

А. А. Линевич

**К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ ФАУНЫ ТЕНДИПЕДИД
(DIPTERA, TENDIPEDIDAE) ОЗЕРА БАЙКАЛ**[A. A. LINEVITS H. ON THE PROBLEM OF THE TENDIPEDID FAUNA
(DIPTERA, TENDIPEDIDAE) FORMATION OF BAIKAL]

Вопросы происхождения животного мира Байкала поднимаются и так или иначе разрешаются во многих исследованиях, посвященных изучению его фауны. В зависимости от объема изучаемого материала и от объектов исследования авторы приходят к несколько разным заключениям как по вопросам связи современных обитателей с ближайшими или удаленными исторически родственными формами, так и в отношении причин, определяющих становление в Байкале изучаемой группы животных. Это различие воззрений определяется многообразием конкретных путей эволюции каждой группы животных, которые привели в итоге к современному состоянию фауны Байкала, к разной глубине эндемизма, неодинаковому видовому богатству, особенностям распространения по зонам озера и т. д. Так, гаммариды Байкала поражают своим обилием, разнообразием морфологически выраженных приспособлений, богатством эндемичных родов, видов, рас (Базикалова, 1945). Мшанки, будучи не менее древними вселенцами в Байкале, чем гаммариды, представлены только одним видом (Кожов, 1947, 1958). Моллюски семейства *Baicaliidae* образовали в Байкале 34 эндемичных вида и 2 эндемичных рода, тогда как семейство *Valvatidae* представлено одним родом *Megalovalvata* и только 4 эндемичными видами (Кожов, 1958). Для большинства эндемиков Байкала (моллюски, гаммариды, олигохеты) характерно постепенное снижение разнообразия видов по мере нарастания глубин обитания (Кожов, 1958). Для байкальских *Cottoidei* выявлена обратная закономерность распределения по зонам озера: увеличение количества видов с глубиной (Талиев, 1948).

Разрешение проблемы происхождения фауны Байкала в полном объеме зависит, таким образом, от разрешения массы частных вопросов, касающихся не только генетических истоков каждой из современных групп байкальской фауны, но и выяснения конкретных особенностей их формирования в Байкале.

Методы исследования закономерностей становления фауны Байкала весьма разнообразны: систематический, экологический, сравнительно морфологический (Кожов, 1941, 1945, 1951; Базикалова, 1951, 1954), физиологический (Талиев, 1940) и т. д. Большого внимания заслуживает также изучение особенностей биологии байкальских животных: цикличности размножения (Кожов, 1928 — моллюски; Базикалова, 1945, 1954; Гаврилов, 1949 — гаммариды), пищевых взаимоотношений (Талиев, 1948; Потакуев, 1954), внутривидовых и межвидовых отношений (Талиев, 1948) — в общем, всех основных моментов жизни, определяющих успех и процветание или ограничение в развитии видов. Весьма интересными

объектами биологического исследования являются амфибиотические насекомые Байкала, в частности, тендипедиды с их сложным циклом развития и вытекающими из него ограничениями в освоении Байкала. На самом деле откладка яиц самками в обстановке почти непрерывных бурных погодных условий, стихийность разноса кладок *Tendipedidae* по обширной площади Байкала даже при условии благополучного завершения откладывания яиц самками, всплывание куколок с глубин, достигающих иногда 1000 м, вылет имаго при созревании куколок в условиях неустойчивости погоды и удаленности от берега мест вылета, иногда на расстоянии в десятки километров, — все это особые условия естественного отбора, определяющие и определявшие в прошлом специфичность формирования фауны *Tendipedidae* Байкала.

Современное неудовлетворительное состояние систематики *Tendipedidae*, разрыв между системой, построенной по взрослой фазе, и классификацией водных фаз, почти полное отсутствие палеонтологических исследований группы, бедность сведений по биологии и метаморфозу видов вообще и байкальских в частности, являются препятствием для широкой постановки вопроса о становлении фауны *Tendipedidae* Байкала. Тем не менее, к настоящему моменту накопились значительные материалы как по экологии и систематике *Tendipedidae* Байкала (фаунистические сборы), так и некоторые данные по биологии и метаморфозу отдельных видов которые возможно использовать для первой попытки хотя бы частичного освещения затронутого вопроса.

Литература по тендипедидам Байкала очень бедна. В опубликованных материалах имеются только недетализированные сведения о личинках тендипедид в работе М. М. Кожова «Животный мир озера Байкал» (1947), небольшой список личиночных форм *Tendipedidae*, обитающих в мелких озерах и в прибрежно-соровой зоне Байкала, приведенный И. М. Леванидовой (1948); краткое описание по личинке новых, по преимуществу эндемичных видов *Tendipedidae* из открытого Байкала А. А. Черновского (1949); небольшая статья автора с описанием одного нового глубоководного вида из р. *Sergentia* Kieff. (1948) и также небольшая работа автора с описанием по имаго нового, эндемичного для Байкала подрода *Baicalosergentia* с четырьмя видами (1959).

