

**Успехи современной биологии**

**Том XXVII, № 1, 1949**

**Я. А. Бирштейн**

**НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ  
ПРЕСНОВОДНОЙ ФАУНЫ**

## НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ПРЕСНОВОДНОЙ ФАУНЫ

Я. А. БИРШТЕЙН (Москва)

Проблемы происхождения и эволюции пресноводной фауны остаются почти не освещенными в литературе последнего времени. Первая из них обсуждалась главным образом во второй половине XIX в. и в самом начале XX в. (Martens, 1858; Чернай, 1870; Sollas, 1883—1887; Pelseneer, 1905). Более новые исследователи возвращались к ней лишь попутно, стремясь увязать результаты своих экспериментов с выводами того или другого из старых авторов (Schlieper, 1929; Needham, 1930; Panikkar, 1940) или указывая на возможность использования отдельных зоогеографических данных для будущего решения всей проблемы происхождения пресноводной фауны (Державин, 1924; Бирштейн, 1935). Кроме того, высказывались умозрительные гипотезы о соотношениях пресноводной, морской и почвенной фаун (см. Берг, 1947). Что касается выяснения особенностей эволюции пресноводной фауны, то после чрезвычайно важных замечаний Дарвина, отметившего характерные особенности эволюции пресноводных организмов, этот вопрос почти не привлекал к себе внимания.

### I

Наука не располагает еще достаточными данными для категорического решения вопроса о том, следует ли считать морскую фауну исходной для фауны пресных вод, как полагает подавляющее большинство авторов, или наоборот, как думает Кларк (Clark, 1927), или обе эти фауны происходят от почвенной, как это считает Берг (1947). Во всяком случае общепризнанным является очень давнее заселение океана организмами, стоявшими на низких ступенях эволюционного развития. Мы не знаем, в какой среде зародилась жизнь, но мы твердо уверены в том, что развились она в океане и именно там сформировались почти все ныне существующие крупные систематические группы.

Как известно, в кембрии существовали все типы беспозвоночных, причем все они, за исключением представителей класса *Megostomata*, обитали в море. Что касается *Megostomata*, то, даже если принять доводы в пользу пресноводного образа жизни древнейших из этих членистононгих, все же следует иметь в виду их несомненное происхождение от чисто морских форм — трилобитов. То же относится и к растениям: в докембрии и кембрии известны остатки только морских растений (Давиташвили, 1943). Во многих случаях палеонтология дает прямые указания на исходно морской характер многих современных пресноводных групп. Так, например, исключительно пресноводные ныне листоногие в кембрийский период обитали только в море; согласно Динеру (1934), для всех пресноводных родов пластинчатожаберных (кроме Unionidae) «...мы можем с большой долей вероятности установить как их отношение к морским группам, так и время их поселения в пресные воды».

По подсчетам Зенкевича, половина (31) современных классов животных обитает исключительно в море, 7 классов живет главным образом в море и 2 класса представлены как пресноводными, так и морскими формами; в пресной воде известно всего 2 класса животных, совсем или почти совсем чуждых морю (амфибии и насекомые). Из всей массы пресноводных первичноводных многоклеточных можно допустить возникновение в пресной воде только двух классов — коловраток и пиявок. Однако и те и другие представлены и в море, где, между прочим, обитает высокоспециализированный отряд коловраток *Seisonidea* и многочисленные пиявки из сем. *Ichtyobdellidae*. Именно это семейство Апати (*Apathy*, 1888) считал исходным для всего класса; его мнение не разделяется современными авторами, но морской генезис пресноводных *Ichtyobdellidae* находит подтверждение во взглядах Лукина (1936), приписывающими морское происхождение наиболее широко распространенному в пресных водах представителю этого семейства — *Piscicola geometra*. Поэтому кажется преждевременным категорически считать родиной коловраток и пиявок пресные воды только на основании их многочисленности в пресной воде.

Согласно Ромеру и Грову (*Roemer a. Grove*, 1935), в пресной воде возникли рыбы. Но в последней своей работе (1946) Ромер утверждает, что современные пресноводные рыбы представляют собой реэмигрантов из моря, «куда их предки мигрировали в раннемезозойское время и лишь позже вернулись в пресные воды».

Таким образом, не предрешая решения вопроса об исходной среде возникновения жизни, можно принять, что современная пресноводная первичноводная фауна происходит от морской, поскольку это соответствует всем имеющимся палеонтологическим и фаунистическим данным.

## II

Для того чтобы проанализировать, при каких условиях, каким образом и когда происходило формирование пресноводной фауны, следует прежде всего установить, насколько она самостоятельна и насколько резкая грань отделяет ее от морской. Соответствующих материалов в литературе нет. Все авторы, касавшиеся вопроса о происхождении пресноводной фауны, принимали ее полную оторванность от морской как нечто данное и не подлежащее обсуждению.

Только один из первых исследователей этой проблемы, харьковский зоолог А. Чернай (1870) попытался определить степень общности морской и пресноводной фауны, причем пришел к весьма интересным выводам: «...морская вода предшествовала, при развитии земли, пресной, и в ней успела развиться многообразная жизнь из всех главных отделов животных беспозвоночных прежде, чем образовались на суше пресноводные вместилища. С появлением рек, обитатели моря, в особенности прибрежные, стали входить в устья их... Виды животных, общие морю и пресной воде, доказывают, что и ныне подобное переселение совершается, хотя, может быть, в более ограниченных размерах, следствие большего преобладания суши от произошедших наносов минеральных веществ... Родовое сходство многих пресноводных животных с морскими также говорит в пользу того, что они отдаленные выходцы из моря, изменившиеся впоследствии».

Эти положения, в том числе представление о постепенном замедлении процесса внедрения морской фауны в пресные воды, оказываются вполне приемлемыми и с современной точки зрения, если не считаться с наивным объяснением причины затухания миграции морских организмов в пресные воды. Однако общая картина, правильно нарисованная Чернаем почти 80 лет тому назад, сейчас может быть несколько детализирована.

Используя в качестве исходного материала общеизвестные сводки по общей зоологии («Руководство по зоологии», т. I и II; *Handbuch der Zoologie*) и некоторые более специальные работы (соответствующие выпуски «Фауны СССР», определители организмов пресных вод СССР, главы из «Жизни пресных вод СССР», Thiele, 1929—1935) с дополнениями, взятыми из периодических изданий, я попытался определить степень обособленности пресноводной фауны от морской для различных групп свободно живущих многоклеточных первичноводных беспозвоночных. За меру близости между пресноводной и морской фаунами я принимаю процент семейств и родов, объединяющих наряду с пресноводными также морские роды и виды, ко всем семействам и родам, обитающим в пресной воде. Такие общие морю и пресной воде семейства и роды я именую для краткости «разноводными», заимствуя этот термин у Кесслера, употреблявшего его в несколько ином смысле. Эндемичная каспийская фауна причислена мною к морской, все соловноводные роды, если они не представлены в пресных водах, также сочтены морскими. Результаты соответствующих подсчетов сведены в нижеследующую таблицу (табл. 1):

Таблица 1

Группа	Общее число зарегистрированных в пресной воде		Из них разноводных		То же в %	
	семейств	родов	семейств	родов	семейств	родов
Губки . . .	2(3?)	10	0	0	0	0
Кишечнополостные .	4	8	0	0	0	0
Ресничные черви .	18	114	10	17	55	15
Нематоды .	7	21	5	2	71	10
Немертины .	1	1	1	1	100	100
Гастротрихи .	5	13	1	5	20	31
Коловратки .	19	100	4	4	21	4
Камптоzoa .	1	1	0	0	0	0
Многощетинковые черви .	6	11	6	9	100	66
Малощетинковые черви .	9	85	3	8	33	9
Пиявки .	5	34	2	0	40	0
Мшанки . . . .	8	15	1	1	12	7
Брюхоногие моллюски .	12	127	7	5	58	4
Пластиначатожаберные .	14	108	4	6	28	6
Ветвистоусые ракообразные .	8	36	1	2	12	6
Веслоногие ракообразные .	15	53	11	17	73	33
Бокоплавы .	12	28	10	15	83	53
Равноногие .	11	33	8	14	73	43
Мизиды .	2	15	1	9	50	60
Кумаци .	4	6	4	6	100	100
Десятиногие ракообразные .	11	57	6	10	55	17

Произведенные расчеты наглядно показывают, что степень разобщенности морской и пресноводной фаун для различных групп животных выражается показателями совершенно разного значения. При этом, если не принимать во внимание нехарактерных для пресноводной фауны групп, представленных в пресной воде очень ограниченным числом видов, к тому же мало распространенных и не достигающих сколько-нибудь значительного количественного развития (немертины, Камптоzoa, многощетинковые), то замечается одно общее правило, которое, по аналогии с правилом Мартенса, может быть сформулировано следующим образом: сходство между пресноводной и морской фаунами для много-

клеточных первичноводных беспозвоночных тем больше, чем выше систематическое положение данной группы, т. е. возрастает вверх по системе. В самом деле, пресноводная и морская фауны низко организованных двуслойных животных — губок и кишечнополостных — полностью разорваны. Для червей и моллюсков можно отметить в круглых цифрах от 20 до 50% разноводных семейств (исключение — нематоды) и менее 10—15% разноводных родов (исключение — *Gastrotricha*); к этой же группе примыкают примитивные низшие ракообразные — ветвистоусые. Наконец, для веслоногих и высших ракообразных характерно более 50% разноводных семейств и более 15% разноводных родов. Полученные показатели еще нуждаются в уточнении, а возможно, и в исправлении при учете более полных фаунистических списков, но мне кажется, что все вероятные поправки не опровергнут основного высказанного здесь положения. Оно, разумеется, вполне гармонирует с общим представлением об известном соответствии между высотой организации животных и разнообразием условий среды, в которых они могут обитать.

