

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БАЙКАЛА
И БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА
Часть I

Издательство Иркутского университета
1992

УДК 574.5 (571.5) (282.256.341)

Экологические исследования Байкала и байкальского региона.
Часть I / Под ред. О.М.Кожовой. - Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та,
1992. - 224 с.

Предлагаемый читателю сборник представляет собой коллективный труд ученых-экологов разных профилей, посвященный проблемам экологии Байкала и байкальского региона. В первой части сборника обсуждаются современные представления о состоянии биоценозов пелагиалы, донных сообществ, рыбного населения Байкала.

Все представленные работы объединяет то, что они посвящены памяти выдающегося байкаловеда, профессора М.М.Кожова, и развитию его идей в области экологии и охраны природы байкальского региона. Для байкаловедов и специалистов по охране природы.

Представлено к изданию Иркутским государственным
университетом

Рецензенты: канд. биол. наук Т.А.Ситникова;
канд. биол. наук Б.К.Павлов

Э 1903040000 - 38
М 179 (03) - 92 Без объявл. 92

ISBN 5-7430-0420-X

© Иркутский государственный университет,
1992

Иркутск, 1977. С.5-13.

Дыбовский Б И , Годлевский В . Предварительный отчет о фаунистическом исследовании на Байкале // Отчет о действиях Сиб.отд-ния Импер.Русск.географ.об-ва за 1869 г. СПб. 1870. С.167-204.

Дыбовский Б И Рыбы системы вод Байкала // Изв.Сиб.отд-ния Импер.Русск.географ.об-ва. 1876. Т.7, № I. С.1-25.

Зернов С А К изучению жизни Черного моря // Зап.АН СССР. 1913. Т.32.

Коротнев А А Отчет по исследованию оз.Байкал летом 1990 г. // Фауна Байкала. Киев, 1901. С.13-28.

Чугунов Н А Опыт количественного изучения донной продуктивности северной части Каспийского моря. // Тр. /Астраханск.ихтиолог.лаборатория. 1923. Т.I. Вып.I.

УДК 574.5.001.5

Я.И.Старобогатов, Т.Я.Ситникова

1.3. ПРОЦЕСС ВИДООБРАЗОВАНИЯ В ГИГАНТСКИХ ОЗЕРАХ

Авторы рады опубликовать свои эволюционные соображения в сборнике, посвященном памяти замечательного исследователя Байкала - Михаила Михайловича Кожова. Это тем более приятно, что старший из них в течение многих лет (с 1954 г.) и до конца жизни Михаила Михайловича был связан с ним по научным вопросам и даже осмеливается считать себя его учеником. Мы (оба автора) считаем, что наиболее достойный памятник ученому - это развитие его идей.

Фауна озера Байкал вот уже почти век с четвертью, с тех пор как братья Бенедикт и Владислав Дыбовские впервые обратили внимание на ее крайнее своеобразие (W.Dybowski, 1875), привлекает пристальное внимание биологов разных специальностей. В самом деле, встают трудные вопросы, из которых пять, пожалуй, самые главные: 1) почему эта фауна так богата; 2) почему отличается (и притом крайне резко) от фаун соседних озер; 3) почему Байкал не заселяется организмами из соседних водоемов; 4) как и с какой скоростью шла эволюция, приведшая к такому разнообразию; 5) как пережила эта фауна холодные времена плейстоцена, когда озеро круглогодично (или большую часть года) было покрыто льдом, пре-

пятствовавшим поступлению кислорода в воды озера. Все возникающие вопросы трудно перечислить, тем более, что любой вариант решения хотя бы одного из них порождает новые.

При всей уникальности Байкала он не одинок на Земном шаре, и на это уже давно обращают внимание. В один ряд с Байкалом по геоморфологическим признакам стоят озера африканского рифта: Танганьика, Ньяса, Альберт, Киву, Руква, Рудольф; в Израиле - Тивериадское; в Монголии - Хубсугул, на Алтае - Телецкое и другие. Общее в них то, что их котловины вытянуты вдоль рифтового разлома, склоны их крутые, а на уплощенном дне котловины проходит трещина разлома. Однако часть таких озер (например, Телецкое) вообще не имеют сколь-нибудь своеобразной фауны, в других имеется всего несколько эндемичных видов (например, в Хубсугуле) и лишь в немногих из них (в Байкале, Танганьике, Ньясе) обитает достаточно богатая эндемичная фауна. Значит, дело тут сложнее - возможность проникновения в эти озера живых организмов, условия жизни, а главное - длительность существования (в геологическом масштабе времени) благоприятного озерного режима - вот основы создания своеобразной эндемичной фауны.

Если рассматривать крупные озера мира с точки зрения биологического разнообразия в них, то в один ряд с Байкалом встанут не только Танганьика и Ньяса, но и озеро Каспий (которое за огромные размеры и солоноватую воду называется Каспийским морем) - этот отделенный суши остаток океана, и Охридское озеро (затопленная межгорная котловина), и озеро Виктория (неглубокое, но обширное тектоническое понижение на плоскогорье). Таким образом, как бы ни образовались котловины этих озер, их можно объединить по разнообразию фауны и флоры. Именно для них и был предложен термин "гигантские озера" (Старобогатов, 1970). Это краткое введение необходимо для дальнейшего обсуждения и прежде всего для оценки того, насколько изученные на Байкале процессы имеют свои параллели в других озерах и каких именно.

Классическая географическая концепция видообразования, разработанная на позвоночных с их высокой подвижностью, встречается с рядом затруднений при ее приложении к вопросам происхождения эндемичной фауны гигантских озер, поскольку неясно, за счет чего возникает изоляция внутри озера с его сравнительно однородными условиями. В связи с этим, применительно к фауне рыб восточно-африканских озер была разработана теория многократных вселе-

ний (Майр, 1947; Brooks, 1950a, Myers, 1960). Другие варианты: дивергенция по районам весьма протяженного озера (Brooks, 1950b; Кожов, 1936, 1962, 1972) или дивергенция по вертикальным зонам (Stancovic, 1955; Станковик, 1959; Логвиненко, Старобогатов, 1962; Старобогатов, 1970). Однако, если анализировать менее подвижные живые организмы, например, моллюсков, то так ли однородны условия для них в подобных озерах? На это обстоятельство впервые обратил внимание М.М.Кожов (1936), обсуждая изменчивость моллюсков Байкала. М.М.Кожов первый, или во всяком случае, один из первых подчеркнул, что разнообразные механизмы видообразования вовсе не исключают, а скорее дополняют друг друга. Эта мысль, правда без четкой формулировки, была высказана в его первой монографии по Байкалу (Кожов, 1947) и гораздо ярче позднее (Кожов, 1962, 1972). Отметим, что к тому же подошел и Брукс (Brooks, 1950b). Итак, в процессах видообразования в Байкале и в других гигантских озерах, как будет показано дальше, участвуют несколько процессов дивергенции. Если использовать типологию процессов видообразования, разработанную Я.И.Старобогатовым (1985), то можно заключить, что дивергенция по частям озера или по вертикали, а также (на Байкале пока относительно моллюсков не констатированное) многократное вселение относится к классическому типу географического видообразования. Несомненно, присутствовал и анагетический тип, поскольку современные байкальские моллюски заметно отличаются от представителей тех же родов, известных в небольших количествах из неогеновых отложений Байкала (Мартинсон, 1951, 1961, 1967). Однако наиболее важна (применительно к мелким и малоподвижным видам) дивергенция по биотопам - аллотопное видообразование. О других типах видообразования говорить пока рано за отсутствием достоверных примеров, хотя, возможно, такие и найдутся. Полиплоидия в роде *Benedictia* (Побережный, 1979) заставляет подозревать еще и наличие гибридогенного видообразования (Ситникова и др., 1990) или макромутационного (Побережный и др., 1988). Сочетание столь разных типов вполне понятно, если учесть, что экосистема Байкала создавалась в неогене буквально на пустом месте, и плейстоценовое похолодание вновь ее опустошило, что привело к новым процессам ее воссоздания (Старобогатов, Ситникова, 1990).

Все изложенное выше - это чисто теоретические построения, нуждающиеся в конкретных подтверждениях. Поскольку оба автора

изучают Моллюсков, неизбежны примеры, связанные с этим типом животных.

Рассмотрим сначала относительно крупного (для представителей надсемейства *Pisidiodea*, характеризующегося мелкими размерами особей) двустворчатого моллюска *Pisidium maculatum* W.Dyb. Сравнение морфологии раковины и мягкого тела показало, что этот вид позже был описан из Байкала (по экземплярам с немного иной окраской), как *P. subtilestriatum* Ldh. Так, до последнего времени и числились в Байкале 2 близких вида, из которых первый - эндемик, а второй - субэндемик, поскольку был найден и в озерах Карелии. Оказалось, что оба вида не только идентичны, но и точно совпадают с описанным из Колымы *P. dilatatum* West. (ныне *Lacustrina dilatata*) (Старобогатов, Стрелецкая, 1967). Таким образом, в открытом Байкале, среди эндемичной байкальской фауны, обитает один не эндемичный, а широко распространенный восточносибирский вид, заходящий на северо-восток Евразии и даже на Аляску. Легко понять, почему он прижился в Байкале - это обитатель холодных олиготрофных рек и озер.

Второй пример, также связанный с моллюском надсемейства *Pisidiodea* (Старобогатов, Корнюшин, 1987). В условиях, которые можно образно назвать "полубайкальскими" - залив Провал, глубокие заливы и бухты - обитают несколько эндемичных видов этого надсемейства: *Amesoda (Asiocyclas) korotnewii* (W.Dyb.), *Sphaerium (Parasphaerium) baicalense* W.Dyb., *S(P) kozhowi* Star., *S(P) dybowskii* Ldh., *S. (Nucleocyclas) marisminus* Star. и *Pisidium baicalense* W.Dyb. Эти виды не связаны друг с другом, но каждому из них соответствует по морфологии свой внебайкальский вид. Перечисляем их в том же порядке: *Amesoda (Asiocyclas) asiatica* (Mts.), *Sphaerium (Parasphaerium) westerlundi* (Clessin), *S(P) capiduliferum* Ldh., *S(P) levinodis* West., *S(Nucleocyclas) nitidum* (Clessin), *Pisidium decurtatum* Ldh. (рис. I). Наличие такой парности определенно говорит о том, что каждый из сибирских видов независимо вселялся в Байкал и формировал здесь новый вид.