1. КРАТКАЯ ЭКОЛОГО-СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА TENDIPEDIDAE ОЗ. БАЙКАЛ

В озере Байкал, включая его прибрежно-соровую зону, зарегистрировано к настоящему времени около 60 видов *Tendipedidae*, относящихся к 20 палеарктическим родам. Приблизительно $\frac{2}{3}$ от общего числа форм встречаются только в прибрежно-соровой зоне Байкала, т. е. в мелководных, сильно прогреваемых участках, обширных по площади (как Посольский Сор или залив Провал), или в более мелких, закрытых губах и заливах (как многие заливы Малого Моря), сходных по гидрологическому режиму с мелководными озерами, разбросанными на побережье Байкала. В прибрежно-соровой зоне Байкала обитают широко распространенные лимнофильные виды *Tendipedidae*, такие как *Tendipes plumosus* L., *Tendipes* conf. *dorsalis* Meig., *T. dissidens* Walk., *Endochironomus albipennis* Meig., *Glyptotendipes paripes* Edw., *G. viridis* Macq., *Polypedilum* gr. *convictum* Walk., *Polypedilum* gr. *nubeculosum* Mg. и многие другие. Они никогда не встречаются в открытом Байкале и по аналогии с другими группами байкальских животных должны быть отнесены к так называемому сибирскому лимнофильному комплексу животных (Дорогостайский, 1923; Вережагин, 1935, 1940; Базикалова, 1945; Кожов, 1947, 1958;

и др.). В открытом Байкале более или менее постоянно встречаются 22 формы *Tendipedidae*. Личинки одних живут преимущественно в открытых заливах, другие — заселяют литораль на всем ее протяжении; часть видов встречается в литорали только в непосредственной близости от устьев ручьев и рек, а некоторые виды встречаются в Байкале во всех зонах до глубины в 800—1360 м.

Половина видов *Tendipedidae*, встречающихся в открытом Байкале, пока больше нигде не обнаружена и с большой долей вероятности может рассматриваться как специфически байкальская группа. Ее составляют 5 видов из рода *Sergentia* Kieff., один вид из рода *Micropsectra* Kieff., один вид из рода *Tanytarsus* v. d. Wulp, 3 вида из рода *Orthocladius* v. d. Wulp, и один вид из рода *Diamesa* Meig. Четыре вида, относящиеся к роду *Sergentia* Kieff., в фазе имаго обнаруживают резко выраженные морфологические особенности и образуют особый подрод *Baicalosergentia* Linevitsh. К сожалению, принадлежность личинок соответствующим имаго для видов рода *Sergentia* Kieff. еще не установлена. Для остальных новых и эндемичных видов *Tendipedidae*, за исключением *Orthocladius setosus* sp. n. (in litt.), изучен метаморфоз и установлены некоторые особенности их биологии.

Tendipedidae открытого Байкала могут быть разделены на две основные экологические группы:

1) группу видов, заселяющую каменистую литораль и ограниченную в распространении приблизительно 20-метровой изобатой, и 2) группу видов, обитающую на мягких грунтах Байкала во всех зонах озера до глубины 1360 м, состоящую из компонентов, постепенно замещающих друг друга по мере нарастания глубин. Обращает на себя внимание также отсутствие личинок *Tendipedidae* на каменистых грунтах Байкала на глубине, превышающей 20—25 м.

Первая группа — обитатели каменистой литорали, складывается из разнородных элементов. Ее составляют: 1) новые байкальские виды *Tendipedidae*, близкие к реофильным видам: *Orthocladius gregarius*, sp. n. (in litt.), *Orthocladius compactus*, sp. n. (in litt.), *Orthocladius setosus*, sp. n. (in litt.), *Diamesa baicalensis* Tshern. и *Tanytarsus minutus*, sp. n. (in litt.); 2) обычные реофильные, широко распространенные виды *Orthocladinae*: *Eukiefferiella coerulescens* Kieff., *Diplocladus cultriger* Kieff., *Orthocladias* гр. *olivaceus* Kieff. и 3) реофильные виды *Diamesinae*, в массовом количестве встречающиеся в ручьях и речках, втекающих в Байкал, или живущие в р. Ангаре, но в Байкале обнаруженные в небольшом количестве и только в местах литорали, граничащих с устьями ручьев и рек; таковы *Syndiamesa orientalis* Tshern., *S. angarensis* Linevitsh, *S. subnivosa*, sp. n. (in litt.), и *Diamesa campestris* Edw.

