

А. Я. БАЗИКАЛОВА

## АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАЗМЕРОВ БАЙКАЛЬСКИХ АМФИПОД

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 10 V 1948)

Многие исследователи, занимавшиеся изучением фауны и флоры оз. Байкал, считают одной из особенностей, отличающих целый ряд байкальских организмов от широко распространенных за пределами Байкала представителей тех же групп животных и растений, их более значительные размеры. При этом одни авторы просто констатируют этот факт, другие пытаются объяснить его влиянием тех или иных специфических особенностей Байкала. Так, К. И. Мейер<sup>(7)</sup> отмечает гигантизм байкальских диатомовых, В. А. Яшнов<sup>(12)</sup> — некоторых колораток; последний объясняет это явление влиянием низких температур Байкала. А. Н. Световидов<sup>(8)</sup> указывает на исключительно высокий темп роста у байкальских сигов, хариусов и омуля и пытается объяснить его большой продолжительностью времени, в течение которого Байкал свободен от ледяного покрова, а также особенностями питания, условиями развития икры и т. д. Неоднократно подчеркивался гигантизм байкальских животных и растений и Г. Ю. Верещагиным<sup>(4)</sup>, который указывал на увеличение размеров как у широко распространенных форм, вселяющихся в Байкал (диатомовые, колоратки и рыбы), так и байкальских аутохтонов (*Alloeocoela*, *Triclada*, *Gammaridae* и личинки *Trichoptera*). Причины гигантизма он склонен был искать „не в обычных экологических факторах, а в тех же его (Байкала — А. Б.) особенностях, которые вызывают несмешиваемость его населения с окружающим населением континентальных вод“. К таким особенностям Г. Ю. Верещагин относил наличие в Байкале вод аномальной плотности и избыточное содержание или отсутствие в его воде некоторых растворенных веществ.

М. М. Кожов<sup>(5)</sup>, ссылаясь на неопубликованные данные В. Н. Янитского, говорит о ясно выраженной тенденции к гигантизму у байкальских водорослей по сравнению с обычными видами, причем процент гигантских форм тем выше, чем более резко выражены черты эндемизма у сравниваемых групп. К условиям, вызывающим появление гигантских форм, он относит также низкую температуру воды, благоприятный газовый режим и другие факторы, имевшие постоянный характер в течение очень длительного времени. На гигантизм некоторых байкальских гаммарид указывает и В. К. Совинский<sup>(9)</sup>, однако он отмечает и противоположную черту ряда видов этого семейства: их минимальные в пределах семейства размеры.

Многолетнее изучение байкальских гаммарид и знакомство с другими группами фауны этого озера привело нас к выводу, что подчеркивая гигантизм многих форм, упомянутые авторы, за исключением В. К. Совинского, игнорируют обратное явление, т. е. наличие в Бай-

кале целого ряда мелких форм, что приводит их к неправильным объяснениям возникновения гигантизма.

Так, среди гаммарид имеются формы, являющиеся великанами в пределах этой группы (*Acanthogammarus grewingki* (Dyb.), достигающие до 90 мм в длину), а с другой стороны, встречаются и такие, которые принадлежат к числу самых мелких (*Micruropus calceolaris* Baz. длиной в 2,5—3 мм, *M. ciliodorsalis parvulus* Baz.—2,5—4,5 мм). Исключительно из мелких форм состоят роды *Homocerisca*, *Micruropus*, *Baicalogammarus*, *Echiuropus* и *Gmelinoides*. В роде *Eulimnogammarus* имеются как виды, достигающие значительных размеров (*E. kietlinski* (Dyb.), превышающий 80 мм), так и очень мелкие (*E. exiguus* Baz., *E. obsoletus* Baz., достигающие всего 3—6 мм).

Много мелких видов наблюдается и в других группах: ряд инфузорий, относимых Г. Ю. Верещагиным<sup>(4)</sup> к морскому элементу Байкала, значительно мельче, чем тождественные или близкие формы из других водоемов. Среди *Triclada* наряду с гигантскими имеются виды, близкие по размерам к минимальным для этой группы и значительно более мелкие, чем обычные ручьевые формы Сибири. Полихета *Manajunkia baicalensis* Nusb. относится к числу самых мелких из полихет. Байкальские изоподы, за исключением глубинного *Asellus dybowskii* Sem., также являются самыми мелкими в роде *Asellus*. Среди *Cottoidei* Байкала встречаются очень мелкие виды (*Procottus jettelesi minor* Taliev in litt. длиной до 60 мм, *Limnocottus pallidus* Taliev in litt.—60—70 мм).