Анализ полученных данных позволяет сделать еще один вывод общего значения. Нетрудно заметить, что в общем наиболее богаты видами те пресноводные группы (семейства, роды), которые в наибольшей степени оторваны от морской фауны, что в большинстве случаев приходится относить за счет произошедшего в пресной воде видообразования. Это обстоятельство было в свое время подмечено А. Чернаем и может с полным правом именоваться «правилом Черная». Для поставленных здесь задач оно имеет значение потому, что еще резче подчеркивает различия между пресноводной и морской фаунами тех групп, которые не могут менять среду обитания.

Как бы ни колебалась степень общности морской и пресноводной фаун в зависимости от систематического положения той или другой группы, но в целом пресноводная фауна оказывается достаточно резко обособленной от морской и смешиваются они в ничтожной мере.

### III

Каковы причины несмешиваемости пресноводной и морской фаун? Один из первых авторов, ставивших перед собой этот вопрос,—Мартенс (*Martens*, 1858) обращал внимание на трудности адаптации морских животных к неблагоприятным условиям существования в пресноводных водоемах, в частности на их недолговечность (высыхание) и замерзание. Соллэс (*Sollas*, 1883) считал основным препятствием, не дающим проникать в пресные воды морским животным, наличие у них пелагических личинок, сносимых в море течением рек; по его мнению в пресных водах обитают только формы, лишенные пелагических личинок.

Указанные этими авторами причины имеют, несомненно, известное значение, однако не они должны считаться основными. В самом деле, как указывает и сам Мартенс, в тропиках пресноводные водоемы не замерзают, реки вообще не высыхают в течение весьма продолжительного времени. Соображениям Соллэса противоречит существование пресноводного планктона и некоторых донных животных, имеющих пелагических личинок (креветки, *Dreissena* и др.). Если Мартенс преувеличивает значение стоячих водоемов и недооценивает роль текучих вод, то Соллэс поступает как раз наоборот, не принимая во внимание широкого распространения стоячих пресноводных водоемов.

Основным фактором, разграничитывающим пресноводную и морскую фауны, является, конечно, различие в солености сред их обитания. Вопрос о том, насколько непреодолима солевая грань между пресной и морской водой, ставился экспериментально еще с начала XIX в., когда несколько исследователей пыталось постепенно приучить морских жи-

ьотных к пониженной солености и таким образом заставить их в ряду поколений превратиться из морских в пресноводных организмов (Veidant, 1818).

Полевые наблюдения над зонами смешения пресноводной и морской фаун привели к выводам о ведущей роли пассивного приобретения эвригалинности животными при опреснении обширных участков морских прибрежий и отдельных отчленившихся от моря водоемов (Pelseneer, 1905; Marschall, 1883). Полученные результаты весьма интересны, но они не могут объяснить, почему одни организмы приобретают способность существовать в пресной воде, а другие, живущие в том же месте,— нет.

Разгадку этого вопроса следует искать в физиологическом воздействии на морских животных пониженной солености, причем можно предполагать влияние как суммарной солености, выражющейся в показателях осмотического давления, так и отдельных ингредиентов, которыми различаются морская и пресная вода. Так, например, Нидгем (Needham, 1930) отмечает значительно меньшее содержание в пресной воде фосфора, потребляемого в большом количестве дробящимися яйцами морских животных. Недостатком фосфора в пресных водах Нидгем объясняет многочисленные случаи способности только взрослых животных морского происхождения жить в пресной воде не размножаясь, так как их яйца не могут развиваться при столь низком содержании фосфора. Шлипер указывает на затрудненные условия дыхания в пресной воде по сравнению с морской из-за преобладания в пресной воде бикарбонатов, не связывающих углекислоту, в то время как в морской воде содержатся преимущественно монокарбонаты, реагирующие с углекислотой. Отсюда Шлипер делает вывод о большей легкости перехода в пресную воду форм, способных ускорять процесс своего дыхания, к которым он относит рыб и ракообразных. По этому поводу следует заметить, что и другие организмы, в частности моллюски, также могут регулировать интенсивность газообмена, и соображениями Шлипера нельзя объяснить их меньшую приспособленность к обитанию в пресной воде по сравнению с рыбами и ракообразными. Не помогают здесь и данные Нидгема, поскольку он не разъясняет, нуждаются ли в одинаковой степени все животные в фосфоре, или рыбы и ракообразные оказываются в этом отношении в преимущественном положении.

#### IV

Гораздо более определенные выводы удается сделать при учете реакции организмов на общую соленость. Особое значение в этом отношении приходится придавать соотношению осмотического давления полостной жидкости и среды обитания тех или иных организмов. Способность к активной осморегуляции, т. е. к поддержанию внутреннего осмотического давления на известном уровне, более или менее независимом от осмотического давления наружной среды, согласно Шлиперу (Schlieper, 1929, 1933, 1935), является основным условием, позволяющим морским животным обитать в опресненных водах. Наряду с этим Шлипер указал на наличие некоторых эвригалинных морских животных, лишенных органов, осуществляющих процесс осморегуляции, как, например, *Asterias rubens*. Таким образом Шлипер доказал весьма важный факт: отсутствие резкой грани в отношении осморегуляционных способностей между пресноводными и морскими беспозвоночными. До него в литературе господствовало представление об обязательной изотоничности морских беспозвоночных и гипертоничности пресноводных, сформулированное в свое время Боттаци (Bottazzi, 1908) и вошедшее во все сводки по физиологии.

Поднятые Шлипером вопросы породили длинный ряд исследований осморегуляции солоноватоводных и отчасти пресноводных животных. Наличие хороших сводок результатов этих исследований (Schlieper, 1935; Krogh, 1939; Beadle, 1943)<sup>1</sup> избавляет меня от необходимости подробно на них останавливаться. Важно отметить, что основное направление, в котором работали многочисленные иностранные авторы, вело к выяснению механизма осморегуляционного процесса, т. е. преследовало чисто физиологические цели. Особенно много внимания уделялось проблеме проницаемости покровов тела (Bethe, 1928, 1930; Bethe и Berger, 1931; Beadle, 1937; Robertson, 1937, и др.) и связанной с этим способности регуляции минерального состава крови (Bialaszewicz, 1932; Scholles, 1933; Bogucki, 1934; Krogh, 1939, и др.), а также морфологии экскреторных органов в связи с их функцией (Schwabe, 1933; Peters, 1935) и, наконец, вопросам энергетики осморегуляционного процесса (Schlieper, 1930, 1936; Pieh, 1936; Claus, 1937, и др.). При этом основным объектом исследования служили ракообразные и отчасти насекомые; по другим водным беспозвоночным сделано чрезвычайно мало.

Для наших целей важно не столько знание деталей физиологии процесса осморегуляции, сколько самая общая сравнительная характеристика осморегуляторных способностей разных групп беспозвоночных в связи с их различной способностью переходить из моря в пресную воду.

На более совершенную осморегуляцию ракообразных по сравнению с червями указывал еще Шлипер. Л. Зенкевич (1938) также отметил, что «полихеты значительно уступают ракообразным по своим осморегуляторным способностям». Сходные высказывания можно найти и у других авторов. Но все они интересовались больше различиями осморегуляторных способностей в пределах одной группы животных в зависимости от разной степени эвригалинности тех или иных ее представителей, чем такими различиями между крупными систематическими группами. На эту сторону вопроса впервые обратили внимание Г. М. Беляев и я (1940) во время наших работ на Каспийском море. Мы исследовали соотношение внутреннего и внешнего осмотического давления для 3 видов десятиногих, 2 видов бокоплавов, 1 вида пластинчатожаберных и 1 вида Chironomidae и, сопоставив полученные данные с имеющимися в литературе указаниями, установили, что для каждой изученной в этом отношении крупной группы эвригалинных беспозвоночных характерен свой специфический тип осморегуляторного процесса. Впоследствии мы подтвердили справедливость выясненного нами типа для бокоплавов на материале из дельты Волги (Беляев и Бирштейн, 1944) и я, в сотрудничестве с А. Я. Базикаловой и Д. Н. Талиевым (1946), — на богатом материале из оз. Байкал. При работе на Байкале я имел возможность убедиться в справедливости также типа, установленного нами для моллюсков.