Байкальские виды тендипедид из 1-й группы, за исключением *Tanytarsus minutus*, sp. n., в огромных количествах заселяют камни, поросшие *Ulotrix zonata*, *Draparmaldia* sp. и губками. Обычные реофильные виды *Tendipedidae* встречаются в тех же биотопах, но в значительно меньших количествах. Личинки *Tanytarsus minutus*, sp. n., свойственны особому биотопу каменистой литорали, именно зарослям донных диатомовых водорослей, образующих местами розовато-серый налет на камнях.

Вторая экологическая группа байкальских тендипедид — обитатели мягких грунтов открытого Байкала — складывается почти исключительно из эндемичных видов, родственных, поскольку это удалось установить, лимнофилам олиготрофных озер. Основное ядро этой группы составляют виды рода *Sergentia* Kieff., относящиеся к подроду *Baicalosergentia* с пятью эндемичными видами: *S. baicalensis* Tshern., *S. flavodentata* Tshern., *S. albedentata*, sp. n. (in litt.), *S. brachycephala*, sp. n. (in litt.), и *S. koschawi*

Linevitsh (по имаго: *S. aspidoccephala* Linevitsh, *S. gomphoccephala* Linevitsh, *S. magna* Linevitsh и *S. fuscipennis* Linevitsh). В распределении байкальских видов *Sergentia* Kieff. по зонам озера прослеживается определенная закономерность. В наибольших количествах и чаще всего встречается *Sergentia baicalensis* Tshern. Личинки этого вида обычны на чистых розоватых песках на глубине от 1—1.5 м до 100 м, но особенно характерны для зоны литорали в пределах 5—20 метровой глубины. *Sergentia albodentata*, sp. n., и *S. brachycephala*, sp. n., обнаружены только на песчаных грунтах в открытых бухтах Малого моря, на глубине до 10 м. *Sergentia flavodentata* Tshern., связанная в своем распространении с сероватыми, более или менее заиленными песками, обитает на глубине от 15—20 до 60—70 м. Личинки *S. koschowi* Linevitsh обнаруживаются чаще всего на тонких глубоководных илах на глубине от 100—200 до 860—1360 м. Только в районах Малого моря и Селенгинского мелководия личинки этого вида иногда попадают на меньших глубинах и в ряде случаев были обнаружены на глубине 20 м, но указанные районы Байкала относятся к числу особых районов. Здесь замечен выход на малые глубины не только *Tendipedidae*, но и других глубоководных обитателей Байкала (Базикалова, 1945; Кожов, 1947; Талиев, 1948).

К эндемикам 2-й экологической группы *Tendipedidae*, кроме видов рода *Sergentia*, относятся также *Microspectra baicalensis* Tshern. Этот вид очень широко распространен в Байкале. Личинки его встречаются на всех вариациях мягких грунтов: на чистом песке разной крупности, на заиленных сероватых песках и на тонких сероватых илах на глубине от 1—1.5 м до 100—200 м. Это неизменный спутник байкальского эндемика — полихеты *Manayunkia baicalensis* Nusb. Личинки *Microspectra* встречаются едва ли не в каждой пробе дночерпателя или драги, особенно на мелкозернистых песках на глубине 15—60 м. Очень часто попадают личинки в желудках разных видов байкальских бычков.

В фазе имаго *Microspectra baicalensis* Tshern. близок виду *Microspectra natvigi* Goetgh., описанному из Гренландии (Goetghebüer, 1933), но к сожалению не известному пока по фазе личинки и куколки.

Помимо рассмотренных выше видов, ко 2-й экологической группе байкальских *Tendipedidae* относится также небольшая группа обычных олиготрофно-лимнофильных форм: *Stictochironomus histrio* Fabr., *Prodiamesa olivacea* Meig. *Tanytarsus* gr. *mancus* v. d. Wulp и *Tendipes* (*Limnochironomus*) gr. *tritonus* Kieff., но они встречаются только в бухтах и на глубине, не превышающей 20 м.

2. К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ ФАУНЫ ТЕНДИПЕДИД БАЙКАЛА

Рассмотренные выше экологические группировки тендипедид открытого Байкала формировались, по-видимому, разными и независимыми друг от друга путями. Первая группа видов — обитатели каменистой литорали — имеют очевидную связь с реофильной фауной, населяющей ручьи, реки и другие текущие воды побережья Байкала. Эта группа представляет собою результат, с одной стороны, многовекового пассивного вторжения в Байкал реофильных видов и, с другой стороны, результат активного приспособления реофилов к своеобразным условиям жизни в Байкале.