Наличие как самых крупных, так и самых мелких форм в пределах одной и той же группы (*Amphipoda*, *Triclada*) является, как нам кажется, хорошим доводом против объяснения причин гигантизма влиянием таких факторов, как низкие температуры, благоприятный газовый режим, примеси воды аномальной плотности и т. п. Действительно, трудно себе представить, чтобы близкие виды, живущие в одинаковых условиях и подвергающиеся воздействию одних и тех же факторов, могли изменяться под их влиянием в прямо противоположных направлениях. Нам кажется более правильным рассматривать как исключительно большие, так и исключительно мелкие размеры байкальских форм как адаптацию к различным факторам среды, в первую очередь, биотическим: количеству и характеру пищи и влиянию хищников. Это положение мы постараемся показать на примере байкальских гаммарид.

Различие размеров у байкальских амфилод, как правило, связано с определенными морфологическими изменениями и характером питания. Крупные формы — хищники: у гладких морфологические изменения направлены в сторону обеспечения наибольшей быстроты движений для нападения и ухода от более крупных хищников, у части вооруженных аналогичные приспособления развиты слабее, но имеются мощные защитные образования в виде шипов и килей, являющихся надежной защитой от хищных рыб, нападение же на жертву осуществляется при помощи сильного броска, который совершают такие гаммариды, отталкиваясь от субстрата при помощи уростома.

Большинство мелких форм растительноядны и детритоядны, их морфологические особенности позволяют им совершать сравнительно медленные движения, но облегчают различные способы защиты от нападения: свертывание, зарывание в грунт, укрытие в различных неровностях дна, зарослях и т. п.

Влияние характера питания и запасов пищи на размеры амфилод вскользь затронуто А. В. Мартыновым<sup>(6)</sup>. Основной причиной образования так называемого понтогаммарного типа у амфилод из Нижнего Дона он считает обилие пищи для видов, живущих в налетах из водорослей, бактериальных пленках, „можно сказать, среди пищи и

отчасти даже погруженными в нее“, и не имеющих необходимости к передвижениям в поисках пищи. Крайняя степень понтогаммаризации вызывает и уменьшение в размерах, тогда как менее адаптированные формы крупнее и сильнее; таким образом, по Мартынову, обилие пищи, хотя бы косвенно, наряду с морфологическими изменениями, вызывает уменьшение размеров.

Противоположный взгляд высказан В. В. Васнецовым<sup>(3)</sup>, объясняющим преобладание крупных рыб в морях большим запасом в них пищи, чем в пресных водах, и рассматривающим рост рыб как приспособление к возможным запасам пищи.

Ни то, ни другое толкование не объясняет различий в морфологических особенностях и размерах байкальских гаммарид. Самые мелкие виды встречаются в наиболее продуктивной зоне мелководья, самые крупные — на глубинах, где донная продуктивность несравненно ниже. Это противоречит взглядам В. В. Васнецова. Что же касается концепции А. В. Мартынова, то она оправдывается лишь отчасти, так как хотя преобладание мелких форм в наиболее продуктивной зоне и можно объяснить обилием пищи для них, но самые характерные для понтогаммарного типа морфологические особенности из байкальских гаммаридов наиболее ярко выражены не у мелководных форм, а у видов рода *Hyalellopsis*, из которых некоторые, в частности и *H. insularis* Baz., являющаяся крайней степенью выражения понтогаммарного типа, живут на каменистом грунте на глубине свыше 100 м, где трудно ожидать чрезмерного обилия пищи.