На основании полученных нами и приведенных другими авторами данных можно пока установить следующие основные типы осморегуляторного процесса у различных солоноватоводных животных:

1. Декаподный тип. Десятиногие ракообразные пресных и солоноватых вод обладают способностью сохранять более или менее постоянное внутреннее осмотическое давление независимо от солености среды обитания, т. е. могут считаться гомойосмотичными. На графике соотношения внутреннего и наружного осмотического давления это выражается линией с более или менее горизонтальным ходом без ярко выраженных переломов, направленной под некоторым характерным для каждого вида углом к диагонали графика и пересекающейся с последней при высоких показателях солености, что соответствует моменту пе-

рехода животных в состояние гипертонии. Мы (Беляев и Бирштейн, 1940) получили такую кривую для каспийских *Astacus pachyurus*, *A. leptodactylus caspius* и *Leander adspersus*, Л. Зенкевич (1938) и позже Пора (Pora, 1929) — для черноморских *Carcinus maenas* и *Pachygrapsus magmoratus*, Дэкин и Эдмондс (Dakin a. Edmonds, 1931) — для австралийского *Halaecium cardiformis*, Дюваль (Duval, 1927) — для *Potamon*, Паниккар (Panikkar, 1941) — для атлантических *Palaemonetes varians*, *Leander serratus*, и т. д.

2. Амфиподный тип. Организмы более или менее гомойосмотичны при сравнительно низкой солености и пойкилосмотичны, но гипертоничны при более высокой солености. Кривые соотношения внутреннего и внешнего осмотического давления имеют горизонтальный или близкий к горизонтальному ход только в левой части графика, а при известной солености образуют резкий перелом, после которого идут параллельно (у ponto-каспийских форм) или под углом (у байкальских форм) к диагонали графика. Мы обнаружили этот тип осморегуляции у каспийских *Dikerogammarus haemobaphes* и *Niphargoides maeoticus*, волжских *N. robustoides*, *N. obesus* и *Corophium chelicorne* (Беляев и Бирштейн, 1940, 1944), байкальских *Eulimnogammarus verrucosus*, *E. cyanus*, *Carinogammarus*, *Pallasea cancelloides*, *Odontogammarus pulcherrimus* и *Gmelinoides fasciatus* и широко распространенного в пресных и отчасти солоноватых водах *Gammarus lacustris* (Базикарова, Бирштейн и Талиев, 1946).

3. Аннелидный тип. Животные пойкилосмотичны и почти изотоничны при всех соленостях. Лишь на очень небольшом отрезке солевой шкалы наблюдается состояние гипертонии. Мало изученный тип осморегуляции, о котором можно судить главным образом по данным Зенкевича (1938) и отчасти Бидля (Beadle, 1943) и нашим (не опубликовано). Такой тип осморегуляции обнаружен Зенкевичем у черноморских *Nereis diversicolor*, *N. cultifera*, *Nephthys hombergi*, *Arenicola grubei* и нами у байкальского *Lamprodilus wagneri*.

4. Моллюсковый тип. Животные полностью пойкилосмотичны и гипертоничны лишь в очень слабой степени, т. е. почти неспособны к активной осморегуляции. Соотношение между внутренним и наружным осмотическим давлением выражается прямой линией, параллельной диагонали графика и иногда сливающейся с нею вблизи верхней солевой границы существования данного вида. Мы констатировали этот тип у каспийского *Cardium edule*, Зенкевич — у черноморского *Pecten ponticus*, он же и Карпевич — у черноморской и азовской *Syndesmya ovata*, Базикарова, Талиев и я — у байкальских *Benedictia baicalensis*, *Baicalia herderiana* и, наконец, *Limnaea augicularia*. По нашим с Беляевым предварительным данным, также осморегулируют *Anodonta*.

По всей вероятности, этими типами не исчерпывается все многообразие способов осморегуляции в животном мире и возможно, что другие крупные систематические группы обладают каждой своим специфическим типом осморегуляции. Имеющиеся литературные данные позволяют добавить несколько дополнительных сведений по другим группам животных.

Среди пресноводных простейших, наряду с формами, обладающими пульсирующими вакуолями и, следовательно, способными к активной осморегуляции, существуют некоторые виды инфузорий, лишенные органоидов осморегуляции и, очевидно, пойкилосмотичные (Herfs, 1922). Кишечнополосные пойкилосмотичны, лишены осморегуляторных органов, но в пресной воде слабо гипертоничны (Palmherst, 1933). Ресничные черви пойкилосмотичны, если судить по изменению их веса при помещении животных в различную соленость (Pantin, 1931). Надо думать, что *Cladocera* также пойкилосмотичны, так как осмотическое давление этих ракообразных в пресной воде, как показал еще Фриче (Fräische,

1917) для *Daphnia magna*, весьма низкое и, кроме того, подвержено значительным колебаниям. Среди позвоночных круглоротые, судя по экспериментам с *Polystotrema stouti* (Bond, Cary a. Hutchinson, 1932), в море изотоничны, хрящевые рыбы тоже в море почти изотоничны, а в пресной воде гипертоничны, и, возможно, пойкилосмотичны. Наконец, костистые рыбы и все выше стоящие группы строго гомойосмотичны.

Таким образом в пресных и солоноватых водах обитают организмы с весьма разнообразными осморегуляторными способностями — от строго гомойосмотичных до полностью пойкилосмотичных, с многими промежуточными типами. Тем самым теряют смысл широко распространенные схемы, согласно которым все пресноводные организмы гомойосмотичны, солоноватоводные также гомойосмотичны или пассивно пойкилосмотичны, а морские, за исключением хордовых, — пассивно гомойосмотичны (см., например, Harms, 1934).

Анализируя приведенные данные, можно сделать еще один очень важный вывод, впервые сформулированный Беляевым и мною в 1940 г. Очевидно, эвригалинность животных вырабатывается разными путями, из которых удается пока указать два основных — усовершенствование осморегуляторных способностей, причем ткани организма продолжают существовать при постоянной солености, и приспособление тканей организма к различной солености омывающей их полостной жидкости, т. е. приобретение эвригалинности самими тканями. По первому пути пошли все гомойосмотичные, по второму — все пойкилосмотичные в пресной и солоноватой воде животные. К сходным выводам пришел впоследствии независимо от нас Бидль (Beadle, 1943)<sup>2</sup>.

При этом следует иметь в виду, что адаптация к существованию в различной солености не может быть сведена только к осморегуляции. Громадное значение приобретает и другая сторона той же проблемы, ча важности которой особенно настаивает Крог (Krogh, 1939), а именно способность организма усваивать соли, растворенные в окружающей среде. Кроме того, надо учитывать и способности к регуляции минерального состава крови. Не входя здесь в обсуждение соответствующих данных, отмечу только, что по содержанию калия и магния полостная жидкость гомойосмотичных ракообразных в большей степени отличается от окружающей среды, чем полостная жидкость пойкилосмотичных червей и моллюсков (Bethe ц. Berger, 1931), и, вообще говоря, усвоение солей из окружающей среды и регуляция минерального состава полостной жидкости тесно связаны с осморегуляторными способностями.

Гораздо важнее остановиться на весьма интересном соответствии, которое удается установить между степенью разобщенности морской и пресноводной фауны и осморегуляторными способностями различных групп животных. Сводка изложенных выше данных по этим разделам может быть представлена в виде таблицы 2.

Табл. 2 достаточно ясно показывает, что разрыв между пресноводной и морской фаунами тем больше, чем менее совершенны осморегуляторные способности той или другой группы животных. Иными словами, в настоящее время переход пойкилосмотичных организмов из моря в пресные воды оказывается весьма затрудненным. Действительно, на примере многих солоноватоводных пойкилосмотичных животных можно показать ограниченность степени их эвригалинности. Так, лишенная осморегуляторного аппарата *Asterias rubens* в Балтийском море доходит только до 15%; неспособная к активной осморегуляции *Areniola* не

<sup>2</sup> Еще раньше приблизительно такую же мысль высказал Е. М. Крепс (Тр. Мурм. биол. ст., т. III, 1929), однако он предполагал, что у пойкилосмотичных форм, в частности у баланусов, «изменение в солевой концентрации внутренней среды... ведет только ко временному торможению функций...», а не переносится ими совершенно безболезненно.

Таблица 2

Г р у п п а	% разновод- ных		Характер осморегуляции
	семейств	родов	
Губки . . . . .	0	0	{ Пойкилосмотичны. Неспособны к активной осморегуляции
Кишечнополостные . . . . .	0	0	Пойкилосмотичны?
Ресничные черви . . . . .	10	17	{ Пойкилосмотичны, но в узких соленых пределах гомойосмотичны
Нематоды . . . . .	71	10	Вероятно, также
Малощетинковые черви . . . . .	33	9	{ Пойкилосмотичны
Пиявки . . . . .	40	0	?{ В солевых границах нормальной жизнедеятельности гомойосмотичны
Брюхоногие моллюски . . . . .	58	4	Гомойосмотичны
Пластинчатожаберные . . . . .	28	6	
Ветвистоусые ракообразные . . . . .	12	6	
Веслоногие ракообразные . . . . .	73	33	
Бокоплавы . . . . .	83	53	
Равноногие ракообразные . . . . .	73	43	
Десятиногие ракообразные . . . . .	55	17	

выносит солености ниже 8‰; солоноватоводные моллюски Балтики и Каспия (за исключением *Dreissena polyphemus*) не заходят в пресную воду; в Азово-Черноморском бассейне реликтовые Cardidae встречаются в условиях полного опреснения, но зато не переносят солености выше 5‰. Эти и многие другие случаи позволяют признать солевой диапазон существования пойкилосмотичных животных сравнительно узким.

