

ЕЩЕ РАЗ О ПРОИСХОЖДЕНИИ БАЙКАЛЬКИХ ЭНДЕМИЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА BAICALIIDAE CLESSIN 1880 (GASTROPODA)

¹Ситникова Т.Я., ²Прозорова Л.А.

¹Лимнологический институт СО РАН, sit@lin.irk.ru

²Биолого-почвенный институт ДВО РАН, prozorova@ibss.dvo.ru

Резюме. Приводятся новые сведения о распространении моллюсков рода *Kolhymamnicola*, гипотетически сестринской группы байкальскому семейству Baicaliidae, и обсуждается проблема происхождения байкалиид.

ONCE MORE ABOUT BAIKALIAN ENDEMIC GASTROPODS OF FAMILY BAICALIIDAE (GASTROPODA)

¹Sitnikova T.Ya., ²Prozorova L.A.

¹Limnological Institute SD RAS, sit@lin.irk.ru

²Institute of Biology and Soil Science FEB RAS, prozorova@ibss.dvo.ru

Abstract. There is a new data on distribution of the gastropods of genus *Kolhymamnicola* that is possible a sister group to Baikal baicaliids. The problem of Baicaliidae origin is discussed.

С момента появления последних сведений об ископаемых моллюсках (Мартинсон, 1949, 1961, 1982, Попова 1981), которые привлекались для выяснения родственных связей и происхождения байкальских эндемичных гастропод, прошло более 20 лет. Согласно этим сведениям, гастроподы, по внешнему виду сходные с байкалиидами (а также пиргулидами), начиная с мела, были широко распространены в Монголии, по югу Сибири и на севере Китая, а также встречались до олигоцен-миоцена в непосредственной близости к современному Байкалу (танхойская свита, район р. Половинка, юго-восточное побережье озера). На основании имевшихся палеонтологических находок Г.Г. Мартинсон (1951, 1961) и вслед за ним М.М. Кожов (1962) предположили, что байкалииды ведут свое начало из водоемов Центральной Азии (Китая и Монголии). Я.И. Старобогатов (1970) считал, что мезолимнический комплекс байкальских видов, в том числе байкалииды, произошел от восточноазиатской фауны, населявшей в конце мезозоя – начале палеогена Восточную Сибирь.

Несмотря на конвергентное сходство морфологических признаков Baicaliidae с европейским семейством Pyrgulidae (Кожов, 1951, 1962; Старобогатов, 1970), неоднократно обсуждалось их возможное расхождение от общего примитивного предка, вышедшего из северо-восточных берегов Тетиса (Мартинсон, 1951; Кожов, 1951; Sitnikova, 1994).

В ходе дальнейшего выявления родственных связей байкалиид молекулярно-генетическими методами получены различные выводы. Согласно Хаусдорф с соавторами (Hausdorf et al., 2003), предки Baicaliidae произошли в меловой период от пресноводных гидробиид, наряду с Amnicolidae и Bithyniidae, а также Benedictiinae и Lithoglyphinae. Однако Т. Вилке (Wilke, 2004) показал, что только Amnicolidae из перечисленных выше таксонов являются сестринской группой Baicaliidae, и их расхождение от общего предка могло произойти 20-25 млн лет назад (т. е. в олигоцене). Для сравнения с байкалиидами Вилке использовал лишь один европейский род – *Marstoniopsis*, помимо которого семейству Amnicolidae принадлежат также европейский род *Bithynella*, южно-азиатские *Erhaia* и *Moria* (Davis, Rao, 1997; Wilke et al., 2000; Falniowski, Wilke, 2001; и др.), а также, вероятно, эндемичный для средней Янцзы (Китай) род *Chencuia* (Davis, Rao, 1997). Кроме того, первоначально к амниколидам относились и два североазиатских рода *Akiyoshia* и *Kolhymamnicola* (Kuroda, Habe, 1954; Старобогатов, Будникова, 1976), которые были объединены в самостоятельное семейство Kolhymamnicolidae Starobogatov, 1983, и в качестве близких родственников байкалиид никогда ранее не рассматривались. Следует отметить, что семейства Amnicolidae и Kolhymamnicolidae более близки по морфологии между собой, чем с байкалиидами, хотя некоторые сходные черты проявляются в строении нервной системы (Кожов, 1951), протоконха, крышечки и мантийной полости (наши данные).

В настоящем сообщении мы приводим новые сведения о распространении представителей рода *Kolhymamnicola* в водоемах Сибири и Дальнего Востока (см. рисунок). Нами выявлено, что западная часть ареала колымамниколь совпадает с восточной ветвью распространения многощетинковых червей, имеющих единое видовое название *Manayunkia baicalensis* (Сластников, 1941; Кожов, 1942;

Томилов, 1954; Вершинин, 1963; Клишко, 1994; наши данные). В Байкале манаюнкии представлены по меньшей мере тремя видами (Ситникова и др., 1997), тогда как *Kolhymatnocola* в Байкале отсутствует.



Места находок улиток рода *Kolhymatnocola* (кружки) и полихет *Manayunkia* «baicalensis» (квадраты) в водоемах Северной Азии.

Полученные сведения о поразительном сходстве современного распространения *Kolhymatnocola* и *Manayunkia* свидетельствуют, на наш взгляд, о том, эти беспозвоночные произошли из одних и тех же континентальных водоемов, имели сходные пути расселения и темпы видообразования.

Мы предполагаем, что такими водоемами могли быть озерно-речные системы Восточного Забайкалья, связанные с опреснявшимися остаточными водоемами Монголо-Охотского моря, закрывшимися в позднем мелу (Колесников, 1980, Зоненштайн и др., 1990). Озера Селенгинской Даурии (Южное Забайкалье) могли быть связаны между собой речной системой в меловом периоде и, по мнению Мартинсона (1951), достигали Вилуйского бассейна и Приамурья и были населены сходной фауной, которая заселила озера и реки байкальской рифтовой зоны. Например, представители рода *Limnocyrena* из двустворок

обнаружены в меловых отложениях Приамурья, Забайкалья (в том числе Селенгинской Даурии), Витимско-Ленского бассейна, а также в олигоцен-миоценовых отложениях танхойской свиты (Мартинсон, 1951; Колесников, 1980; Попова, 1981). Отметим, что в меловых отложениях витимского бассейна обнаружены также раковины, идентифицированные как *Probaicalia* (Раммельмейер, 1935; Мартинсон, 1949), а в бассейне современного Витима обитают черви-манаюнкии (Кожов, 1942) и амурский вид колымамниколь (наши данные).

Полностью разошедшиеся в олигоцене предки байкалийд и колымамниколь развивались в дальнейшем по-разному. Одни из них образовали в Байкале эндемичное семейство Baicaliidae, включающее более 40 видов, а другие (*Kolhymamnicola*) рассредоточились по северовостоку Азиатского континента.

Благодарности. Авторы благодарны К.В. Регель за сбор колымамниколь на территории Магаданской области и информацию о местах находок манаюнкии на севере Дальнего Востока России, а также А.Н. Матвееву за сбор колымамниколь из Забайкальского озера Леприндо.

