 *кг/га*.

Следует отметить, что в Байкале биомасса зообентоса круглый год держится, в общем, на одном уровне. Колебания ее по сезонам незначительны, не заметны также сколько-нибудь крупные сезонные колебания в биомассе в зависимости от выедания рыбами, так как главные потребители зообентоса — бычки, хариус, а также сиг, осетр и другие в Байкале питаются, по-видимому, круглый год. Исследования М. Ю. Бекман (1959б) в Малом море также показали, что валовая биомасса всех комплексов бентоса изменяется от весны к осени, т. е. в наиболее активный период жизни популяции довольно мало. Это свойство байкальского бентоса, как указывает М. Ю. Бекман, резко отличает его от зообентоса соров и прибайкальских озер, биомасса которых в течение года не стоит на одном и том же уровне, весной она меньше в два-три раза, чем осенью, а к зиме опять снижается как вследствие естественного отмирания, так и от выедания бентосоядными рыбами. По исследованиям М. Ю. Бекман, в заливе Мухор сезонные изменения комплексов бентоса резко выражены у массовых видов гаммарид и моллюсков. Молодь прибрежных видов гаммарид в Мухоре появляется в течение всей теплой части года, поэтому в мае плотность населения наименьшая, а в августе наибольшая. Аналогичные явления мы наблюдаем также в Посольском соре.

Необходимо отметить, как досадный пробел в познании бентоса Байкала,— отсутствие количественных данных о биомассе микробентоса на разных биотопах, каковой, по имеющимся данным, довольно богат, разнообразен и оригинален по своему составу. Среди микронаселения дна и придонных слоев известны немало видов циклопов, харпактицид, кладоцер, коловраток, нематод и т. д. В микробентосе губ Малого моря И. В. Вилисова (1959б) обнаружила 13 видов копепод, 6 видов кладоцер, гидры, остракоды, 7 видов коловраток, в том числе и типично планктонные. Беглые исследования микробентоса Байкала, произведенные в последние годы, дают много интересных материалов. Выяснена значительная роль микробентоса в питании рыб, особенно их молоди, а также моллюсков, гаммарид и олигохет. Изучение животного и растительного микробентоса представляет одну из необходимых очередных проблем исследований Байкала.

Если сравнить Байкал по биомассе зообентоса с другими крупными бассейнами как пресноводными, так и солоноватоводными и морскими, то результаты оказываются не в пользу Байкала. Так, биомасса бентоса Северного Каспия за 1935—1949 гг. определялась в пределах от 47,8 *кг/га*

(1938 г.) до 303,7 (1949 г.) и 403,2 (1935 г.) *кг/га*. Из них моллюски (преимущественно двустворчатые) занимают от 4 до 36% (Бирштейн и Спасский, 1952). Указанные величины биомассы зообентоса Северного Каспия значительно превышают средние величины биомассы Байкала. Однако биомасса южной и средней частей Каспия в глубинной их зоне очевидно также низка. По сравнению с морями (Баренцово, Охотское, Японское) Байкал по биомассе зообентоса намного беднее (Зенкевич, 1947—1951). Однако бентос таких крупных озер Европы как Ладожское и Онежское, по-видимому, значительно беднее бентоса Байкала. Байкал во много раз богаче бентосом оз. Балхаш, биомасса которого, несмотря на его мелководность, определяется ничтожной величиной в 5—15 *кг/га* (Бурмакин, 1956). Но он беднее такого богатого озера как Ильмень, биомасса зообентоса которого исчисляется сотнями *кг/га*.

Из тех данных, которые были приведены в предыдущих главах, следует, что в прибрежной области открытого Байкала биомасса зообентоса богаче, чем в сорах и эвтрофных озерах Прибайкалья. Однако из этого нельзя сделать вывод о том, что и годовая продукция зообентоса в Байкале больше, чем в этих водоемах.

Соответственно меньшей сумме температур процесс прироста биомассы в Байкале замедлен, в чем можно убедиться, наблюдая за биологией одних и тех же групп животных в обычных озерах и в Байкале. Так, у некоторых водных насекомых (ручейники) цикл развития в Байкале бывает растянут до трех лет, тогда как в хорошо прогреваемых мелководных прибайкальских озерах он укладывается обычно в один год. Половая зрелость у большинства озерных форм моллюсков наступает на один-два года раньше, чем у байкальских моллюсков. Поэтому для зообентоса Байкала отношение П/Б (продукция : биомасса), вероятно, значительно меньше, чем в озерах и сорах. В качестве рабочей гипотезы мы принимаем за вероятное, что в среднем в наиболее продуктивной зоне Байкала биомасса зообентоса возобновляется один раз в три года, т. е. ежегодный прирост ее равен примерно $^1/_3$ среднегодовой биомассы.

Исследования фактической и потенциальной продукции массовых видов зообентоса Байкала начаты лишь в последние годы (Бекман и Базикалова, 1951; Бекман, 1954, 1959б). Судя по материалам, опубликованным М. Ю. Бекман (1954, 1959б) по темпу роста и циклу развития некоторых прибрежных массовых видов гаммарид, потенциальные продукционные способности последних довольно высокие. Так, отношение продукции к средней годовой биомассе (П/Б — коэффициент) у гаммаруса Micruropus possolskii близок к 3,4. Такой же коэффициент продуктивности был получен для обыкновенного озерного бокоплава Gammarus lacustris в озерах поймы Ангары. А. Я. Базикалова (1951б) установила, что самки Pallasea cancelloides достигают половой зрелости уже на первом году жизни, спариваются они в сентябре, развитие яиц продолжается в течение всей зимы и заканчивается во второй половине июня. В ноябре молодь достигает размеров в 15—16 *мм* (самцы) и 13—14 *мм* (самки), последние оказываются уже с яйцами в выводковой камере. После окончания периода размножения часть самок и самцов погибает. Число яиц у самки колеблется от 40 до 118 (в зависимости от размеров самки). Какие-либо материалы о продукционных способностях других представителей зообентоса отсутствуют.

По продукции фитобентоса опубликована лишь одна небольшая работа (Бочкарев, Вотинцев и Яснитский, 1950), посвященная энергии фотосинтеза водорослей открытой литорали Байкала.

Глава четвертая

РАСПРОСТРАНЕНИЕ СОВРЕМЕННОЙ БАЙКАЛЬСКОЙ ФАУНЫ ВНЕ БАЙКАЛА

В разделе, посвященном фауне, уже были приведены материалы о распространении некоторых байкальских видов вне Байкала. В настоящей главе мы попытаемся их обобщить и оценить их биогеографическое значение (рис. 74).

Как уже было отмечено, среди «коренных» байкальцев выработался ряд форм, способных жить не только в прибрежно-соровой области Байкала, но и за его пределами в материковых водах. Так, некоторые байкальские виды из гаммарид заходят в низовья притоков и приживаются в прибрежных проточных озерах (Gmelinoides fasciatus, Micruropus possolskii, M. wahli). Однако сколько-нибудь далеко вверх по рекам в глубь материка ни один из байкальских видов не распространяется. Отсутствуют они и в окружающих Байкал горных озерах (Жадин, 1937; Киселев, 1937; Кожов, 1950в).

В настоящее время всего обильнее выходцы из Байкала представлены вдоль мощной артерии, связывающей Байкал с Ледовитым океаном, по рекам Ангаре и Енисею. Установлено, что в верхнем участке Ангары до ее зарегулирования жило до 50 видов байкальских гаммарид, байкальский водяной ослик Asellus angarensis, около 10 видов моллюсков из родов Choanomphalus, Baicalia, Pseudancylastrum, значительное число видов турбеллярий и олигохет, полихета Manayunkia baicalensis, байкальская губка Lubomirskia baicalensis, мшанка Hislopia placoides, байкальские формы хирономид, байкальские бычки Paracottus kneri, Paracottus kessleri, Batrachocottus baicalensis. Все эти формы в Байкале живут преимущественно в литоральной зоне, а в Ангаре — в открытых участках с относительно быстрым течением. Затоны и курьи и, тем более, пойменные озера они избегают, а если заносятся туда во время половодья, то быстро погибают (Кожов, 1931, 1947; Голышкина, 1957).

Хорошая приживаемость некоторых байкальцев в Ангаре обусловлена тем, что температурный и химический режим воды в ней очень схож с режимом литорали открытых районов Байкала. Температура воды даже в августе-сентябре здесь до зарегулирования не превышала 9—11°, лишь в жаркие дни у берегов она достигала 12—13°, вода до предела была насыщена кислородом, дно состояло из валунов и гальки, почти сплошь было покрыто водными растениями, местами дно выстилали пески и лишь в затишных местах и в заливах грунт был илистый. В верхнем участке Ангары общесибирские озерные виды в открытых участках встречались редко, уступая место байкальцам. Таким образом, этот участок экологически был продолжением литоральной зоны Байкала.

В настоящее время, после постройки у г. Иркутска плотины Иркутской ГЭС, верхний участок Ангары стал, по существу, заливом Байкала. Фауна его верхней части, как и прежде, формируется в основном за счет Байкала, а заливы и бухты, средняя и нижняя части заселяются сибирской озерной и озерно-речной фауной и флорой. В нижней приплотинной части байкальцы исчезли.

Ниже г. Иркутска р. Ангара, принимая крупные притоки Иркут, Белую, Китой и другие, постепенно приобретает черты обычной сибирской реки. Но и здесь на протяжении 600—800 *км* от истока на быстрых участках, особенно в районе Братских порогов, живут байкальские виды: моллюск Baicalia angarensis, до 10 видов гаммарид, водяной ослик Asellus angarensis, полихета Manayunkia baicalensis, байкальская мшанка Hislopia placoides, байкальские литоральные виды олигохет, планарий и т. д. Некоторое число байкальцев смогло осесть в нижнем участке Ангары и далее распространиться по р. Енисею вплоть до Енисейской губы. П. Л. Пирожников (1937а, б; 1941) и В. Н. Грезе (1954, 1956) дают довольно обширный список байкальских форм, обнаруженных в Енисее. На участке от Красноярска до Енисейской губы на протяжении 2500 *км* встречаются гаммариды Eulimnogammarus viridis, Micruropus sp., Gmelinoides fasciatus; в нижнем течении Енисея и в дельте обнаружены, кроме указанных видов, Pallasea kessleri, Micruropus glaber, M. vortex, Hyalellopsis sp., Eulimnogammarus sp., E. lividus, Brandtia lata, моллюски Choanomphalus amauronius, Pseudancylastrum sibiricum, мшанка Hislopia placoides, до 10 байкальских видов олигохет, бычок — Paracottus kneri.

Байкальские формы гаммарид в низовьях Енисея смыкаются с морскими реликтовыми формами и составляют здесь заметную долю в биоценозах бентоса. Часто встречающиеся в массовых количествах морские и байкальские формы составляют характерный элемент в фауне нижнего Енисея и обусловливают ее чрезвычайное своеобразие (Пирожников, 1937а).

В 1937 г. Г. С. Сластниковым (1940, 1941) были обнаружены байкальские виды в бассейне р. Гыды, впадающей в Гыданский залив между Енисеем и Обью. Оказалось, что полихета Manayunkia baicalensis и гаммарус Micruropus wahli в массовом количестве живут в пресных озерах Хассейнто и Ямбуто, расположенных в бассейне р. Гыды, в 100—150 *км* от Гыданского залива, в который она впадает. Кроме того, манаюнкия была найдена в Гыданском заливе. Сластников, ссылаясь на геологические данные, считает, что байкальские формы, обнаруженные в упомянутых выше озерах, проникли сюда из Енисея в период существования древней его связи с Гыданским заливом и бассейном р. Гыды. В тех же озерах обнаружены и морские реликты: изопода Mesidothea entomon, амфипода Pontoporeja affinis, затем Mysis relicta, копеподы Senicella calanoides и Limnocalanus grimaldi macrurus. Поэтому Сластников считает Гыданские озера реликтовыми.

В оз. Налимьем, расположенном на водоразделе между р. Тазом и Енисеем, была обнаружена П. Л. Пирожниковым (1937а) амфипода Pallasea quadrispinosa, которую он, вслед за Л. С. Бергом, считает выходцем из Байкала. Здесь же была обнаружена реликтовая форма мизиды Mysis relicta.

По данным В. Н. Грезе, байкальские элементы живут также в озерах бассейна Нижней Тунгуски (правый приток Енисея), а именно в оз. Мундуйском, расположенном в 60 *км* от устья р. Курейки, и в оз. Налимьем, находящемся в 70 *км* выше устья р. Нижней Тунгуски. Здесь найдены полихета Manayunkia baicalensis, мшанка Hislopia placoides. В оз. Мундуйском были обнаружены также амфипода Pallasea quadrispinosa и копепода Cyclops kolensis, одна из форм которого живет в Байкале. Указанные озера расположены, как указывает Грезе, в районе древнего

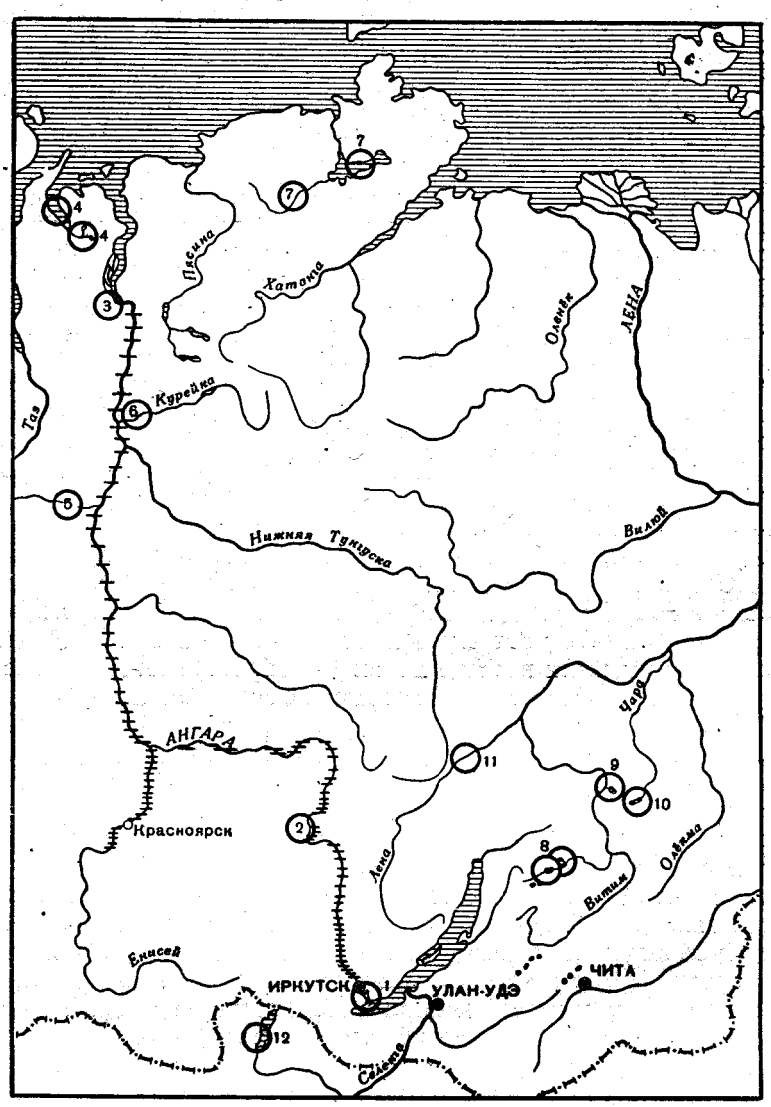


Рис. 74. Схема распространения байкальской фауны вне Байкала

1 — Ангара, верхний участок. До 50 байкальских видов гаммарид, ослики, губки, мшанка Hislopia, ресничные черви, полихета Manayunkia, олигохеты, моллюски, Cottoidei и др.; *2* — Ангара, средний и нижний участки. Около 10—20 байкальских видов гаммарид, ослики, несколько видов олигохет и турбеллярий, Manayunkia, мшанки Hislopia, виды моллюсков Baicalia, Choanomphalus, рыбы рода Paracottus; *3* — Енисей ниже впадения Ангары и в дельте. До 10 байкальских видов гаммарид, моллюски Choanomphalus, мшанки Hislopia, полихета Manayunkia, рыбы рода Paracottus; *4* — проточные реликтовые озера бассейна р. Гыды и Гыданский залив — Manayunkia baicalensis, два вида гаммарид; *5—6* — проточные озера в бассейнах притоков Енисея. — Полихета Manayunkia, мшанка Hislopia; *7* — озеро Таймыр и р. Таймыра. Два вида байкальского рода Eulimnogammarus, Manajunkia, Hislopia; *8*, *9*, *10* — крупные проточные озера бассейна Витима и Чары (притоки Лены). Здесь обнаружена полихета Manayunkia baicalensis, виды рода Paracottus, Asprocottus (оз. Баунт); *11* — среднее течение Лены. Здесь обнаружен байкальский вид рыбы Paracottus kessleri, на котором паразитирует байкальский вид рачка Salmincola cottidarum; *12* — озеро Хубсугул (Монголия. Моллюски байкальских родов Choanomphalus и Kobeltocochlea)

русла Енисея; они довольно крупные (оз. Мундуйское 10 450 га, оз. Налимье — 1190 *га*), проточные, относительно глубокие. В. Н. Грезе пишет, что байкальские виды в указанных озерах нужно считать реликтами фауны древнего Енисея.

Байкальские выходцы (Manayunkia baicalensis, Hislopia, Eulimnogammarus) обнаружены также в крупных и глубоких Норильских озерах в бассейне р. Пясины (Вершинин, 1960).

Замечательные находки были сделаны Грезе в крупном полярном реликтовом озере Таймыр, расположенном на Таймырском п-ве (Грезе, 1947, 1953, 1957). Здесь были обнаружены олигохета Manayunkia baicalensis, мшанка Hislopia placoides, гаммариды Eulimnogammarus sp. sp. (предположительно E. viridis, E. cyaneus). Наряду с байкальцами здесь живут реликтовые формы Pontoporeja affinis, Mysis relicta, Limnocalanus grimaldi macrurus, инфузории Tintinoidei.

Объясняя наличие байкальских видов в оз. Таймыр, Грезе допускает древнюю связь Енисея с бассейном р. Таймыры, протекающей через Таймырское озеро (Верхняя и Нижняя Таймыра). Интересно, что в р. Верхней Таймыре виды рода Eulimnogammarus и сейчас встречаются в 150—200 *км* выше устья. Связь между Енисеем и бассейном Таймырского озера Грезе относит к послеледниковому времени. В этот период оз. Таймыр соединялось на востоке с Хатангским заливом. Это объясняет наличие в озере морских реликтовых форм. Но известно, что еще ранее, в конце ледникового периода, вся Таймырская низменность была покрыта морскими водами и поэтому возможно, что байкальские и морские (реликтовые) виды были вообще широко распространены в опресненных заливах четвертичного моря, в которые изливал свои воды древний Енисей.

Итак, мощная речная артерия Ангара — Енисей служила и служит в настоящее время средством проникновения из Байкала многих байкальских видов на тысячи километров вниз по течению вплоть до полярных районов. При расселении по этому пути байкальцы оседают кое-где и в стоячих водоемах, но обязательно в проточных и олиготрофных. Замечательно, что они встречаются в крупных реликтовых озерах, а также в таких заливах как Енисейский, Гыданский, с их слабо солоноватой водой, где и образуют биоценозы совместно с солоноватоводными обитателями эстуарий, предустьев рек, впадающих в океан. Указанные здесь факты могут служить ярким примером распространения весьма специфических фаун посредством гидрографических связей на громадные, тысячекилометровые расстояния.

Следует отметить, что байкальские выходцы в Ангаре, Енисее и в полярных озерах бассейна Енисея, Гыды и Пясины мало отличаются от исходных байкальских форм. Большая часть их, по-видимому, тождественна последним. Пока лишь одна амфипода Gmelinoides fasciatoides описана как самостоятельный вид (Гурьянова, 1929). Однако и он, вероятно, представляет собой не более как разновидность байкальского Gmelinoides fasciatus (Базикалова, 1957).

Сравнительно слабая обособленность и, следовательно, молодость Ангаро-Енисейского комплеска байкальских выходцев дает основание предполагать, что связь Байкала с Ледовитым океаном через Ангару и Енисей — относительно молодая.

А. Я. Базикалова (1945, 1957) отмечает, что в верхнем участке Ангары фауна амфипод распадается на два довольно четко разграниченных комплекса: прибрежный и реофильный. Первый распространен от уреза воды до глубины в несколько сантиметров на участках с замедленным течением, второй на стрежне, т. е. на участках с большими скоростями течения и с глубинами от 0,8—1 *м* до максимальных. Большинство прибрежных видов мало изменено по сравнению с байкальскими, некоторые

образуют ангарские разновидности, мало, однако, уклоняющиеся от исходных байкальских форм. Совсем иначе выглядит комплекс реофильный. Формы, составляющие его, обладают наиболее ярко выраженными особенностями, отличающими ангарские формы от байкальских: коротким и толстым телом, чрезвычайно плотными покровами, укороченными шипами (у вооруженных) и относительно короткими конечностями.

Виды гаммарид, прижившихся в Енисее, как отмечает А. Я. Базикалова (1957), стоят ближе к байкальским, чем к реофильным ангарским, что зависит от того, что в Енисее не сказывается влияние течения, играющего решающую роль в выработке специфики форм в верхнем течении Ангары.

Несмотря на явную и близкую родственную связь ангаро-енисейских форм амфипод с байкальскими вплоть до тождественности, А. Я. Базикалова все же считает, что амфиподы, населяющие Ангару и Енисей и распространенные по этим рекам, свидетельствуют не в пользу предположения о том, что фауна этих рек в настоящее время формируется за счет вселенцев из Байкала. Обнаружение байкальских видов в водоемах, связанных с Енисеем, по мнению А. Я. Базикаловой, прямо указывает на их реликтовую (за счет Байкала) природу. В вопросе о времени и способе проникновения этих реликтов в дельту Енисея и водоемы, не имеющие с ним непосредственной связи, А. Я. Базикалова присоединяется к точке зрения П. Л. Пирожникова (1937б), заключающейся в следующем.

Как известно, четвертичный период в истории Северной Евразии был очень богат событиями. Север Сибири в это время неоднократно покрывался морскими водами, причем около середины четвертичного периода трансгрессия со стороны Ледовитого океана в некоторых местах простиралась к югу до 65—63° с. ш. Следы ее обнаруживаются по Енисею до устья р. Елогуй. Эта трансгрессия по времени, по-видимому, совпадала с максимальным среднечетвертичным оледенением Севера Сибири (Самаровским), когда южный край ледников в некоторых местах заходил на юг за полярный круг. По мнению П. Л. Пирожникова, ледяной барьер во время максимального оледенения был настолько мощным, что мог преградить путь в океан великим сибирским рекам. Сомкнувшись, восточносибирский и западносибирский ледники образовали сплошную ледяную преграду и отрезали часть бореального моря, вдававшуюся на юг в виде огромного залива. Так мог возникнуть внутренний четвертичный Центрально-сибирский бассейн. Обь и Енисей, изливая свои воды непосредственно в этот бассейн, во-первых, повышали его уровень и, во-вторых, опресняли его. Фауна этого водоема состояла из эвригалинных и холодноводных морских, а также из некоторых байкальских и пресноводных форм (Пирожников, 1937б). П. Л. Пирожников предполагает, что в период наиболее высокого уровня этого моря оно могло получить соединение с Арало-Каспийским бассейном и таким путем могли в Каспий проникнуть северные элементы, в том числе морские реликты ледникового периода, близкие к тем, которые и сейчас водятся в прибрежных водах Полярного моря и в реликтовых озерах его побережий.

Здесь необходимо кратко коснуться истории так называемых «морских реликтов ледникового периода». К этой группе относятся тюлень Phoca hispida (и близкие к нему формы, живущие в Ладожском озере и в Каспии), из рыб четырехрогий бычок Myoxocephalus (Cottus) quadricornis, амфиподы Gammaracanthus lacustris, Pontoporeja affinis, Pallasea quadrispinosa, Pallasea levis, изопода Mesidothea entomon, мизида Mysis relicta, копепода Limnocalanus grimaldi с близкими ей формами. Места их современного обитания обычно приурочены к водоемам, которые в прошлом находились или находятся сейчас в тесной связи с ледниковыми плотинными озерами Северной Евразии, с опресненными участками морских заливов, с реликтовыми водоемами с пресной или солоноватой

водой и т. д. Реликтовые виды широко распространены в озерах, расположенных вдоль побережья морей Ледовитого океана, а также в бассейне Балтийского моря и даже в ряде озер Ирландии и Шотландии. В Каспии из реликтовых форм живут тюлень и ракообразные из родов Mysis, Pontoporeja, Gammaracanthus, Limnocalanus, а также Mesidothea entomon.

В Сибири реликтовые виды обнаружены в уже отмеченных выше озерах бассейна Енисея, Гыды и Пясины, в Енисейском и Гыданском заливах, Mesidothea entomon обнаружена в бассейне Лены к югу от впадения в нее Алдана и в верховьях Индигирки, Pallasea quadrispinosa найдена в устье Лены.

Из указанных реликтов для нас особый интерес представляет амфипода Pallasea quadrispinosa. Еще Б. Дыбовский отметил близкое родство P. quadrispinosa с байкальским видом Pallasea kessleri. А. Я. Базикалова (1945) пишет: «У этих двух форм мы имеем совершенно аналогичное строение и расположение кожных выростов, у P. quadrispinosa лишь несколько слабее выраженных, и общий характер строения конечностей, отличающихся в незначительных деталях». Второй полярный вид рода — P. levis известен лишь на Новой Земле и представляет собой не более как разновидность P. quadrispinosa (Segerstrale, 1957).

Можно считать, что род Pallasea сформировался в Байкале задолго до четвертичного периода. Здесь он представлен более чем десятью видами. Этот род, как указывает А. Я. Базикалова, стал исходным для других байкальских родов: Parapallasea, Metapallasea, Poekilogammarus, Macrohectopus. Таким образом, предком P. quadrispinosa мог быть действительно лишь выходец из Байкала, близкий к Pallasea kessleri, которая и сейчас живет в Ангаре и в Енисее.

С. Зегерштрале (Segerstrale, 1956, 1957, 1958), посвятивший много труда для раскрытия путей миграций реликтов ледникового периода в Европе, опираясь на гипотезу П. Л. Пирожникова, развивает положение о том, что родиной почти всей группы европейских ледниковых реликтов явилось «Центрально-Сибирское ледниковое плотинное. озеро-море», располагавшееся в районе среднего течения Оби и Енисея. Сюда из Ледовитого океана проникли морские виды — предки видов современной реликтовой группы. Здесь они, соответственно новым условиям, изменились, приспособились к жизни в пресных водах и отсюда распространились как на восток (Лена, Индигирка), так и далеко на запад Европы. Здесь же сформировалась и Pallasea quadrispinosa, но уже не из морских видов, а из байкальского вида Pallasea kessleri, проникшего в ледниковый период в указанный выше Центрально-Сибирский бассейн.

Однако следует отметить, что современные исследования Западно-Сибирской низменности не обнаруживают следов такого обширного плотинного бассейна, каким его рисует П. Л. Пирожников и С. Зегерштрале. Нет подтверждающих указаний и о бывшем существовании стока из него в сторону Каспия. Но нельзя сомневаться в том, что в ледниковый период на севере Сибири могли существовать плотинные ледниковые озера, в том числе и очень крупные. Нельзя не учитывать также возможного влияния обширных морских трансгрессий, простиравшихся на юг Сибири более чем на 1000 *км* от современных берегов Ледовитого океана. Эти трансгрессии безусловно оставляли после себя реликтовые бассейны, которые могли служить своего рода «фабрикой», где морские виды перерабатывались в солоновато-водные и пресноводные. Наличие многочисленных ледниковых озер, перестройка гидрографических связей, переход речных артерий от одних бассейнов к другим, крупные изменения в положении устьев сибирских рек, все это должно было служить средством расселения реликтовых видов вдоль полярного побережья далеко за пределы их родины на восток и на запад.

Процесс внедрения выходцев из северных морей в крупные пресные водоемы ледникового периода одновременно сопровождался процессом освоения последних также и выходцами из Байкала. Так слагались своеобразные биоценозы в местах стыка байкальских и реликтовых форм, сохранившихся кое-где и сейчас в опресненных заливах полярного моря и в реликтовых озерах.

Возможно предполагать, что не только виды рода Pallasea, но и некоторые другие выходцы из Байкала смогли в четвертичном периоде распространиться далеко на запад и восток вдоль полярного побережья. Таковы, например, полихета Manayunkia baicalensis, которую, может быть, следует считать родоначальницей форм Manayunkia, живущих кое-где вдоль берегов Ледовитого океана. В свою очередь некоторые северные элементы смогли в период максимальной трансгрессии моря и наступления ледников активно проникнуть в Байкал и другие озера Байкальской горной области. Таковы омуль, тюлень, возможно, сиги, а также голец-даватчан (Salvelinus alpinus erithrinus), населяющий и сейчас холодные горные озера в районах, где ледниковые явления были выражены наиболее ярко.

Если современная мощная водная артерия Ангара — Енисей служит сейчас и служила в четвертичном периоде путем распространения некоторых элементов байкальской фауны на север вплоть до полярного побережья, то очевидно в более далеком прошлом таким путем связи Байкала с океаном служил бассейн другой великой сибирской реки — Лены. Это предположение подтверждается интересными находками, сделанными за последние 10—20 лет в бассейне рек Витима и Олекмы — крупных правых притоков Лены.

Остатки фауны байкальского типа были обнаружены в крупных проточных озерах бассейна Витима: Баунт, Бусани, Орон, расположенные в Ципинской тектонической впадине, Орон-Витимский (по долине Витима), в озерах Даватчанда, Леприндо, Леприндакан, расположенных в бассейне р. Чары (приток р. Олекмы), в районе Муйско-Чарской тектонической впадины (Кожов, 1942б, 1949, 1956в; Кожов и Томилов, 1949; Талиев, 1946; Томилов, 1954). Во всех этих озерах обнаружена байкальская полихета Manayunkia baicalensis var., а в озерах бассейна Витима, кроме того, бычки-подкаменщики байкальских родов Paracottus (P. kessleri, P. kneri) и Asprocottus (A. kožovi). В озерах Баунт, Бусани, Орон-Ципинский был обнаружен также один из видов мелкого сига, описанный Ф. Б. Мухомедиаровым (1948) как ряпушка (Coregonus sardinella baunti) и оказавшийся после переисследования особой формой сига из группы lavaretus. В. Н. Анпилова (1956а, б) допускает, что этот баунтовский сиг мог отщепиться от байкальского (маломорского) сига Coregonus lavaretus baicalensis.

Возможно также, что водяной ослик, обнаруженный в озерах бассейна Витима, Asellus epimeralis жил первоначально также в Байкале и лишь затем проник в эти озера. Кроме Байкала, низовьев Лены и указанных выше озер представители рода Asellus в Восточной Сибири нигде больше не обнаружены.

Байкальский бычок-подкаменщик Paracottus kessleri широко распространен в бассейне р. Лены. В последнее время на этом бычке из среднего течения Лены обнаружена паразитическая копепода Salmincola cottidarum, обычный паразит байкальских эндемичных бычков (Коряков, 1959б). Имеются указания, что в бассейне среднего течения Лены есть и другие выходцы из Байкала (Карантонис, Кириллов, Мухомедиаров, 1956).

Нельзя согласиться с мнением Л. С. Берга (1949а) о том, что байкальские элементы в бассейне р. Витима и Олекмы являются реликтами широко распространенной в плиоценовый период Европейско-Сибирской

«теплолюбивой» фауны. Безусловно они проникли сюда из Байкала и здесь сохранились. (Кожов 1942б, 1949).

Наличие байкальских элементов в некоторых озерах бассейна Витима и Олекмы можно объяснить лишь тем, что в истории Байкала был период, когда он был гидрографически связан с бассейном Лены. Мы (Кожов, 1949, 1950в) высказали предположение, что воды из Байкала в этот период текли в Лену через реки, связывающие Байкал с другими крупными озерами, занимавшими тектонические впадины байкальской системы: Баргузинскую, по которой сейчас течет в Байкал р. Баргузин, затем Ципинскую, Муйско-Чарскую и т. д. и это было условием того, что в озерах указанных тектонических впадин жила и частично продолжает жить фауна байкальского типа. В результате поднятия северо-восточного Прибайкалья образовался водораздел, отделивший Байкал от других впадин его системы, и воды Байкала прорвались через впадину на месте современной долины р. Ангары и потекли в Енисей.

О молодости современного стока из Байкала через р. Ангару и возможной связи Байкала в древности с бассейном Лены имеются указания многих геологов.

В. В. Ламакин (1952, 1957) считает, что байкальские виды могли проникнуть в район Ципинской и Муйско-Чарской котловин в межледниковый период, когда в результате таяния ледников после максимального оледенения уровень Байкала был очень высок.

Н. Д. Думитрашко (1952а) считает возможной такую связь Байкала с Леной через долину р. Тыя — приток Байкала в его северо-западной части.

По мнению С. С. Воскресенского (1959), сток Байкала в бассейн Лены осуществлялся в четвертичном периоде через долину р. Бугульдейки. Существуют предположения и о других путях древней связи Байкала с Леной. Однако находка живых остатков байкальской фауны в бассейне Ципы, Муи и Чары указывает на то, что эта связь скорее всего осуществлялась через систему проток, соединяющих Байкал с указанными выше тектоническими впадинами Байкальской системы. Занос птицами икры такого байкальского вида бычка как Asprocottus kožovi, нерестующего в Байкале на значительной глубине, через Байкало-Ципинский водораздел мало вероятен. Занос манаюнкия из Байкала птицами также мало вероятен, так как эндемичные байкальские виды крайне требовательны к условиям жизни и тем более не в состоянии перенести «путешествия» по воздуху.

Следует отметить далее, что некоторые представители фауны байкальского типа обнаружены также в крупном монгольском озере Хубсугул, а именно моллюски Choanomphalus mongolicus, Kobeltocochlea michnoi (Lindholm, 1929; Кожов, 1946; Анударин, 1953). В настоящее время это озеро связано с Байкалом через один из притоков Селенги — Эгин-Гол. Указанные виды хорошо отличимы от байкальских видов тех же родов. Проникновение их из Байкала вверх по Селенге и сложной системе ее притоков в Хубсугул мало вероятно. Видимо это остатки своеобразной древней фауны, проникавшей в Байкал в третичном периоде со стороны Центральной Азии и пышно развившейся позднее уже в Байкале.

Как выяснено указанными выше исследованиями П. Л. Пирожникова, В. Н. Грезе и других, байкальские выходцы в низовьях бассейна Енисея составляют значительную долю биомассы зообентоса, весьма высокоценного в кормовом отношении. Поэтому возникает вопрос о возможности и целесообразности активного заселения байкальскими видами водоемов Севера Сибири (Грезе, 1951б; Пирожников, 1955). Вопрос об искусственном расселении байкальских элементов вне Байкала встал особенно остро в связи с гидростроительством на р. Ангаре и возникно-

вением здесь крупных водохранилищ, где некоторые байкальские виды могут оказаться основной частью биоценозов бентоса и планктона. Из пелагических рыб в этом отношении приобретают значительный интерес байкальские сиги и особенно омуль.

Попытки расселения омуля в соседние с Байкалом озера проводятся уже давно. Ряд лет омуль в стадии икры и личинок перевозится миллионами штук в одно из крупных озер Забайкалья, в оз. Гусиное. В этом озере омуль хорошо растет и обнаруживает склонность к отысканию нерестилищ во впадающей в озеро речке Цаган-Гол, а возможно и в р. Темник (приток Селенги). В последние годы сделаны попытки заселить омулем крупные Норильские озера, расположенные на севере Красноярского края. На практическую почву поставлен вопрос о заселении байкальским омулем крупных озер Карелии (Ладожское, Онежское и др.).

Из донных рыб Байкала интересным в отношении интродукции в другие озера, кроме сигов и хариуса, может явиться осетр.

Предполагается, что Братское водохранилище на Ангаре должно быть заселено байкальским омулем, а также хариусом и байкальскими формами сигов. Вероятно, в крупных водохранилищах среднего и нижнего течения Ангары сможет прижиться байкальский пелагический рачок Epischura baicalensis и многие виды донных гаммарид Gmelinoides fasciatus, некоторые виды родов Micruropus, Crypturopus, Eulimnogammarus.

Одной из особенностей эволюции органической жизни Байкала является то обстоятельство, что ихтиофауна этого озера крайне бедна ценными промысловыми видами. Было бы целесообразным акклиматизировать в Байкале новые ценные виды промысловых планктофагов, которые, без ущерба для омуля, могли бы использовать кормовые ресурсы озера. Что касается бентосной фауны, то полезна утилизация многочисленных бычков-подкаменщиков хотя бы путем косвенного их использования через ценных промысловых хищников и всемерного увеличения запасов хариуса, сига, осетра. Нужно полагать, что в условиях Байкала такие рыбы как окунь, щука, налим, таймень, ленок, питающиеся здесь преимущественно донными бычками, должны расцениваться как полезные рыбы и охраняться. В этой же связи приобретает большое значение увеличение запасов байкальской нерпы, питающейся почти исключительно бычковыми рыбами, причем как пелагическими (голомянки, бычки-желтокрылки) так и донными — бентосоядными.

ЖИЗНЬ ТОЛЩИ ВОД БАЙКАЛА

Глава первая

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА, ЕГО СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И МИГРАЦИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ

Основы познания планктона оз. Байкал были заложены В. Н. Яснитским (1923, 1924, 1927, 1930 и др.), К. И. Мейером (1927а, б, 1930 и др.), а также С. М. Вислоухом (Wislouch, 1924), А. Г. Генкелем (1925), В. А. Яшновым (1922), Б. В. Скворцовым (Skvortzov, 1937; Skvortzov a. Meyer, 1928), А. П. Скабичевским (1929, 1935, 1954), А. А. Захваткиным (1932 и др.). Особо важное значение для познания годовых и сезонных изменений планктона Байкала имели стационарные исследования В. Н. Яснитского (1930) в районе Больших Котов в 1926—1928 гг.

В дальнейшем обширные исследования планктона Байкала были проведены автором и его сотрудниками и учениками, Н. Л. Антиповой, И. К. Вилисовой, О. М. Кожовой и другими, а также Г. Ф. Мазеповой. Основные работы этих авторов указаны ниже в описании планктона.

К настоящему времени из Байкала известны около 100 видов планктонных водорослей (Кожова, 1956б, 1959а, б), несколько десятков видов инфузорий, до 40 видов коловраток, около 20 видов ракообразных.

Все планктонные организмы могут быть разбиты на две главные генетические группы: байкальскую и европейско-сибирскую. Последняя наиболее богата видами, но заселяет в Байкале преимущественно мелководные закрытые заливы, бухты, губы и другие участки прибрежно-соровой зоны. Однако значительная часть европейско-сибирских видов эпизодически встречается и в открытых водах Байкала, а некоторые из них, являясь здесь постоянными обитателями, образуют особые байкальские формы. Таковы, например, коловратки Notholca longispina, N. striata f. acuminata, Keratella quadrata, K. cochlearis, Filinia longiseta, Cyclops kolensis и др.

Наиболее массовыми в планктоне открытых вод Байкала, особенно в глубоководных районах, являются виды байкальской группы, характеризующиеся глубоко выраженным эндемизмом, таковы, например, из водорослей диатомеи Cyclotella baicalensis (рис. 62, *7*), C. minuta, Melosira baicalensis (рис. 62, *8*), перидинеи Peridinium baicalense (рис. 63), Gymnodinium baicalense (рис. 62, *1*, *2*), G. coeruleum (рис. 62, *5*, *6*), инфузории Marituja pelagica, Liliomorpha viridis (рис. 12, *1*, *2*), байкальские формы Tintinidium (рис. 14, *1*, *2*), из коловраток Synchaeta pachypoda (рис. 27), из ракообразных бокоплав Macrohectopus branizkii (рис. 48, *3*),

веслоногий рачок Epischura baicalensis (рис. 36). Из сибирско-европейских видов в открытых водах Байкала наиболее обычны Melosira islandica subsp. helvetica (рис. 62, 9), Synedra ulna, S. acus, Dinobryon cylindricum, циклоп Cyclops kolensis var. baicalensis (рис. 38, *1*—*7*). Из пелагических планктоядных рыб важнейшую роль в открытых водах Байкала играют байкальский омуль (рис. 60), два вида бычков рода Cottocomephorus (C. grewingki, рис. 58, *2*, C. inermis) и два вида голомянок (Comephorus baicalensis, C. dybowskii, рис. 58, *1*).

По горизонтальному распределению планктона в Байкале необходимо различать: 1) участки прибрежно-соровой зоны, уже охарактеризованные в главе о распределении бентоса, 2) мелководные районы, расположенные перед впадением крупных рек, 3) обширные заливы, проливы, губы и другие относительно мелководные участки вдоль открытого побережья, 4) глубоководные районы. Первые три из названных районов в своей совокупности составляют в широком смысле прибрежную область, в известной мере аналогичную неритической зоне моря. Она может быть противопоставлена глубоководной области, удаленной от берегов на значительное расстояние (Кожов, 1957; Кожова, 1957).

По вертикальному распределению жизни в толще вод мы различаем следующие слои или зоны (Кожов, 1954б; Kozhow, 1958).

1) Верхняя, или трофогенная, т. е. зона интенсивного фотосинтеза, в которой создается основная доля первичной продукции и концентрируется в течение большей части года основная масса планктона. Нижняя граница этой зоны в течение весны и лета меняется, но, по-видимому, не опускается ниже 25—50 *м*, хотя вегетирование водорослей в период гомотермии имеет место и в более глубоких слоях, вероятно не менее чем до 100 *м*.

2) Средняя, или зона рассеяния, где в течение всего года, как правило, не наблюдается сколько-нибудь густых скоплений планктона, за исключением придонных слоев в мелководных районах. Нижняя граница этой зоны условно может быть намечена у нижней границы альтернирующего слоя, т. е. на глубине около 250 *м*.

3) Нижняя, или зона погружения, охватывающая всю толщу вод глубже 250—300 *м*.

4) Придонный слой, где наблюдаются скопления планктона, особенно Macrohectopus, зимой и ранней весной.

В табл. 36 дана схема сезонных изменений в развитии планктона открытых вод Байкала. На рис. 75—80 показаны сезонные и годовые изменения численности и биомассы важнейших видов и групп планктона (Кожов 1955а, б).

Биологическая весна в открытых районах Байкала начинается очень рано. Нередко уже в январе под только что установившимся ледовым покровом, в первое время лишенным снега, можно обнаружить единичные вегетирующие клетки и колонии весенних водорослей Melosira baicalensis, M. islandica subsp. helvetica, Cyclotella baicalensis, Synedra ulna и др. В марте численность водорослей заметно увеличивается, появляются и начинают усиленно размножаться перидинеи, особенно виды рода Gymnodinium. В апреле наблюдается наибольший расцвет растительной жизни под льдом, прозрачность воды в зоне фотосинтеза падает до 8—5 *м*, причем зона массового обитания водорослей захватывает глубины до 30—40 *м* (Антипова и Кожов, 1953; Кожова, 1959а).

Параллельно росту биомассы фитопланктона, в верхней зоне наблюдается увеличение численности главного его потребителя Epischura baicalensis, а также коловраток и инфузорий.

Среди коловраток особенно выделяются Notholca longispina, N. striata f. acuminata, крупная хищная коловратка Synchaeta pachypoda, а также Filinia longiseta, виды рода Keratella (рис. 76, 77).

Таблица 36

Биологические сезоны в открытых водах оз. Байкал

Показатель	Весна		Лето		Осень	Зима
	Ранневесенний (подледный) период	Поздневесенний (переходный) период	Раннее, июль — 1-я декада августа	Позднее, август, сентябрь	Октябрь-ноябрь	Декабрь-январь
	Февраль, март, апрель	Май, июнь				
Температура воды (в °С)						
средняя за сезон 0 м	0,7	2,5	10,0	12,5	6,3	2,0
20 м	0,8	2,8	7,0	9,0	5,8	2,2
максимальная 0 м	1,5	4,0	15,0	15,0	9,0	3,6
20 м	1,0	3,6	10,0	10,0	8,0	3,6
Циркуляция воды	Ослабление циркуляции	Интенсивная вертикальная циркуляция, конвективная и ветровая	Ветровая циркуляция. Горизонтальные течения	Ветровая циркуляция. Сильные горизонтальные течения	Интенсивная вертикальная термическая циркуляция. Горизонтальные течения	В конце периода ослабление циркуляции
Соединения биогенных элементов	Уменьшение; к концу периода годовой минимум	Увеличение; к концу периода весенне-летний максимум	Уменьшение	Уменьшение; летний минимум	Увеличение	Увеличение; зимний максимум
Фитопланктон	Массовая вегетация диатомей и перидиней; годовой максимум биомассы в глубоководных районах	Начало отмирания весенних форм и их погружение. Биомасса высокая; к концу периода уменьшение	Массовое отмирание весенних форм. Появление летних форм	Массовое развитие летних форм на мелководьях	В некоторые годы осенняя вспышка размножения диатомей, но общая биомасса резко уменьшается	Бедный; годовой минимум биомассы

Таблица 36 (окончание)

Показатель	Весна		Лето		Осень	Зима
	Ранневесенний (подледный) период	Поздневесенний (переходный период)	Раннее, июль—1-я декада августа	Позднее, август-сентябрь	Октябрь-ноябрь	Декабрь-январь
	Февраль, март, апрель	Май, июнь				
Зоопланктон	Массовое появление молоди эпишуры зимне-весенней генерации. Размножение макрогектопуса	Период роста зимне-весенней генерации эпишуры. К концу периода — начало новой вспышки размножения. Биомасса увеличивается	Массовое появление молоди летней генерации эпишуры. Появление летних форм: циклопов, кладоцер, сувоек и т. п. Годовой максимум биомассы	Период роста летней генерации эпишуры. В начале периода годовой максимум биомассы. К концу периода — понижение биомассы	Понижение биомассы. Погружение в глубь половозрелых эпишур	Бедный; годовой минимум биомассы
Вертикальное распределение зоопланктона	Наибольшая концентрация в верхних слоях (0—50 *м*)	Рассеивание в толще вод до глубины 200—300 *м*, с преобладанием в верхних слоях	Наибольшая концентрация в верхних слоях (0—50 *м*, особенно 0—25 *м*)	Наибольшая концентрация в верхних слоях (0—50 *м*, особенно 0—25 *м*)	Рассеивание в толще вод, опускание в глубокие слои	Большая часть в глубоких слоях. К концу периода — подъем
Интенсивность суточных вертикальных миграций зоопланктона	Слабая	Очень слабая	Большая	Большая	Слабая	Очень слабая
Планктоноядные рыбы	В конце периода начало ската из рек личинок омуля. Передвижение косяков омуля и бычков-желтокрылок с мест зимовок к берегам	Привал на мелководья косяков омуля в промысловых районах. Подход бычков желтокрылок к берегам для икрометания. Скат мальков омуля из рек в Байкал	Переход омуля в открытые районы озера и широкие нагульные миграции в верхних слоях. Массовое появление на мелководьях личинок и мальков бычков-желтокрылок	Широкие нагульные (и нерестовые) миграции омуля в верхних слоях воды. Вдоль берегов — массовые скопления молоди бычков	Начало отхода на зимовку в глубокие слои	Зимовка омуля и бычков-желтокрылок на глубине 200—300 *м* и глубже, преимущественно в придонных слоях вблизи мелководий

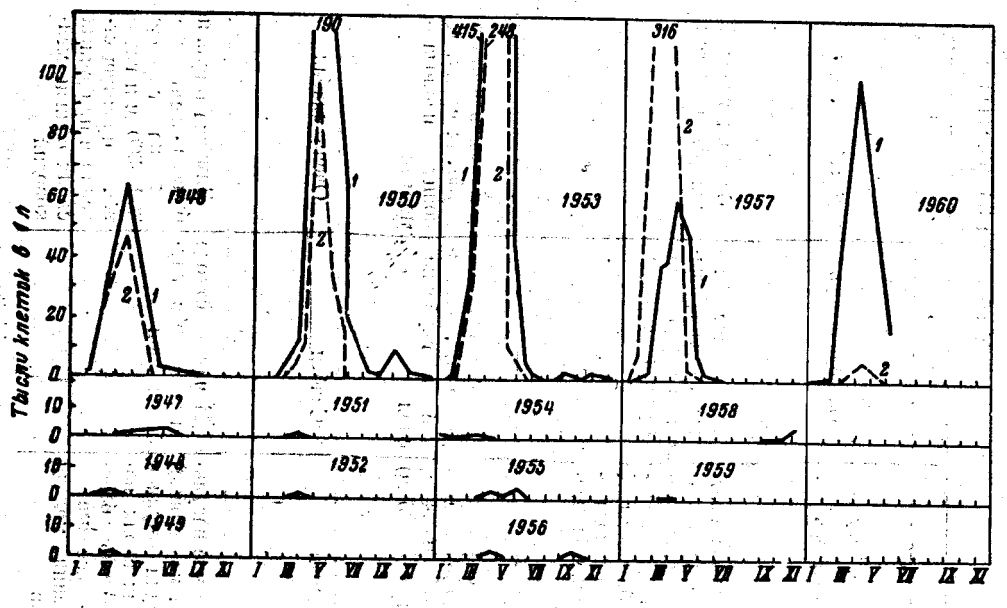


Рис. 75. Сезонные и годовые колебания численности клеток Melosira baicalensis (*1*) и M. islandica subsp. helvetica (*2*) в слое 0—50 *м* в районе Б. Котов в 1946—1961] гг. (по Антиповой, в печати)

Зимой и ранней весной рождение молоди эпишуры происходит преимущественно в глубоких слоях воды. В январе и позднее молодь рачков поднимается в верхние слои, где она накапливается и составляет до 50—80% общей численности. Однако половозрелые рачки в течение подледного периода продолжают в основной своей массе держаться, в более глубоких слоях. Бокоплав Macrohectopus (юр) также предпочитает осенью и зимой глубокие и даже придонные слои.

Общая сырая биомасса зоопланктона в январе-феврале невелика. Она колеблется в разные годы в пределах 5 *г*, редко 10 *г* под 1 $м^2$ в слое 0—250 *м* и 3,5—5,0 *г* под 1 $м^2$ (0,07—0,1 $г/м^3$) в слое 0—50 *м* (рис. 78, 79).

В апреле, т. е. в конце подледного периода, плотность и биомасса зоопланктона увеличиваются главным образом за счет подрастающей молоди эпишуры зимней генерации.

После освобождения Байкала от льда в мае-июне происходит массовое отмирание весенних водорослей, увеличивается численность микробного населения, особенно в слое 20—50 *м*, возрастает окисляемость воды, вновь накапливаются в верхних слоях биогенные соединения, освобождающиеся в результате регенерации отмирающего планктона, а также в результате подъема их из глубин. На смену весенним формам планктона начинают появляться летние формы.

В переходный период (май-июнь) половозрелые особи эпишуры рождают в глубоких слоях новое (летнее) поколение науплиусов, численность которых в июле достигает годового максимума. Концентрируются они в верхних слоях воды.