Вместе с текучими водами (ручьи, реки, родники) в литораль Байкала непрерывно вносятся кладки, личинки и куколки самых разнообразных реофильных видов *Tendipedidae*. Большинство из них, по-видимому, гибнет в Байкале, причем в первую очередь, все фазы развития узко специализированных реофильных видов, личинки которых никогда не

обнаруживаются в Байкале. Незначительные шансы на выживание имеют, вероятно, также неподвижные или мало подвижные фазы развития всех других видов *Tendipedidae*, занесенные в Байкал (кладки и куколки), так как они или выплескиваются на берег и механически повреждаются прибойной волной, или уносятся далеко от берега на большие глубины. Сохраняются в Байкале, по-видимому, только личинки более или менее эврибатных реофилов. Попадая в литораль Байкала, они при благоприятных условиях (на относительно небольших глубинах до 5—15 м) находят термический и газовый режим, а также субстрат (места убежища и источник питания), если и не идентичные исходным (ручьевым, речным), то, до некоторой степени, близкие к ним. Личинки этих видов могут сохраняться в Байкале, развиваться, и, вероятно, благополучно проделывать процесс метаморфоза. Такими именно формами, по-видимому, и являются реофилы *Orthocladius* гр. *olivaceus* Kieff., *Diplocladus cultriger* Kieff., *Eukiefferiella coerulescens* Kieff., постоянно, хотя и в небольших количествах, обнаруживающиеся в составе биоценозов каменистой литорали. Аналогичная, хотя и несколько иная, судьба постигает таких реофилов, как *Syndiamesa orientalis* Tshern., *Syndiamesa subnivosa*, sp. n., *Diamesa campestris* Edw. и др., личинки которых приживаются лишь в ограниченных и определенных участках литорали Байкала, именно, в непосредственной близости от мест впадения в Байкал ручьев и рек. Вся эта довольно разнообразная по составу группа реофилов более или менее успешно завершает в Байкале личиночную фазу развития, но вылетающие имаго этих видов, возвращаясь на берег, находят более благоприятные условия для откладывания яиц и эмбрионального развития в ручьях и речках и возвращаются, таким образом, к исходным биотопам. Могут ли они откладывать яйца в самом Байкале, пока не ясно.

Активное приспособление к условиям Байкала характерно для специфически байкальских видов (*Orthocladus gregarius*, sp. n., *Tanytarsus minutus*, sp. n.), которые благодаря особенностям биологии эмбрионального развития и откладки яиц самками смогли прочно прижиться в Байкале и не возвращаются к реофильным условиям в начале цикла своего развития. Проведенные нами наблюдения подтверждают такое предположение. Наиболее широко распространенными в Байкале и особенно многочисленными в биотопе зеленых нитчатых водорослей являются личинки *Orthocladus gregarius*, sp. n. Самки этого вида откладывают яйца в Байкале в вечерние и утренние часы в более или менее спокойную погоду на поверхность камней, торчащих из воды, удаленных от берега и ритмично омываемых водой. В силу ограниченности благоприятных мест откладки и массовости вида, кладки *Orthocladus gregarius*, sp. n., приобретают коллективный характер. Они представляют собою слизистые лепешки размером 4×6, 3×8 см, имеют толщину около 0.5 см и состоят из массы склеившихся между собою индивидуальных кладок. Большие размеры и большая толщина коллективных кладок, как показали наши наблюдения (на биологической станции в Больших Котах в июле-августе 1949 г.), оказываются необходимыми предпосылками для успешного эмбрионального развития яиц. Благополучно завершают развитие не все яйца коллективной кладки, а только такие, которые попали в наиболее защищенные условия, т. е. в нижние слои коллективной кладки. Поверхностно расположенными кладками они защищены от высыхания и преждевременного смыва волной и вместе с тем хорошо прогреваются. Для развития яиц *Orthocladus gregarius*, sp. n., необходима высокая температура и достаточная освещенность. Части кладок *Orthocladus gregarius*, sp. n., мы помещали в разные условия: в придонные слои Байкала на глубину 10 и 20 м, в слабо освещенный погреб с t° около 10° и в чашки Петри на окна в лаборатории. Оказалось, что яйца, погруженные в Байкал, не

развивались.¹ Яйца, помещенные в условия низкой температуры (10°), развивались медленно (первые личинки вылупились только на 10—11-й день после начала опыта). Приблизительно с одинаковой скоростью (1.5—2 дня) происходило развитие яиц в естественных условиях и в условиях освещенной лаборатории, т. е. при сильном прогреве яиц.

Судьба яиц, смытых волной из коллективных кладок, была установлена просмотром специально взятых в Байкале планктонных фракционных проб (Б. Коты, 27 VII, 31 VII 1949). Оказалось, что яйца *Orthocladius gregarius*, sp. n., рассеялись в Байкале по значительной площади. Они были обнаружены в планктонных пробах, взятых на расстоянии 1.5 км от берега на глубине до 150 м, но во всех случаях были погибшими. Следовательно, успех эмбрионального развития *Orthocladius gregarius*, sp. n., в Байкале определяется оригинальным биологическим приспособлением: коллективным характером кладок.