Литература

- Вершинин Н.В. 1963. Норильские озера и их донная фауна // Гидробиологические работы на водоемах Советского Союза. Т. 13. С. 63-72.
- Зоненштайн Л.П., Кузьмин М.И., Натанов Л.М. 1990. Тектоника литосферных плит территории СССР. – М.: Недра, кн. 2. 334 с.
- Клишко О.К. 1994. Фенотипические различия полихеты *Manayunkia baicalensis* Nusb. из бассейнов рек Лена и Амур // Докл. РАН сер. биол. Т. 335, № 1. С. 116-117.
- Кожов М.М. 1951. К морфологии и истории байкальских эндемичных моллюсков сем. Baicaliidae // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. Т. 13. С. 93-119.
- Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. – М.: Изд-во АН СССР. 313 с.
- Колесников Ч.М. 1980. Система. Стратиграфическое распределение и зоогеография мезозойских лимнических двустворчатых моллюсков // Лимнобиос древних озерных бассейнов Евразии. – Л.: Наука. С. 9-65.
- Мартинсон Г.Г. 1949. Новые мезозойские пресноводные гастроподы из Восточного Забайкалья // Ежегодн. Всесоюз. палеонт. общества. М. Т. 13. С. 77-82.
- Мартинсон Г.Г. 1951. Третичная фауна моллюсков восточного Прибайкалья // Тр. Байк. Лимнол. ст. АН СССР. Т. 12. С. 5-92.
- Мартинсон Г.Г. 1961. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии // Тр. Байк. лимнол. ст. Т. 19. 332 с. таблицы 1-26.

Мартинсон Г.Г. 1982. Позднемиеловые моллюски Монголии. Систематика, стратиграфия, тафономия // Тр. Сов. Монгол. эксп. – М.: Наука. 84 с.

Попова С.М. 1981. Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий (систематический состав, биостратиграфия, история малакофауны, палеолимнология). – М.: Наука. 188 с.

Раммельмейер Е.С. 1935. Фауна моллюсков с р. Витима // Изв. АН СССР. Отд. матем. и естест. наук. № 3. С. 450-453.

Ситникова Т.Я., Щербаков Д.Ю., Харченко В.В. 1997. О таксономическом статусе полихет рода *Manayunkia* (Sabellidae, Fabriciinae) из Байкала // Зоол. журн. Т. 76, вып. 1. С. 16-27.

Сластников Г.С. 1941. Новые данные о распространении байкальской манаюнки // Природа. № 7-8. С. 87-88.

Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. – Л.: Наука. 372 с.

Старобогатов Я.И., Будникова Л.Л. 1976. О фауне пресноводных брюхоногих моллюсков крайнего северо-востока СССР // Тр. Биолого-почвенного инст. АН СССР. Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Т. 36(139). С. 72-88.

Томилов А.А. 1954. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны // Тр. Иркутского госуниверситета, серия биол. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, Т. 11, 87 с.

Davis G.M., Rao N.V.S. 1997. Discovery of *Erhaia* (Gastropoda: Pomatiopsidae) in northern India with description of a new genus of *Erhaini* from China // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. Vol. 148. P. 273-299.

Falniowski A., Wilke T. 2001. The genus *Marstoniopsis* (Gastropoda: Rissooidea): intra- and intergeneric phylogenetic relationships // J. Moll. Stud. Vol. 67. P. 483-488.

Hausdorf B., Röpstorff P., Riedel F. 2003. Relationships and origin of endemic Lake Baikal gastropods (Caenogastropoda: Rissooidea) based on mitochondrial DNA sequences // Mol. Phyl. and Evol. Vol. 26. P. 435-443.

Kuroda T., Habe T. 1954. Notes on three. Remarkable species of Japanese gastropods // Venus. Vol. 18. P. 79-84.

Sitnikova T.Ya. 1994. Recent views on the history and diversity of the Baikalian malacofauna // Arch. Hydrobiol. / Beih. Ergebn. Limnol. Vol. 44. P. 319-326.

Wilke T., Davis G.M., Gong X., Lui He-Xiang. 2000. *Erhaia* (Gastropoda: Rissooidea): phylogenetic relationships and the question of *Paragonimus* coevolution in Asia // Amer. J. Tropic Med. Hyg. Vol. 62, N. 4. P. 453-459.

Wilke T. 2004. How dependable is a non-local molecular clock? A reply to Hausdorf et al. (2003) // Mol. Phyl. and Evol. Vol. 30, N. 3. P. 835-840.

**ПАРТЕНОГЕНЕЗ У ОСТРАКОД ВИДА
LIMNOCYTHERE INOPINATA BAIRD, 1843 (LIMNOCYTHERIDAE)
 В ОЗЕРЕ ХУБСУГУЛ И АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ**

Побережная А.Е.

Лимнологический институт СО РАН, poberezhnaya@lin.irk.ru

Резюме. В результате исследований частоты встречаемости и численности створок остракод, принадлежащим самкам и самцам *L. inopinata*, в 53-метровом керне донных отложений озера Хубсугул (KDP-1, 230–8,5 тыс. лет) и реконструкции палеоэкологии озера выявлено, что раздельнополая популяция обитала в озере при низком уровне воды, повышенной солености, а также в холодные климатические периоды.

**PARTHENOGENESIS OF OSTRACOD SPECIES
LIMNOCYTHERE INOPINATA BAIRD, 1843 (LIMNOCYTHERIDAE)
 AND ENVIRONMENT OF LAKE HÖVSGOL**

Poberezhnaya A.E.

Limnological institute SD RAS, poberezhnaya@lin.irk.ru

Abstract. On the base of the investigation of the of occurrence and amount of valves belonging to males and females of *L. inopinata*, found in the 53 m drill a core (KDP-1, age 230–8.5 ka) of lake Hövsgol and reconstruction of it palaeo-ecology it was revealed the dioecious population of this species lived in lake at the low water level, the raised salinity and during the cold climatic periods.

Ракушковый рачок *Limnocythere inopinata* является голарктическим видом, широко распространенным в пресных и солоноватых водоемах Европы, Азии и Северной Америки. Характерной особенностью вида является наличие географического партеногенеза (Martens, 1994). Партеногенетические самки *L. inopinata* населяют современные водоемы северо-западной Европы (Dobbin, 1941; Бронштейн, 1947; Petkovski, 1959; Delorme, 1971; Löffler, 1990; Martens, 1990, 1994; Yin, 1997) и Новой Земли (Семенова, 2003) (рис. 1). Раздельнополые популяции встречаются главным образом в водоемах юго-восточной части Европы (Австрия, Дания, Польша, Македония, Турция) (Petkovski, 1959; Martens, 1994; Horne et al., 1998), Азии (Китай) (Yin, 1997) и Северной Америке (Dobbin, 1941; Delorme 1971). Самцы также встречены в авандельте р.

Волга, озере Севан, солоноватом озере Кушмурун на севере Казахстана (Шорников, 2007), а также в озере Цинхай на Тибете (Yin, 1997).

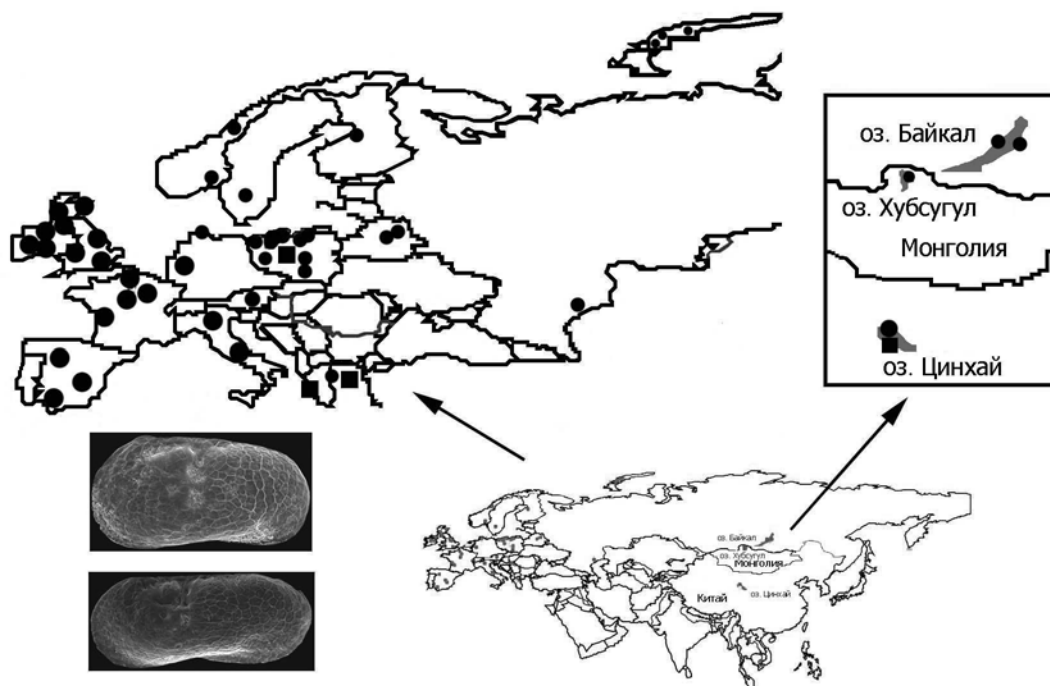


Рис. 1. Распределение современных раздельнополых (квадраты) и партеногенетических (круги) популяций *Limnocythere inopinata* (по Martens, 1998 и собст. данным). Внешний вид самки (верхняя створка) и самца (нижняя) в сканирующем электронном микроскопе.

