

А. Я. БАЗИКАЛОВА и Д. Н. ТАЛИЕВ

**О НЕКОТОРЫХ ЗАВИСИМОСТЯХ ДИВЕРГЕНТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ
АМФИПОДА И COTTOIDEI В ОЗ. БАЙКАЛ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 22 X 1947)

Исследованиями А. Я. Базикаловой (1) установлено, что пища байкальских бычков почти на 100% состоит из амфипод. Лишь три представителя рода *Cottocomephorus* составляют некоторое исключение: они по преимуществу сестофаги, однако же и в их питании не последнее место занимает пелагическая амфипода *Macrohectopus branickii*.

Среди остальных байкальских бычков только в желудках прибрежных *Cottus kneri*, *C. kessleri* и отчасти *Batrachocottus baicalensis*, а также глубинных *Abyssocottus werestschagini*, *Cottinella boulengeri* и *Limnocottus pallidus* (Taliev) можно более или менее регулярно встретить другую пищу. Так, в желудках прибрежных бычков попадают *Trichoptera* и *Chironomidae* (larvae), глубинные же виды *Cottoidei*, как показали позднейшие исследования, отчасти детритоядны.

Comephoridae, по неопубликованному данным А. Я. Базикаловой, являются типичными монофагами, они питаются исключительно *Macrohectopus branickii*.

Из байкальских *Cottoidei* лишь типично пелагические формы могут считаться стенофагами, все же остальные виды являются безусловно эврифагами, так как пищевой спектр видов амфипод, находимых в желудках донных и придонных байкальских бычков, достаточно широк.

Более подробное изучение пищевого спектра байкальских *Cottoidei* показало, что элиминация бокоплавов бычками не носит характера неизбирательного уничтожения; поедаются по преимуществу бокоплавов, не имеющие вооружения, из вооруженных же форм уничтожается главным образом молодь.

В подтверждение сказанного приведем результаты анализа бокоплавов из 377 желудков байкальских бычков, уловленных в Селен-

Таблица 1

Cottoidei	Amphipoda		
	гладкие, в %	вооруженные, в %	
		juv.	ad.
<i>Batrachocottus baicalensis</i> . . .	70,1	26,2	3,7
<i>B. multiradiatus</i>	62,0	33,3	4,7
<i>Limnocottus godlewskii</i>	69,0	25,6	5,4
<i>L. megalops</i>	61,5	19,7	18,8
<i>Procottus jeittelesi</i>	66,8	—	35,2
<i>Cottocomephorus grewingki</i>	88,1	11,9	—
<i>C. grewingki v. alexandrae</i>	100,0	—	—
<i>C. comephoroides</i>	100,0	—	—
<i>Cottus kessleri</i>	96,8	—	3,2
<i>C. kneri</i>	100,0	—	—

гинском, Маломорском и Баргузинском районах и в северном и южном Байкале главным образом в 1933 г. (табл. 1).

Можно было бы предположить, что преимущественное поедание бычками гладких форм бокоплавов объясняется абсолютно большими количествами последних в районах распространения бычков. Однако проводившийся в Селенгинском, Маломорском и Баргузинском районах Байкала одновременный учет в 15 траловых сборах уловов гладких и вооруженных видов бокоплавов и, с другой стороны, количества

Т а б л и ц а 2

ММ станций	Процент встречаемости амфипод			
	в тралах		в желудках бычков	
	гладкие	вооруженные	гладкие	вооруженные
5524	—	100,0	75,0	25,0
5525	67,0	33,0	75,0	25,0
5526	100,0	—	100,0	—
5555	50,0	50,0	100,0	—
5556	33,0	67,0	67,0	33,0
5562	32,0	68,0	100,0	—
5593	50,0	50,0	50,0	50,0
5594	—	100,0	75,0	25,0
5596	43,0	57,0	80,0	20,0
5597	57,0	43,0	100,0	—
5638	—	100,0	—	100,0
5640	25,0	75,0	100,0	—
5642	—	100,0	50,0	50,0
5643	—	100,0	60,0	40,0
5646	—	100,0	50,0	50,0

гладких и вооруженных форм в желудках бычков из этих же тралов показал, что в большинстве случаев, несмотря на абсолютное преобладание в траловых сборах вооруженных бокоплавов, бычками поедаются преимущественно гладкие формы (табл. 2).