После установления прямой стратификации температур восстанавливается резкая слоистость в распределении планктона. Основная масса летних водорослей, сменяющих холодолюбивый весенний комплекс, а также зоопланктон (за исключением Macrohectopus), концентрируются в верхнем слое. Биомасса зоопланктона достигает в августе-сентябре годового максимума; в слое 0—50 *м* она выражается нередко в 40—50 *г* под 1 $м^2$ (0,8—1,0 *г* в $м^3$), а в некоторых участках в особо урожайные годы в 70—100 *г* и более под 1 $м^2$ (1,4—2 *г* в $м^3$). Основную долю всей

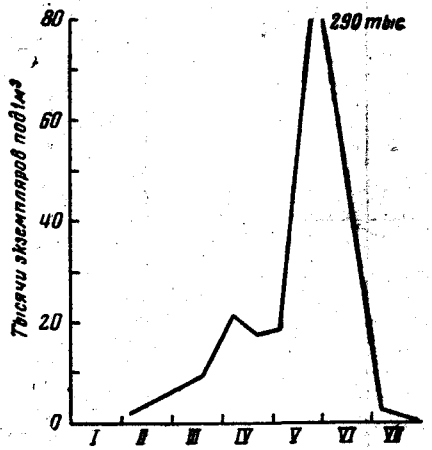


Рис. 76. Сезонные изменения численности коловратки Synchaeta pachypoda в районе Б. Котов в 1950 г. в тысячах экземпляров под 1 м² в слое 0—250 м (по Гайгаласу, 1958)

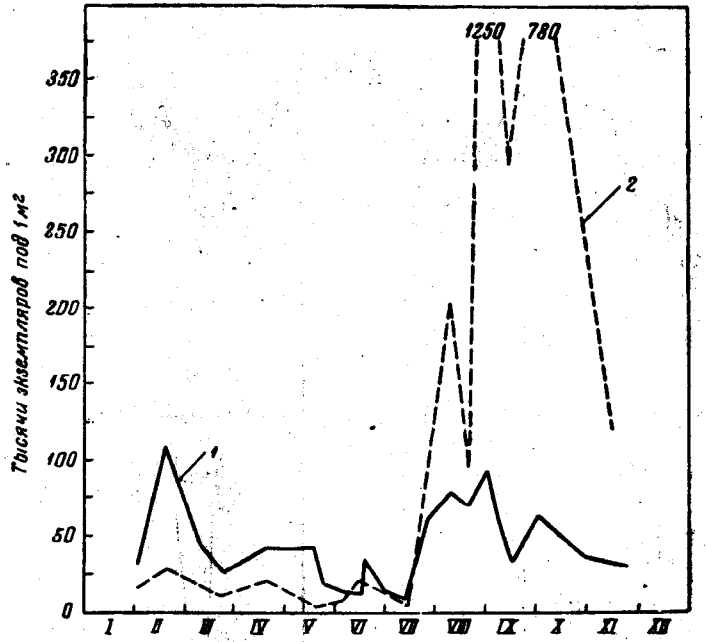


Рис. 77. Сезонные изменения численности коловраток Notholca longispina (*1*) и Keratella quadrata f. baicalensis (*2*) в районе Б. Котов в 1952 г. в тысячах экземпляров под 1 м² в слое 0—250 м (по Гайгаласу, 1958)

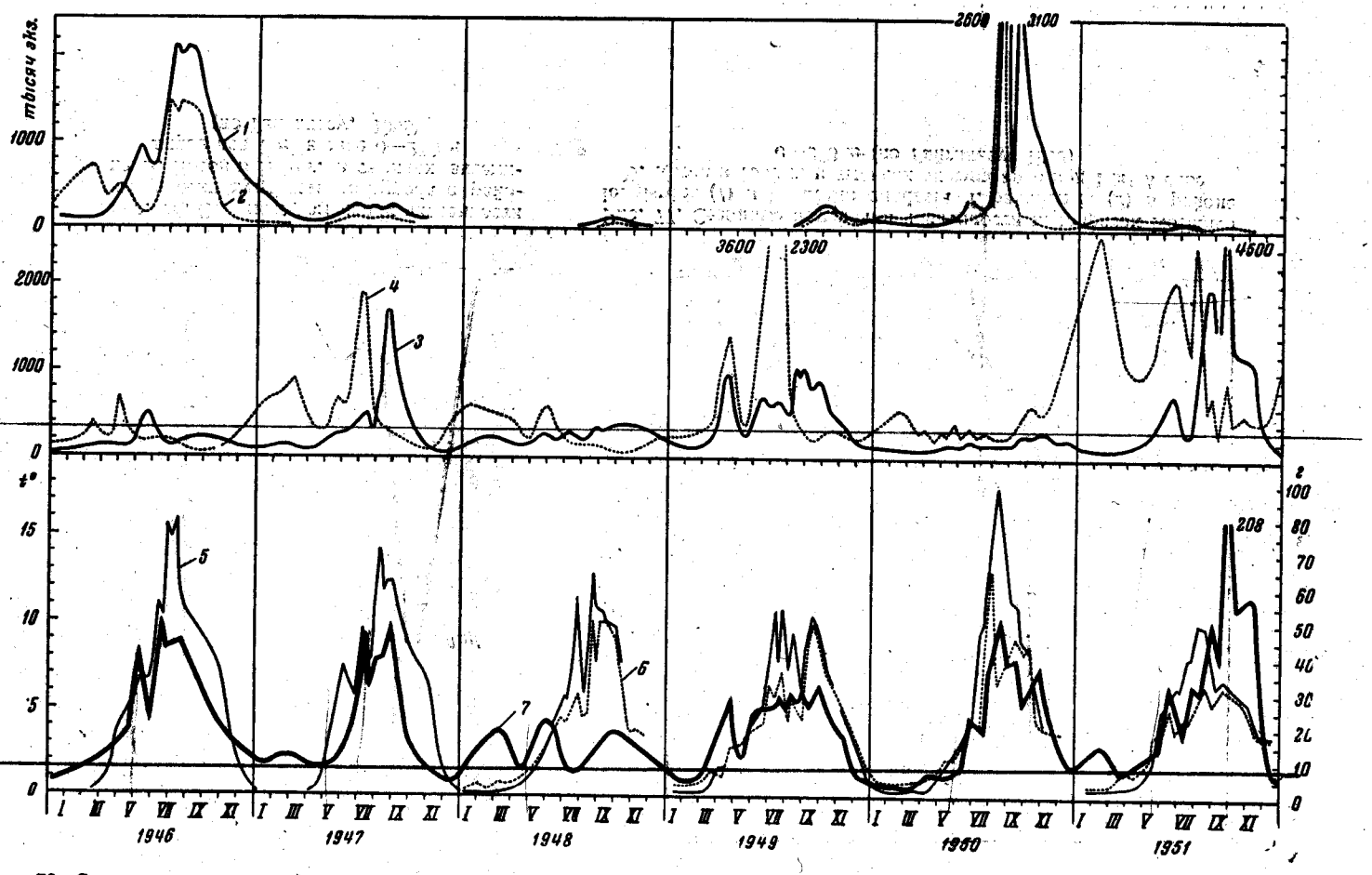


Рис. 78. Сезонные и годовые изменения численности и биомассы планктонных ракообразных и температуры воды в южной части Байкала в 1,5 *км* от берега над глубиной 700—800 *м* в районе Б. Котов в 1946—1951 гг. Численность особей в тыс. экз., биомасса в *г* сырого веса под 1 $м^2$ в слое 0—250 *м*

1—Cyclops kolensis baicalensis в копеподитной стадии; *2*—тот же вид в науплиальной стадии; *3*—Epischura baicalensis в копеподитной стадии; *4*—тот же вид в науплиальной стадии; *5* — температура верхнего слоя воды; *6* — температура на глубине 25 *м*; *7* — общая биомасса ракового планктона

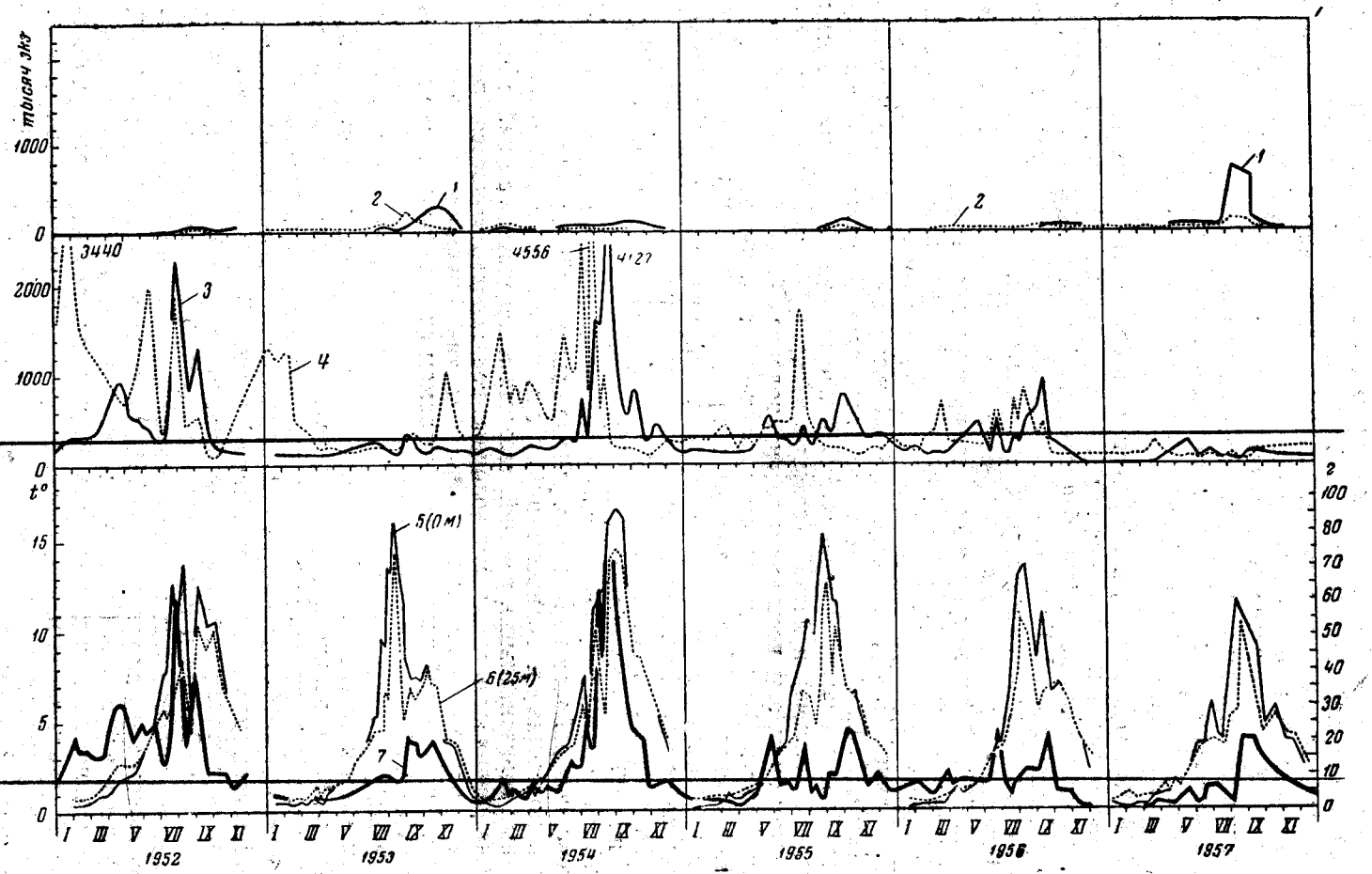


Рис. 79. Сезонные и годовые изменения численности и сырой биомассы планктонных ракообразных и температуры воды в 1952—1957 гг. Обозначения те же, что и на рис. 78

биомассы (80—90%) в открытых водах, как правило, составляет эпишура.

Биомасса летнего фитопланктона в ультраглубоководных районах, как правило, очень мала. Однако в прибрежных районах и в полосе течений, направленных от них в глубоководные районы, особенно после продолжительного штиля, нередко наблюдается массовое развитие летних водорослей, и биомасса их может значительно превышать весеннюю биомассу фитопланктона (см. ниже).

Циклопы в районах с благоприятными для них условиями (заливы, обширные губы, предустья рек) имеют максимум развития также в августе-сентябре. Держатся циклопы, в общем, в более высоких горизонтах, чем эпишура.

Летом, в конце июля, в августе и сентябре в открытых водах увеличивается численность коловраток и инфузорий. Среди коловраток особенно выделяются по обилию байкальские формы видов Keratella quadrata, K. cochlearis, Filinia longiseta, Notholca longispina. Среди инфузорий иногда обильно бывают представлены сувойки.

Бокоплав Macrohectopus (юр) в основной своей массе летом держится в слоях 150—250 *м*, мигрируя в темное время суток к поверхности.

Сезонные изменения бактериального планктона изучались в Байкале Б. Бланковым (Яснитский, 1927), С. И. Кузнецовым (1951, 1957), А. Г. Родиной (1954), О. М. Кожовой (Кожова, 1953; Кожова и Казанцева, 1960), А. П. Романовой (1958). Исследования показали, что в развитии бактериального населения в Байкале намечается два максимума: весенний (апрель) и летний (август-сентябрь), что соответствует максимумам биомассы весенних и летних водорослей. В апреле 1954 г. в южной части Байкала количество бактерий в наиболее насыщенном жизнью слое 0—25 *м* колебалось в пределах 139—335 тыс. в 1 *мл*. В августе этого же года количество бактерий в верхних горизонтах увеличилось до 800—1000 тыс. в 1 *мл*. Наименьшее количество бактерий наблюдалось в июне, основная масса обнаруживается в слое 0—25 *м*. Глубже 100 *м* бактерий мало (рис. 80).

Несмотря на кажущееся однообразие условий жизни, пелагиаль глубоководных районов не является вполне однородной как по режиму вод, так и по составу и количественному обилию планктона. В результате сильных горизонтальных течений, сгонных и нагонных явлений с выходом на поверхность глубинных холодных вод, нередко создается сложная картина распределения как температуры, так и планктона. «Острова» относительно теплой воды, отбитые штормом от берегов, нередко можно обнаружить в типично глубоководных районах. В качестве примера таких изменений приведем результаты наблюдений за температурой и планктоном в сентябре 1951 г. в Малом море и в прилегающих к нему районах Байкала. В первых числах сентября, в условиях штилевой погоды, температура поверхностного слоя воды колебалась здесь около 12—13°, на глубине 10 *м* — 11—12°, на 25 *м* — 8—10°. После жестокого северо-западного шторма, длившегося непрерывно 4 суток, с 5 по 9 сентября, верхние слои воды в Малом море были оттеснены от подветренного материкового берега. к о. Ольхон и перемешаны с глубокими слоями, в результате чего установилась почти полная гомотермия, по крайней мере в верхнем 50-метровом слое, на уровне 7,0—7,5°, а вдоль восточных берегов — 8—9°. В «большом» море температура воды вдоль западных берегов также всюду резко понизилась и выравнялась. Планктон вдоль подветренных берегов стал очень бедным, относительно равномерно рассеянным в слое 0—100 *м*. Лишь около середины Байкала были обнаружены более теплые воды с богатым планктоном в верхних слоях.

Летом в глубоководных районах наблюдается хорошее соответствие между температурой и биомассой планктона в верхнем 10-метровом слое

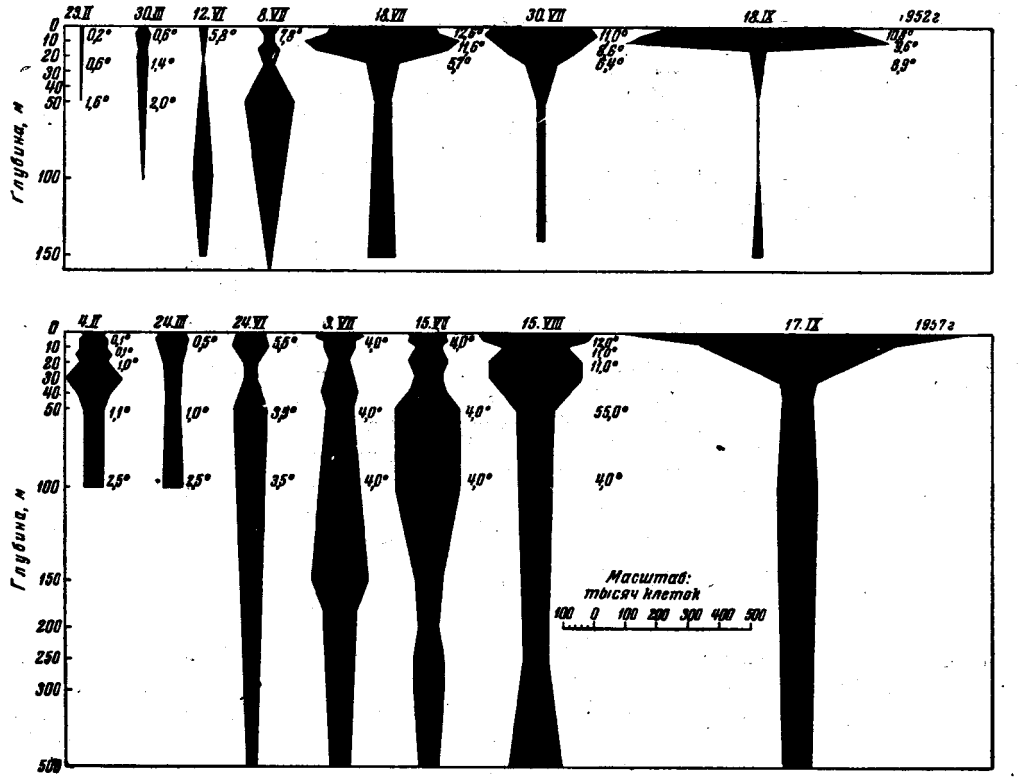


Рис. 80. Сезонные изменения вертикального распределения бактериопланктона в Байкале в районе пос. Б. Коты в 1,5 *км* от берега, над глубиной 700—800 *м* в 1952 и 1957 гг. 1 *мм*^{2} зачерненной площади рисунка соответствует 10 тыс. клеток в 1 *мл*. Цифры обозначают температуру воды (по Кожовой и Казанцевой, 1960)

воды. Чем выше температура, тем богаче планктон, и наоборот (рис. 81—83). В августе и начале сентября участки с наибольшими скоплениями типичного байкальского зоопланктона характеризуются температурой в 14—12° в поверхностном слое и 8° на глубине 10 *м* (рис. 81—86) (Кожов, 1957).

Планктон прибрежно-соровых участков (Вилисова, 1954; Кожова, 1957) состоит, как уже сказано, из обычных, широко распространенных в Европейских и сибирских озерах форм, к которым лишь в холодное время года примешиваются байкальские виды. Чем ближе такие участки к открытым водам Байкала, тем большее значение приобретает эта примесь. Весной в подледный период здесь обнаруживаются водоросли Melosira baicalensis, Cyclotella baicalensis, Melosira islandica subsp. helvetica, а также Stephanodiscus binderanus и другие весенние формы. Среди зоопланктона встречаются в небольшом количестве эпишура, C. kolensis var. baicalensis, коловратки. Но преобладающими являются обычные озерные виды: Eudiaptomus graciloides, Cyclops vicinus, Mesocyclops leuckarti, Chydorus sphacricus, Bosmina longirostris, Daphnia longispina, коловратки Polyarthra trigla, Keratella cochlearis, K. quadrata и др.

После вскрытия прибрежных мелководий от льда весенние байкальские формы исчезают. Постепенно, по мере прогревания воды, развивается типичный озерный летний планктон. Среди водорослей господствуют Anabaena flos-aquae, Dinobryon cylindricum, Ceratium hirundinella, Asterionella formosa и многие другие. Среди зоопланктона бывают обильно представлены кладоцеры, циклопы, коловратки, инфузории.

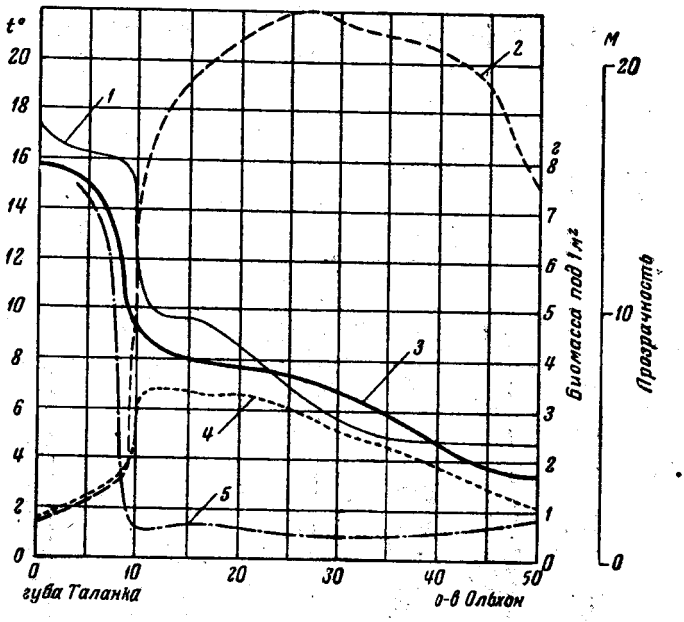


Рис. 81. Распределение температуры и биомассы зоопланктона на разрезе от губы Таланки через Байкал на о-в Ольхон (расстояние 50 *км*) 16 июля 1950 г.

1 — температура воды; *2* — прозрачность; *3* — общая биомасса зоопланктона; *4* — биомасса Epischura baicalensis; *5* — биомасса Cyclops kolensis var. baicalensis

Концентрация зоопланктона в прибрежно-соровых участках весной и летом может быть высокой. Биомасса рачков и коловраток достигает нередко 3—5 *г/м*³. Благодаря этому здесь во множестве нагуливается молодь частиковых рыб, питающаяся планктоном.

Предустьевые районы, расположенные против впадения рек Селенги, Верхней Ангары, Кичеры, Баргузина, Турки занимают обширные пространства. По режиму вод эти районы можно разделить на две зоны: внутреннюю с глубинами, не превышающими 10—15 *м*, находящуюся под постоянным воздействием речных вод, и внешнюю, испытывающую влияние как со стороны внутренней части, так и со стороны соседних глубоководных районов.

В участках, прилегающих непосредственно к устьям и дельтам рек, вода весной быстро прогревается и температура ее всегда выше на 2—4°, чем в соседней открытой зоне. Это вызывает и более раннюю сезонную смену планктона. В то же время на развитие последнего отрицательное влияние оказывает постоянная муть воды вследствие волнений, поднимающих со дна мельчайшие частички грунта. Особенно мутными бывают воды против речных дельт на пространстве от берега до изобаты в 10—15 *м*. Прозрачность ее здесь обычно не превышает 1—3 *м*. В районе дельты Селенги зона такой мутной воды простирается вдоль берегов почти на 80 *км*, занимая, в зависимости от направления ветров, полосу шириной от 1—2 до 6—8 *км*.

Планктон предустьевых районов имеет по своему составу смешанный характер. Наряду с байкальскими, здесь весьма обычны озерно-соровые виды, выносимые из соров и прибрежных озер. Но весной здесь явно преобладают диатомеи Melosira islandica subsp. helvetica, Melosira baicalensis, Cyclotella baicalensis, Synedra ulna var. danica и другие водоросли. Очень характерны для таких участков диатомеи Stephanodiscus binderanus, Melosira italica, M. granulata (Кожова, 1957).

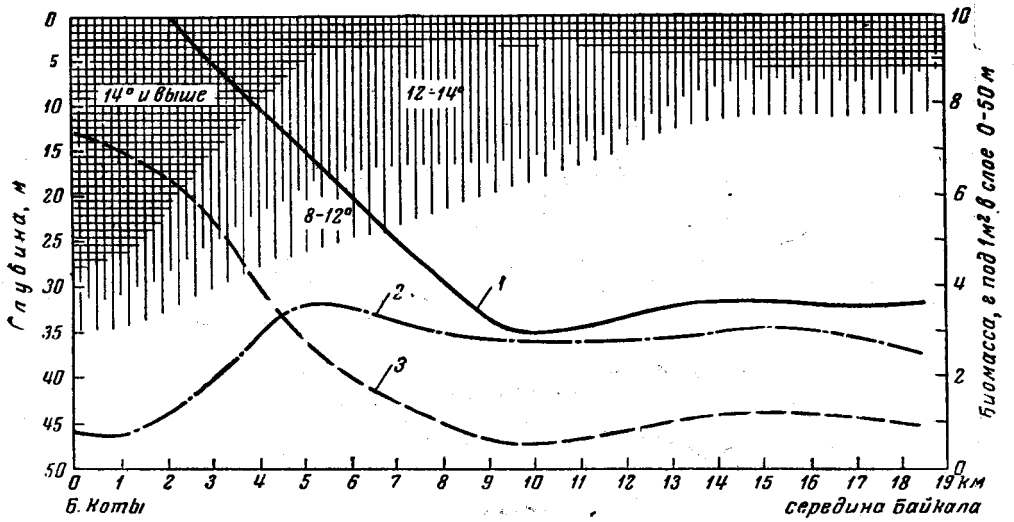


Рис. 82. Распределение температуры и биомассы ракового планктона в слое 0—50 *м* на разрезе Б. Коты — середина Байкала 13 августа 1953 г.

1 — биомасса всего ракового планктона; *2* — биомасса Epischura baicalensis; *3* — биомасса Cyclops kolensis var. baicalensis

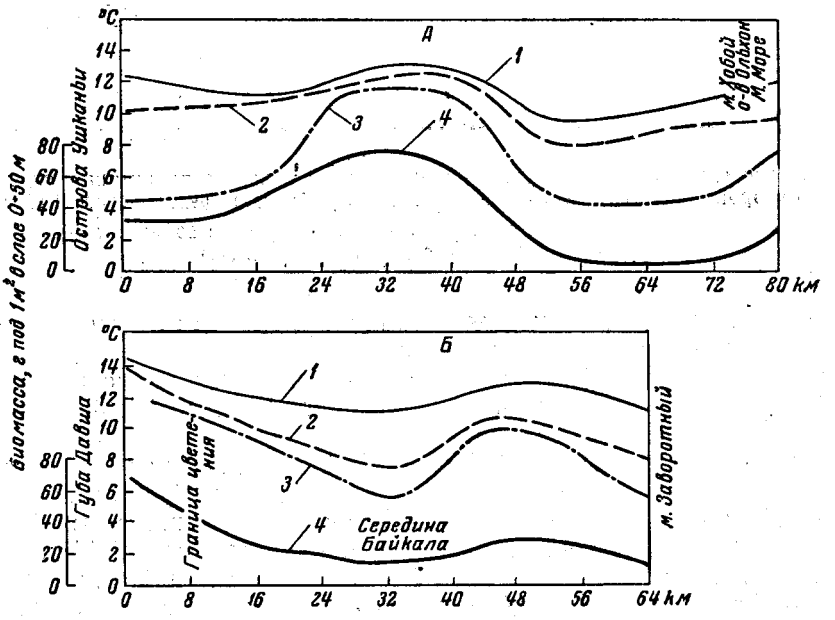


Рис. 83. Распределение температуры и ракового планктона на разрезах:

А — от Ушканьих островов на о-в Ольхон 4.IX 1951 г.; *Б* — от губы Давша на мыс Заворотный 1.IX 1951 г. Температура воды: *1* — на поверхности; *2* — на глубине 10 *м*; *3* — на глубине 25 *м*; *4* — биомасса ракового планктона в *г* в слое 0—50 *м* под 1 *м*²

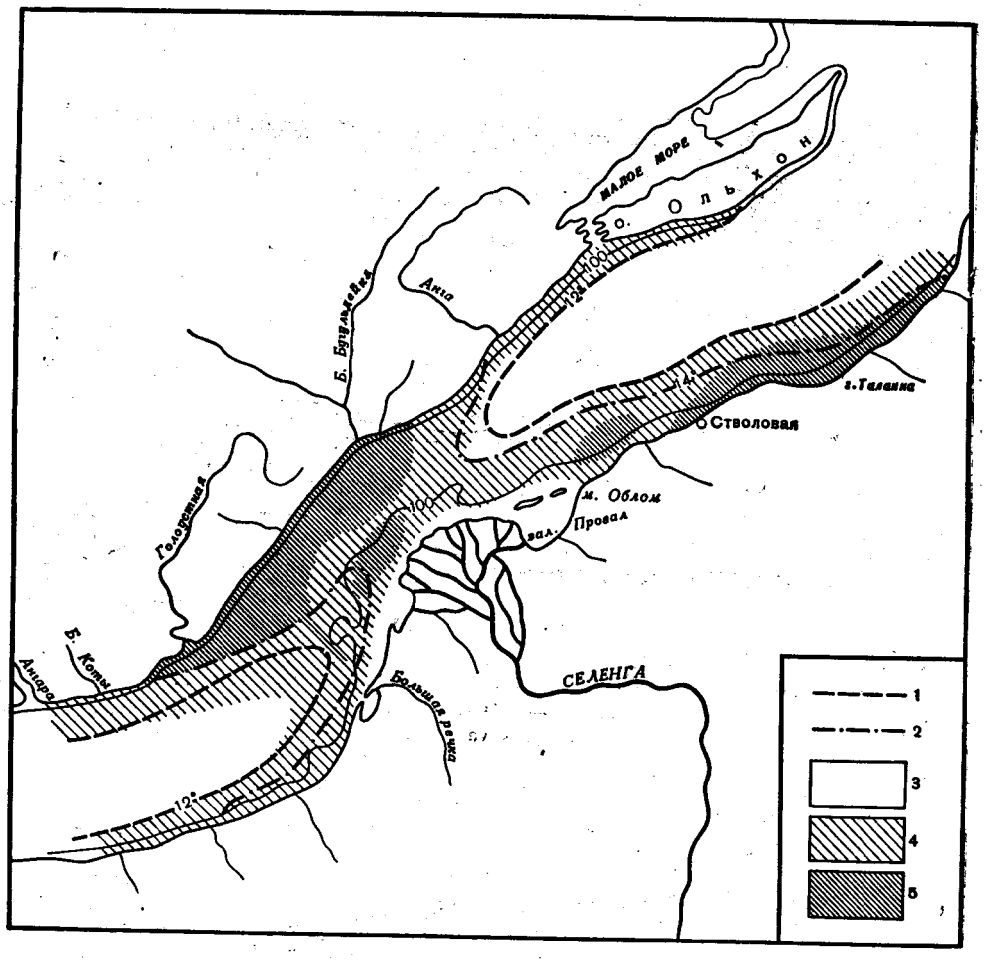


Рис. 84. Распределение температуры воды и биомассы ракового планктона в слое 0—50 *м* во второй половине июля — начале августа 1950 г. в средней части Байкала

1—2 — температура на поверхности; биомасса: *3* — менее 200 *кг/га*; 20 *г/м*²; *4* — 200—400 *кг га*; 20—40 *г/м*²; *5* — более 400 *кг/га*; 40 *г/м*²

Среди зоопланктона здесь весной, как правило, в значительном количестве встречаются циклопы и коловратки.

Летом появляются в массовом количестве синезеленые водоросли и среди них Anabaena flos-aquae, Aphanisomenon, Gloeotrichia echinulata, затем Ceratium hirundinella, виды родов Pediastrum, Asterionella, Dinobryon, наконец, встречаются Volvox, Eudorina и т. д. Из рачков летом выдающееся место в планктоне занимает, как правило, Cyclops kolensis var. baicalensis, тогда как эпишура отходит на задний план. Летом обнаруживаются в заметных количествах рачки Eudiaptomus graciloides, Daphnia longispina hyalina, Bosmina longirostris, Chydorus sphaericus, нередки Mesocyclops leuckarti, Cyclops vicinus, появляется много коловраток.

Биомасса зоопланктона внутренней придельтовой зоны даже летом невелика, обычно не превышает 0,5—1,0 *г/м*³, хотя концентрация его в поверхностных водах может доходить в темное время суток до 1—2 *г/м*³ и больше.

Внешняя зона предустьевых районов (за пределами 10—15 *м* изобаты) характеризуется более прозрачной водой и более низкими температурами в первую половину лета.

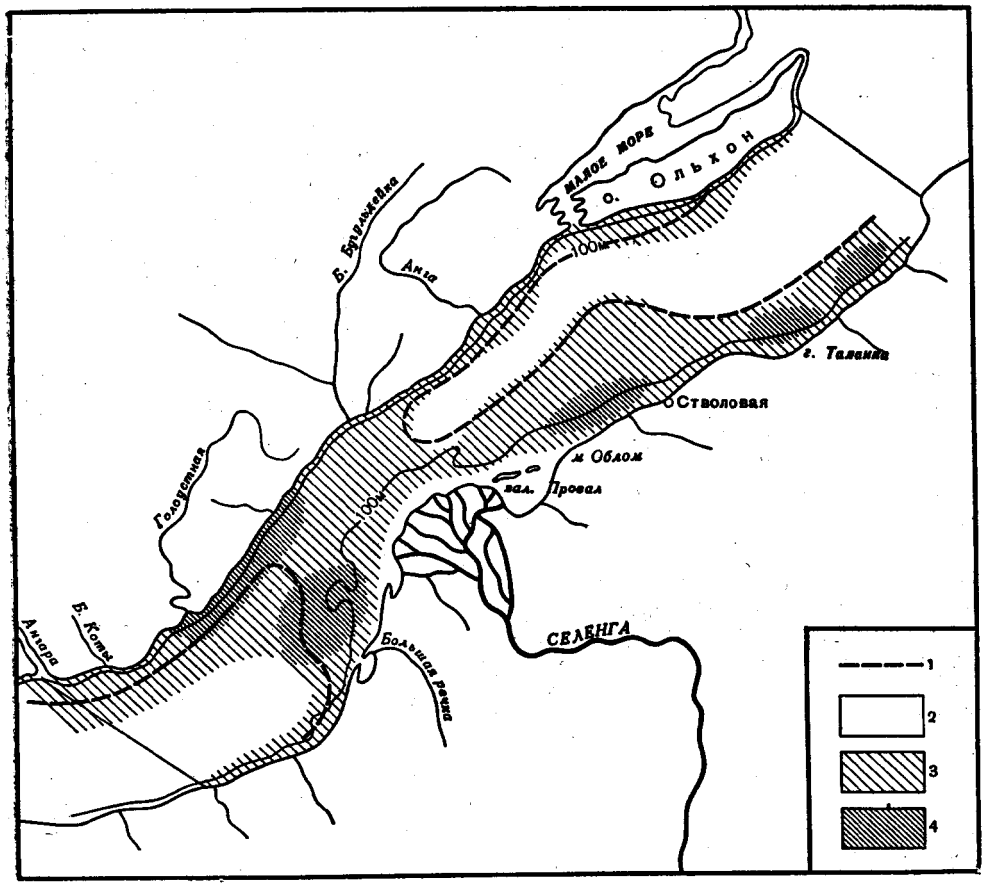


Рис. 85. Распределение температуры и биомассы ракового планктона в слое 0—50 *м* в конце августа — начале сентября 1951 г. в средней части Байкала

1 — температура на поверхности 11°, на глубине 10 *м* 8°; биомасса: *2* — менее 200 *кг/га*; 20 *г/м*²; *3* — 200—400 *кг/га*; 20—40 *г/м*²; *4* — более 400 *кг/га*; 40 *г/м*²

Весной планктон здесь типично байкальский, в летнее же время к нему примешивается значительное число форм, заносимых течениями из придельтовых мелководий. Так, здесь всегда обильно развивается Cyclops kolensis, нередки Eudiaptomus graciloides, Daphnia longispina hyalina, Bosmina longirostris, Chydorus sphaericus, озерные виды коловраток и т. д.

При наличии ветров и течений этот смешанный планктон далеко разносится в соседние глубоководные районы. Так, например, от придельтового района Селенги он проникает на юго-запад, по крайней мере, до истока Ангары. На Северном Байкале — от предустьев Кичеры и Верхней Ангары он заносится вдоль западного берега на десятки километров до губы Богучанской и далее на юг.

При условии тихой и теплой погоды этот летний планктон может развиваться и в соседних глубоководных участках (преимущественно в полосе теплых течений) и обусловить здесь цветение воды с понижением ее прозрачности до 4—6 *м*. Но это цветение обычно кратковременно и после первого же шторма прекращается.

Речные воды обогащают Байкал биогенными соединениями, и этот фактор очевидно является одним из условий обильного летнего цветения воды в предустьевых участках. Однако не менее важным положительным фактором являются повышенная температура воды как весной, так и

летом, а также близость дна, где могут сохраняться покоящиеся стадии водорослей с тем, чтобы ранней весной быстро подняться в зону фотосинтеза.

Планктон крупных заливов и других обширных, но относительно изолированных от открытых вод, районов имеет также некоторые своеобразные черты. Ранней весной фитопланктон заливов бывает на всем пространстве в общем одинаков, причем руководящими формами являются диатомеи Melosira baicalensis, M. islandica subsp. helvetica, Stephanodiscus binderanus, Cyclotella baicalensis, C. minuta и т. д., среди зоопланктона — эпишура, Cyclops kolensis, коловратки Keratella cochlearis, K. quadrata, Notholca longispina, Synchaeta pachypoda. В связи с более быстрым прогреванием внутренних частей заливов, здесь уже в июне развиваются копеподитные стадии эпишуры и циклопов, и биомасса зоопланктона достигает в среднем 1,5—2 *г/м*³. В средних и внешних частях заливов в июне планктон развивается еще слабо, особенно байкальские формы. Лишь к середине июля максимум развития передвигается в средние части заливов. К этому времени во внутренних частях на первый план выступает циклоп, а также кладоцеры и озерно-соровые формы коловраток. Максимум биомассы эпишуры перемещается вслед за перемещением изотермы в 10—12—14° на поверхности и 8—10° на глубине 10 *м*. При нагревании воды выше этого предела эпишура и другие байкальские холодолюбивые виды постепенно исчезают.

Следует подчеркнуть, что в планктоне крупных заливов (Чивыркуйский и Баргузинский) важную роль почти всегда играет байкальский циклоп (C. kolensis var. baicalensis), а из водорослей Stephanodiscus binderanus, для которых именно такие районы и являются местом постоянного обитания.

По режиму вод и развитию планктона с обширными заливами сходны прибрежные, более или менее обширные, но слабо защищенные мысами мелководья, широкие и отлогие губы и т. д. Таковы, например, губы Таланки, Туркинская, Пески, Горячинская, Каткова, на Северном Байкале — Курлинская, Тыя, Сеногда, Слюдянская, Богучанская и т. д.

Следует особо остановиться на развитии планктона в Малом море, физико-географическая характеристика которого дана при обзоре распределения бентоса.

Планктон Малого моря (Вилисова, 1959а; Кожова, 1959б) характеризуется качественным и количественным обилием. Однако в открытых районах богато представлены сравнительно немногие формы, из водорослей: Stephanodiscus binderanus, Melosira baicalensis, M. islandica subsp. helvetica, Cyclotella baicalensis, C. minuta, Asterionella formosa, а из летних форм: Anabaena flos-aquae, Gloeotrichia echinulata и т. д. Из зоопланктона здесь обычны эпишура, Cyclops kolensis var. baicalensis, коловратки Keratella quadrata, K. cochlearis и т. д.

Зимой снежный покров на льду в Малом море бывает очень тонким и часто сдувается ветрами. Поэтому подледные слои в январе в светлое время суток довольно ярко освещены. Вероятно, в связи с этим весеннее развитие водорослей там начинается очень рано. Так, в 1952 г. уже в феврале в Малом море было обнаружено массовое развитие водоросли Stephanodiscus binderanus. Также рано начинают развиваться там и другие байкальские водоросли. В подледных слоях уже в январе-феврале появляется в массовом количестве молодь эпишуры. Вскоре после вскрытия Малого моря ото льда рачки становятся половозрелыми. Развитие летней генерации эпишуры в южной части Малого моря начинается уже в мае, а в конце июня биомасса зоопланктона здесь может достигнуть годового максимума. В средней части Малого моря годовой максимум биомассы зоопланктона наблюдается со второй половины июля по август, в северной же в августе и в сентябре. Как и в заливах, этот макси-

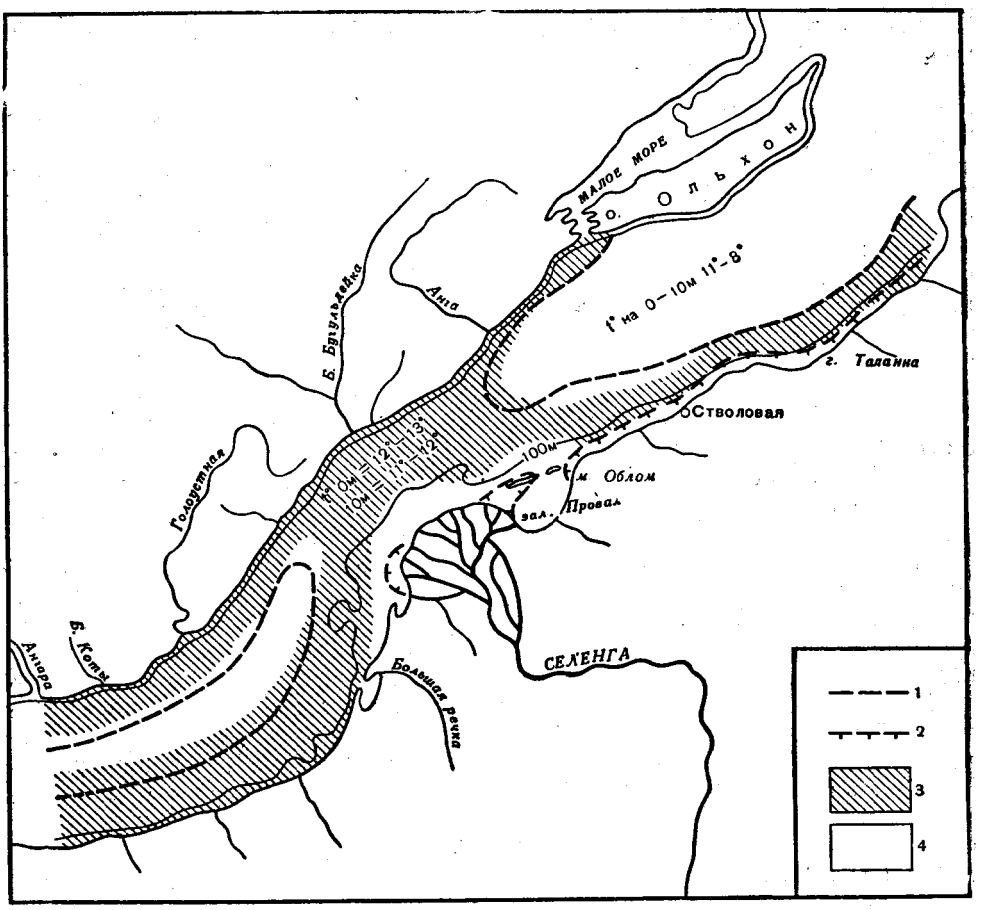


Рис. 86. Распределение температуры и биомассы ракового планктона в слое 0—50 *м* в конце августа — начале сентября 1953 г. в средней части Байкала

Температура на поверхности: *1* — 12°; *2* — 14°; биомасса: *3* — 150—200 *кг/га*; 15—20 *г/м²*; *4* — менее 150 *кг/га*; 15 *г/м²*

мум, обусловленный главным образом развитием эпишуры, передвигается от внутренних мелководных участков к внешним соответственно температуре воды 12—14° на поверхности и 8—10° на глубине 10 *м*.

Охарактеризованные здесь относительно открытые мелководные районы с глубиной не более 200—250 *м* с прилегающими к ним глубоководными участками наиболее богаты кормом для пелагических рыб Байкала. Вместе с прибрежно-соровой зоной они занимают площадь, примерно, в 600 тыс. *га*.

Сезонные изменения температуры и планктона оказывают сильнейшее влияние на горизонтальные и вертикальные миграции пелагических рыб.

Известно, что питание планктоядных рыб в Байкале (омуль, бычки-желтокрылки, голомянки) не прекращается круглый год, в зимний период оно лишь сильно ослаблено по сравнению с летним периодом. После того как глубокой осенью (ноябрь-декабрь) верхние слои воды охладятся до температуры ниже 5—4°, потребители планктона: омуль, пелагические бычки и голомянки опускаются в глубокие слои. Косяки омуля и бычков зимуют обычно вблизи мелководий, служащих местами весеннего привала, в «логах» и на свале прибрежной отмели в придонных слоях, на глубине от 150 до 300 *м*, голомянки обнаруживаются зимой

нередко вместе с омулем, а в глубоководных районах могут опускаться в еще более глубокие слои.

На местах зимовок омули питаются планктоном, сохранившимся на зиму, а также молодью бычков-желтокрылок и голомянок и придонными гаммаридами.

Первые подвижки омуля с мест зимовок к берегам начинаются в марте. Одновременно к мелководьям устремляются в это же время и бычки-желтокрылки, а в апреле-мае они появляются у самых берегов, где и откладывают икру. В желудках омулей в это время нередко можно обнаружить бычков. Ход омуля к берегам в подледный период идет преимущественно в придонных слоях и в «полуводе», т. е. между дном и поверхностью вод. В июне косяки омуля приваливают к берегам и становятся доступными для облова ставными и закидными неводами.

Глубоководные районы с мало развитой прибрежной отмелью омуль весной и в первую половину лета избегает. Вообще эта рыба в широком смысле слова прибрежная, предпочитающая районы с относительно небольшой глубиной, не более 200—300 *м*. Такие районы и являются нагульными и промысловыми, в них омуль не переводится круглый год и лишь в августе-сентябре частично выходит за их пределы.

С середины июля омуль поднимается из придонных в верхние слои воды, распространяясь в более открытые районы мелководий, где к этому времени развивается богатый раковый планктон. Таким образом, нагульные площади для омуля к середине лета сильно расширяются, совпадая с районами наиболее густых концентраций ракового планктона.

Изменчивость температурных, ветровых, а вместе с тем и кормовых условий в нагульных районах заставляет омуля быть все время в движении не только в горизонтальном направлении, но и по вертикали. Так, в июле нередко можно обнаружить скопления омуля в придонных слоях на глубине 20—60 *м* и даже глубже. Это бывает обычно после сильных штормов, или в условиях холодной первой половины лета, когда развитие планктона запаздывает.

Во второй половине июля — в начале августа выклевываются личинки бычков-желтокрылок. Они в громадных количествах скапливаются вдоль берегов, усиленно питаясь прибрежным планктоном. В это время мальки бычков привлекают к берегам омуля. Взрослые бычки питаются планктонными рачками, но хватают также и своих мальков, питаются ими, пока последние не подрастут и не рассеются на широком пространстве прибрежных районов.

В конце июля — начале сентября формируются нерестовые косяки половозрелых омулей, широко мигрирующие в открытых водах Байкала с тенденцией движения в направлении к предустьевым районам нерестовых рек (Селенга, Большая, Верхняя Ангара, Кичера и др.). После ската из рек осенью эти омули уходят к местам будущих весенних привалов.

Глава вторая

О ГОДОВЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ В ПЛАНКТОНЕ ОТКРЫТЫХ ВОД БАЙКАЛА

Выше уже было показано, насколько резкими бывают колебания урожая как всего планктона в целом, так и отдельных его представителей.

Особенно большие колебания урожаев наблюдаются у фитопланктона (Антипова и Кожов, 1953). Решающее значение в этих колебаниях имеют, как это уже отмечалось, диатомеи Melosira baicalensis, отчасти M. islandica subsp. helvetica, а на мелководьях Stephanodiscus binderanus.

Исключительный урожай M. baicalensis в открытых водах озера имел место за период с 1941 г. в 1943, 1946, 1950, 1953, 1957 и 1960 гг., т. е. через промежутки в два-три года (рис. 75). В мелозирные годы сырой вес биомассы указанных выше диатомей в марте-апреле достигает 4—6 *г*/*м*^{3} в среднем на слой 0—25 *м*. Все другие водоросли в мелозирные годы составляют лишь ничтожную долю этой биомассы. В годы депрессии в развитии мелозиры максимальная биомасса весеннего фитопланктона обычно не превышает немногих сотен миллиграммов в 1 *м*^{3}. В такие годы весной в открытых водах преобладают Cyclotella baicalensis, иногда виды Synedra, а ранней весной перидинеи Gymnodinium.

Перидинеи рода Gymnodinium ежегодно появляются в открытых водах, заселяя преимущественно самый верхний подледный слой воды. Однако их численность в разные годы также далеко не одинакова. В годы обилия биомасса их в период максимального развития достигает до 0,5—1,0 *г* в *м*^{3} в среднем на слой 0—50 *м*, а в верхних слоях 0—5, 0—10 *м* концентрация их бывает значительно более высокой.

Для установления районов Байкала с обильным урожаем мелозиры в годы ее обилия нами были предприняты специальные исследования в 1950 и 1960 гг. сразу же после вскрытия Байкала от льда. Результаты исследований показали, что массовое развитие мелозиры в урожайные годы захватывает практически весь Байкал или бо́льшую его часть. Так, в 1950 г. M. baicalensis очень густо заселяла воды южной и средней части озера, но была значительно менее обильна в северной части, хотя и преобладала здесь над всеми другими водорослями. В 1960 г. эта картина, в общем, повторилась, но распределение M. baicalensis было неравномерным (рис. 87). Так, в середине июня этого года колоний M. baicalensis было мало в придельтовом районе Селенги и на других мелководьях, а также в некоторых участках открытого озера, хотя в пробах она преобладала над другими водорослями. В Малом море преобладали S. binderanus (южная часть) и Binuclearia tatrana (северная часть). Малое количество или даже отсутствие мелозиры на мелководьях

объясняется, по-видимому, отмиранием ее в начале июня и опусканием в придонные слои. Слабое развитие ее в северной части Байкала обусловлено какими-то другими причинами. Объезды Байкала в годы депрессии в развитии мелозиры показали, что в такие годы Melosira baicalensis отсутствует или крайне слабо развивается по всему озеру, уступая свое господство другим весенним водорослям: Cyclotella baicalensis, видам Synedra и Gymnodinium. Лишь на обширных мелководьях в районе против дельты Селенги, в южной части Малого моря и т. п. участках колебания в урожае мелозиры, в том числе M. baicalensis, значительно слабее выражены, чем в глубоководных районах.

Биомасса летних водорослей, а также размеры площади, охватываемые цветением, в разные годы также весьма различны даже на мелководьях. В глубоководных же районах летние водоросли в значительных количествах появляются лишь в непосредственном соседстве с мелководьями или в полосе течений, направленных от последних, но и то далеко не каждый год.

Биомасса зоопланктона и качественный состав преобладающих видов в разные годы тоже различны, однако амплитуда годовых колебаний биомассы зоопланктона значительно меньше чем у фитопланктона (рис. 78, 79).

По богатству зоопланктона в Байкале можно различать: 1) районы с высокой летней биомассой, достигающей в августе 400 *кг/га* и более в слое 0—50 *м*, или около 1 *г* и более в 1 $м^3$ в среднем на этот слой; 2) со средней биомассой, равной 200—400 *кг/га*, или 0,4—0,8 $г/м^3$; 3) с низкой биомассой, менее 200 *кг/га*, или 0,4 $г/м^3$ (рис. 84—86).

Районы с высокой биомассой (400 *кг/га* и более) даже в урожайные по зоопланктону годы занимают в Байкале не более $^1/_5$—$^1/_{10}$ его площади, тогда как районы со средней биомассой занимают в такие годы до половины общей площади озера.