Известно, что в плиоцене – позднем плейстоцене на территории почти всей Европы обитали раздельнополые популяции вида *L. inopinata* (Chaplin et al., 1994; Griffiths, 1995; Griffiths, Horne, 1998) (рис. 2).

Разграничение во времени и пространстве раздельнополых и партеногенетических популяций вида *L. inopinata* широко обсуждается в научной литературе. Так, Лефлер (Löffler, 1990) предположил, что самцы присутствуют в водоемах с повышенной щелочностью воды, что в дальнейшем не подтвердилось (Schoen, Martens, 1998). Два других исследователя, Гриффит и Хорн (Griffiths, Horne, 1998), считают, что самцы живут в воде, обогащенной магнием и бикарбонатами. По мнению Шон и Мартенс (Schoen, Martens, 1998), самки в культуре начинают продуцировать самцов, если их намного больше, чем в природе. Согласно Рид (Reed, цит. по (Griffiths, Horne, 1998)) обнаружение самцов *L. inopinata* в озерных донных отложениях сопряжено с увеличением солености воды.

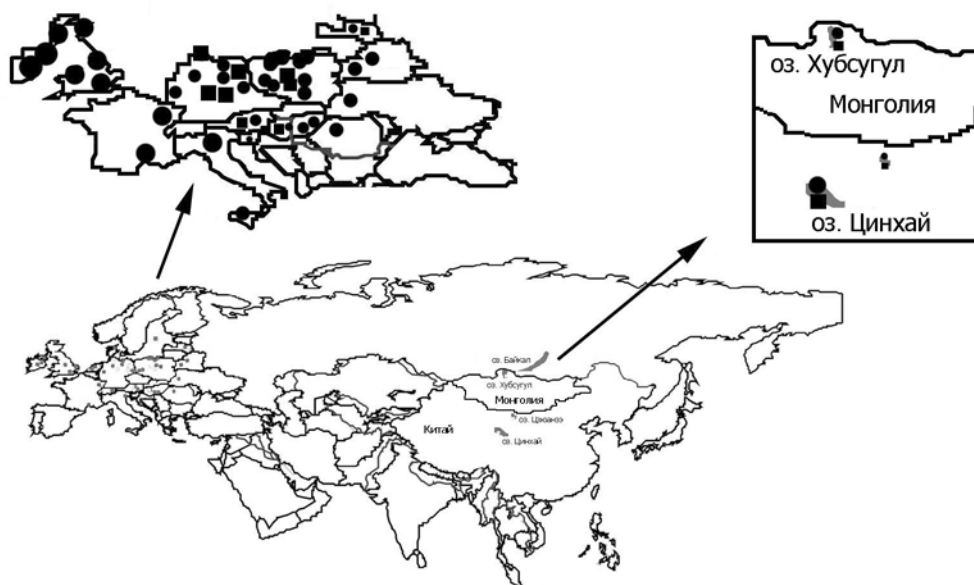


Рис. 2. Распределение ископаемых раздельнополых (квадраты) и партеногенетических (круги) популяций *Limnocythere inopinata* (по Martens, 1998 и собст. данным).

Исходя из географического распространения *L. inopinata* в современный период и в плейстоцене, была высказана гипотеза (Mckenzie, 1986; Chaplin et al., 1994), согласно которой замещение раздельнополой популяции на партеногенетическую произошло в Европе в позднем плейстоцене после отступления ледников. К. Мартенс (Martens, 1998) считает, что раздельнополая популяция *L. inopinata* обитала при изменяющемся климате плейстоцена, тогда как партеногенетические самки живут в более стабильных условиях голоцена.

Исследования 53-метрового участка керна донных отложений оз. Хубсугул, возрастом от 230 до 8,5 тыс. лет (Fedotov et al., 2004a, b) выявили следующее: встречаемость створок и целых раковин *L. inopinata* составила 76 %, остракоды полностью отсутствовали в коротких интервалах, датированных 11–8,5 и 150,8–139,1 тыс. лет. На протяжении других участков керна обнаружены створки *L. inopinata*, принадлежащие как самкам, так и самцам. Длина створок самок варьировала от 0,43 до 0,64 мм; высота от 0,22 до 0,35 мм. Створки самцов отличались более мелкими размерами, длина их не превышала 0,54 мм и высота 0,15 мм. Кроме целых раковин и створок хорошей

сохранности найдены их обломки, в большинстве случаев легко идентифицируемые.

Участки керна, где бы присутствовали створки, принадлежащие только самкам, не обнаружены. Наибольшее количество створок обоих полов обнаружено в осадках с повышенным содержанием карбонатов и сульфатов и датированных 23–17 тыс. лет. Этот интервал времени соответствовал холодному климатическому периоду (MIS 6, 4, 2), низкому уровню воды в озере (на 150 м ниже, чем сейчас) и ее повышенной солености, по сравнению с современным периодом (Fedotov et al., 2004; Poberezhnaya et al., 2006). В отличие от самок и трех других обнаруженных в керне видов остракод (*Cytherissa lacustris*, *Candona lepnevae*, *Leucocythere* sp.), створки самцов *L. inopinata* присутствовали в керне при более широком диапазоне концентрации карбонатов и терригенной составляющей (Poberezhnaya et al., 2006).

В настоящее время в оз. Хубсугул, прибрежно-соровой зоне оз. Байкал и в дельте Селенги обнаружены только партеногенетические самки *L. inopinata* (Мазепова, 1990; Mazepova, 2006).

Полученные результаты свидетельствуют, что раздельнополая популяция *L. inopinata* обитала в Хубсугуле с плиоцена до голоцена при широком диапазоне изменчивости абиотических факторов среды, что более всего согласуется с мнением К. Мартенса (Martens, 1998).

Литература

- Бронштейн З.С. 1947. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 2. Вып. 1. – М.-Л.: Наука. 339 с.
- Мазепова Г.Ф. 1990. Ракушковые рачки (Ostracoda) Байкала. – Новосибирск: Наука. 472 с.
- Семенова Л.М. 2003. Видовой состав и распространение остракод (Crustacea, Ostracoda) в водоемах архипелага Новая Земля и острова Вайгач // Биол. внут. вод. № 2. С. 20-26.
- Шорников Е.И. 2007. Современные и ископаемые (четвертичные) остракоды бассейнов высокогорных озер Тянь-Шаня Сонкуль и Чатыркуль // Климат, ледники, и озера Тянь-Шаня: путешествие в прошлое. – Бишкек: Илим. С. 110-140.
- Chaplin J.A., Havel J.E., Hebert P.D.N. 1994. Sex and ostracod // Trends Ecol. Evol. V.9. P. 435-439.
- Delorme L.D. 1971. Freshwater ostracodes of Canada. Part V. Families Limnocytheridae, Loxoconchidae // Can. J. Zool. Vol. 49. P. 43-64, pls. 1-19.