Таким образом, приведенный нами фактический материал указывает на то, что в питании байкальских бычков основную роль играют не бокоплавов этого озера в целом, но лишь их невооруженные формы. Это заключение становится все более убедительным после того, как мы сопоставим распределение по батиметрическим зонам Байкала основных экологических групп гладких

и вооруженных *Amphipoda* и *Cottoidei*. Весьма замечательно то, что основные типы экологических группировок как у *Amphipoda*, так и у *Cottoidei* в Байкале совершенно аналогичны — в обоих случаях это формы, осваивающие пелагиаль, приспособившиеся к зарыванию в грунт и к обитанию на илистых, каменистых или песчаных грунтах. Все многообразие видов и разновидностей гладких и вооруженных *Amphipoda* и *Cottoidei* нами было распределено по вышеназванным экологическим группам, а затем выражена в процентах их встречаемость по батиметрическим зонам Байкала (рис. 1).

Как можно видеть, распределение *Cottoidei* чрезвычайно близко совпадает с распределением гладких бокоплавов, но имеет существенные отличия от экологических группировок вооруженных амфипод. Особенно близка аналогия в распределении гладких бокоплавов и бычков в трех нижних зонах; здесь экологические группы бычков с поразительной последовательностью воспроизводят аналогичные группировки гладких бокоплавов. Мало вероятно, что это сходство зависит лишь от абиотических факторов (так как в этом случае и вооруженные амфиподы имели бы тождественное распределение); надо полагать, что оно объясняется тем, что дивергентная радиация бычков в глубинных зонах Байкала шла путями дивергенции гладких бокоплавов, обусловленной расселением их по экологическим нишам и биотопам.

Такая исключительно наглядная зависимость дивергентной радиации высших звеньев цепей питания от низших, очевидно, обуславливается отсутствием в глубинных зонах Байкала хищников, элиминирующих бычков (6), или конкурентов из другого фаунистического

комплекса, вызывающих, как известно, наиболее обостренную борьбу за существование (^{2,3}).

Однако в верхних зонах такого соответствия в распределении бычков и гладких амфипод не наблюдается; очевидно, это обусловлено в первую очередь тем, что именно здесь (до глубин в 250 м), как выяснено Д. Н. Талиевым, бычки не имеют достаточных шансов для

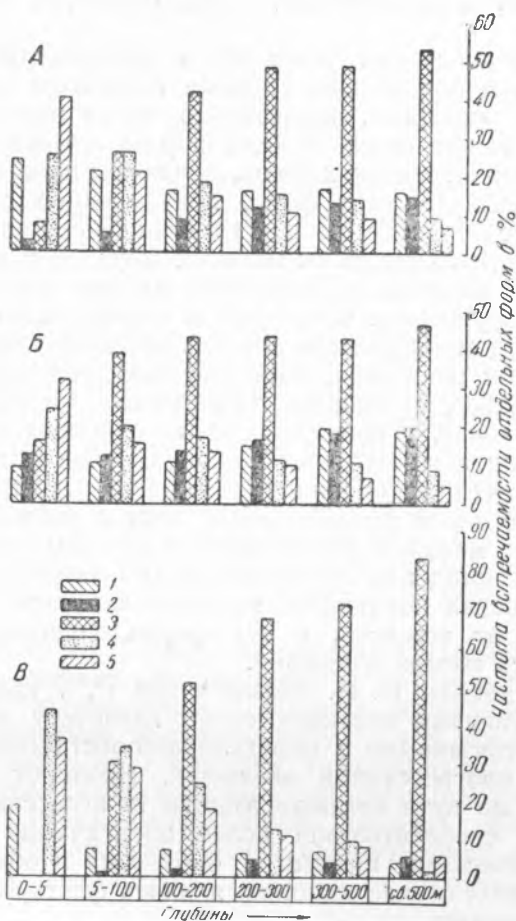


Рис. 1. Распределение *Amphipoda* и *Cottoidei* в Байкале. А — гладкие *Amphipoda*, Б — *Cottoidei*, В — вооруженные *Amphipoda*; 1 — формы роющиеся, 2 — пелагические, 3 — илистых грунтов, 4 — песчаных грунтов, 5 — каменистых грунтов