Далее рассмотрим моллюсков семейства *Valvatidae*. В глубоководных частях Байкала (50-800 м) обитают мелкие *Cincinna (Pseudomegalovalvata) bathybia* (W.Dyb.) (в южной котловине) и *S(P) profundicola* (Beck. et Star.) (в северной). Они настолько отличаются от других байкальских представителей семейства и схожи с европейскими *Cincinna (Atropidina)*, что нахождение их столь

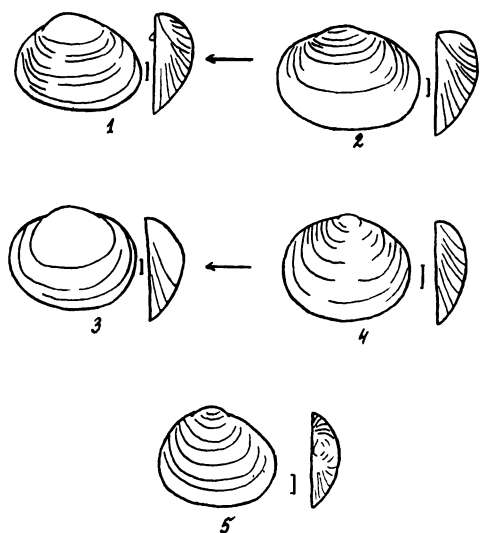


Рис.1. Некоторые представители двустворок Байкала: 1 - *Amesoda korotnewi*; 2 - *A. asiatica*; 3 - *Sphaerium marisminus*; 4 - *S. nitidum*; 5 - *Lacustrina dilatata* (масштабная линейка соответствует 1 мм)

далеко от Европы и обитание на больших глубинах озера оставалось загадочным. Находка еще двух видов на мелководье в бухте Харин-Ирги Ольхонских ворот - *C(P) tenagobia* (Beck. et Star.) и *C(P) olkhonica* (Beck. et Star.) прояснила связь именно с европейскими, а не с ребристыми сибирскими цинциннами. Мелководные формы уцелели лишь как реликты в одной из бухт (может быть, найдутся и в соседних). Ныне европейские цинцинны в Прибайкалье не найдены, но их ареал доходит на восток до верховьев Енисея и озера Кукунор на западе Китая. Таким образом, байкальские цинцинны иллюстрируют дифференциацию видов по частям озера (имеются северный и южный виды) и дифференциацию по глубинам *C(P) laethrophila* (Beck. et Star.), найденный на глубине 1 380 м происходит, вероятно, от *C(P) bathybia* (n. Dyb.)

Несколько иную картину дифференциации видов по частям озера можно наблюдать на байкальских вальватидях, принадлежащих к роду *Megalovalvata*. Обитание их на глубинах, не превышающих

50-70 м, позволяет проследить дифференциацию видов по биотопам. Наименее "байкальская" из мегаловальват - *M.kozhovi* Sitn. , живущая в мало характерных для Байкала биотопах - в закрытых бухтах на заиленном гравии и песке. Переход к жизни в открытом Байкале прослеживается в 3 ветвях, производимых от этого вида (рис.2). На песках обитают *M.piligera* Ldh. (в типичной своей форме констатирована только для Малого моря), *M.lauta* Ldh., *M.parvula* Kozh. (встречающиеся вдоль восточного побережья Байкала). На каменистом грунте (часто с подстилающим песком) обычны *M.baicalensis* (Gerstf.) и *M.demorsa* (Ldh.), распространенные широко вдоль по всему озеру. Интересно отметить, что принятая за исходную форму *M.kozhovi* очень редкий и по морфологии раковины мало изменчивый вид, а последним видам в "ветвях" присущи полиморфизм и массовость в сборах.

Все рассмотренные выше группы моллюсков относятся к палеолимническим (Старобогатов, 1970), которые более широко представлены в водоемах обычного типа. Мезолимнические группы, составляющие, как правило, большинство в гигантских озерах, дают картину эволюции, зашедшей в освоении озера заметно дальше.

Семейство *Benedictiidae* представлено в Байкале двумя родами *Benedictia* и *Kobeltosochlea*. Виды второго из этих родов, приуроченные исключительно к малым глубинам (не глубже 30-40 м), можно расположить в ряд: К(К) (*Kobeltosochlea*) *martensiana* (W.Dyb.) - К(К) *olchonensis* Ldh. - К(К) *lindholmiana* Sitn. (рис.3) по уменьшению высоты завитка, сужению и полному закрытию пупка от первого к третьему. При этом первый обитает на камнях по всему Байкалу, тогда как два последующих на песке в Малом море и северном Байкале. К этому же роду, но в составе отдельного подрода относится К(*Pseudobenedictia*) *nichnoi* Ldh, также распространенная на камнях мелководья, но значительно реже, по всему Байкалу. По морфологии раковины - это наиболее генерализованная форма, совмещающая черты родов *Benedictia* и *Kobeltosochlea*. Это позволяет считать ее наиболее близкой (из ныне живущих форм) к общему предку двух названных родов.

В роде *Benedictia* - два подрода и, соответственно, два главных эволюционных ряда. Первый - В(*Benedictia*) *litoralis* Kozh. В(В) *limnaeoides* (Schrenck) - В(В) *distinguenda* Ldh. - В(В) *pulchella* Sitn. - В(В) *fragilis* (W.Dyb.) - В(В) *nana* Beck. et Star. К началу этого ряда примыкает В(В) *kotyensis* Dzub., Mat., Sitn. По ме-

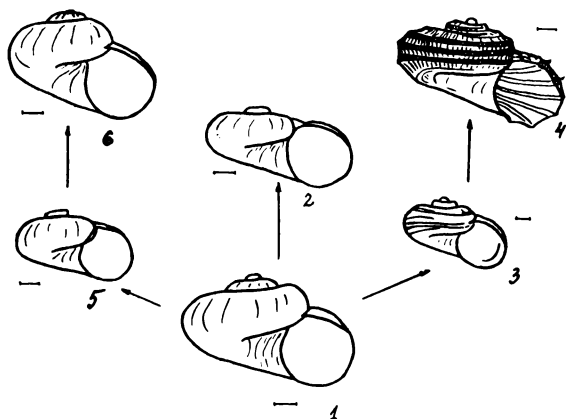


Рис.2. Морфологический ряд моллюсков подрода *Megalovalvata*: 1 - *M.kozhovi*; 2 - *M.baicalensis*; 3 - *M.demersa*; 4 - *M.piligera*; 5 - *parvula*; 6 - *M.lauta* (масштабная линейка соответствует 1 мм)

ре продвижения от начала этого ряда к концу возрастает относительная высота завитка, раковина становится более крупной, тонкостенной и хрупкой, а пупок расширяется. Начальные виды этого ряда обитают на песчано-каменистом грунте литорали, при этом *V(B)litoralis* преобладает на глубинах до 15 м, а *V(B)kotuensis* - на 15-30 м. Последующие виды этого ряда занимают все более и более глубокие зоны озера с более тонкодисперсным грунтом. Важно отметить, что эти виды (кроме двух последних в ряду) распадаются на северный и южный подвиды (Ситникова, 1987), причем северобайкальский подвид более мелководного вида более похож на южнобайкальский подвид более глубоководного. Это дает основание предполагать, что заселение более глубоких зон южного Байкала осуществлялось северобайкальскими формами. Конечные члены ряда весьма своеобразны: *V(B)fragilis* крупная глубоководная южнобайкальская форма, обитающая на заиленных песках на глубинах до 180-200 м, а *V(B)pana* - карликовая форма, населяющая алеврит вертикальной зоны 300-400 м. Эти виды полностью совпадают по всем рауповским "параметрам" (Raup, 1967), кроме не предусмотренного Раупом - пятого - размера верхнего основания усеченного конуса раковинной трубки. Можно предполагать, что карликовость *V(B)pana*

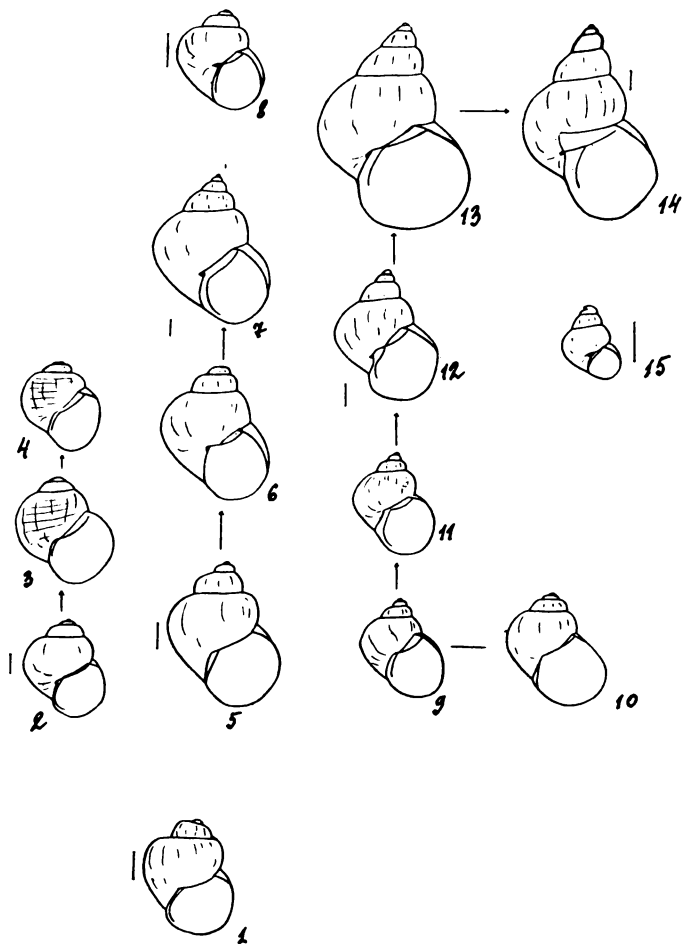


Рис.3. Морфологические ряды моллюсков семейства Benedictiidae : 1 - *Kobeltocochlea* (*Pseudobenedictia*) *michnoi*; 2 - *K. (kobeltocochlea) martensiana*; 3 - *K. olchonensis*; 4 - *K. lindholmiana*; 5 - *Benedictia* (*Baicalocochlea*) *baicalensis*; 6 - *B. (Baic) maxima*; 7 - *B. (Baic) shadini*; 8 - *B. (Baic) pumyla*; 9 - *B. (Benedictia) litoralis*; 10 - *B. (B) kotyensis*; 11 - *B. (B) limnaeoides*; 12 - *B. (B) distinguenda*; 13 - *B. (B) pulchella*; 14 - *B. (B) fragilis*; 15 - *B. (B) nana* (масштаб: 1-4,8,9-15 - 2 мм; 5-7-10 мм)

образована приспособлением к дефициту пищевых ресурсов.

Второй ряд, представленный подродом *Baicalosochlea* во многом сходен с предыдущим: *B(B)baicalensis* (Gerstf) - *B(B)maxima* (W.Dyb.) - *B(B)shadini* Beck. et Star. - *B(B)pusyla* Ldh. Также начальный вид ряда обитает на камнях с подстилающим песком, преимущественно на мелководье, два следующих - глубже (до 180 м) на песке, иле, а последний - на глубинах 270-790 м на глубоководных алевритах. Точно также по ряду возрастает относительная высота завитка, появляется и расширяется пупок и заканчивается карликовой формой. Необходимо отметить, что в морфологическом ряде подрода *Benedictia* наряду с увеличением высоты завитка и размеров раковины наблюдается уменьшение размеров крышечки, что несвойственно другим гидробиоидным моллюскам, тогда как в ряде *Baicalosochlea* у всех членов крышечка остается неизменной - закрывающей целиком небольшое устье. Разреженность обитания, редкость и малочисленность в сборах и более гидробиоидная форма раковины, лишенная практически полиморфизма, позволяет предполагать, что *B.maxima* и *B.shadini* - более древние, нежели *B.distinguenda* и *B.fragilis*.