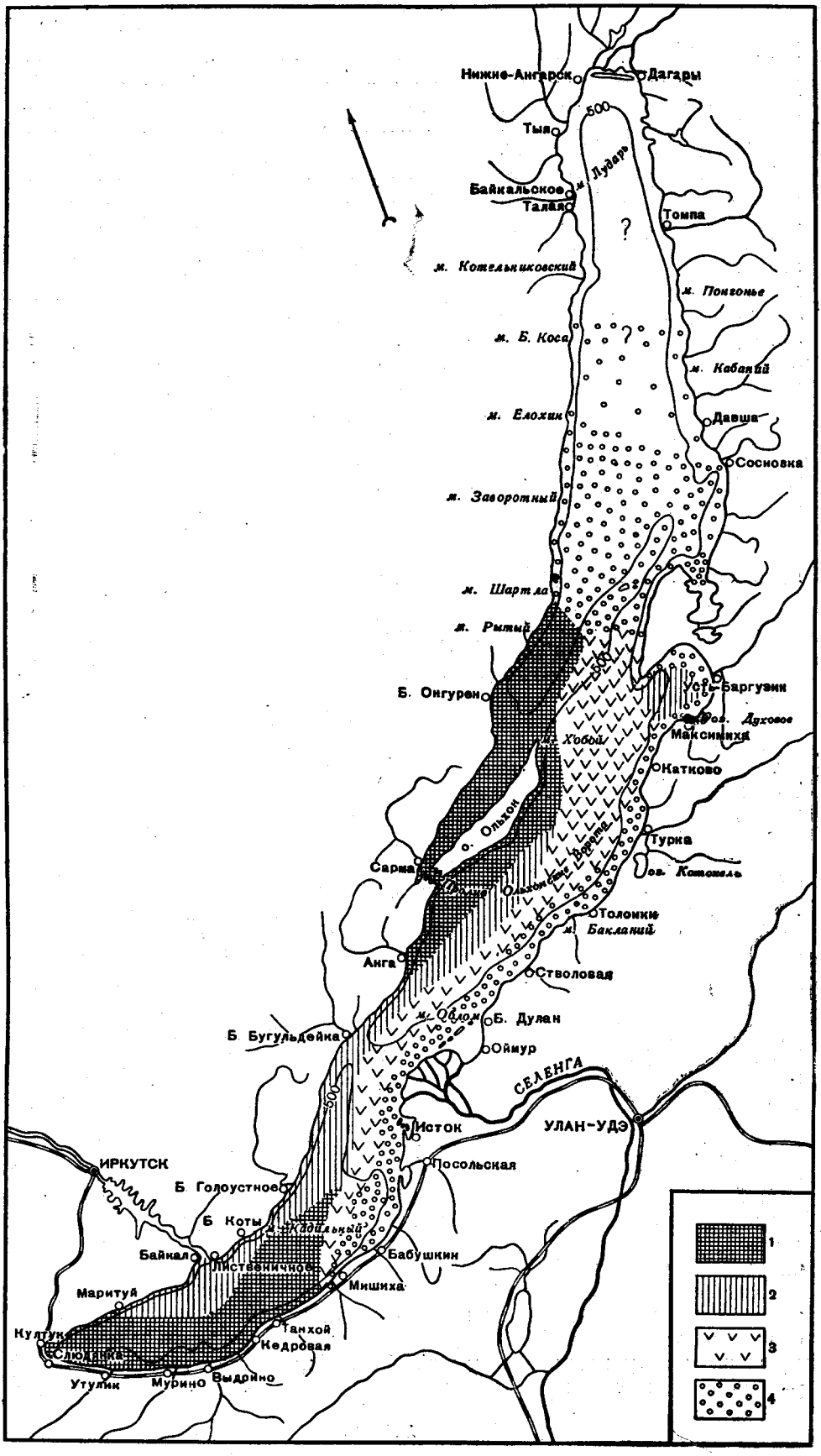
В неурожайные годы районы с высокой и средней биомассой зоопланктона занимают главным образом мелководья, заливы, губы и т. д., но и здесь биомасса редко превышает 200—300 *кг/га*.

В изучении продукции планктона оз. Байкала пока сделаны лишь первые шаги. Продукция фитопланктона в связи с динамикой биогенных элементов изучалась в течение ряда лет К. К. Вотинцевым (1948б, 1952а, б, 1953а, б, в, 1955а, б, 1956) и А. В. Самариной (1960) в районе Байкальской биологической станции (Большие Коты) методом темных и светлых склянок по Г. Г. Винбергу. С. И. Кузнецов (1955) исследовал продукцию фотосинтеза в Байкале при помощи радиоактивного углерода C^{14}. Наблюдения последнего автора показали, что в августе 1953 г. «чистая» (т. е. за вычетом расхода на дыхание) суточная продукция углерода в разных районах Байкала колебалась в пределах от 133 до 570 $мг/м^2$, из них на долю хемосинтезирующих бактерий приходилось 1—1,5%. Средняя величина суточной продукции углерода для Байкала в целом составила в августе 307 $мг/м^2$, а за весь месяц 9—10 $г/м^2$ (18—20 *г* сухого органического вещества). С. И. Кузнецов отмечает, что найденные им величины первичной чистой продукции в Байкале одного порядка с величинами, наблюдавшимися Стиман-Нильсеном в Индийском океане.

По данным К. К. Вотинцева (1952б, в, 1953а, 1956) и А. В. Самариной (1960) в 1948 и 1955 гг. (годы депрессии в развитии Melosira) валовая годовая продукция углерода (без вычета расхода на дыхание) в районе

Рис. 87. Схема распределения M. baicalensis в Байкале в середине июня 1960 г. (в Малом море вместе с Stephanodiscus binderanus и Binuclearia)

Количество мелозиры: *1* — очень много, вода в сетяной планктонной пробе интенсивно буро-зеленая; *2* — много, вода в пробе бурая; *3* — значительное количество, вода в пробе с ясным буроватым оттенком; *4* — мало, но среди других водорослей мелозира преобладает, вода в пробе светлая


Нижне-Ангарск
Дагары
Тыя
500
Байкальское
Таляс
м. Лударь
Томпа
?
м. Котельниковский
м. Понгонье
м. Б. Коса
?
м. Кабаний
м. Елохин
Давша
Сосновка
м. Заворотный
м. Шартлай
м. Рытый
Б. Онгурен
Усть-Баргузин
Рос. Духовое
Максимиха
Хобой
Катково
р. Ольхон
Турка
Сарма
ов. Котомель
Толоки
м. Бакланий
Анга
Стволовая
м. Одлом
Б. Дулан
Б. Бугульдейка
Оймур
СЕЛЕНГА
Исток
УЛАН-УДЭ
ИРКУТСК
Посольская
Б. Голоустное
Б. Коты
Жидкий
Байкал
Листвянничное
Бабушкин
Маритуй
Мишиха
Танхой
Кедровая
Култук
Слюдянка
Утулик
Мурино
Выдрино
1
2
3
4

Больших Котов выразилась в 200 и 243 *г/м²*. После некоторого спада в июле она вновь резко поднимается в августе. По К. К. Вотинцеву суточная продукция мелозиры, выраженная в глюкозе, определяется в 30—40% от исходного ее веса, причем такой процесс идет в Байкале при температуре воды около 1°.

Из имеющихся материалов можно сделать вывод, что мелозирные годы в Байкале характеризуются не только исключительно высокой весенней биомассой водорослей, но и более высокой годовой продукцией, хотя амплитуда годовых колебаний продукции намного меньше, чем амплитуда колебаний биомассы. Это можно объяснить тем, что виды диатомей Cyclotella и перидиней Gymnodinium, а также появляющиеся летом мельчайшие жгутиконосцы, протококковые и синезеленые водоросли способны давать, в противоположность мелозире, высокую продукцию при очень малой биомассе. В глубоководных районах амплитуда годовых колебаний биомассы и продукции, по-видимому, во много раз больше, чем на мелководьях, так как весенний максимум развития водорослей в глубоководных районах бывает, как правило, единственным в году.

Для общей оценки продукционных свойств Байкала необходимо учитывать, что район исследований фотосинтеза методом склянок (Большие Коты) находится под сильным влиянием течений, направленных от богатого планктоном Селенгинского мелководья. В ультраглубоководных районах, свободных от таких влияний и занимающих $^4/_5$ общей площади озера, летний фитопланктон всегда очень беден.

По Г. Г. Винбергу (1956), в озерах центральных областей европейской части Советского Союза валовая годовая продукция фитопланктона составляет, примерно, 250—750 *г/м²* сухого органического вещества. Можно предполагать, что годовые колебания продукции фитопланктона в Байкале могут уложиться в пределах таких же величин. Для всего Байкала в целом это составит величину порядка 3—8 млн. *т* сухого органического вещества. Соответственно величине продукции водорослей, в толще вод Байкала установлено значительное количество бактерий. Так, по данным С. И. Кузнецова (1951, 1957), в октябре 1949 г. (год не мелозирный) биомасса бактерий определялась в Байкале в 713 тыс. *т*. Если принять во внимание исключительно высокую способность бактерий к размножению, то ясно, что необходимы громадные количества органического вещества, чтобы обеспечить жизнедеятельность указанного выше количества бактерий.

Продукция зоопланктона в Байкале зависит главным образом от эпишуры, а на мелководьях, кроме того, от циклопов и кладоцер. Продукция бокоплава Macrohectopus, по-видимому, во много раз меньше продукции копеподного планктона. О продукции мелких форм зоопланктона — коловраток и инфузорий сколько-нибудь достоверных данных нет. Во всяком случае для пелагических рыб, за исключением ранней молоди, эта группа микропланктона не имеет значения. Для весьма приближенного определения валовой продукции ракового планктона (с исключением естественного отмирания) мы увеличиваем его максимальную летнюю биомассу в два раза. В результате получаем для урожайных лет величину годовой продукции в 1—1,4 *г/м³* в слое 0—50 *м* (или 500—700 *кг/га*), а для всего Байкала в 1600 тыс. *т* (в сырой массе). В малоурожайные годы она может быть в два-три раза меньше (табл. 37). Вероятно указанная здесь величина годовой продукции значительно меньше истинной.

Колебания урожаев зоопланктона, наряду с колебаниями температурного режима, оказывают влияние и на его потребителей — омуля и бычков-желтокрылок. Установлено, что в годы обилия зоопланктона увеличивается упитанность омулей, быстро нарастают их вес и размеры, увеличивается плодовитость. Систематические наблюдения за омулями,

Таблица 37

Примерная годовая продукция ракового планктона в Байкале

Район	Площадь в тыс. *га*	Урожайные годы		Малоурожайные годы		Всего для Байкала			
						урожайные годы		малоурожайные годы	
		максим. биомасса, *кг/га*	продукция, *кг/га*	максим. биомасса, *кг/га*	продукция, *кг/га*	максим. биомасса, тыс. *т*	продукция, тыс. *т*	максим. биомасса, тыс. *т*	продукция, тыс. *т*
Прибрежная область, 0—250 *м*	600	500	1000	250	500	300	600	150	300
Глубоководная область	2500	200	400	100	200	500	1000	250	500
Всего	3100	—	—	—	—	800	1600	400	800

заходящими на нерест в Селенгу, произведенные А. Кактынем (устное сообщение), показали, что наибольшая упитанность и вес омулей за 1945—1951 гг. были в урожайные по зоопланктону 1946 и 1950 гг., наименьшие — в 1948 г., причем разница в весе омулей промысловых размеров одного и того же возраста достигала 100 *г* и более.

Исходя из указанных выше цифр, можно попытаться определить порядок величины потребностей растительноядного зоопланктона в пище в виде водорослей или продуктов их распада.

Суточная потребность эпишуры в водорослях, по-видимому, близка к потребностям морских Calanoida и равна примерно 5—6% их веса (Беклемишев, 1954; Яновская, 1956). Исходя из этих цифр, а также из предполагаемой годовой валовой продукции рачков, можно считать, что годовая потребность ракового планктона (преимущественно эпишуры) в водорослях выражается примерно в 8—16 млн. *т* сырой массы. Можно предполагать, что значительное количество водорослей потребляют также инфузории и коловратки. Если принять, что годовая потребность их составляет примерно около $^1/_3$ потребностей ракового планктона, то общее потребление водорослей зоопланктоном в год выразится для всего Байкала величиной порядка 10—20 млн. *т* сырой биомассы. Следует сказать однако, что часть потребностей в пище мелкие виды зоопланктона (включая эпишуру) покрывают за счет бактерий, развивающихся летом в значительном количестве, но опять-таки главным образом в результате разложения отмирающих видов водорослей.

Следует упомянуть о том, что в водах Байкала имеется значительное количество стойкого органического вещества. По исследованиям К. К. Вотинцева (1956), в них содержится водного гумуса до 3,83 *мг/л* на поверхности и до 3,56—3,52 *мг/л* на глубине 250—500 *м*. В какой степени этот гумус входит в цепь превращений органического вещества в Байкале, данных не имеется.

Попытаемся сделать краткий анализ факторов водной среды, от которых могут зависеть колебания урожаев планктона.

Известно, что для развития фитопланктона важную регулирующую роль играют количество и состав имеющихся в водоеме соединений биогенных элементов (Гусева, 1947, 1952). Исследованиями К. К. Вотинцева (1955а, б, в, 1956, 1961) установлено, что в Байкале количество соединений азота, фосфора, кремния, железа в зоне фотосинтеза в течение года меняется, как и всюду в водоемах, в зависимости от сезонного цикла

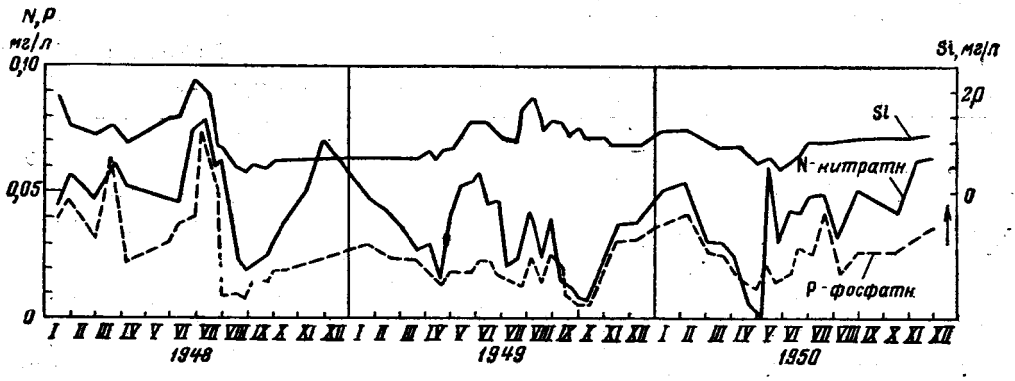


Рис. 88. Сезонные и годовые изменения содержания соединений биогенных элементов в поверхностном слое воды оз. Байкал в 1948—1950 гг. в районе Б. Котов (по К.К. Вотинцеву, 1952а)

развития фитопланктона и циркуляции водных масс (рис. 88). Однако годовые различия этих колебаний явно не соответствуют годовым колебаниям урожая фитопланктона. Урожайные годы отличаются от неурожайных лишь увеличенной амплитудой сезонных колебаний количества биогенов в зоне фотосинтеза. Так, в годы обилия мелозиры в период ее максимального развития нитраты исчезают из зоны фотосинтеза почти полностью, содержание фосфатов, а также кремния резко понижается. Вероятно в связи с этим развитие мелозиры в такие годы идет скачками. После мощной вспышки размножения наступает временная депрессия, после которой в результате нового поступления биогенов в зону фотосинтеза из глубин размножение водоросли продолжается с новой силой.

Обычно предполагается, что колебания урожая фитопланктона в озерах зависят от годового прихода биогенных соединений через реки. Мы провели сравнение периодичности высоких урожаев весеннего фитопланктона в Байкале с деятельностью впадающих в него рек, с количеством осадков, а также с уровнем вод озера, что зависит от водности рек. Однако какого-либо прямого соответствия между этими факторами и весенней биомассой фитопланктона в одни и те же годы не обнаружено. Да едва ли и можно ожидать такого соответствия в Байкале, объем которого в 450 раз превышает количество поступающей в него в течение года воды через притоки. Можно полагать, что в глубоководных районах Байкала аллохтонный приход биогенных соединений (через реки) определяет не годовой, а лишь вековой их баланс. Количество биогенных соединений, которые имеют в своем распоряжении водоросли в зоне фотосинтеза к периоду их развития, в каждый данный год зависит главным образом от поступления их из нижележащих слоев, что в свою очередь зависит от интенсивности вертикальной циркуляции вод.

К. К. Вотинцев (1955а, 1961) указал как на одну из причин колебания урожая диатомей в Байкале извлечение ими в годы обилия громадных количеств кремния, что ведет к резкому обеднению вод Байкала этим важным для кремнеземок элементом и препятствует развитию водорослей в последующие два-три года. В мелозире содержится 47,7% кремнекислоты, считая на сухое вещество водоросли, влажность ее равна 85,3% и считая, что регенерация кремния из отмерших клеток происходит на 20%, получаем, что с отмершей мелозирой должно было увлекаться кремнекислоты в донные отложения озера в 1946 г. до 257 *кг/га*, а в 1950 г.— 135 *кг/га*. Если предположить, что наблюдавшееся в 1946 и 1950 гг. массовое развитие мелозиры охватывало весь Байкал, то после отмирания диатомей в донные отложения озера в 1946 г. должно было поступить около 800 тыс. *т*, а в 1950 г.— 425 тыс. *т* кремнекислоты, т. е. в первом случае в четыре раза, а во втором в два раза более того избытка

кремния, который вносится в Байкал ежегодно с водами его притоков. Вспышки развития диатомей могут происходить без нарушения общего баланса кремния в Байкале одновременно по всему озеру приблизительно раз в два-четыре года или же могут происходить ежегодно, но захватывать только отдельные районы озера (Вотинцев, 1955а). Однако такое объяснение не дает ответа на вопрос,— почему же мелозира извлекает в некоторые годы там много кремния, что это препятствует ее нормальному развитию в дальнейшие годы. К тому же количество кремния в зоне фотосинтеза уже в следующий год после урожайного восстанавливается до «нормы», а между тем мелозира все же не появляется.

Для развития водорослей, как известно, очень важен свет, особенно в подледный период. Бывают годы, когда глубокий снег на Байкале выпадает очень рано, покрывая толстым слоем лед на обширных пространствах. Этот снег удерживается в течение всего ледового периода и пополняется новыми обильными снегопадами. С другой стороны, бывают очень малоснежные зимы. Эти различия, очевидно, должны оказывать свое влияние на освещенность воды и интенсивность фотосинтеза под льдом. Однако все же прямого соответствия между годовыми колебаниями урожаев весеннего фитопланктона и толщиной льда и снежного покрова не обнаруживается. Из факторов водной среды, способных оказать мощное влияние на развитие планктона, наиболее изученным в Байкале является температурный режим вод.

Влияние температурного фактора можно хорошо проследить на интенсивности развития и распространении летом водорослей в глубоководных районах. Появляясь сначала на мелководьях, летние формы по мере прогревания воды с течениями распространяются в соседние более открытые, а при благоприятных условиях и в глубоководные районы. Однако в этих районах интенсивность развития их всегда резко понижена и явно стоит в зависимости от температурных условий. В годы с холодным летом синезеленые водоросли в глубоководных районах встречаются лишь единично, несмотря на то, что биогенных соединений здесь не менее, чем на мелководьях. Но при благоприятных температурных условиях они могут образовать и здесь обширные и довольно устойчивые поля цветения.

Так, во второй половине августа 1956 г. наблюдалось мощное развитие синезеленой водоросли Anabaena flos-aquae в глубоководных районах, прилегающих к Селенгинскому мелководью. Перед этим цветением продолжительное время стояли солнечные штилевые дни. После того как температура поверхностного слоя воды в глубоководных районах повысилась до 15—16°, анабена, увлекаемая течениями из района мелководья, получила возможность широко распространиться в соседние глубоководные районы. Но как только после шторма вода здесь охладилась, анабена исчезла, и ее господство в глубоководных районах длилось всего лишь пять-шесть дней. Аналогичные явления наблюдались нами 16 июля 1950 г. в районе губы Таланки (средняя часть Байкала, рис. 81). Вдоль берегов района губы Таланки, где температура воды в верхнем десятиметровом слое достигала 16—17°, наблюдалось сильное цветение воды за счет развития анабены и других водорослей с понижением прозрачности воды до 2—3 *м*. Ширина полосы цветения захватывала не только мелководную зону, но простиралась и в глубоководную область. Она резко обрывалась лишь в 10 *км* от берега при температуре поверхностного слоя воды в 10—8° и ниже.

Следует отметить далее, что весеннее развитие диатомей в районах над большими глубинами вдали от мелководий обычно затягивается до июля, когда на мелководьях господствуют уже летние формы. В исключительно холодные годы даже на мелководьях площади, занятые летним цветением, резко уменьшаются.

Многими авторами было показано, что очень важным регулятором численности водорослей является такой биологический фактор как выедание их многочисленными потребителями. Результаты исследований в Байкале дают повод к предположению, что этот фактор может иметь не только прямое, но и косвенное значение. Возможно, что и самый тип динамики численности водорослей вырабатывается как приспособление, предохраняющее вид от выедания. Скачкообразное развитие видов Melosira, т. е. чередование высокоурожайных лет с годами почти полного их отсутствия, может быть примером такого типа динамики численности.

И действительно, в урожайные годы биомасса Melosira в сотни раз превышает биомассу своих потребителей, и выедание в такие годы может принести им лишь крайне незначительный ущерб. Что касается длительности периода депрессии (два или три года), то она может быть зависит от температурных условий вызревания покоящихся стадий водоросли, находящихся в этот период в глубоких слоях воды или на дне, вне досягаемости их потребителями. В противоположность мелозире такие массовые виды диатомей, как Cyclotella baicalensis и C. minuta, никогда не образуют особо густых скоплений в зоне фотосинтеза. По мере размножения их клетки погружаются вглубь, не задерживаясь в верхних слоях, что ведет к разреженности и рассеиванию популяции в толще вод, хотя энергия фотосинтеза у этих водорослей, по-видимому, очень велика. Можно предполагать, что такой тип динамики численности в известной мере также может предохранять вид от полного выедания.

В развитии зоопланктона температурный режим является безусловно одним из наиболее важных факторов. В годы, когда весенне-летнее прогревание воды идет очень медленно, общий урожай зоопланктона всюду понижается. В открытых водах в такие годы в зоопланктоне господствует эпишура, но даже и его биомасса в максимальный период развития бывает значительно ниже многолетней средней. Это зависит от понижения темпов роста и размножения рачков, а также, вероятно, от недостатка пищи в виде слабо развивающегося фитопланктона. Другой массовый рачок Байкала Cyclops kolensis var. baicalensis в холодные годы в больших количествах не распространяется дальше заливов, губ и предустьевых мелководий. Зато в теплые годы циклопы образуют скопления за пределами мелководий в соседних глубоководных районах. В мелозирные годы циклопы в значительном количестве появляются в глубоководных районах уже весной, но максимум численности их приходится здесь на август-сентябрь, когда открытые воды Байкала наиболее прогреты. По-видимому, скопления мелозиры, появляющейся в массовом количестве сначала на мелководьях и распространяющейся отсюда с течениями в глубоководные районы, увлекают вместе с собой и циклопов, а также тот неретический комплекс форм, который, с одной стороны, питается прямо или косвенно (через бактерий) за счет мелозиры (коловратки, инфузории, молодь рачков и т. д.), с другой — служит сам в качестве корма хищным циклопам. Однако и в мелозирные годы обилие циклопов в глубоководных районах в летний период зависит от температурного режима вод; чем теплее лето, тем обильнее представлены циклопы и тем дальше они распространяются в глубоководную область.

Для эпишуры, в отличие от циклопов, излишне высокие температуры лета являются отрицательным фактором. В такие годы она нередко заражается сапролегнией и отмирает даже в глубоководных районах. На рис. 82 показаны результаты разреза через Байкал в районе Больших Котов 13 августа 1953 г. (год мелозирный). Мы видим, что наиболее высокая биомасса эпишуры соответствует температуре в 12—14° в верхнем 10-метровом слое и от 8 до 12° на глубине 25 *м*. Наиболее высокая биомасса циклопов наблюдалась в зоне, где температура около 14° охваты-

вает весь слой 0—25 *м*. Таким образом, вдоль берегов, соответственно распределению температур, в полосе шириной около 4—5 *км* преобладал циклоп, а ближе к середине Байкала — эпишура.

Аналогичная картина наблюдалась во время разреза от губы Таланки на о. Ольхон 16 июля 1950 г. (год мелозирный). В зоне интенсивного цветения при температуре верхнего слоя воды в 15—16° эпишура была представлена ничтожным количеством, зато очень много было циклопов, и они явно преобладали над эпишурой. За пределами полосы цветения, с понижением температуры до 8°, циклопы почти полностью исчезли, преобладание перешло к эпишуре (рис. 81).

Замечается далее, что в ультраглубоководных районах, где температура воды даже летом низкая и фитопланктон относительно беден, численность эпишуры, как и общая биомасса зоопланктона, всегда меньше, чем в соседних районах с более благоприятным температурным режимом.

Следует однако сказать, что колебания численности эпишуры зависят не только от температурного режима вод. Так, в годы обилия мелозиры в самый начальный период ее развития, численность эпишуры в зоне фотосинтеза увеличивается параллельно увеличению численности мелозиры. Но когда последняя густо заселяет верхний слой воды, основная масса эпишуры обнаруживается ниже зоны фотосинтеза, а количество молоди резко понижается, вероятно вследствие выедания циклопами. После вскрытия Байкала ото льда половозрелые эпишуры уходят вглубь вслед за погружающимися скоплениями мелозиры, усиленно питаясь за ее счет, что, по-видимому, благоприятствует их созреванию и рождению многочисленного поколения молоди осенью и будущей зимой.

Все приведенные здесь предположения по проблеме колебаний урожаев планктона имеют лишь предварительный характер; их цель — направить внимание будущих исследователей на разрешение намеченных вопросов путем специальных исследований. Только систематическое комплексное изучение в течение многих лет подряд может помочь разъяснению причин резких колебаний урожая планктона в разные годы в таком гигантском озере как Байкал. Разрешение этой проблемы в Байкале может пролить свет на многие важные стороны биологической продуктивности водоемов.

Обратимся теперь к следующему звену в биологической продуктивности Байкала — к потребителям зоопланктона. Как уже отмечалось, за счет ракового планктона в Байкале откармливаются омуль, пелагические бычки рода Cottocomephorus, молодь голомянок, бокоплав макрогектопус, который сам служит пищей рыбам и особенно голомянке, а также молодь сигов и многих других рыб. Статистика показывает, что валовая годовая добыча омуля в последнее десятилетие колебалась около 8—10 тыс. *т*, бычков-желтокрылок добывают в среднем не более 1 тыс. *т*, всего, таким образом, промысел берет в год пелагических рыб в среднем не более 9—11 тыс. *т*. В расчете на фактически облавливаемую наиболее продуктивную зону (в среднем, примерно, 600—700 тыс. *га* мелководий с прилегающими к ним глубоководными районами) добывается промысловых рыб планктофагов 11 *кг/га*, при расчете же на весь Байкал всего лишь 3,5 *кг/га*. Следует сказать, что весьма интенсивно в Байкале идет лишь промысел омуля. В последние годы практически вся подрастающая до промысловых размеров рыба попадает в уловы. Промысел бычков-желтокрылок далеко не охватывает всего ареала этих рыб. Годовая продукция их, по-видимому, во много раз больше, чем добываемая промыслом. Вероятно годовой прирост этой рыбы не менее 5—6 тыс. *т*.

Запасы голомянки очень значительны, по Е. А. Корякову (1958), до 50 тыс. *т*. Исходя из этой цифры, можно предполагать, что годовая валовая продукция голомянок не менее 10 тыс. *т*. Возможный годовой

прирост молоди всех других рыб Байкала, питающихся зоопланктоном, вероятно близок к 2—3 тыс. *т*.

Таким образом, годовой прирост биомассы всех рыб в Байкале за счет зоопланктона и некоторых промежуточных звеньев (мальков, бычков-желтокрылок и т. д.) определяется приблизительно в 30 тыс. *т*, что составляет $^1/_{30}$ часть средней годовой продукции зоопланктона, пригодного в пищу планктоноядным рыбам.

Приведенные, хотя и сугубо приблизительные, расчеты показывают, что современный состав и количество рыбы в оз. Байкал и тем более ценные промысловые породы далеко не полностью используют пищевые ресурсы, создающиеся в толще вод озера.

Для повышения эффективности этого использования было бы необходимо добиться прежде всего увеличения запасов наиболее ценной промысловой рыбы — омуля в полтора-два раза с тем, чтобы его валовая добыча достигла по крайней мере 150—180 тыс. *ц* в год. При бережном отношении к запасам этой рыбы (охрана естественного нереста и молоди, широкое развитие искусственного рыборазведения, правильное регулирование промысла и т. д.) этого результата возможно постепенно достигнуть в 5—10 лет. Необходимо также развивать промысел бычков-желтокрылок по всему Байкалу, при условии ограничения его вылова в нерестовый период, и разработать экономически эффективные методы облова голомянки, хотя бы ради получения жира и высокоценных витаминов.

Голомянки представляют в настоящее время своего рода тупик в трофической системе открытых вод Байкала, так как они на большей площади их ареала не имеют врагов. Лишь для нерпы голомянка представляет один из важных объектов питания. Но современное стадо нерпы, по-видимому, не превышает 25—30 тыс. штук. Совершенно необходимо тщательно охранять запасы этого ценного зверя, так неразумно истребляемого уже многие годы. Есть основания предполагать, что запасы нерпы можно увеличить во много раз. Это мероприятие позволит хотя бы косвенно использовать крупные, но пока не доступные прямому облову запасы голомянок, а также бычков-желтокрылок. Нужно полагать, что даже современное стадо нерпы истребляет этих рыб не менее 2—3 тыс. *т*. Увеличение стада нерпы в три-четыре раза против современного позволит сделать заметный шаг вперед по пути хотя бы косвенной утилизации бычковых рыб в Байкале.

В Байкале совершенно не затронуты запасы донных малоценных рыб — бычков-подкаменщиков, истребляющих большое количество не только кормового бентоса, но в молодом возрасте также и зоопланктона. Для косвенной утилизации донных бычков необходимо пересмотреть сложившееся мнение о вреде, который якобы приносят промысловым байкальским рыбам такие рыбы, как окунь, щука, налим, не охраняемые, как хищники, и беспощадно уничтожаемые в Байкале всеми способами промысла. Исследования последних лет показали, что эти рыбы в Байкале питаются почти исключительно донными бычками, не имеющими никакой промысловой ценности. Поэтому в Байкале следует прекратить их уничтожение в нерестовый и преднерестовый период. Увеличение запасов этих рыб будет способствовать увеличению полезной рыбопродукции за счет бесполезных бычковых рыб и освобождению истребляемых ими кормов для более ценных промысловых рыб (хариуса, сига и т. д.).

Увеличение запасов сигов, молодые возрастные группы которых питаются планктоном, также может значительно повысить коэффициент полезного использования планктона и кормового бентоса.

Важной мерой по увеличению эффекта использования кормовых ресурсов толщи вод Байкала должна явиться акклиматизация в нем новых видов планктоноядных рыб, не менее ценных, чем омуль, и во всяком

случае более ценных, чем бычки-желтокрылки или голомянки (Мишарин, 1949, 1954; Талиев, 1950). Можно утверждать, что одной из причин недоиспользования продукции зоопланктона в Байкале является бедность систематического состава планктоноядных рыб. В самом деле, таковыми являются лишь омуль, два вида бычков-желтокрылок и два вида голомянок, тогда как, например, в Каспии число видов планктофагов в несколько раз больше. Едва ли можно сомневаться в том, что чем разнообразнее состав промысловых видов в водоеме, тем выше должен быть коэффициент полезного использования его кормовых ресурсов.

Среди некоторых исследователей Байкала укоренилось убеждение в том, что байкальский пелагический комплекс видов настолько прочно устоялся, что уже нет шансов нарушить это равновесие. Поэтому говорят о нецелесообразности акклиматизации в Байкале рыб-планктофагов. Но такое мнение нельзя считать правильным. Уже проникновение в сравнительно недавнее время в казалось бы устоявшийся байкальский пелагический комплекс омуля и тюленя из полярных районов и успешное освоение ими кормовых ресурсов Байкала указывает на то, что непроницаемых биоценозов в природе не существует. Мы думаем, что в Байкале и в настоящее время не мало свободного места и ресурсов, которые могут быть использованы, при активном содействии и вмешательстве человека, новыми промысловыми видами.

Можно было бы поставить вопрос об обогащении Байкала некоторыми видами зоопланктона из числа фитопланктофагов. Возможно, что в Байкале смогли бы прижиться некоторые реликтовые виды из группы Calanoida. Однако к настоящему времени этот вопрос совершенно не разработан. Попытаемся теперь сделать сравнение Байкала по продуктивности с другими водоемами.

По величине продукции фитопланктона и периодам вегетирования Байкал, по-видимому, сравним с такими крупными и глубокими озерами как Севан, Ладожское, а также с некоторыми морями СССР.

Вегетация фитопланктона в оз. Севан (Стройкина, 1950, 1953) идет в течение всего года, но, как и в Байкале, в основном с января по май, когда развиваются главным образом диатомеи, дающие биомассу более 2 *г/м*^{3}. Биомасса всех водорослей в период максимума может достигнуть, по-видимому, 3 *г/м*^{3}.

В мелководных евтрофных озерах во время цветения биомасса фитопланктона может достигать нескольких десятков *г/м*^{3}, т. е. во много раз больше, чем в Байкале. Исключительно высокая биомасса фитопланктона наблюдалась в Азовском море, где она достигала нередко 100 *г/м*^{3}.

В Черном море годовой максимум биомассы фитопланктона (перидиней и диатомей) бывает в феврале-апреле, при температуре воды в 3—6° (в Байкале при температуре около 1°). Максимум биомассы выражается в среднем на слой 0—30 *м* в 190—307 *мг/м*^{3} (в Байкале обычно от 200—500 *мг* до 2—6 *г/м*^{3} в том же слое). По Н. В. Морозовой-Водяницкой (1948—1953, 1950), биомасса фитопланктона в среднем для Черного моря определяется в 100 *мг/м*^{3} и выше. В восточной половине Черного моря в сентябре под 1 *м*^{2} биомасса водорослей может достигать 5—20 *г*, в средней — 11,6 *г*, в отдельных участках — больше.

В Северном Каспии, по П. И. Усачеву (1947, 1948), в слое 0—30 *м* биомасса фитопланктона составляет в среднем за вегетационный период в 7,5 месяцев 2,5 *г/м*^{3}, в Среднем и Южном Каспии за 9,5 месяцев — 1,5 *г/м*^{3}, в центральных районах Среднего и Южного Каспия за 9,5 месяцев — 0,6 *г/м*^{3}, в Азовском море за 9,5 месяцев — 4,0 *г/м*^{3}. В арктических морях, по Л. А. Зенкевичу (1947—1951), биомасса фитопланктона выражается зимой в среднем в 41 *мг/м*^{3}, весной в 2,47 *г/м*^{3}, летом в 0,56 *г/м*^{3}. Однако необходимо иметь в виду, что как в Байкале, так и в других водоемах в разные годы биомасса и продукция фитопланктона

может быть резко различной. Так, в 1925 г. максимальная биомасса фитопланктона в Азовском море в период цветения за счет диатомеи ризосолении достигала 200 *г/м*^{2}, в Северном Каспии в преддельтовом районе — до 100 *г/м*^{3} и более, в Среднем и Южном Каспии — до 10—15 *г/м*^{3}, преимущественно за счет Exuviella и Rhizosolenia. Осенью 1924—1925 гг. ризосоления развились настолько, что цветение при штилевой погоде придавало морю впечатление тихого болота с его отличительным запахом и темно-коричневатой окраской (Усачев, 1948). Количество особей достигало 4,5 млн. в литре. В Севастопольской бухте Черного моря в мае 1939 г. биомасса достигала 10 *г/м*^{3}, главным образом за счет Chaetoceros. Среднегодовая биомасса фитопланктона за 1933—1939 гг. колебалась от 503 *мг/м*^{3} в 1938 г. до 3655 *мг/м*^{3} в 1939 г. (Морозова-Водяницкая, 1948, 1950, 1953). Такие резкие годовые колебания урожая водорослей делают беспочвенным сколько-нибудь уверенное сравнение биомассы планктона в разных водоемах при отсутствии систематических многолетних наблюдений за его развитием.

Что касается продукции фитопланктона, то сравнение Байкала с другими водоемами встречает еще большие трудности. Можно лишь предполагать, что в таких водоемах, как Каспий или Черное море, продукция эта в расчете на единицу объема воды в зоне фотосинтеза должна быть значительно больше, чем в Байкале, соответственно более высокой летней температуре воды. В Баренцовом море, по данным Е. М. Крепса и Н. А. Вержбинской (Kreps a. Verjbinskaja, 1930), продукция фитопланктона определяется в пределах 40—56 *т* сырой массы под гектаром площади. Эта величина, по-видимому, соответствует продукции фитопланктона в Байкале в относительно урожайные годы.

Приведем некоторые сравнительные данные по зоопланктону. В оз. Севан (Мешкова, 1947, 1953) биомасса зоопланктона колеблется зимой в пределах 200—300 *мг/м*^{3}, летом до 1,2 *г/м*^{3}. Средняя биомасса за год (1947—1948) составляет около 690 *мг/м*^{3}, что довольно близко соответствует средней биомассе зоопланктона в Байкале в урожайные годы. В относительно небольших и неглубоких озерах биомасса зоопланктона на единицу объема воды значительно выше. В оз. Мендота (Северная Америка) она, по Берджи и Джеди (Birge a. Juday, 1922), бывает равной 1,350—2,608 *г/м*^{3}. В Ладожском озере, по М. Ф. Соколовой (1956), в августе 1948 г. биомасса зоопланктона не превышала 101 *кг/га*, в сентябре — 70 *кг/га*, в июле в Волховской губе она достигала 230 *кг/га*. Указанные М. Ф. Соколовой величины биомассы значительно ниже байкальских даже в малоурожайные годы.

По С. Н. Уломскому (1951), в олиготрофном оз. Тургояк биомасса зоопланктона зимой и летом 0,27—0,28 *г/м*^{3} с колебаниями в гиполимнионе от 0,164 до 2,188 *г/м*^{3}, причем главную ее долю составляют копеподы и кладоцеры. Максимум биомассы приходится на декабрь-февраль, минимум на апрель-май.

В небольших озерах поймы р. Ангары, по материалам Г. Л. Васильевой (1956), биомасса зоопланктона в октябре-декабре 1949—1950 гг. колебалась от 0,080 до 0,643—0,866 *г/м*^{3}, в июле-августе достигала 1,5 *г/м*^{3}. Основную долю летнего зоопланктона составляют здесь копеподы (до 1 *г/м*^{3}) и кладоцеры (до 0,5 *г/м*^{3}). В некоторых озерах поймы Ангары биомасса зоопланктона достигает летом 3,3 *г/м*^{3} (почти сплошь копеподы). Аналогичные величины биомассы мы имеем и для многих других более или менее изученных евтрофных озер СССР. Но в некоторых из них максимальная биомасса зоопланктона достигает десятков граммов в 1 *м*^{3}.

В Черном море биомасса летнего зоопланктона в разных местах резко различна (Кусморская, 1955). В прибрежных районах она, по-видимому, колеблется около 1 *г/м*^{3}, а в открытых районах в среднем на весь

продуктивный слой около 0,120 *г/м*³. В целом за среднюю биомассу зоопланктона всего Черного моря для слоя 0—100 *м* исследователи принимают величину в 0,120—0,300 *г/м*³ (Галаджиев, 1948; Водяницкий, 1954). Эта величина близка к той, какая наблюдается в Байкале при расчете на слой 0—100 *м* в относительно мелководных районах в средние по урожайности годы.

В Северном Каспии (Яшнов, 1939б) в августе-сентябре 1934—1935 гг. биомасса зоопланктона выражалась в 0,120—0,200 *г/м*³ (глубина 0—6 *м*), в Среднем Каспии в прибрежной части — в 0,100 *г/м*³ (0—35 *м*), в центральной части — в 0,02 *г/м*³ днем и в 0,190 *г/м*³ ночью, в Южном Каспии в прибрежной части — 0,300 *г/м*³ в слое 0—25 *м*, в центральной в слое 0—50 *м* в 0,015 *г/м*³ днем и в 0,150 *г/м*³ ночью (Зенкевич, 1947—1951). Биомасса зоопланктона в Северном Каспии (Кусморская, 1950) в период максимума в августе — сентябре в среднем не превышает 0,060—0,10 *г/м*³. В арктических морях биомасса зоопланктона выражается зимою в среднем в 0,052 *г/м*³, весной в 0,122 *г/м*³, летом в 0,230 *г/м*³. В Белом море наибольшая плотность зоопланктона в слое 0—25 *м* — 0,20 *г/м*³.

В юго-западной части Баренцова моря в 1928—1931 гг. в июне-августе, по В. А. Яшнову (1939а, 1940), биомасса зоопланктона колебалась от 0,076 до 0,623 *г/м*³ в слое 0—50 *м* и 0,075—0,364 *г/м*³ в слое 0—100 *м*. По данным М. М. Камшилова и др. (1958), биомасса всего зоопланктона в слое 0—50 *м* в июне-июле 1954 г. в Баренцовом море колебалась: в 20-мильной зоне Восточного Мурмана в пределах 0,745—1,340 *г/м*³; в открытых районах — 1,400—2,047 *г/м*³, в Норвежском и Гренландском морях в июне она достигала 4 *г/м*³.

Указанные величины биомассы зоопланктона намного больше, чем в Байкале в максимальный период развития в урожайные годы (0,4—1 *г/м*³ на открытых мелководьях и 0,150—0,20 *г/м*³ в глубоководных районах).

Основным компонентом зоопланктона Баренцова моря является, как известно, веслоногий рачок Calanus finmarchicus, играющий в северных морях такую же важную роль в питании пелагических рыб, как Epischura в Байкале. Этот рачок имеет в течение года (как и эпишура в Байкале) две генерации: весеннюю и летнюю. Биомасса его нарастает от весны к лету и от мелководий к более открытым районам. Максимум биомассы в прибрежных районах наступает в июне-июле. По данным М. М. Камшилова (1958), она колеблется в разные года (1952—1953) в пределах от 0,178 до 0,360—0,455 *г/м*³. При расчете годовой продукции М. М. Камшилов исходит из биомассы в 0,179 *г/м*³ и определяет ее в 0,2773 *г/м*³, что превышает исходную биомассу в 1,54 раза. Однако это лишь фактическая продукция калануса; с учетом выедания она определяется М. М. Камшиловым посредством теоретических расчетов в 1,140 *г/м*³, при максимальной биомассе в 0,7413 *г/м*³ в среднем на весь слой воды от поверхности до дна. Если рассчитать эту биомассу на верхний слой 0—50 *м*, то получается величина порядка 3 *г/м*³, что, по М. М. Камшилову, соответствует биомассе зоопланктона Северной Атлантики. Исходя из возможной годовой продукции зоопланктона (состоящего преимущественно из калануса) в 1,140 *г/м*³, М. М. Камшилов допускает, что в прибрежных районах Мурмана под 1 *км* поверхности моря может создаваться в год до 228 *т*, или 2,28 т на *га* сырой массы зоопланктона. Эта величина продукции калануса примерно в два-три раза больше, чем предполагаемая нами валовая продукция эпишуры в относительно мелководных районах Байкала.

Глава третья

О ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ, МЕЖВИДОВЫХ КОНТАКТАХ И ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЯХ МАССОВЫХ ВИДОВ ПЛАНКТОНА

Известно, что потребность в пище и пищевые взаимоотношения играют исключительно важную роль в биологии видов. В предыдущей главе отмечалось, что основными звеньями в пищевых взаимоотношениях в открытых водах Байкала являются водоросли (продуценты), веслоногий рачок эпишура (Epischura baicalensis) и молодь бокоплава Macrohectopus (основные потребители фитопланктона), затем омуль, бычки-желтокрылки, голомянки (главные потребители зоопланктона), наконец, тюлень, питающийся голомянками и бычками. Все остальные звенья имеют относительно подчиненное значение, за исключением бактерий, участвующих, с одной стороны, в процессах распада отмирающих организмов, с другой — идущих в пищу массовым мелким фильтраторам: эпишуре, коловраткам, инфузориям, по крайней мере, в летнее время.

На рис. 89 мы даем упрощенную схему пищевых взаимоотношений между наиболее важными компонентами населения толщи открытых вод Байкала. Без изучения контактов между видами, возникающих на основе пищевых отношений, невозможно найти удовлетворительное объяснение многим важным особенностям их поведения, в том числе вертикальным сезонным и суточным периодическим перемещениям. Односторонний подход к объяснению этих явлений на основе таксисов, прямого влияния света и т. д. ведет к весьма упрощенным представлениям о сложном биологическом явлении.

Изучая вертикальные сезонные и суточные миграции массовых видов планктона в оз. Байкал, мы исходим из того положения (Кожов, 1947, 1959), что интенсивность, амплитуда, период и время миграций вырабатываются у мигрирующих видов на основе пищевых взаимоотношений. Во время этих миграций осуществляются непосредственные контакты, когда потребитель находит пищу, хищник — встречается с жертвой или, наоборот, жертва находит убежище, охраняющее ее от истребления. Среди абиотических условий особенно важную роль в этих явлениях играют свет и температура. Но так как проявление этих факторов подвержено известному сезонному и суточному ритму, то и в вертикальных перемещениях гидробионтов вырабатываются периодичность и ритмика. Со временем они закрепляются как врожденные, физиологически необходимые реакции, в реализации которых периодические изменения факторов внешней среды (света, температуры и т. д.) играют, главным образом, лишь сигнальную роль.

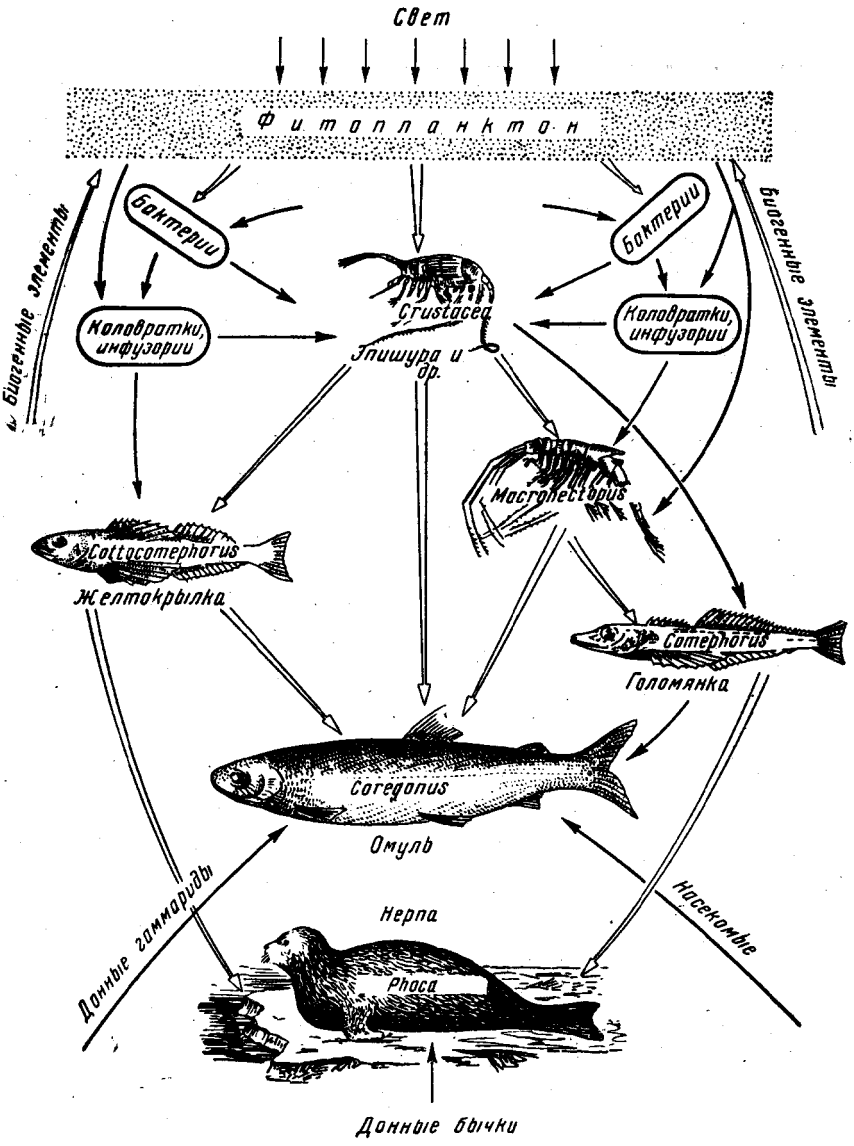


Рис. 89. Схема пищевых связей в толще вод открытых районов Байкала. Двойные линии — главные связи, тонкие — второстепенные

Аналогичные положения о причинах и биологическом значении вертикальных миграций зоопланктона развивает И. И. Николаев (1950). Он считает, что суточные вертикальные миграции водных организмов как всякое биологическое явление, несомненно, следует рассматривать прежде всего с точки зрения приспособительного значения для вида. Планктоноядные рыбы и некоторые другие высокоорганизованные формы, а также планктоноядные беспозвоночные, уничтожающие в дневное время планктон в верхнем слое воды, являются основным фактором отбора в образовании суточных вертикальных миграций — как защитного приспособления планктических организмов.

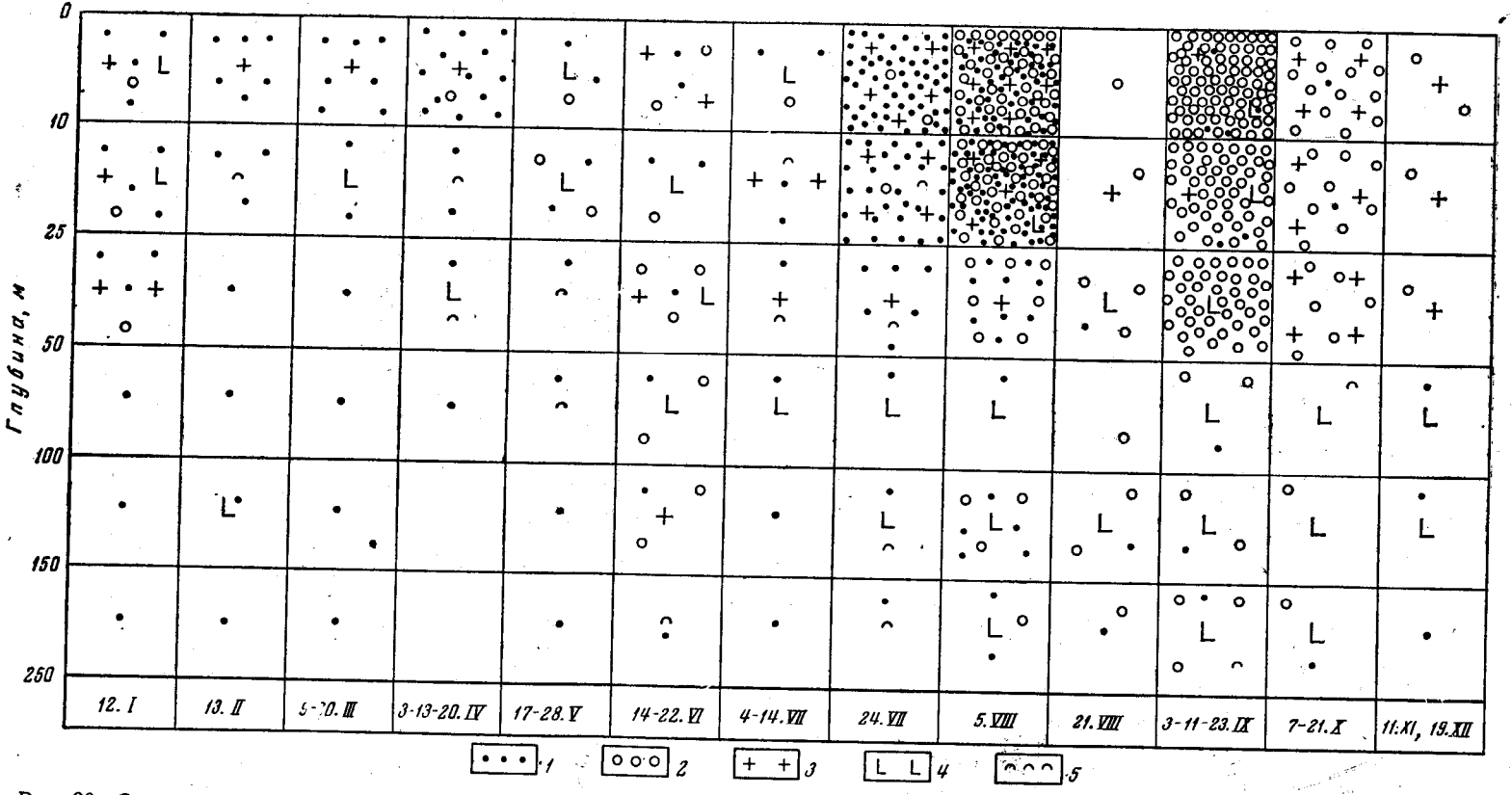


Рис. 90. Схема вертикального распределения Cyclops kolensis var. baicalensis в слое 0—250 *м* в 1950 г. (мелозиряный год) в районе Б. Котов, в 1,5 *км* от берега, над глубиной 600—800 *м* в светлое время суток. Материал получен обловом количественной сетью из газа № 50—55.