Иной характер приспособления к развитию в условиях литорали Байкала был обнаружен у вида *Tanytarsus minutus*, sp. n. Самки *T. minutus* откладывают кладки на камнях у уреза воды. Кладки имеют вид микроскопически мелких беловатых комочков, лишенных слизи, и плотно приклеиваются к поверхности влажных камней, а в условиях лаборатории — к стенкам стеклянных аквариумов (кладки с трудом соскребаются с субстрата). Развитие яиц в лабораторных условиях протекает очень быстро. На 2-й—3-й день после откладки отрождаются личинки и вскоре после отрождения оседают на стенки аквариума и на дно, где и фиксируются, оплетаясь паутиной. Быстро наступающая фиксация личинок на субстрате является, по-видимому, приспособлением, предотвращающим снос личинок в несвойственные для вида глубины.

В рассмотренных выше случаях эмбриональное развитие литоральных видов происходит в условиях высоких температур и возможно только в непосредственной близости от берега. В этом проявляется, безусловно, историческая связь литоральных байкальских видов с реофильными видами, кладки которых, как правило, имеют более или менее прикрепленный характер, а самки располагают для откладывания яиц необыкновенно обширной и разнообразной береговой линией. Это же обстоятельство — потребность в высоких температурах и в увлажнении, а не в водной среде для развития эмбрионов — оказывается фактором, ограничивающим распространение литоральных видов байкальских тендипедид за пределы глубины 20—25 м.

Вторая экологическая группа байкальских видов тендипедид несомненно связана в своем происхождении с наиболее типичными представителями из числа олиготрофно-лимнофильных форм. Эта связь, а также дальнейшая судьба лимнофильных видов, вселившихся в Байкал, довольно легко прослеживается на примере рода *Sergentia* Kieff. и может быть истолкована следующим образом.

Род *Sergentia* Kieff., как известно, беден в видовом отношении. В Палеарктике он представлен двумя видами: *Sergentia longiventris* Kieff. и *S. coracina* Zett. Первый вид хорошо известен. Личинки его живут в глубоких холодных горных озерах Западной Европы, Западной и Восточной Сибири, в условиях, не отличающихся по термике и газовому режиму от условий Байкала. Этот широко распространенный палеарктический вид, по-видимому, и явился близким к исходному или исходным видом для байкальских видов рода *Sergentia* Kieff.

Необыкновенная обширность Байкала, разнообразие его глубин и грунтов, новые для вида биоценетические отношения (может быть,

¹ В пробах, опущенных в Байкал 31 VII 1949 на глубину 10—20 м, яйца сохранились в течение 1 месяца. 22 VIII часть яиц была погибшей, но многие оставались живыми в начальных стадиях дробления.

отсутствие тех хищных и конкурентных форм, которые определяли направление естественного отбора для *S. longiventris* Kieff. в обычных олиготрофных озерах) послужили факторами, приведшими к адаптивной радиации вида. Вселившийся в Байкал вид расщепился здесь первоначально по крайней мере на 4 новых вида, распространившихся в Байкале на мягких грунтах в зоне относительно небольших глубин (до 100 м). Эта группа байкальских видов наряду с вновь возникшими признаками (особенности в строении и окраске субментума) сохранила все основные черты исходного вида: крупные глазные пятна, относительно пологую форму дуги субментума, радиальную штриховку пластинок субментума. Наиболее пластичным из новых байкальских видов рода *Sergentia* Kieff, по-видимому, оказался литоральный вид *Sergentia baicalensis* Tshern., далеко превышающий по численности и обширности занятой территории остальные виды. Но завоевание Байкала тендипедидами из рода *Sergentia* Kieff не ограничилось стометровой изобатой. От литорального вида *S. baicalensis* Tshern. отщепилась еще одна ветвь, осваившая мягкие грунты глубоких зон Байкала. Проникновение личинок *Sergentia* Kieff. на большие глубины Байкала было вполне вероятным и даже обязательным при своеобразном характере кладок представителей рассматриваемого рода.