В последние годы среди бенедиктий обнаружены три- и тетраплоиды (Побережный, 1979; Побережный и др., 1983). В связи с этим встают вопросы: являются ли полиплоиды особыми видами или они возникают каждый раз *de novo* и как они образуются. Сейчас еще нет достаточно фактов, чтобы полностью обоснованно ответить на эти вопросы. Однако некоторые из обнаруженных фактов могут служить основанием для рабочей гипотезы. Эти факты следующие: 1) триплоиды встречаются достаточно часто на мелководье, причем представлены они самками, тогда как самцы более редки; 2) тетраплоиды (как самки, так и самцы) встречаются редко; 3) имеются диплоидные популяции, обитающие в тех же условиях; 4) по раковине диплоиды и полиплоиды мало отличаются друг от друга; 5) полиплоидия затрагивает по меньшей мере 4 вида (*B.baicalensis*, *B.litoralis*, *B.kotyensis*, *B.limnaeoides*), при этом идентификация видов крайне затруднена; 6) этим видам свойственно смещение полов в пользу самок от 1:2 до 1:30, что говорит о наличии партеногенетических популяций; 7) по анатомии, в частности по форме петли ренального яйцевода, диплоидные и триплоидные самки часто занимают как бы промежуточное положение между подродами *Benedictia* *s.str.* и *Baicalosochlea* *s.str.* (Ситникова и др., 1990). Объяснить этот набор фактов можно пока следующей рабочей гипотезой.

Диплоидные партеногенетические особи, дающие начало полиплоидам, представляют собой особый гибридогенный вид, возникший в результате скрещивания *B(Baicalocochlea) baicalensis* и *B(Benedictia) litoralis*. Он в Байкале занял самые неблагоприятные для жизни прибрежные станции. Второй гибридогенный вид – триплоидный, обитающий там же, возник в результате возвратного скрещивания с одним из родительских видов. Тетраплоидные особи возникают каждый раз *de novo* в результате скрещивания триплоидов с одним из родительских видов. Из этой гипотезы следует, что нет ограничений на образование двух триплоидных видов от возвратного скрещивания с каждым из родительских видов.

Обсуждение полиплоидии у бенедиктиид приведено здесь, чтобы показать, что в числе процессов видообразования в Байкале возможно и гибридогенное (Старобогатов, 1985). В целом же, обсуждая бенедиктиид, можно предполагать, что вид, выживший в озере с неогена, близкий к *Kobeltocochlea michnoi* дал в результате внутрибайкальской эволюции два рода, каждый из которых разделяется на два подрода.

Теперь, несколько нарушая систематическую последовательность, перейдем к легочным моллюскам рода *Choanophthalmus* (сем. Planorbidae) (рис.4). Он обычно считается эндемичным для Байкала, однако, имеются два четко обособленных подрода *Lamorbis*, *Vitreoplanorbis*, обитающие: первый – в Европе, а второй – в Приморье и Приамурье. Кроме того, один представитель уже вполне байкальского подрода *Achoanophthalmus* – *Ch.(A) mongolicus* Kozh. – обитает в озере Хубсугул в Монголии. Важно подчеркнуть, что байкальские представители рода *Choanophthalmus* изучены недостаточно и требуется еще их детальная ревизия, однако тех фактов, что известны, вполне достаточно для нашего обсуждения.

Во-первых, еще на начальных этапах эволюции этого рода в Байкале произошло разделение на две ветви: "крупных" (порядка 7 мм в диаметре) и "мелких" (до 3 мм в диаметре) моллюсков. Это разделение функционально легко объясняется приспособлением к жизни на камнях: крупные ползают по всей поверхности камня, мелкие легко вписываются в его неровности. Жизнь на камнях изменила и радулу: режущие отгибы зубов стали крупными (чтобы компенсировать истирание) и лишены обычных для планорбид трех зубчиков. Это доказывается наличием весьма похожей радулы у живущих в аналогичных условиях охридских видов *Anisus* (*Garynogyrtaulus*).

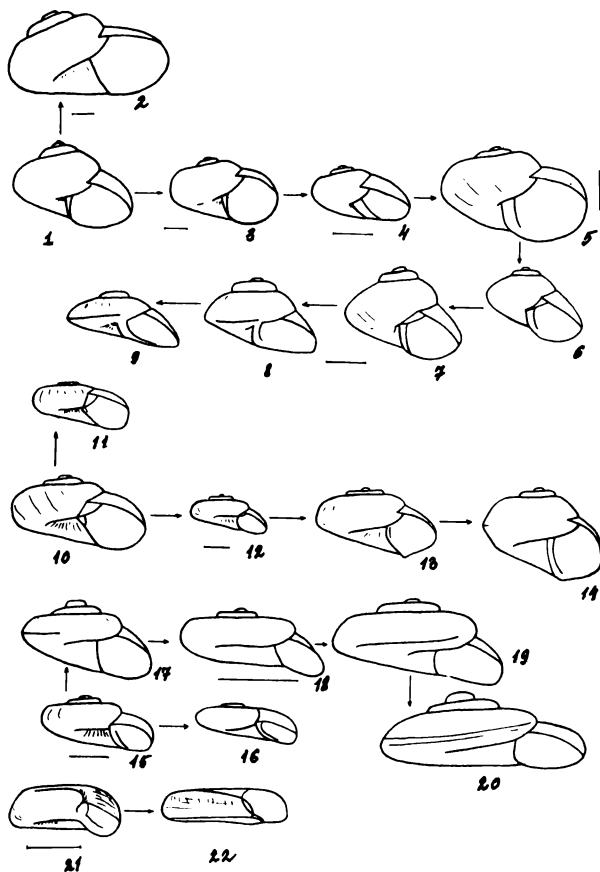


Рис.4. Морфологические ряды моллюсков рода *Choanophthalus*:
 1 - *Ch. alauronius*; 2 - *Ch. eurystomus*; 3 - *Ch. aorus*; 4 - *Ch. cryptophthalus*; 5 - *Ch. anomphalus*; 6 - *Ch. microtrochus*;
 7 - *Ch. parvus*; 8 - *Ch. pygmeus*; 9 - *Ch. schrencki*; 10 - *Ch. angulatus*;
 11 - *Ch. valvatoides*; 12 - *Ch. patulaeformis*; 13 - *Ch. incertus*; 14 - *Ch. maaki*; 15 - *Ch. gerstfeldtianus*;
 16 - *Ch. baicalensis*; 17 - *Ch. bathybius*; 18 - *Ch. huzhurensis*;
 19 - *Ch. lindholmi*; 21 - *Ch. kozhovi*; 22 - *Ch. planorbiformis*
 (масштабная линейка соответствует 1 мм)

"Крупные" формы *Choanophthalus* образуют несколько эволюционных рядов, связанных в значительной мере с переходом от жизни на камнях к жизни на более мягких грунтах. Один такой ряд *Ch.*(*Achoanophthalus*) *amauronius* Bgt. - *Ch.*(*A*) *euryostomus* Ldh., другой *Ch.*(*Achoanophthalus*) *angulatus* Dyb. et Groch. - *Ch.*(*A*) *valvatoides* W.Dyb. (см. рис.4). В обоих случаях вторые члены ряда обладают низким или даже вовсе не возвышающимся завитком и живут на песке. С *Ch.amauronius* связан *Ch.aorus*, последний селится главным образом у основания камней. *Ch.aorus* начинает еще один ряд, опять же связанный с переходом на песчаные грунты: *Ch.*(*Achoanophthalus*) *aorus* - *Ch.*(*Omphalocrypta*) *cryptophthalus* W.Dyb. (гравий, крупный песок) - *Ch.*(*O*)*anophthalus* W.Dyb.(песок) - *Ch.*(*O*)*microtrochus* Ldh. - *Ch.*(*O*) *parvus* Kozh. - *Ch.*(*Sulcifer*) *rugmaeus* Ldh. - *Ch.*(*S*) *schencki* W.Dyb. Переход этой группы видов на пески ведет к уменьшению размеров, что особенно выражено при рассмотрении первых 4 членов ряда, усилению периферического киля и полному закрытию пупка. Другая ветвь "крупных" *Choanophthalus* приспособилась к жизни на камнях: *Ch.*(*Achoanophthalus*) *angulatus* - *Ch.*(*Choanophthalus*) *patulaeformis* Ldh. - *Ch.*(*Ch*) *incertus* Ldh. - *Ch.*(*Ch.*) *maaki* Gerstf (= *Ch. bicarinatus* W.Dyb.).

Здесь возвышается завиток и усиливаются кили - сначала периферический, затем - базальный.

Ветвь "мелких" *Choanophthalus* эволюционировала несколько иначе. За формы, близкие к исходным, можно принять обитателей камней *Ch.*(*Baicalarmiger*) *gerstfeldtianus* Ldh. и *Ch.*(*B*) *baicalensis* (West), отличающиеся друг от друга лишь скоростью нарастания оборотов. Переход на пески и далее на алевриты глубоководных участков связан с почти такими же изменениями раковины, какие описаны выше: в одну сторону - некоторое сужение (а дальше расширение) пупка, уплощение базальной поверхности с усилением периферического киля, что приводит к образованию линзовидной раковины; в другую - разворачивание пупка и возврат к плоскоспиральной раковине. Итак, I - *Ch.*(*Baicalarmiger*) *gerstfeldtianus* - *Ch.*(*Kozhovisulcifer*) *bathybius* Beck. et Star. - *Ch.*(*K*) *huzhirensis* Beck. et Star. - *Ch.*(*K*) *lindholmi* Beck. et Star. - (*Ch.*(*K*) *annuliformis* Kozh. u 2 - *Ch.*(*B*) *baicalensis* - *Ch.*(*Baicaloplanorbis*) *kozhoi* Beck. et Star. - *Ch.*(*Anti-choanophthalus*) *planorbiformis* Beck. et Star. (см. рис.4) Ко все-му сказанному о роде *Choanophthalus* следует добавить, что ряд видов образуют четко различающиеся северный и южный подвиды. Таким образом, общая картина, несмотря на большую сложность, соответст-

вует тому, что мы наблюдали на примере семейства *Benedictiidae*.

Из остальных эндемичных для Байкала групп моллюсков мы не будем касаться семейства *Acroloxiidae*, включающего 3 рода с 24 видами, поскольку материал для обсуждения пока недостаточен и большинство видов семейства известно лишь из немногих мест обитания. И очень кратко остановимся на самом богатом видами семействе байкальских эндемиков — *Baicaliidae*. Байкалииды еще в большей степени, чем *Choanophthalmus*, нуждаются в ревизии. В настоящее время их насчитывают 37 видов, однако, в действительности, гораздо больше. Для доказательства этого приведем тот факт, что в достаточно крупных пробах из южного Байкала встречаются совместно без переходов 4 формы, которые несомненно, следует рассматривать как самостоятельные виды: *Maakia (Bubaicalia) angarensis* (Gerstf.), *M(E)graphidia* (Bgt.), *M(E)herderiana* (Ldh.), *M(E)ventrosula* (Ldh.). Примерно ту же картину можно наблюдать, изучая большие серии *Baicalia carinata* (W.Dyb.).

Сейчас трудно сказать, к каким из современных байкальских форм были ближе первые появившиеся в озере представители семейства, хотя и имеются палеонтологические находки байкалиид, датированные миоценом (Мартинсон и др., 1951). Однако можно выделить род *Pseudobaicalia*, который по конхологическим и анатомическим признакам проявляет явные связи с представителями других родов. В эволюции байкалиид имели место сходные процессы, что и в эволюции *Choanophthalmus*, но зашли они гораздо дальше, так что тут вполне правомерно говорить об обособленных родах.

Теперь важно выяснить, являются ли описанные картины специфичными для Байкала или они в той или иной степени общие для всех гигантских озер с эндемичной фауной. Разумеется, все эти озера рассматривать не будем, тем более, что они кратко обсуждаются в монографии Я.И. Старобогатова (1970) и остановимся лишь на Каспии, Охриде и Танганьике. Каспий и Охрид по морфометрии весьма непохожи на Байкал, а Танганьика сходна с ним.