1 — науплиусы; *2* — копеподиты; *3* — половозрелые (каждый значок означает 1000 экз. в 1 *м*³). Менее 500 экз. в 1 м³; *4* — половозрелые; *5* — копеподиты

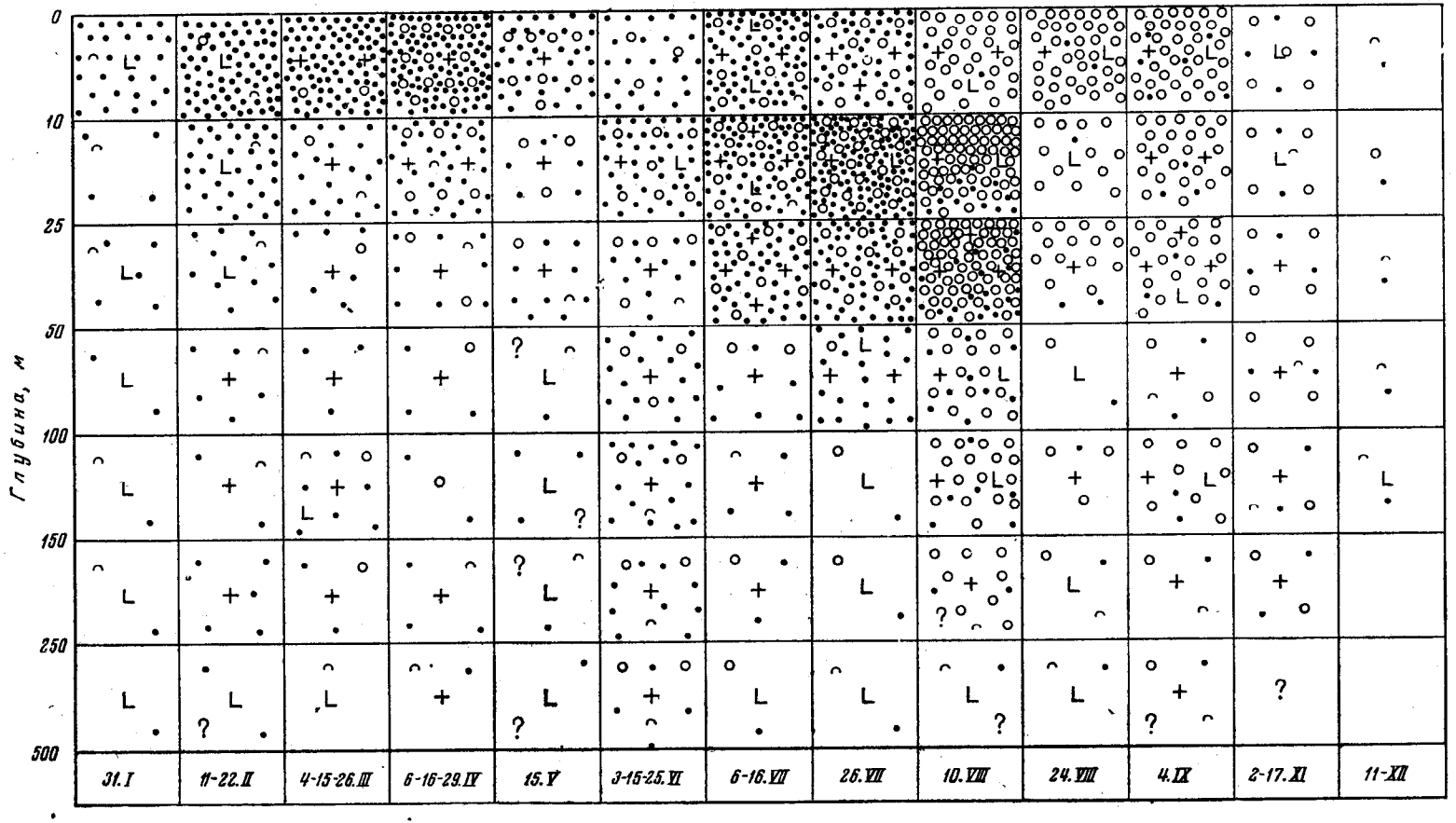


Рис. 91. Схема вертикального распределения Epischura baicalensis в слое 0—500 *м* в 1954 г. в районе Б. Котов, в 1,5 *км* от берега, над глубиной 600—800 *м*, в светлое время суток. Обозначения те же, что и на рис. 90

На приспособительное защитное значение вертикальных суточных миграций планктонных рачков в Черном море указывает А. П. Кусморская (1954). С таких же позиций рассматривает это явление Б. П. Мантейфель (1959а, б). Он пишет, что верхние слои воды моря (от поверхности до глубины 30—50 *м*) представляют собой единство

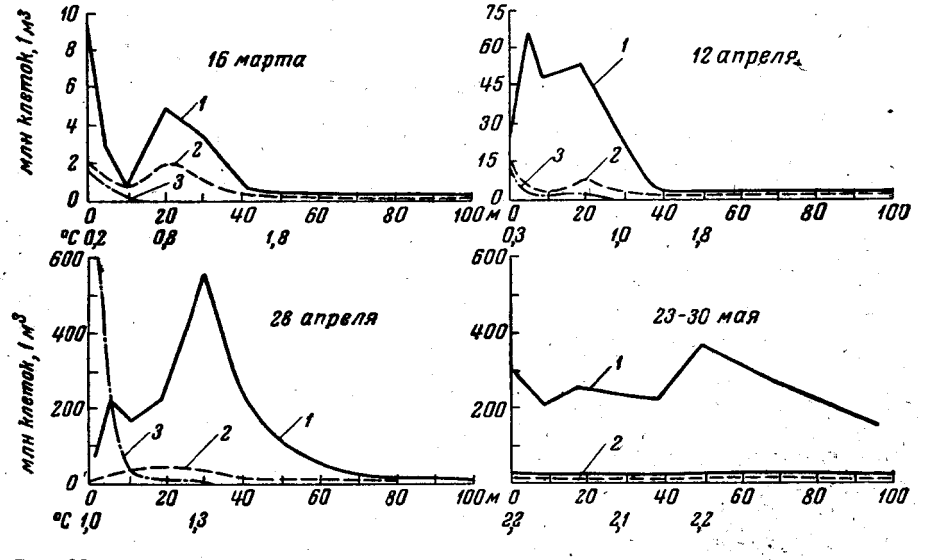


Рис. 92. Вертикальное распределение главнейших форм фитопланктона в открытом Байкале в районе Б. Котов в 1950 г.

1—мелозира; *2*—синедра и прочие диатомеи; *3*—перидинеи (составлено по материалам Антиповой)

противоречивых факторов для планктонных животных; являясь световой продуктивной зоной, эти слои весьма богаты пищей для них, но именно здесь их в массах уничтожают так называемые зрительные планктофаги. Зависимость истребления планктона «зрительными» планктофагами от величины подводной освещенности экспериментально доказана в работе И. И. Гирса (1959). Миграции водных (и других) животных — это сложный процесс, понять закономерности которого можно, лишь исходя из неразрывной связи явлений с выделением ведущих связей — преимущественно биотических — и рассматривая их с позиций диалектического единства и борьбы противоположностей.

Б. П. Мантейфель различает в море по вертикали следующие зоны: 1) верхний световой слой (от поверхности до 30—50 *м*) — слой продуцирования органического вещества, богатый пищей для зоопланктона и служащий местом его основного откорма. В то же время в этом слое происходит массовое уничтожение зоопланктона в светлое время суток; 2) нижний слой (ниже 100—200 *м* глубины), постоянно слабо освещенный, с низкой кормностью, слой густых сумерек и сохранения зоопланктона от истребления.

Каждый сезон года по условиям жизни имеет свои особенности. Поэтому естественно ожидать, что вертикальное распределение тех или иных видов в разные сезоны года будет весьма различным. Это мы ясно видим на примере распределения эпишуры, циклопов и массовых видов фитопланктона (рис. 90, 91, 92).

Ниже мы излагаем результаты наблюдений над вертикальными перемещениями в Байкале важнейших видов байкальского планктона в разное время года и в разное время суток.

Январь-февраль (первая половина подледного периода)

В январе всюду в Байкале образуется ледовый покров. В течение первых двух-трех недель после ледостава толщина его около 20—30 *см*, но уже в феврале она достигает 50—70 *см*, причем, как правило, снега на льду сначала бывает очень мало, так как он сдувается ветрами и накапливается в виде сугробов лишь среди торосистых участков. В результате обнажаются обширные окна, сквозь которые через прозрачный лед свободно проникает солнечный свет. Температура воды подо льдом в верхних слоях в рассматриваемый период понижена до немногих долей градуса. На глубине 50 *м* она около 1°, в слое 200—250 *м* — 3,6°. В табл. 38 даются сведения о важнейших факторах водной среды в подледный период в районе Больших Котов.

В январе-феврале начинается вегетация весенних водорослей, главным образом перидиней и диатомей. Наибольшее их количество в рассматриваемый период скапливается в слое 0—10 *м*, с максимумом плотности под самым льдом. В зоопланктоне в это время преобладают молодые науплиусы эпишуры зимней генерации. Они концентрируются в основной массе в зоне фотосинтеза (рис. 91). Здесь же обнаруживаются байкальские формы коловраток и инфузорий.

Потребители ракового планктона в январе-феврале в верхних слоях не появляются. Омуль и бычки-желтокрылки в это время зимуют на склоне мелководий на глубинах около 150—300 *м*. Бокоплав макрогектопус живет в глубоких слоях воды вплоть до придонных.

Науплиусы эпишуры в январе-феврале круглые сутки в основной массе (60—80%) [1] держатся в слое 0—10 *м*, а в условиях значительной заснеженности ледового покрова — в слое 0—5 *м*. В наиболее светлое время суток более густые скопления рачков образуются под самым льдом (Мазепова, 1952б, 1957), ночью концентрация рачков здесь уменьшается. В этих периодических скоплениях подо льдом (в слое 0—2 *м*) участвуют не более 15—20% общей численности рачков. Амплитуда их суточных миграций в среднем не превышает 10 *м*.

Копеподитные стадии эпишуры круглые сутки держатся несколько глубже науплиусов (рис. 93). Частичный их подъем кверху в слой 0—2 *м* замечается после полудня, около 15 час., т. е. еще в светлое время суток, за два часа до захода солнца. Повышенные концентрации удерживаются здесь до 20—21 часа, после чего рачки несколько рассеиваются. Около 8 час. утра (перед восходом солнца) наблюдается новое кратковременное повышение концентрации в верхнем двухметровом слое. В миграциях (в подъемах и опусканиях) участвует около 30—35% общей численности рачков. Амплитуда их миграций в среднем 10—15 *м*.

А. А. Захваткин (1932) указывал на наличие вертикальных суточных миграций в зимнее время некоторых видов коловраток. По нашим наблюдениям, в январе-феврале коловратки рассеяны в слое 0—30 *м*, и суточные миграции их выражены крайне слабо.

У бокоплава Macrohectopus вертикальные суточные миграции в январе-феврале имеют место, но с трудом поддаются учету при применении обычных количественных сетей. Он предпочитает жить в это время в слоях около 150—250 *м*. По А. А. Захваткину и по нашим наблюдениям, а также по наблюдениям Е. П. Николаевой (устное сообщение), лишь часть рачков поднимается вечером в подледный слой и продолжает держаться здесь до рассвета.

Сколько-нибудь ясных вертикальных суточных перемещений у голомянок и у пелагических бычков в январе-феврале не замечается.

[1] Здесь и всюду ниже % численности мигрирующей эпишуры и циклопов высчитан от общей их численности в слое 0—50 *м*.

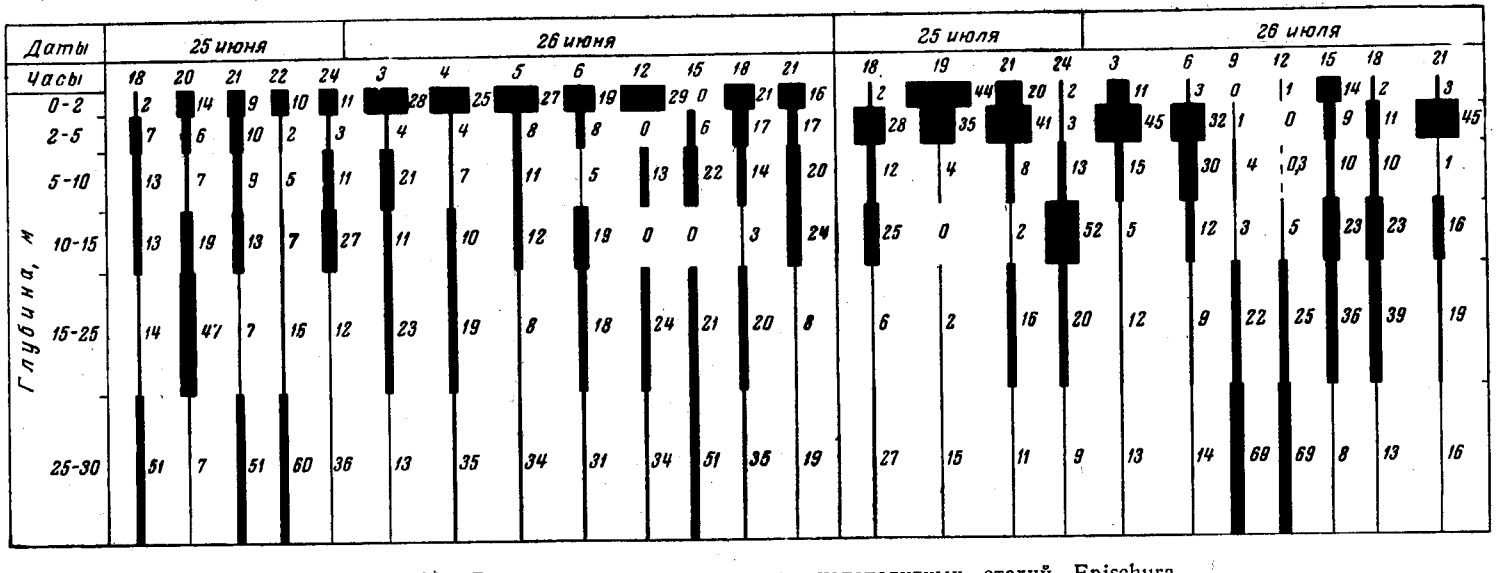


Рис. 93. Вертикальное распределение копеподитных стадий Epischura baicalensis в разное время суток в районе Б. Котов 25—26 июня и 25—26 июля 1956 г. в слое 0—50 *м*. На этом и следующем рисунке цифры показывают численность рачков в процентах от общей численности; площадь зачерненных участков пропорциональна этой величине

Март-апрель (вторая половина подледного периода)

Температура воды в слое 0—50 *м* в марте, по сравнению с предыдущим периодом, меняется мало. Но с середины апреля верхний слой до 5—10 *м*, за исключением самого последнего слоя, нагревается уже до 1,0—1,4°, и на этом уровне устанавливается относительная гомотермия в верхнем пятидесятиметровом слое (см. табл. 38). Толщина льда достигается в марте 80—120 *см*, с середины апреля она начинает уменьшаться. Мощность снегового покрова увеличивается до 5—10 *см*. В апреле снег подтаивает и спаивается со льдом, в результате условия проницаемости света через ледовый покров значительно ухудшаются, хотя светлый период суток удлиняется и сила освещения над льдом увеличивается. В марте-апреле весенние водоросли, особенно перидинеи и диатомеи, продолжают развиваться с большей интенсивностью, насыщенность ими зоны фотосинтеза увеличивается (рис. 92). Однако наибольшая концентрация водорослей наблюдается лишь в самом верхнем двухметровом слое воды.

У эпишуры преобладают в марте-апреле старшие возрасты науплиусов и разные стадии копеподитов зимней генерации. Максимальная численность рачков в марте обнаруживается круглые сутки в слое 10—25, 10—50 *м*, т. е. несколько глубже, чем в феврале, что совпадает с расширением зоны массового обитания водорослей.

Повышенные концентрации эпишуры в слое 0—2 *м* наблюдаются опять-таки после полудня, еще в светлое время суток. Рачки поднимаются в верхний слой под самый лед главным образом из слоя 2—10 *м*, тогда как концентрация их в слое 15—25 *м* круглые сутки остается почти неизменной. В миграциях участвуют не более 10—15% общей численности науплиусов и еще меньший процент копеподитов. Около половины общего числа последних круглые сутки держится в слое около 50 *м* и можно говорить лишь о слабой тенденции их к перемещению в подледный слой в светлое время суток. Половозрелые самки в основной массе продолжают оставаться на глубине около 150—250 *м* и глубже. Ясных миграций у них подметить не удается.

Изучение Г. Ф. Мазеповой (1952, 1957) миграций циклопов показало, что концентрация их под самым льдом зимой меняется в зависимости от освещенности. При наличии снежного покрова они днем концентрируются под самым льдом, ночью рассеиваются в более глубоких слоях. На свободных от снега участках под прозрачным льдом количество рачков днем резко уменьшается, а к середине ночи увеличивается. В условиях же яркого лунного освещения количество рачков под льдом в таких участках и ночью уменьшается.

Усиление вертикальных миграций у эпишуры замечается в самом конце подледного периода — в апреле, когда значительная часть рачков зимней генерации превращается в половозрелую стадию, вследствие чего увеличивается, очевидно, и потребность в более интенсивном питании. Рачки всех возрастных стадий эпишуры в основной массе продолжают держаться в это время круглосуточно в слое 15—50 *м*. После полудня до 20% общего количества науплиусов поднимаются в слой 0—2—0—5 *м*. У копеподитов повышенные концентрации в слое 0—2 *м* наблюдаются не только днем, но и вечером и утром.

Макрогектопус в марте-апреле в основной массе продолжает держаться круглые сутки в слоях 150—250 *м*. Вертикальные их миграции в верхние слои в апреле, по-видимому, несколько более интенсивны нежели в феврале-марте. В слоях 0—50 *м* их молодь появляется в темное время суток, образуя повышенные скопления в слое 0—10 *м*.

Коловратки в марте-апреле держатся, как и прежде, довольно рассеянно в слое 0—30 *м*, с некоторым увеличением концентрации в верхнем

Таблица 38

Важнейшие факторы водной среды в подледный период по наблюдениям в 1,5 *км* от берега над глубиной около 1000 *м* в районе Больших Котов (1955—1956 гг.)

Факторы	Январь, середина	Февраль, середина	Март, середина	Апрель, 1-я декада	Апрель, 3-я декада
Толщина льда, *см*	20—40	50—80	80—110	80—60	60—40
Толщина снега, *см*	Очень небольшая	Небольшая	5—10	Снег спаян со льдом	Снег спаян со льдом
Восход солнца (в точке наблюдений) *	Около 9 час.	Около 8 час.	Около 7 час.	6 час. 30 мин.	Около 6 час.
Закат солнца	» 17 »	» 18 »	18 час. 30 мин.	19 час. 10 мин.	19 час. 30 мин.
Продолжительность дня	8 час.	» 10 »	11 час. 30 мин.	12 час. 40 мин.	13 час. 30 мин.
Продолжительность светового периода (освещенность более 1 люкса)	9 час. 40 мин.	» 11 »	13 час. 40 мин.	14 час. 20 мин.	15 час.
Максимальная освещенность на льду в тысячах люксов в полдень	12	17	35—44	55	58
Видимость диска Секки днем, *м*	20—30	15—25	7—8	8—14	10—12
Температура воды °С					
0 *м*	0,1	0,1	0,3	0,8—1	1,4
5 *м*	0,3	0,3	0,5—0,8	1,0—1,4	1,4
20 *м*	0,4	0,4	0,8	1,0	1,2
50 *м*	1,3	1,0	1,3	1,2—1,3	1,2
250 *м*	3,4	3,6	3,6	3,6	3,3
Слой максимальной концентрации водорослей	0—2=0—5	0—2=0—5	0—2=0—5	0—2=0—5	0—2=0—5

* Время захода и восхода солнца не всегда удавалось точно (до минут) фиксировать вследствие облачности или тумана.

пятиметровом слое, причем в светлое время суток наблюдается некоторое увеличение концентрации в слое 0—2 *м*.

Из пелагических рыб половозрелые бычки-желтокрылки, поднимаясь из глубины, идут в конце подледного периода к берегам для икрометания. При этом движении они придерживаются, по-видимому, верхних подледных слоев и питаются накапливающимися здесь рачками. Омуль медленно перемещается от мест зимовок к берегам обширных мелководий, но это передвижение происходит, главным образом, в придонных слоях воды, причем питание омуля в период подхода к берегам весьма ослаблено.

Май-июнь (переходный к лету период)

Вскрытие озера от льда вносит резкие перемены в условия жизни обитателей толщи вод. Важнейшими новыми факторами в этот период являются: интенсивное прогревание верхнего слоя воды, резкое усиление конвективного и ветрового перемешивания и увеличение освещенности верхних слоев. Температура воды в мае в верхнем 50-метровом слое колеблется около 2—3°, а 20—25 июня в южной части Байкала наступает гомотермия на уровне 3,6—3,8°. Солнечные лучи при свойственной байкальским водам высокой прозрачности (в июне до 30 *м* и больше) глубоко проникают в толщу вод. К тому же продолжительность дня и сила инсоляции увеличиваются (см. табл. 39).

Именно этот период является явной гранью между весной и летом в жизни планктона. Весенние формы водорослей после прогревания поверхностного слоя выше 4—5° опускаются в глубокие слои и рассеиваются в толще вод. Это опускание идет очень медленно и еще в июле встречаются густые скопления отмирающих зимне-весенних форм и особенно мелозиры на глубине 200—300 *м*.

Зоопланктон (эпишура, коловратки, инфузории) в мае-июне также рассеивается и более половины общей численности массовых видов находятся теперь глубже 50-метровой изобаты (рис. 90, 91). Мелкие формы зоопланктона рассеиваются в толще вод, по-видимому, пассивно, благодаря интенсивному конвективному и ветровому перемешиванию воды. Половозрелые же особи эпишуры и старшие копеподитные стадии, вероятно, активно опускаются вслед за погружающимися скоплениями водорослей, интенсивно питаясь ими и развивающимися здесь за счет скопления водорослей бактериями. Конечно, эта часть зоопланктона никакого участия в суточных вертикальных миграциях принимать вообще не в состоянии.

Рассмотрим эти явления подробнее. В слое 0—50 *м* круглые сутки обнаруживается меньше половины общей численности рачков эпишура в слое 0—250 *м*. Большая часть половозрелых самок в это время вообще предпочитает глубокие слои, где они усиленно питаются и рождают молодь новой весенне-летней генерации. Науплиусы обнаруживают тенденцию к подъемам вверх из центра их распространения (10—25 *м*) в вечерние часы сразу после захода солнца. В подъеме в слой 0—2 *м* участвуют, по-видимому, не более 20—25% общей численности рачков в слое 0—50 *м* и 10—12% их численности в слое 0—250 *м*.

Наибольшая концентрация копеподитных стадий круглые сутки обнаруживается в слоях 10—50 *м*. К 21 часу концентрация их в слое 0—2 *м* несколько увеличивается, зато в слое 2—5 *м* разрежается. В подъеме кверху участвуют, по-видимому, не более 25% общей численности рачков в слое 0—50 *м* или 12% численности в слое 0—250 *м*. После некоторого рассеивания в середине ночи наблюдается очень слабое, с трудом учитываемое, увеличение концентрации в слое 0—2 *м* в утренние часы.

Таблица 39

Важнейшие факторы водной среды в весенне-летний период 1956 г. в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега

Факторы	Май 23—26	Июнь 25—26	Июль, 3-я декада	Август 15—25
Восход солнца	5 час. 30 мин.	Около 5 час.	Около 5 час. 20 мин.	Около 6 час. 30 мин.
Заход »	20 » 20 »	20 час. 54 мин.	» 20 » 00 »	» 19 » 00 »
Длительность дня	14 » 50 »	Около 16 час.	» 14 » 40 »	» 12 » 30 »
Длительность светового периода (освещенность более 1 люкса)	17 » 20 »	18 час. 30 мин.	» 17 » 00 »	» 15 » 00 »
Максимальная освещенность над водой в тысячах люксов в полдень	—	103	90	80
Видимость диска Секки днем, *м*	15—20	15—25	9	8—6
Видимость диска Секки в полночь, *м* (безлунная ночь)	—	3—4	—	—
При полной луне	—	8	—	—
Температура воды 0 *м*	1,6	3,7	6,9	14—16
5 *м*	1,6	3,6—3,5	5,0	13,0
10 *м*	1,6	3,5	4,6	10,6—13,0
20 *м*	1,6	3,5	4,5	11,5
50 *м*	1,7	3,5	4,2	5,4
Слой максимальной концентрации водорослей	Рассеяние в слое 0—200 *м*, некоторое увеличение плотности в слое 0—2 *м*, 0—5 *м*		Рассеяние в слое 0—50 *м* с некоторым увеличением плотности в слое 0—2 *м*	от 0 до 2 —10 *м*

В июне, в условиях полной весенней гомотермии (по материалам за 25—26 июня 1956 г.) процент мигрирующих кверху науплиусов совсем ничтожен — не более 3—5% от общей их численности в слое 0—250 *м*. Круглые сутки рачки более или менее равномерно рассеяны в толще вод, но преимущественно в слое 5—25 *м*, где обнаруживается до 40—60% общей их численности. Лишь незначительное повышение концентрации в верхнем 0—2-метровом слое имеет место в вечерние часы (18—20 час.), затем в полночь и ранним утром (5—6 час.).

Суточные вертикальные перемещения у коловраток и у бокоплава макрогектопуса в мае-июне выражены также слабо.

Если стоять на той точке зрения, что свет является чуть ли не единственным регулятором суточных вертикальных миграций, то следовало ожидать их резкого усиления после освобождения озера от ледового покрова. Однако приведенные выше факты явно противоречат этому положению: миграции в июне выражены даже слабее, чем в подледный период.

Июнь — время массового подхода омуля к берегам обширных мелководий. Здесь лето начинается ранее и зоопланктон развивается быстрее. Ранее должен возникать там и летний тип вертикальных миграций, о котором будет сказано ниже. Омуль густыми косяками продвигается вдоль берегов мелководий в поисках участков с прогретой до 8—12° водой, богатой планктоном. Но в открытых глубоководных районах, где вода еще холодна даже у берегов, а планктон беден, омуль в июне не появляется.

Половозрелые бычки-желтокрылки в мае-июне продолжают откладывать икру вдоль открытых берегов на каменистых банках. Молодые возрастные группы предпочитают придонные слои на свале мелководий, от которых, как и омуль, постепенно подвигаются к берегам.

Лето (вторая половина июля, август, сентябрь)

Наиболее характерными факторами для лета являются яркая освещенность, относительно высокие температуры верхнего слоя воды и резкая прямая температурная слоистость; прекращение конвективного перемешивания и резкое усиление горизонтальных течений с выходом на поверхность вдоль подветренных берегов холодных глубоких вод, особенно после сильных штормов и бурь северо-западного направления.

В конце июля температура верхних слоев воды (0—5 *м*) в открытых районах достигает 8—10°. На глубине около 5—8 *м* в это время нередок резкий температурный скачок (например, с 10 до 6—5°), на глубине 50 *м* температура держится на уровне около 4—4,5°. В августе температура верхнего слоя даже в глубоководных районах достигает 12—13°, а в некоторые годы 15—16°, а на глубине 10 *м* — 8—10°. В сентябре верхние слои начинают охлаждаться, тогда как температура глубинных слоев продолжает нарастать. Освещенность верхних слоев воды постепенно к концу лета уменьшается параллельно сокращению светового периода и уменьшению прозрачности воды с 20—30 *м* (в июне) до 6—10 *м* (в августе-сентябре.).

В июле в глубоководных районах продолжается отмирание весенних водорослей и медленное их погружение. На мелководьях отмирание завершается раньше. На смену отмирающим весенним формам водорослей появляются летние формы, в том числе синезеленые. Основная их масса концентрируется в верхних прогретых слоях (0—2 *м*, 0—5 *м*). С глубиной численность живых водорослей уменьшается, но в слоях 10—20 *м* она еще довольно высокая. Значительное количество опускающихся летне-осенних диатомей обнаруживается и в более глубоких слоях, вплоть до 150 *м* и глубже.

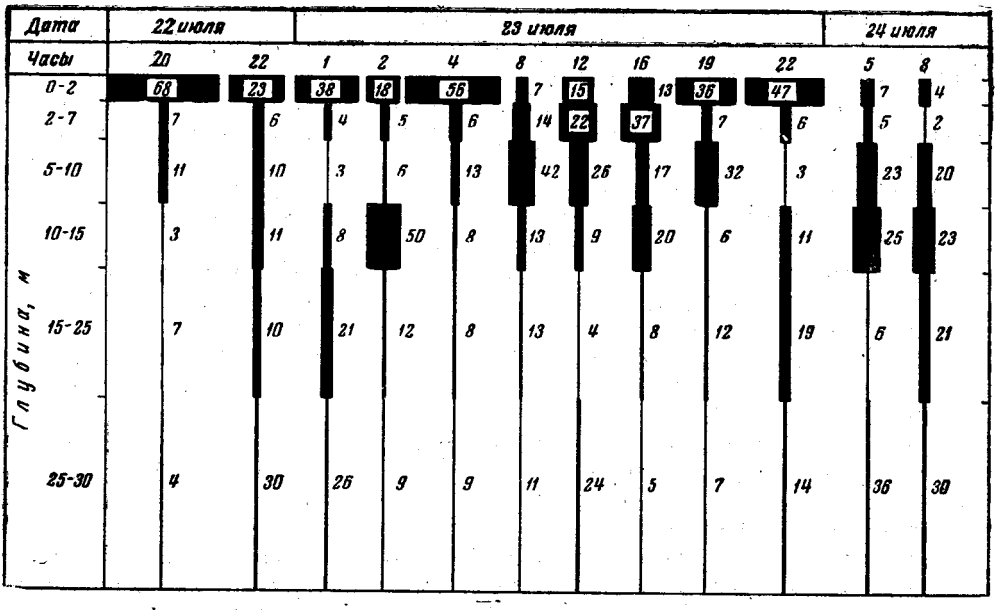


Рис. 94. Вертикальное распределение копеподитных стадий Epischura baicalensis в разное время суток 22—24 июля 1955 г., в процентах от общей численности в слое 0—50 *м*

Летом в открытых водах развивается значительное количество бактерий, наибольшая плотность которых наблюдается в слое 10—25 *м*. В августе слой наибольшей плотности бактерий охватывает глубину от 0 до 50 *м* (рис. 80).

У эпишуры июль — период максимальной численности науплиусов летней генерации. Летом эта молодь быстро растет и поэтому нуждается в интенсивном питании.

В июле — центром максимальной численности науплиусов (до 50—60% общей численности) являются глубины 15—25 *м*, копеподитов — 10—15 *м*. Отсюда рачки около 17 час. начинают подниматься кверху. Максимальные плотности (рис. 94, 95) в слое 0—2 *м* приходятся на вечерние часы (19—21 час.), затем на раннее утро (около 4 час.). В наиболее темный период ночи замечается уменьшение концентрации рачков в самом верхнем слое воды. В миграциях участвуют до 20—25% науплиусов и до 40—70% копеподитов из числа обитающих в слое 0—50 *м*. Густые концентрации рачков в слое 0—2 *м* сохраняются непрерывно до 4—5 час. утра, т. е. примерно в течение 7 час. (рис. 93, 94).

В августе зоной массового обитания науплиусов и копеподитов, как и в июле, в течение круглых суток являются глубины 0—15 *м*, 0—25 *м* (рис. 91). Подъем науплиусов в верхний слой намечается на закате солнца, около 19 час., копеподитов — около 17—18 час., т. е. за час-полтора до заката солнца. К 21—22 час., т. е. через два-три часа после заката, концентрация рачков в слое 0—2 *м* становится максимальной и выражается обычно сотнями тысяч экземпляров в 1 $м^3$ (до 80% общей численности рачков в слое 0—15 *м*). Повышенные плотности в слое 0—2 *м* удерживаются в течение всего темного периода суток.

В облачные дни и в туман миграции рачков выражены значительно слабее, чем в ясные дни.

На рассвете копеподиты, как и науплиусы, покидают верхний слой и к 8—9 час. рассеиваются в толще вод, образуя скопления в слое 5—

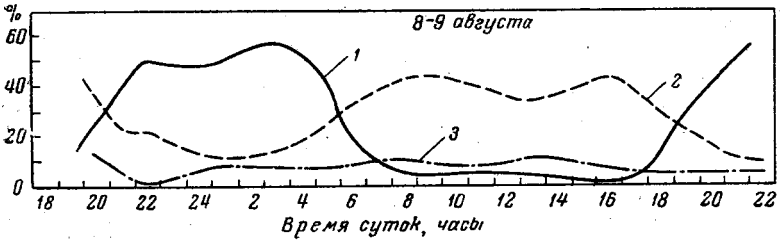


Рис. 95. Суточные колебания численности копеподитных стадий Epischura baicalensis 8—9 августа 1955 г. в процентах от общей численности в слое 0—50 *м*

1 — в слое 0—5 *м*; *2* — в слое 10—15 *м*; *3* — в слое 25—50 *м*

15 *м*. Наверху в слое 0—2 *м* днем обнаруживается их не более 2—5% общей численности рачков.

В сентябре суточные перемещения рачков весьма сходны с теми, что наблюдаются в июле.

Циклопы (Cyclops kolensis var. baicalensis) в годы их массового развития летом круглые сутки придерживаются более высоких горизонтов, чем эпишура. Как и последние, циклопы совершают интенсивные периодические суточные перемещения вечером кверху, а утром в более глубокие слои. В наиболее темное время суток также наблюдается некоторое уменьшение концентрации в верхнем двухметровом слое и восстановление ее в предутренние часы.

Среди коловраток тенденция к суточным перемещениям летом в более ясной форме наблюдается у Filinia longiseta и у Notholca longispina. В темное время суток наиболее плотные их скопления обнаруживаются в слое 0—2 *м*, 0—5 *м*, днем же центр обитания перемещается на глубины 5—15, 5—25 *м*.

У бокоплава макрогектопуса летом вертикальные суточные миграции протекают весьма интенсивно. По данным А. Захваткина (1932), днем максимальные скопления макрогектопусов наблюдаются в зоне глубин 100—200 *м*. Ночью картина резко меняется. Главная масса макрогектопусов (до 50—60% и более их общей численности в слое 0—500 *м*) скапливается в поверхностном слое. Подъем совершается вечером между 19 и 21 час., а опускание утром, с первыми проблесками зари.

По нашим наблюдениям, в первую половину ночи скопления рачков близко от поверхности бывают настолько густыми, что их можно обнаружить даже невооруженным глазом. Рыбаки при постановке плавных омулевых сетей в открытых водах Байкала нередко руководствуются наличием на поверхности вод густых скоплений этого рачка, которого они называют юром. В подъемах в верхний слой участвуют, по-видимому, не менее 50—60% макрогектопусов из общей их численности в слое 0—500 *м*. Остальные остаются в глубоких слоях.

Лето является периодом массового потребления ракового планктона рыбами-планктофагами — омулем и бычком-желтокрылкой. За эпишурой охотится также бокоплав макрогектопус, молодь голомянок и бычка-черногривки. Макрогектопус и молодь бычков сами являются жертвами омуля и взрослых бычков.

Горизонтальные нагульные миграции омуля и бычков с середины июля по сентябрь включительно происходят исключительно в верхних прогретых и богатых жизнью слоях воды. Пути миграций омуля совпадают с повышенными концентрациями ракового планктона. В июле происходит массовое отрождение молоди бычков-желтокрылок. Тучами плавает эта молодь сначала вдоль берегов, а затем и в более открытых

районах, истребляя громадное количество зоопланктона. Летом участки Байкала, где в течение продолжительного времени происходит жировка омуля и бычков-желтокрылок, бывают явно «очищены» от ракового планктона, что неоднократно приходилось наблюдать, например, в таких районах, как Малое море.

Обобщая приведенные данные, мы приходим к следующим положениям и выводам.

В подледный период развитие фитопланктона и увеличение численности его основных потребителей (эпишура, некоторые коловратки и инфузории) идет параллельно, причем контакт между ними может осуществляться в пределах всей зоны фотосинтеза, постепенно расширяющейся по мере развития водорослей. Однако наибольшие плотности фитопланктона имеют место в самом верхнем подледном слое. В связи с этим здесь наблюдаются сгущения потребителей фитопланктона — рачков и коловраток, но лишь в течение ограниченного времени, главным образом в послеполуденные часы. Однако в подледный период, в условиях очень низкой и почти выровненной в слое 0—50 *м* температуры, периодические перемещения рачков вверх выражены слабо.

После вскрытия Байкала от льда, в переходный к лету период (май-июнь), происходит общее рассеивание фито- и зоопланктона в слоях воды от поверхности до 100—150 *м* и глубже. Благодаря этому контакт между водорослями и их потребителями может происходить во всем этом слое. Мелкие рачки, коловратки, инфузории в этот период в основной массе рассеиваются глубже верхнего 50-метрового слоя и не в состоянии совершать ежесуточные подъемы в верхний слой. Интенсивность вертикальных суточных миграций рачков и других компонентов планктона оказывается совсем ничтожной. Зато она резко возрастает летом, когда в миграциях участвуют уже до 70—80% общей их численности. Это возрастание идет параллельно повышению температуры и резкой ее слоистости, тогда как освещенность воды и прозрачность по сравнению с маем-июнем заметно уменьшаются.

Наиболее густые концентрации водорослей в это время наблюдаются в слое от 0—2 *м* до 0,5 *м*. Здесь и осуществляется, в основном, контакт между фито- и зоопланктоном вечером перед заходом солнца.

Верхний, богатый жизнью, слой воды является летом основным пастбищем для главных потребителей зоопланктона — омуля и бычков-желтокрылок. Эти рыбы, как и многие другие планктофаги (Бабурина, 1955), пользуются в поисках добычи главным образом зрением. Лишь взрослые омули фильтруют воду, насыщенную зоопланктоном. Но и для них зрение играет, по-видимому, немаловажную роль. Противоречие между потребностью рачков в обильной пище в виде водорослей, концентрирующихся преимущественно в самом верхнем, ярко освещенном слое, и угрозой их истребления в этой же зоне врагами разрешается развитием инстинкта вертикальных миграций. У рачков вырабатывается потребность жить в сумеречных условиях освещения, которые, позволяя им интенсивно питаться на их пастбище, в то же время обусловливают относительную их невидимость, предохраняющую от выедания. Для сохранения рачков от выедания важно также ограничение времени пребывания их на пастбище в верхнем слое воды 6—8 часами, тогда как остальное время суток рачки живут в более глубоких слоях и рассеянно, и поэтому мало доступны для врагов. Однако вырабатывающаяся исторически склонность рачков пребывать в условиях сумеречной освещенности не является абсолютной. Как мы видели, в некоторые периоды года большая часть рачков круглые сутки удерживается в зоне сохранения и не мигрирует. Даже летом, в период интенсивных миграций некоторая часть их остается круглые сутки в глубинах. Очевидно, для импульса к миграциям очень важно физиологическое состояние животного, на-

пример, степень накормленности, преднерестовые изменения в потребности в пище и т. д. Нередко наблюдается также, что некоторая часть рачков даже летом удерживается днем в самом верхнем, ярко освещенном слое. По поводу таких явлений у морских планктеров Б. П. Мантейфель (1959а) пишет: «Организмы в ряде случаев вынуждены оставаться днем в верхних освещенных слоях воды, когда они сами или их потомство нуждаются в постоянном усиленном питании. Для Calanus finmarchicus это — период размножения».

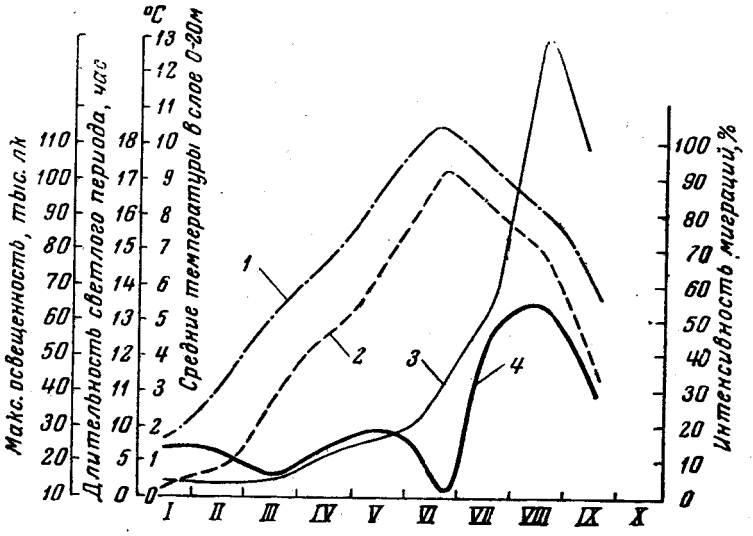


Рис. 96. Сезонные изменения температуры воды, освещенности и интенсивности вертикальных миграций копеподитных стадий Epischura baicalensis в районе Б. Котов в 1955—1956 гг.

1 — длительность светлого периода в часах (освещенность более 1 *лк* над водой в точке наблюдений); *2*— максимальная освещенность в тыс. *лк* в середине дня над водой; *3* — средняя температура воды в слое 0—20 *м*; *4* — интенсивность миграций эпишуры, %

Таким образом, явления вертикальных миграций нельзя объяснять, исходя лишь из теории тропизмов и прямого вредоносного влияния света на мигрирующих животных. Б. П. Мантейфель (1959а) правильно подчеркивает, что «роль света при вертикальных миграциях планктона прежде всего следует рассматривать как сигнал опасности возможной демаскировки. Очевидно, избегание света — это безусловный рефлекс, проявляющийся у животных в определенном возрасте и при определенных сочетаниях внутренних и внешних факторов».

На рис. 96 показаны изменения максимальной освещенности над водой в люксах, длительность светлого периода в течение суток, средняя температура воды для слоя 0—20 *м* и изменения интенсивности вертикальных суточных миграций копеподитных стадий эпишуры в период наших наблюдений.

Из этих данных ясно видно, что максимальная интенсивность вертикальных миграций рачков совпадает с максимумом средних температур воды и приходится на июль-август, когда освещенность воды и длительность светлого периода уже уменьшаются, зато потребность в пище увеличивается. С другой стороны, период максимальной интенсивности вертикальных миграций массовых видов зоопланктона совпадает с нагульным периодом планктоноядных рыб.

На основе периодичности массовых скоплений зоопланктона в верхних слоях воды вырабатывается суточная ритмика в питании рыб планк-

тофагов, что, например, ясно проявляется у байкальского омуля, предпочитающего кормиться преимущественно в вечерние сумерки, а также утром, на заре.

Острота зрения у рыб-планктофагов, позволяющая им отыскивать скопления планктона при очень ослабленном освещении, не противоречит высказанным выше положениям о приспособительном значении вертикальных миграций у поедаемых ими рачков. Нужно полагать, что сама острота зрения вырабатывается у планктофагов в связи с необходимостью видеть жертву в условиях слабого освещения. Здесь имеет место двусторонний процесс приспособления к биотическим условиям жизни. Жертва вырабатывает средства защиты от истребления, потребитель совершенствует средства обеспечить себе пищу.

ИСТОРИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА БАЙКАЛА

Глава первая

О ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ БАЙКАЛЬСКОЙ КОТЛОВИНЫ И О ВАЖНЕЙШИХ РЕЗУЛЬТАТАХ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В настоящей главе укажем на главнейшие положения, высказанные по проблеме истории Байкала геологами и палеонтологами в результате исследований, произведенных, главным образом, в последние десятилетия.

О ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ БАЙКАЛА

По единодушному мнению геологов и палеонтологов, Забайкалье и Прибайкалье еще в палеозойскую эру вступили в континентальный период развития. Лишь в юрский период мезозойской эры (нижняя и средняя юра) море заходило в пределы Забайкалья из области морских бассейнов восточной части Азии. Длинный морской залив в юрский период простирался вдоль современных рек Шилки и Онона (бассейн Амура), доходя до 115° восточной долготы, в 450 *км* восточнее современного Байкала (Соколов, 1936; Пресняков, 1940).

Предполагается, что в юрский период на месте Восточного Саяна и южной части Байкала была горная страна, с которой стекали реки в обширную предгорную депрессию, известную в литературе под названием Иркутский каменноугольный бассейн. Иркутский бассейн состоял из обширной системы мелководных озер и болот с изменчивым режимом, благоприятным для накапливания растительных, главным образом, древесных остатков, послуживших материалом для каменных углей, имеющих широкое распространение в современном Приангарье. Наличие мощных отложений грубых конгломератов юрского периода у истока Ангары и вдоль берегов Байкала к северу от истока этой реки, опущенных кое-где под уровень вод озера (пади Варначка, Сенная), указывают на продолжительную и мощную деятельность мезозойских рек — притоков Иркутского озера.

В мезозойскую эру на территории современного Забайкалья уже были заложены основы современного рельефа. Как гигантские каменные волны, наметились длинные хребты, а вдоль их глубокие впадины, простиравшиеся в северо-восточном направлении, в общем параллельно друг другу на сотни километров. Во впадинах располагались обширные водоемы, с отложениями которых связаны многочисленные месторождения каменных углей, а также признаки нефти и газа.

К северу и северо-востоку от Забайкальских и Прибайкальских горных сооружений на тысячи километров, вплоть до Ледовитого океана, простиралась так называемая Сибирская платформа, представлявшая собой, как и теперь, слабо покатую на север и северо-восток относительно мало всхолмленную страну, изобилующую мелководными озерами и болотами.

В. А. Обручев (1929, 1932, 1938, 1948), а вслед за ним и многие другие геологи считают, что древний рельеф Забайкалья, характерный чередованием горных хребтов и глубоких межгорных впадин, является результатом разломов поднимавшейся горбом жесткой глыбы байкальского щита, последующего затем глубокого опускания по линиям разломов громадных участков земной коры, с одновременным поднятием соседних участков. Таким образом, по мнению В. А. Обручева, Забайкальские мезозойские впадины являются грабенами, а хребты горстами.

По мнению других геологов (Флоренсов, 1948, 1954), образование древних впадин Забайкалья было связано главным образом с процессами складчатости. Горные хребты Забайкалья имеют антиклинальную природу, а депрессии представляют собой пологие синклинальные прогибы. Возраст основных элементов современного рельефа Забайкалья, по мнению этого автора, является меловым, однако он мог унаследовать структурные элементы более раннего возраста, нижнемезозойского и может быть даже палеозойского.

После некоторого тектонического покоя, как пишут Е. В. Павловский и Н. А. Флоренсов (1956), в начале второй половины третичного периода, в неогене, до Восточной Сибири докатилась волна тектонических движений, бурно проявлявшихся по периферии Тихого океана и в Южной Азии. В Прибайкалье возникают, примерно в том же плане, как это было намечено в мезозое, обширные, медленно углублявшиеся, прогибы. Вновь появляются и быстро растут своды — горные хребты, создается высокогорный ландшафт. Этот сложный процесс привел к образованию громадных, резко очерченных межгорных впадин байкальского типа. Байкал является самым типичным и ярким выражением гигантского тектонического процесса, сосредоточившего всю свою мощную силу в горном поясе, охватывающем с юга древнюю Сибирскую платформу. Замечательно, что в то же самое время впадины, подобные Байкальской, развивались также на восточной окраине древнего Африканского щита: котловины озер Танганьики, Ньясы, Рудольфа, Альберта и др.

К впадинам байкальского типа или, по Е. В. Павловскому, Байкальской системы (рис. 97) относятся, кроме трех Байкальских, к юго-западу от них — Тункинская, Торская (возможно также Хубсугульская в Монголии), к востоку и северо-востоку Баргузинская, Верхнеангарская, Ципинская (Баунтовская), Муйская, Чарская, Каларская (Павловский и Цветков, 1936; Павловский, 1937, 1941, 1948б).

Современное дно этих впадин находится на разных уровнях: ближайшая к Байкалу — Баргузинская выше уровня океана на 550—600 *м* (выше уровня Байкала на 90—140 *м*), Ципинская — на 1070 *м* (над Байкалом более 600 *м*), Муйская — на 700—800 *м*, Чарская — на 700—1000 *м*, Каларская — на 1120 *м*, Тункинская — на 800 *м* выше уровня океана. Однако коренное дно многих из этих впадин лежит значительно ниже уровня Байкала и заполнено осадками мощностью в тысячи метров. Древнейшей из впадин байкальской системы Е. В. Павловский (1937, 1941) считает южно-байкальскую, которая могла образоваться как глубокая депрессия еще в мезозое, тогда как остальные впадины образовались уже во второй половине третичного периода, причем в это время и южная впадина коренным образом перестроилась и вместо широтного направления получила современное байкальское, т. е. северо-восточное.

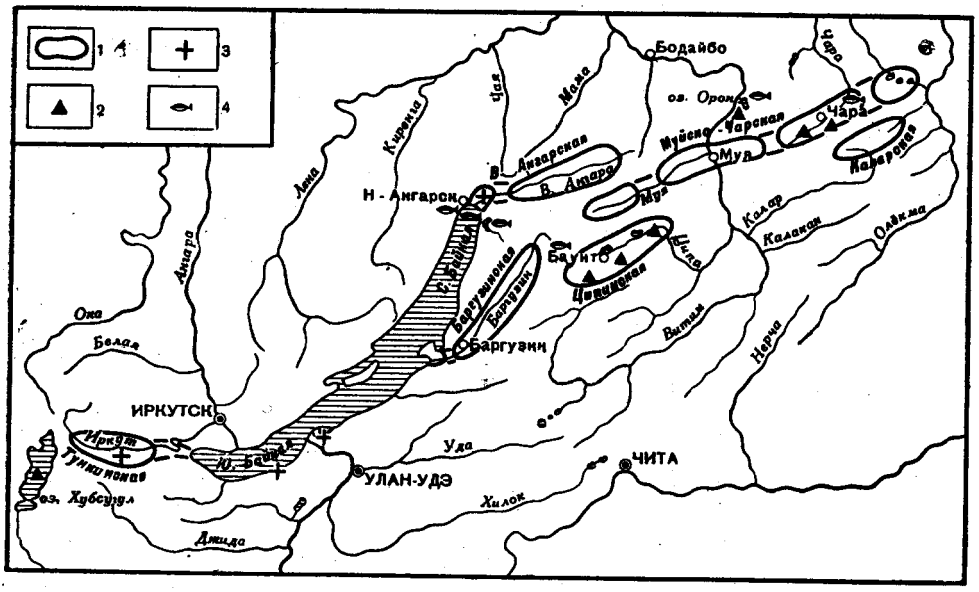


Рис. 97. Схема тектонических впадин Байкальской системы (по Е. В. Павловскому с добавлениями)

1 — тектонические впадины Байкальской системы; *2* — находки живой байкальской фауны вне Байкала; *3* — ископаемая байкальская фауна в третичных отложениях; *4* — места обитания гольца Salvelinus alpinus erithrinus

Н. В. Думитрашко (1948, 1949, 1952а, б) также указывает, что в южной части современного Байкала в юрский период существовала межгорная депрессия, причем направлена она была почти широтно, т. е. диагонально по отношению к современной впадине. Она существовала в течение всего мелового периода. Современная ориентация южной впадины Байкала связана с поднятием Хамар-Дабана в третичном периоде. Оно, по мнению Н. В. Думитрашко, началось в олигоцене и продолжалось в течение всего последующего времени. В это же время формировалась Тункинская и соседние с ней впадины.

Баргузинская впадина, по мнению Н. В. Думитрашко, в третичном периоде еще не существовала, но в районе дельты р. Баргузин могло быть крупное Баргузинское озеро. Были озера также и в районе современной средней впадины Байкала, отделенные от южной впадины горным массивом, который создался еще в юрскую эпоху и пересекал современный Байкал диагонально. В северной части Байкала озеро сформировалось лишь в плиоцене и было вначале неглубоким. В плиоцене образовались и другие впадины Прибайкалья, которые могли быть соединены друг с другом реками.