Dobbin C.N. 1941. Fresh water Ostracoda from Washington and other western localities // Univ. Washington Publ. Biol. Vol. 4. P. 175-245.

Fedotov A.P., Chebykin E.P., Semenov M.Y. et al. 2004a. Changes in the volume and salinity of Lake Khubsugul (Mongolia) in response to global climate changes in the upper Pleistocene and the Holocene // *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* Vol. 209. P. 245-257.

Fedotov A.P., Kazansky A.Yu., Tomurhuu D. et al. 2004b. A 1 MY record of paleoclimates from Lake Khubsugul, Mongolia // *Eos Trans.* Vol. 85. P. 387-390.

Griffiths H.I. 1995. European Quaternary Freshwater Ostracoda: a biostratigraphic and palaeobiogeographic primer // *Scopelia*. V. 34. P. 1-168.

Griffiths H.I., Horne D.J. 1998. Fossil distribution of reproductive modes in non-marine ostracods // *Sex and Parthenogenesis: Evolutionary Ecology of Reproductive Modes in Non-marine Ostracods*. – Leiden: Backhuys Publ.. P. 101-118.

Horne D.J., Baltanas A., Paris G. 1998. Geographical distribution of reproductive modes in living non-marine ostracods // *Sex and Parthenogenesis: Evolutionary Ecology of Reproductive Modes in Non-marine Ostracods*. – Leiden: Backhuys Publ. P. 77-99.

Loeffler H. 1990. Paleolimnology of Neusiedlersee, Austria. I. Succession of ostracods // *Hydrobiologia*. Vol. 214. P. 229-238.

McKenzie K.G. 1986. Ostracoda: new aspects of their biogeography // *Crustacean biogeography*. Balkema. P. 257-277.

Martens K. 1990. Revision of African *Limnocythere* s.s. Brady, 1867 (Crustacea, Ostracoda), with special reference to the Rift Valley Lakes; morphology, taxonomy, evolution and (palaeo-) ecology // *Arch. Hydrobiol. Suppl.* Vol. 83. P. 453-524.

Martens K. 1994. Ostracod speciation in ancient lakes: a review // *Speciation in ancient lakes*. *Adv. Limnol.* Vol. 44. P. 203-222.

Martens K. 1998. *Sex and Parthenogenesis: Evolutionary Ecology of Reproductive Modes in Non-marine Ostracods*. – Leiden: Backhuys Publ.. 335 p.

Mazepova G.F. 2006. Ostracoda of Lake Hövsgöl, Mongolia. – Leiden: Backhuys Publishers. P. 217-232.

Petkovski T.K. 1959. Beiträge zur Kenntnis der Ostracodenfauna Jugoslawiens (V) // *Hydrobiologie, Publications of the Hydrobiological Research Institute, Faculty of Science, University of Istanbul (ser. B)*. Vol. 4. S. 158-165.

Poberezhnaya A.E., Fedotov A.P., Sitnikova T.Ya. et al. 2006. Paleoecological and paleoenvironmental record of the Late Pleistocene record of Lake Khubsugul (Mongolia) based on ostracod remains // *Paleolimnol.* Vol. 36. P. 133-149.

Schoen I., Martens K. 1998. Sex determination in non-marine ostracods // *Sex and Parthenogenesis: Evolutionary Ecology of Reproductive Modes in Non-marine Ostracods*. – Leiden: Backhuys Publ. P. 25-36.

Yin Y. 1997. Contribution to the morphology and ecology of ostracoda *Limnocytheridae* and *Candoninae*: comparative studies between Austrian and Chinese Crustacea: PhD Thesis. Univ. Vienna. P. 1-163.

ЭВОЛЮЦИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

Воробьева С.С., Усольцева М.В., Лихошвай Е.В.
Лимнологический институт СО РАН, yel@lin.irk.ru

EVOLUTION OF DIATOMS IN LAKE BAIKAL

Vorobyeva S.S., Usoltseva M.V., Likhoshway Ye.V.
Limnological institute SD RAS, yel@lin.irk.ru

Байкал является уникальным объектом для исследований эволюции диатомовых водорослей благодаря его древности, наличию непрерывной летописи осадков и сохранности в них кремнистых панцирей диатомовых водорослей в течение миллионов лет. По изменению общего количества ископаемых остатков диатомей можно судить о потеплении или похолодании климата, а по смене комплексов доминирующих видов – о глубине этих изменений. В настоящее время для анализа доступны пробы донных осадков возрастом до 10 млн лет, то есть, захватывающие поздний миоцен (Кузьмин и др., 2001). На протяжении этого времени можно наблюдать не только многократную смену видов, обитавших в озере, но и смену доминировавших родов (Grachev et al., 1998; Хурсевич и др., 2001; Khursevich, 2006). Одни из них, например *Stephanopsis* Khursevich & Fedenya обитал в озере определенное время 4,6-2,8 млн лет назад, а потом исчез из экосистемы. В коротком интервале холодного времени (2,82-2,7 млн лет назад) «процветал» род *Tertiarius* Haekanson & Khursevich. Представители других родов, например, *Aulacoseira* Thw., неоднократно захватывали пелагиаль, о чем можно судить по обилию видов этого рода в осадках.

Исследование панцирей диатомовых водорослей с помощью сканирующей электронной микроскопии позволяет проследить эволюцию их тонкого строения. Виды рода, известные с миоцена, отличались широкой морфологической вариабельностью и широкой географией распространения.

По всей видимости, условия, существовавшие в озере Байкал в плиоцене между 3,4 и 1,5 млн лет назад, не были пригодными для активного развития видов *Aulacoseira* (Grachev et al., 1998; Khursevich, 2006). Особенно драматичными были климатические условия плейстоцена. Неоднократные и глубокие похолодания, сменяющиеся резкими потеплениями, приводили к частым сменам комплексов

доминирующих видов (Грачев и др., 1997; Likhoshway, 1999; Хурсевич и др., 2001). Современный комплекс диатомовых водорослей определен только в голоцене (Bradbury et al., 1994), в него входят «весенние» виды и виды, достигающие максимального развития осенью (Поповская и др., 2002).

Вопрос о времени возникновения эндемичных байкальских видов неоднократно обсуждался. По палеонтологическим данным определено время появления в осадках озера *A. baicalensis* – около 100 тыс. лет назад, виды *Cyclotella* – *C. baicalensis* и *C. minuta* появились в осадках озера Байкал существенно раньше (Хурсевич и др., 2001; Grachev et al., 2002). Но эти данные соответствуют не появлению каждого из видов в озере, а активному развитию, то есть захвату пелагиали. Вид может появиться, то есть дивергировать от ближайших родственников, существенно раньше, но первое время не занимать лидирующих позиций в экосистеме и, следовательно, не оставить следов в палеолетописи.

Литература

- Грачев М.А. и др. 1997. // Геология и геофизика. Т. 38, (5):957-980.
 Кузьмин М.И. и др. 2001. // Геология и геофизика, 42(1-2):8-34.
 Поповская Г.И., Генкал С.И., Лихошвай Е.В. 2002, Диатомовые водоросли планктона озера Байкал. Атлас-определитель. – Новосибирск: Наука. 168 с.
 Хурсевич Г.К. и др. 2001. // Геология и геофизика, 42(1-2):108-129.
 Bradbury et al. – // J. Paleolimnol., 1994, 10:213-252.
 Grachev M.A. et al. –// Quatern. Sci. Rev., 1998, 17:1101-1106.
 Khursevich G.K. – Advances in Phycological Studies (Ognjanova-Rumenova, Monoylov, eds), Sofia-Moscow: PENSOFT Publ. & Univ. Publ. House, 2006, 73-89.
 Likhoshway Ye.V. – Proc. of 14th Diatom Sympos. (Mayama, Idei, Koizumi, eds), Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1999, 614-628.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ФЛОРЫ ПРИБАЙКАЛЯ В КАЙНОЗОЕ

¹Казановский С.Г., ²Моложников В.Н., ¹Воронин В.И.