Начнем с Каспия (одному из авторов довелось детально изучать его малакофауну). Каспий — это остаток океанской котловины Тетиса, отделенный от Мирового океана континентальными плитами (прежде всего Иранской). Важной его особенностью является соленоватая вода (12–13%), причем соленость поддерживается балансом притока воды и солей, испарения и выноса солей в прибрежные испарители

(Мертвый Култук и др., а до постройки дамбы – еще и Кара-Богаз-гол). Вторая особенность – однородность грунтов, что приводит к значительной однородности биотопов. Конечно, на участках, где к берегу подходят горные системы, есть и каменистые грунты, а у туркменского берега (пустыни Кара-Кум) – известковые пески, образовавшиеся на каспийском мелководье, но основной грунт всего озера – сочетание ракушки с илом, причем с глубиной ила становится больше, а доля ракушки меньше, и происходит эта смена очень плавно. Морфометрически Каспий разделяется на 3 участка – южный, средний и северный. Между первыми двумя граница четкая: Киллизи (севернее Баку) – мыс Куули (на туркменском берегу), третий представляет собой как бы опресненное мелководье среднекаспийского участка, и граница между ними проходит примерно по изобате 5–6 м (севернее уже начинает сказываться опреснение). Кроме этого, восточный берег среднего и южного Каспия, где происходит подъем холодных глубинных вод, отличается от западного температурным режимом.

Солоноватый характер Каспийских вод отчетливо сказывается на наборе групп моллюсков: в отличие от Байкала в Каспии нет палеолимонических групп (таких, как *Valvatidae* или *Pisidiodea*), но зато есть неолимонические (*Limnocardiidae*). Мезолимонические однако представлены не менее богато, чем в Байкале. Так, семейство *Ruguliiidae*, во многом аналогичное *Baicaliidae*, представлено 88 видами, а семейство *Horatiidae* (= *Orientalinidae*), которое можно аналогизировать с байкальскими *Benedictiidae*, насчитывает по меньшей мере 6 видов. Вторичноводные *Planorbidae* в Каспии представлены небогато – всего 4 видами, очень похожими по раковине на *Stenoporphalus*, но принадлежащими к другому роду – *Anisus*. Подчеркнем, что эти цифры несколько выше, чем в самых последних сводках (Логвиненко, Старобогатов, 1969; Tadjalli-Pour, 1977, 1980), поскольку в общий подсчет включены и более поздние, неопубликованные данные. Как видно, в Каспии во многом (кроме планорбид) ситуация аналогична байкальской. Аналогия усугубляется еще и конвергентным сходством раковин каспийских пиргулиид и байкальских байкалиид, о чем давно писали Б.Дыбовский и Я.Грохмалицкий (например, В. Dybowski et J. Grochmalicki, 1917).

Небольшое разнообразие биотопов, плавность перехода между ними и сопряженность биотопов с глубиной на первый план выдвинули в Каспии дивергенцию по частям озера и дивергенцию по вертикальным зонам.

В качестве примера дивергенции по частям озера можно привести *Turricaspia (Oxypurgula) vinogradovi* (Logv. et Star. (северный Каспий) - *T(O) columna* (Logv. et Star.) (запад южного Каспия) - *T(O) ebersini* (Logv. et Star.) (запад среднего Каспия), а также *T(Caspiella) conus* (Eichew) (южный и средний Каспий) - *T(C) azovica* (Gol. et Star.) (северный Каспий) (рис.5). Такую же географическую пару, но с разрывом в среднем Каспии образуют *Abeskunus exiguus* (Erichew) (север) и *A. sphaerion* (Mouss) (юг) (см. рис.5). В ряде случаев в среднем и южном Каспии один и тот же вид, например, *Caspiella (Clathrocaspiella) pallasii* (Cl. et Dyb.) представлены заметно различающимися формами, которые можно трактовать как подвиды.

Больше примеров дивергенции по вертикальным зонам. Разумеется, при этом глубины заселялись из более мелководных участков. В этом отношении показательны ряды: *Turricaspia (Turricaspiella) spica* (Eichew) (0-30 м) - *T(T) spasskii* (Logv. et Star.) (30-70 м) - *T(T) turricula* (Cl. et Dyb.) (50-100 м), или *T(T) lirata* (Dyb. et Groch.) (25-50 м) - *T(T) andrusovi* (Dyb. et Groch.) (25-80 м) - *T(T) eulim ellula* (Dyb. et Groch.) (средний Каспий) и *T(T) grimmi* (Cl. et Dyb.) (южный Каспий - оба глубже 70-80 м) (рис.6). Есть и подвиды, сменяющие друг друга по вертикали: *T(Caspiella) trivialis similis* (Logv. et Star.) - (20-50 м) и *T(C) trivialis trivialis* (Logv. et Star.) - (50-150 м) (см. рис.5); или же, наконец, сменяющие друг друга по вертикали виды подрода *Trachycaspiella*.

Отметим, что более примитивными видами пиргулиид мы считаем тех, кто обладают короткой башневидной раковиной и более выпуклыми оборотами. Специализация идет по пути удлинения раковины, уплощения оборотов и формирования скульптуры.

О дивергенции по локальным участкам, а следовательно, по местным особенностям биотопов говорить применительно к каспийским моллюскам много труднее. Пожалуй, наиболее характерен пример *Turricaspiella (Trachycaspiella) laticarinata* (Logv. et Star.), в разное время то рассматриваемая как отдельный вид, то как подвид *T. basalis* (Dyb. et Groch.), от которого отличается менее стройной раковиной (рис.7) *T(Trach) laticarinata* обнаружена только в районе Курунского Камня на глубинах 80-120 м. Вместе с ней встречаются весьма своеобразные особи планорбид *Anisus (Andrusovia) eichwaldi infundibularis* Logv. et St., не отмеченные за пределами этого района. Достаточно много видов проявляют исключитель-

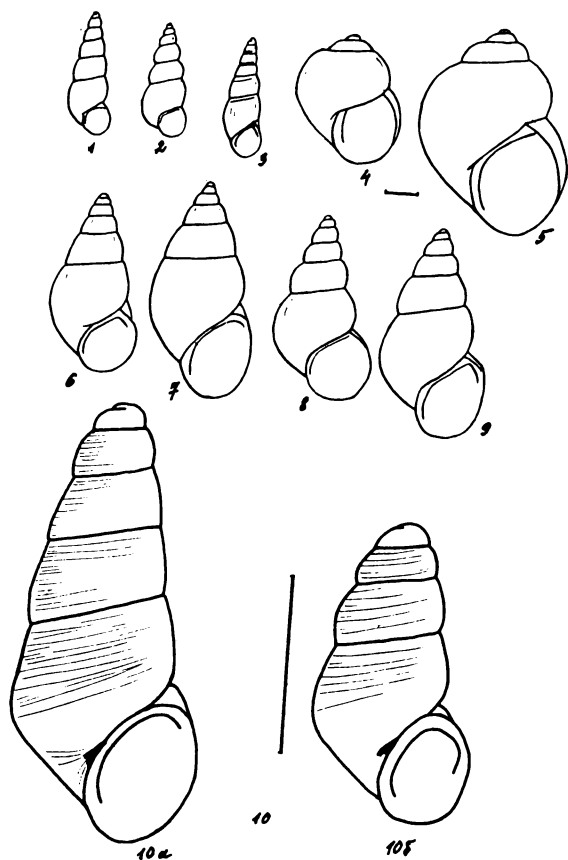


Рис.5. Моллюски Каспия: 1 - *Turricaspia* (*Oxururgula* *columnna*); 2 - *T(O)* *vinogradovi*; 3 - *T(O)* *ebersini*; 4 - *T(Caspiella)* *azovica*; 5 - *T(C)* *conus*; 6 - *Abeskinus* *sphaerion*; 7 - *A.exiguus*; 8 - *Turricaspia* (*Caspiella*) *trivialis similis*; 9 - *T(C)* *t.trivialis*; 10 - *Caspia* (*Clathrocaspia*) *pallasii* (а) Южный Каспий, б) средний Каспий (По Логвиненко Б.М. и Старобогатову В.Я., 1968); (масштабная линейка: 1 мм)

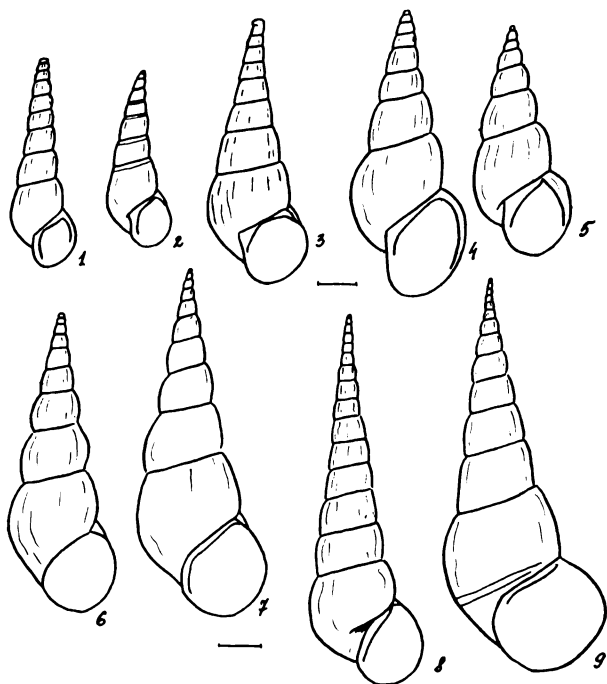


Рис.6. Моллюски рода *Turrिकासpia*: 1 - *T.fedorovi*; 2 - *T.dagestanica*; 3 - *T.turricula*; 4 - *T.spasskii*; 5 - *T.spica*; 6 - *T.lirata*; 7 - *T.andrusovi*; 8 - *T.eulimellula*; 9 - *T.grimmi*; (По Логвиненко Б.М. и Старобогатову Я.И., 1968) (масштабная линейка: 1 мм)

ную приуроченность к дагестанскому (или к дагестанскому и азербайджанскому) берегу, характеризующемуся в связи с близостью горной системы Большого Кавказа достаточно своеобразными условиями: *Turrिकासpia* (*Turrिकासpia*) *dagestanica* (Logv. et Star.), *T(T) spasskii* (Logv. et Star.), *T(T) fedorovi* (Logv. et Star.), *T(Охургула) bogatscheviana* (Logv. et Star.), *T(O) dubia* (Logv. et Star.).

Стоит обратить внимание на то, что локальные эндемики обитают в основном глубже 25-30 м. Это объясняется тем, что фауна самой верхней зоны Каспия (0-30 м) неоднократно подвергалась опустошению в результате регрессий озера и при восстановлении

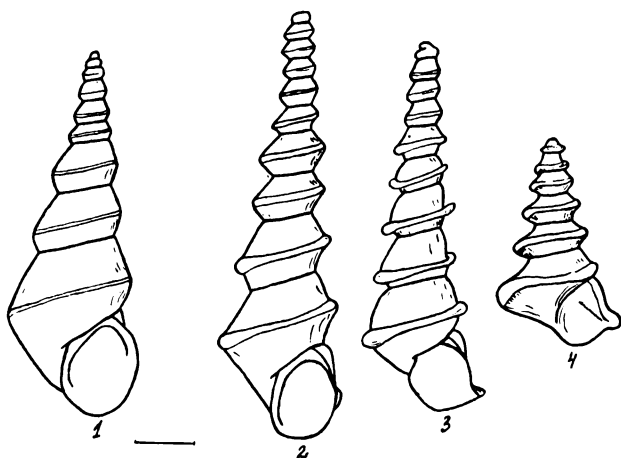


Рис.7. Моллюски рода *Turricaspra* подрода *Trachycaspra*:
 1 - *T(T)dimidiata*; 2 - *T(T)eucalia*; 3 - *T(T)basalis*;
 4 - *T(T)laticarinata* (масштабная линейка: 1 мм)

условий заселялась вновь (Логвиненко, Старобогатов, 1962; Старобогатов, 1970).