Формирование Байкала как глубоководного озера с близкими к современным границами этот автор относит к концу плиоцена и началу четвертичного времени, когда опустились под уровень вод озера горные хребты, разделявшие его котловины, и в пределах Байкальской впадины образовалось единое водное зеркало.

С. Г. Саркисян (1955, 1958) считает, что байкальская впадина имеет миоценовый или олигоценовый возраст, а в современном виде оформилась в четвертичный период.

Интересно, что буровые скважины, заложенные в связи с поисками нефти на юго-восточном побережье Байкала, а также в Тункинской и Баргузинской впадинах прошли всю толщу осадочных пород — четвертичных и третичных, но не обнаружили мезозойских осадков, хотя были

доведены до докембрийских пород. Это показывает, по мнению С. Г. Саркисяна, что в юрский и меловой периоды на месте южного Байкала была еще суша, с которой сносился обломочный материал: гальки, пески и т. д. во впадину Иркутского бассейна, а также в другие соседние впадины. Лишь в третичное время (возможно уже в олигоцене) на месте современного Байкала появились первые озерные водоемы. В начале четвертичного периода продолжает формироваться грандиозная байкальская впадина. При этом третичные угленосные толщи, обнаруженные на юго-восточном берегу Байкала, в дельте Селенги, оказались спущенными на глубину более 1000 *м*, где их вскрыла буровая скважина (Саркисян, 1955).

По мнению В. В. Ламакина (1952, 1955), уделившего много внимания новейшим движениям земной коры, весь Байкал возник в третичном периоде.

Интересным объектом исследований В. В. Ламакина (1952) в последние годы были Ушканьи острова, расположенные в средней части Байкала. По мнению Г. Ю. Верещагина (1949), Н. В. Думитрашко (1952) и других исследователей, Ушканьи острова являются остатком погрузившегося под уровень вод Байкала Академического хребта, представлявшего собой еще элемент юрского рельефа Прибайкалья. Еще И. Д. Черский (1878) отметил на Ушканьих островах хорошо выраженные террасы с ясными следами работы прибоя. В. В. Ламакин насчитал 11 таких террас на Большом Ушканьем острове, из них самая верхняя находится на вершине острова, достигающей высоты в 211 *м* над современным уровнем Байкала. Наличие этих террас, а также многочисленные свидетельства о молодых дифференцированных движениях берегов байкальской котловины дает В. В. Ламакину повод утверждать, что Ушканий Архипелаг — молодое местное поднятие, «вспучивание дна Байкала», причем на поверхности воды он появился, по мнению этого автора, не ранее середины четвертичного периода.

Наличие террас в разных участках байкальского берега с отметками до 100—200 *м* и более выше уровня озера отмечалось всеми исследователями, занимавшимися морфологией байкальской котловины. Хорошо выраженные террасы имеются также в истоке р. Ангары и недалеко от них в районе Б. Котов, где они расположены ступенчато и прослеживаются на высотах до 50—80 *м* и выше. И. Д. Черский (1878), В. А. Обручев (1932), Н. В. Думитрашко (1952а, б), Г. Ю. Верещагин (1949) связывали эту террасированность берегов Байкала с понижением уровня его вод в четвертичном периоде, а также с дифференцированными поднятиями берегов. Большую роль в понижении уровня Байкала сыграла Ангара, интенсивно пропиливающая свое русло. Высокие террасы на самой Ангаре в разных ее участках явно указывают на такое пропиливание и понижение русла реки.

Высокое стояние уровня вод Байкала некоторые авторы связывают также с периодом таяния ледников, покрывавших горные хребты, в межледниковое и в послеледниковое время. По мнению Думитрашко (1952а, б), этот подъем не мог превышать 50—100 *м*. В. В. Ламакин (1952) придает значительно большее значение таянию ледников в подъеме уровня вод Байкала, особенно в межледниковый период, когда, по его мнению, воды Байкала смогли проникнуть в бассейн Лены и залить впадины Баргузинскую, Ципинскую и другие.

Кроме береговых террас в Байкале известны также подводные террасы, расположенные ступенчато вдоль склонов. Вдоль скалистых берегов хорошо выражен подводный уступ на глубине от 3—5 до 10—15 *м*, т. е. ниже порога современного истока р. Ангары. Ущелья, долины и русла речек в некоторых местах имеют ясное продолжение под водой. Все это указывает на то, что уровень Байкала по отношению к его совре-

менным берегам в свое время был не только выше, но и значительно ниже современного.

Изложенные здесь взгляды на геологическую историю байкальской котловины можно было бы резюмировать следующим образом:

1. Допускается, что на месте Южного Байкала существовала межгорная депрессия еще в мезозойскую эру (юра). Однако она могла и не быть зачатком будущего Байкала. Расположенные в ней озера не были ни глубокими, ни сколько-нибудь обширными. Это видно из того, что в пределах южной байкальской котловины не обнаруживается мезозойских отложений, так широко распространенных в мезозойских впадинах Забайкалья (Гусино-озерской и многих других). Такие осадки не обнаружены, как указано выше, и глубокими буровыми скважинами в пределах байкальской котловины, проходящими через многие сотни метров четвертичных и третичных отложений и упирающимися затем непосредственно в древние кристаллические породы.

2. Байкальские впадины (две или три) начали формироваться, как обширные и относительно глубокие, лишь около середины или в первой половине третичного периода. Оседание котловины продолжалось в течение всего неогена и особенно бурно проходило на грани между третичным и четвертичным периодами. Оно не закончилось и в настоящее время.

3. В конце третичного — в начале четвертичного периодов байкальские котловины, относительно изолированные друг от друга, стали сливаться.

Современные громадные глубины Байкала образовались в конце третичного и в четвертичном периоде, но возможно, что в течение первой фазы развития байкальской котловины, в середине третичного периода, они уже были относительно глубокими и обширными.

ВАЖНЕЙШИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для определения возраста Байкала и этапов его заселения органической жизнью исключительно важное значение имеет точное определение остатков организмов, сохранившихся в древних отложениях, как в пределах морфологических границ озера, так и на окружающей его территории.

Как отмечено выше, в верхнеюрский — нижнемеловой периоды в Забайкалье и в Монголии существовали крупные озера, располагавшиеся в межгорных впадинах. В них, как показывают органические остатки, жила довольно однообразная фауна, начало изучения которой было положено еще в середине прошлого века А. Миддендорфом (Middendorff, 1867), а затем О. Рейсом (1910). Более подробно эта фауна была исследована Е. С. Раммельмейер (1931, 1935, 1940), а в последние годы Г. Г. Мартинсоном (1940, 1948а, 1949б, 1951, 1952, 1956, 1957а) и Н. И. Новожиловым (1954). В так называемой Тургинской свите Забайкальских мезозойских бассейнов были обнаружены своеобразные рыбы из семейства Lycopteridae и рода Lycoptera, который, как пишет Л. С. Берг (1949б), стоит в начале ствола Teleostei и является одним из древнейших из костных рыб, близких к карпообразным. Остатки моллюсков — гастропод из этих отложений по внешнему облику напоминают современные Baicaliidae.

Е. С. Раммельмейер (1935), Г. Ю. Верещагин (1949б), а также и Г. Г. Мартинсон (1940) допускали, что некоторые башенковидные ископаемые раковины гастропод из мезозойских отложений Забайкалья могут расцениваться как непосредственные предки байкальских эндемичных моллюсков. Однако это мнение нельзя считать обоснованным. Остатки гастропод, отнесенных Раммельмейер к байкальскому роду

Benedictia, настолько деформированы, что не допускают точного определения, а виды «Baicalia» (по Г. Г. Мартинсону, 1956, Probaicalia) из этих отложений, вероятно, не имеют близкого отношения к современным Baicaliidae. В последнее время Г. Г. Мартинсон (1956) в результате детальной обработки мезозойских моллюсков Забайкалья относит ископаемых Probaicalia к сем. Micromelaniidae, а не к Baicaliidae.

В отложениях верхнеюрских — нижнемеловых озер Забайкалья были обнаружены из моллюсков также палюдины (Viviparus), прудовики, планорбисы, цирены, физиды, битинии, затем крупные остракоды, личинки стрекоз, поденок, ручейников, водные и полуводные рептилии, упомянутые выше своеобразные рыбы Lycoptera и т. д. Аналогичная фауна была обнаружена в мезозойских отложениях и за пределами Забайкалья, в Монголии и прилегающих районах Китая.

Г. Г. Мартинсон в одной из своих работ (1955а) пишет: «С наступлением нижнемелового периода (в Центральной Азии.— *М. К.*) интенсивно развиваются большие озерные системы. Особенно крупные водоемы возникли на территории Северного и Западного Китая и в Монголии; они проникали в межгорные впадины Восточного и Западного Забайкалья... В отличие от юрских, озерные системы этого времени (нижний мел.— *М. К.*) были несколько более глубоководными водоемами открытого типа..., отличались богатством животного мира... Озерные бассейны нижнемелового времени, достигшие особенно крупных размеров в Монголии, тянулись непрерывной полосой на север, то сужаясь, то расширяясь в межгорных долинах. Одна из таких озерных систем шла из районов Северо-Западной Монголии через Гусино-Удинскую впадину в район нынешних Еравнинских озер до верховьев современного Витима». Население этих бассейнов, как в Сибири, так и Монголии, имело, как указывает Г. Г. Мартинсон, чисто пресноводный характер.

В последние десятилетия была обнаружена интересная ископаемая фауна моллюсков в ряде впадин Центральной Азии. Изучение ее дает основание предполагать, что и в верхнемеловое время в Монголии, в северо-западных районах Китая и в Средней Азии, а также на Дальнем Востоке существовали весьма крупные бассейны, в которых наряду с типично пресноводной фауной жили очень оригинальные ребристые пластинчато-жаберные моллюски из родов Trigonoides, Sainschandia, как бы промежуточные между солоноватоводными и пресноводными (Мартинсон, 1955а, б).

По мнению Г. Г. Мартинсона (1955а), эти ребристые моллюски указывают на существование в верхнемеловое время целой системы огромных водных бассейнов, протягивавшихся от Тихого океана через Маньчжурию в Пригобийскую часть Монголии и далее в Среднюю Азию (Фергану, Кара-Тау).

Однако во всех позднемезозойских отложениях Азии пока не обнаружено каких-либо ясных остатков фауны, которую можно было бы сравнить с современной или ископаемой байкальской фауной, хотя некоторые гастроподы с башенковидной раковиной, по мнению Г. Г. Мартинсона, несколько похожи на Baicalia и могли быть предками гастропод сем. Baicaliidae (Мартинсон, 1955а).

Результаты палеонтологических экспедиций Академии наук СССР в Монголии, открывших здесь множество остатков водных черепах, крокодилов, динозавров и т. д., также указывают на то, что в верхнемеловое время Центральная Азия была богата водами. Вместо пустыни в Монголии (в меловой период) оказалась огромная заболоченная низменность в непосредственной близости моря. Остатки болотных лесов были обнаружены почти повсеместно (Ефремов, 1954).

Лишь к концу мелового периода, как указывают Г. Г. Мартинсон (1955а) и другие авторы, крупные бассейны Центральной Азии распада-

ются, а фауна, населявшая их, исчезает или меняет свой облик. В отложениях появляются двустворчатые моллюски сем. унионид, близкие к современным, а также брюхоногие моллюски из сем. физид и гидробиид.

Первая половина третичного периода не оставила в Центральной Азии и в Забайкалье ясных следов каких-либо крупных бассейнов. Ископаемая фауна этого времени почти неизвестна. Но в последние годы была обнаружена интересная ископаемая фауна в средне- и позднетретичных, а также четвертичных отложениях северо-западного Китая (район Синцзяня). Здесь были найдены остатки разнообразной, типично пресноводной фауны, в том числе гастроподы, действительно сильно напоминающие современные и ископаемые Baicaliidae. «Мощные осадочные толщи и обильная пресноводная фауна в Синцзяне,— пишет Г. Г. Мартинсон (1955б),— указывают на широкое распространение в третичное время континентальных бассейнов на территории Азии... особенно в олигоцене и в миоцене». Это, по мнению Г. Г. Мартинсона, была «целая озерная сеть, покрывающая территорию Джунгарии, Кашгарии, проникавшая в Монголию и в Восточную Сибирь, а также в соседние области Средней Азии». В одной из свит третичных отложений Синцзяня, именно в «верхней зеленой свите», отнесенной Г. Г. Мартинсоном к средневерхнемиоценовому возрасту, встречены формы, которые этот автор прямо относит к современному байкальскому роду Baicalia. Г. Г. Мартинсон отмечает при этом, что китайские Baicalia жили в более глубоких зонах третичных озер, обособленно от таких чисто озерных моллюсков как униониды, планорбиды или лимнеиды, подобно тому, как это наблюдается среди моллюсков современного Байкала («несмешиваемость»). Г. Г. Мартинсон (1955б) считает, что «общность Синцзянских и прибайкальских (байкальских.— *М. К.*) форм указывает на широкую связь между озерами Китая и Сибири. Они были связаны между собой различными озерными перемычками и речным стоком. Лишь в плиоценовое время, в период интенсивных поднятий, озерные системы Центральной Азии сокращаются, превращаясь в изолированные, небольшие, заболоченные озера. В них исчезает фауна глубоких и открытых вод, заменяясь фауной мелководных озер и болот, родственной современной.

В одной из последних работ Г. Г. Мартинсон (1959а) пишет: «Корни байкальской фауны... возникли первоначально в верхнемеловых внутренних бассейнах Монголии, откуда различные представители ее стали проникать по рекам через перемычки в ближайшие озера. Дошли они и до древнего Байкала. Здесь новая фауна акклиматизировалась и получила свое дальнейшее развитие». Однако Г. Г. Мартинсон (Мартинсон, 1960, Мартинсон и Попова, 1959) в эти же годы сообщил результаты исследований ископаемых моллюсков из пресноводных третичных отложений Западной Сибири на юге Омской области, почти на границе с Северным Казахстаном (Русская Поляна, Ново-Санжаровка). Здесь были вскрыты континентальные отложения плиоценового, миоценового и верхнеолигоценового возраста, подстилаемые морской палеогеновой и ранненеогеновой свитой, содержащей фораминифер и остракод нижне- и среднеолигоценового возраста. Среди остатков фауны этого района были обнаружены гастроподы, отнесенные Г. Г. Мартинсоном к палеарктическим родам Hydrobia, Valvata, Bithynia, а также к байкальским родам Baicalia и Kobeltocochlea. На основании этих находок Мартинсон высказывает теперь предположение, что первоначальной родиной эндемичной байкальской фауны могли быть морские и полуморские бассейны Тургайской депрессии и их опреснявшиеся остатки, где эта фауна жила в олигоценовую эпоху и затем теми или иными путями проникла, с одной стороны, на Восток в Центральную Азию, в том числе в районы Западного Китая (Синцзянь) и затем в Байкал, с другой — на запад в бассейн древнего Понто-Каспия и на Балканы.

Однако отнесение башенковидных мелких гастропод из Западной Сибири к Baicaliidae, судя по образцам, которые были мною просмотрены в коллекции Г. Г. Мартинсона, и по опубликованным фотографиям, не может быть бесспорным. Возможно, что они представляют собой западную ветвь Rissoida, близкую к современным и ископаемым третичным Hydrobiidae, Micromelaniidae, Pyrguliinae, свойственным Понто-Каспийскому бассейну. Что касается «Kobeltocochlea», то ископаемый вид этого рода из указанного района с таким же основанием может быть отнесен к роду Lithoglyphus, представленному и в настоящее время в водоемах Понто-Каспия.

Для хронологии первых этапов становления байкальской фауны, а также, конечно, и самого озера очень важное значение имеют исследования ископаемых остатков в пределах современных морфологических границ самой байкальской впадины, а также и других впадин Байкальской системы.

В этом отношении первостепенный интерес имеют остатки фауны в отложениях третичных террас на юго-восточном побережье Байкала, известных еще в 19 столетии. В 1930—1932 гг. экспедициями Академии наук СССР и Геолого-разведочного комитета были собраны значительные материалы из этих отложений в районе Танхой-Мишиха. Сборы эти были обработаны Е. С. Раммельмейер (1931, 1940). Среди остатков моллюсков было обнаружено большое количество крупных пластинчатожаберных сем. Unionidae (виды родов Unio, Nodularis, Lepidodesma, Acuticosta и др.). Эти моллюски оказались близко родственными современным китайским видам из тех же родов. Кроме того, здесь были обнаружены остатки крупных палюдин (Viviparus). Но особенно интересным было обнаружение остатков раковин гастропод сем. Baicaliidae, представленного в современном Байкале. Некоторые из них оказались настолько близкими к современным видам, что им присвоены те же названия (Baicalia duthiersi, B. herderiana, B. pulla и т. д.).

Е. С. Раммельмейер (1940), на основании находки в тех же отложениях (а также в аналогичных отложениях Тункинской котловины) растительных остатков, в согласии с И. В. Палибиным (1936), отнесла указанные выше отложения байкальских террас к олигоцену.

В последнее время детальные палеонтологические исследования этих же отложений произвел Г. Г. Мартинсон (1938, 1940, 1948а, 1951). Среди 29 видов обнаруженных здесь двустворчатых моллюсков не оказалось ни одной формы, близкой к современным видам из открытых вод Байкала. Из сем. Viviparidae были найдены новые виды родов Viviparus и Tulotoma, также отсутствующие в современном Байкале. Из гастропод впервые обнаружены остатки раковин вида из рода Lithoglyphus, близкого к современным китайским. Отметим, что род Lithoglyphus близок к байкальским родам Kobeltocochlea и Benedictia. Были найдены также остатки раковин, отнесенных Г. Г. Мартинсоном к роду Benedictia. Список ископаемых видов рода Baicalia увеличился до 15, впервые были найдены остатки раковин байкальских родов Liobaicalia (рис. 54, *3*, 56. *2*) и Choanomphalus, характерных для современной малакофауны Байкала.

В этих же третичных отложениях юго-восточного побережья Байкала сохранились кремневые иглы байкальских губок Lubomirskiidae, а также и губок-бодяг (Spongillidae). Заслуживает внимания обнаружение здесь же раковинок фораминифер (род Discorbis L.?, Anomalina Orb.?).

Возраст отложений байкальских террас с остатками указанной выше фауны Г. Г. Мартинсон считает более молодым, нежели Е. С. Раммельмейер, и относит их к миоцену и нижнему плиоцену.

Анализируя фауну байкальских террас в целом Г. Г. Мартинсон (1951) различал среди нее два главных генетических комплекса: китай-

ский или китайско-монгольский и балканский. К китайскому комплексу он относит почти все Unionidae и Viviparidae, к балканскому — Baicaliidae, Lithoglyphus, Benedictia, а также Viviparus и некоторых Unio. Представителей родов Pisidium и Planorbis Г. Г. Мартинсон считает остатками широко распространенной фауны континентальных вод Евразии.

Отнесение Baicaliidae, Lithoglyphus, Benedictia к «балканскому» комплексу сделано Г. Г. Мартинсоном на основании известного и давно уже отмеченного внешнего сходства некоторых ископаемых раковин гастропод из плиоценовых отложений юго-восточной Европы и особенно Балканского полуострова с ископаемыми и даже с современными башенковидными раковинами видов Baicaliidae. На это сходство указывали многие палеонтологи (см. об этом подробнее ниже). Однако это сходство довольно поверхностное, по-видимому, обязанное конвергентному развитию двух независимых друг от друга очагов видообразования в третичное время — Понто-Арало-Каспийского («балканского») и байкальского (Baicaliidae). Поэтому термин «балканский» по отношению к байкальским гастроподам мы считаем неудачным. Что касается многочисленных ископаемых видов Unionidae, то они действительно очень тесно связаны с современными и ископаемыми китайскими видами.

Очень существенным является установление того факта, что слои отложений с остатками Baicaliidae из третичных террас Байкала почти совсем не содержат унионид и, наоборот, там, где преобладают Unionidae, нет байкалиид. Это подтверждает ранее высказанное нами (Кожов, 1936, 1947) предположение о том, что осадки террас юго-восточного побережья Байкала отлагались в прибрежной зоне в условиях, сходных с теми, каковые существуют и в настоящее время в прибрежно-соровом районе, прилегающем к дельте Селенги. Нужно полагать, что террасы эти то заливались открытыми водами озера и в них отлагались осадки, сохранившие в своем составе остатки типичных коренных байкальцев моллюски Baicaliidae, губки Lubomirskiidae), то превращались в соры или даже прибрежные мелководные озера, заселяясь обычной широкораспространенной в водах Южной Сибири фауной.

В третичных отложениях соседней с Байкалом Тункинской впадины были обнаружены иглы байкальских губок сем. Lubomirskiidae, а также широко распространенного сем. Spongillidae (Думитрашко и Мартинсон, 1940).

А. А. Журавлева (1936), исследовавшая ископаемые водоросли из третичных отложений Тункинской котловины, обнаружила там массовое количество диатомей Melosira islandica f. curvata и других видов, но байкальские эндемичные виды водорослей не были найдены.

А. П. Жузе (1952) склонна считать отложения из Тунки, отнесенные И. В. Палибиным (1936) к олигоцену, более молодыми, именно плиоценовыми. В то же время этот автор пишет: «Комплекс (диатомей) Melosira baicalensis, M. islandica, M. Binderana чужд современной флоре Европейской части Союза. В ископаемом состоянии Melosira baicalensis известна из мио-плиоценовых отложений Западной Сибири, что лишний раз подтверждает древний облик байкальских диатомей...». В третичных отложениях Тункинской котловины был обнаружен также водяной орех Trapa borealis Heer (Криштофович, 1928, 1930, 1932).

Для установления времени обособления байкальской фауны от соседних фаун Сибири большое значение имеет изучение ископаемых остатков отложений древних водоемов в районах Сибири, находящихся за пределами Байкальской тектонической области. В последние годы была обнаружена ископаемая третичная фауна в районе хребта Танну-Ола (Зайцев, 1947) и в окрестностях села Баяндай, в районе Иркутского угленосного бассейна (Мартинсон, 1949а, 1954а). В отложениях из Баяндая найдены остатки планорбид (Planorbis, Gyraulus, Hippeutis,

Spiralina, Segmentina), прудовиков (Radix, Stagnicola), физид, битиний, затем меланиид (Melania), наконец, представителей рода Hydrobia. Г. Г. Мартинсон подчеркивает близость многих из них к плиоценовым моллюскам Монголии и Китая. Никакого отношения эта пресноводная плиоценовая озерная фауна Южной Сибири к байкальской современной или ископаемой не имеет. Фауна из плиоценовых континентальных осадков Танну-Ола также не содержит каких-либо следов фауны, родственной байкальской, и состоит из Unio, Valvata piscinalis, Viviparus и т. д. Здесь же были найдены остатки щуки.

В 1955 г. геологи А. Ф. Китайник и В. С. Ткалич обнаружили третичные отложения на о. Ольхон в районах Харансы и Саса. Они представляют собой глины, мощностью до 60 *м*. В них сохранились остатки теплолюбивых, пресноводных черепах рода Clemmis, и сухопутной черепахи рода Testudo, затем остатки полоза, антилопы и позвонок иловой рыбы — амии, остатки каких-то сомовых и лососевых рыб. Здесь же была найдена пыльца хвойных и широколиственных пород, характерных для миоцена Сибири. Очевидно, в этот период о. Ольхон был частью материка и Малое море не существовало. Никаких следов байкальской фауны в Ольхонских отложениях, отлагавшихся в условиях мелководного водоема, не обнаружено (Китайник и Иваньев, 1958). Г. Г. Мартинсон сообщил нам, что здесь же были обнаружены остатки планорбид: виды рода Hyraulus и Hippeutis. Аналогичная фауна была обнаружена в скважинах, пробуренных в дельте Селенги в 1957—1958 гг.

В третичных отложениях впадин Забайкалья (Гусиное озеро и др.) не обнаружено следов байкальской фауны.

Из четвертичных отложений Забайкалья и Прибайкалья известны остатки современной, но значительно обедненной фауны, в том числе в бассейне Селенги остатки осетров, близких современной байкальской форме Acipenser baeri stenorrhinchus (Егоров и Иваньев, 1956, 1959).

Все приведенные здесь материалы палеонтологических исследований указывают на то, что в плиоцене, а вероятно и в миоцене, байкальская фауна в целом была уже не только сформирована, но и экологически обособлена от фауны окружающих Байкал мелководных озер Сибири, а это значит, что в это время Байкал уже существовал как относительно глубокое и обширное озеро, или система таких озер. Нет сомнений в том, что предки наиболее своеобразных элементов его глубоко эндемичной фауны, как, например, моллюски Baicallidae, Choanomphalinae, Benedictiinae проникли в него из древних водоемов Центральной Азии.

Для истории органической жизни в Байкале крупное значение имеют исследования ископаемых наземных флор Южной Сибири и Прибайкалья, указывающих на возможность изменений климата и рельефа страны (Криштофович 1930, 1932). Эти исследования дают многочисленные свидетельства того, что климат Южной Сибири в течение третичного периода был значительно более теплым и влажным, чем в настоящее время. В середине третичного периода здесь господствовала так называемая тургайская флора, характеризующаяся наличием теплолюбивых широколиственных лесов. В то же время в середине третичного периода уже имело место ясное зональное (по вертикали) расчленение флоры горных районов Южной Сибири; наряду с широколиственными лесами, произраставшими в долинах, здесь существовали и хвойные горные леса.

Ботаники считают, что уже в миоцене или даже ранее в горах Южной Сибири произрастали такие типично горные растения как бадан, душистый рододендрон и др. (Епова, 1955, 1956). Разнородность третичных флор Южной Сибири нельзя понять без допущения, что в середине третичного периода в Южной Сибири существовали горные цепи, чередующиеся с глубокими и обширными межгорными долинами.

Мощные горные сооружения, простиравшиеся от Тяньшаня и Алтая

до крайнего северо-востока Азии с их ответвлениями на юг и на север, служили местом, по которому распространялась флора, а также и фауна, принадлежавшие к разным климатическим областям.

О растительности берегов третичного Байкала И. В. Палибин (1936) пишет следующее: «Лес был влажным, в нем произрастали в изобилии крупные травы и в их числе высокий хвощ, похожий на хвощ наших лесов. Местами лес сменялся мелководными, слабо проточными озерами, в которых в изобилии произрастали северный чилим (Trapa borealis), у берегов — красивый стрелолист, широколистный рогоз, камыш. По берегам водоемов в лесу встречались хвойные породы, из числа которых можно указать таксодий, глиптостробус».

В миоценовых лесах Забайкалья преобладали граб, береза, ольха, ильм, вяз, липа, ива изменчивая, софора Шмидта, плющ ушковидный и т. д. Изучение пыльцы из проб, взятых из третичных отложений в Восточных Саянах, показало наличие здесь в миоценовое время лиственных и хвойных деревьев, кустарников, папоротников, плаунов. Обнаружена пыльца ели, тополя, кедра, пихты, таксодиума, березы, граба и других растений.

Аналогичные результаты были получены и из других районов Прибайкалья, а также и в Приангарье (Заклинская, 1950; Тюлина, 1954; Боголепова, 1955).

Но, начиная уже с середины третичного периода, климат Южной Сибири становится постепенно более холодным и сухим. Климатический сдвиг, повлекший за собой древнее оледенение четвертичного времени, начался значительно раньше. Признаки общего похолодания появляются уже в палеогене, и вторая половина олигоцена является решающим моментом в истории растительного покрова (Баранов, 1942). В плиоцене похолодание продолжается, и к концу его широколиственные леса постепенно исчезают, заменяясь в горных районах современной тайгой; в долинах же и на южных склонах хребтов стали преобладать степи и лесостепи.

В конце плиоцена воздымавшиеся вокруг Байкала горные цепи начали покрываться льдами, наступал ледниковый период, оставивший глубокие следы как в рельефе прибрежных байкальских хребтов, так и во флоре и фауне Южной Сибири и самого Байкала. Большинство геологов считают, что в Прибайкалье имеются следы двух оледенений, одно из них более древнее, максимальное, имело покровный характер, во время второго ледниками были покрыты лишь высшие точки горных сооружений.

Н. В. Думитрашко (1952а, б) отрицает повторность оледенений в Прибайкалье, однако различает четыре фазы единого оледенения. Из них плиоценовая оставила озерно-ледниковые отложения на высоких предгорных плато Северного Байкала, а фаза максимального оледенения оставила морены в ряде мест на берегу самого Байкала. Морены третьей фазы оледенения сохранились лишь на периферии горной области, в верховьях долин. Ледники максимальной фазы достигали 80 *км* длины и 300—350 *м* мощности. Снеговая линия находилась на абсолютной высоте 800 или 1000 *м*.

В. В. Ламакин (1950, 1952, 1953, 1959) указывает, что оледенение широко было развито в горах, окаймляющих Байкал. В Хамар-Дабане максимальное оледенение имело скандинавский характер, среди слаборасчлененной поверхности Хамар-Дабанского нагорья на больших участках лежали фирновые и ледниковые покровы, которые давали начало спускавшимся от них долинным ледникам. В высокогорной области северной части Баргузинского хребта оледенение приближалось к шпицбергенскому типу, здесь существовал мощный ледниковый покров, посылавший в разные стороны по долинам огромные языки.

Ледники, спускавшиеся с хребтов, во время максимального оледенения достигали Байкала и даже кое-где спускались под уровень его вод. Самые мощные ледники впадали в Байкал на его северо-восточном побережье. По мнению В. В. Ламакина (1950, 1954), они могли образовать даже ледяные горы — айсберги, плававшие по озеру.

Все эти изменения климата, указывает В. В. Ламакин (1950, 1954), не могли не оказать влияния на режим вод Байкала и на формирование и развитие в нем органического мира.

В условиях расчлененного рельефа и относительно влажного по сравнению с современным и, следовательно, богатого осадками климата, третичные реки были безусловно более многоводными, чем теперь. Нужно полагать, что мощные речные артерии Прибайкалья и Забайкалья в третичном периоде, в том числе и древняя Праселенга, собирали свои воды с громадной территории, уходя истоками далеко в глубь Центральной Азии. Они могли соединять в единые системы крупные озерные бассейны Центральной Азии, Южной Сибири и Дальнего Востока. Большие массы речной воды, поступавшие в Байкал, приносили с собой вселенцев из очень далеких районов.

Нужно полагать, что режим вод Байкала, в условиях более теплого чем теперь, климата, в третичном периоде был значительно менее суровым. В связи с прогрессирующим похолоданием, воды Байкала становились все более холодными, причем наиболее суровым режим вод Байкала стал в ледниковое время.

Однако нельзя преувеличивать значение ледниковых явлений в изменении органического мира, населявшего берега и воды Байкала. Ботаники (Епова, 1955, 1956; Попов, 1954, 1957) указывают на наличие растительных реликтов широколиственных лесов третичного времени в современных горных лесах Хамар-Дабана и ясно, что они не могли бы сохраниться, если бы климат ледникового периода был абсолютно гибельным для всей горной флоры третичного времени.

Как будет показано ниже, он не был гибельным и для населения самого Байкала.

Глава вторая

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ИСТОРИИ ФАУНЫ И ФЛОРЫ БАЙКАЛА

Развитие взглядов на историю байкальской фауны и флоры шло параллельно углублению знаний о живой природе и геологической истории озера и окружающей его местности.

В ранний период исследований Байкала наиболее загадочным казалось наличие в Байкале тюленя и других животных, имеющих морской облик. Известный географ прошлого века А. Гумбольдт (Humboldt, 1843) считал наличие близко родственных друг другу тюленей в Каспии и в Байкале свидетельством того, что эти озера были в древности между собой связаны. О. Пешель (Peschel, 1878) предполагал, что Байкал — это бывший залив Ледовитого океана, который в геологически недавнее время мог простираться до Байкала, а может быть до Каспийского и Черного морей.

Бенедикт Дыбовский и известный малаколог Владислав Дыбовский были склонны предполагать, что Байкал находился в непосредственной связи с Ледовитым океаном, от которого получил «морские» формы (W. Dybowsky, 1884a). Они ссылались при этом также на «находку» в Байкале заднежаберного моллюска, что впоследствии оказалось ошибочным (Lindholm, 1927).

Одним из обстоятельств, повлиявших на формирование взглядов Б. Дыбовского и В. Дыбовского, наряду с «открытием» заднежаберного иоллюска, было «обнаружение» в Беринговом море, в районе островов Беринга и Медного, байкальской губки Lubomirskia baicalensis, что также впоследствии не подтвердилось

Решающий удар, разрушивший гипотезы о непосредственном соединении Байкала с Ледовитым океаном или с каким-либо другим морем, был на несен геологическими и палеонтологическими исследованиями в Южной Сибири, не подтвердившими наличие каких-либо следов моря в районе Байкала с древнейших периодов истории земли. Еще И. Д. Черский пришел к выводу, что «ни послетретичный Ледовитый океан, ни воды какого-либо другого моря не достигали до таких широт (т. е. до широты Байкала) в Восточной Сибири». Чтобы объяснить наличие в Байкале тюленя, И. Д. Черский выдвинул гипотезу о проникновении его в Байкал из Ледовитого океана по системе Енисей — Ангара (Черский, 1877).

Р. Креднер (Credner, 1887—1888), основываясь на взглядах И. Д. Черского, также защищал мнение о том, что Байкал мог получить свое

«морское» население из Ледовитого океана, но не через непосредственную связь с ним, каковой не существовало, а путем переселения.

Позднее, на грани 19 и 20 столетий, многие ученые продолжали придерживаться гипотезы о морской природе некоторых элементов фауны Байкала.

А. А. Коротнев (1901, стр. 35) писал: «Высказаться.., по вопросу о принадлежности Байкала к Ледовитому океану или прежде бывшему здесь Центральному Средне-азиатскому бассейну, трудно; но, тем не менее, я лично склоняюсь к первому предположению».

Такие же взгляды высказывал исследователь байкальских гаммарид В. П. Гаряев (1901) и известный немецкий палеонтолог М. Неймайер (Neimeier, 1886), считавшие, что фауна Байкала, как и Каспия, имеющая в своем составе тюленей и немало «морских» видов ракообразных, является остатком первоначально морской фауны.

Р. Гернес (1898, Hoernes, 1897а, б), основываясь главным образом на палеонтологических исследованиях и внешнем сходстве ископаемых раковин гастропод из сарматско-понтических отложений с современными байкальскими, выдвинул гипотезу о том, что фауна Байкала ведет начало от внутреннего моря, в котором отлагались сарматские, меотические, понтические и арало-каспийские осадки. Байкал получил свое население путем переселения не из Северного Ледовитого океана, а из верхнетретичного внутреннего моря.

Л. С. Берг (1900) в первом периоде своих исследований фауны Байкала склонялся к такому же предположению.

В 1902 г. Н. И. Андрусов в работе «О двух новых родах гастропод из Апшеронского яруса» выступил с гипотезой о том, что морской облик многих животных Байкала обязан конвергенции вследствие условий жизни в Байкале, сходных в известной степени с морскими благодаря необычайной глубине и величине озера. Исходные же корни для своей своеобразной фауны Байкал получил из разных бассейнов и зоогеографических областей в различные периоды своей жизни. Из каких именно областей проникли в Байкал предки байкальской фауны Андрусов не указывает.

Древности Байкала, как фактору эволюции, Н. И. Андрусов (1902) придавал особенно важное значение. «Чем продолжительнее существование озера, тем богаче и разнообразнее его фауна»,— писал этот ученый. Удивительному разнообразию байкальской фауны, по мнению Н. И. Андрусова, способствовали также «смещения климатических зон в четвертичное время, которые придвигали к Байкалу организмы, далеко живущие теперь от него».

Обработка богатейших фаунистических материалов, полученных экспедицией А. А. Коротнева и другими исследователями на грани 19 и 20 веков, позволила с большей уверенностью судить о происхождении и истории некоторых важных групп животных Байкала. Так, В. Михаэлсен (1901), в результате обработки олигохет Байкала, пришел к заключению, что эта фауна «характеризуется преобладанием филогенетически старых форм и должна считаться имеющей значительную геологическую древность... Фауна Байкала во всяком случае старее, чем таковая же европейских вод... Мнение, что Байкал есть реликтовое озеро, нельзя связать с данными исследованиями (олигохет). Если мы знаем несколько единичных морских Tubificidae, то, что касается Lumbriculidae, то еще ни разу ни один из представителей этого семейства не был найден ни в морской, ни в соленой воде... Байкал должен считаться древнейшим пресноводным бассейном». По мнению В. Михаэлсена, за время долгой геологической жизни Байкала здесь могли сохраниться формы, самостоятельно возникшие в нем, а также переселенцы из других, давно уже исчезнувших пресных озер и даже морей. Аналогичных

взглядов придерживался известный молаколог В. А. Линдгольм (Lindholm, 1909), а также автор капитальной сводки по гаммаридам Байкала В. К. Совинский (1915).

Наиболее энергично и последовательно гипотеза об искони пресноводном характере фауны Байкала развивалась и защищалась Л. С. Бергом (Берг, 1910, 1922, 1928, 1934, 1937, 1948, 1949а, Berg, 1926). В работе «Фауна Байкала и ее происхождение» (1910) Л. С. Берг сформулировал следующим образом свои взгляды.

Современная фауна Байкала состоит из двух элементов: 1) из форм, которые развились в самом Байкале в течение его долгой геологической жизни (олигохеты, голомянки, бычкообразные, некоторые моллюски); 2) из остатков верхнетретичной пресноводной фауны Сибири и, может быть, прилегающих частей Центральной Азии.

Л. С. Берг приводит многочисленные примеры в доказательство своей гипотезы как из биогеографии, так и из палеонтологии, однако большинство этих примеров в настоящее время потеряли свое значение.

Л. С. Берг особенно подчеркивает, что «водная и наземная фауна Китая, Сибири и Европы в верхнетретичный период отличались друг от друга значительно менее, чем теперь, неся в общем китайский облик Это была однообразная пресноводная фауна, остатки которой сохранились в оз. Охриде, в Байкале, в оз. Тали-Фу (Китай), а также в Каспийском море». В Байкале, пишет Л. С. Берг (1910, стр. 35), «мы встречаем ряд форм близких к каспийским, таковы тюлень, гаммариды из р. Axelboeckia, моллюски-гастроподы из сем. Micromelaniidae. Это сходство свидетельствует о том, что как в Байкале, так и в Каспии, имеются остатки верхнетретичной пресноводной фауны». Л. С. Берг напоминает, что еще в 1879 г. Т. Фукс (Fuchs, 1879) указал на сходство пресноводных моллюсков юго-восточного Китая, а также современных гастропод Байкала с ископаемыми моллюсками из третичных (конгериевых) отложений юго-восточной Европы (Славония), причем Т. Фукс рассматривал байкальскую фауну моллюсков как крайний северный форпост богатой фауны своеобразных моллюсков, населявших пресные воды к югу и востоку от Байкала. «Присоединяясь к взглядам Фукса, пишет Л. С. Берг, мы полагаем, что элементы для заселения Байкала могла дать, кроме того, если не преимущественно, Сибирь: вспомним, что по Зюссу Ангарский континент с древнейших времен был сушей, где более, чем где-либо в другом месте, имела возможность сохраниться и развиваться наземная и пресноводная фауна. Впоследствии, в ледниковую эпоху, фауна эта погибла, жалкие остатки ее мы находим теперь в Байкале, Амуре и некоторых других местах». Даже Байкальского и Каспийского тюленей Л. С. Берг склонен был считать в первых своих работах реликтами «теплолюбивой широкораспространенной пресноводной фауны Евразии и Сев. Америки». Лишь впоследствии Л. С. Берг указывал на возможность проникновения тюленя и омуля в Байкал из полярных районов.

В более отчетливой форме гипотеза об «однообразной теплолюбивой фауне и флоре Китайского облика», населявшей в конце третичного периода (плиоцен) всю Северную Азию, Европу и Северную Америку и затем в ледниковый период вымершей, была Л. С. Бергом развита в известной работе «Рыбы бассейна Амура» (1909). Важнейшим обстоятельством, послужившим для обоснования этих взглядов Л. С. Берга, было открытие во второй половине XIX и в начале XX вв. ископаемой позднетретичной фауны моллюсков в районах, прилегающих к Каспию, Черному морю, к морям, омывавшим Балканы и соседние области юго-восточной Европы, а также и в Азии к востоку от Каспия. Многочисленные ископаемые виды гастропод из родов Caspia, Micromelania, Goniochillus, Prososthenia, Lithoglyphus и многих других казались исследователям близкими к гастроподам из Байкала, Каспия, а также из континентальных

вод Китая и Северной Америки (Pleuroceridae). Другим важным обстоятельством, значение которого стало ясным в этот же период, было установление прерывчатого распространения в Евразии значительного числа относительно теплолюбивых современных видов широколиственных деревьев (дуб, граб, липа и др.), а также ряда животных (сом, сазан, лещ, речной рак и другие), которые широко распространены в Европе, отсутствуют в Восточной Сибири и вновь появляются в бассейне р. Амур.

Гипотеза Л. С. Берга была принята почти всеми зоологами и биогеографами, служила руководящей нитью в биогеографических исследованиях и в представлениях об истории континентальной гидрофауны Евразии, а в том числе и фауны Байкала.

Сторонником гипотезы об исключительно пресноводных корнях современной байкальской фауны был также проф. В. Ч. Дорогостайский (1923б). Этот исследователь выдвинул положение о том, что фауна Байкала в настоящую эпоху находится в состоянии усиленного видообразования. Доказательства этого положения В. Ч. Дорогостайский видит в том, что в отдельных группах байкальских животных существует ряд постепенных переходов от одного вида к другому и нет тех пробелов, которые наблюдаются в фаунах древнего происхождения, вполне установившихся. До образования больших глубин Байкал, по мнению этого ученого, был заселен субтропической фауной, которая к концу третичного периода стала исчезать, сохраняясь лишь в более крупных бассейнах и особенно в Байкале, где имелась возможность сохраниться хотя немногим представителям некогда богатой фауны. В ледниковый период фауна Байкала, по всей вероятности, была бедна и качественно и количественно. Когда же в послеледниковое время климатические условия изменились к лучшему, то сохранившиеся здесь виды начали усиленно расселяться, занимая почти лишенные жизни глубины и освободившиеся от ледяного покрова прибрежные части озера, бухты и заливы. В это же время полноводная р. Ангара дала возможность проникнуть в Байкал многим водным обитателям далекого Севера, как, например, тюленю, омулю и др.

В последнее время взгляды о четвертичном возрасте почти всей современной байкальской фауны развивал Д. Н. Талиев (1948).

Несмотря на популярность гипотезы Л. С. Берга о чисто пресноводных корнях фауны Байкала, идея о морском происхождении наиболее загадочных ее элементов продолжала жить в умах исследователей озера. В двадцатых и тридцатых годах дискуссия по этому вопросу разгорелась с новой силой.

С большой настойчивостью гипотезу о морском происхождении основных элементов байкальской фауны развивал в многочисленных статьях Г. Ю. Верещагин. Этот автор (Werestschagin, 1928) допускал существование в мезозойскую эру в Центральной Азии обширного морского бассейна. Он допускал также, что в нижнетретичное время существовал огромный морской бассейн в Западной Сибири, соединявшийся с Каспием и Черным морем и доходивший на восток до Енисея. Из этих морей Байкал мог получить предков для некоторых элементов его фауны.

Эти взгляды встретили серьезные возражения со стороны Л. С. Берга (1934) и других ученых. Во всяком случае предположение о простирании на восток до Енисея моря, покрывавшего в начале третичного периода обширные районы Западной Сибири, не нашло подтверждения.

Развивая свои взгляды об истории фауны и флоры Байкала, Г. Ю. Верещагин (1930, 1933а, 1940а, б, Werestschagin, 1928) различал в их составе следующие генетические элементы:

1) общесибирский, к которому относятся формы, в настоящее время широко распространенные как по территории Сибири, так и в Байкале;

2) древний пресноводный — остатки третичной пресноводной фауны, некогда широко распространенной, а сейчас сохранившейся, помимо Байкала, лишь в некоторых крупных водоемах Индии, Китая, Балканского полуострова и в других местах;

3) морской, к которому относятся формы, имеющие ближайших сородичей в составе морской фауны и флоры, а в пресных водах встречающиеся, помимо Байкала, либо как морские реликты, либо как иммигранты (из моря.— *М. К.*);

4) элементы невыясненного происхождения.

Г. Ю. Верещагин (1940) стремился доказать, что Байкал или водоемы, на месте и за счет которых он образовался, начал формироваться уже в мезозойскую эру. В это время в нем жили, как он пишет, древние пресноводные элементы, остатками которых среди современной фауны Байкала можно считать олигохет, некоторых ресничных червей, моллюсков Benedictiinae. В третичном периоде в районе современного Байкала жила «фауна и флора, имеющая черты сходства с североамериканской. Фауна эта почти целиком вымерла в пресных водах Сибири, но некоторые ее элементы сохранились в Байкале, а также на крайнем Востоке Азии». Такими остатками Г. Ю. Верещагин считает байкальских осликов из рода Mesoasellus, некоторых рачков из Harpacticoida и Epischura из Calanoida.

В верхнетретичное время в Байкал проникла «теплолюбивая фауна и флора, сохранившаяся ныне (в измененном конечно виде) в Южном Китае, Индии и Индокитае». Эта группа Г. Ю. Верещагина очевидно соответствует той широкораспространенной в плиоцене в водах Евразии и Северной Америки теплолюбивой фауне китайского облика, которую Л. С. Берг и В. Ч. Дорогостайский считали источником для современной фауны Байкала.

Г. Ю. Верещагин приводит многочисленные примеры остатков «субтропической» фауны и флоры в Байкале. Он указывает, например, на многие «тропические» диатомеи, род Bdellocephala из ресничных червей, пиявку Torix (=Paratorix), некоторых остракод и т. д. Многие из этих примеров в настоящее время, как мы увидим ниже, не могут иметь значения. Г. Ю. Верещагин, в согласии с Л. С. Бергом, допускает, что теплолюбивая третичная фауна «китайского облика» в лице многочисленных видов крупных двустворчатых моллюсков также входила в состав фауны открытых вод Байкала в третичном периоде.

В ледниковый период, по мнению Г. Ю. Верещагина, в Байкал проникли холодолюбивые формы, такие как диатомеи Melosira baicalensis, M. islandica, на что указывали также Р. И. Вертебная (Wertebnaya, 1929) и Б. В. Скворцов (Skvortzov, 1937). Наконец, в пределы морфологических границ Байкала проникают и сейчас общесибирские элементы фауны и флоры.

Что касается «морского элемента», к которому Г. Ю. Верещагин относит губки Lubomirskiidae, большинство гаммарид, полихету Manayunkia и т. д. то в толковании генезиса этой группы фауны Г. Ю. Верещагин значительно изменяет прежние взгляды. Он считает теперь (1940а), что проблему «морских элементов в фауне Байкала можно разрешить лишь в связи с общей проблемой происхождения молодых вселенцев из моря в континентальные воды». Байкал является лишь одним из немногих коллекторов такой фауны.

Г. Ю. Верещагин указывает на то, что в Евразии существовало несколько главных источников, откуда происходило внедрение «молодых» выходцев из моря в континентальные воды. Район Арало-Понто-Каспия служил таким источником главным образом с верхнетретичного времени трансгрессия моря на Дальнем Востоке — в нижнетретичное время, трансгрессии с востока и северо-востока в Вилюйскую впадину и в

юго-западное Забайкалье — с мезозоя (нижний мел), наконец, район юго-востока Азии мог служить источником внедрения морских выходцев в континентальные воды, возможно, в третичное время, полярный бассейн — в четвертичный период. Источником морских элементов могли служить в четвертичном периоде и опреснявшиеся дальневосточные моря. Основным путем перехода морских форм во внутренние бассейны, по мнению Г. Ю. Верещагина, являлось опреснение отдельных, отшнуровывающихся от моря внутренних бассейнов или опреснение прибрежных участков морей. Что же касается активной иммиграции через реки, то этот путь не мог иметь большого значения. Через реки могли проникать из моря лишь формы, способные к активному преодолению течения, далеко не во все реки такая иммиграция происходит, а лишь при определенной конъюнктуре, связанной с вторичным осолонением участков морей, в предшествовавшие эпохи подвергавшихся понижению солености.

Из всех этих источников, за счет которых, начиная с мезозоя, формировались континентальные элементы фауны водоемов Евразии, особо важное значение для Байкала могли иметь, по мнению Г. Ю. Верещагина, «морские реликтовые бассейны юго-восточного Забайкалья», существовавшие в течение мезозоя. На их месте впоследствии образовалось многоозерье, которое могло служить передаточной инстанцией к заселению Байкала морскими элементами. Байкал мог быть непосредственным членом этого многоозерья и преемником его вод, сохранившим в своей фауне морские реликты, но мог и не быть таковым. В последнем случае некоторые «морские элементы», уже переработавшиеся и приспособившиеся к типично пресноводному обитанию, могли проникнуть в Байкал через текучие воды. В связи с этим Г. Ю. Верещагин (1940б) предложил гипотезу сливания, в которой он указывает на возможность ступенчатых трансгрессий Забайкальского многоозерья по направлению к Байкалу и сливания его вод в постепенно углубляющуюся котловину этого озера.

Таким образом, по мнению Г. Ю. Верещагина (1940а, б), корни морского элемента фауны Байкала вселялись в систему древних водоемов, членом которых является Байкал, в три разных периода: в конце мезозоя (из реликтовых бассейнов Забайкалья), в третичное время (со стороны морей юго-восточной и восточной Азии) и, наконец, в четвертичный период со стороны трансгрессий Ледовитого океана и активного переселения через реки (тюлень, омуль).

Г. Г. Мартинсон (1959б, 1960), основываясь на результатах изучения ископаемых мезозойских и третичных моллюсков Азии, называет пресноводную фауну, которая могла развиться из морских предков в мезозое и в третичное время, неолимнической, в отличие от палеолимнической фауны, развитие которой происходило в глубочайшей древности, и имеющей в настоящее время всесветное распространение. Байкальская эндемичная фауна, по мнению этого автора, должна быть отнесена к неолимническому комплексу.

Что касается района Понто-Арало-Каспия, то моря этой области с их резко менявшимся режимом, в том числе Сарматское море, по мнению Г. Ю. Верещагина (1940б), не могли быть источником заселения Байкала. Несоответствие во времени и отсутствие путей заселения делают в настоящее время необоснованным предположение о заселении Байкала из района Понто-Арало-Каспия морскими элементами.

В своей работе «Моллюски оз. Байкал» (Кожов, 1936) мы пришли к выводу о том, что корни основного костяка эндемичной фауны Каспия и Охриды (Балканы) восходят от обширных неогеновых солоноватых и пресных внутренних бассейнов юго-восточной Европы, где сформировались и имели свой расцвет многочисленные Micromelaniidae и другие группы моллюсков из Gastropoda и Bivalvia. Байкальская же эндемич-

ная фауна не была связана с фауной Понто-Каспия и Юго-восточной Европы. Байкал и водоемы его системы были самостоятельным центром видообразования.

Л. С. Берг (1949а) в последние годы своей жизни продолжал защищать свою прежнюю гипотезу о плиоценовых, искони пресноводных корнях основных элементов этой фауны. В работе, посвященной проблеме Байкала, он изложил свои взгляды в следующих положениях. «Никаких морских элементов в фауне и флоре Байкала нет. Поэтому корней морской фауны и флоры Байкала не приходится искать ни в Монголии, ни на юго-востоке Азии, ни в каком-либо другом месте... На протяжении от конца мезозоя до четвертичного времени ни на юго-востоке Забайкалья, ни в Монголии не существовало таких обширных бассейнов и озерных систем, в которых обитала бы морская фауна. Напротив, в мезозое и частью в третичное время в Забайкалье и Прибайкалье, а также в Монголии находились обширные бассейны, в которых обитала типичная пресноводная фауна без каких-либо намеков на примесь морских. Предположение, что гипотетические морские элементы в составе третичных озерных бассейнов Забайкалья происходили из третичных морей юго-восточной Азии, не имеет ни малейшей тени правдоподобия». В заключение Л. С. Берг пишет:

«Кроме недавнего переселенца — тюленя, в Байкале нет никаких морских организмов. Эндемичная фауна в Байкале частью состоит из остатков верхнетретичного пресноводного населения внутренних вод Азии (а частью Северной Америки). Помимо того, в Байкале есть еще более древние пресноводные типы, развившиеся в самом Байкале и в окружающих водоемах в течение их долгой геологической жизни. Таковы, например, панцирнощекие рыбы — голомянки, ближайших родичей которых мы не находим нигде ни в пресной, ни в морской воде. В третичное время Байкал и его бассейн были заселены фауной более теплолюбивой, нем современная. В то время здесь жили организмы, ныне свойственные Китаю и бассейну Амура. В Байкале сосредоточена фауна, обладающая более южным обликом, чем какой можно было ожидать в районе с суровым климатом, свойственным бассейну этого озера. Элементы байкальской фауны были расселены в пресных водах Восточной Сибири уже в нижнемеловое время, а с верхнетретичного времени они уже имелись в области современной котловины Байкала. Элементы байкальской фауны рассеяны спорадически по пресным водам Сибири (в этом отношении особенно замечательно озеро Баунт в бассейне Витима), Китая, Северной Америки, в оз. Охрида, в Каспийском море и в других местах».