¹Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,
kazan@sifibr.irk.ru, bioin@sifibr.irk.ru

²Иркутская государственная сельскохозяйственная академия

Резюме. Подведены итоги комплексного изучения истории развития флоры и растительности Прибайкалья в кайнозое. Проанализировано современное состояние изученности флоры, растительности, реликтовых комплексов растений различного генезиса.

DYNAMICS OF VEGETATION AND FLORA OF PRIBAKALYA IN THE CAINOZOIC

¹Kazanovsky S.G., ²Moloznikov V.N., ¹Voronin V.I.

¹Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry Siberian Division of
Russian Academy of Science, kazan@sifibr.irk.ru, bioin@sifibr.irk.ru

²Irkutsk Academy of Agriculture

Abstract. We present results from the complex study of the flora and vegetation development of Baikal region in the Cainozoic. Contemporary state of studies of the flora, vegetation and relic plant complex of the different genesis has been analysed.

Основным фактором, обуславливающим развитие зональных типов растительности, является климат, особенно влаго- и теплообеспеченность. Трансформатором климатических факторов служит рельеф, который определяет размещение растительных сообществ на территории Прибайкалья. Байкальская впадина является важнейшим природным рубежом Восточной Сибири. Регион в течение кайнозоя находился у границы палеоклиматов и отражал их динамику (Ясаманов, 1976).

Развитие растительного мира Байкальского региона можно рассматривать только на фоне истории развития рельефа и климата. Эволюция флористических форм протекала в течение миллионов лет, тогда как изменение растительного покрова, проходящее под влиянием климатических колебаний, воздействия геологических явлений (поднятия и опускания земной поверхности), требовало значительно меньшего времени (Криштофович, 1957).

В наши задачи не входит детальное описание геологических и климатических событий. Необходимо только отметить наиболее важные явления, которые сыграли решающую роль в формировании современного облика растительности.

Поскольку рассматриваемый нами район по большей части расположен на территории Прибайкальской горной области (Вдовин, 1976), то, безусловно, решающим фактором здесь является горообразование, которое приводит к изменению эдафических и климатических факторов, вызывает ареалогические изменения растительности.

История развития рельефа Сибири подразделена на следующие этапы рельефообразования: раннемезозойский, среднемезозойский, позднемезозойский–раннекайнозойский, средне–позднокайнозойский с подэтапами олигоценовым, неогеновым, эоплейстоценовым и плейстоцен-голоценовым (Вдовин, 1976).

Поскольку нас интересует не история растительности вообще, т. е. на всем протяжении ее формирования, но, прежде всего, история возникновения современной растительности, то первые три этапа рельефообразования мы не рассматриваем, так как геосинклинальное развитие Предбайкальской области в те периоды завершилось пенеппенизацией. Большая часть области приобрела плоский рельеф. Созданная поверхность выравнивания стала исходной для последующего формирования современного рельефа (Вдовин, 1976).

Активизация неотектонических движений началась в олигоценовом подэтапе, когда Прибайкальская горная область была несколько приподнята и происходило формирование впадин байкальского (рифтового) типа (Нагорья..., 1974). На исходной поверхности выравнивания в процессе поднятия образовался холмисто-увалистый рельеф, возвышающийся на сотни метров над прилегающими частями Восточно-Сибирской равнины (Вдовин, 1976). В пределах Южно-Байкальской котловины существовал озерный водоем (Попова, 1981), а в связи с прогибанием Баргузинской и Верхнеангарской котловин началась закладка речных палеосистем Баргузина и Верхней Ангары.

Неогеновый период был временем относительного тектонического покоя или слабых неравномерных поднятий, но следующий за ним эоплейстоценовый этап вновь характеризуется оживлением

неотектонических блоковых движений (Вдовин, 1976). Наиболее активно они проявились в горах Южной Сибири. В Прибайкальской области возникшие ранее котловины были превращены в рифтовые впадины, а разделяющие их плато и низкие горы – в горные цепи. В Прибайкальской Станово-Джугджурской и Алтае-Саянской областях проявилась вулканическая деятельность (излияния базальтов), выраженная в рельефе в виде бронированных плато, вулканических конусов и лавовых потоков (Гросвальд, 1965; Вдовин, 1976). В это же время были прорезаны современные долины рек Селенга, Баргузин, Верхняя Ангара, Витим.

Плейстоцен-голоценовое время в Прибайкальской области характеризуется продолжением эоплейстоценовых тектонических движений и дальнейшим рифтообразованием. В совокупности с горно-долинными обледенениями эти факторы обусловили современный облик рельефа Прибайкалья. Несмотря на интенсивное поднятие Байкальско-Станового нагорья его речная сеть осталась практически неизменной с предыдущего времени, за исключением прекращения стока Байкала в пра-Лену и перемещением его в долину Ангары (Логачев и др., 1964, Лут, 1964 и др.). Южно-Байкальская впадина продолжала расширяться и углубляться за счет Приморского и Морского хребтов, Тункинская впадина – за счет Тункинских гольцов (Нагорья..., 1974).

В плейстоцене Прибайкальская горная область дважды подвергалась оледенению (Воскресенский, 1959). Первое оледенение, сопоставляемое с самаровским, имело в основном горно-долинный характер и распространялось в двух районах: южном (хребты Хамар-Дабан, Тункинские гольцы и Большой Саян) и северном (хребты Баргузинский и Байкальский). Второе позднеплейстоценовое оледенение существовало в тех же районах, что и первое (Вдовин, 1976).

Таким образом, современный характер рельефа в целом сложился в позднем плейстоцене, в результате тектонических движений и ледниковой деятельности и обусловил дальнейшее эволюционное развитие растительности и, отчасти, флоры Байкальского региона.

Растительность Прибайкалья – сложное гетерохронное и гетерогенное образование, возраст которого восходит к третичному периоду. Длительные дотретичные этапы формирования растительности протекали с возникновением и вымиранием крупных таксономических

групп растений на фоне громадных динамических изменений суши и климата, вызванных распадом Пангеи, образованием Лавразии и Гондваны, дрейфом континентов и смещением полюсов планеты (Вульф, 1944; Монин, 1977).

Последний период мезозоя – меловой представляет собой последнюю эру истории Земли, в течение которой произошла резкая смена одной флоры другой, в эволюционном отношении более прогрессивной (возникновение покрытосеменных и их стремительный прогресс). В дальнейшем в кайнозое все изменения растительности и флоры сводятся, главным образом, к географическим перемещениям, а с наступлением четвертичного периода – к сильному сокращению ареалов многих видов или их вымиранию, связанным прежде всего с оледенениями.

Третичный период. Палеоген. Флоры Европы и Северной Азии сохраняют в основном тот характер, который сложился к концу мезозоя. Флора Европы носила тропические черты, флора Северной Азии, и в особенности Сибири, в течение всего третичного периода носила умеренный характер, что позволяло ряду ее элементов лучше противостоять сначала медленному, а затем все усиливающемуся ухудшению климатических условий, вызванных перемещением полюсов. В первой половине третичного периода, согласно А.Н. Криштофовичу (1958), на протяжении от Урала до Камчатки и Аляски флора отличалась однообразием и была представлена секвойями, ольхой, грабом, буком, каштаном, платаном, тополем, комптонией и ликвидамбаром.