Наконец, применительно уже не к Каспию в его современном виде, а к бассейну, именуемому по традиции "Паратетисом", включавшем в позднем миоцене и плиоцене Каспийскую, Эвисинскую (т.е. Черноморскую) и Паннонскую (среднее течение Дуная) котловины, а в плейстоцене - только первые две из них, можно говорить и о видообразовании путем многократных вселений. Жившая по речным бассейнам, сбрасывавшим воду в Паратетис, *Dreissena* (*Dreissena*) *polymorpha* (Pall.), по нашему мнению, неоднократно вселялась в Паратетис, образуя здесь особые подвиды и далее виды. Какой-то из позднеплиоценовых подвидов, продолжая развиваться в Паратетисе (сначала в Эвисинской, а с анчагыльского времени и в Каспийской котловине) дал современный вид, вымерший в Каспии только в 40-х годах нашего века - *D(D) caspia* Pall. В то же время вселение *D(D) polymorpha* в четвертичный Каспий привело к образованию солоноватоводного подвида *D(D) p.andrusovi* (Andr.), который морфологически является как бы промежуточным между двумя наз-

ванными видами, отличающимися достаточно четко. Этот подвид вымер лишь частично, сохранившись в северном Каспии при соленостях, не позволяющих существовать его конкурентам.

Таким образом, в Каспии идут те же процессы, что и в Байкале, с той лишь разницей, что менее разнообразные биотопы в Каспии дают возможность широкого расселения видов, и история каспийских эндемичных моллюсков протяженнее (около 2,5 млн лет), поскольку Каспий не подвергался катастрофическим воздействиям плейстоценовых холодных эпох.

Об эндемичной фауне Охрида (или Охридского озера) писалось много. Однако более подробно обсуждалось происхождение составляющих ее родов моллюсков. Не вдаваясь в дискуссию по этому вопросу, который к нашей статье не имеет прямого отношения, отметим, что путь формирования исходных элементов охридской фауны, по нашему мнению, следующий: фауна плиоценового Паннонского пресноводного озера - фауна ручьев, родников и подземных вод динарского региона (в подземных водах сохранился *Congerina* (*Eucocephalus*) *kusceri* Boll. и наконец, виды - родоначальники охридской эндемичной фауны. Это заставляет предполагать, что у охридской эндемичной фауны было большее число видов - родоначальников, чем, например, у каспийской. В то же время поражает сходство семейственного состава с каспийской фауной, хотя число видов разных семейств и иное: из 57 видов гастропод, отмеченных в Охриде, 13 принадлежит к *Purguliidae*, 22 - к *Noratiidae* и 10 - к *Planorbidae* (из них 5 к роду *Anisus*); итого 45 видов. В отличие от Каспия среди охридских моллюсков нет представителей неолимитической группы, но зато есть палеолимитические - 5 видов семейства *Valvatidae*, вторичноводные - 4 вида *Acroloxidae*, 1 вид *Lymnaeidae* и 10 видов *Planorbidae*. При этом, если говорить об эндемиках, то из 57 видов гастропод всего 4 не эндемичны.

Склоны Охридской котловины пологи, озеро слабо вытянуто, что в значительной мере мешает дивергенции по частям озера, но способствует дивергенции по вертикальным зонам. Обсуждение дивергенции по вертикальным зонам можно найти во многих работах: Stankovic, 1955; Станковик, 1959; Hadžišće, 1959; Radoman, 1963, 1965. Примеров также вполне достаточно. Так, *Chilopurgula* (*Macedopurgula*) *ravlovici* (Pol.) живет в лиральной (не путать с морской литоралью, т.е. приливно-отливной зоной) и верхней части сублиторальной зоны, а *Ch(M) wagneri* (Pol.) - в нижней части сублиторальной и в профундальной зонах. *Ohridohauffenia* (*Ohridohauffe-*

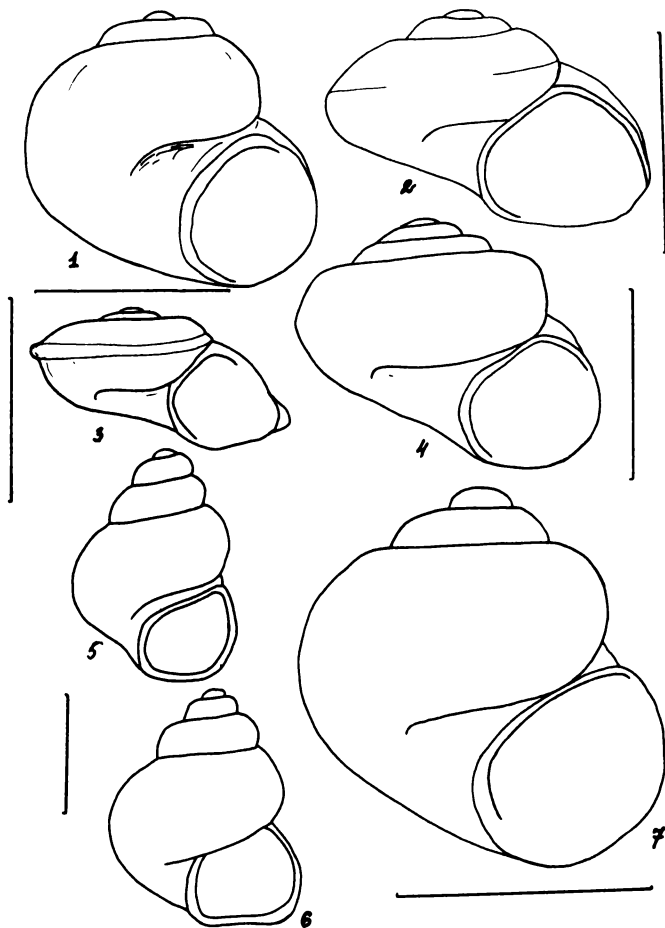


Рис.8. Моллюски рода *Ohridohaffenia* : 1 - *O. rotunda*; 2 - *O. sublitoralis*; 3 - *O. minuta*; 4 - *O. depressa*; 5 - *O. polinskii*; 6 - *O. sturanjii*; 7 - *O. sanctinaumi*; (по Radoman, 1963, 1983 (масштабная линейка: 1 мм)

nia) depressa (Rad.) и *O(O) rotunda* Rad. живут в верхней части литоральной зоны, тогда как *O(O) sublitoralis* Rad. (рис.8) - в сублиторальной зоне. Такую же картину дает пара *Luhnidia* (*Luhnidia*) *stancovici* Nadž и *L(L) sublitoralis* Rad., (рис.9) и сходную

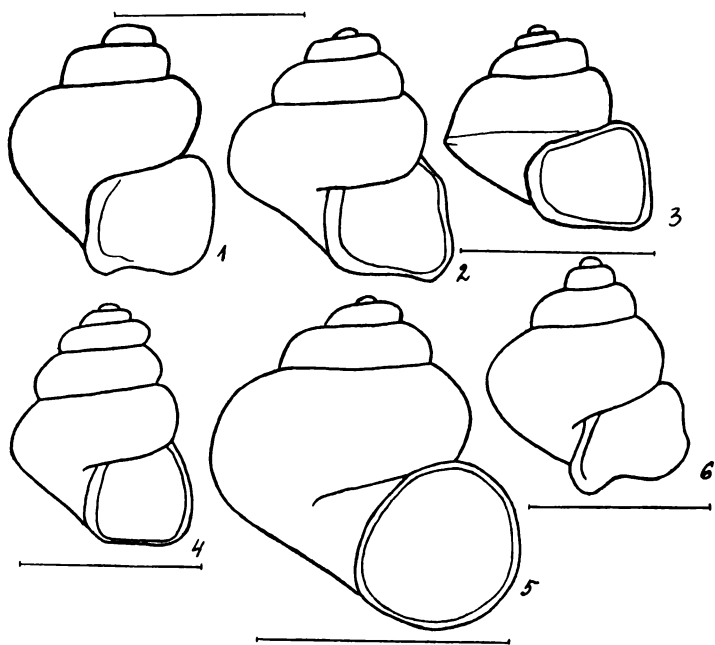


Рис.9. Моллюски рода *Lyhndia* (по Radoman, 1963) :
 1 - *L.hadžii*; 2 - *L.giorgievici*; 3 - *L.stankovici*; 4 - *L.karamani*; 5 - *L.husčeri*; 6 - *L.sublitoralis* (масштабная линейка: 1 мм)

Ginaia munda и *G.sublitoralis* (рис.10). *Xestopyrgula* (*Ochridopyrgula*) *macedonica* (Pol.) живет в верхней части литоральной зоны и в родниках побережья, тогда как *X(O) charensis* (Rad) в нижней части литоральной зоны - в зарослях харовых водорослей (см. рис.10) То же самое справедливо и для пары видов: *Ohridohauffenia* (*Polinskiola*) *polinskii* (Rad) - *O(P) sturanyi* (West.) (рис.8).

Менее четки данные для районов озерного побережья. Так, С.Хаджишче (*Hadžišče*, 1959) подчеркивает, что на участке восточного берега от Плештани до города Охрид встречаются только *Ohridotropidina tetracarinata* (Hadž), *Ohridohauffenia* (*Ohridoharatia*) *pygmaea* (West.), *O.(Ohrigocea) samuili* (Hadž), *O(O) miladinovarum* (Hadž), *O(Karevia) ornata* (Rad.), тогда как остальные 19 обнаруженных форм здесь не найдены и ограничены только участком от

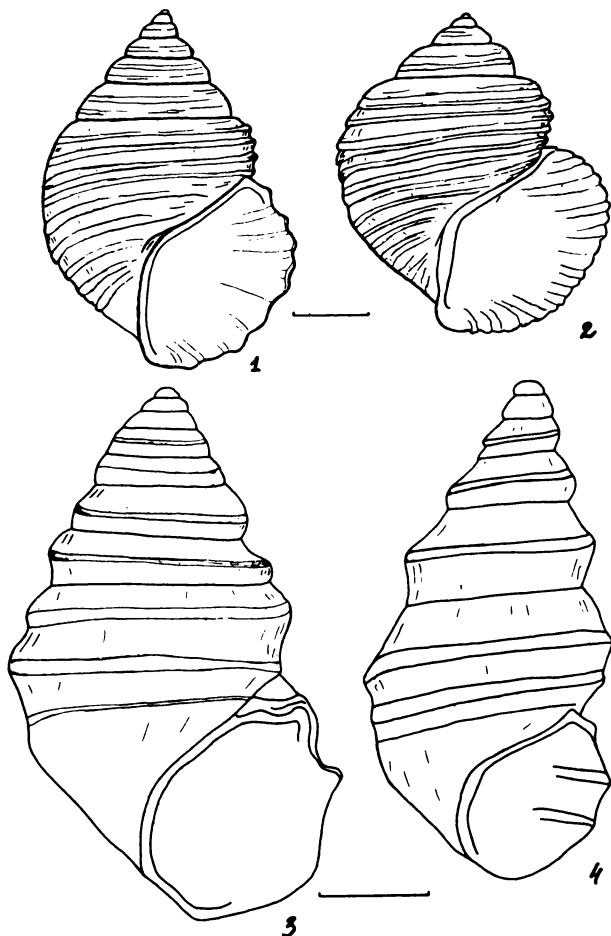


Рис.10. Моллюски родов *Ginaia* и *Xestopyrgula* (по Radoman ; 1983): 1 - *Ginaia munda*; 2 - *G. sublitoralis*; 3 - *Xestopyrgula macedonica*; 4 - *X. charensis* (масштабная линейка: 1 мм)

устья Черавы до Пештани. Надо подчеркнуть, что если ряд видов можно считать эндемичными для юго-восточного побережья озера, то эндемиков восточного участка устья Черавы - Пештани пока неизвестно.