Современное состояние вопроса о происхождении и истории байкальской фауны мы попытаемся осветить в следующих главах.

Глава третья

ГЛАВНЕЙШИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ В ФАУНЕ И ФЛОРЕ БАЙКАЛА И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

На основании современных знаний о составе и распределении байкальской фауны и флоры, а также биогеографических и палеонтологических исследований последнего времени мы различаем среди населения Байкала следующие группы по их происхождению (Кожов, 1958а; Kozhow, 1958. 1959).

Представители современной сибирско-европейской фауны. Среди этого гетерогенного по своему происхождению комплекса следует различать следующие главные экологические группы.

А. Лимнофилы. К этой группе из состава современного населения Байкала относится та часть, представители которой тождественны или очень близки формам, живущим и сейчас в окружающих Байкал мелководных озерах и других водоемах евтрофного типа. Сибирские лимнофилы в Байкале заселяют почти исключительно прибрежно-соровые участки: соры, глухие бухты, закрытые части заливов и т. д. Они, в общем, соответствуют тому «биогеографическому» комплексу, который Г. Ю. Верещагин (1935) называл сибирским. Сюда относятся губки Spongillidae, озерные сибирско-европейские виды моллюсков, олигохет, пиявок, коловраток, копепод, кладоцер, ручейников, хирономид, озерный бокоплав Gammarus lacustris и т. д. Из рыб сюда относится сорога (плотва), язь, гольяны, окунь, щука и другие озерные виды, которые, следуя Г. В. Никольскому (1947, 1955), можно отнести по их происхождению к сибирскому равнинному комплексу. Для размножения эти рыбы заходят из Байкала в прибрежные озера или нерестятся в сорах и заливах Байкала. Но летом, а в некоторых участках и зимой они распространяются вдоль берегов более или менее открытых мелководий озера. В открытые воды Байкала летом течениями заносятся из соров и глухих заливов сибирские виды планктонных коловраток, ракообразных, инфузорий, а также водорослей. Но здесь они рассеиваются и в глубоководных районах быстро погибают.

Б. Лимнореофилы. К этому комплексу принадлежит довольно большое число форм, имеющих близкое родство или даже тождественных видам, широко распространенным в Сибири в крупных и относительно глубоких проточных озерах, в быстрых реках и ручьях, отчасти и в евтрофных водах, но в последних лишь в холодное время года. Выходцы из таких вод живут в Байкале преимущественно в открытой литорали, а некоторые из них и в сублиторали, входя в состав биоценозов открытых вод наравне с коренными байкальцами. В прибрежно-соровых участках

они обнаруживаются лишь в холодное время года. Иначе говоря, они живут в Байкале в условиях, близких к условиям обитания их родичей.

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, отличаются от исходных форм очень слабо. К рассматриваемой группе следует отнести, по-видимому, некоторые виды хирономид, олигохет из родов Mesenchitraeus, Nais, Paranais, возможно некоторые виды литоральных нематод, пресноводные гидры и т. д. Из рыб сюда относятся байкальский черный хариус (Thymallus arcticus baicalensis), образующий глубинную эндемичную разновидность brevipinnis (белый хариус), налим Lota lota с его байкальской глубинной разновидностью «светлый налим», затем байкальские формы донных сигов, вместе с их паразитами. Вероятно, сюда же следует отнести ельца. Виды рассматриваемого комплекса частично относятся к предгорному комплексу Г. В. Никольского (хариусы), частично являются проходными, но осевшими в Байкале (осетр, сиги). Ближайшие родственники их живут в горных и в крупных долинных реках Сибири (хариус, сиги, осетр, елец, налим), а также в литорали глубоководных горных озер Сибири.

Из пелагических организмов сюда очевидно следует отнести некоторые, живущие в открытой литорали, инфузории и жгутиконосцы (Mallomonas и др.), байкальские формы таких широкораспространенных видов коловраток, как Notholca longispina, N. striata acuminata, Keratella quadrata, K. cochlearis, Filinia longiseta, а также может быть веслоногого рачка Cyclops kolensis var. baicalensis, спорадически встречающегося в водоемах северной Европы и Сибири.

Г. Ю. Верещагин (1935), устанавливая сибирско-байкальский биогеографический комплекс среди обитателей Байкала, имел в виду главным образом эту группу сибирских лимнореофилов. Но в этот же комплекс он включил и ряд таких элементов, которые должны быть отнесены к иным генетическим комплексам, рассматриваемым ниже.

Г. Ю. Верещагин считал, что сибирские виды в открытых водах Байкала генетически молодые, т. е. находятся в настоящее время в процессе внедрения в состав древней фауны Байкала. Но это положение можно принять лишь с большими оговорками. Сибирские лимнореофилы, и в том числе рыбы, безусловно жили в Байкале и в окружающих его водах, начиная с первых этапов его истории, т. е. и в третичное время и позднее. Причина слабого обособления их от современных сибирских видов лежит не в том, что они являются «молодыми» вселенцами в Байкал, а в том, что условия жизни в байкальской литорали не могли резко отличаться ранее и не отличаются резко сейчас от условий жизни в олиготрофных сибирских озерах и особенно в быстро текущих реках. Для рыб же (сиг, хариус, налим), кроме того, имеет значение и то обстоятельство, что байкальские их популяции, нуждаясь в реках для икрометания, могут здесь перемешиваться с обычными озерноречными популяциями, что также должно служить известным препятствием для процесса их обособления.

Потомки обитателей третичной Голарктики (преимущественно Сибири). К этой группе мы относим таких обитателей открытых вод современного Байкала, ближайшие родственники которых в настоящее время не живут в непосредственно окружающих его водоемах, но спорадически встречаются в очень удаленных друг от друга местах, преимущественно в пределах Сибирско-европейской подобласти Палеарктики, а отчасти также и в Северной Америке.

В Байкале этот комплекс представлен, как правило, эндемичными разновидностями и видами, иногда и родами. Они заселяют

всевозможные биотопы, но, главным образом, открытую литораль, сублитораль и более глубокие зоны вплоть до предельных. Сюда относятся многие байкальские олигохеты (вместе с эндемичным родом Agriodrilus), вероятно, некоторые виды и роды турбеллярий, пиявки сем. Piscicolidae, один из наиболее массовых обитателей пелагиали Байкала рачок Epischura baicalensis (Copepoda-Calanoida), водяные ослики (Mesoasellus, Baicaloasellus), рачки из Harpacticoida, Ostracoda, а также ручейники группы Baicalinini, некоторые эндемичные пелагические инфузории, описанные Н. С. Гаевской (Gajewskaja, 1933) из литорали и т. д. К этому же комплексу следует, вероятно, отнести эндемичные виды перидиней рода Gymnodinium, диатомей Cyclotella baicalensis, C. minuta, Melosira baicalensis. Большая древность корней рассматриваемого комплекса может быть показана на примере байкальских ручейников. Эндемизм их выражен очень резко, они потеряли связь с ближайшими родственниками, а время их обособления от общего ствола с лимнофилидами, как считал А. В. Мартынов, должно быть отнесено к середине третичного периода. За это время они в Байкале расщепились на ряд видов и родов и приобрели много своеобразных морфологических и биологических признаков, выработавшихся в условиях этого озера.

Понадобилось также много времени, чтобы в глубинах Байкала сформировался такой эндемичный род ресничных червей, как Polycotilus — гигантская турбеллярия с сотнями присосок по бокам тела (рис. 20).

Заселение Байкала и других озер его системы рассматриваемой группой происходило преимущественно в период плиоценового и постплиоценового похолодания климата Сибири и отступления фауны из северных районов на юг. Волна северных иммигрантов постепенно усиливалась в конце плиоцена — начале плейстоцена. В это время в Байкал и другие водоемы Байкальской горной области смогли проникнуть уже высокоарктические элементы, в том числе, например, голец-даватчан.

Потомки обитателей древних водоемов Центральной Азии. К этому комплексу относятся 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 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. Джегетай-Куль, моллюски Choanomphalus, Kobeltocochlea в оз. Хубсугул) или, наконец, к некоторым видам, населяющим водоемы Южной Азии (пиявки Toricinae, мшанка Hislopia).

Именно этот комплекс форм, а также гаммарид Г. Ю. Верещагин (1940б) считал в большей своей части морским, а Л. С. Берг (1949а) — остатком теплолюбивой пресноводной фауны, широкораспространенной в Евразии и Северной Америке в конце третичного периода. Г. Г. Мартинсон в своих ранних работах примерно этот же комплекс форм из моллюсков, основываясь на палеонтологических данных, называл «балканским». В настоящее время он предпочитает называть его, как уже сказано, неолимническим.

Пока нет возможности в настоящее время сколько-нибудь четко разграничить центрально-азиатский комплекс от третичных сибирских голарктов. Во всяком случае можно утверждать, что в первой половине и в середине третичного периода Северная Сибирь (Сибирская платформа геологов), с одной стороны, и Центральная Азия с прилегающими к ней горными районами Южной Сибири — с другой, представляли собой два самостоятельных центра формирования гидрофауны (как и наземной фауны).

Сибирь к северу и северо-востоку от южно-сибирских горных сооружений, орошавшаяся великими сибирскими реками, изобиловала мелководными озерами. Здесь, в условиях умеренного климата, миллионы лет развивалась гидрофауна, послужившая основой для современной фауны Голарктики.

Центральная Азия, в отличие от Сибири, в конце мезозоя и в третичном периоде была тектонически активной страной горных сооружений и крупных озерных бассейнов. Некоторые из них, очевидно, нередко были в близком соседстве с крупными полуморскими бассейнами, заходившими в глубь Азии со стороны востока, или чимевшимися на западе и юго-западе в виде опреснявшихся дериватов окраинных морей океана Тетис.

Расчлененность страны, климатические контрасты, близость полуморских бассейнов создали условия, благоприятные для выработки специфических фаун, отличных от северо-сибирской фауны третичного периода. Область озер Байкальской системы, примыкающая к северной окраине Центральной Азии, должна была в начале своей истории вплоть до плиоценового похолодания находиться под сильным влиянием центрально-азиатской и отчасти, возможно, и восточно-азиатской, фауны как долинной, теплолюбивой, так и более холодолюбивой, живущей в горных водоемах, реках, пещерных водах и т. д.

Заселение озер Байкальской горной области Центрально-азиатской фауной происходило очевидно в самые ранние стадии формирования Байкала, в первой половине или в середине третичного периода, во всяком случае ранее, чем туда стала проникать третичная фауна с севера Сибири. Это объясняет особенно глубокий эндемизм ее потомков в Байкале.

Г. Г. Мартинсон (1951) склонен генетически сближать неогеновые, главным образом, плиоценовые моллюски из отложений юго-восточной Европы (такие как Pyrgula, Caspia, некоторые виды Micromelania), с одной стороны, с ископаемыми мезозойскими гастроподами, так называемыми Probaicalia из Забайкалья, и с другой — с ископаемыми неогеновыми (миоцен — плиоцен) видами истинных Baicalia из третичных террас Байкала. Так, он считает ископаемых моллюсков Baglivia и Streptocerella из плиоцена Балкан генетически близкими байкальскому роду Liobaicalia, ископаемый вид Prososthenia schwarzi из тех же отложений — к Baicalia proherderiana из третичных террас Байкала, а Prososthenia tryoniopsis — близкой к современной Baicalia sachwatkini и т. д.

Однако это сходство чисто внешнее и несомненно является результатом конвергенции в развитии раковин. Такие же внешне «сходные виды» мы обнаруживаем между современными башенковидными гастроподами Байкала, из сем. Baicaliidae и аналогичными формами из Каспия и оз. Охриды (роды Micromelania, Clessiniola, Pyrgula, Chilopygula и др.). Но анатомические исследования показали, что роды Caspia и Micromelania из Каспия, Chilopygula и др. из оз. Охриды не имеют близких родственных отношений к Baicaliidae из Байкала (Кожов, 1951; Stankovic, 1932, 1955а, б). Сходство некоторых современных видов гаммарид Байкала с каспийскими видами (Базикалова, 1940, 1945) также не является доказательством их близкого родства. В настоящее время можно считать достаточно выясненным, что область Понто-Каспия с прилегающими к ней районами, а также Балканы, представляли собой в третичный период самостоятельные центры формирования гидрофауны, независимые от только что охарактеризованных центров сибирского и центрально-азиатского. Конечно, фауны этих удаленных друг от друга областей могли оказывать в разные периоды друг на друга взаимное влияние, но при этом они не теряли своей самобытности (Komarek, 1953; Stankovic, 1932, 1955б).

Г. Ю. Верещагин (1940б), как уже было выше указано, также сдержанно относился к сближению понтокаспийской фауны с байкальской и к идее общих и относительно недавних корней обеих этих фаун.

Как было показано выше, в составе байкальской фауны обнаружен ряд видов, ближайшие родственники которых известны из подземных вод и ключей Западной Европы, Балкан, а также из Японии, Северной Америки и других весьма отдаленных друг от друга областей земного шара. Таковы ракообразные Bathynellidae (виды рода Bathynella), клещи из рода Cerebrothrombidium, виды рачков из родов Acanthocyclops, Orthocyclops, и др. По-видимому, эта фауна является остатком очень древней, частично может быть дотретичной фауны, жившей в подземных водах Южной Сибири — Центральной Азии и юго-восточной Европы в условиях теплого климата. Сохранились они и их потомки в настоящее время лишь в немногих местах, в том числе и в Байкале.

В последнее время накапливаются сведения о наличии родственных видов с байкальскими из турбеллярий, олигохет, изопод (Asellus) и других групп фауны в бассейне Амура, в прилегающих районах Китая и в Японии. Можно предполагать поэтому, что древняя фауна Центральной Азии и фауна указанных выше областей Восточной Азии оказывали друг на друга значительное взаимное влияние. Праамур и цепь крупных древних бассейнов, о которых пишет Г. Г. Мартинсон (1955а) и которые простирались от Японии до Центральной Азии включительно, могли служить путями такой связи.

Иммигранты из Ледовитого океана и водоемов его побережий. К этой группе относятся байкальский омуль (Coregonus autumnalis migratorius) и тюлень (Phoca sibirica) вместе с паразитами, которые они занесли с собой. Они проникли в Байкал, по-видимому, в период большой трансгрессии Ледовитого океана, имевшей место в четвертичном периоде, на что указывал еще И. Д. Черский (1877). При этой трансгрессии воды Ледовитого океана заливали огромную территорию современного полярного побережья, и путь впадавших в него великих сибирских рек был намного короче, чем сейчас, да и были эти реки в период таяния ледников гораздо более многоводными. Омуль и тюлень, проникнув по этим рекам в Байкал, нашли себе здесь условия, близкие к тем, какие имеются на их далекой родине.

Нельзя считать вполне выясненным происхождение предков современных байкальских бычкообразных (Cottoidei), в том числе семейства голомянок (Comephoridae). Д. Н. Талиев в своей монографии (1955), посвященной этим рыбам, развивает положение о том, что предки их проникли в Байкал по системе р. Амур из морей Дальнего Востока в четвертичное и даже послечетвертичное время. Эти предки, по Д. Н. Талиеву, отщепились от дальневосточных морских Cottidae.

Если предположение о морских дальневосточных родичах байкальских бычков-подкаменщиков подтвердится, то следует в Байкале различать еще группу выходцев из морей Дальнего Востока. Но никак нельзя согласиться с тем, что предки байкальских Cottoidei появились в Байкале лишь в постплиоценовое время. Время их проникновения в Байкал не может быть более поздним, чем предков гаммарид и других глубоких эндемиков Байкала.

Глава четвертая

ЭВОЛЮЦИЯ ФАУНЫ В БАЙКАЛЕ

В предыдущих главах было показано, что Байкал за время своего существования вступал в связь с разными биогеографическими областями и получал из них тех или иных вселенцев. Подобное заселение древних озер, океанических островов или иных обособленных областей вселенцами извне получило в литературе название многократной колонизации. Такая колонизация некоторыми авторами расценивается как важнейшая причина своеобразия и обилия фауны в древних озерах. Так, американский зоолог Э. Майр в известной книге «Систематика и происхождение видов» (1947) пишет следующее: «Для пресноводной фауны древние пресноводные озера во многом представляют собою то же, что древние острова для наземной фауны. В них возможно переживание древних элементов, которые уже давно вымерли в окружающих областях. Мне кажется, что исследователи пресноводной фауны сильно недооценивают возраст видов, с которыми они работают. Это совершенно очевидно для оз. Байкал, Танганьика, Ньясса и т. д... По-видимому, нет возражений против утверждения, что «скопления» близких видов (в древних озерах) происходят путем многократной колонизации».

Однако объяснить все многообразие жизни в древних озерах одной колонизацией извне невозможно. Исследователи, непосредственно изучающие их фауну, приходят к выводу, что большинство видов, живущих в них в настоящее время, образовались в них самих. Такое мнение по отношению к африканским озерам высказал исследователь рыб этих озер Уортингтон (Worthington, 1954) и другие авторы, изучавшие фауну великих озер Африки, для фауны древних озер Центрального Целебеса —Вольтерек (Woltereck, 1931), для рыб оз. Ланао на Филиппинских островах — Герре (Herre, 1933), для оз. Охрида на Балканах — Станкович (Stankowič, 1932, 1955а, б), наконец, для оз. Байкал — В. Ч. Дорогостайский (1923б), а также Л. С. Берг (1949а), Г. Ю. Верещагин (1940б) и почти все современные исследователи систематического состава фауны Байкала.

О масштабах этого автохтонного процесса эволюции фауны в самом Байкале можно судить из данных, приведенных в табл. 44.

Интенсивное видообразование имеет место также среди инфузорий, донных циклопов и других групп.

Вместе с тем бросается в глаза и другая важная особенность байкальской фауны: в ее составе отсутствуют представители многих важных систематических групп. В открытых водах Байкала нет крупных двустворчатых (Unionidae), гастропод сем. Viviparidae, Bithyniidae, из

Таблица 44

Количество предполагаемых исходных форм видов для некоторых групп фауны Байкала и количество видов и родов, развившихся из них в самом озере

Название групп	Число предполагаемых предков (исходных видов)	Из них развились в Байкале		
		видов	родов	семейств и подсемейств
Тип Porifera, Lubomirskiidae	1—2	6	3	1
Класс Turbellaria ресничные черви, роды Sorocelis Baicalobia, Bdellocephala	3—4	до 40	?	—
Класс Crustacea, отр. Ostracoda, род Candona	1—2	19	—	—
Отр. Isopoda, род Asellus	2	5	—	—
Отр. Amphipoda, сем. Gammaridae .	4—5	239	34	—
Отр. Trichoptera, триба Baicalinini	2—3	10—12	2	—
Класс Gastropoda, сем. Baicaliidae . .	1—2	34	2	1
Подсем. Benedictiinae	2	5	2	1
Подсем. Choanomphalinae	2	7	2	1
Класс Pisces, сем. Comephoridae Подсем. Abyssocottinae и Подсем. Cottocomephorinae	2—3	23	7	3

насекомых нет поденок, крайне редко встречаются веснянки, отсутствуют десятиногие раки, жаброноги и многие другие широко распространенные в водах Сибири и Европы группы. Следовательно, байкальские условия оказались доступными для освоения лишь немногим представителям древней гидрофауны, обитавшей в пресных водах прилегающих к Байкалу областей. Обращает на себя внимание, далее, повышенная индивидуальная и групповая изменчивость байкальских видов и особенно тех из них, которые принадлежат к семействам и родам, богатым видами. Так Д. Н. Талиев (1948, 1955) подчеркивает сильную индивидуальную изменчивость бычков-подкаменщиков, А. Я. Базикалова в ряде своих работ отмечает исключительно высокую индивидуальную и групповую изменчивость у гаммарид. Среди моллюсков мы тоже находим серии видов, сильно варьирующих и нерезко отличающихся друг от друга.

Следует затем отметить, что многочисленные виды из групп, испытавших особенно бурное расщепление, группируются как бы отдельными пачками или сериями очень близко сходных форм вокруг немногих основных типов. Так, моллюски сем. Baicaliidae представлены 34 видами, отличающимися друг от друга величиной, числом оборотов и «украшениями» раковины. Однако по строению важнейших анатомических признаков — нервной, половой, пищеварительной систем — все они представляют собой единую группу форм, очень близких друг другу (Кожов, 1951). А. Я. Базикалова (1945) отмечает такое же явление у байкальских гаммарид. Д. Н. Талиев (1940), изучая байкальских бычков серодиагностическими методами, установил, что различия (родовые и видовые) между ними необычайно малы и значительно ниже родовых и видовых серодиагностических показателей для представителей сем. Salmonidae.

Отмеченные особенности байкальской фауны очень напоминают аналогичные свойства фаун других древних озер (Танганьика, Ньясса и т. д.), а также фауну океанических островов. Можно сказать, что Байкал представляет собой своего рода «остров» среди «океана» Палеарк-

тики, населенный своеобразной «островной» фауной, со свойственными такой фауне особенностями, в том числе глубоким эндемизмом, высокой вариабильностью видов и наличием малозаметных переходов между ними.

Уже было сказано, что Байкал, по современным представлениям, был обширным водоемом или серией таковых уже в середине третичного периода. Следовательно, недостатка во времени для эволюции его органического мира не было. Сторонники четвертичного возраста всей фауны Байкала, В. Ч. Дорогостайский (1923б), а вслед за ним Д. Н. Талиев ссылались для обоснования своих гипотез на модную в свое время «мутационную теорию». Д. Н. Талиев (1948) задавал себе такой вопрос: «Не присущи ли Байкалу в связи с его молодым тектоническим происхождением и глубоким положением в литосфере специфические особенности, влияющие на повышение мутационной изменчивости глубоководных обитателей?» Мы полагаем, что для объяснения эволюции фауны в Байкале вполне можно обойтись без таких допущений.

В современной литературе обсуждаются два главных направления в процессе расщепления видов на большие группы новых видов.

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

2. Симпатрическое видообразование без предварительной изоляции популяций какими-либо географическими (топографическими и т. п.) преградами, т. е. в едином не расчлененном озере или в какой-либо иной изолированной от соседних области. Э. Майр (1947) и некоторые другие ученые, утверждают, что процесс образования видов из старых может идти вообще лишь аллопатрическим путем, т. е. посредством пространственной географической изоляции. Симпатрическое видообразование они считают маловероятным. О том же пишет Брукс (Brooks, 1950), который в своей сводке о древних озерах пытается показать, что в них (в том числе и в Байкале) основной путь видообразования шел через географическую, пространственную изоляцию популяций исходных видов в отдельных участках озера. Всякая новая форма, по мнению этих ученых, становится наследственно стойкой, т. е. физиологически обособленной лишь после долговременного пребывания в полной или по крайней мере частичной пространственной изоляции от родственных форм. Только такая форма в состоянии быть самостоятельной, когда она при изменившихся обстоятельствах (нарушение изоляции) вновь войдет в соприкосновение с родственными формами.

Обсуждая вопрос о видообразовании в озерах Танганьика и Ньясса, Брукс указывает на наличие вдоль берегов озер пространственно изолированных друг от друга биотопов, населенных популяциями разных видов. Таковы мелководные лиманы, губы, заливы, отделенные друг от друга большими глубинами, не свойственными для тех или иных видов грунтами и другими преградами, которые нельзя преодолеть. Особо важное значение придается многочисленным прибрежным озерам, куда может проникать фауна основного озера и находиться там в изоляции продолжительное время, пока не произойдет нового слияния этих озер с основным озером. Поселяясь вновь в основное озеро, новые формы, ставшие теперь наследственно стойкими, находят здесь подходящие для себя биотопы и могут дивергировать дальше, но уже на основе биологических отношений. Точно такую же картину аллопатрического формирования фауны Брукс пытается нарисовать и для Байкала.

В настоящее время мы имеем достаточно материалов для утверждения, что в Байкале формообразование на основе изоляции действительно имело и имеет место.

Выше уже было показано, что современное зоогеографическое районирование озера основано на различиях в составе фауны, населяющей разные его участки. Мы видели, что особенно ясны такие различия между фауной северной и южной половин Байкала, объяснимые лишь при допущении, что еще в недавнее время он состоял по крайней мере из двух частей, не полностью разделенных друг от друга надводной возвышенностью. Мы видели, что для такого предположения имеются как топографические, так и биологические основания. Имеются также локальные формы в некоторых своеобразных по условиям жизни районах Байкала, как Ушканий архипелаг, Малое море, Селенгинское мелководье, некоторые соры и т. п. Сама по себе огромная протяженность береговой линии озера (более 2000 *км*), очевидно, способствует в той или иной мере изоляции удаленных друг от друга популяций единого вида, распространенного вдоль берегов всего Байкала в одной и той же зоне глубин. Приведем несколько примеров.

Среди моллюсков Байкала массовой формой является Choanomphalus maacki (рис. 54, 7), распространенный в литорали всего озера. Изучая популяции этого вида, мы можем наглядно видеть, как меняется облик его раковины в разных районах. В юго-западной части Байкала, где грунт литорали преимущественно каменистый, C. maacki имеет очень высокую, почти башневидную раковину и широкий воронковидный пупок с крутыми и плоскими стенками (var. andrussowianus), описанную в свое время В. Л. Линдгольмом (1909) как особый вид. Дальше на север вдоль юго-западного побережья (Голоустинский участок), раковина C. maacki становится более низкой и соответственно этому, более широкой (f. typica). В Малом море и к северу от него, где преобладают песчаные грунты, раковина этого вида совсем плоская, а пупок у нее широкий (var. elatior). Такой облик присущ этому виду в северной части Байкала и вдоль северо-восточного побережья (северо-байкальский участок), а к югу от Селенгинского мелководья он снова переходит в южно-байкальскую высокую var. andrussowianus.

Такая же картина наблюдается и у C. amauronius — тоже массового литорального кругобайкальского вида.

Различия между обликом раковин этих (как и многих других) видов из разных мест обитания настолько бросаются в глаза, что большинство локальных форм были описаны в свое время как самостоятельные виды. Моллюск Baicalia herderiana обильно заселяет каменистые грунты литорали вдоль побережий южного Байкала. Здесь конусовидная раковина этого вида имеет хорошо выраженные ребра, идущие поперек оборотов. Поселяясь на песчаных грунтах, особенно в районах, где таковые занимают большие и обширные пространства (Селенгинское мелководье), раковина B. herderiana теряет ребра, или они бывают слабо выражены (var. semicostulata и var. laevis). В заливах и бухтах раковина этого вида становится маленькой, лишенной ребристости (var. parvula из зал. Провал) и т. д.

В литорали северной половины Байкала живет вид очень близкий к B. herderiana — B. variesculpta (рис. 55, *3*) Раковина последней характерна тем, что ребра у нее превращены в ряды бугорков. Но на стыке этих двух видов вдоль западного берега в районе Анга — Бугульдейка можно обнаружить формы, имеющие явно переходный, очевидно гибридный характер. Очень близкий к B. herderiana вид, B. angarensis живет в Ангаре. Раковина его совершенно лишена ребер и значительно меньше, чем у B. herderiana, что опять-таки, очевидно, связано с условиями жизни в быстрой реке. Ряд локальных разновидностей и даже видов образуют гаммариды родов Micruropus, Hyalellopsis, Pallasea, Eulimnogammarus, Odonthogammarus и др.

Вероятно, для процессов аллопатрического видообразования имело

значение и то обстоятельство, что Байкал на одном из этапов развития был центральным звеном гигантской Байкальской системы тектонических впадин, расположенных к западу, востоку и северо-востоку от него, которые, как уже ранее отмечено, были вместилищем обширных озер. Прибрежная фауна, автохтонно развивавшаяся в этих озерах, могла находиться во взаимном обмене. В крупных проточных озерах, расположенных на дне этих впадин, еще сохранились живые, хотя и немногие остатки фауны байкальского типа, о чем уже более подробно было сказано выше.

Однако более глубокий анализ состава и распространения байкальской фауны в самом озере и вне его дает основания для предположения о том, что ведущим фактором в ее преобразовании из относительно немногих исходных видов было постепенное повышение глубин озера, появление в связи с этим новых биотопов, их заселение и, как следствие этого — постепенное расщепление видов на прибрежные и глубинные формы без заметного участия пространственной географической изоляции расщепляющихся популяций, т. е. симпатрическим путем.

Благодаря повышению глубин постепенно менялся физический облик озера, превращавшегося в громадный и глубокий водоем. Изменялись температурный и химический режимы, сезонная ритмика, состав и качество грунтов, освещенность и т. д. Все это само по себе служило для обитателей озера, усваивающих эти новые условия, фактором, физиологически изолирующим их от обитателей обычных озер или рек окружающей Байкал области. Таким образом, в связи с углублением котловины и появлением новых биотопов в самом озере появились условия для расщепления литоральных видов на глубинные популяции, превращавшиеся впоследствии в разновидности и виды без каких-либо изолирующих географических преград.

Положение о том, что пространственная географическая изоляция могла играть в эволюции Байкала лишь подчиненное значение, можно иллюстрировать следующими фактами.

Как уже было ранее показано, по системе Ангара — Енисей и по древним рукавам последнего некоторые байкальские виды проникли далеко на север и расселились в таких полярных водоемах как оз. Таймыр, озера бассейна р. Гыды (между Енисеем и Обью). Здесь они были полностью изолированы от исходных байкальских и даже от ангаро-енисейских популяций тех же видов. Вероятно, многие тысячелетия жили и живут они в такой изоляции и до сих пор остаются очень близкими к байкальским видам или даже не отличимы от них.

Байкальские виды, сохранившиеся в остатках древних озер Байкальской системы в бассейне Витима и Чары, несмотря на еще более длительный срок изоляции от исходных байкальских видов, отличаются от них лишь в пределах очень близких видов и разновидностей.

Для правильного понимания процессов автохтонного видообразования в Байкале нам кажется весьма существенным тот факт, что наиболее богатой эндемичными видами и родами в Байкале является не прибрежная мелководная зона, а область глубин от 8 до 200 *м*, несмотря на то, что в горизонтальном направлении она является единой для всего озера. В этой зоне живут все байкальские виды губок, 80% моллюсков, 75% олигохет и турбеллярий. Из 31 формы бычковых рыб лишь 6 живут в зоне глубин 0—5 *м*, тогда как на глубине от 5 до 100 *м* — 22, 100—300 *м* — 25 форм, 300—500 *м* — 21, более 500 *м* — 16 форм (Талиев, 1948).

По А. Я. Базикаловой и Д. Н. Талиеву (1948), в зоне глубин 0—5 *м* живет 49 видов и разновидностей гаммарид (17,1%), в зоне глубин 5—70—150 *м* — 147 видов и разновидностей (49,8%), на глубине 70—150—300 *м* — 41 вид и разновидностей (14,4%), 300—500 *м* — 28 видов и разновидностей (18,7%). Две трети родов гаммарид (20 из 31)

представлены многочисленными видами, живущими почти исключительно за пределами глубин 10—15 *м*, из них около 15 родов представлены видами, центр распространения которых находится глубже 80—100 *м*. За пределами литорали живут рачки Bathynellidae, большинство донных циклопов и т. д. Следует иметь в виду, что фауна глубинных зон Байкала изучена недостаточно по сравнению с литоралью, и известное к настоящему времени число обитающих там видов будет в будущем, вероятно, намного увеличено.

Чем больше и всестороннее мы познаем байкальскую фауну, тем более убеждаемся в том, что область глубин от 5—10 до 100—200 *м* была и является первоначальной родиной громадного большинства байкальских эндемиков, своего рода «фабрикой», в которой перерабатывалась осваивающая Байкал мелководная в широком смысле фауна.

Г. Ю. Верещагин (1935) считал, что в Байкале фауна, обитающая глубже 500*м*, состоит на 100% из древних эндемичных форм, тогда как фауна менее глубоких слоев состоит из смеси древних эндемичных элементов с более молодыми элементами. Но это положение нельзя считать правильным. Древние исходные виды на больших глубинах могут представлять собой лишь исключение. Как показывают детальные морфологические исследования серий родственных видов, сменяющих друг друга по вертикали, заселение глубинных зон Байкала шло от мелководий и сопровождалось расщеплением литоральных форм по мере освоения ими новых глубинных биотопов. Так, большинство глубоководных видов гаммарид, как показала А. Я. Базикалова (1945), имеет близкую связь с современными литоральными и сублиторальными видами, что видно из следующего сопоставления.

Преимущественно литоральные и сублиторальные роды гаммарид	Отщепившиеся от них глубинные и глубоководные роды или виды
Род Eulimnogammarus	Роды Abyssogammarus, Pachyschesis, возможно Lobogammarus, Ommatogammarus, Polyacantisca, также многочисленные глубинные виды Eulimnogammarus
Род Crypturopus	Род Homocerisca
Род Acanthogammarus	Brachyuropus (подрод), Carinurus, Axelboeckia, Garjejewia, глубоководные виды Acanthogammarus
Род Pallasea	Глубоководные виды рода Pallasea, а также роды Parapallasea, Hackonboekia, Ceratogammarus, Cheirogammarus

Один из глубоководных родов гаммарид Pachyschesis с единственным видом P. branchialis сформировался и специализировался как паразит, живущий в выводковой камере глубоководных же видов гаммарид. Интересно, что роющие формы глубоководных гаммарид очень близко родственны роющим же формам, живущим на мелководьях. Так, по А. Я. Базикаловой (1945), глубоководный вид Homocerisca caudata имеет близкое родство с мелководной H. perla, Carinurus reissneri с C. ssolskii и т. д.

Аналогичные серии видов мы обнаруживаем и среди моллюсков. Например, из гастропод рода Benedictia, включающего четыре вида с несколькими разновидностями, исходной формой, вероятно, была Benedictia baicalensis, живущая в массовом количестве в зоне глубин от 2—

3 *м* до 15—20 *м*, или близкая к ней анатомически B. limnaeoides, занимающая зону глубин 10—30 *м*. Близко родственная последней B. fragilis живет на глубинах 30—40 *м* и глубже и, наконец, более далекая по родству B. maxima свойственна глубинам 50—200 *м* и более. Такой же ряд близких видов, сменяющих друг друга по вертикали, мы имеем среди гастропод-байкалиид, турбеллярий и других групп. Глубоководная фауна олигохет, по В. В. Изосимову (1949), является также молодой, т. е. находится в периоде формирования и имеет связь с мелководной. Губки живут преимущественно в литорали и сублиторали, но и они образуют серию видов, сменяющих друг друга по вертикали: Lubomirskia baicalensis прибрежный вид, Baicalospongia bacillifera и B. intermedia заходят до глубин 400—500 *м* и больше. Возможно, что некоторые глубоководные виды уже потеряли исходные корни. Что касается обнаруженных на больших глубинах Байкала рачков-батинеллид, то А. Я. Базикалова (1954в) допускает, что их предки заселяли большие глубины, параллельно с опускающимся дном Байкала.

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

С постепенным увеличением глубин озера и мощности его водной массы автохтонно развивалась своеобразная пелагическая фауна из первоначально донных и наддонных форм больших глубин. Так, от бентосного рода Pallasea отщепляется род Poeckilogammarus, а из нектобентических, но глубоководных видов последнего со временем вырабатывается род Macrohectopus с единственным видом M. branickii, перешедшим уже полностью к пелагическому образу жизни. Из первоначально бентосных, затем полупелагических видов бычков-подкаменщиков развиваются сначала нектобентические, а затем и типично пелагические виды, образующие эндемичное подсем. Cottocomephorinae и эндемичное сем. Comephoridae.

Спрашивается, откуда, в условиях какой пространственной изоляции, в каких водоемах или их частях могли сформироваться глубоководные донные и пелагические виды, роды и семейства, населяющие в настоящее время Байкал?

Если допустить, что глубоководные виды могли сформироваться где-то вне Байкала в глубоких озерах Прибайкалья, то неизвестно какими путями они могли проникнуть в его глубины, если они совершенно не выносят условий жизни в реках и на мелководьях озер.

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

Можно предполагать, что по мере увеличения глубин и появления свободных биотопов туда оттеснялись с густо заселенной литорали популяции различных прибрежных видов. Здесь, в глубинной зоне, они попадали в новые условия и прежде всего в температурные, световые и грунтовые, что вело к преобразованию природы вселенцев.

Новые, свойственные занимаемым глубинам, температурные и световые условия жизни должны были оказывать прямое адэкватное влияние прежде всего на физиологию особей, проникающих в глубь популяций. Рост и развитие их замедлялись в связи с понижением температуры и слабыми ее сезонными изменениями, исчезал сезонный ритм в жизненном цикле и особенно в процессе размножения, удлинялась продолжительность жизни, запаздывало наступление половозрелости и т. д. Все это неизбежно должно было приводить к физиологическому обособлению оттесняемых в глубины популяций от исходных прибрежных видов и, следовательно, к выделению их в наследственно стойкие формы.

Б. П. Ушаков (1959а, б), на основании многочисленных экспериментов по теплоустойчивости клеток и тканей пойкилотермных животных, с полным основанием считает, что эта теплоустойчивость является важным видовым признаком и должна быть одним из критериев вида. Сотрудники лаборатории Б. П. Ушакова, Джамусова и Шапиро (в печати) исследовали теплоустойчивость мышц подошвы ноги у нескольких видов моллюсков, живущих как в открытых водах Байкала (виды эндемичных родов Baicalia и Benedictia), так и в сорах и заливах озера (Limnaea ovata). Теплоустойчивость мышц последней (как и вообще у обычных озерных обитателей) оказалась значительно более высокой, чем у байкальцев. Авторы приходят к заключению, что это может быть объяснено лишь различиями в температурных условиях становления и обитания исследованных моллюсков. Результаты исследования подтверждают решающее значение температурного фактора в экологической несмешиваемости байкальской и сибирской фауны оз. Байкал и в ее эволюции.

Миллионы лет существования в таких условиях при участии естественного отбора должны были привести и действительно привели к тому, что у современных глубоководных видов, ведущих начало от литоральных, цикл размножения и роста очень растянут, а некоторые из них приобрели способность размножаться круглый год. Пониженные температуры были причиной задержки развития эмбрионов в теле матери, что у некоторых видов привело к живорождению (голомянки, некоторые турбеллярии и т. д.). В связи с низкими температурами воды в озере (особенно в ледниковый период), как указывают А. Я. Базикалова (1948а, 1951а, 1954б) и М. Ю. Бекман (1958), некоторые виды байкальских гаммарид являются как бы неотеническими по отношению к их предкам, т. е. сохраняют, будучи половозрелыми, признаки юности благодаря недоразвитости ряда морфологических признаков.

Обращает на себя внимание также «гигантизм» многих глубоководных видов. Так, среди моллюсков рода Benedictia самый крупный вид B. fragilis наиболее глубоководный, среди гаммарид и олигохет глубинные виды также, как правило, крупнее родственных прибрежных. Самая гигантская турбеллярия Polycotilus sp. (до 30 *см* в длину) встречается лишь за пределами литорали. Среди рачков-изопод самый крупный вид (Asellus dybowskii) живет на больших глубинах, самые крупные в Байкале олигохеты Limnodrilus inflatus, L. bythius, Rhynchelmie brachycephala живут в абиссали. Явление «гигантизма» имеет место и среди глубоководных видов бычков-подкаменщиков. В. Н. Яснитский (1952) указывал, как на особенность байкальских водорослей, на увеличенные размеры байкальских форм по сравнению с родственными формами из обычных озер и даже соров и заливов самого Байкала, причем в наиболее яркой форме «гигантизм» проявляется у эндемичных видов, живущих в открытых водах. В. Н. Яснитский по поводу этого явления писал, что тенденция к увеличению размеров байкальских водорослей представляет собой физиологическую реакцию организма на действие своеобразного комплекса факторов, типичных для открытого Байкала, среди которых ведущая роль принадлежит низкой температуре воды, обусловленной грандиозными размерами озера.

Следует, однако, отметить, что наряду с «гигантизмом» среди глубоководных видов наблюдается и противоположное явление «нанизм», так как в глубинах Байкала живут и карликовые формы. Например, моллюск Baicalia papa пока является самым мелким видом из всех байкалиид, живет же он на больших глубинах. Малые размеры имеют и некоторые глубинные роющие виды гаммарид, особенно из рода Micruropus. Такие явления очевидно связаны с неблагоприятными условиями питания, а может быть и с другими еще мало известными факторами.

Аналогичные явления гигантизма наряду с карликовостью в глубинных зонах наблюдаются и в морях (Бирштейн, 1957).

Ясную картину изменений мы наблюдаем у глубоководных видов также в связи с уменьшением освещенности. Практически полное отсутствие света на глубинах более 200 *м* должно было обречь органы зрения на бездеятельность. Изучая глубоководных животных (гаммарид, изопод, моллюсков, рыб), мы видим, что по мере заселения и освоения ими все больших и больших глубин, глаза у них становятся все более бесполезными. У гаммарид от глаз остаются лишь углубления по бокам головы, а для ориентировки в пространстве и поисков пищи начинают служить антенны, достигающие необычайной длины. У глубоководных видов бычков-подкаменщиков глаза редуцированы.

Интересно, что параллельно исчезновению способности глаз к восприятию света, т. е. по мере увеличения бесполезности органов зрения глазные ямки у гаммарид теряют правильность очертаний, что отмечал еще А. А. Коротнев (1901). Беспорядочную вариабильность таких «глаз» можно объяснить лишь тем, что они, как бесполезные, выпали из-под жесткого контроля естественного отбора.

Отсутствие света прямо и адэкватно отражается на окраске тела. Тело глубоководных животных теряет рисунок и многоцветную окраску, характерную для обитателей мелководий, становится розоватым или грязно-серым, однообразным по всей его поверхности, тогда как у видов, живущих в освещенной зоне, яркая окраска тела и рисунок во многих случаях имеет явно покровительственное значение. По окраске и рисунку тела литоральных гаммарид и турбеллярий часто можно безошибочно определить вид животного. У глубоководных же видов развитие признаков, способствующих выживаемости, идет явно в других направлениях. У них совершенствуются, увеличиваются в размерах органы осязания (у гаммарид — антенны, у бычков — органы боковой линии), в связи с вязкостью грунта у некоторых гаммарид и у ослика Asellus dybowskii (рис. 45, *3*) уплощается тело, изменяется постановка ножек, способствующая передвижению на вязком субстрате, у олигохет чрезвычайно удлиняются вентральные щетинки и т. д.

Влияние отмеченных выше абиотических условий на популяции видов, осваивающих глубинные биотопы, неизбежно должно было привести к их физиологической изоляции от исходных популяций, к невозможности скрещивания и этого было достаточно для формирования из них генетически стойких форм.

Такой процесс обособления и образования новых форм шел почти во всех группах животных, заселявших глубинные зоны и особенно бурно — у ракообразных, турбеллярий, олигохет, моллюсков и у бычкообразных рыб. Так, в глубинах озера постепенно создавались новые своеобразные биоценозы, внутри которых виды вступали в тесные противоречивые взаимоотношения (борьба за пищу, за сохранение потомства, паразитизм, комменсализм и т. п.). Эти противоречия разрешались появлением новых признаков, способствующих выживаемости.

По отношению к виду пищи и способам питания произошла самобытная дифференциация глубоководной фауны на детритоядов и охотников за живой добычей. Среди хищников из гаммарид образовались донные и пелагические виды, активно передвигающиеся и пассивно поджидающие пищу в укрытиях. Некоторые виды глубинных гаммарид, нападая на ослабленных рыб, набиваются под кожу, выедают внутренности, турбеллярия Polycotilus (рис. 20, *1*), обладая сотнями присосок по обеим сторонам тела, обволакивает жертву, присасываясь к ней и т. д. Д. Н. Талиев (1947, 1948, 1955) указывает, что характер питания глубинных видов бычков весьма различен. Например, Cottinella boulengeri и Abyssocottus werestschagini питаются главным образом растительными

и животными остатками и роются в верхнем слое грунта, Limnocottus bergianus и Batrachocottus multiradiatus — батипелагические хищные формы, Abyssocottus gibbosus зарывается в грунт, поджидает добычу и своим большим ртом схватывает все, что к нему подплывает, Limnocottus godlewskii, Abyssocottus korotnewi активно выискивают добычу и, кроме того, утинообразным рылом роются в иле и здесь ловят амфипод; Batrachocottus baicalensis pachytus в поисках добычи имеет возможность буквально ходить по илистым грунтам, Batrachocottus nikolskii забивается в узкие щели между камнями, приспособлен к скалистым участкам, где лежит в укрытии камней и поджидает добычу. В другой работе Д. Н. Талиев (1955) пишет, что этот вид является не только донной формой, но и батипелагической, приспособившейся к питанию голомянкой. Благодаря необычайно низкому удельному весу (1,028), равноценному удельному весу голомянок, он пассивно всплывает в наддонные слои и как бы парит в толще воды, хватая при этом все движущееся поблизости.

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

Особенно большую роль отношениям хищник — жертва в эволюции глубоководной фауны бычков и гаммарид отводят Д. Н. Талиев (1947а) и А. Я. Базикалова (1948).

Следует указать еще на один вид интересных приспособлений, выработавшихся в специфических условиях Байкала у ручейников.

Современные 14—16 видов эндемичных байкальских ручейников произошли несомненно от крылатых предков древнего сем. Limnophilidae. Но в условиях громадного и глубокого водоема, как Байкал, потомки этих предков потеряли способность к летанию, а у некоторых видов (Baicalina reducta, Thamastes dipterus) крылья превратились в «гребки», служащие для плавания (рис. 51, 52). Почему и как это произошло? Известно, что обычным видам ручейников крылья имагинальных стадий нужны для летания в период спаривания. Густые рои этих насекомых в период спаривания летают вдоль берегов обычных водоемов над водой, а самки откладывают в воду оплодотворенные яйца. В условиях мелководных водоемов ветры могут лишь способствовать расселению вида и таким образом играть положительную роль. В условиях же Байкала, где мелководная зона имеет крайне незначительную ширину, занос ветром или отлет насекомого от берега дальше 50—100 *м* грозит гибелью молоди, так как она из глубоководной зоны выбраться не в состоянии. Таким образом, нужно предполагать, что здесь, подобно известным бескрылым насекомым океанических островов, редукция крыльев или мышц, управляющих ими, шла путем отбора особей с ослабленной способностью к летанию.

Дальнейшее расщепление видов ручейников шло, очевидно, под известным влиянием температурного фактора. Некоторые виды ручейников откладывают яйца у уреза воды и личинки их развиваются близко от берега, другие — в более глубоких зонах. Есть ручейники (Radema sp.), спаривающиеся ранней весной, когда на Байкале еще лед. Куколки их протискиваются на поверхность через щели во льду. Тут же происходит спаривание и откладка яиц в щели и полыньи ледового покрова в значительном удалении от берегов.

Конечно, не только температурный фактор мог оказывать влияние на физиологическую изоляцию расходящихся популяций видов. Она, очевидно, могла возникать, по крайней мере у рыб, также в связи с различиями в местах икрометания.

Так, омуль, проникший в Байкал сравнительно недавно, успел расщепиться здесь на ряд рас в зависимости от мест и сроков икрометания, различны сроки и места икрометания у донных бычков, хорошо различаются по срокам размножения два вида пелагических рыб — голомянок.

Приведенные примеры не исчерпывают всех возможных факторов, вызывающих и направляющих процессы видообразования в Байкале. Однако они свидетельствуют о том, что симпатрическое видообразование в нерасчлененных по горизонтали глубинных зонах Байкала играло в эволюции этого озера весьма значительную роль.

Как уже отмечалось, первые этапы становления байкальской фауны проходили в условиях более теплого, чем в настоящее время, климата. Поэтому возможно, что часть сформировавшихся в третичном периоде видов фауны озера не смогла выдержать похолодания и особенно суровых условий ледникового периода. Ископаемая фауна третичных террас Байкала дает много примеров изменения состава фауны в период с миоцена до наших дней. Такие виды моллюсков как Baicalia duthiersioides (рис. 56, *1*), Baicalia kožowi, Choanomphalus fossilus, остатки которых сохранились в третичных отложениях байкальских террас, уже не живут в настоящее время.

Однако значение ледникового похолодания для органической жизни Байкала нельзя преувеличивать, так как и до его наступления температура глубинных вод Байкала не могла быть сколько-нибудь высокой. Известно, что температура придонных слоев озера Охрида на Балканском полуострове в течение круглого года не превышает 6°. Между тем это озеро находится в настоящее время примерно в тех же климатических условиях, какие существовали во вторую половину третичного периода в Южной Сибири.

Под влиянием указанных выше факторов в Байкале развился из генетически различных корней своеобразный мир организмов, среди которых сформировались два главных, резко отличающихся друг от друга, экологических комплекса: прибрежно-соровый и собственно байкальский.

Прибрежно-соровый комплекс, как уже было ранее показано, заселяет прибрежно-соровую область озера. Генетически он состоит из сибирских лимнофилов. Однако в его состав входят некоторые, хотя и немногие, коренные байкальцы: около десятка видов гаммарид, олигохета Limnodrilus arenarius, встречается полихета Manayunkia baicalensis.

Собственно байкальский комплекс заселяет открытые воды озера. В свою очередь в нем следует различать следующие экологические комплексы.

Литоральный, заселяющий глубины от уреза воды до 15—20 *м*. Он подробно охарактеризован в разделе, посвященном распределению бентоса. Громадное большинство видов этого литорального комплекса относится к потомкам обитателей третичных вод Сибири (третичные голарктьі) и выходцев из Центральной Азии (центрально-азиатский генетический комплекс). Но наряду с ними здесь в массовом количестве представлены виды современной сибирской лимнореофильной фауны, большинство которых живет в литорали. Таковы из рыб сиги, хариус, налим, елец и открыто-байкальские формы видов других групп сибирской лимнореофильной фауны, уже охарактеризованной в разделе о бентосе.

Батиальный комплекс, который занимает сублитораль и супрабиссаль и по составу видов является как бы переходным от литорального к абиссальному. В большей своей части виды этого комплекса являются потомками третичных северных голарктов и выходцев из Центральной Азии. Все они несут на себе черты глубокого эндемизма. Лишь

немногие сибирские лимнореофилы входят в состав этого комплекса (сиги, налим и др.).

Абиссальный комплекс, заселяющий глубины свыше 250—300 *м*, представленный уже почти исключительно потомками древнего голарктического и центрально-азиатского генетических комплексов, несущими на себе ясные следы влияния глубоководности обитания.

Пелагический комплекс, населяющий толщи вод открытого Байкала. В его состав, довольно бедный видами, входят сибирские лимнореофилы со слабо выраженным эндемизмом, выходцами из крупных, проточных сибирских и сибирско-европейских, преимущественно горных озер (коловратки, некоторые рачки), затем потомки древних выходцев из вод третичной Голарктики и Центральной Азии, наконец, недавние иммигранты из полярных районов (омуль, тюлень).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы ставили себе задачей в этой книге подвести итоги важнейшим исследованиям живой природы Байкала, особенно широко развернувшимся в советский период. Оценивая эти итоги в целом, мы вправе утверждать, что к настоящему времени Байкал является одним из наиболее полно и всесторонне изученных озер мира. Однако все эти достижения являются лишь этапом к более глубокому познанию такого выдающегося явления природы, как Байкал. Опираясь на результаты исследований последнего времени, возможно наметить основные важнейшие проблемы и направления, которым необходимо следовать в дальнейшем познании природы озера. Укажем из них следующие.