Среди гомойосмотичных животных можно назвать большое количество разноводных видов. Здесь прежде всего надо упомянуть о многочисленных разноводных рыбах, совершающих катадромальные и анадромальные миграции, далее напомнить о длинном ряде видов высших ракообразных — крабов, креветок, бокоплавов, мизид, кумаций и т. д., распространенных в пресных и морских водах. Для всех этих форм постоянство внутреннего осмотического давления в нормальной для них среде обитания является, повидимому, строго обязательным. Чрезвычайно интересно, что оно достигается разными способами. Так, например, у речных раков, креветок и бокоплавов основным осморегулирующим органом служат определенные участки антеннальных желез, обеспечивающие гипотонию, а при высоких соленостях — и гипертонию (Беляев и Бирштейн, 1940) мочи по отношению к крови. У крабов и, вероятно, мизид (Vogt, 1933) моча изотонична крови и гомойосмoticность полостной жидкости определяется иными, точно еще не установленными механизмами.

Важно еще отметить, что величина осмотического давления полостной жидкости гомойосмотичных животных необыкновенно стабильна и мало зависит от перемены среды обитания данным видом в течение его филогенеза. Так, например, Бидль (1943) установил, что осмотическое давление насекомых и ракообразных, обитающих в гипергалинных водоемах, соответствует осмотическому давлению полостной жидкости их пресноводных предков. Беляев и я (1944) доказали сохранение на одном уровне осмотического давления полостной жидкости каспийских бокоплавов при их вселении в Волгу. Подобные факты позволяют использовать величину внутреннего осмотического давления тех или иных гомойосмотических животных в качестве показателя их генезиса. Про-

изведенное нами исследование 40 видов байкальских бокоплавов показало, что между систематическим положением каждого вида и величиной осмотического давления его полостной жидкости имеется совершенно определенное соотношение: наиболее консервативные по своим морфологическим признакам формы, близкие к предполагаемым морским исходным предкам байкальских гаммарид (*Eulimnogammarus*), обладают наиболее высоким внутренним осмотическим давлением, вполне сопоставимым с аналогичными показателями морских (каспийских) видов, причем такие близкие к морским предкам байкальские виды сохранили способность к поддержанию гомойосмотичности в довольно широких солевых пределах. Напротив, наиболее специализированным формам, несомненно развившимся в самом Байкале, как глубоководным, вооруженным шипами *Gargajewia cabanisi* и *Carinurus reissneri* или узко адаптированному к жизни на губках *Spinacanthus parasiticus*, свойственно минимальное для байкальских гаммарид внутреннее осмотическое давление. Такие формы утеряли способность к активной осморегуляции и превратились в пойкилосмотичных животных. Таким образом по мере адаптации гаммарид к специфическим условиям Байкала происходило снижение их внутреннего осмотического давления и ослабление их осморегуляторных способностей (Базикалов, Бирштейн и Талиев, 1946). Приблизительно в таком же духе трактует Паниккар (Panikkar, 1941) обнаруженную им незначительную гипотонию полостной жидкости морских креветок *Palaemonetes varians*, *Leander serratus* и *L. squilla*. По его мнению, они происходят от акклиматизировавшихся в пресных и солоноватых водах предков, вернувшихся затем к существованию в море. Это мнение не согласуется с зоогеографическими данными и не кажется мне достаточно обоснованным. Гораздо более вероятным представляется сохранение креветками внутреннего осмотического давления, соответствующего несколько пониженной солености океана времени формирования исследованных Паниккаром видов.

Все это лишний раз подчеркивает высокое совершенство сложного осморегуляторного механизма гомойосмотичных животных, позволяющее некоторым из них существовать в чрезвычайно широких пределах колебаний солености и даже проникать из моря в пресную воду.

## V

Тем замечательней тот факт, что среди современных первичноводных животных отнюдь не наблюдается преобладания гомойосмотичных форм над пойкилосмотичными. Если использовать один из наиболее полных для пресных вод фаунистических списков — каталог водных животных бассейна Донца А. А. Фадеева (1929), с его же дополнениями (1930), то окажется, что из 652 видов многоклеточных первичноводных беспозвоночных заведомо пойкилосмотичны 483, в той или иной мере гомойосмотичны только 12 (высшие ракообразные), остальные 169 (нижние ракообразные) в отношении их осморегуляторных способностей неизвестны, хотя ветвистоусые (65 видов), по всей вероятности, пойкилосмотичны. Подобные же соотношения несомненно свойственны и другим текучим и стоячим пресным водам с повсеместным господством в бентосе из первичноводных олигохет и моллюсков, в планктоне — коловраток и ветвистоусых. Следовательно, в современной пресноводной фауне первичноводных животных, произшедших, согласно общепринятым взглядам, от морских предков, преобладают те формы, которые в настоящее время не могут совершить переход из моря в пресную воду. Очевидно, в предшествующие геологические эпохи имели место условия, допускавшие подобный переход, т. е. различие в солености между океаном и пресными водами было не столь значительным, как

сейчас. Тогда губки, кишечнополостные, моллюски и другие пойкиломорфотические животные смогли вселиться из моря в пресные воды, что в настоящее время для них невозможно.

Таким образом все вышеизложенное приводит к необходимости признать происходившее в течение геологического времени осолонение мирового океана и присоединиться в этом отношении к мнению Галлея (Halley, 1715), Джоли (Joly, 1899), Меррэя (1922), Макаллума (Macalum, 1907, 1926), Роджерса (Rogers, 1927), Лукина (1936), Вильямса и Блинова (1945).

Гидрохимические расчеты, произведенные в недавнее время последним автором, используя данные по химизму вод нижнепалеозойского Цехштейнового моря, показали полную возможность рассматривать солевой состав современного океана как результат смешения воды этой части древнего океана с водами материкового стока. Основываясь на этих выкладках, Блинов определяет соленость океана археозоя или начала палеозоя в 10—14‰, т. е. считает ее в 2½—3½ раза более низкой, чем соленость современного нам океана.

К сожалению, палеонтологические доказательства пониженной солености мирового океана в предшествующие геологические эпохи крайне немногочисленны, да и трудно было бы надеяться на противоположное. Дело в том, что, обращаясь за разъяснением по вопросу о солености морей далекого прошлого к палеонтологии, мы неминуемо попадаем в заколдованный круг. Палеонтологи определяют соленость по фауне и совершенно не считаются с возможностью обитания брахиопод или каких-нибудь других современных морских животных при более низкой солености, чем сейчас. Основываясь на составе фауны, они определяют соленость и поэтому не в состоянии ответить на вопрос, не жила ли эта самая фауна при более низкой солености. Между тем Вальтер (Walter, 1927) утверждает, что «распространение многих руководящих древних брахиопод, пластинчатожаберных, головоногих указывает на их пресноводный образ жизни», а это, как заметил Лукин, может служить доказательством менее резкого различия в солености между морем и пресными водами в далеком прошлом. Подобный же факт сообщил недавно Трюмэн (Trümpf, 1940), обнаруживший на каменноугольных унионидах (в частности, из группы *Najas triangulina*) трубочки сидячих полихет, очень сходные с трубками современных *Spirorbis*, не выдерживающих опреснения. Очевидно, в то время или униониды могли выходить в море, или *Spirorbis* заходить в пресную воду, но во всяком случае, благодаря меньшему разрыву в солености между морем и пресной водой, создалась невозможная сейчас фаунистическая комбинация.

Некоторые экологические особенности современных форм также иногда рассматриваются как показатель повышающегося в течение геологического времени осолонения мирового океана. Так, например, Богэн (Vaughan, 1919) установил, что некоторые кораллы, обитающие сейчас только при полной океанической солености, в условиях эксперимента выносят опреснение на 20%, и объяснил это меньшей соленостью океана в прошлом.

В свете приведенных только что материалов по стабильности величины внутреннего осмотического давления гомойосмотических животных приобретает большую доказательность мысль Макаллума, Роджерса и Уэрдли (Wardlaw, 1931) о более низкой солевой концентрации крови позвоночных по сравнению с морскими беспозвоночными, как следствие формирования первых в древнем опресненном океане.