О дивергенции охридских моллюсков по биотопам писал, пожалуй, только С.Хаджишче (Hadžišće 1956; 1959). Он обнаружил в Охриде особый биотоп – систему щелей между элементами каменистого рунта верхней части литоральной зоны "sublacustrisches Interlithon," заселенный мелкими гастроподами, принадлежащих, по нашему мнению, семейству Horatiidae. Там же обитают и представители вальватид – *ohridotropidina interlithonis* (Hadž.), планорбид – *Anisus (Carinogyraulus) robustonudus* (Hadž.), акролоксид – *Costovelletia macedonica* (Hadz.). Вселение в этот биотоп неизбежно должно вести к дивергенции. Сравним, например, *Lyhndia (Lyhndia) hadzii* (Hadž.) с *L(L) karamani* Hadž. и *L(L) stankovici* Hadž. (см. рис.9). Первый, в отличие от двух последних, не является обитателем обсуждаемого биотопа. При переходе к жизни в систему щелей между камнями у моллюсков уменьшаются размеры раковины, шов становится менее глубоким, завиток относительно выше, базальная поверхность уплощается вплоть до появления суббазального килля.

В формировании эндемичных охридских видов, вероятно, большое значение имели многократные вселения. По берегам озера имеется ряд родниковых систем, населенных частично теми же видами, что и в озере, а частично близкими к ним. Среди видов, общих для озера и родников можно назвать *Xestopyrgula (Ohridopyrgula) macedonica* (Pol.), *Ohridohauffenia (Ohridihoratia) pygmaea* (West.), *O(Polinskiola) polinski* (Rad.), *O(Ohrigocea) stankovici* (Rad.). Есть и виды, живущие только в родниках, но достаточно близкие к эндемикам озера: *Ohridohauffenia (Ohridohauffenia) minuta* Rad. (рис.8.3), *O(O)sanctinaumi* Rad. (рис.8.7), *Lyhndia (Lyhndia) giorgievici* Hadž. (рис.9.2), *L.(Zaunia) husčeri* (Hadž.) (рис.9.5), *Pyrgohydrobia sauctinaumi* Rad. (рис.II.I), *P.jablancensis* Rad.(рис.II). *Anisus (Carinogyraulus) crenophilus* (Rad.), *A(c) fontinalis* (Rad.). Совершенно очевидно, что в данном случае прослеживаются два этапа: 1) поселение родникового вида в озере и 2) обособление его озерных популяций в самостоятельный вид. Этот процесс, по нашему мнению, может повторяться многократно.

Таким образом, в Охриде, как и в Каспии, можно отметить те же процессы дивергенции, что и в Байкале, но с поправкой на особенности морфометрии, гидрологии озера и его водосборного бассейна.

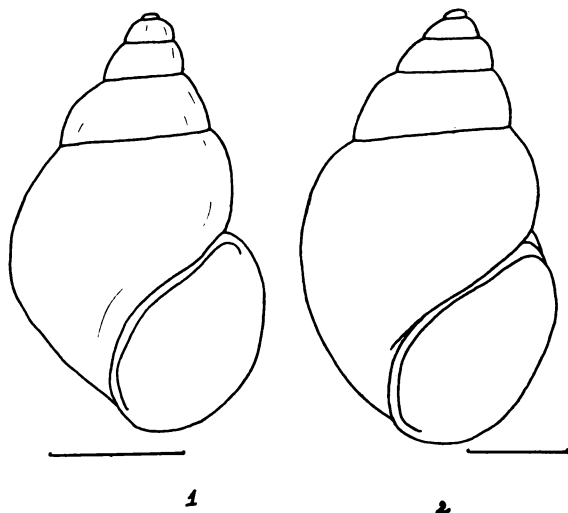
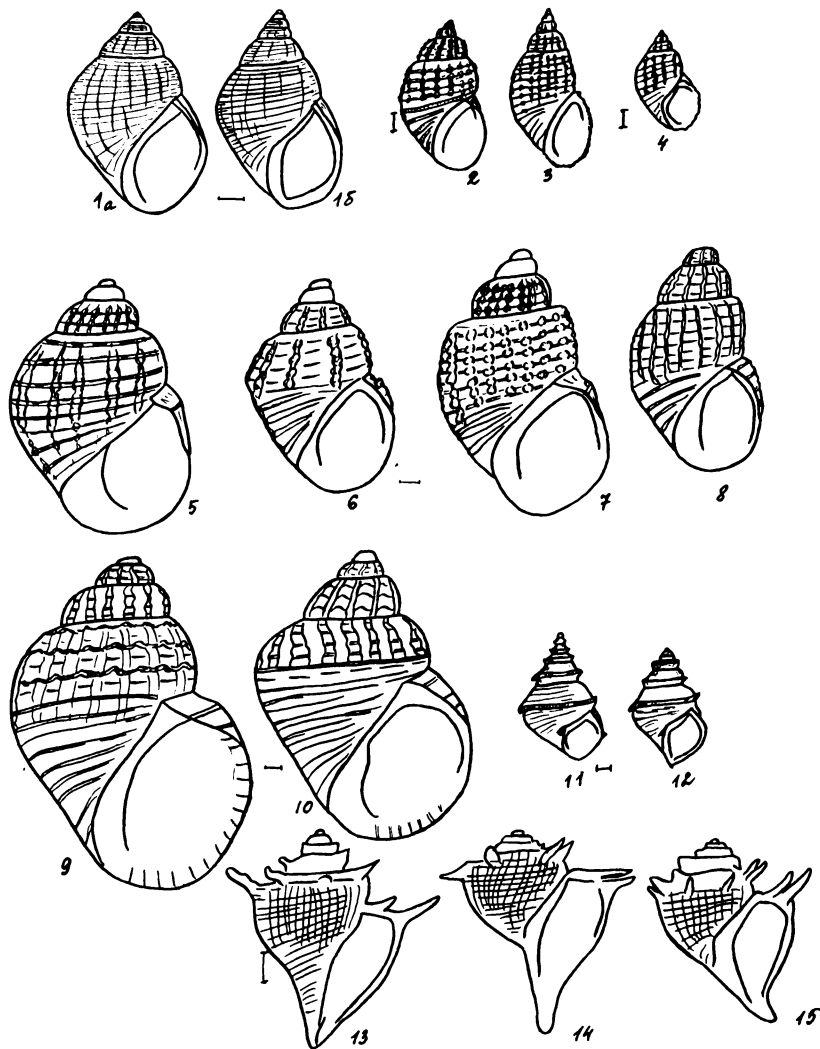


Рис.II. Моллюски рода *Purgohydrobia* (по Radoman, 1983):
 1 - *P. sanctinaumi*; 2 - *P. jablanensis* (масштабная линейка: 1 мм)

Озеро Танганьика по морфометрии во многих отношениях подобно Байкалу. Это тоже глубокая рифтовая долина с крутыми склонами, вытянутая (как Байкал) примерно на 650 км. Однако в силу расположения озера в тропическом поясе, гидрологические условия в нем принципиально иные. Из-за постоянной стратификации (верхний слой прогреет, а глубины холодные) в глубинные воды не поступает кислород - озеро относится к категории амиктических, т.е. практически с постоянно разделенными и не перемешивающимися глубинной и поверхностной водными массами. Некоторое проникновение кислорода в глубину связано с ветровым перемешиванием при сильных продольных ветрах. Тем не менее, на глубинах свыше 100 м организмов, неспособных к анаэробизу, нет. Это обстоятельство сильно ограничивает вертикальный диапазон распространения эндемичных видов. С другой стороны, Танганьика, в еще большей мере, чем Каспий и Охрид, была защищена (в силу своего положения немного юж-

нее экватора) от лобых неблагоприятных воздействий холодных эпох плейстоцена (которые могли влиять только на колебания уровня озера).

Главную трудность при анализе эволюции моллюсков в озере представляет состояние их систематики. Старые авторы (более подробный обзор см. Bourguignat, 1890) насчитывали, включая описанных позже Г.Пилсбри и Ж.Бекертом (Pilsbry, Bequaert, 1927-1939), 131 эндемичный вид из отряда Cerithiiformes, который объединяет подавляющее большинство гастропод, эндемичных для озера. Кроме этого отряда моллюски Танганьики представлены 2 родами *Bivalvia*, 1 родом семейства *Bellamyidae* и 1-2 видами брюхоногих легочных моллюсков. Далее, Г.Пилсбри и Ж.Бекерт (G.Pilsbry, Bequaert, 1927) насчитывали только 61 вид, относящийся к 21 роду (род *Mysorelloides* мы также включаем в отряд *Cerithiiformes* в семейство *Paludomidae*, руководствуясь строением крышечки и отсутствием копулятивного аппарата). Затем объединительная тенденция отряда *Cerithiiformes* дошла до своего предела (Leloup, 1950, 1953) и в фауне озера стали числиться только монотипические роды и подроды, а число эндемичных видов этого отряда дошло до 27. Самая последняя ревизия (Brown, Mandahl-Borth, 1987) мало исправила дело. Эндемиков из этого отряда стало 31. В такой ситуации становится ясно, что требуется тщательная ревизия видового состава отряда *Cerithiiformes*. Уже из иллюстраций к сводке Лелу следует, что в один вид им объединены формы, резко различающиеся по рауповским "параметрам" (Raup, 1966) и встреченные подчас в одной пробе. Например, на рис.55 (Leloup, 1953, p.111) под одним видовым названием изображены по меньшей мере 6 видов, различающихся по рауповским "параметрам" (прежде всего по скорости нарастания образующей кривой), из которых 3 собраны на одной станции и еще 2 на трех станциях; также отличаются и моллюски родов *Bathanalia*, *Synolopsis*, *Anceya* и *Tiphobia* (рис.12, 13). Просмотр немногочисленных серий танганьиканских гастропод из коллекции ЗИН АН показал, что *Thanganyicia rufotilosa* (Sm) представлена 3 формами = видами, *Spekia zonata* (Woodw) - 2, *Reymondia minor* - 2, *Stonleya neritinoidea* - 3, *Lavigeria grandis* - 2 и *Lechaptosia ponsonbyi* - 2 (см.рис.12). При этом в большинстве случаев (кроме *Reymondia minor* и *Lechaptosia ponsonbyi*) обнаруженные виды легко удается идентифицировать по сводке Ж.Бургинья (Bourguignat, 1890).