Неоген. Миоцен. Г.И. Пальшин (1955) приводит данные спорово-пыльцевого анализа нижнего горизонта танхойской фации (Южное Прибайкалье), датированной средним и верхним миоценом, где отмечается значительное участие пыльцы *Tsuga*, *Picea*, *Pinus*, *Juglans*, *Carya*, *Carpinus*, *Quercus*, *Magnolia*, *Osmunda*, Polypodiaceae, Taxodiaceae, что говорит о развитии здесь хвойно-широколиственных (тургайских) лесов.

Плиоцен. Климату плиоцена была присуща мягкость, умеренность. Появились признаки дифференциации растительного покрова по зонам и высотным поясам. В периоды аридизации климата широкое развитие

получали степи и лесостепи. Во влажные периоды доминировали леса из тсуги, пихты, ели, граба, ильма, лещины, липы и дуба (Белова, 1985).

Четвертичный период. Плейстоцен. Для этого периода характерны две волны мощного оледенения: сартанское (13–24 тыс. лет) и зырянское (45–80 тыс. лет). В эти периоды биологическое разнообразие растительного покрова пострадало наиболее сильно. Исчезли многие теплолюбивые виды древесных растений: орех, дуб, бук, клен, лещина. Между оледенениями наблюдалось два межледниковых периода: Каргинское (24–40 тыс. лет) и Казанцевское (80–130 тыс. лет). С несколько более продолжительными периодами, чем собственно фазы оледенения, длились фазы потепления. Судя по литературным данным (Думитрашко, 1953, Савина, 1982, Белова, 1985), растительный покров межледниковый уже не мог восстановиться после суровых похолоданий предыдущего периода. Но все же небольшие подвижки в сторону восстановления лесного типа растительности происходили. Средний плейстоцен характеризуется тремя мощными волнами нарастания горно-долинного оледенения. Этот период длился (с небольшими потеплениями) около 180 тыс. лет и оказал на судьбу растительного покрова самое разрушительное воздействие. Достаточно пышная лесная растительность, луговые степи типа прерий и саванн сменились каменистыми степями и тундростепями. Леса сохранились лишь в горных ущельях. Предшествующий ему межледниковый период, продолжительностью около 80 тыс. лет, был умеренно теплым, способствовал отступлению ледников и восстановлению растительности.

Голоцен. По В.А. Беловой (1985), голоцен Прибайкалья был представлен в период климатического оптимума высокогорными лугами, зарослями кедрового стланика в сочетании с высокогорными лугами, елово-лиственничными, кедрово-елово-лиственничными, кедрово-елово-пихтовыми, пихтово-еловыми, елово-кедрово-пихтовыми, лиственнично-сосновыми и сосновыми лесами. В Приольхонье и по склонам гор южных экспозиций встречались горные степи, а в крупных долинах рек – остепненные луга. В растительном покрове была выражена поясность.

Современный растительный покров Байкальской впадины представлен 677 таксонами растительных сообществ (Моложников,

1986), которые объединены в девять природных экологических комплексов: альпийские (альпийские луга и пустоши), гольцовые (горные тундры), субальпийские (пихтовые, пихтово-каменноберезовые парки, заросли кустарников, субальпийские луга), подгольцовые (редины лиственницы, кедра и ели, заросли кедрового стланика и кустарниковых берез), ложно-подгольцовые (редины и редколесья лиственницы, заросли кедрового стланика и кустарниковых берез), лесные светлохвойные (сосновые, сосново-лиственничные и лиственничные леса с участием березы и осины по гарям и вырубкам), лесные темнохвойные (кедровые, кедрово-пихтовые, пихтовые и еловые леса с участием березы и осины по гарям и вырубкам), степные (каменистые и настоящие степи), кустарниково-лугово-болотные (травяные и сфагновые болота, пойменные луга, заросли кустарников). Сравнительно недавно в нижнем течении р. Селенга выявлены сообщества из *Ulmus japonica* (Rehder) Sarg. – это единственные экосистемы реликтовых широколиственных лесов, сохранившихся в Прибайкалье (Плешанов, Плешанова, 1998; и др.).

Л.И. Малышев и Г.А. Пешкова (1984) подробно рассмотрели генезис флоры сосудистых Байкальской Сибири. Они приводят для этой флоры 2359 видов и подвидов сосудистых растений. Анализ новых материалов показывает, что сегодня она составляет 2688 видов и подвидов.

Высокогорный и горный общепоясной комплекс составляет 550 видов и подвидов. Во флоре высокогорий преобладают специфические для высокогорий Южной Сибири и Северной Монголии 170 видов, из которых 74 вида и подвида (13,45 %) – эндемы или гемиэндемы Байкальской Сибири. Значительно участие во флоре видов с бореальным циркумполярным и североазиатским ареалами. Это значит, что горная флора формировалась автохтонно, но в тесной связи с флорой Арктики.

Флора сосудистых растений лесного комплекса насчитывает 625 видов и 13 подвидов. В нем выделяются три поясно-зональные группы: темнохвойно-лесная, светлохвойно-лесная, пребореальная. В темнохвойно-лесной группе преобладают космополитные и циркумбореальные виды, что говорит о древности формирования темнохвойных лесов и о широком их распространении в прошлом. В светлохвойно-лесной группе в целом преобладают виды азиатского

распространения, что свидетельствует о сравнительной молодости и автохтонном происхождении их флоры. Пребореальная группа выделяется преобладанием в составе ее флоры маньчжуро-даурских и восточно-азиатских видов. Эндемов в составе лесного комплекса немного – 29 видов (4 %), причем большая их часть сосредоточена в лесах побережья Байкала. Благоприятное воздействие Байкала на климат способствует не только сохранению на его берегах реликтовых палеоэндемов, но также возникновению и обособлению новых молодых видов – неоэндемов (Попов, 1956; Малышев, Пешкова, 1984).

Флора степного комплекса образована 666 видами и подвидами. В ней преобладают южно-сибирская хорологическая группа, заметно участие азиатских (общеазиатская, североазиатская и северо-восточноазиатская) хорологических групп, доля участия космополитных и голарктических видов сравнительно невелика. Все это указывает на автохтонные тенденции в развитии флоры степей. В степной флоре Байкальской Сибири 43 эндемичных вида, что составляет 7 %. Большая часть – неоэндемы. К ним относятся все мелкие эндемичные виды родов *Thymus*, *Papaver*, *Potentilla* и др. Наряду с ними имеются в степной флоре палеоэндемы, которые можно отнести к числу плиоценовых или более древних. Так, плиоценовыми, по-видимому являются *Viola irtutiana*, а также группа эндемов тесного родства в роде *Oxytropis* *pescovae*, *O. popoviana*, *O. triphylla*, вероятно, еще более древний палеоэндем, имеющий миоценовый, а возможно и палеогеновый возраст, к числу реликтов того же возраста относятся вероятно, *Hedysarum zundukii*, *Craniospermum subvillosum*.

Азональный комплекс флоры включает 320 видов и подвидов. Более половины (65 %) составляют виды с циркумбореальным ареалом и космополиты, около 20 % имеют евразийский ареал. Все это подчеркивает азональный характер флоры водных местообитаний и пойменных лугов. Сорные и заносные виды в данном анализе не учитывались.

Изучение флористических комплексов Байкальской Сибири показало, что флора региона составлена видами различного возраста и происхождения. Разные флористические комплексы содержат разновозрастные реликтовые виды, принадлежащие как к ксерофильным, так и мезофильным флорам прошедших эпох. Это обстоятельство

свидетельствует в пользу того, что и в прошлые эпохи на данной территории растительный покров был пестрым и разнородным.

Для изучения истории формирования флоры и растительности любой территории важное значение принадлежит третичным реликтам. Основными рефугиумами третичных реликтов неморальной флоры в Байкальской Сибири являются северные макросклоны Хамар-Дабана и Восточного Саяна, Присяня, имеющие высокую влагообеспеченность.