Таким образом формирование пресноводной фауны можно представить себе в следующих самых общих чертах. При незначительной солености мирового океана происходило заселение пресных вод многими древними относительно эвригалинными формами, в частности губками и кишечнополостными. По мере осолонения океана про-

никновение в пресные воды затруднялось прежде всего для пойкилосмотичных животных и в настоящее время границу между морем и пресной водой могут преодолеть в основном только гомойосмотичные организмы. Отсюда ясно, что древность, а следовательно, и глубина разрыва между морской и пресноводной фаунами той или иной группы стоит в связи с осморегуляторными ее способностями, и нас не должна удивлять большая близость морских и пресноводных ракообразных или рыб по сравнению с губками и кишечнополостными. При большей полноте геологической летописи можно было бы установить, когда прекратилось массовое внедрение губок, моллюсков и других групп в пресную воду и, быть может, увязать такие моменты с процессом осолонения мирового океана, но в настоящее время об этом остается только мечтать.

Признание постепенного осолонения мирового океана, как заметил Лукин, заставляет сделать один весьма важный вывод применительно к океанической фауне. Очевидно, ее историческое развитие шло в одном отношении строго направленно по пути приспособления к повышающейся солености. Отбор благоприятствовал формам, способным существовать при высокой солености, и уничтожал стеноагалинных животных, приспособленных к жизни при низкой солености. Следовательно, никак нельзя судить по современным формам об отношении к солености их далеких предков. Так, например, единственный современный представитель *Megostomata* — *Limulus* — морской обитатель, причем полостная его жидкость изотонична морской воде, он неспособен к регуляции минерального состава полостной жидкости, а также, повидимому, и к активной осморегуляции (Daley, Fremont-Smith a. Carroll, 1931). Правда, он выдерживает разведение морской воды в 4 раза, но уже при разведении в 8 раз не живет более 40 часов (Pearse, 1928). Между тем, согласно установленному сейчас взглядам, ближайшие его родичи жили в пресной воде. Очевидно, в палеозое был возможен переход таких пойкилосмотичных форм из пресных вод в море или обратно.

Все эти данные имеют весьма существенное значение для анализа эволюции пресноводной фауны. Из них следует, во-первых, что пресноводная фауна в части пойкилосмотичных первичноводных животных сложилась очень давно, когда еще солевые границы между морем и пресной водой были сглажены и могло осуществляться вселение пойкилосмотичных животных из моря в пресные воды; во-вторых, надо признать, что обогащение пресноводной фауны морскими элементами с течением времени постепенно прекращается и сейчас возможно только для весьма ограниченного количества групп; наконец, в-третьих, в отношении межвидовой конкуренции пресноводные обитатели оказываются в весьма благоприятном положении, так как им не угрожает борьба с новыми морскими вселенцами.

## VI

Каким образом происходила дальнейшая эволюция пресноводной фауны и можно ли говорить о каких-нибудь специфических особенностях эволюции организмов, населивших пресные воды?

Имеющиеся материалы позволяют утверждать, что пресноводная фауна развивалась достаточно своеобразно и во многих отношениях принципиально отлично от океанической. Однако, прежде чем привести соответствующие доказательства этого положения, необходимо строго ограничить объект нашего рассмотрения.

Как известно, пресноводная фауна неоднородна и состоит из двух групп совершенно различного генезиса — первичноводных животных, имеющих в конечном счете океаническое происхождение, и вторично-водных животных, происходящих от сухопутных предков. В настоящее

время вторичноводные животные господствуют над первичноводными в бентосе большинства пресноводных водоемов, что объясняется решающими преимуществами вторичноводных животных в условиях недолговечности пресноводных водоемов (Лукин, Hesse). Тем не менее для темы настоящей работы вторичноводные животные имеют второстепенное значение, так как, во-первых, формирование крупных таксономических категорий, к которым они принадлежат, происходило в воздушной среде, да и сейчас эволюция многих из них в значительной своей части связана с условиями воздушного существования, и, во-вторых, в геологическом смысле слова они моложе первичноводных. Самые древние крылатые насекомые известны начиная с карбона, водные легочные моллюски появляются только на границе юры и мела. Судя по палеонтологическим данным, вторичноводные животные начали переходить к обитанию в пресных водах уже тогда, когда там обитала довольно богатая фауна первичноводных организмов. Губки, относящиеся к современному роду *Spongilla*, известны начиная с юрского времени, переднежаберные моллюски *Valvata* и *Viviparus* — также с юрского времени, а *Bithynia* и *Hydrobia* — с мелового, пластинчатожаберные *Unio* — с юры, *Sphaerium* — с мела, *Anodontia* и *Pisidium* — с эоцена. Среди современных родов низших ракообразных обнаружены *Estheria* с девона, *Apus* — с триаса (Trusheim, 1938), *Cypris* — с юры, среди высших ракообразных *Astacus* — с юры (Van Straelen, 1928), *Phreatoicus* даже с перми (Chilton, 1916). По отношению к другим группам первичноводных животных мы, к сожалению, не располагаем подобными прямыми указаниями на их древность, но, судя по зоогеографическим данным, по своей консервативности они не уступают уже рассмотренным. Шелленберг (Schellenberg, 1937) склонен приписывать роду *Gammarus* палеозойский возраст, Зенкевич (1940) относит формирование пресноводных кишечнополосстных к мезозою, сходные взгляды высказывались Михаельсеном применительно к олигохетам и т. д. Следует предполагать, что специфические особенности эволюции пресноводных организмов выявляются рельефнее именно при анализе первичноводных животных, вся геологическая история которых развертывалась в условиях обитания в пресных водах. Вместе с тем некоторые из общих закономерностей эволюции первичноводных животных могут оказаться справедливыми и для вторичноводных животных, поскольку они все же в значительной степени связаны с пресноводными водоемами.

Обращаясь к работам, в которых затрагиваются вопросы эволюции пресноводной фауны, нетрудно показать, что пресноводную фауну характеризуют следующие основные моменты: 1) пресные воды по сравнению с океаном представляют собою весьма благоприятную среду для сохранения древних архаических форм, 2) в пресных водах не происходило формирования крупных таксономических групп и 3) там не происходило вымирания крупных таксономических групп. Все это может быть объяснено меньшей интенсивностью борьбы за существование и, соответственно, естественного отбора в условиях пресноводных водоемов по сравнению с мировым океаном, о чем можно судить по замедленному темпу эволюции пресноводной фауны по сравнению с морской.

## VII

Представление о пресных водах как об убежище для древних примитивных форм, вытесненных вследствие ожесточенной борьбы за существование из океана, высказывалось неоднократно и никем не спорилось. Первым обратил внимание на эту особенность пресноводной фауны Дарвин. «Все пресноводные бассейны в совокупности,— писал он,— представляют малую область в сравнении с морем и, следовательно, соперничество между пресноводными обитателями было срав-

нительно с другими менее ожесточенно. Новые формы медленнее образовывались и старые формы медленнее истреблялись. И именно в пресных водах встречаем мы семь родов ганоидных рыб — остатки когда-то преобладавшего отряда. В пресной же воде встречаем мы и самые аномалические из существующих на земле форм — утконоса и лепидосирену, которые, подобно ископаемым формам, в известном смысле связывают группы, далеко отстоящие по лестнице существ. Эти аномалические формы могут быть названы живыми ископаемыми: они уцелели до сих пор, потому что жили в тесной области и подвергались менее разнообразной и, следовательно, менее жестокой конкуренции». В другом месте он напоминает: «Мы должны помнить, что многие пресноводные произведения занимают низкое место в лестнице природы, и у нас есть основание думать, что такие существа изменяются медленнее высших».

Сходные мысли высказывал верный последователь Дарвина Фриц Мюллер (1864): «Если бы можно было рассматривать филлопод, как ближайших родственников трилобитов, о чем я не осмеливаюсь судить, то они наряду с *Lepidosteus* и *Polypterus*, *Lepidosiren* и *Protopterus* служили бы дальнейшим примером того, что в пресных водах сохраняются формы, давно уже вымершие в море. Нахождение *Artemia* в чрезвычайно соленой воде показало бы при этом, что им удалось избежать гибели не из-за пресной воды, а в результате более слабого в пресной воде соперничества».

И. И. Мечников (1876, 1943) подробно обсудил приведенное выше положение Дарвина о большем постоянстве пресноводных организмов по сравнению с морскими и сухопутными, подтвердив его на примере пресноводных растений. «Пресноводные растения,— писал Мечников,— вообще бедны числом, видом и, кроме того, они носят на себе отпечаток древнего происхождения». Он подчеркнул невозможность объяснить это явление с позиций признания ведущего значения внутривидовой борьбы, возникающей вследствие перенаселения, так как последнее постоянно имеет место в пресноводных водоемах. Согласно Мечникову «для изменяющегося действия борьбы за существование, а следовательно, и естественного подбора не достаточно простого перенаселения одной формы, и необходима конкуренция по возможности большего количества разнородных существ...» В этом отношении по изложенным здесь причинам пресные воды далеко уступают морю и суше, и материал настоящей статьи вполне подтверждает мнение великого русского натуралиста.