12. Эндемичные моллюски Танганьики

(3-4 Bourguignat, 1890; 11-15 по LeLoup, 1953); 1 - *Lechaptoisia ponsonbyi* (a, б - две формы из одной пробы); 2 - *Edgaria livigstoniana*, 3 - *E. crassilabis*; 4 - *E. arenarum*; 5 - *E. nassa*; 6 - *E. panciostata*; 7 - *E. locardiana*; 8 - *E. giraudi*; 9 - *Lavigeria callista*; 10 - *L. grandis*; 11 - *Bathandlia howesi*; 12 - *B. straeleni*; 13 - *Tip-hobia douberti*; 14 - *T. bourguignati*; 15 - *T. horei*

(масштабная линейка соответствует 1 мм)

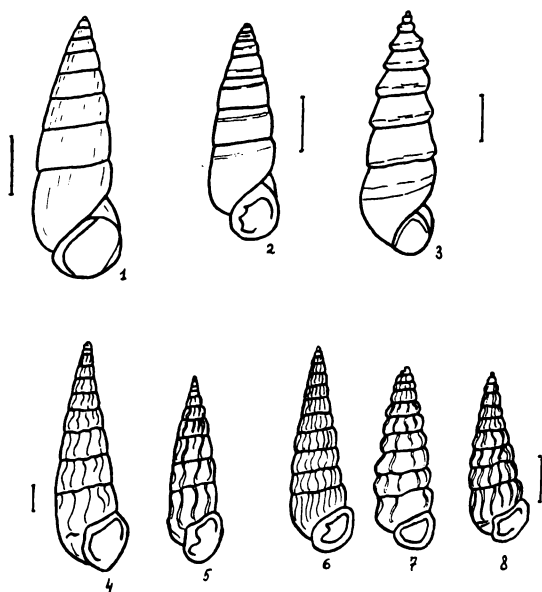


Рис.13. Эндемичные моллюски из семейства Syrnelopsidae

(1, 6-8 по Leloup, 1953, 2-5 по Pilsbry and Bequaert, 1927)

1 - *Syrnelopsis lacustris*; 2 - *S. minuta*; 3 - *S. gracilis*;
 4 - *Anceya bella*; 5 - *A. admirabilis*; 6-8 - *A. "giraudi"* (6- *A. bella*,
 7 - *A. giraudi*, 8 - *A. rufocincta*)

Ситуация с эндемичным родом *Neothauma* (сем. Bellamyidae) также не проста. Г.Пилсбри и Ж.Бекерт (Pilsbry, Bequaert, 1927) и все последующие авторы принимают только один вид с внутривидовыми формами. Но как можно объединять какие-то различающиеся по раковине формы в один вид, не разобравшись в причинах этих различий? Для подавляющего большинства белламиид характерно наличие полового диморфизма в раковине — для *Neothauma* его никто не констатировал. Если исходить из наличия полового диморфизма, то 8 изображенных Бургинья видов, объединяются не в один, а в 3 вида (разумеется, если полового диморфизма нет, их будет 6). При этом районы озера указываются, а глубины — далеко не всегда. Пожалуй, наиболее информативная работа, хотя и несовершенная в отношении систематики, — это сводка Д.Дартевелле и Ж.Швеца (Dartevelle, Schwetz, 1948), которую мы в значительной степени и будем использовать. В отношении родовой систематики мы (в отличие от работы: Старобогатов, 1970) предпочитаем следовать за Г.Пилсбри и Ж.Бекертом (Pilsbry, Bequaert, 1927) и распределяем моллюсков по семействам отряда Cerithiiformes следующим образом: Pachychlididae — *Laviger* a, *Edgaria*, *Joubertia*, *Randabelia*, *Hirthis*; Melanoididae — *Thanganyicia*, *Stanleya*; Paludomidae — *Baizea*, *Lechaptosisia*, *Reymanidia*, *Bridouxia*, *Spekia*, *Limnotrochus*, *Paramelania*, *Mysarelloides*, *Tiphobia*, *Bathanalia*, *Chytra*; Syrnelopsidae — *Syrnelopsis*, *Anceya*, *Martelia*.

Анализ распределения близких видов даже при несовершенной систематике позволяет говорить о дифференциации видов по частям озера (северной и южной). Так, *Syrnelopsis lacustris* Sm. и *S. minuta* Sm. свойственны южной половине озера, а *S. gracilis* Pils. et Beq. — преимущественно северной (см. рис. I3, I, 2). Есть виды, свойственные только южной котловине: *Lavigeria grandis* (Bgt) (см. рис. I2, IO), *Edgaria crassilabris* (Bgt) (см. рис. I2, 3), *E. livingstoniana* (Bgt) (см. рис. I2, 2), *Hirthis globosa* (Anc.). В северной части эндемиков меньше, возможно, из-за более слабой изученности (например, *Paramelania crassiangulata* Sm.) Немногочисленные примеры позволяют говорить и о дивергенции по вертикальным зонам. Так, *Anceya bella* Pils. et Beq. и *A. rufocincta* Sm. обитают в зоне 0–75 м, а *A. admirabilis* Bgt. — глубже 75 м (рис. I3, 4–8). При наличии мелководных и эврибатных видов рода *Edgaria* только один *E. arenarum* (Bgt.) свойственен глубинам свыше 75 м (рис. I2, 4). Такая же приуроченность к глубинам свойственна *Bathanalia*

howesi Moore, тогда как олизкий к нему *B. straeleni* Leloup обитает на небольших глубинах в южной котловине озера (см. рис. 12).

Наличие дивергенции по биотопам при современном состоянии знаний можно только предполагать. Во всяком случае, это явно следует из двух групп фактов: 1) наличие близких видов, в современной литературе объединяемых в один; 2) явная биотопическая приспособленность раковин, например, раковины *Spekia*, к приборной зоне, а *Tiphobia* - к мягким грунтам.

Наконец, в Танганьике имеет место и макромутационное видообразование, прежде всего потому, что все представители семейства *Melanoididae* - партеногенетические формы.

Эволюция моллюсков в Танганьике не остановилась на развитии эндемичных видов, принадлежащих к старым эндемичным родам. Примером молодых эндемиков из широко распространенных родов может быть *Ferrisia tanganyicensis* (Sm.) - судя по изображениям в сводке Лелу (Leloup, 1953) - даже не один вид.

Таким образом, несмотря на неполноту информации, в Танганьике можно наблюдать те же процессы видообразования, что и в Байкале, но шли они большее время, за которое успели сформироваться четко обособленные роды, такие как *Tiphobia*, *Limnotrochus*, *Spekia* и др.

Попробуем теперь сформулировать ответы на пять главных вопросов, поставленных в самом начале статьи, уже применительно не только к Байкалу, но и ко всем другим гигантским озерам, различным по происхождению и географическому положению, и объединяемых только наличием эндемиков. Мы, как видно из статьи, оперируем только моллюсками, но специалисты по каждой из богато представленных в гигантских озерах групп животных могут найти немало аналогий на знакомом материале. Разумеется, с поправкой на вагильность (способность к расселению, отнесенная ко времени расселения), осморегуляторные способности, приуроченность к биотопам, богатый или бедный кислородный, а также температурный режимы.

В ходе заселения вновь возникшего водоема идет процесс формирования экосистем. Процесс этот довольно своеобразен, поскольку каждое усложнение системы создает новые свободные лицензии, подлежащие использованию (Левченко, Старобогатов, 1990). В этом отношении очень наглядна аналогия, приведенная Ю.Одумом и др.

(Odum et al. , 1966, . Свободные лицензии могут использоваться или новыми вселенцами, или, если вселение затруднено, - измененными потомками аборигенов. Отметим также, что процесс этот длителен и измеряется в геологических масштабах времени, так что ни одно гигантское озеро не достигло предела совершенства своих экосистем (оговоримся, это неясно в отношении Танганьики). В ходе формирования эндемичной фауны гигантского озера, независимо от его происхождения, морфометрии и даже солености, можно выделить несколько этапов. Первый - вселение видов из соседних водоемов. В Байкале оно иллюстрируется *Lacustrina dilatata*, в Охриде - видами, общими с родниками. Второй - формирование эндемичных видов, парных к обитающим вне озера, что хорошо демонстрируется наличием в Байкале эндемичных видов семейств *Sphaeriidae* и *Pisidiidae*, парных по отношению к внебайкальским родичам, равно как наличием пар близких родниковых и охридских видов. Третий этап - дивергенция видов внутри озера. В самом озере, в принципе, могут идти все 8 типов видообразования (Старобогатов, 1965). На деле, мы пока можем выделить классическое аллопатрическое видообразование, демонстрируемое обособлением вселенцев, дивергенцией по районам озера и его вертикальным зонам, аллотопное видообразование, хорошо прослеживающееся на байкальских моллюсках, макромутационное видообразование (достоверно недоказанное, но допустимое для семейства *Melanoididae* из Танганьики), гибридогенное (для некоторых форм семейства *Benedictiidae* из Байкала) и анагенетическое видообразование (допуская изменение вида во времени). Итого 5 из 8 типов. В этом нет ничего удивительного, поскольку, аллохронное видообразование на моллюсках пока вообще не прослежено, аллегонное видообразование также не установлено, хотя вполне возможно у гермафродитных легочных моллюсков, анологическое видообразование возникает у групп со сложным жизненным циклом и у моллюсков отмечено лишь в одном (вероятно, уникальном) случае. Таким образом, при формировании фауны гигантского озера идут практически любые процессы и то, что мы не смогли привести примеры 3-4 из типов видообразования, связано, во-первых, с тем, что мы обсуждали всего два класса животных, а во-вторых, на сегодняшний день наши знания все-таки ограничены.

В конечном счете, процесс усложнения экосистемы создает все новые и новые лицензии. Эти лицензии постепенно (на это требуется время) используются, что означает формирование новых видов и

дальнейшее усложнение экосистемы. Подчеркнем, чтобы читатель не оставался в заблуждении – усложнение экосистемы определяется разнообразием вовсе не одной группой животных – с моллюсками, например, связаны моллюскоядные рыбы, в частности, в Байкале – бычки-подкаменщики, с трупами как рыб, так и моллюсков связаны трупоядные (возможно, даже всеядные) бокоплавы. И эволюция этих и других групп идет в той или иной степени сопряженно.

Два следующих вопроса: об отличии фаун гигантских озер и затруденности вселения в них новых организмов – тесно связаны друг с другом. И ответ: изоляция озер – порождает новый вопрос: за счет чего происходит изоляция фауны гигантских водоемов от соседних, часто даже питающих их? Факторов существует много, но главные из них, бесспорно, различны для разных озер. В Байкале одним из главных изолирующих факторов является температурный режим. Это подтверждается наличием общесибирской фауны в байкальских сорах и подобных им водоемах (Кожов, 1962). По-видимому, то же самое справедливо и для Охрида. В Каспии, вероятно, главнейшую роль играют хорогалинная зона (Хлебович, 1974) и возникающая на ее основе, еще более труднопроходимая полипойкилогалинная зона (Логвиненко, 1968; Старобогатов, Хлебович, 1978). Интересно подчеркнуть, что некоторые каспийского происхождения моллюски обитают и до пресной части обеих зон, но представлены там особыми видами, например, *Turricaspiia* (*Oxurypugula*) *astrakhanica* (Pir. et Star.). Похоже, что подобная ситуация объясняет и происхождение каспийских видов в совершенно пресных приустьевых участках рек северо-западной части Черного моря. В отношении Танганьики барьер назвать трудно. Но может быть, ныне барьером является достаточно сформировавшиеся мелководные экосистемы, препятствующие проникновению в них нововселенцев, хотя в плиоцене, возможно, действовал и температурный фактор. А раз есть изоляция и есть независимая эволюция, то неизбежно есть и коренные различия в фауне. Попутно следует обсудить и влияние климатических изменений. Сравнение фаун миоценового Байкала с современным (Мартинсон, 1960, 1967; Попова и др., 1969) показывает, что между ними мало общего. Вероятно, плейстоценовое похолодание (при котором даже на юге Байкала климат был весьма суров) истребило до-плейстоценовую байкальскую фауну почти полностью, и выжили лишь немногие единичные представители байкалиид, пожалуй, 1–2 представителя хоаномфалов и бенедикцид.