Исследуя в течение ряда лет флору высших растений Прибайкалья, мы предприняли попытку выявить реликтовые виды в ее составе. Анализ литературных данных, материалов Гербария СИФИБР СО РАН (IRK) и сборов последних лет позволил установить, что во флоре Байкальской Сибири отмечено 253 реликтовых вида высших растений (83 вида мохообразных и 170 видов сосудистых растений).

Литература о реликтах во флоре высших растений Сибири в основном посвящена реликтам широколиственных лесов (Епова, 1956, 1960; Малышев, 1957, 1961; Водопьянова, 1961; Бардунов, 1963; Пешкова, 1972; Киселева, 1978; Положий, Крапивкина, 1985 и др., Киселева и др., 1999).

Палеогеновыми реликтами мезофильной **лесной флоры** являются четыре вида: *Managettia hummelii* Н. Smith, *Megadenia bardunovii* М. Пор. и два водных реликтовых вида – *Trapa natans* L. и *Brasenia schreberi* J.F. Gmelin.

Реликты неогеновой неморальной флоры составляют группу, насчитывающую 64 вида: *Aconitum sukaczewii* Steinb., *Aegopodium latifolium* Turcz., *Anemone baicalensis* Turcz. ex Ledeb., *Camptosorus sibiricus* Rupr., *Cardamine impatiens* L., *Circaea caulescens* (Kom.) Hara, *C. lutetiana* L., *Convallaria majalis* L., *Corydalis bracteata* (Steph. ex Willd.) Pers., *Daphne mezereum* L., *Eutrema cordifolium* Turcz. ex Ledeb., *Gagea terraccianoana* Pascher, *Galium odoratum* (L.) Scop., *Onoclea sensibilis* L., *Ulmus japonica* (Rehder) Sarg., *Viola irtutiana* Turcz. и др.

Г.А. Пешкова (1972а, 1972б, 2001) выявила значительное число реликтовых видов в степной флоре Прибайкалья. Рефугиумы реликтов степной флоры тяготеют к островным степям Байкальской Сибири.

Группа реликтов пустынной (палеогеновой) флоры образована шестью видами: *Ephedra sinica* Stapf, *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq.,

Krascheninnikovia ceratoides (L.) Gueldendst., *Nitraria sibirica* Pall., *Peganum nigellastrum* Bunge, *Caryopteris mongolica* Bunge.

Группа реликтов древнесредиземноморской (миоцен-плиоценовой) флоры образована 75 видами, из них пять видов имеют евросибирскую приуроченность: *Asparagus brachyphyllus* Turcz., *Petrosimonia litwinowii* Korsh., *Astragalus sulcatus* L., *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze, *Plantago cornutii* Gouan; 58 видов – ангаридскую приуроченность, например, *Stipa glareosa* P. Smirn., *Allium altaicum* Pall., *Tulipa uniflora* (L.) Bess. ex Baker, *Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach, *Astragalus angarensis* Turcz. ex Bunge, *Hedysarum turczaninovii* Peschkova, *H. zundukii* Peschkova, *Oxytropis nitens* Turcz., *O. peschkovae* M. Pop., *O. popoviana* Peschkova, *O. triphylla* (Pall.) Pers., *Craniospermum subvillosum* Lehm.; семь видов восточноазиатской приуроченности: *Melica virgata* Turcz., *Tripogon chinensis* (Franchet) Hackel, *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Botsch., *Haplophyllum davuricum* (L.) G. Don fil., *Diarrhron linifolium* Turcz., *Stellera chamaejasme* L., *Lophanthus chinensis* (Raf.) Benth.; пять видов имеют центральноазиатскую приуроченность: *Hordeum turkestanicum* Nevski, *Enneapogon borealis* (Griseb.) Honda, *Stipa klemenzii* Roshev., *Amygdalis pedunculata* Pall., *Neopallasia pectinata* (Pall.) Poljak.

Реликты плиоценовой (лесостепной или пребореальной) флоры, их насчитывается 21 вид. Они подразделяются на две генетические группы. Группа видов восточноазиатской приуроченности включает 11 видов, например: *Spodiopogon sibiricus* Trin., *Menispermum dauricum* DC., *Sophora flavescens* Solander, *Viola alexandrowiana* (W. Beck.) Juz., *Euonymus sacrosancta* Koidz; группу видов евросибирской приуроченности образуют 10 видов, например: *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Helictorichon pubescens* (Huds.) Pilger., *Stipa pennata* L., *Gypsophila altissima* L., *Viola collina* Bess.

Третичные реликты во флоре мхов Южной Сибири ранее изучались Л.В. Бардуновым (1963, 1966, 1974, 1990), которой детально проанализировал их распространение, отметил некоторые специфические особенности распределения мхов по сравнению с сосудистыми растениями, обусловленные их малыми размерами, что позволяет им сохраняться в микроэкотопах. С учетом наших последних данных в бриофлоре Прибайкалья насчитывается 83 реликтовых вида.

Наиболее древние – **древнесредиземноморские (палеогеновые) реликты** *Indusiella tianschanica* Broth. et C. Muell. in Broth. и *Anoetangium handelii* Schiffn. Многочисленна группа **третичных неморальных реликтов (плиоценового времени)**, она включает 75 видов, например, *Scapania carinthiaca* Jack ex Lindb., *Chiloscyphus latifolius* (Nees) Engel et Schust., *Bazzania bidentula* (Steph.) Steph., *Porella gracillima* Mitt., *Buxbaumia minakatae* Okam., *Mnium heterophyllum* (Hook.) Schwaegr., *Plagiomnium maximoviczii* (Lindb.) T. Kop.

Группа **реликтов криоаридных и аридных эпох третично-четвертичного времени** насчитывает шесть видов: *Targionia hypophylla* L., *Mannia fragrans* (Balb.) Frye et Clark, *Eucladium verticillatum* (Brid.) B.S.G., *Grimmia incurva* Schwaegr., *G. plagiopodia* Hedw., *Jaffueliobryum latifolium* (Lindb. et H. Arnell) Thér.

Ареалогический анализ третичных реликтов флоры высших растений Прибайкалья позволяет сделать некоторые выводы о генетических связях данной флоры и определить ее место в ряду других флор. Наличие в современной флоре реликтов с широким голарктическим ареалом свидетельствует об относительной малоспецифичности данной флоры, что коррелирует с широко известным мнением об относительной однородности флоры умеренной зоны Евразии и ее связи с флорой Северной Америки.

Среди третичных реликтов во флоре высших растений Прибайкалья встречаются реликты, имеющие как европейские, так и восточно-азиатские генетические связи, что свидетельствует о гетерогенном европейско-азиатском формировании флоры в прошлом путем взаимопроникновения элементов западной и восточной неморальных флор. При этом восточные генетические связи явно преобладают.

В истории формирования современной растительности, исходя из современных знаний, можно выделить крупное климатическое событие, оказавшее существенное влияние на ее становление. Оно произошло в конце олигоцена–начале миоцена и было связано с изменением орбитальных параметров Земли, определенных в теории Миланковича. В работе J.D. Hays et al. (1976) было показано наличие в климате плейстоцена–голоцена хорошо выраженных колебаний с периодами 23, 42 и около 100 тыс. лет, связанных с различными орбитальными параметрами Земли. Периодически минимумы этих орбитальных

параметров могут совпадать, вызывая глубокие и продолжительные похолодания, что и произошло около 23 млн лет назад, когда совпали периоды минимального значения эксцентриситета земной орбиты и минимального изменения наклона оси вращения Земли (Rare Orbital Anomaly, 2001). В течение 200 тыс. лет (между 22,9 и 23,3 млн лет назад) сезонные изменения климата на Земле были минимальными, так как орбита Земли была практически круговой, а наклон земной оси почти не менялся. Разница в летних и зимних температурах на полюсах составляла всего несколько градусов, в результате чего произошло похолодание и довольно резкое и обширное оледенение Арктики и Антарктиды. Последнее, по мнению М.И. Будыко (1986), было решающим обстоятельством, которое обусловило дальнейшие четвертичные ледниковые эпохи. Астрономические факторы начали оказывать заметное влияние на климат только после появления крупных полярных оледенений, которые явились *основной причиной высокой чувствительности климатов четвертичного времени к малым изменениям климатообразующих факторов*. В более ранние эпохи это не происходило.