Гессе предполагал, что в пресной воде борьба за существование между животными ослаблена, но зато обострена борьба с абиотическими факторами: «...в таких местах могли сохраниться многие формы, которые в других местах должны были избегать конкуренции. Так, в пресной воде переживают последние представители старинных круглоротых и двоякодышащих. То же относится к осетровым... Из костиистых рыб в борьбе с молодыми колючеперыми мягкоперые сохранились только на севере, на больших океанических глубинах и в пресной воде...» Согласно Зернову (1934), «...пресноводные бассейны не раз служили убежищем для вымирающих морских форм... Можно думать, что в пресной воде с ее массой изолированных озер и рек они находили возможность укрыться от вновь явившихся конкурентов...» Гептнер (1936) также указывал на то, «...что в пресной воде в настоящее время существуют некоторые группы, которые в прежние геологические эпохи жили в море... Это, повидимому, примитивные группы, вытесненные из моря и сохранившиеся в менее благоприятных условиях, которые существуют в пресной воде сравнительно с морем».

С той же точки зрения можно рассматривать и приуроченность наиболее примитивных современных крылатых насекомых к пресным водам.

Я не вижу никаких поводов к тому, чтобы сомневаться, подобно Лукину, в правомерности отнесения всех насекомых к вторичноводным на том основании, что древнекрылые и ручейники в своем развитии связаны с пресной водой. По всей вероятности, из всех примитивных групп крылатых насекомых до наших дней сохранились преимущественно те, которые приспособились к прохождению своего длительного личиночного периода в среде с ослабленной борьбой за существование. Это прослеживается не только на всем классе насекомых, но и на отдельных его отрядах. Так, например, согласно Рубцову (1945), наиболее древние и примитивные представители отряда двукрылых имеют водных личинок. В этом случае консервирующее воздействие обитания в пресных водах сказалось и на наиболее древних из вторичноводных животных.

Не вызывает особых сомнений и чрезвычайно скромная роль пресноводной фауны в формировании новых крупных групп животных. Чернай писал о том, что «...пресноводные животные, изменяясь, не развили из себя ни особого типа, ни класса и уступают в этом отношении сухопутным». Это положение подтверждается уже приведенными выше современными данными. Что касается рыб, то, если даже признать вполне убедительными палеонтологические доказательства их пресноводного происхождения, и в этом случае основной средой, в которой происходила эволюция этой важнейшей группы, оказывается океан. Уже в девоне существовала хорошо обособленная морская ихтиофауна (Roemer, 1946), а в дальнейшем многообразие морской ихтиофауны быстро и прогрессивно возрастало, а пресноводной падало (Roemer a. Grove, 1936), и современные пресноводные рыбы происходят от морских, а не от древнепресноводных (Roemer, 1946).

На другую сторону той же проблемы — на ход вымирания крупных групп в условиях пресноводного обитания — не было обращено должного внимания, хотя и в этом отношении пресноводная фауна отличается совершенно определенными особенностями. Если в пресной воде не возникали, за немногими сомнительными исключениями, новые группы, то, точно так же, там не происходило, как правило, и столь катастрофического вымирания целых классов, отрядов и семейств, которое так характерно для бурной истории океанической фауны. Археоцераты, граптолиты, четырехлучевые кораллы, Thecoidea, Cardoidea, Blastoidea, рудисты, аммониты, белемниты, трилобиты и многие другие более мелкие группы зародились, расцвели и вымерли в море. За это время в пресной воде исчезли только Merostomata, все же остальные так или иначе оказавшиеся там животные продолжали существовать и в более или менее измененных формах дожили до наших дней. К сожалению, нет достаточных палеонтологических данных для суждения об изменениях в соотношениях различных групп пресноводной фауны в течение геологического времени, но трудно сомневаться в том, что в пресной воде не имела места столь кардинальная смена господствующих групп, как в мировом океане. Первые страницы геологической летописи говорят о безраздельном господстве в океанах кембрия и силура трилобитов, после бурного расцвета вымирающих в конце палеозоя. Та же судьба постигает многочисленных и разнообразных четырехлучевых кораллов, граптолитов, цистоидей, бластоидей и др. С этого времени на первое место среди морских беспозвоночных выступают аммониты, а несколько позднее белемниты, с тем, чтобы закончить существование в течение мелового или в самом начале третичного периода. Известные уже из кембрия панцирные рыбы в силуре достигают значительного количественного развития, но уже в девоне и карбоне наступает их упадок, и в мезозое их сменяют костные ганоиды, в свою очередь отступающие к концу этой эры на задний план перед бурным расцветом костищных рыб. Другие типы животного царства мирового океана пережили такие же резкие смены господствовавших в разные периоды групп.

Насколько можно судить по скучным палеонтологическим данным, пресноводная фауна не подвергалась столь грандиозным перестройкам.

Все вышеизложенное заставляет присоединиться к мнению Вальтера, характеризующего пресные воды как «биологический тупик»<sup>3</sup>.

## VIII

Перечисленные особенности пресноводной фауны выявляются при самом общем анализе палеонтологических и зоогеографических данных. Вполне естественным представляется желание найти более точные показатели различий в ходе эволюции океанической и пресноводной фаун и прежде всего сравнить их по степени консервативности. Иными словами, можно поставить перед собой задачу сопоставления темпа эволюции океанической и пресноводной фаун.

С этой целью я произвел некоторые расчеты, основываясь главным образом на общеизвестной сводке Циттеля (1934), переработанной коллективом советских специалистов<sup>4</sup>. Впоследствии выяснилось, что совершенно таким же методом и источником пользовался американский палеонтолог Симпсон (Simpson, 1943) для доказательства различного темпа эволюции разных групп животных (копытных млекопитающих и пластиначатожаберных моллюсков).

Однако выводы, к которым пришел этот исследователь в своей книге, находятся в резком противоречии с излагаемым здесь материалом. По мнению Симпсона, наиболее быстрая «квантовая эволюция» свойственна малым изолированным популяциям и происходит благодаря случайному мутациям, возникающим независимо от среды и быстро распространяющимся в популяциях. Казалось бы, что пресноводные организмы, разделенные на множество мелких популяций, должны были эволюционировать быстрее, чем морские, составляющие обширные популяции. На самом деле все происходит как раз наоборот и сравнение темпов эволюции морской и пресноводной фаун опровергает формально-генетические построения Симпсона.

Я выбрал для основных групп морских и пресноводных первично-водных беспозвоночных по отдельности все современные роды, встреченные в ископаемом состоянии, а затем, приняв это число для каждой группы за 100%, высчитал процентные отношения родов различной древности. Я вполне отдаю себе отчет в неточности этого метода, поскольку получившиеся показатели в какой-то степени извращены неполнотой геологической летописи, неодинаковой изученностью разных групп и осадков разных горизонтов и стран и другими случайными и неизбежными обстоятельствами. Тем не менее некоторое общее представление о времени формирования основных групп, слагающих по крайней мере современную морскую фауну, а также о степени их консервативности эти показатели все же дают (табл. 3):

<sup>3</sup> В явном противоречии со всем изложенным находится утверждение Г. Верещагина (1940) о том, что «в противоположность морю, в большинстве континентальных водоемов с исключительно изменчивыми условиями среды... мы наблюдаем, как правило, весьма интенсивный процесс эволюции обитающей в них фауны. Достаточно для подтверждения этого факта указать на громадное количество рас и подвидов ряда рыб (сиги, окунь и т. д.), некоторые роды Cladocera (*Daphnia*, *Bosmina*) и другие группы». Распад вида на мелкие изолированные популяции нельзя квалифицировать как «весьма интенсивный процесс эволюции». Кроме того, для Cladocera характерна не столько географическая изменчивость, связанная с изоляцией, сколько сезонная, вызываемая иными факторами. Весьма замечательной особенностью Cladocera можно считать почти космополитическое распространение отдельных видов и отсутствие или крайне слабую обособленность локальных рас и подвидов. Окунь не распадается на подвиды, а история сигов, связанная с ледниковым временем, не характерна для обычных обитателей пресноводных водоемов.

<sup>4</sup> Данные по Decapoda взяты из каталога Глесснера (Glaessner, 1929).

Таблица 3

Группа и число родов	Губки	КишечноПолостные	ПластинЧатоЖаберные	Брюхоногие	Лопатоногие	Головоногие	Мшанки	Плечезоные	Иглокожие	Усоногие	Десятиногие	
	Период	14	68	103	144	9	4	37	40	62	9	65
Кембрий	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Силур.	—	—	1	3	11	—	8	5	—	—	—	—
Девон.	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Карбон	—	—	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Пермь.	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Триас	—	3	14	6	11	—	3	—	5	—	—	—
Юра	—	13	15	7	—	—	16	12	19	11	—	2
Мел.	93	35	16	32	33	—	51	20	22	22	7	—
Третичный	7	49	44	49	45	100	22	63	53	67	91	—

Анализ табл. 3 позволяет сделать следующие выводы. Современная морская фауна беспозвоночных приблизительно наполовину состоит из сравнительно молодых третичных родов; исключение составляют две группы — губки и мшанки, сложившиеся в основном в меловое время. Кроме них и головоногих моллюсков все группы демонстрируют однотипное постепенное, но довольно быстрое преобразование родового состава по мере приближения к современности. Архаические роды палеозойского возраста играют во всех группах весьма незначительную роль, причем их процентное отношение для всех пяти групп, которым они свойственны, выражается цифрами одного порядка — 5—12%.