В Каспии ситуация ~~иной~~ фауны ~~Балхонского~~ моря-конца миоцена (позднепонтийское время) вымерла полностью, и в Балхонском соленом озере (эпохи продуктивной толщи) обитали лишь виды, приспособленные к гипергалинным водоемам. С акаугильского времени (1,8 миллионов лет назад) началось развитие современной каспийской фауны, которое осложняется не похолоданиями и потеплениями, а значительными колебаниями уровня озера (порядка 100 м по сравнению с современным Каспием - 30 - +70 м). Этот период был достаточен для развития экосистем среднесублиторальной зоны (25-30 м) (Старобогатов, 1970), наиболее богатой в отношении видового состава фауны. Что касается верхней сублиторальной (=литоральной в других озерах), то ее фауна то вымирала (при регрессиях), то формировалась вновь (при трансгрессиях), в связи с чем она гораздо менее разнообразна и в видовом, и географическом плане. В отношении Танганьики можно лишь предполагать, что на ее эндемичную фауну влияли трансгрессии и регрессии в связи с пльвиальными влажными и сухими эпохами плейстоцена, а также изменения среднегодовой температуры, что способствовало перемешиваниям воды в озере и обеспечению кислородом водных масс глубин.

Таким образом, мы предложили ответы на поставленные вопросы, но это не значит, что проблема исчерпана. Важно подчеркнуть два момента. Первый: формирование фауны гигантских озер - хорошая модель формирования как фауны, так и экосистемы в целом. Второе, что не менее важно, - гигантские озера с их длительным существованием в геологическом масштабе времени - важная часть гидрографической сети Земного шара. Как бы они не образовывались - путем затопления межгорных котловин или рифтовых разломов (начало будущего океана), или обособлением части океана подвижными плитами континентов или даже микроконтинентов (вроде Иранской плиты), они всегда важны в отношении формирования эндемичной гидрофауны, от которой, даже при ее ликвидации по геологическим или климатическим причинам, остаются хотя бы немногие пресноводные виды, влияющие существенно на состав и развитие новой фауны. В этом отношении очень показательны понто-каспийские *Dreissena* (*Pontodreissena*) *bugensis* (Andr.) и *Adasna* (*Monodasna*) *colorata* (Eichw.), расселившиеся по водохранилищам юга СССР. Можно предполагать, что многоозерье, система связанных озер типа системы Малили на Сулавеси (Старобогатов, 1970) еще более будет удобна для формирования разнообразия видов.

В заключение мы приведем блестящую мысль М.М.Кожова (1962): "Для биологов Байкал представляет собой гигантскую лабораторию, в которой можно плодотворно изучать законы эволюции водных организмов, историю формирования пресноводных фаун, важные биогеографические проблемы".

Использованная литература

- Кожов М. М. Моллюски озера Байкал // Тр./Байк. лимнолог.ст. - М.;Л., 1936.
- Кожов М. М. Животный мир озера Байкал. Иркутск, 1947.
- Кожов М. М. Биология озера Байкал. М., 1962.
- Кожов М. М. Очерки по Байкаловедению. Иркутск, 1972.
- Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем // Дурн.общ.биологии. 1990. Т.51. № 5. С.619-631.
- Догвиненко Б. М. Полиплойкилогалинная зона как экологический барьер для моллюсков // Моллюски и их роль в экосистемах. Л., 1968. С.43-44.
- Догвиненко Б. М., Старобогатов Я. И. Тип Моллюски // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., 1969 (1968). С.308-385.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоологии. М.; Л., 1947.
- Мартинсон Г. Г. Третичная фауна моллюсков восточного Прибайкалья // Тр./Байк. лимнолог.ст.АН СССР. Т.12. М., 1951. С.5-92.
- Мартинсон Г. Г. Ископаемые моллюски Азии и проблема происхождения фауны Байкала // Геология и геофизика (О АН СССР). 1960. № 2. С.55-56.
- Побережный Е. С. Число хромосом некоторых эндемичных видов байкальских моллюсков и спонтанная полиплоидия в роде *Benedictia* (Gastrop., Provobr.) // Гидробиол. и ихтиол.исследования Восточной Сибири. Иркутск, 1979. Вып.3. С.183-186.
- Побережный Е. С., Дзубан Т. А., Островская Р. М. Спонтанная полиплоидия у байкальских эндемичных моллюсков рода *Benedictia* (Gastropoda, Provobranchia) // Моллюски. Систематика, экология и законы распространения. Автореф.докл. Л., 1983. Сб.7. С.67-68.

Побережный Е С , Островская Р М . ,
Петренко Н К Полиплоидия у байкальских эндемичных
моллюсков рода *Benedictia* (Gastropoda, Prosobranchia) // Новое в
изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск, 1988.
С.114-121.

Попова С М . , Мац В Д , Черняе -
ва Г Ф и др. Палеолимнологические реконструкции. Бай-
кальская рифтовая зона // Новосибирск, 1989.

Ситникова Т. Я К систематике байкальских энде-
мичных моллюсков семейства *Benedictiidae* (Gastr., Pectin.) //
Зоол. журн. 1987. Т.66, вып.10. С.1463-1475.

Ситникова Т. Я . , Островская Р М
Побережный Е С , Козлова С А Новые
результаты исследования полиплоидии у байкальских эндемичных мол-
люсков рода *Benedictia* (Gastropoda, Pectinibranchia, *Benedictiidae*)
// Морфология и эволюция беспозвоночных. Серия Фауна Байкала. Но-
восибирск, 1990. С.266-281.

Станковиц С Охридского озеро и неговист жив
свет. Скопје, 1959.

Старобогатов Я И Фауна моллюсков и зоогео-
графическое районирование континентальных водоемов земного шара.
Л., 1970.

Старобогатов Я И Проблема видообразования
// Итоги науки и техники. Общая геология. Т.20. М., 1985.

Старобогатов Я И , Стрелецкая
Э А . Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной
малакофауны Восточной Сибири и Севера Дальнего востока // Мол-
люски и их роль в биоценозах и формировании фаун. Л., 1967.
С.221-268.

Старобогатов Я И . , Хлебович В. В
Проблемы типологии солоноватых вод // Гидробиол. журн. 1978. Т.14,
вып.6. С.3-6.

Старобогатов Я. И . , Корнюшин А. В
Особенности яйцевиворождения и систематика сферид (*Bivalvia*, *Spha-*
eriidae) // Тр. /Зоол.ин-т АН СССР. 1987 (1986). Т.152. С.30-41.

Старобогатов Я. И , Ситникова
Т Я . Пути видообразования моллюсков озера Байкал // Журн. общ.
биол. 1990. Т.51. № 4. С.499-512.

Хлебович В В Критическая соленость биологичес-
ких процессов. Л., 1974.

B o u r g u i g n a t J. R. Histoire malacologique du lac Tanganika (Afrique e'quatorial)// Annal. Sci. Natur., Zoologie et Paleontologie. 1890. Vol.10.P.1-267.

B r o o k s J. L. Speciation in ancient lakes// Quart. rev. biol. 1950a. Vol.25, N1.P.30-60.

B r o o k s J. L. Speciation in ancient lakes II// Quart. rev. biol. 1950b.Vol.25.N2.P.131-176.

B r o w n D. S., M a n d a h l - B a r t h G. Living molluscs of lake Tanganika a revised and annotated list// J.conch. 1987. Vol.32.Pt.6.P.305-327.

D a r t e v e l l e E., S c h w e t z J. Contributions a l'etude de la faune malacologique des grands lacs Africains. 2-me etude le lac Tanganika// Mem. Inst. Roy. Colon. Belge. Sect. Sci. natur. et medical. 1948. Vol.14, Fasc.5.P.1-118.

D y b o w s k i B., G r o c h m a l i c k i J. Studien "über die turmförmigen Schnecken des Baikalsees und Kaspimeeres (Turribaicalinae)// Abh. K.-K. Zool.- Bot. Ges. Wein. 1917. B.9. H.3.S.1-55.

D y b o w s k i W. Die Gastropoden-Fauna des Baikalsees anatomisch und systematisch bearbeitet// Mem. Acad. Imp. St-Petersb. 1975. Vol.22.N.8.P.1-73.

F r y e r G., L i s l e s T.D. The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa, their biology and evolution. Edinburgh, 1952. XVI. 641 p.

H a d ů i ů ě S. II. Beitrag zur Kenntnis der Gastropoden-fauna des Ohridsees. *Gocea ohridana* n.g.n.sp. eine neue Hydrobiide aus dem Ohridsee// Arch. f. Hydrobiologie, 1956.B.51. H.4.S.496-499.

H a d ů i ů ě S. III. Beitrag zur Kenntnis der Gastropoden-fauna des Ohridsees Beschreibungen der bis jetzt unbekanntenen Schnecken und Beispiele der Speciation bei den Gastropoden des Ohridsees//Зборник на работите филоз. фак. на универез. Скопје, 1959 (1955) год 4. Бр. I (14). С.57-107.

L i n d h o l m W. A. Mollusken des Baikalsees// Зоол. исслед. Байкала, 1909. Т.4.104 с.

L e l o u p E. Lamellibranches// Exploration hydrobiologique du lac Tanganika. Results scientifiques. Vol.3.P.1.1950. Bruxelles. 153 p.

L e l o u p E. Gastropodes// Exploration hydrobiologique du lac Tanganika. Resultats scientifiques. Vol.3.F.4.1953. Bruxelles. 273 p.

M y e r s G. S. The endemic fish fauna of lake Lanao and the evolution of higher taxonomic categories// Evolution. 1960, Vol.14. N.3.P.323-333.

O d u m H. T., C a n t l o n J. E., K a r n i c h e r L.S. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species - individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of species variety index// Ecology. 1960, Vol.41.P.395-399.

P i l s b r y H. A., B e q u a e r t J. The aquatic molluscs of the Belgian Congo// Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1927. Vol.58. P.69-662.

R a d o m a n P. Nove Ohridske Hidrobide (II)// Arch. Biol. Nauka, 1963. Vol.14 (1962).S.69-93.

R a d o m a n P. Hydrobioidea, a superfamily of Prosobranchia (Gastropoda) I. Systematics. Beograd, Srpska Akad. Nauka, 1983. 256 p.

R a d o m a n P. Hydrobioidea, a superfamily of Prosobranchia (Gastropoda) II. Origin, Zoogeography, evolution in the Balkans and Asia Minor. Beograd. Srpska Akad. Nauka, 1985. 173 p.

R a u p D. M. Geometric analysis of shell coiling// J. Paleont. 1967. Vol.41. N.1. P.43-65.

S t a n k o v i c S. Sur la speciation dans le lac d'Ohrid// Verh. Int. Ver. Limnologie. 1955. B.12. S.478-506.

T a d j a l l i - P o u r M. Les mollusques marins des cotes iraniennes de la Mer Caspienne (Astara - Machtpar)// J. de Conchyliologie. 1977. Vol.114, F.3-4. P.87-117.

T a d j a l l i - P o u r M. Contribution a l'etude de la faune macroscopique bentique de la partie ouest de la Mer Caspienne-sud.// Ahwaz. Pub. Sci. Roch. Mer. Soc. Nat. Iran. de Sci. de la mer. N.1. 1980. 126 p. (франц. 138 p. (персидск.)).