Кладки *Sergentia* Kieff., как это было установлено нами для *Sergentia intermedia* Linevitsh из р. Ангары (Линевич, 1958) и для *S. gomphocephala* Linevitsh из Байкала, имеют характер слизистых шнуров, свертывающихся в рыхлые комочки неправильной формы. Такие кладки сбрасываются самками на поверхность воды и движением волны при наличии сгонных ветров относятся далеко от берега. Кладки постепенно опускаются в придонные слои и благодаря наличию упругой слизи висят над поверхностью дна. При условии крутого уклона дна они, по всей вероятности, могут легко и свободно скатываться в зону абиссали. Суммарный температурный режим в придонных слоях Байкала на больших глубинах не отличается от такового на 60—100-метровой глубине (Кожов, 1947), грунт на больших глубинах — мягкий глубоководный ил, не лишенный органических остатков. Следовательно, возможности развития кладок и личинок *Sergentia* Kieff. на большой глубине Байкала оказывались вполне вероятными. При условии выживания личинок дальнейшее приспособление должно было идти по пути редукции органов зрения, теряющих свою функцию в условиях темноты, и по пути увеличения размеров тела, так как только крупные, сильные особи способны преодолеть большие пространства как в фазе куколки — при всплывании к поверхности воды, так и в фазе имаго — при перелете на берег. Именно эти признаки и оказываются характерными для глубоководного вида *Sergentia koschowi*. Личинки этого вида имеют точечные глаза и большие размеры (20—22 мм). Кроме того, у зрелых личинок *S. koschowi* появляется еще один характерный признак, по-видимому, связанный с повышением активности питания при увеличении размеров тела: у зрелых личинок увеличивается количество зубцов субментума с 14, свойственных виду *S. baicalensis*, до 16, характерных для личинок *S. koschowi*, и изменяется форма субментума. Дуга зубцов становится более крутой, и пластинки субментума опускаются вниз. Так, параллельно с приспособлением к новым, совершенно особым условиям жизни, изменяется общий облик животного.

Изложенное выше гипотетическое соображение о происхождении глубоководного вида *S. koschowi* от литорального байкальского вида *Sergentia baicalensis* находит некоторое подтверждение в анализе одной из особенностей онтогенеза *S. koschowi*, а именно в факте закономерной возрастной изменчивости личинки рассматриваемого вида. При обработке фаунистических сборов по личинкам различных видов рода *Sergentia*

Kieff. из Байкала мы натолкнулись на интересное явление. Часто в одной и той же пробе бентоса обнаруживаются личинки разных возрастов, резко отличающиеся по размерам. Личинки *S. koschowi* во всех исследованных случаях хорошо дифференцируются от большеглазых личинок *Sergentia* Kieff. других видов по редукции глазных пятен; при этом точечные глаза оказываются характерными как для экземпляров популяции, обитающей на относительно небольших глубинах (100—300 м), так и для экземпляров, отловленных на максимальных для вида глубинах (1360 м). Наряду с этим у молодых личинок *S. koschowi* Linevitsh (3—10 мм) мы ни разу не встречали субментума, типичного для зрелых личинок. У личинок 5—10 и даже 15 мм субментум и по количеству боковых зубцов, и по форме напоминает субментум зрелых личинок *S. baicalensis* Tshern. Конечно, это не случайное совпадение и оно может быть истолковано только биологически, именно, как отражение в онтогенезе исторической связи двух рассмотренных видов рода *Sergentia* Kieff., как проявление у личинок *S. koschowi* Linevitsh рекапитуляции. Особое строение субментума у личинок *S. koschowi* на последней стадии развития нам представляется возможным рассматривать как своеобразный «филоэмбриогенез» типа анаболии (Северцов, 1939).

В проблеме происхождения фауны и флоры Байкала разрешенными, по-видимому, являются два принципиальных вопроса. Вопрос о гетерогенности и разновременности вселения в Байкал предков современных его обитателей (Берг, 1922; Верещагин, 1940; Мартинсон, 1951; Кожов, 1958) и вопрос об аутохтонном характере их эндемизма. Глубина эндемизма байкальских животных (выраженная степенью систематического ранга) и амплитуда дивергенции тех или других форм одними исследователями Байкала (М. М. Кожов) связываются с длительностью процесса формирования рассматриваемых объектов в особых условиях Байкала, другими авторами (В. Ч. Дорогостайский, Д. Н. Талиев) объясняются ускоренными темпами эволюции видов, вселившихся в Байкал. Формирующим фактором одни авторы (Г. Ю. Верещагин) считают комплекс специфических абиотических условий, тогда как другие исследователи (Д. Н. Талиев) причину повышенной интенсивности процесса видообразования видят главным образом в биотических условиях, наличии обширных незанятых пространств и свободных экологических ниш, в новых, слагавшихся в самом Байкале, биоценологических отношениях.

Современную фауну Байкала М. М. Кожов (1958) делит на 5 генетических комплексов: 1) сибирский лимнофильный комплекс, куда он относит виды животных, обитающих ныне в мелководных евтрофных озерах побережья Байкала и характерных для прибрежно-соровой зоны Байкала; 2) сибирский лимнореофильный комплекс, т. е. группу мало измененных выходцев из олиготрофных озер и текучих вод, распространенных в Байкале, по преимуществу, в зоне литорали; 3) древнеголарктический комплекс — потомков обитателей третичных водоемов голарктики, представленных в Байкале эндемичными и глубокоэндемичными формами; 4) древний Центральноазиатский комплекс — потомков обитателей крупных бассейнов Центральной и Восточной Азии, почти утративших связь с исходными формами и представленных в Байкале наиболее глубокими эндемиками, и 5) комплекс выходцев из Северного Ледовитого океана. Формы животных 3-го и 4-го комплекса, по Кожову, составляют основную группу глубоководных обитателей Байкала, но распространены они и в других зонах озера.