Если расположить проанализированные группы по порядку постепенного уменьшения степени консервативности, т. е. принять во внимание средний возраст сохранившихся в ископаемом состоянии родов различных групп, то получится следующий ряд: мшанки — пластинчато-жаберные — лопатоногие — брюхоногие — иглокожие — брахиоподы — губки — кишечнополостные — усоногие — десятиногие — головоногие, причем для первых четырех групп характерен в среднем юрский возраст, для следующих пяти — меловой и, наконец, для десятиногих и головоногих — третичный. Такая последовательность представляется несколько неожиданной. В любом учебнике зоологии в качестве примеров наиболее консервативных групп приводятся в первую очередь брахиоподы и головоногие моллюски, для чего, действительно, имеются некоторые основания. Противоречие между этим общераспространенным мнением и полученными мною объективными показателями разрешается при применении сформулированных ранее мною представлений о реликтах (Бирштейн, 1947). Мы вправе рассматривать головоногих моллюсков и брахиопод вообще как древние, консервативные и реликтовые классы, реликтовые потому, что число их представителей и ареал распространения в настоящее время меньше, чем в предыдущие геологические эпохи. Но современная фауна головоногих и брахиопод состоит целиком или в значительной своей части из молодых третичных родов, по отношению к которым нет оснований применять термин реликт. Реликтовая группа, в данном случае класс, может быть представлена нереликтовыми родами (головоногие) или включать наряду с реликтовыми и нереликтовыми родами (брахиоподы).

Примененный здесь простой метод расчета претендует на определение сроков и темпов формирования той или иной группы только современной фауны.

Я думаю, что подобный учет древности отдельных родов дает более правильное представление о степени консервативности разных групп

организмов, чем данные о возрасте более крупных таксономических единиц, которыми оперируют некоторые авторы. Выявившаяся почти для всех групп однотипная картина формирования современной морской фауны, быть может, не является случайной. Можно допустить, что она в известной мере отражает некоторый осредненный темп эволюции современной океанической фауны беспозвоночных.

С этой точки зрения любопытно сравнить с приведенными показателями океанической фауны аналогичные показатели, полученные для пресноводной, солоноватоводной и сухопутной фаун. К сожалению, палеонтологический материал по этим последним еще более ограничен, но, тем не менее, некоторые характерные различия выявляются достаточно выпукло.

Среди первичноводных пресноводных животных в ископаемом состоянии известно по нескольку современных родов пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков и ракушковых ракообразных; губки, листононогие ракообразные и *Malacostraca* представлены единичными родами. Сводка соответствующих данных имеет такой вид (табл. 4):

Таблица 4

Период	Группа и число родов		Брюхоногие	Ракушковые	Листононогие	Десятиногие	Равноногие
	Губки	Пластинчатожаберные					
	1	6	10	6	2	2	2
Силур	—	—	—	67	—	—	—
Девон	—	—	—	—	50	—	—
Карбон	—	—	—	—	—	—	—
Пермь	—	—	—	17	—	—	—
Триас	—	16	—	—	50	—	50
Юра	100	16	30	16	—	50	50
Мел	—	34	50	—	—	—	—
Третичный	—	34	20	—	—	50	—

Таким образом, если придавать значение приведенным скучным данным, то можно характеризовать современную морскую фауну как преимущественно кайнозойскую, а пресноводной приписывать по крайней мере мезозойский возраст.

Что касается сухопутной и солоноватоводной фаун, то их относительная молодость не вызывает сомнений. Современные роды таких господствующих на суше групп беспозвоночных, как насекомые, паукообразные и многоножки в ископаемом состоянии не найдены. Имеются материалы лишь по брюхоногим моллюскам, из которых 80% современных родов третичные, а 20% — меловые. Сходные соотношения свойственны и солоноватоводным моллюскам: пластинчатожаберные на 75% третичные, на 25% меловые, брюхоногие — все третичные.

Эти сопоставления могут служить хорошим подтверждением правильности приведенных выше суждений Дарвина и других авторов о консервативности пресноводной фауны по сравнению с морской. Если присоединиться к представлению о происхождении пресноводной фауны (в части первичноводных животных) от морской, то следует принять, что формирование первой началось позже, но закончилось раньше, чем второй, причем пресноводная фауна прошла очень короткий путь эволюционных преобразований и сравнительно мало изменилась. Современные сухопутная и солоноватоводная фауны, судя по палеонтологическим данным, еще моложе пресноводной.

## IX

Консерватизм пресноводной фауны, который отчетливо выражается замедленным темпом ее эволюции по сравнению с океанической фауной, объясняется несколькими моментами:

- 1) недолговечностью (в геологическом смысле слова) подавляющего большинства пресноводных водоемов;
- 2) меньшим разнообразием условий существования в пресноводных водоемах по сравнению с океаном, а также меньшей их величиной;
- 3) положением пресноводных организмов в пищевых цепях.

Продолжительность существования пресноводных водоемов (примеры см. у Зернова и Лукина), как правило, оказывается недостаточной для формирования новых видов. Огромное количество пресноводных организмов выработало специальные приспособления, позволяющие им переносить высыхание водоемов — чисты, покоящиеся стадии, как, например, геммулы, статобласти, различные стойкие яйца и другие средства пассивной защиты от высыхания. Подобные способы пассивной защиты, вероятно, не способствуют темпам прогрессивной эволюции. С другой стороны, вследствие постоянно совершающегося переноса этих легко транспортабельных стадий из соседних водоемов, не создается полной изоляции популяции, населяющей каждый данный водоем, что также препятствует видообразованию. Примером поразительной консервативности обитателей недолговечных водоемов может служить один из наиболее характерных для временных водоемов вид — *Apis cancrifomis*. Как показал Труслейм (Trusheim, 1938), этот вид существует во временных весенних лужах с триаса, почти не меняясь морфологически. С другой стороны, в немногочисленных геологически древних водоемах, как, например, Байкал, Танганьика, Охрид и немногие другие, наблюдается интенсивное видообразование, особенно в случаях, когда этому не препятствует наличие сильных и активных хищников (Worthington, 1940). Однако в масштабах геологического времени подавляющее большинство пресноводных водоемов, срок жизни которых определяется тысячелетиями, принципиально не отличается от весенних луж.

Разнообразие среды обитания представляется одним из важнейших условий быстрых темпов прогрессивной эволюции. Только в этом случае обеспечивается возможность разносторонней специализации и, что, еще важнее, только при разнообразных условиях существования могут быть реализованы естественным отбором те адаптации широкого значения, которые А. Н. Северцов называет ароморфозами.

Нет необходимости доказывать, насколько пресноводные водоемы уступают в указанном отношении мировому океану. И действительно, именно в последнем, в частности в наиболее разнообразной биотопической его части — в области морского мелководья — происходило формирование основных прогрессивных групп первичноводной гидрофауны. Гессе называет фауну этой области «матерью всех первичноводных фаун, как пресноводных, так и морских», Давиташвили (1943), основываясь на палеонтологических данных, утверждает, что «...исходные формы всех типов должны были быть обитателями дна эвфотической полосы мелководья и принадлежали, очевидно, к служащему бентосу», Экман (Ekman, 1935) прослеживает происхождение остальных океанических фаун от фауны морского мелководья.

Малочисленность экологических ниш, ограничивающая потенциальные возможности разносторонней адаптации организмов, накладывается в пресных водоемах на их недолговечность, в свою очередь тормозящую, как мы видели, ход прогрессивной эволюции. Однако даже в геологически долговечных пресноводных водоемах при монотонных упрощенных условиях существования эволюция идет замедленным темпом, что видно на примере гидрофауны подземных вод (Бирштейн, 1941).

Наоборот, при значительном разнообразии среды обитания (при условии относительной долговечности водоема) эволюция пресноводных организмов совершается весьма быстрыми темпами. В этом отношении особенно ярким примером можно считать богатую и своеобразную фауну озера Байкал. Возникновение байкальских эндемиков и, в частности, бычков, по данным Талиева (1948), произошло в течение четвертичного времени и стало возможным только после образования больших глубин озера, т. е. после появления огромного количества новых разнообразных экологических ниш.

Биотическое разнообразие условий существования, естественно, включается в более широкое понятие величины ареала распространения, на значение которой для темпа эволюции настойчиво указывал Дарвин. «Я прихожу к заключению,— пишет он,— что хотя малые, ограниченные области, в известном смысле, и представлялись крайне благоприятными для образования новых видов, но тем не менее в обширных областях изменения, в большинстве случаев, совершились быстрее и, что еще важнее, формы, вновь образовавшиеся на больших территориях и уже победившие многих соперников, были более способны к широкому расселению и, следовательно, к образованию наибольшего числа разновидностей и видов». Согласно Дарвину, благодаря меньшей величине пресноводных водоемов по сравнению с океаном «соперничество между пресноводными обитателями было сравнительно с другими менее ожесточено, новые формы медленнее образовывались и старые формы медленнее истреблялись». Я пытался недавно показать, что тезис Дарвина о зависимости темпа эволюции от величины ареала находит себе подтверждение в ряде современных биogeографических данных (Бирштейн, 1947); точно так же оказывается справедливым и основанное на этом тезисе его представление о замедленном темпе эволюции пресноводной фауны.