быстрой прогрессивной эволюции, так как после вселения в Байкал (главным образом в ледниковое время) рыб, их поедающих, сами бычки явились жертвами интенсивной агрессии, вследствие чего их дивергентная радиация в верхних зонах Байкала стала обуславливаться не только активной конкуренцией за пищу, как высших звеньев пищевых цепей, но и их интенсивной элиминацией иммигрантами палеарктической ихтиофауны. Кроме рыб, истребляющих бычков, в это же время вселились в Байкал и другие представители этой ихтиофауны, явившиеся мощными конкурентами бычков, и таким образом в верхних батиметрических зонах Байкала возникла и продолжается и в настоящее время обостренная конкуренция между представителями двух фаунистических комплексов, занимающих зачастую сходные пищевые ниши.

Любопытно, что в верхних зонах Байкала значительное развитие из бычков имеют формы пелагиали и илистых грунтов. Надо полагать, что более интенсивная эволюция здесь пелагических форм *Cottoidei* объясняется расширением спектра их питания за счет других, кроме бокоплавов, животных и в связи с этим расширением ареала обитания в открытый Байкал. Бычки же илистых грунтов, в основном приуроченные к более глубинным зонам, как выяснено Д. Н. Талиевым, до сих пор тяготеют к мелководью, куда, очевидно, периодически и выходят.

В заключение коснемся различий в распределении гладких и вооруженных форм бокоплавов. Гладкие амфиподы производят впечатление группы животных, несравненно более энергично осваивающей все экологические ниши, нежели формы вооруженные. В самом деле, во всех батиметрических зонах среди гладких амфипод наблюдается значительный процент форм, приуроченных не только к доминирующим здесь грунтам, но и к грунтам второстепенного порядка; таково, например, наличие форм илистых грунтов в зоне 0—5 м или форм песчаных и каменистых грунтов в нижних зонах.

Наоборот, вооруженные бокоплавов в значительном числе наблюдаются лишь по доминирующим для тех или иных зон грунтам. Формы пелагические и роющиеся, имеющие наиболее ярко выраженный адаптивный характер, у гладких бокоплавов достаточно многочисленны во всех зонах, у вооруженных же процент этих форм везде чрезвычайно низок, а в некоторых зонах они даже нацело отсутствуют.

Нам кажется, что интенсивное овладение гладкими амфиподами большим разнообразием экологических ниш и биотопов и, наряду с этим, значительно меньшее распределение по этим нишам и биотопам вооруженных амфипод вполне естественно: очевидно, развитие вооружения у байкальских бокоплавов эволюционировало как форма пассивной защиты от агрессии, и эта форма защиты, как мы могли видеть, оказалась весьма надежной.

Однако, как показал И. И. Шмальгаузен^(4,5), такие относительно защищенные организмы оказываются по характеру своей приспособленности тесно связанными с определенной обстановкой, что замедляет темпы их прогрессивной эволюции. Наоборот, гладкие формы амфипод пошли по пути активной защиты от агрессии, и элиминирующие их бычки способствовали более энергичному овладению ими новыми экологическими нишами и биотопами и общей интенсивной радиации. В данном случае хищники явились фактором, способствующим видообразованию.

Байкальская лимнологическая станция
Академии Наук СССР

Поступило
22 X 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Я. Базикалова, Т. Н. Калининкова, В. С. Михини Д. Н. Талиев, Тр. Байкальск. лимнолог. ст., 7 (1937). ² M. Graham, *The Victoria Nyanza and its Fisheries*, London, 1929. ³ Г. В. Никольский, Изв. АН СССР, сер. биол., № 1 (1947). ⁴ И. И. Шмальгаузен, Журн. общ. биол., 4, № 5 (1943). ⁵ И. И. Шмальгаузен, Факторы эволюции, изд. АН СССР, М.—Л., 1946. ⁶ E. V. Worthington, *The New Systematics*, ed. by J. S. Huxley, Oxford, 1940.