Трудами А. В. Вознесенского, В. Б. Шостаковича и особенно Г. Ю. Верещагина, а также многих других исследователей заложены серьезные основы познаний гидрологического и особенно температурного режима вод озера. Однако еще имеются в этой области важные пробелы: недостаточно исследованы ветровая и термическая вертикальная циркуляция вод, глубина слоя, до которого простирается влияние сильных бурь и штормов, горизонтальные течения, их интенсивность и направленность. Эти явления имеют первостепенное значение для распределения жизни в Байкале. Круглогодичное изучение их должно быть важной задачей будущих исследований.

В Байкале исключительно благоприятны условия для изучения такого важного явления природы как суточные вертикальные миграции пелагических организмов. Но для успеха изучения этих явлений нужно знать интенсивность освещенности разных слоев воды, глубину проникновения в толщу вод различных лучей солнечного спектра в открытый период и зимой, в условиях ледяного покрова. Необходимо развернуть в ближайшее время такие исследования, параллельно с исследованиями самих миграций. Необходимо также иметь в виду, что в Байкале, как величайшем в мире вместилище пресной воды, могут быть поставлены серьезные исследования космического излучения, проницаемости радиации в толщу вод, влияние их на биологические явления.

В последние годы в Байкале установлено чередование лет с обильным урожаем массовых видов водорослей и с очень низкими урожаями. Резкие колебания урожая установлены и для зоопланктона. Такие колебания имеют место во многих крупных бассейнах как континентальных, так и морских. Однако истинные причины их далеко нельзя считать установленными. Байкал и в этом отношении представляет собой исключительно удобную «лабораторию», вследствие сравнительной простоты межвидовых взаимосвязей в толще вод и возможности многолетних стационарных исследований биологии массовых видов. Необходимо

продолжать и развивать тщательные экспериментальные и полевые исследования биологии массовых видов планктона, их жизненного цикла, выяснение их требований к условиям жизни, условий биопродуктивности с применением новейших методов. Совершенно необходимо продолжение систематических наблюдений за сезонными и годовыми колебаниями в количестве важнейших биогенных соединений, их вертикального и горизонтального распределения, скорости регенерации в разные сезоны года, причем все эти исследования необходимо проводить в теснейшей связи с биологическими исследованиями.

Были проведены крупные работы по количественному изучению бентоса и его распределению в прибрежной области Байкала. Что же касается глубоководной области, занимающей $^4/_5$ площади озера, то сведения о распределении жизни в ней все еще скудны и отрывочны. Необходимо развернуть систематические исследования бентоса глубоководной области Байкала.

Положено лишь самое скромное начало изучения продукции главнейших групп байкальского бентоса. Продолжение этих работ — одна из очередных задач гидробиологов, изучающих жизнь Байкала.

Совершенно не изучен количественными методами фитобентос, играющий важную роль в создании продукции в литорали озера. Необходимо исследовать биомассу фитобентоса, его сезонную смену, продукцию и т. д.

Сделаны лишь первые шаги по изучению микробентоса, играющего выдающуюся роль в питании многих беспозвоночных животных, идущих в свою очередь в пищу промысловым животным. Необходимо развернуть работы по этой проблеме в разных зонах байкальского дна с применением количественных методов. Работы в этом направлении могут обогатить также знания видового состава некоторых мало известных групп животных (мелкие донные ракообразные, коловратки, тихоходки, клещи и т. д.).

В последние годы были проведены исследования микробного населения воды и грунтов Байкала. Однако все же сведения по микробиологии толщи вод озера далеко нельзя считать достаточными: не выяснено значение микробов в питании важнейших видов зоопланктона, сезонные изменения в их распределении по вертикали, годовые колебания численности. Необходима постановка систематических исследований микробного населения Байкала в связи с биотическими и абиотическими факторами.

В познании систематического состава байкальской фауны и флоры также имеются значительные проблемы. Крайне нуждаются в коренном обновлении сведения о систематическом составе ресничных червей. Необходимо изучать свободноживущих нематод, привести в известность состав фауны хирономид и других групп, лишь частично охваченных исследованиями или совсем неизвестных.

Исключительное разнообразие и богатство эндемичных видов в составе байкальской фауны, повышенная их изменчивость, наличие комплексов близких видов, живущих в разных глубинных зонах, явления покровительственной окраски и других защитных приспособлений, своеобразие биоценотических связей,— все это позволяет ставить и разрешать в Байкале крупные проблемы видообразования и эволюции. Особенный интерес в этом отношении имеет изучение глубоководной фауны, морфологические и физиологические изменения у видов, сменяющих друг друга по мере смены глубин обитания (органы зрения, осязания и т. д.). Исследование всех этих явлений должно стать важнейшей задачей на многие годы.

В исторически сложившейся в Байкале ихтиофауне преобладают малоценные в промысловом отношении виды бычков-подкаменщиков,

истребляющих бесполезно громадное количество создающегося в Байкале корма. Поэтому необходима реконструкция ихтиофауны путем увеличения запасов омуля, сигов, осетра, хариусов и других важных видов рыб, вселения в Байкал новых более ценных пород рыб бентофагов и планктофагов, ограничения численности видов бычковых посредством вселения в озеро ценных в промысловом отношении хищных рыб (без ущерба для промысловых рыб), бережного отношения к запасам нерпы и т. д. Для продолжения разработки конкретных мероприятий по реконструкции ихтиофауны Байкала необходимо: а) продолжать исследования питания, потребностей в пище, пищевых коэффициентов массовых видов рыб Байкала; б) количественными методами установить роль особо массовых видов кормовой для рыб фауны как из бентофагов, так и из планктофагов, тщательно изучать биологию этих массовых видов, их продукцию, требования к условиям жизни; в) исследовать степень вреда так называемых «хищных» рыб в условиях Байкала (щука, окунь, налим, ленок, таймень, сом), разработать методы ограничения численности донных бычков; г) закартировать нерестовые площади в реках для омуля, сигов, хариуса, осетра, наблюдать за инкубацией икры и условиями ее развития, продолжать исследования путей миграций и районов массовых скоплений молоди сиговых рыб с целью ее охраны и установления заповедников в местах скопления; д) исследовать возможность и эффективность расселения выпускаемых на рыбоводных заводах личинок омуля в другие районы Байкала, наиболее кормные (Баргузинский залив, Чивыркуйский залив), а также возможность организации рыбопитомников для выращивания молоди разводимых в Байкале рыб (омуль, хариус, сиги) до стойких стадий; е) необходимо также продолжать поиски возможных путей промыслового использования крупных запасов голомянки ради ее витаминозного жира.

Установлено, что для повышения эффективности искусственного рыборазведения необходимо обеспечить рыбзаводы живым кормом для мальков сиговых рыб по крайней мере до 1,5—2-месячного возраста. По установлению эффективных методов разведения живых кормов в условиях Байкала сделаны пока лишь первые шаги. Необходимо дальше развивать эти исследования, с тем чтобы в ближайшие годы разработать методы разведения живых кормов для сиговых рыб в условиях Байкала и Ангары в производственных масштабах.

Необходимо продолжать исследования результатов акклиматизации новых для бассейна Байкала видов рыб (амурский сазан, сом, лещ).

Одной из первоочередных задач должно явиться детальное изучение водохранилища Иркутской ГЭС на Ангаре, являющегося первой ступенью Ангарского каскада. Необходимо продолжать изучение процессов изменения фауны и флоры водохранилища в связи с изменением гидрологического и химического режимов, проверить намеченные пути обогащения его ихтиофауной за счет вселения новых видов и т. п. Необходимо дальше развивать и углублять ведущиеся исследования биологии массовых видов байкальской фауны с целью определения возможности искусственного заселения ими будущих водохранилищ в среднем и в нижнем течении Ангары, а также в Енисее и других реках Сибири.

Исследования живой природы Байкала не могут быть оторваны от других сторон жизни, особенно важных для разрешения вопросов, связанных с историей его фауны и флоры. Для успеха биологических исследований в этих направлениях совершенно необходимо более детальное, чем было до сих пор, изучение рельефа дна озера. Так, до сих пор не решен вопрос о том, состоит ли современный Байкал из одной, двух или трех первичных, слившихся вместе впадин, в какой степени он был связан с другими тектоническими впадинами Байкальской системы и т. д.

Первоочередной задачей следует считать изучение осадков на дне озера современными методами, позволяющими извлекать колонки грунта высотой в десятки метров. Крайне важно изучение древних отложений в других впадинах Байкальской системы, особенно в Баргузинской, Ципинской, Муйско-Чарской, так как в озерах этих впадин и в настоящее время живут некоторые виды байкальской фауны.

Важной задачей должно явиться изучение древних гидрографических связей Байкала с другими озерами его системы, служивших путями проникновения в Байкал фауны и флоры из соседних областей и средством расселения байкальских видов далеко за пределы Байкала, вплоть до полярных районов. В связи с этим следует считать первоочередной задачей исследование истории современного стока воды из Байкала в Ангару и Енисей и более древнего — в Витим и Лену.

В связи с обнаружением живой и ископаемой фауны байкальского типа в ряде мест Центральной Азии, следовало бы совместно с научными организациями Монголии и Китая провести в ближайшие годы исследования фауны и флоры крупных бассейнов Монголии и прилегающих к ней районов Китая. Крайне важно дальнейшее развитие исследований ископаемой фауны этих же районов.

Приводимый перечень не исчерпывает всех проблем, связанных с Байкалом. По мере увеличения наших знаний о природе этого уникального озера будут возникать все новые и новые проблемы.

Ясно, что намеченный круг направлений первоочередных исследований не может быть под силу одной хотя бы и мощной научной организации. Для их расширения должны быть привлечены многие научные учреждения. Крупная и комплексная проблема Байкала требует участия многих наук. Поэтому должна быть в ближайшее время создана единая программа, которая бы с наибольшей полнотой охватывала многогранную жизнь Байкала и служила руководящей нитью для его исследований на многие годы.

ЛИТЕРАТУРА[1]

Абрикосов Г. Г. 1924. К познанию фауны мшанок оз. Байкал.— Русск. гидробиолог. журн., 11—12, Саратов.

Абрикосов Г. Г. 1927. О пресноводных мшанках СССР.— Докл. АН СССР, № 19.

Абрикосов Г. Г. 1959. О родовых подразделениях и географическом распространении голоротых (Gymnolemata) мшанок континентальных водоемов.— Докл. АН СССР, т. 126, № 6.

Аввакум. 1861. Житие протопопа Аввакума, им самим написанное. Изд. Кожанчикова, СПб.

Акатова Н. А. 1949. Зоопланктон р. Колымы и ее бассейна.— Уч. зап. ЛГУ 126, сер. биол., вып. 21.

Алпатов В. В. 1923. Новый для Байкала водяной ослик и сравнение видов Asellus с европейскими и американскими.— Русск. гидробиолог. журн. II, 3—4, Саратов.

Андрусов Н. И. 1902. О двух новых родах гастропод из Апшеронского яруса.— Труды СПб. об-ва ест., отд. геолог. и минер., XXXI, вып. 5.

Анненкова Н. П. 1930. Пресноводные и солоноватоводные Polychaeta СССР. Определители организмов пресных вод СССР. Пресноводная фауна, вып. 2. Изд. Всес. с.-х. Акад. им. В. И. Ленина.

Анпилова В. И. 1956а. Баунтовский сиг в водоемах Ленинградской области. Научно-технический бюллетень ВНИОРХ, № 3—4.

Анпилова В. И. 1956б. О систематическом положении Баунтовской ряпушки.— Докл. АН СССР, т. 111, № 4.

Антипова Н. Л. 1955. Новые виды рода Gymnodinium Stein (Gymnodiniacea) из оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 103, № 2.

Антипова Н. Л. 1956а. Об образовании ауксоспор у Cyclotella baicalensis.— Ботанич. материалы отд. споров. раст., т. XI.

Антипова Н. Л. 1956б. О новом виде рода Cyclotella из оз. Байкал.— Ботанич. материалы отд. споров. раст., т. XI.

Антипова Н. Л. и Кожов М. М. 1953. Материалы о сезонных и годовых колебаниях в урожае некоторых массовых форм фитопланктона оз. Байкал.— Труды Иркутск. ун-та, т. 7, вып. 1—2.

Анударин-Даши-Доржи, 1953. К познанию водоемов и гидрофауны Восточной и северной Монголии. Автореф. канд. дисс. Иркутск.

Арсеньев Ю. В. 1882. Путешествие через Сибирь от Тобольска до Нерчинска и границ Китая русского посланника Николая Спафария в 1675 г.— Зап. Географ. об-ва по отд. этнографии, X, вып. 1.

Асс М. 1935. Эктопаразиты байкальского тюленя.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. VI.

Афанасьев А. Н. 1960. Водный баланс оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XVIII.

Ахмеров А. Х. и Домбровская-Ахмерова О. С. 1941. Новые Acanthocephala из рыб Амура.— Докл. АН СССР, т. 31, № 5.

Бабурина Е. А. 1955. Глаз и сетчатка у каспийского пузанка.— Докл. АН СССР, т. 100, № 6.

Базикалова А. Я. 1935. К систематике байкальских Amphipoda.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, VI.

[1] В список литературы внесены важнейшие использованные автором работы по фауне, флоре и истории Байкала, а также справочные, библиографические и научные издания, в которых систематически публикуются результаты исследований Байкала или дается библиография озера.

Базикалова А. Я. 1940. Каспийские элементы в фауне Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. X.
Базикалова А. Я. 1941. Материалы по изучению амфипод Байкала. Поглощение кислорода.— Изв. АН СССР, серия биол., № 1.
Базикалова А. Я. 1945. Амфиподы оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XI.
Базикалова А. Я. 1946. Амфиподы оз. Косогол (МНР).— Докл. АН СССР, т. 50, № 7.
Базикалова А. Я. 1948а. Адаптивное значение размеров байкальских амфипод.— Докл. АН СССР, т. 61, № 3.
Базикалова А. Я. 1948б. Заметки по систематике байкальских амфипод.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XII.
Базикалова А. Я. 1951а. Морфологические особенности молодых стадий байкальских амфипод.— Там же, т. XIII.
Базикалова А. Я. 1951б. О росте некоторых амфипод из оз. Байкал и Ангары.— Там же.
Базикалова А. Я. 1954а. Некоторые данные по биологии Acanthogammarus (Brachyuropus) grewingki (Dyb).— Там же, т. XIV.
Базикалова А. Я. 1954б. Возрастные изменения некоторых видов рода Acanthogammarus.— Там же.
Базикалова А. Я. 1954в. Новые виды рода Bathynella из оз. Байкал.— Там же.
Базикалова А. Я. 1957. Об амфиподах р. Ангары.— Там же, т. XV.
Базикалова А. Я. 1959. Новые виды амфипод из Малого моря.— Там же, т. XVII.
Базикалова А. Я., Бирштейн Я. А., Талиев Д. Н. 1946а. Осмотическое давление полостной жидкости бокоплавов оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 53, № 3.
Базикалова А. Я., Бирштейн Я. А., Талиев Д. Н. 1946б.— Осморегуляторные способности бокоплавов оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 53, № 4.
Базикалова А. Я., Вилисова И. К. 1959. Питание бентоядных рыб Малого моря.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XVII.
Базикалова А. Я., Калинников Т. Н., Михин В. С., Талиев Д. Н. 1937. Материалы к познанию бычков Байкала.— Там же, т. VII.
Базикалова А. Я., Талиев Д. Н. 1948. О некоторых зависимостях дивергентной эволюции Amphipoda и Cottoidea в оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 59, № 3.
Байкальский лисий питомник. 1924.— Изв. Биолого-географ. ин-та Иркутск. ун-та, т. 1, вып. IV. Иркутск.
Баранов В. И. 1942. Развитие растительных ландшафтов СССР в третичное время.— Природа, № 1—2.
Бауэр О. Н. 1948а. Паразиты рыб р. Лены.— Изв. ВНИОРХ, т. XXVIII.
Бауэр О. Н. 1948б. Паразиты рыб р. Енисея.— Там же.
Бауэр О. Н. 1948в. О систематическом положении Ankyrocotyle baicalensis Wlasenko.— Докл. АН СССР, т. 69.
Бебутова И. М. 1941. Биология и систематика байкальских ручейников.— Изв. АН СССР, биол. серия, № 1.
Беклемишев В. Н. 1923. Некоторые вопросы географического распределения пресноводных триклад.— Русск. гидробиол. журн., т. II.
Беклемишев К. В. 1954. Питание некоторых массовых видов планктонных копепод в дальневосточных морях.— Зоол. журн., т. 39, № 6.
Бекман М. Ю. 1952. О возможности специфического влияния байкальской воды на организм.— Докл. АН СССР, т. 87, № 2.
Бекман М. Ю. 1954. Биология Gammarus lacustris Sars в Прибайкальских озерах.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XIV.
Бекман М. Ю. 1958. О карликовых самцах у эндемиков Байкала.— Докл. АН СССР, т. 120, № 1.
Бекман М. Ю. 1959а. Озеро Загли-Нур.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XVII.
Бекман М. Ю. 1959б. Распределение и продуцирование видов зообентоса Малого моря.— Там же.
Бекман М. Ю., Базикалова А. Я. 1951. Биология и продукционные способности некоторых байкальских и сибирских бокоплавов.— Труды проблемн. и тематич. совещ., вып. 1.
Белышев Б. Ф. 1956. Южный вид стрекозы (Odonata, Insecta) в горячих источниках Северного Забайкалья.— Зоол. журн., т. XXXV, вып. 2.
Берг Л. С. 1900. Рыбы Байкала.— Ежегодн. зоол. муз. АН, т. V.
Берг Л. С. 1903. Заметки по систематике байкальских Cottidae.— Там же, т. VIII.
Берг Л. С. 1909. Рыбы бассейна Амура.— Зап. АН СССР, физ.-мат. отд., т. 24, № 9.
Берг Л. С. 1910. Фауна Байкала и ее происхождение.— Биол. журн., т. 1, кн. 1, М.
Берг Л. С. 1922. Фауна Байкала и ее происхождение. Климат и жизнь. М.
Берг Л. С. 1928. Новые данные по вопросу о происхождении фауны Байкала.— Докл. АН СССР, сер. А, № 22.
Берг Л. С. 1934. О предполагаемых морских элементах в фауне и флоре Байкала.— Изв. АН СССР, т. IV, 2—3.

Берг Л. С. 1937. Южные элементы в фауне Байкала.— Уч. зап. ЛГУ, т. IV, 17.
Берг Л. С. 1948. Байкал, его природа и значение в народном хозяйстве. Изд. Об-ва по распростр. полит. и научных знаний.
Берг Л. С. 1948—1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1 и 2. Л.
Берг Л. С. 1949а. Очерки по физической географии. Изд-во АН СССР.
Берг Л. С. 1949б. О нижнемеловой рыбе Lycoptera (сем. Lycopteridae).— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 3.
Березовский А. И. 1927. К изучению байкальского омуля.— Докл. АН СССР, 21. Библиография Бурят-Монголии. 1946, т. III. М.— Л., Изд-во АН СССР. Библиография Иркутской области, биология. 1956.— Труды Научной библиотеки Иркутск. гос. ун-та, Иркутск.
Бирштейн Я. А. 1939. Зоогеографическая характеристика водяных осликов Байкала.— Докл. АН СССР, т. 25, № 3.
Бирштейн Я. А. 1951. Пресноводные ослики (Asellota).— Фауна СССР, Ракообразные, т. VII, вып. 5.
Бирштейн Я. А. 1957. О некоторых особенностях ультраабиссальной фауны.— Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 7.
Бирштейн Я. А., Спасский Н. Н. 1952. Донная фауна Каспийского моря до и после вселения нереис. Акклиматизация нереис в Каспийском море. Сб. работ под ред. В. Н. Никитина.— Материалы к познанию фауны и флоры. Новая серия. Отд. Зоологический, вып. 33 (XLVIII). М., Изд. МОИП.
Богданова Е. А. 1957. Паразиты сига и омуля озера Байкал.— Изв. ВНИОРХ, т. XLII.
Боголепова И. И. 1950. Моногенетические сосальщики эндемичных рыб Байкала.— Докл. АН СССР, т. 72, № 1.
Боголепова К. В. 1955. К вопросу об этапах развития третичной растительности в приангарской части Енисейского кряжа.— Докл. АН СССР, т. 100, № 5.
Боруцкий Е. В. 1932. Описание новых видов Harpacticoida оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. II.
Боруцкий Е. В. 1947а. О новом виде рода Epischura из бассейна Амура (E. udulensis sp. n. Copepoda-Calanoida).— Докл. АН СССР, т. 58, № 7.
Боруцкий Е. В. 1947б. Материалы по фауне Copepoda-Harpacticoida Байкала. Род Canthocamptus.— Докл. АН СССР, т. 58, № 8.
Боруцкий Е. В. 1948а. Материалы по фауне Copepoda-Harpacticoida Байкала. Род Bryocamptus.— Докл. АН СССР, т. 59, № 9.
Боруцкий Е. В. 1948. Материалы по фауне Copepoda-Harpacticoida Байкала. Фауна прибрежно-соровой зоны.— Докл. АН СССР, т. 60, № 9.
Боруцкий Е. В. 1949. Материалы по фауне Copepoda-Harpacticoida Байкала. Род Morgria.— Докл. АН СССР, т. 64, № 6.
Боруцкий Е. В. 1952. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные, т. III, вып. 4.
Бочкарев П. Ф. 1934. Физико-химическая характеристика вод северной части Байкала.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. 6, вып. 1.
Бочкарев П. Ф. 1935. Гидрохимические исследования, произведенные в Чивыркуйском заливе на Байкале летом 1932 г.— Там же, т. 6, вып. 2—4.
Бочкарев П. Ф., Вотинцев К. К., Яснитский В. Н. 1950. Об энергии фотосинтеза некоторых макрофитов оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 70, № 3.
Бронштейн З. С. 1930. К познанию фауны Ostracoda оз. Байкал.— Труды Комиссии по изуч. оз. Байкал, т. III.
Бронштейн З. С. 1939. О происхождении фауны Ostracoda оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 25, № 4.
Бронштейн З. С. 1947. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные, т. II, вып. 1.
Бурмакин Е. В. 1956. Перспективы улучшения Балхашской ихтиофауны.— Изв. Всесоюзн. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, т. XXXVII. Пищепромиздат.
Буров В. С. 1931. Малощетинковые черви Прибайкалья. Три новых вида Stylodrilus из оз. Байкал.— Изв. Биол. географ. ин-та Иркутск. ун-та, т. V, вып. 4.
Буров В. С. 1935. Продуктивность дна Чивыркуйского залива.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. VI, вып. 2—4, Иркутск.
Буров В., Кожов М. 1932. К распределению донной фауны в Малом море на Байкале.— Труды Вост.-Сиб. (Ирк.) ун-та, № 1, Иркутск.
Буянтуев Б. П. 1955. Прибайкалье. Бур.-Монг. книжное издательство, Улан-Удэ.
Васильева Г. Л. 1950. Новый вид циклопа из оз. Байкал.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. X, вып. 3.
Васильева Г. Л. 1956. Материалы к изучению зоопланктона р. Ангары.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XVI, вып. 1—4.
Верещагин Г. Ю. 1926а. Систематика и биология голомянок.— Докл. АН СССР, сер. А.
Верещагин Г. Ю. 1926б. Предварительные сведения о результате работ Байкальской экспедиции АН СССР. Байкальская гидробиологическая станция в Маритуе.— Труды Иркутск. магн. метеорол. обсерв., № 1.

Верещагин Г. Ю. 1927а. Опыт свода литературы по Байкалу и его побережью.— Труды Комиссии по изучению оз. Байкал, т. II.
Верещагин Г. Ю. 1927б. Некоторые данные о режиме глубинных вод Байкала в районе Маритуя.— Труды Комиссии по изучению оз. Байкал, т. II.
Верещагин Г. Ю. 1930. К вопросу о происхождении и истории фауны и флоры Байкала.— Труды Комиссии по изучению оз. Байкал, т. III.
Верещагин Г. Ю. 1933а. Новые данные о происхождении и истории Байкала.— Докл. АН СССР.
Верещагин Г. Ю. 1933б. Литература о Байкале за период 1927—1931 и дополнения за прошлые годы.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. V.
Верещагин Г. Ю. 1933в. Основные черты вертикального распределения динамики водных масс на Байкале.— Сб. к пятидесятилетию научно-педагог. деят. акад. В. И. Вернадского, ч. II. М., Изд-во АН СССР.
Верещагин Г. Ю. 1935. Два типа биологических комплексов Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. VI.
Верещагин Г. Ю. 1936. Озеро Байкал. Справочник по водным ресурсам СССР, т. XVI, Лено-Енисейский район, вып. 1.
Верещагин Г. Ю. 1937а. Поднятие уровня Байкала Ангарстроем.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. VII.
Верещагин Г. Ю. 1937б. Наблюдения над вертикальным распределением некоторых пелагических рыб Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. VII.
Верещагин Г. Ю. 1940а. Теоретические вопросы, связанные с разработкой проблемы происхождения и истории Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. X.
Верещагин Г. Ю. 1940б. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. X.
Верещагин Г. Ю. 1949. Байкал. М.
Верещагин Г., Сидорычев И. 1929а. Зимний гидрохимический режим р. Селенги и Уды.— Докл. АН СССР, А, № 2.
Верещагин Г. Ю., Сидорычев И. П. 1929б. Некоторые наблюдения над биологией голомянок.— Докл. АН СССР, А, № 5.
Вершинин Н. В. 1960. К вопросу о происхождении реликтовой фауны в Норильской группе озер.— Докл. АН СССР, т. 135, № 3.
Вилисова И. К. 1951. К вопросу о питании байкальского пелагического бокоплава Macrohectopus branicki Dyb.— Докл. АН СССР, т. 29, № 2.
Вилисова И. К. 1954. Сравнительный обзор зоопланктона Посольского сора и прибрежных районов открытого Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XIV.
Вилисова И. К. 1959а. Зоопланктон Малого моря.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XVII.
Вилисова И. К. 1959б. К познанию микробентоса Малого моря.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XVII.
Винберг Г. Г. 1956. Первичная продуктивность планктона.— Журн. общ. биологии, т. XVII, № 5.
Власенко Н. М. 1928. Ankyrocotyle baicalensis n. g., n. sp.— Русск. гидробиол. журн., т. VII, № 10—12.
Водяницкий В. А. 1954. О проблеме биологической продуктивности водоемов.— Труды Севаст. биолог. ст., т. VIII.
Вознесенский А. В., Шостакович В. Б. 1899. Сообщение об организации и работе Байкальской зоологической станции в с. Голоустном.— Изв. Вост.-Сиб. географ. об-ва, т. 30, вып. 2—3.
Воронков Н. В. 1925, 1927. О географическом распространении коловраток. Красноярск.
Воскресенский С. С. 1959. Основные черты четвертичной истории юго-западного Прибайкалья. Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири. Изд. Моск. ун-та.
Вотинцев К. К. 1948а. О роли губок в динамике кремнекислоты в воде оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 62, № 5.
Вотинцев К. К. 1948б. Наблюдения над регенерацией биогенных элементов при разложении отмершей Epischura baicalensis Sars.— Докл. АН СССР, т. 63, № 6.
Вотинцев К. К. 1950. Биогенные элементы в грунтовых растворах оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 75, № 1.
Вотинцев К. К. 1952а. Материалы по динамике биогенных элементов в водах оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 84, № 2.
Вотинцев К. К. 1952б. Энергия фотосинтеза и сезонные изменения биомассы Melosira baicalensis.— Докл. АН СССР, т. 84, № 3.
Вотинцев К. К. 1953а. Суточный ход кислорода и первичная продукция в верхнем слое оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 88, № 1.
Вотинцев К. К. 1953б. Влияние суточных вертикальных миграций зоопланктона на кислородный режим оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 92, № 1.
Вотинцев К. К. 1953в. О скорости регенерации биогенных элементов при разложении отмершей Melosira baicalensis.— Докл. АН СССР, т. 92, № 3.

Вотинцев К. К. 1955а. Пути миграции кремния в оз. Байкал.— Труды Всесоюзн. гидробиол. об-ва, т. VI.
Вотинцев К. К. 1955б. Вертикальное распределение и сезонная динамика органического вещества в воде оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 101, № 2.
Вотинцев К. К. 1956. Азот и фосфор в водах оз. Байкал.— Труды Всесоюзн. гидробиол. об-ва, т. VII.
Вотинцев К. К. 1960. О распространении вод р. Селенги в оз. Байкал в летне-осенний период.— Докл. АН СССР, т. 131, № 3.
Вотинцев К. К. 1961. Гидрохимия озера Байкал.— Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. XX.
Гаврилов Г. Б. 1949. К вопросу о времени размножения амфипод и изопод оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 64, № 5.
Гаврилов Г. Б. 1950а. Богатство фауны прибрежной зоны Байкала.— Природа, № 9.
Гаврилов Г. Б. 1950б. Фауна каменистой литорали оз. Байкал. Автореф. канд. дисс. Байк. лимн. ст. АН СССР.
Гаевская Н. С. 1928. О некоторых новых инфузориях из пелагиали оз. Байкал.— Докл. АН СССР, А, 23.
Гаевская Н. С. 1932. О морских элементах в фауне инфузорий озера Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. 2.
Гайгалас К. 1958. К познанию фауны коловраток оз. Байкал.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск ун-та, т. XVII, вып. 1—4.
Галаджиев М. А. 1948. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в районе Южного берега Крыма.— Труды Севастоп. биол. ст., т. VI.
Галазий Г. И. 1956. Ботанический метод определения дат высоких исторических горизонтов воды на Байкале.— Ботан. журн., т. 41, № 7.
Гарбер Б. И. 1941. Постэмбриональное развитие Epischura baicalensis Sars.— Изв. АН СССР. 1.
Гарбер Б. В. 1946. К познанию планктона глубин оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XII.
Гаряев В. П. 1901. Гаммариды оз. Байкал.— Труды Об-ва ест. при Казан. ун-те, XXXV, 6.
Генкель А. Г. 1925. Некоторые материалы к познанию планктона оз. Байкал.— Изв. Биол. ин-та Пермск. ун-та, т. III.
Гернес Г. 1898. Фауна Байкала и ее реликтовый характер.— Вестник рыбн. промышл., т. XIII, № 4.
Гирса И. И. 1959. Влияние различной освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, т. XIII.
Голышкина Р. А. 1957. Бентос р. Ангары, Бюллетень кратких научных сообщений Иркутск гос. ун-та, Благовещенск.
Грацианов В. 1902. Ихтиофауна Байкала.— Дневник Зоол. отд. любит. ест. антр. этногр., № 3.
Грезе В. Н. 1947. Таймырское озеро.— Изв. Всес. геогр. об-ва, № 3.
Грезе В. Н. 1951а. К обнаружению паразитической копеподы Paraergasilus Rylovi Mark. на Байкале.— Докл. АН СССР, т. 79, вып. 2.
Грезе В. Н. 1951б. Байкальские элементы фауны как акклиматизационный фонд.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. III.
Грезе В. Н. 1953. Озера западной окраины Среднесибирского плоскогорья. Сб. посвящ. В. А. Обручеву. Томское отдел. Географ. общ., Вопросы географии Сибири. Томск.
Грезе В. Н. 1954. О закономерностях распределения донной фауны р. Енисей.— Труды проблемн. и тематич. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, вып. II.
Грезе В. Н. 1955. К фауне коловраток Сибири. Заметки по фауне и флоре Сибири. Изв. Томск. ун-та, вып. 18.
Грезе В. Н. 1955. Водная фауна р. Енисей. Автореф. докт. дисс. Ленинград.
Грезе В. Н. 1957. Основные черты гидробиологии оз. Таймыр. Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. VIII.
Гурьянова Е. Ф. 1929. К фауне Crustacea-Malacostraca устьев р. Енисей.— Русск. гидробиол. журн., т. 5, № 10—12.
Гусев О. К. 1956. Ручейники Северо-Восточного Байкала.— Природа, № 12.
Гусева К. А. 1947. Причины периодичности в развитии фитопланктона Учинского водохранилища.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LII (6).
Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. IV.
Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч. Ч. Дарвина, т. 3, М.— Л.
Деньгина Р. С. 1948. О бентосе абиссали Южного Байкала.— Докл. АН СССР, т. 60, № 1.
Диатомовый анализ, 1949—1950. Госгеолитиздат, т. 1—3, М.— Л.
Догель В. А., Боголепова И. И., Смирнова К. В. 1949. Паразитофауна рыб оз. Байкал и ее зоогеографическое значение.— Вестн. ЛГУ, № 7.

Догель В. А., Боголепова И. И. 1957. Паразитофауна рыб. оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XV.
Дорогостайский В. Ч. 1917. О фауне ракообразных р. Ангары.— Ежегодн. Зоол. муз. АН, XXI.
Дорогостайский В. Ч. 1919. О Байкальской гидробиологической станции. Доклад на соединенном заседании Съезда по орг. института исследов. Сибири. Труды съезда, Томск.
Дорогостайский В. Ч. 1922. Материалы по карцинологической фауне оз. Байкал.— Труды Комиссии по изуч. оз. Байкал, т. I, вып. 3.
Дорогостайский В. Ч. 1923а. К систематике хариусов байкальского бассейна.— Труды Иркутск. об-ва ест., вып. 1.
Дорогостайский В. Ч. 1923б. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал. Сб. трудов проф. и препод. Иркутск. ун-та, вып. V.
Дорогостайский В. Ч. 1930. Новые материалы для карцинологической фауны оз. Байкал.— Труды Комиссии по изуч. оз. Байкал, III.
Дорогостайский В. Ч. 1936. Гаммариды Баргузинского залива.— Изв. Биол. географ. ин-та Иркутск. ун-та, т. VII, вып. 1—2.
Дриженко Ф. 1908. Лоция оз. Байкал. Петербург.
Думитрашко Н. В. и Мартинсон Г. Г. 1940. Результаты изучения спонгиофауны террас Прибайкалья.— Изв. АН СССР, сер. геол., вып. 5.
Думитрашко Н. В. 1948. Молодость и древность рельефа Юго-восточной Сибири.— Тр. Ин-та географии АН СССР, вып. XXXIX.
Думитрашко Н. В. 1949. Рельеф берегов Байкала и история его образования. В кн.: Г. Ю. Верещагин. «Байкал», Москва.
Думитрашко Н. В. 1952а. Геоморфология и палеография Байкальской горной области.— Труды Ин-та географии АН СССР, т. 55.
Думитрашко Н. В. 1952б. История Байкальской впадины и ее развитие в четвертичном периоде.— Материалы по четверт. периоду СССР, вып. 3. Изд-во АН СССР.
Дыбовский Б. 1875. Гаммариды оз. Байкал.— Изв. Сиб. отд. русск. геогр. об-ва, т. VI, № 1, 2. Иркутск.
Дыбовский Б. 1876. Рыбы системы оз. Байкал.— Изв. Сиб. отд. русск. геогр. об-ва, т. VII, № 1—2, Иркутск.
Дыбовский Б. И. 1901. Автобиография. Сб. 50 лет Вост. Сиб. отд. русск. геогр. об-ва, 1851—1901; вып. 1. Киев.
Егоров А. Г. 1947. О плодовитости байкальского осетра.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. X, вып. 1.
Егоров А. Г., Хороших П. П. 1950. 25 лет деятельности Биолого-географического института (1923—1948).— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XI, вып. 3.
Егоров А. Г., Иваньев Л. Н. 1956. Ископаемый осетр Забайкалья.— Природа, № 3.
Егоров А. Г., Иваньев Л. Н. 1959. Костные остатки осетров из плейстоценовых отложений на территории Бурятской АССР.— Вопр. ихтиологии, вып. 12.
Екимов А. П. и Кравец Т. П. 1926. Предварительная заметка о приливах Байкала.— Труды Ирк. Магнитнометеороло г. обсерватории, № 1.
Епова Н. А. 1955. К истории ареала бадана толстолистного.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XV, вып. 1—4.
Епова Н. А. 1956. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XVI, вып. 1—4.
Ефремов И. А. 1954. Вопросы исторического развития динозавров.— Труды Палеонтол. ин-та, т. 48.
Жадин В. И. 1937. Моллюски горных водоемов Байкальского хребта.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. VII.
Жадин В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определитель фауны СССР, 46, Изд-во АН СССР.
Жузе А. И. 1952. Диатомовые водоросли в отложениях четвертичного возраста.— Материалы по четвертич. периоду СССР, вып. 3, Изд-во АН СССР.
Журавлева А. А. 1936. Ископаемые диатомовые Тункинской котловины.— Труды Нефтян. ин-та, сер. А., вып. 76, М.— Л.
Забусов И. П. 1901а. Заметки по морфологии и систематике Triclada. О строении тела Rimacephalus pulvinar Grube из оз. Байкал.— Труды Об-ва ест. при Казан. ун-те, т. XXXVI, вып. 1, Казань.
Забусов И. П. 1901б. К сведениям о планариях оз. Байкал. Юб. сб. 50 лет. Вост. Сиб. отд. Географ. об-ва. Фауна Байкала, вып. 1, Киев.
Забусов И. П. 1903. Заметки по морфологии Triclada VI. Первый предварительный отчет о планариях оз. Байкал, собранных В. П. Гаряевым.— Труды Об-ва ест. при Казан. ун-те, т. XXXVI, 6, Казань.
Забусов И. П. 1906. Второй предварительный отчет по планариям оз. Байкал, собранным В. П. Гаряевым.— Труды Об-ва ест. при Казан. ун-те, т. XXXVII, вып. 6, Казань.

Забусов И. П. 1911. Исследования по морфологии и систематике планарий оз. Байкал. I, Род Sorocelis Grube.— Труды Об-ва естеств. при Казан. ун-те, т. XLIII, 4, Казань.
Зайцев Н. С. 1947. О плиоценовых осадках и молодых движениях в хр. Танну-Ола.— Докл. АН СССР, т. 57, № 9.
Заклинская Е. Д. 1950. Некоторые данные по плиоценовой флоре Баргузинской долины — Бюлл. Комиссии при АН СССР по изуч. четвертичн. периода, № 15.
Захваткин А. А. 1932. К познанию суточных миграций зоопланктона.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. II.
Зенкевич Л. А. 1922а. Новая паразитическая коловратка Albertia voronkovi из оз. Байкал.— Русск. гидробиол. журн., т. 1, № 4.
Зенкевич Л. А. 1922б. Новые данные по зоогеографии оз. Байкал.— Русск. гидробиол. журн., т. 1, № 5—6, Саратов.
Зенкевич Л. А. 1947, 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. 1, 2, изд. «Сов. наука», М.
Иванов Т. М. 1938. Байкальская нерпа, ее биология и промысел.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. VIII, вып. 1—2, Иркутск.
Изосимов В. 1934. Agriodrilus vermivorus Michlsn. и его отношение к пиявкам.— Уч. зап. Казан. ун-та, т. 94, вып. 2, кн. 4.
Изосимов В. В. 1949. Люмбрикулиды (сем. Lumbriculidae) озера Байкал. Автореф. докт. дисс. Казань.
Камшилов М. М., Зеликман Э. А., Роухияйнен М. И. 1958. Планктон прибрежья Мурмана. Закономерности скоплений и миграции промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. Кольский филиал АН СССР, М.— Л.
Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. К., Мухомедиаров Ф. Б. 1956. Рыбы среднего течения р. Лены.— Труды Ин-та биологии Якутского филиала АН СССР, вып. 2.
Карнаухов А. С. 1936. К гидрохимии вод Баргузинского залива.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. VII, вып. 1—2.
Кириллов Н. 1886. Из прошлого байкальских рыбных промыслов.— Изв. Вост. Сиб. отд. геогр. общ., т. XXI, вып. 1—4.
Киселев И. А. 1937. Фитопланктон некоторых горных водоемов Байкальского хребта.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. VII.
Китайник А. Ф., Иваньев Л. Н. 1958. Заметка о третичных отложениях острова Ольхон на оз. Байкал.— Зап. Иркутск. обл. краевед. музея.
Князева Л. М. 1954. Осадкообразование в озерах влажной зоны СССР. Южный Байкал. Сб. Осадкообразование в современных водоемах. Изд-во АН СССР, М.
Кожов М. М. 1928. Наблюдения над Benedictia baicalensis и другими представителями сем. Benedictiidae.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. 4, вып. 1.
Кожов М. М. 1931а. К познанию фауны Байкала, ее распределения и условий обитания.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. V, вып. 1.
Кожов М. М. 1931б. Материалы к фауне р. Ангары.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. V, вып. 4.
Кожов М. М. 1934а. Материалы к распределению грунтов и фауны в Северном Байкале.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. VI, вып. 1.
Кожов М. М. 1934б. Гидрологические и гидробиологические исследования в Баргузинском заливе в 1932 г.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. VI, вып. 1.
Кожов М. М. 1936а. Материалы по гидробиологии Малого моря на Байкале и миграциям омуля.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. VII, вып. 1—2.
Кожов М. М. 1936б. Моллюски оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. VIII.
Кожов М. М. 1942а. Некоторые итоги и очередные задачи гидробиологических исследований в Восточной Сибири.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. IX, вып. 1—2.
Кожов М. М. 1942б. К нахождению байкальской полихеты Manaynkia baicalensis Nusb. в озерах бассейна р. Витима.— Докл. АН СССР, т. 35, № 2.
Кожов М. М. 1945. К морфологии эндемичных моллюсков оз. Байкал. 1. Benedictiinae.— Зоол. журн., т. 24, вып. 5.
Кожов М. М. 1946. Байкальские моллюски в оз. Косогол. (Монголия).— Докл. АН СССР, т. 52, № 4.
Кожов М. М. 1947. Животный мир озера Байкал. ОГИЗ, Иркутск.
Кожов М. М. 1948. Биологические и рыбопромысловые исследования водоемов Восточной Сибири. ОГИЗ, Иркутск.
Кожов М. М. 1949. К истории озерных систем Забайкалья и Прибайкалья и их фауны.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 1.
Кожов М. М. 1950а. К морфологии эндемичных моллюсков оз. Байкал.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск ун-та, т. XII, вып. 1.
Кожов М. М. 1950б. Изучение Байкала и его бассейна в Советский период.— Там же, т. XI, вып. 3.
Кожов М. М. 1950в. Пресные воды Вост. Сибири, ОГИЗ, Иркутск.
Кожов М. М. 1951. К морфологии и истории байкальских эндемичных моллюсков сем. Baicaliidae.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XIII.

Кожов М. М. 1954а. Современное состояние и очередные проблемы развития рыбного хозяйства БМАССР. Материалы по изуч. произв. сил. БМАССР, вып. II.
Кожов М. М. 1954б. Вертикальное распределение планктона и планктоноядных рыб оз. Байкал.— Вопросы ихтиологии, вып. 2.
Кожов М. М. 1955а. Сезонные и годовые изменения в планктоне оз. Байкал.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. VI.
Кожов М. М. 1955б. Новые данные о жизни толщи вод оз. Байкал.— Зоол. журн., т. XXXIV, № 1.
Кожов М. М. 1956в. О распространении современной байкальской фауны вне Байкала.— Труды Карельского филиала АН СССР, вып V.
Кожов М. М. 1957. Горизонтальное распределение планктона и планктоноядных рыб в оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XV.
Кожов М. М. 1958а. О генезисе основных экологических комплексов в современной байкальской фауне.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XVII, вып. 1—4.
Кожов М. М. 1958б. Основные проблемы исследований в области рыбного хозяйства Восточной Сибири. Изд. Мин. Сельского хоз. СССР. М.
Кожов М. М. 1958в. Очерк истории исследования рыб и рыбного промысла на оз. Байкал и в его бассейне. Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. ОГИЗ. Иркутск.
Кожов М. М. 1959. О вертикальных миграциях массовых видов планктона в оз. Байкал.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. IX.
Кожов М. М., Мишарин К. И., Окунев П. М. 1958. Промысловые районы вдоль западного и южного побережий Байкала. Сб. Рыбы и Рыбное хозяйство бассейна оз. Байкал. Иркутск, ОГИЗ.
Кожов М. М., Плохих Р. А., Поповская Г. И. 1958. К познанию гидрометеорологических и кормовых условий летних миграций байкальского омуля.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XVII.
Кожов М. М. и Томилов А. А. 1949. О новых находках байкальской фауны вне Байкала.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 1.
Кожов М. М., Тюменцев Н. В. 1960. О биологических последствиях колебаний уровня Байкала.— Бюлл. МОИП, биология, LXV (4).
Кожова О. М. 1953. Питание Epischura baicalensis Sars (Copepoda Calanoida) из оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 90, № 2.
Кожова О. М. 1956а. К биологии Epischura baicalensis Sars в оз. Байкал.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XVI, вып. 1—4.
Кожова О. М. 1956б. Фитопланктон оз. Байкал. Автореф. канд. дисс. Иркутск.
Кожова О. М. 1957. Горизонтальное распределение планктонных водорослей в оз. Байкал.— Изв. Вост. фил. АН СССР, № 4—5.
Кожова О. М. 1959а. О подледном цветении оз. Байкал.— Ботанич. журн., т. 44.
Кожова О. М. 1959б. Фитопланктон Малого моря.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XVII.
Кожова О. М., Казанцева Э. А. 1961. О сезонных изменениях бактериопланктона в водах озера Байкал. Микробиология, № 1.
Коротнев А. А. 1901. Отчет по исследованию оз. Байкал. Юб. сб. 50 лет Сиб. отд. РГО. Фауна Байкала. Киев.
Коряков Е. А. 1951а. Новый представитель паразитических веслоногих рода Coregonicola на бычках Байкала.— Докл. АН СССР, т. 79, № 2.
Коряков Е. А. 1951б. К нахождению самца Salmincola cottidarum Messjatz.— Докл. АН СССР, т. 79, № 5.
Коряков Е. А. 1952. Распределение паразитического веслоногого Salmincola cottidarum Messjatz. по глубинам Байкала.— Докл. АН СССР, т. 87, № 2.
Коряков Е. А. 1954. Новые находки Copepoda parasitica на рыбах озера Байкал.— Докл. АН СССР, т. 99, № 4.
Коряков Е. А. 1955. О плодовитости и типе нерестовой популяции голомянок.— Докл. АН СССР, т. 101, № 5.
Коряков Е. А. 1956. Некоторые экологические приспособления в размножении голомянок.— Докл. АН СССР, т. 111, № 5.
Коряков Е. А. 1957. Первые данные по биостоку оз. Байкал.— Изв. Восточ. Сиб. фил. АН СССР, № 7.
Коряков Е. А. 1958. Бычкообразные рыбы Байкала. Сб. Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. ОГИЗ, Иркутск.
Коряков Е. А. 1959а. Об одной из причин несмешиваемости байкальской фауны в связи с вопросами ее реконструкции. Биологич. основы рыбного хозяйства. Томск.
Коряков Е. А. 1959б. Паразит неоэндемик Байкала в бассейне р. Лены.— Труды совещ. Ихт. комиссии АН СССР, в 9.
Краснощеков С. И. 1958. О биологии личинок байкальского омуля.— Научно-технический бюллетень ВНИОРХ, № 7.
Криштофович А. Н. 1928. Водяной орех Trapa borealis Heer. из третичных отложений Тункинской долины в Саяне.— Вестн. Геол. ком., т. XIV, № 9—10.
Криштофович А. Н. 1930. Основные черты развития третичной флоры Азии.— Изв. Главн. ботанич. сада, XXXIX, 3—4.

Криштофович А. Н. 1932. Геологический обзор стран Дальнего Востока. М.
Кротиус Ф. В. 1933. Материалы по биологии и систематике снга оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. V.
Кропоткин П. 1875. Общий очерк орографии Восточной Сибири.— Зап. Русск. геогр. об-ва, т. 5.
Кузнецов И. Д. 1910. Байкальские рыбные промыслы.— Ежегодн. Гл. упр. землед. и землеустр. за 1909 г. СПб.
Кузнецов С. И. 1951. Сравнительная характеристика биомассы бактерий и фитопланктона в поверхностном слое воды Среднего Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XIII.
Кузнецов С. И. 1955. Использование радиоактивной углекислоты C^{14} для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде озер различных типов. Сб. Изотопы в микробиологии. Изд-во АН СССР.
Кузнецов С. И. 1957. Микробиологическая характеристика вод и грунтов оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XV.
Кузнецов С. И. и Щербаков А. П. 1930. Некоторые физико-химические данные о Северном Байкале.— Труды Комиссии по изуч. оз. Байкал, т. III.
Кусморская А. П. 1950. О зоопланктоне Черного моря.— Труды Азово-Черном. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., вып. 14.
Кусморская А. П. 1954. Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами.— Труды Всес. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 28.
Кусморская А. П. 1955. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. VI.
Ладохин Н. П. 1951. К вопросу о характере эпейрогенетических движений северо-восточных берегов Байкала.— Пробл. физ. геогр., т. 17.
Ламакин В. В. 1950. Геологические и климатические факторы эволюции органического мира в Байкале.— Бюлл. Комиссии по изуч. четвертич. периода, 15, Изд-во АН СССР.
Ламакин В. В. 1952. Ушканьи острова и проблема происхождения Байкала. Географгиз, М.
Ламакин В. В. 1953. Байкальский тип четвертичного оледенения.— Изв. Всесоюзн. географ. общ., № 2.
Ламакин В. В. 1954. О происхождении байкальских голомянок.— Бюлл. МОИП, отд. биологии, т. IX (2).
Ламакин В. В 1955. Обручевский сброс в Байкальской впадине.— Вопросы геологии Азии, 2, Изд-во АН СССР, М.
Ламакин В. В. 1957. О развитии Байкала в четвертичном периоде.— Труды Комиссии по изуч. четвертич. периода, XIII.
Ламакин В. В. 1959. О стратиграфическом расчленении четвертичной системы в береговой полосе Байкала.— Труды Геол. ин-та, вып. 32.
Леванидова И. М. 1948. К вопросу о причинах несмешиваемости байкальских и палеарктической фаун.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XII.
Леонтьев О. К., Айбулатов Н. А. 1956. Новые данные о заливе Провал.— Природа, № 6.
Ливанов Н. А. 1961. Очерки планарий Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XX.
Линевич А. А. 1948. Материалы к познанию личинок Tendipedidae оз. Байкал.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. X, вып. 2.
Линевич А. А. 1957. Тендипедиды Ангаро-Байкальского бассейна. Объединен. сессия АН СССР и ВАСХНИЛ в Иркутске 10—17 июля. Тезисы докладов. Иркутск.
Лопатин Г. В. 1954. О многолетнем колебании уровня оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 94, № 6.
Лукин Е. И. и Эпштейн В. М. 1959. Десятое совещание по паразитологическим проблемам и природноочаговым болезням, 2.
Лукин Е. И. и В. М. Эпштейн. 1960а. Пиявки подсемейства Toricinae nov. subfam. и их географическое распространение.— Докл. АН СССР, т. 134, № 2.
Лукин Е. И. и В. М. Эпштейн. 1960б. Эндемичные байкальские пиявки из сем. Glossiphonidae.— Докл. АН СССР, т. 131, № 2.
Ляйман Э. 1933. Паразитические черви рыб оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. VI.
Ляйман Э. М. 1937. Паразитические черви Амурской горбуши. Работы по гельминтологии, сб. 30-летия акад. Скрябина.
Мазепова Г. Ф. 1950. К познанию фауны Cyclopoida оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 72, № 4.
Мазепова Г. Ф. 1952а. Новые данные по фауне Cyclopoida оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 82, № 5.
Мазепова Г. Ф. 1952б. Вертикальное распределение байкальского циклопа (Cyclops baicalensis) в оз. Байкал.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XIII, вып. 2.
Мазепова Г. Ф. 1955. Новая форма Eucyclops serrulatus Fisch. (Copepoda Cyclopoida) из оз. Байкал.— Труды Зоол. инст. АН СССР, т. XVIII.