Таким образом, размеры гаммарид и особенности их морфологии правильнее будет объяснять не только характером питания и обилием пищи, но и как защитные приспособления. Об адаптивности размеров животных как средства защиты говорит и И. И. Шмальгаузен<sup>(11)</sup>, указывая, что для одних только малые размеры обеспечивают защиту от нападения, делая их мало заметными или позволяя скрыться в таких щелях, куда не проникают враги, для других же только крупные размеры и большая сила являются достаточно надежной защитой. Особенно большую роль всякие защитные приспособления должны играть у байкальских гаммарид, являющихся одной из наиболее истребляемых групп населения Байкала: ими питаются в той или иной степени все промысловые и не промысловые рыбы, причем для некоторых, как, например, донных бычков, они служат почти единственным источником питания<sup>(1,2)</sup>. Кроме того, мелкие амфиподы поедаются более крупными. Несмотря на такое жестокое истребление, гаммариды дали в Байкале невиданную радиацию, так что в данном случае, в противоположность тому, что имело место у байкальских бычков, интенсивно дивергировавших в глубинной зоне благодаря отсутствию в ней хищников, амфиподы дивергировали именно благодаря наличию хищников, под давлением которых они осваивали новые биологические ниши<sup>(10)</sup>, приспособляясь к новым условиям настолько совершенно, что эти приспособления явились надежной гарантией против их истребления и сделали их самой богатой количественно и разнообразной группой из всей фауны Байкала.

Если подходить к размерам байкальских амфипод как приспособительному признаку, то становится понятным преобладание мелких форм на малых глубинах и крупных — на больших. Так как мелкие формы преимущественно растительноядны и детритоядны, а на больших глубинах растительность отсутствует совершенно и количество детрита там не настолько значительно, чтобы обеспечить существование большой группы детритоядных форм, они встречаются в этой зоне значительно реже, чем крупные хищники, не только обеспеченные пищей за счет своих более мелких собратьев, но в некоторых

случаях приобретающие значение высших звеньев в цепях питания; особенно это справедливо для вооруженных форм.

Исходя из большей продуктивности малых глубин, можно было бы ожидать развития в этой зоне не только мелких, но и значительного количества крупных форм, однако, благодаря тому, что основная масса рыб, питающихся амфиподами, концентрируется на малых глубинах, даже самые крупные из гладких видов, не обладающие средствами пассивной защиты в виде вооружения и благодаря своей величине имеющие мало шансов скрыться от хищников, неизбежно истребляются ими; большого количественного развития достигают лишь хорошо вооруженные виды рода *Acanthogammarus*, населяющие массами многие районы Байкала. Мелкие же виды на малых глубинах, с одной стороны, обеспечены пищей, с другой — защищены от врагов благодаря своей способности зарываться в грунт, прятаться между камнями и различными подводными предметами.

Малые размеры тела дают еще одно большое преимущество: мелкие виды достигают половой зрелости значительно быстрее, чем крупные, сроки развития их яиц также много короче, благодаря чему они дают по несколько пометов, а иногда и несколько поколений в год и, таким образом, могут быстрее эволюционировать и создавать новые, более приспособленные к данным условиям формы; так, род *Micrurus*, состоящий только из мелких форм, имеет в своем составе 38 видов и подвидов, тогда как род *Acanthogammarus* только 16, из которых 4 свойственны только большим глубинам.

Байкальская лимнологическая станция  
Академии Наук СССР

Поступило  
10 V 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. Я. Базикалова, Т. Н. Калининкова, В. С. Михин и Д. Н. Талиев, Тр. Байк. лимн. ст., 7 (1937). <sup>2</sup> А. Я. Базикалова и Д. Н. Талиев, ДАН, 59, № 3 (1948). <sup>3</sup> В. В. Васнецов, Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., биол., 52, № 1 (1947). <sup>4</sup> Г. Ю. Верещагин, Тр. Байк. лимн. ст., 10 (1940). <sup>5</sup> М. М. Кожов, Животный мир Байкала, 1947. <sup>6</sup> А. В. Мартынов, Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 25 (1924). <sup>7</sup> К. И. Мейер, Журн. Моск. отд. русск. ботан. об-ва, 1 (1922). <sup>8</sup> А. Н. Световидов, ДАН, 3, № 7 (1934). <sup>9</sup> В. К. Совинский, Зоол. исслед. Байкала, Киев, 9 (1915). <sup>10</sup> Д. Н. Талиев, ДАН, 8, № 7 (1947). <sup>11</sup> И. И. Шмальгаузен, Рост животных, 1935. <sup>12</sup> В. А. Яшнов, Русск. гидробиол. журн., 1, № 8 (1922).