Тендипедиды открытого Байкала отнесены Кожовым ориентировочно ко второму генетическому комплексу, т. е. в группу сибирских лимнорео-

филов, не приобретших в Байкале резко выраженных черт эндемизма. Рассмотренные выше результаты изучения тендипедид оз. Байкал стоят в некотором противоречии с приведенной выше точкой зрения Кожова.

Специфически байкальские тендипедиды действительно обнаруживают связь, с одной стороны, с реофильными видами — это жители каменистой литорали, ограниченные в своем распространении 20—25-метровой изобатой и характеризующиеся слабо выраженными признаками эндемизма (эндемичные виды) и, с другой стороны, они связываются через род *Sergentia* Kieff. с наиболее типичными из современных, — лимнофилами глубоких олиготрофных озер, представленными в Палеарктике двумя ныне известными видами рода *Sergentia* Kieff. Род *Sergentia* Kieff. в условиях Байкала очень широко распространен, встречается во всех зонах, озера, включая абиссаль, и представлен в Байкале эндемичным подродом *Baicalosergentia* с пятью видами. Следовательно, 2-я экологическая группа форм тендипедид — потомки лимнофилов глубоких олиготрофных озер — прошла в Байкале особый путь дивергентной эволюции, приведший в итоге к обособлению байкальских *Sergentia* Kieff. в особый богатый видами подрод.

Этот факт заставляет с осторожностью трактовать глубину эндемизма как прямую функцию древности вселения. По-видимому, глубина эндемизма байкальских животных определяется не только фактором времени, что безусловно правильно, но и биологическими особенностями вселившихся видов.

Относительно ограниченное количество эндемичных видов *Tendipedidae* в Байкале и относительная бедность видового состава, при наличии необычайно широкого размаха адаптивных возможностей семейства (подтверждением чему служит повсеместное распространение тендипедид и обитание их личинок в самых разнообразных экологических условиях: моря, реки, озера, родники, горячие источники, болота, влажная почва и т. д.) свидетельствуют о краткости времени обитания этой группы беспозвоночных в Байкале. Разница в степени эндемизма и в распространении двух экологических групп тендипедид в Байкале (обитателей каменистой литорали и псаммофилов) говорит о зависимости эндемизма и радиации видов, не только от длительности эволюции в условиях изоляции, но и от разных темпов эволюции, определяющейся биологическими особенностями вселившихся видов.

ВЫВОДЫ

1. В работе обосновывается разделение тендипедид Байкала на 2 экологических группы: 1) группу видов, обитающую в каменистой литорали и ограниченную в распространении глубиной 20—25 м, и 2) группу псаммофильных видов, обитающих во всех зонах озера, включая абиссаль.

2. Первую экологическую группу составляют реофильные формы и специфически байкальские виды тендипедид близкие к реофилам. Вторая экологическая группа тендипедид Байкала сформировалась за счет наиболее типичных лимнофилов глубоких горных озер и характеризуется более ярко выраженными признаками эндемизма по меньшей мере подродового ранга.

3. Глубина внедрения тендипедид в фауну Байкала определяется биологическими особенностями вселившихся видов.

4. Относительная бедность видового состава тендипедид Байкала и ограниченное количество эндемичных видов свидетельствуют об относительной молодости фауны тендипедид Байкала.