Мазепова Г. Ф. 1957. Циклопы оз. Байкал и некоторые данные по их зоогеографии. Тезисы докладов Объединен. научн. Сессии АН СССР и ВАСХНИЛ. Иркутск.
Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. Изд-во иностр. лит-ры. М.
Макушок М. Е. 1925. К вопросу о происхождении спонгиофауны оз. Байкал.— Русск. зоол. журн., т. 5, вып. 4.
Малышев В. М. 1935. Проблема Ангары. Вост. Сиб. Кр. изд., Иркутск.
Мантейфель Б. П. 1959а. Вертикальные миграции морских организмов. 1. Вертикальные миграции кормового зоопланктона.— Труды Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцева, вып. 13.
Мантейфель Б. П. 1959б. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов.— Вопросы ихтиологии, вып. 13.
Маркевич А. П. 1956. Паразитические веслоногие рыб СССР. Изд. АН Украинской ССР, Киев.
Мартинсон Г. Г. 1936. Распределение спикул губок в скважине глубокого бурения у с. Посольска на Байкале.— Докл. АН СССР, т. IV (XIII), №6 (10).
Мартинсон Г. Г. 1938. Ископаемая спонгиофауна третичных отложений Прибайкалья.— Докл. АН СССР, т. XXI, № 4.
Мартинсон Г. Г. 1940. Материалы к исследованию ископаемой фауны Прибайкалья.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. X.
Мартинсон Г. Г. 1947. Об оскулярных трубках байкальских губок.— Докл. АН СССР, т. 58, № 1.
Мартинсон Г. Г. 1948а. Ископаемая фауна беспозвоночных древних континентальных водоемов Забайкалья.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XII.
Мартинсон Г. Г. 1948б. Ископаемые губки из Тункинской котловины в Прибайкалье. Докл. АН СССР, т. 61, №5.
Мартинсон Г. Г. 1949а. Первые находки неогеновых моллюсков в Иркутском угленосном бассейне.— Докл. АН СССР, т. 67, № 2.
Мартинсон Г. Г. 1949б. Новые мезозойские пресноводные гастроподы из Восточного Забайкалья.— Ежегодн. Всес. палеонт. об-ва, т. XIII.
Мартинсон Г. Г. 1951. Третичная фауна моллюсков восточного Прибайкалья.— Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. XIII.
Мартинсон Г. Г. 1952. Верхнемезозойские пресноводные моллюски из района Гусиного озера в Западном Забайкалье.— Докл. АН СССР, т. 83, № 4.
Мартинсон Г. Г. 1954а. Некоторые пресноводные брюхоногие моллюски из неогеновых отложений Иркутского амфитеатра.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XIV.
Мартинсон Г. Г. 1954б. Зоологический анализ донных отложений Байкала.—Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. XIV.
Мартинсон Г. Г. 1955а. Озерные бассейны геологического прошлого Азии и их фауна.— Природа, № 4.
Мартинсон Г. Г. 1955б. Разнотипные комплексы пресноводных моллюсков в третичных отложениях Синцзяна.— Докл. АН СССР, т. 102, № 3.
Мартинсон Г. Г. 1956. Определитель мезозойских и кайнозойских моллюсков Восточный Сибири. М.— Л. Изд-во АН СССР.
Мартинсон Г. Г. 1957а. Мезозойские пресноводные моллюски некоторых районов Восточной и Центральной Азии.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, XV.
Мартинсон Г. Г. 1959а. В поисках предков фауны Байкала. М., Изд-во АН СССР.
Мартинсон Г. Г. 1959б. Ископаемые моллюски Азии и проблема происхождения фауны Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XIX.
Мартинсон Г. Г. 1960. Ископаемые моллюски Азии и проблема происхождения фауны Байкала.— Геология и геофизика, № 2. Сиб. отд. АН СССР, Новосибирск.
Мартинсон Г. Г., Попова С. М. 1959. Некоторые третичные моллюски байкальского типа из озерных отложений юга Западной Сибири.— Палеонтол. журн., № 4.
Мартынов А. 1909, 1910, 1914. Trichoptera Сибири и прилегающих местностей, ч. 1, 2, 4.— Ежегодн. Зоол. муз. АН, 1909 г., т. XIV, № 3—4; 1910 г., т. XV, № 4; 1914 г. т. XIX, № 2.
Мартынов А. 1924. Ручейники. Практическая энтомология, вып. V.
Мартынов А. 1929. Экологические предпосылки для зоогеографии пресноводных бентонических животных. — Русск. зоол. журн., т. IX, вып. 3.
Мартынов А. 1935а. Ручейники Амурского края, ч. 1.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. II, вып. 2—3.
Мартынов А. 1935б. К познанию Amphipoda текучих вод Туркестана.— Труды Зоол. инст. АН, т. II, вып. 2—3.
Матвиенко А. М. 1954. Определитель пресноводных водорослей СССР, 3.
Мейер К. И. 1922. Материалы по флоре водорослей Байкала.—Журн. Моск. отд. Русск. ботан. об-ва, т. 6.
Мейер К. И. 1927а. О водорослях северного Байкала.—Русский архив протистол., т. IV, вып. 1—4.
Мейер К. И. 1927б. О фитопланктоне оз. Байкал.— Русск. гидробиол. журн., т. VI.
Мейер К. И. 1930. Введение во флору водорослей оз. Байкал.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 39, вып. 3—4.

Менделеев И. Д. 1935. Об аномальной плотности глубинных вод Байкала.— Докл. АН СССР., т. III (VIII), № 3.
Месяцев И., Зенкевич Л., Россолимо Л. 1922. Предварительный отчет о работах Байкальской экспедиции Моск. ун-та летом 1917 г.— Труды Комиссии по изуч. оз. Байкал, вып. 1, 2, Изд-во АН.
Мешкова Т. М. 1947. Зоопланктон оз. Севан.— Труды Севанской гидроб. ст., т. IX.
Мешкова Т. М. 1953. Зоопланктон оз. Севан (биология и продуктивность).— Труды Севанской гидроб. ст., т. XIII.
Миклашевская Л. Г. 1935. Материалы к познанию продуктивности дна Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. VI.
Михаэлсен В. 1901. Фауна Oligochaeta Байкала. 50 лет ВСОРГО 1851—1901. Юбилейный сб., Киев.
Михаэлсен В. 1935. Новая тубифицида из Байкала.— Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. VI.
Мишарин К. И. 1947. Байкальские сиги.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. X, вып. 1.
Мишарин К. И. 1940. Промысел и воспроизводство рыбы на Байкале. Иркутск, ОГИЗ.
Мишарин К. И. 1953а. Биолого-морфологическая характеристика посольской расы омуля.— Труды Иркутск. ун-та, т. VII, вып. 1—2.
Мишарин К. И. 1953б. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля на Байкале.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XIV, вып. 1—4.
Мишарин К. И. 1954. Итоги и очередные задачи по воспроизводству рыбных запасов в БМАССР.— Материалы по изучению производ. сил Бурят-Монгольской АССР, вып. 1.
Мишарин К. И. 1958. Байкальский омуль. Сб. Рыбы и рыбн. хоз. в басс. оз. Байкал, Иркутск.
Могилев Л. Н. 1955. О суточных вертикальных миграциях массовых форм байкальского зоопланктона. Автореф. канд. дисс. Иркутск.
Мозговой А. А., Рыжиков К. М. 1950. Вопрос о происхождении байкальского тюленя в свете гельминтологической науки.— Докл. АН СССР, т. 72, № 5.
Моисеев С. Н. 1959. Строительство Иркутской ГЭС на Ангаре. Госэнергоиздат, М.— Л.
Морозова-Водяницкая Н. В. 1948, 1953. Фитопланктон Черного моря.— Труды Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. VI, т. VIII.
Морозова-Водяницкая Н. В. 1950. Численность и биомасса фитопланктона в Черном море.— Докл. АН СССР, т. 73, № 4.
Мухомедиаров Ф. Б. 1936. К биологии омуля Чивыркуйского залива на Байкале.— Изв. об-ва изуч. Вост.-Сиб. края, т. 1, Иркутск.
Мухомедиаров Ф. Б. 1942. Расы байкальского омуля.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. IX, вып. 3—4.
Мухомедиаров Ф. Б. 1948. Ряпушка (Coregonus sardinella baunti) из Ципо-Ципиканских озер бассейна р. Витим. Докл. на первой научной сессии Якут. базы АН СССР, Якутск.
Насонов Н. В. 1922. Предисловие к т. 1 Трудов Байк. Комиссии.— Труды Байк. комиссии Акад. наук., т. 1, вып. 2.
Насонов Н. В. 1930. Об Acrorhynchus baicalensis Rubtz. из оз. Байкал.— Докл. АН СССР, т. 22.
Нечаева Н. Б. и Салимовская-Родина А. Г. 1935. Микробиологический анализ донных отложений Байкала.— Труды Байк. лимн. ст., т. 6.
Николаев И. И. 1950. Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитноприспособительное значение.— Зоол. журн., т. 29, вып. 6.
Никольский Г. В. 1947. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение ее анализа для зоогеографии.— Зоол. журн., т. 26, № 3.
Никольский Г. В. 1955. О происхождении китайского автохтонного равнинного комплекса в ихтиофауне. Сб. памяти Л. С. Берга.
Новожилов Н. И. 1954. Листоногие ракообразные верхней юры и мела Монголии.— Труды Палеонт. инст., т. 48.
Обручев В. А. 1929. Селенгинская Даурия, Изд. Троицкос. отд. геогр. общ. Троицкосавск.
Обручев В. А. 1932. Геологический очерк Прибайкалья и Ленского района.— Труды Совета по изуч. произв. сил и Геол. инст. Очерки по геологии Сибири. Изд-во АН СССР.
Обручев В. А. 1938. Геология Сибири, т. III, Изд-во АН СССР.
Обручев В. А. 1948. Пограничная Джунгария. Орографический и геологич. очерк. Землеведение. МОИП, новая серия, т. II. (XLII).
Обручев С. В. 1956. Основные этапы жизни и творчества И. Д. Черского. Сб. «И. Д. Черский». Иркутск. книжн. изд., Иркутск.
Огнев С. И. 1935. Звери СССР и прилегающих стран, т. III, М.
Определитель низших растений. 1953. Под ред. Л. И. Курсанова, М.

Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951—1955. Под ред. В. П. Савича, вып. 2, 3, 4, 6, 7. Изд. «Сов. наука», М.
Орлов А. П. 1897. Об изменении уровня Байкала.— Труды Восточно-Сибирского отдела Русского географ. об-ва, № 1. Байкальский сборник, вып. 1. Иркутск.
Павловский Е. В., Цветков А. И. 1936. Северозападное Забайкалье. Изд-во АН СССР.
Павловский Е. В. 1937. Впадина оз. Байкал.— Изв. АН СССР, сер. геол., № 2.
Павловский Е. В. 1941. Проблема происхождения впадины оз. Байкал.— Природа, № 3.
Павловский Е. В. 1948а. О четвертичном оледенении южного Прибайкалья.— Изв. АН СССР, сер. геол., № 5.
Павловский Е. В. 1948б. Сравнительная тектоника мезокайнозойских структур Восточной Сибири и великого рифта Африки и Аравии.— Изв. АН СССР, сер. геол., № 5.
Павловский Е. В., Флоренсов Н. А. 1956. Недра Восточной Сибири.— Природа, № 12.
Палибин И. В. 1936. Третичная флора юго-восточного побережья Байкала и Тункинской котловины.— Труды Нефтяного геол. разв. ин-та, сер. А, вып. 76.
Паллас П. С. 1778. Путешествия по разным провинциям Российского Государства, 1-я половина 1772 и 1773 гг. СПб., III.
Пальшин Г. Б. 1955. Кайнозойские отложения и оползни юго-восточного побережья Байкала. Изд-во АН СССР.
Патрикеева Г. И. 1959. Донные отложения Малого моря.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XVII.
Пирожников П. Л. 1937а. Морские и байкальские элементы в фауне р. Енисей.— Бюлл. МОИП, т. XVI, вып. 3.
Пирожников П. Л. 1937б. К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия.— Докл. АН СССР, т. XV, № 8.
Пирожников П. Л. 1941. Основные черты донного населения р. Енисей и Енисейской губы.— Труды Астр. техн. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, вып. 1.
Пирожников П. Л. 1955. К вопросу обогащения кормовой фауны озер и водохранилищ.— Зоол. журн., т. 34, вып. 2.
Плотников В. 1906. Glossiphoniidae, Hirudinidae и Herpobdellidae.— Ежегодн. Зоол. муз. АН, т. X.
Попов М. Г. 1954. Два новых для флоры СССР рода покрытосеменных растений.— Ботанич. материалы гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, т. XVI.
Попов М. Г. 1957. Флора Восточной Сибири. Изд-во АН СССР, М.— Л.
Потакуев Я. Г. 1954. Питание и пищевые взаимоотношения планктоноядных рыб оз. Байкал. Автореф. канд. дисс. Иркутск.
Потакуев Я. Г. 1956. О кормовом коэффициенте мальков байкальского омуля.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XVI, вып. 1—4.
Пресняков Е. А. 1940. Геологические условия образования Байкала.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. X.
Радде Г. 1857. Озеро Байкал (Извлечение из отчета натуралиста Радде о совершенном им летом 1855 г. путешествии вокруг озера).— Вестн. РГО, СПб., XXI.
Раммельмейер Е. 1931. Фауна третичных отложений Байкала, ч. 1.— Изв. АН СССР, № 10.
Раммельмейер Е. С. 1935. Фауна моллюсков с р. Витим.— Изв. АН СССР, отд. матем. и ест. наук, № 3.
Раммельмейер Е. С. 1940. Ископаемые моллюски пресноводных отложений Забайкалья.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. X.
Резвой П. Д. 1936. Пресноводные губки СССР. Фауна СССР. Нов. сер. № 3, Губки, т. II, вып. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Рейс О. 1910. Фауна рыбных сланцев Забайкальского обл.— Геол. исслед. и развед. раб. по линии Сиб. ж. дор., XXIX.
Родина А. Г. 1954. Бактерии в продуктивности каменистой литорали оз. Байкал.— Труды Пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
Романова А. П. 1958. Интенсивность развития бактериальной флоры на литорали оз. Байкал.— Микробиология, т. XXVII, вып. 5.
Россолимо Л. Л. 1923. К фауне простейших Байкала.— Русск. гидробиол. журн., т. II, № 3—4. Саратов.
Россолимо Л. Л. 1957. Температурный режим озера Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XVI.
Россолимо Л. Л. 1959. Некоторые черты температурного режима Малого моря.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XVII.
Рубцов И. А. 1928. Об одной живородящей планарии из р. Ангары.— Сб. трудов Иркутск. ун-та, т. XIV.
Рубцов И. А. 1929. Acrorhynchus baicalensis n. g., n. sp.— Русск. гидробиол. журн., т. VIII. Саратов.

Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. 1958. Сборник под редакцией Кожова М. М. и Мишарина К. И. Иркутск, ОГИЗ.
Рыжиков К. М., Судариков В. Е. 1951. Работы 272 Союзной гельминтологической экспедиции 1940 г. в районе оз. Байкал.— Труды Гельминтол. экспед. АН СССР, т. V.
Рыжиков К. М., Судариков В. Е. 1954. Новая нематода из бычков оз. Байкал.— Труды Гельминтол. лаборат., т. 195.
Рябухин Г. Е 1953 Происхождение Байкала.— Бюлл. МОИП, 28 (5).
Сабуров Н. 1888. Об омуле и о состоянии рыбопромышленности на Байкале.— Изв. Вост. Сиб. отд. Геогр. об-ва, т. 19, вып. 5.
Самарина А. В. 1960. Некоторые данные о продукции кислорода в процессе фотосинтеза в водных массах озера Байкал.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, 10.
Саркисян С. Г. 1955. Байкал. Гос. изд. геогр. литер. Москва.
Саркисян С. Г. 1958. Мезозойские и третичные отложения Прибайкалья, Забайкалья и Дальнего Востока. Изд-во АН СССР.
Сварчевский Б. 1901. Материалы по фауне губок Байкальского озера.— Зап. Киевск. об-ва ест. Киев.
Сварчевский Б. 1923а. Спонгиологические очерки. 1 и 2.— Труды Ирк. об-ва ест., т. 1, вып. 6.
Сварчевский Б. А. 1923б. Очерки по Hydraria. Hydra baicalensis.— Сборник трудов Иркутск. ун-та, вып. 4. Иркутск.
Сварчевский Б. 1925. Спонгиологические очерки.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. 2.
Сватош З. Ф. 1925. Байкальский тюлень и промысел его.— Природа и охота. Изд. ВИСОР, Харьков.
Световидов А. Н. 1931. Материалы по систематике и биологии хариусов оз. Байкал.— Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. I.
Семенкевич Ю. Н. 1924. О байкальских водяных осликах.— Русск. гидробиол. журн., т. 3, № 1—2. Саратов.
Сибирякова О. А. 1929. К фауне Turbellaria Rhabdocoela из р. Ангары.— Русск. гидробиол. журн., т. 8, № 8—9. Саратов.
Скабичевский А. П. 1929. К биологии Melosira baicalensis.— Русск. гидробиол. журн., т. 8, № 4—5. Саратов.
Скабичевский А. П. 1935. Наблюдения над фитопланктоном Баргузинского залива оз. Байкал в летний период 1932 и 1933 г.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. VI, вып. 2—4.
Скабичевский А. П. 1936. Новые и интересные диатомовые водоросли из Северного Байкала.— Ботанич. журн., № 6.
Скабичевский А. П. 1952. К систематике байкальских диатомей.— Ботанич. материалы отд. споров. растений, т. VIII.
Скабичевский А. П. 1954. Фитопланктон Селенгинского района Байкала.— Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. XIV.
Скворцов А. А., Талызин Ф. Ф. 1940. Цикл развития малого лентеца.— Докл. АН СССР, т. XXXII, № 6.
Скориков А. 1903. Три новых вида Rotatoria.— Ежегодн. Зоол. муз. АН, т. VII, 2, СПб.
Сластников Г. С. 1940. К нахождению многощетинкового червя Manayunkia в бассейне р. Гыды.— Природа, № 7.
Сластников Г. С. 1941. Новые данные о распространении байкальской манаюнкии.— Природа, № 7—8.
Совинский В. К. 1915. Amphipoda оз. Байкал. Зоол. исслед. оз. Байкал. Киев.
Соколов Д. С. 1936. О юрских морских отложениях восточного Забайкалья.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 14, № 2.
Соколов И. И. 1944—1945. Baicalacarus vermiformis n. gen. n. sp. первый представитель гидрахнелл из оз. Байкал.— Уч. зап. ЛГУ, серия ест. наук, вып. 2.
Соколов И. И. 1948. О систематическом положении Baicalacarus vermiformis Sokolow и его реликтовом характере.— Докл. АН СССР, т. 60, № 1.
Соколов И. И. 1952. Водяные клещи, ч. II. Halacarae. Фауна СССР. Паукообразные, т. V, М.
Соколова М. Ф. 1956. Зоопланктон Ладожского озера.— Изв. Всес. Ин-та озерного и речного рыбн. хоз., т. XXXVIII.
Соловьев В. 1925. Метод моделей и его применение к изучению сейш оз. Байкал.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. II, вып. 2.
Справочник по водным ресурсам СССР, т. XVI, вып. 1. Лено-Енисейский район, гл. III, оз. Байкал, 1936.
Старобогатов Я. 1958. Система и филогения Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata).— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. XIII.
Стахеев Д. 1895. Байкал. Живописная Россия, т. XII, ч. 1.
Стройкина В. Г. 1950. Фитопланктон Черного моря в районе Карадага и его сезонная динамика.— Труды Карадагской биол. ст. АН Украин. ССР, вып. 10.

Стройкина В. Г. 1953. Фитопланктон пелагиали оз. Севан.— Труды Севан. гидробиол. ст., т. XIII.
Судариков В. Е., Рыжиков К. М. 1951. К биологии Cohtracoecum osculatum baicalensis, нематоды байкальской нерпы.— Труды Гельминт. лаборат. АН СССР, т. V.
Судариков В. Е., Рыжиков К. М. 1952. Обоснование нового семейства нематод от пресноводных рыб (Spirurata, Haplonematidae).— Труды Гельминт. лаборат., т. VI.
Сукачев Б. 1895. Несколько новых данных о губках оз. Байкал.— Труды Петерб. общ. ест., 25.
Талиев Д. Н. 1940. Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории байкальской фауны.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. X.
Талиев Д. Н. 1941. Серологический анализ рас байкальского омуля.— Труды Зоол. инст. АН СССР, VI, 4.
Талиев Д. Н. 1946. Предки байкальских Cottoidei в Ципо-Ципиканских озерах.— Докл. АН СССР, т. 52, № 8.
Талиев Д. Н. 1947а. Влияние хищников на дивергентную радиацию Cottoidei.— Докл. АН СССР, 58, № 7.
Талиев Д. Н. 1947б. Роль Академии Наук СССР в изучении Байкала. Иркутск.
Талиев Д. Н. 1948. К вопросу о темпах и причина дивергентной эволюции байкальских Cottoidei.— Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. XII.
Талиев Д. Н. 1949. Об однополом размножении у голомянок.— Докл. АН СССР, т. 69, № 1.
Талиев Д. Н. 1950. Проблема акклиматизации в Байкале новых пород рыб.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XI, вып. 2.
Талиев Д. Н. 1951а. О роли фетализации в эволюции эндемичной фауны Байкала. Докл. АН СССР, т. 78, № 3.
Талиев Д. Н. 1951б. Амурский сом в оз. Байкал.— Природа, № 10.
Талиев Д. Н. 1955. Бычки-подкаменщики (Cottoidei) оз. Байкал. Изд-во АН СССР.
Талиев Д. Н., Коряков Е. А. 1947. Потребление кислорода байкальскими Cottoidei.— Докл. АН СССР, т. 58, № 8.
Талиев Д. Н., Коряков Е. А. 1948. Верхние температурные пределы байкальских Cottoidei.— Докл. АН СССР, т. 59, № 4.
Талиев Д. Н., Коряков Е. А. 1949. Естественный удельный вес байкальских Cottoidei.— Докл. АН СССР, т. 68, № 1.
Тимофеев С. И. 1928. Эмбриология Manayunkia baicalensis Nusb. и некоторые замечания по прямому развитию Polychaeta.— Труды 3-го Всесоюзн. съезда зоол., анат. и гистол. М.
Тихомиров П. В. 1927. Два новых вида Rotatoria из оз. Байкал.— Русск. гидробиол. журн., т. VI, № 6—7, Саратов.
Тихомиров П. В. 1929. Новый вид Rotatoria из оз. Байкал.— Русск. гидробиол. журн., т. VIII, № 6—7, Саратов.
Толмачев В. А. 1959. К гидрохимии Малого моря. Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. XVII.
Томилов А. А. 1954. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны. Труды Ирк. гос. ун-та, сер. биол., т. XI.
Топорков Н. Н. 1928. Байкальский питомник. Иркутск.
Тугарина П. Я. 1956а. Биология размножения и пути увеличения запасов белого байкальского хариуса. Автореф. канд. дисс. Иркутск.
Тугарина П. Я. 1956б. Некоторые данные о размножении байкальского белого хариуса.— Зоол. журн., т. XXXV, вып. 6.
Тюлина Л. Н. 1954. Из истории растительного покрова северо-восточного побережья Байкала.— Проблемы физич. географии, т. XV.
Уломский С. И. 1951. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. III.
Уломский С. Н. 1957. О выедании озерного планктона рипусом в озерах Урала.— Изв. Всес. ин-та озерного и речн. рыбн. хоз-ва, т. XXXIX.
Усачев П. И. 1947. Общая характеристика фитопланктона морей СССР.— Усп. совр. биол., т. XXIII, вып. 2.
Усачев П. И. 1948. Количественные колебания фитопланктона в Северном Каспии.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. II.
Ушаков Б. И. 1959а. Физиология клетки и проблема вида в зоологии.— Цитология, т. I, вып. 5.
Ушаков Б. И. 1959б. Теплоустойчивость тканей — видовой признак пойкилотермных животных.— Зоол. журн., т. 38, вып. 9.
Федынский В. А. 1951. Гравитационная характеристика предгорных и межгорных впадин в геосинклиналях. Сб. памяти Д. Д. Архангельского. Изд-во АН СССР.
Фитингоф А. 1865. Описание местности при устье р. Селенги, понизившейся от землетрясения 30 и 31 декабря 1861 г.— Горн. журн., № 9, СПб.
Флоренсов Н. А. 1948. Геоморфология и новейшая тектоника Забайкалья.— Изв. АН СССР, серия геол., № 2.

Флоренсов Н. А. 1954. О роли разломов и прогибов в структуре впадин Байкальского типа.— Вопросы геологии Азии, т. 1. Изд-во АН СССР.
Фридман Г. 1933. Анатомическое строение Baicalarctia gulo.— Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. V.
Хейсин Е. М. 1930а. К биологии паразитических инфузорий различных беспозвоночных оз. Байкал.— Докл. АН СССР, 5.
Хейсин Е. М. 1930б. Новые морские инфузории комменсалисты моллюсков из оз. Байкал.— Докл. АН СССР, 24.
Хейсин Е. М. 1932. К морфологии и систематике байкальских паразитических инфузорий сем. Ptychostomidae.— Труды Байк. лимнол. ст. АН СССР, т. 2.
Цейтлин Б. С. 1959. Водный баланс оз. Байкал.— Труды III Всес. гидрол. съезда, т. IV, Л., Гидрометиздат.
Цветков В. Н. 1928. Два новых вида прегарин.— Докл. АН СССР, серия А, № 3.
Чекановская О. В. 1956. К фауне малощетинковых червей бассейна Енисея, ч. 1.— Зоол. журн., т. XXXV, вып. 5.
Черский И. Д. 1877. Мнения о бывшем в послетретичный период весьма значительном распространении вод Ледовитого океана в Сибири.— Изв. СОРГО, т. VIII, № 1—2.
Черский И. Д. 1878. Предварительный отчет о геологических исследованиях береговой полосы озера Байкал (год второй, 1878).— Изв. Вост.-Сиб. отд. Русск. геогр. об-ва, т. IX, № 5—6. Иркутск.
Шульгина Е. А. 1953. О питании омуля в ранне-весенний период в Малом море по материалам 1950 г.— Труды Иркутск. ун-та, т. VII, вып. 1—2.
Шульман С. С. 1954. О специфичности паразитов рыб.— Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 1.
Щеголев Г. Г. 1922. Новый вид пиявок из оз. Байкал.— Русск. гидробиол. журн., т. 1, № 4. Саратов.
Эпштейн В. М. 1959. О систематическом положении, образе жизни и происхождении эндемичной байкальской пиявки Trachelobdella torquata (Grube).— Докл. АН СССР, т. 125, № 4.
Яновская Т. Я. 1956. Питание веслоногих ракообразных и их личинок в Черном море.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. VII.
Яснитский В. Н. 1923. Материалы к познанию планктона оз. Байкал. Труды Ирк. об-ва ест., т. 1, вып. 1.
Яснитский В. Н. 1924. Планктон оз. Байкал в районе Култука и Слюдянки.— Изв. Вост. Сиб. отд. Геогр. об-ва, 47.
Яснитский В. Н. 1926. К вопросу об изменчивости у некоторых планктонных организмов оз. Байкал.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. II.
Яснитский В. Н. 1927. Отчет о работах Байкальской биологической станции при Ирк. Биол. геогр. ин-те за 1926—1927 гг. Там же, т. III, вып. 3.
Яснитский В. Н. 1928. Некоторые результаты гидробиологических исследований на Байкале летом 1925 г.— Докл. АН СССР. № 18—19.
Яснитский В. Н. 1930. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе биологической станции за 1926—1928 гг.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. IV, вып. 3—4.
Яснитский В. Н. 1931. К истории развития новой водоросли из оз. Байкал. Swarczewskiella rotans n. gen. n. sp. Там же, т. V, вып. 4.
Яснитский В. Н. 1934. Планктон северной оконечности Байкала.— Там же, т. VI, вып. 1.
Яснитский В. Н. 1936. Новые и интересные виды диатомовых водорослей из оз. Байкал.—Ботан. журн. № 6.
Яснитский В. Н. 1952. Явления гигантизма в флоре оз. Байкал.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. XIII, вып. 2.
Яснитский В. Н. 1956. Фитопланктон Чивыркуйского залива. Там же, т. XVI, вып. 1—4.
Яснитский В. Н., Скабичевский А. П. 1957. Фитопланктон оз. Байкал.— Труды Байк. лимн. ст. АН СССР, т. XV.
Яснитский В., Бланков Б., Гортиков В. 1927. Отчет о работе Байкальской биологической станции за 1926—1927 гг.— Изв. Биол. геогр. ин-та Иркутск. ун-та, т. III, вып. 3.
Яхонтов Г. 1904. Сообщение об экскурсии на оз. Байкал летом 1902 г. Прот. засед. общ. ест. при Казан. ун-те 1902—1903, прилож. к прот. № 212.
Яшнов В. А. 1922. Планктон оз. Байкал по материалам Байкальской экспедиции Зоол. музея МГУ в 1917 г.— Русск. гидробиол. журн., т. 1, № 8.
Яшнов В. А. 1939а. Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцова моря.— Труды Всесоюзн. научно-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф., т. IV.
Яшнов В. А. 1939б. Планктическая продуктивность Каспийского моря.— Изв. АН СССР, сер. биол., 5.
Яшнов В. А. 1940. Планктическая продуктивность северных морей СССР.— Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Юбил. сб., посвящ. юбилею Моск. общ. испыт. природы.

Annandle N. 1911 (1912). Sistematic notes on the Ctenostomus.— Polyzoa of freshwater. Rec, Ind. Mus., IV, 4.
Annandle N. 1913. Notes on some Sponges from Lake Baikal in the collection of the Imp. Akademy of Science, St. Petersburg.— Ежегодн. Зоол. Муз. Акад. наук, XVIII.
Annandle N. et Stanley Kemp. 1915. Fauna of the Chilka lake.— Mem. Ind. Mus., vol. V, 1.
Arndt W. 1937. Ochridaspongia rotunda, ein neuer Süsswasserschwamm aus d. Ochrida-See.— Arch. f. Hydrobiol., 31.
Berg L. S. 1907. Die Cataphracti des Baicalsees.— Ergebn. Zool. Exp. nach d. Baikalsee, III, Kiew u. Berlin.
Berg L. 1926. Die Fauna des Baikalsees und ihre Herkunft.— Arch. f. Hydrobiologie, Suppl., Bd. IV.
Birge E. A. a. C. Juday. 1922. The Inland Lakes of Wisconsin. The Plankton.— Wisconsin Geol. Nat. Hist. Surv., Bull. 64. Sci. ser., N 13.
Borutzky E. 1931. Materialen zu d. Harpacticoiden fauna d. Baikalsees, Zool. Anz., 93, 7/10; 94, 9/10.
Bresslau E. 1933. Turbellaria. Handbuch d. Zoologie.— Kükenthal u. Krumbach, Bd. 2, 6.
Bresson Janike. 1955. Asellus de sources et de grottes d'Eurasia et d'Amerique du Nord.— Arch. Zool. Exped. et gen., 92, N 2.
Brooks J. L. 1950. Speciation in Ancient Lakes.— Quarterly Review of Biology, vol. 25, N 2.
Chappuis P. A., Delamar-Debutteville Cl., Balasue I., Ruffo S. 1954. Recherches sur les crustacés souterrains (Première série).— Arch. Zool. etx. et gen. 91, N 1.
Chejssin E. 1931. Infusorien Ancystridae u. Boveridae aus dem Baikalsee.—Arch. f. Protistenkunde, 73, 2.
Credner R. I. 1887—1888. Die Reliktenseen. Eine physische-geographische Monographie, 1; Erganzungsheft 86—89 zu Peterm. Mitteil.
Dybowsky B. 1873a. Über die Comephorus baicalensis Pall.— Verb. d. Zool.-botan. Gesellsch., Wien, XXIII.
Dybowsky B. 1873б. Über die Baikal Robbe Phoca baicalensis.— Arch. für Anat., Physiol. und Wissensch. Medicin.
Dybowsky B. 1874. Beiträge zur naherer Kenntniss der im Baikalsee vorkommenden niederen Krebse aus der Gruppe der Gammariden.— Horae Soc. Ent. Rossica, St. Ptb., X.
Dybowsky B. 1884. Neue Beiträge zur Kenntniss d. Crustaceen Fauna d. Baikalsees.— Bull. Soc. Nat. Moskou, LX.
Dybowsky W. 1875. Die Gasteropoden-Fauna des Baikal-Sees anatomisch und systematisch bearbeiten.— Зап. Акад. наук, Петербург, VII, XXII, 8.
Dybowsky W. 1882. Studien über die Spongien des Russischen Reiches.— Зап. Акад. наук, Петербург, VII, XXI, 6.
Dybowsky W. 1884a. Notiz über eine die Enstehung des Baikal-Sees betreffenden Hypothese.— Bull. Soc. Nat., Moskou, LIX.
Dybowsky W. 1884б. Ein Beitrag zur Kenntniss der im Baikal-See lebenden Ancylus-Arten.— Bull. Soc. Nat., Moskou, LX.
Dybowsky W. 1886a. Mitteilungen über einen neuen Fundort des Schwammes Lubomirskia baicalensis.— Sitzungsber. Naturforscher Gesellsch., Dorpat, VII.
Dybowsky W. 1886б. Über zwei neue Sibirische Valvata Arten.— Jahrb. d. D. Malacol. Ges., XIII Jahrg.
Dybowsky W. 1901. Diagnosen neuer Choanomphalus Arten.— Nachrichtsbl. d. D. Malacol. Ges., 33 Jahrg.
Dybowsky W. 1902. Cycladiden des Baikalsees.— Nachrichtsbl. d. D. Malacol. Ges.. 34 Jahrg.
Dybowsky W. 1903. Zur Synonimik d. Choanomphalus Arten.— Ежегодн. Зоол. музея АН, VIII.
Dybowsky W. 1912. Mollusken aus d. Uferregion des Baikalsees. Ежегодн. Зоол. музея АН, XVII.
Fuchs Th. 1879. Über die lebenden Analoga der jungtertiären Paludinenschichten und der Melanopsis Mergel Südosteuropas.— Verh. d. K. K. Geologischen Reichsanstalt, Wien, Jahrg. 1879.
Gajewskaja-Sokolowa N. S. 1927. Zur Kenntnis d. Infusorien d. Baikalsees.— Докл. АН СССР, А, 19.
Gajewskaja N. 1929. Uber einige selten Infusorien d. Baikalsee.— Изв. АН СССР, VII, Л.
Gajewskaja N. 1933. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Infusorien des Baikalsees.— Zoologica, H. 85, VIII, Stuttgart.
Georgi J. G. 1775. Bemerkungen auf einer Reise im russischen Reiche im Jahre 1772. St. Petersburg, Bd. 2.
Gerstfeldt G. 1859a. Über einige zum Teile neue Arten Platoden, Anneliden, Myriopoden u. Crustaceen Sibiriens.— Зап. Акад. наук, Петербург, VIII.

Gerstfeldt G. 1859б. Über Land und Süsswasser-Mollusken Sibiriens und d. Amur-Gebietes.— Зап. Акад. наук, Петербург, IX.
Gmelin I. E. 1751—1752. Reise durch Sibirien 1733—1743. Göttingen.
Gmelin I. E. 1788. In Linnaeus Systema Naturae, Bd. XIII.
Grube E. 1871 (1872). Die Fauna d. Baikalsees sowie über einige Hirudineen u. Planarien anderer Faunen.— Schrift. d. Schles. Gesellsch. Vaterl. Kultur, Jahrg. 49, Bresslau.
Grube E. 1872. Beschreibungen von Planarien des Baikalgebietes.— Arch. f. Naturgesch., 38.
Grube E. 1872 (1873). Einige bisher noch unbekannte Bewohner des Baikalsees.— Jahresber. der Schles. Gesellsch. f. Vaterl. Kultur, Jahrg. 50, Bresslau.
Herre A. W. C. P. 1933. The fishes of Lake Lanao.— A problem in evolution. Amer. Nat., 67.
Hoernes R. 1897a. Die Fauna des Baikalsees und ihre Reliktennatur.— Biolog. Centralbl., Leipz., XVII.
Hoernes R. 1897б. Die Reliktennatur der Fauna des Baikalsees. Jahresber. d. K. u. K. Geol. Reichsanst., Wien, XLVII.
Hrabe S. 1929. Lamprodrilus michaelseni.— Arch. f. Hydrob., Bd, XX, H. 1.
Hrabe S. 1931. Die Oligochaeten aus den Ochrida und Prespa.— Zool. Jahrb., System. Bd. 1.
Humboldt A. 1843. Asie centrale. Paris.
Iohansen H. 1925. Der Baikalsee. Mitt. Geogr. Ges. München, Bd. 18.
Jamaguchi H. 1937. Studies on the aquatic oligochaeta of Japan.— Annot. Zool., Vol. 6, N 3.
Kisselew J. A. u. Zwetkow W. N. 1935. Zur Morphologie und Ökologie von Peridinium baicalense n. sp.— Beihefte zur Bot. Centralbl., 53.
Komarek J. 1953. Herkunft des Süsswasser-Endemiten der Dinarischen Gebirge, Revision der Arten, Artentstehung bei Höhlentieren.— Arch. f. Hydrobiolog., 48, 3.
Korotneff A. 1905. Die Comephoriden des Baikal-Sees.— Ergebn. Zool. Exp. nach d. Baikalsee, II, Kiew u. Berlin.
Korotneff A. A. 1912. Die Planarien des Baikalsees.— Ergebn. Zool. Exp. nach d. Baikalsee, V, Kiew u. Berlin.
Kozhow M. 1930. Material zur Spongilidenfauna Ostsibiriens.— Zool. Anz., 90, Leipzig.
Kozhow M. 1958. Über die Genesis Ökologischen Hauptkomplex in der heutigen Fauna des Baikalsees.— Verh. Internat. Ver. Limnol., XII.
Kozhow M. 1959. Über Richtlinien und Faktoren der Evolution der Fauna des Baikalsees. XV-th International Congress of Zoology. London.
Kreps E. a. N. Verjbinskaja. 1930. Seasonal Changes in Phosphate and Nitrate content in the Barents Sea.— Journ. Cons., 5.
Lindberg K. 1955. Les Cyclopoids du lac Baical. Kgl. fisiogr. Sällskkap., Lund forhangl., 25, 5.
Lindholm W. 1909. Die Mollusken des Baikalsees.— Wissensch. Ergebn. Zool. Exp. nach d. Baikalsee, V, Kiew u. Berlin.
Lindholm W. A. 1924a. Einige neue Gastropoda aus dem Baikalsee. Докл. АН СССР, II гр., январь — март.
Lindholm W. A. 1924б. Collectanea baicalica.— Arch. f. Molluskenkunde, LVI.
Lindholm W. 1927. Kritische Studium zur Molluskenfauna des Baikal-sees.— Труды комиссии по изучению оз. Байкал, т. 11.
Lindholm W. 1929. Die ersten Schnecken (Gastropoda) aus dem See Kossogol in der Nord-West Mongolei.— Докл. АН СССР.
Livanow N. A. 1902. Die Hirudineen Gattung Hemiclepsis.— Zool. Jahrb. System, XVII.
Martynow A. 1914. Die Trichopteren Sibiriens und der agrencenden Gebiete, III, Subfamilie Apatanini (Fam. Limnophilidae).— Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР, т. XIX, № 1.
Martynow A. 1924. To the knowledge of Baicalinini a group of endemic baicalian Trichoptera.— Докл. АН СССР, сер. А.
Messjatzeff I. 1926. Parasitische Copepoden aus dem Baikalsee.— Arch. f. Naturgesch., Berlin, 92, 4.
Michaelsen W. 1905. Oligochaeten d. Baikalsees. Wissensch. Ergebn. einer Zool., Exp. nach d. Baikalsee. Kiew u. Berlin.
Michaelsen W. 1926a. Zur Kenntnis d. Oligochaten d. Baikalsees.— Русск. гидроб. журн., т. V, 7.
Michaelsen W. 1926б. Agriodrilus vermivorus aus d. Baikalsee.— Mitt. aus d. Zool. Inst. u. Zool. Mus. im Hamburg, Bd. 42.
Michaelsen W. 1933. Ein Panzeroligocnaeta aus d. Baikalsee.— Zool. Anz., 102.
Michaelsen W. 1935. Eine interessante neue Tubificidae aus dem Baicalsee.— Тр. Байкал. лимнол. станции, т. VI.
Michaelsen W. u. Weresčagin G. 1930. Oligochaeten aus d. Selenga-Gebiet d. Baikalsees.— Труды комиссии по изучению оз. Байкал, III.

Middendorff A. 1867. Sibirische Reise, IV, Th. 2.
Nassonow N. 1926. Sur quelques Turbellaria d. environs du lac Baikal.— Докл. АН СССР, А.
Nassonow N. 1930. Vertreter d. fam. Graffilidae (Turbellaria) d. Baicalsees.— Изв. АН СССР, отд. ф.-м. наук, 8.
Nassonow N. 1936. Über d. Heliotropismus d. Turbellaria-Rhabdocoela d. Baikalsee.— Труды лаборат. эксп. зоол. и морф. АН СССР, IV.
Neimeier. 1886. Erdgeschichte, 1.
Nusbaum J. 1901. Dybowcella baicalensis n. gen. n. sp.— Biol., Zbl., 21, 1.
Pallas P. S. 1776. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches, т. III, 1772—1773, St. Petersb.
Pallas P. S. 1811. Zoographia Rosso-asiatica. St.-Peterb.
Pelseneer P. 1905. L'origine des animaux d'eau douce.— Bull. Acad. R. Belgique, Cl. Sciences, 12.
Peschel O. 1878. Neue Probleme der vergleichenden Erdkunde, 3 Aufl., Leipzig.
Preston H. B. 1916. Annals a. Magaz. of Nat. Hist., 8-th ser., vol. XVII.
Rezvoi P. 1927. Note on Sponges from the lake Dzhegetaj-kul in Urjankhaj region.— Докл. АН СССР, А, 18.
Rossolimo L. 1926. Parasitischen Infusorien aus. dem Baikalsee.— Arch. f. Protistenk., 34, 3, Iena.
Sars J. O. 1900. On Epischura baicalensis, a new Calanoids from Baikal lake.— Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, V.
Sars G. O. 1908. On the occurence of a genuine Harpactid in the lake Baikal.— Archiv f. Mathem. of Naturvid., vol. 29, 4.
Schellenberg A. 1937a. Schlüssel und Diagnosen der Süsswasser Gammarus nahesthenden Einleiten ausschlisslich der Arten des Baikalsees und Australiens.— Zool. Anz., Bd., 117, H. 11/12.
Schellenberg A. 1937б. Kritische Bemerkungen zur Systematik der Süsswassergammariden.— Zool. Jahrb. Syst., Bd. 69, H. 5—6.
Schmid F. 1953—1954. Contribution a l'etude de la sousfamilie des Apataniinae (Trichoptera, Limnophilidae).— Tijdschrift voor Entomologie, dl. 96, 97.
Segerstrale S. G. 1956. The Distribution of Glacial Relicts in Finlands and Adjacent Russian Areas. Soc. Scient. Fennica.— Commentatones Biologicae, XV. 18.
Segerstrale S. G. 1957. On the Immigration of the Glacial Relicts of Northern Europe with Remarks on their Prehistory. Soc. Scient. Fennica. Commentationes Biologicae, XVI, 16.
Segerstrale S. G. 1958. On an Isolated Finish Population of the Relict Amphipoda Pallasea quadrispinosa G. O. Sars. Soc. Scient. Fennica. Commentationes Biologicae, XVII, 5.
Skvortzov B. W. 1937. Bottom diatom from Olchon Gate of Baical-Lake. Manila.
Skvortzov B. W., Meyer K. I. 1928. A contribution to the Diatoms of Baical lake.— Proceeding of the Sungaree River Station, 1, 5.
Smirnov S. 1929. Beiträge zur Copepoden Fauna Ostasiens. Zool. Anz., Bd. 81, 11—12.
Sokolow I. 1930. Beiträge zur Kenntnis der Hydracarinen Sibiriens.— Arch. f. Hydrob., XXII. 2.
Stankovič S. 1932. Die Fauna des Ochridsees und ihre Herkunft.— Arch. für Hydrob., Bd. XXIII, H. 4.
Stankovič S. 1955a. La zone profunde du lac d'Ochrid et son Peuplement.— Mem. Ist. Idrol., suppl. 8.
Stankovič S. 1955б. Sur la speciation dans le lac d'Ochrid, Verh. Int. vor Limn., vol. XII.
Stankovič S. 1960. The Balkan lake Ohrid and its living world. Monographie biologicae. Uitgev. W. Junk. Haag, IV.
Starostin A. 1921. Zur Kenntnis d. Mollusken-Fauna des Baikal Sees.— Arch. f. Naturgeschichte, 32.
Stebbing T. R. 1899. Amphipoda collected from Copenhagen Museum and other sources.— Trans. Linn. Soc. Lond., Zoology, vol. VII, 8.
Swarczewsky B. 1910. Beobachtungen über Lankesteria sp., eine in Turbellarien des Baikalsees lebende Gregarine. Festschrift zum sechzigsten Geburtstage R. Hertwig, Vol. I, Jena.
Swarczewsky B. 1928. Beobachtungen über Spirochona elegans n. sp.— Arch. f. Protistenk. Bd. 61.
Swarczewsky B. 1928—1930. Zur Kenntniss der Baikalprotistenfauna.— Arch. f. Protistenk., Bd. 61—65, 69.
Talysin Th. 1932. Dibothriocephalus strictus n. sp.— Zeitschr. f. Parasitenk., Bd. 4, H. 4.
Thiele I. 1929, 1931, 1934. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. I—III. Jena.
Ueno Masuzo. 1954. The Bathynellidae of Japan.— Arch. f. Hydrob., 49, N 4.
Walker B. 1918. A Synopsis of the Classification of the Fresh-Water Mollusca of North America, North Mexico. University of Michigan.— Museum Zoology, Miscellaneous Publication, N 6.

Werestschagin G. 1928. Vorlaufige Betrachtungen über der Ursprung der Fauna und Flora des Baikalsees.— Докл. АН СССР, сер. А.
Werestschagin G. J. 1930. Die Limnologische Station der Akademia der Wissenschaften der USSR am Baikalsee in ersten Jahre ihrer Tätigkeit.— Arch. für Hydrobiologie, Vol. XXI.
Wertebnaja P. I. 1929. Über eine relicte Algenflora in den Seeablagerung Mittelrussland.— Arch. f. Hydrobiol., 20, 1.
Wisłouch S. M. 1924. Beiträge zur Diatomeenflora von Asien. 11. Untersuchungen über die Diatomeen des Baikalsees.— Ber. Deutsch. Bot. Ges., 42.
Woltereck R. 1931. Wie entsteht eine endemische Rasse oder Art? — Biol. Zentralblatt, 51.
Worthington E. B. 1954. Speciation of fishes in African Lakes. Nature, 173.
Zenkewitsch L. 1925. Biologie, Anatomie u. Systematik d. Süsswasserpolychaeten d. Baikalsees.— Zool. Jahrb., 50.
Zenkewitsch L. 1935. Über d. Manayunkia (M. polaris) an dem Murman-Küsten.— Zool. Anz., B. 199, 7/8.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

Часть первая. Озеро Байкал 5

Глава первая. Очерк истории исследований Байкала 5

Глава вторая. Краткий физико-географический очерк Байкала 12

Часть вторая. Фауна и флора озера Байкал 27

Глава первая. Систематический состав фауны 27

Простейшие. Protozoa 27

Губки. Porifera 32

Кишечнополостные. Coelenterata 36

Ресничные черви. Turbellaria 36

Сосальщики. Trematodes 41

Ленточцы. Cestodes 43

Круглые черви. Nematodes 43

Колючеголовые черви. Acanthocephala 45

Коловратки. Rotatoria 47

Многощетинковые черви. Polychaeta 50

Малощетинковые черви. Oligochaeta 52

Пиявки. Hirudinea 56

Мшанки. Bryozoa 60

Низшие ракообразные. Entomostraca 62

Высшие ракообразные. Malacostraca 71

Равноногие раки. Isopoda 72

Бокоплавы. Amphipoda 74

Паукообразные. Arachnoidea 81

Насекомые. Insecta 82

Тихоходки. Tardigrada 88

Мягкотелые. Mollusca 88

Рыбы. Pisces 95

Млекопитающие. Mammalia 104

Общее заключение о составе фауны в Байкале и положение ее в системе биогеографических делений 105

Глава вторая. Краткий очерк водной растительности 108

Часть третья. Бентос озера Байкал 116

Глава первая. Сибирская и байкальская фауны и проблема их относительной несмешиваемости 116

Глава вторая. Участки прибрежно-соровой зоны и их население 125

Озеро-сор Рангатуй и озеро Загли-нур 126

Северо-Байкальский (Ангарский) сор 128
Посольский сор 131
Сор-залив Провал (Дубинский сор) 136
Губы и бухты 143
Глава третья. Распределение бентоса в открытом Байкале 145
Горизонтальное районирование Байкала по распределению донной фауны 145
Вертикальная зональность в распределении бентоса 147
Распределение бентоса в обширных заливах Байкала (Баргузинском, Чивыркуйском) и в Малом море 174
Общие выводы о распределении зообентоса в Байкале 196
Глава четвертая. Распространение современной байкальской фауны вне Байкала 199

Часть четвертая. Жизнь толщи вод Байкала 208
Глава первая. Распределение планктона, его сезонные изменения и миграция пелагических рыб 208
Глава вторая. О годовых изменениях в планктоне открытых вод Байкала . . . 225
Глава третья. О трофических связях, межвидовых контактах в вертикальных миграциях массовых видов планктона 238

Часть пятая. История органического мира Байкала 255
Глава первая. О геологической истории байкальской котловины и о важнейших результатах палеонтологических исследований 255
О геологической истории Байкала 255
Важнейшие результаты палеонтологических исследований 259
Глава вторая. Развитие представлений о происхождении и истории фауны и флоры Байкала 267
Глава третья. Главнейшие генетические группы в фауне и флоре Байкала и их происхождение 274
Глава четвертая. Эволюция фауны в Байкале 279

Заключение 291

Литература 295

Михаил Михайлович Кожов

Биология озера Байкал

Утверждено к печати
Лимнологическим институтом Восточно-Сибирского филиала
Сибирского отделения Академии наук СССР

Редактор издательства *Л. С. Осипова*. Технический редактор *А. П. Гусева*.
Переплет художника *В. В. Краснова*
Корректоры *А. Б. Томшинская, Н. Н. Шкуратова*

РИСО АН СССР № 33-115. Сдано в набор 18/XI 1961 г. Подписано к печати 23/II 1962 г.
Формат 70×108¹/₁₆. Печ. л. 19,75 + 1 вкл. = 27,05 усл. печ. л. Уч. изд. л. 27(26,9+0,1)
Тираж 2000 экз. Т-03107. Изд. № 196. Тип. зак. 2603.

Цена 2 руб. 05 коп.

Издательство Академии наук СССР. Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография Издательства АН СССР. Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

БИБЛИОТЕКА
СССР

10730

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
6	26 св.	1771—1722	1771—1772
17	10 св.	Ольхом	Ольхоном
75	5 сн.	37,*2*	47,*2*
111	Подпись к рис. 62, 1 сн.	(7—10	(9—10
131	25 св.	П. Т. Шнягина	Г. И. Шнягина
156	Табл. 17, 21 сн.	E. lata	Brandtia lata
166	12 св.	nata, B. wrzesniowskii, B. contabulata, B. carinato-costata, Pisidium	nata, Axelboeckia carpenteri, Crypturopus inflatus, Echiuropus nacronychus,
169	1 сн.	Vallata	Valvata
172	26 св.	Jarjajewia	Garjajewia
182—183	Табл. 26, заголовок, 2 св.	П. Ф. Вочкареву	П. Ф. Бочкареву
186	30 св.	23 *кг/га*	230 *кг/га*
206	23 св.	Н. Д. Думитрашко	Н. В. Думитрашко
252	25 сн.	0,5	0—5
269	18 св.	вропы	Европы
292	18 сн.	проблемы	пробелы
303	26 сн.	XX	XXI
308	8 и 10 сн.	Ушаков Б. И.	Ушаков Б. П.

М. М. Кожов

10730