Наконец, одной из причин замедленного темпа эволюции пресноводной фауны можно считать положение большинства составляющих ее первичноводных беспозвоночных животных в пищевых цепях водоемов. Почти все планктонные и многие донные организмы представляют собою низшие звенья пищевых цепей и подвергаются неизбирательному уничтожению подавляющими по силе хищниками (рыбами).

Немногие первичноводные организмы, не потребляемые рыбами, защищены от них пассивно — крупными размерами (*Unionidae*), скелетом (губки) или химическими и механическими средствами обороны (турбеллярии, гидра). При этом характерно, что, в отличие от океана, пресноводные первичноводные беспозвоночные, за редкими исключениями (ресничные черви), не занимают положения высших конечных звеньев пищевых цепей и не выступают в роли активных хищников. В пресной воде мы не находим среди первичноводных беспозвоночных аналогов многочисленных активных хищных океанических групп — немертин, бродячих полихет, головоногих моллюсков, крабов и т. д., а именно такие формы идут наиболее быстро по пути морфологического прогресса.

Все отмеченные моменты определяют своеобразие форм борьбы за существование в условиях пресноводных водоемов. В отличие от океана здесь преобладают пассивные формы защиты от действия биотических и абиотических факторов. Активная борьба за существование отступает на задний план, что приводит к ослаблению процесса избирательной элиминации и благоприятствует видам, вставшим на путь узкой специализации. Поэтому пресноводные животные никогда не вырабатывали и никогда не выработают адаптаций широкого значения и всегда будут эволюционировать медленнее, чем обитатели беспредельно разнообразных океана и суши, где возникали и продолжают возникать наиболее совершенные представители органического мира.

## ЛИТЕРАТУРА

- Базикалова А. Я., Бирштейн Я. А. и Талиев Д. Н. 1946. Осмотическое давление полостной жидкости бокоплавов оз. Байкал. ДАН, т. VIII, № 3.— Оsmoregulatoryные способности бокоплавов оз. Байкал. Там же, № 4.
- Беляев Г. М. и Бирштейн Я. А. 1940. Оsmoregulatoryные способности каспийских беспозвоночных. Зоол. журн., т. XIX, № 4.— 1944. Сравнение оsmoregulatoryных способностей волжских и каспийских Amphipoda. ДАН, т. XIX, № 7.
- Берг Л. С. 1947. Соображения о происхождении наземной, пресноводной и морской флоры и фауны. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. VII, № 5.
- Бирштейн Я. А. 1934. К вопросу о происхождении морских ракообразных в реках Понто-Каспийского бассейна. Зоол. журн., т. XIV, № 4.— 1941. Адаптация и эволюция пещерных животных. Успехи совр. биологии, т. XIV, № 3.— 1947. Понятия «реликты» в биологии. Зоол. журн., т. XXVI, № 4.
- Блинов Л. К. 1945. К вопросу о происхождении солевого состава морской воды. Метеорол. и гидрол., Информац. сборн., № 4.
- Верещагин Г. Ю. 1940. Теоретические вопросы, связанные с разработкой проблемы происхождения и истории Байкала. Тр. Байк. лимнол. ст., т. X.
- Гептер В. Г. 1936. Общая зоогеография.
- Давиташвили Л. Ш. 1943. Дарвинизм и проблема накопления горючих иско-паемых. Вестн. гос. муз. Грузии, т. XII-А.
- Дарвин Ч. Происхождение видов.
- Динер К. 1934. Основы биостратиграфии.
- Зенкевич Л. А. 1938. Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солености на некоторых черноморских беспозвоночных. Ч. 1 и 2. Зоол. журн., т. XVII, №№ 5 и 6.— 1940. Распространение пресноводных и солоноватоводных кишечнополостных. Зоол. журн., т. XIX, № 4.
- Зернов С. А. 1934. Общая гидробиология.
- Лукин Е. И. 1936. К вопросу о факто-рах эволюции пресноводной фауны. Праці Зоо-біол. інст-ту Харк. унів., т. I.— О биологических особенностях рыбной пиявки *Piscicola geometra*. Там же.
- Меррей Дж. 1923. Океан.
- Мечников И. И. 1876. Очерк вопроса о происхождении видов.
- Мюллер Ф. За Дарвина.
- Рубцов И. А. 1945. О неравномерности темпа эволюции. Журн. общ. биол., т. VI, № 6.
- Симпсон Д. Г. 1948. Темпы и формы эволюции.
- Талиев Д. Н. 1948. К вопросу о темпах и причинах дивергентной эволюции байкальских Cottoidei. Тр. Байк. лимнологич. ст., т. XII.
- Фадеев Н. Н. 1929. Каталог водных животных, найденных в бассейне р. Донца и прилежащих местностях за период работы с 1917 по 1927 г. Праці. Харьк. т-ва досл. прір., т. 52.— 1930. Отчет о работах Донецкой научной экспедиции (1927 г.). Праці Донецк. науков. експ., № 1.
- Циттель К. 1934. Основы палеонтологии.
- Чернай А. 1870. Животные пресноводные в отношении к морским и сухопутным. Тр. об-ва испыт. прир. при Харьк. ун-те, т. II.
- Arapahy S. 1888. Süsswasser-Hirudineen. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. III.
- Beadle L. 1943. Osmotic regulation and the faunas of inland waters. Biol. Rev., 18, No. 4.
- Beudant F. S. 1816. Sur la possibilité de vivre des mollusques fluviatiles dans les eaux salées et des mollusques marins dans les eaux douces. Ann. chim. et phys., II.
- Chilton Ch. A. 1918. A fossil Isopod belonging in the freshwater genus Phreatoicus. J. Proc. Roy. Soc., N. S. Wales, LI.
- Clark A. H. 1927. Geography and Zoology. Ann. Ass. Amer. Geogr., XVII.
- Ekman S. v. 1935. Tiergeographie des Meeres.
- Glaessner M. 1929. Crustacea Decapoda. Fossilium catalogus, p. 41.
- Harms J. W. 1934. Wandlungen des Art-gefüges.
- Hesse R. 1924. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage.
- Krogh A. 1939. Osmotic regulation in aquatic animals.
- Macallum A. B. 1907. Ancestral features in blood plasma of vertebrates. J. Biol. Chem., 17.— 1926. The Palaeochemistry of the fluids and tissues. Physiol. Rev., VI.
- Martens E. 1857. Über das Vorkommen mariner Formen im süßen Wasser überhaupt. Arch. f. Naturg., Jahrg. 23, Bd. I.
- Needham J. 1930. On the penetration of marine organisms into fresh-water. Biol. Ztbl., 50, H. 7.
- Panikkar N. K. 1940. Influence of temperature on osmotic behaviour of some Crustacea and its bearing on problems of animal distribution. Nature, 146, No. 3698.— 1941. Osmoregulation in some palaemonid prawns. J. Mar. Biol. Ass., 25.
- Pelseneer P. 1905. L'origine des animaux d'eau douce. Bull. Ac. R. Belg., Cl. Sc., No. 12.
- Rogers Ch. G. 1927. Textbook of comparative physiology.
- Roemer A. Sh. 1946. The early evolution of fishes. Quart. Rev. Biol., 21, No. 1.
- Roemer A. Sh. a. Grove B. H. 1935. Environment of early vertebrates. Amer. Middl. Nat., 16.
- Schellenberg A. 1937. Kritische Bemerkungen zur Systematik der Süss-

- wassergamariden. Zool. Jahrb., Abt. Syst., **69**.
- Schlieper C. 1929. Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Ztschr. vergl. Physiol., IX.—1931. Über die Eindringung mariner Tiere in das Süßwasser. Biol. Ztbl., **51**, H. 8.—1933. Die Brackwasserfauna und ihre Lebensbedingungen vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet. Verh. Intern. Ver. theor. ang. Limnol., VI.—1935. Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiet der Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev., v. Nr. 3.
- Sollas W. J. 1883—1887. On the origin of freshwater fauna. A study in Evolution. Sci. Trans. Roy. Dublin Soc., III, ser. II.
- Thiele J. 1929—1935. Handbuch der systematischen Weichterkunde, Bd. I—IV.
- True man A. E. 1940. Supposed commensalism of carboniferous Spirorbids on certain nonmarine Lamellibranchs. Geol. Mag., No. 6.
- Trusheim F. 1938. Triopsidae (Crustacea, Phyllopoda) aus dem Keuper Frankens. Paläont. Ztschr., **19**, Nr. 3-4.
- Vaughan T. W. 1919. Corals and the formation of coral reefs. Smiths. Rep. (1917).
- Walter A. 1927. Allgemeine Palaeontologie. 3. Teil. Die geologische Umwelt der Fossilien.
- Wardlaw H. S. H. 1931. Some aspects of the adaptation of living organisms to their environment. Rep. Smiths. Inst.
- Washington E. W. 1940. Geographical differentiation in freshwaters with special reference to fish. J. Huxley. The new systematics.