ЛИТЕРАТУРА

- Базикалова А. Я. 1945. Amphipoda оз. Байкал Тр. Байкальск. лимнол. ст., XI: 1—440.
- Базикалова А. Я. 1951. Морфологические особенности молодых стадий Байкальских амфипод. Тр. Байкальск. лимнол. ст., XIII: 120—230.
- Базикалова А. Я. 1954а. Возрастные изменения некоторых видов рода *Acanthogammarus*. Тр. Байкальск. лимнол. ст., XIV: 327—354.
- Базикалова А. Я. 1954б. Некоторые данные по биологии *Acanthogammarus grewingkii*. Тр. Байкальск. лимнол. ст., XIV: 312—326.
- Берг Л. С. 1922. Фауна Байкала и ее происхождение. Климат и жизнь, М: 28—53.
- Верещагин Г. Ю. 1935. Два типа биологических комплексов в Байкале. Тр. Байкальск. лимнол. ст., VI: 199—212.
- Верещагин Г. Ю. 1940. Происхождение и история Байкала, его фауна и флора. Тр. Байкальск. лимнол. ст., X: 73—239.
- Гаврилов Г. Б. 1949. К вопросу о времени размножения амфипод и изопод оз. Байкал. ДАН СССР, XIV, 5: 739—742.
- Дорогостайский В. Ч. 1923. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал. Сб. тр. професс. и преподават. Иркутск. гос. ун-в., IV: 3—31.
- Кожов М. М. 1928. Биология размножения моллюсков. Изв. Биол.-геогр. инст. при Иркутск. гос. ун-в., IV, 1: 81—98.
- Кожов М. М. 1941. Морфологические исследования байкальских моллюсков. Зоол. журн., XXI, 4—5: 538—534.
- Кожов М. М. 1945. Морфологические исследования байкальских моллюсков. Зоол. журн., XXIV, 5: 277—290.
- Кожов М. М. 1947. Животный мир озера Байкал. ОГИЗ, Иркутск: 1—303.
- Кожов М. М. 1951. К морфологии и истории байкальских эндемичных моллюсков сем. *Baicaliidae*. Тр. Байкальск. лимнол. ст., XIII: 93—119.
- Кожов М. М. 1958. О генезисе основных экологических комплексов в современной байкальской фауне. Изв. Биолого-геогр. инст. при Иркутск. гос. ун-в., XVII, 1—4: 68—82.
- Леванидова И. М. 1948. К вопросу о причинах несмешиваемости байкальской и палеарктической фаун. Тр. Байкальск. лимнол. ст., XII: 57—81.
- Линевич А. А. 1948. Материалы к познанию личинок *Tendipedidae* из оз. Байкал. Изв. Биолого-геогр. инст. при Иркутск. гос. ун-в., X, 2: 100—103.
- Линевич А. А. 1958. Новый вид комаров рода *Sergentia* Kieff. (Diptera, *Tendipedidae*) из реки Ангара. Энт. обзор. XXXVII: 196—199.
- Линевич А. А. 1959. Новые виды комаров семейства *Tendipedidae* (Diptera) из оз. Байкал. Энт. обзор., XXXVIII, 1: 238—242.
- Мартинсон Г. Г. 1951. Третичная фауна моллюсков Восточного Прибайкалья. Тр. Байкальск. лимнол. ст., XIII: 5—92.
- Потакуев Я. Г. 1954. Питание планктоноядных рыб Байкала. Автореф. диссерт., Иркутск. гос. ун-в.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции, т. V.: 372—456.
- Талиев Д. Н. 1940. Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории байкальской фауны. Тр. Байкальск. лимнол. ст., X: 241—355.
- Талиев Д. Н. 1948. К вопросу о темпах и причинах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei*. Тр. Байкальск. лимнол. ст., XII: 107—155.
- Черновский А. А. 1949. Определитель личинок комаров семейства *Tendipedidae*. Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. инст. АН СССР, 31: 1—186.
- Goetghebuer M. 1933. Zoological Results of the Norway Scientific Expedition to East-Greenland, II: 19.
- Goetghebuer M. 1937—1954. In: E. Lindner. Die Fliegen der palaearktischen Region (*Tendipedinae*, 13c: 1—168; *Diamesinae*, 13d: 1—28; *Orthocladiinae*, 13g: 1—208).

Иркутский государственный
медицинский институт,
Иркутск.

SUMMARY

The problem of the formation of the tendipedide fauna of Baikal has not been cleared up hitherto. The investigation has ascertained that in Baikal, including its inshore zone, were found nearly 60 species of tendipedides. In open Baikal 22 species live of which 11 species have been found nowhere besides Baikal.

Tendipedides of open Baikal may be divided into two ecological groups: the group of species, inhabiting stony intertidal zone at the depth up to 20—25 m, and the group of psammophilic species which occur in all zones of the lake up to the depth of 1000 m. The first group is represented by reophilic species and by baikal species allied to reophilic ones (*Diamesa baicalensis* Tshern., *Orthocladius gregarius*, sp. n., *Tanytarsus minutus*, sp. n., *Diplocladius cultriger* Kieff., *Eukiefferiella coerulescens* Kieff. and oth.). The second group includes 5 species of the endemic subgenus *Baicalosergentia*, *Micropsectra baicalensis* Tshern. and some common cold-loving limnophilic forms living in Baikal at the depth up to 20 m.

The mentioned ecological groups of tendipedides were formed in Baikal by different independent ways, determined by biological characters of the settled species. Baikal littoral species lay fixed clutches and need high temperatures for embrional development, and consequently at the beginning of the cycle of development are closely connected with the shore. That is why in littoral baikal species evidently expressed signs of endemism are not to be found.

The species of the genus *Sergentia* Kieff, which are typical representatives of the second ecological group, fling down free clutches, sinking into bottom layers of Baikal at different depths, and do not need high temperatures for accomplishment of embrional development. When possessing a vast area, various depths and soils of Baikal the descendants of the initial limnophilic species of the genus *Sergentia* Kieff. widely settled in Baikal and under the conditions of new biocenotic relations (a special complex of predatory competitive forms etc.) diverged in Baikal and formed in it an endemic subgenus *Baicalosergentia*.