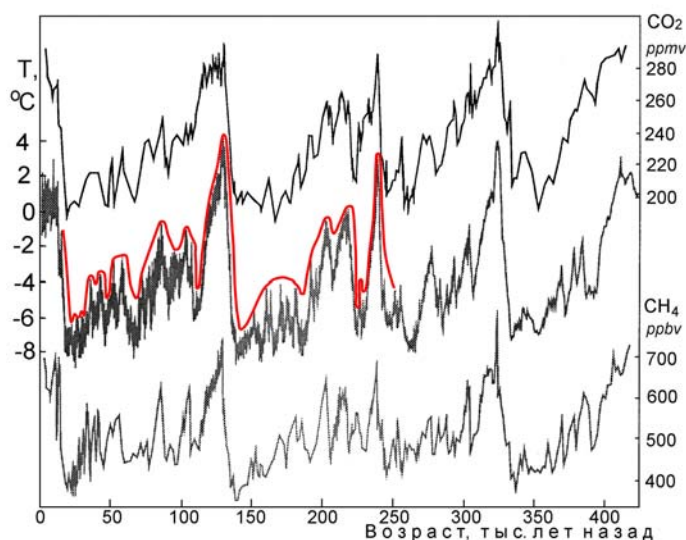
Именно в миоцене в Байкальском регионе произошел полный распад тургайской флоры (Белова, 1985). Представители ее были замещены мелколиственными породами, а из широколиственных уцелело лишь незначительное число видов. Окончательно облик современной растительности сложился в позднеплейстоценовое время в связи с формированием основных черт рельефа Байкальского региона. После завершения активного рельефообразования развитие растительности практически полностью стало определяться климатом. Поскольку с той поры и до сегодняшних дней коренных преобразований в структуре растительности не произошло, то мы вправе сделать вывод об отсутствии фатальных для растительности изменений в климатическом режиме на протяжении неоплейстоцена–голоцена. Периодически модифицируя конфигурацию распределения основных типов растительности, периоды оледенения не меняли их сущности. Развитие «тундростепей» на территории Северной Евразии в ледниковые периоды очень аргументированно опровергнуто в работе Ю.П. Кожевникова, В.В. Украинцевой (1997). Результаты палинологических исследований в большинстве своем также

подтверждают достаточно стабильное состояние растительности в неоплейстоцене–голоцене и сходство ее с современной.

Сегодня имеется ряд длительных температурных рядов, восстановленных с большой точностью по различным палеоисточникам и охватывающих период неоплейстоцена–голоцена (Клименко и др., 2001; Mann, Jones, 2003; Jouzel et al., 2007). Наибольший интерес представляет климатическая реконструкция протяженностью в 810 тыс. лет по антарктическому ледовому керну. Она высоко коррелирована с таковой, полученной по гренландским ледовым кернам (Grimm, Mott, 2008), т. е. вполне адекватно отражает климатическую историю Северного полушария. Гренландская температурная кривая в свою очередь хорошо коррелирует с динамикой ширины годовых колец лиственницы из Субарктики Евразии (Сидорова и др., 2006) и с динамикой стабильных изотопов кислорода в годовых кольцах лиственницы Северного Байкала (Воронин и др., 2008). Температурные кривые, полученные по ледовым кернам, – вполне надежный инструмент для анализа изменения растительности. С созданием этих кривых появляется возможность более точной датировки наступления и протяженности ледниковых и межледниковых эпох четвертичного периода, выявленных ранее, в частности, по палинологическим данным.

На антарктической температурной кривой очень четко выделяются циклы изменения температуры от высоких значений до низких со средним периодом в 100 тыс. лет. При сравнении этой температурной кривой, например, с «климатической кривой плейстоцена по палинологическим данным для Западной Сибири» (Архипов, Волкова, 1994) видим почти полное совпадение их на протяжении последних 200 тыс. лет (см. рисунок).

Также очень хорошую согласованность динамики растительности, установленной Е.В. Безруковой с соавт. (2002) по спорово-пыльцевому анализу для района Среднего Байкала за период голоцена, видно и при сравнении с графиком температуры Северного Полушария за последние 14 тыс. лет, реконструированной В.В. Клименко (2001). Это означает, что на протяжении данного времени растительность менялась строго в соответствии с изменениями температуры.



Фрагмент 810 000-летней температурной кривой на фоне изменения концентраций CO_2 и CH_4 в атмосфере (средняя кривая) (Jouzel et al., 2007) и совмещенная климатическая кривая плейстоцена по палинологическим данным для Западной Сибири (оггибающая линия) (Архипов, Волкова, 1994).

Отсюда следует два важных вывода: 1. На протяжении среднего и верхнего неоплейстоцена растительность сохраняла преобладание в своем развитии, поскольку на антарктическом графике (см. рисунок) отражены четыре подобных климатических цикла, без экстремальных «выбросов»; 2. Появление таких точных климатических реконструкций дает возможность детализировать начало и продолжительность эпох ледникового и межледникового. Например, начало тобольского межледникового приходится, по В.С. Волковой (Архипов, Волкова, 1994) на 400 тыс. лет назад. Однако как видно из рисунка, оно началось примерно 200 тыс. лет назад. Корректировка возможна и для временных сроков других эпох. Их протяженность и сроки наступления определялись в данном случае по спорово-пыльцевому анализу. При этом неизбежно возникали ошибки в силу инерционности реакции растительности на изменение климатических условий. Например, выход из последнего ледникового периода длился порядка тысячи лет, но на отступление ледников ушло в несколько раз больше времени (Клименко, 2001), а изменение конфигурации растительного покрова происходило еще дольше.

Возможно ли использование палеоклиматических реконструкций для прогностических целей и можем ли мы найти аналоги современной климатической ситуации, дабы по ним предсказать развитие растительности в ближайшей и отдаленной перспективе? Прямые

аналогии вряд ли будут полезными. Климатическая система, как любая неравновесная термодинамическая система, в своем развитии сильно зависит от начальных условий (Пригожин, Стенгерс, 2003). В настоящее время они значительно отличаются от прежних хотя бы в силу появления в их ряду антропогенного фактора, отсутствовавшего ранее. В пользу этого свидетельствует невероятно высокая скорость происходящих климатических изменений (рост углекислоты в атмосфере и подъем температуры). Все это делает достаточно бессмысленным оглядку на прошедшие эпохи. Пока же можно попытаться проанализировать те факты, которые отражают реакцию отдельных растений и растительности в целом на современные климатические условия. Вероятно, дальнейший рост температуры уже вскоре приведет к заметным изменениям растительности. Моделирование переходных процессов в системе «тундра–тайга» показало, что при превышении некоторого температурного порога система скачком переходит в состояние «тайга» (Тарко, 1992). Тем временем, с 1960-х гг. уже наблюдается очень активное продвижение леса в горную тундру Северного Урала со скоростью 4–6 м над ур. моря/десятилетие (Shiyatov, 2003). Такой же процесс развивается и в зоне тундры на Таймыре (Харук и др., 2004). В темнохвойной тайге высокогорий Морского хребта на Байкале в подросте начинает доминировать пихта, а из состава лесов ложно-подгольцового пояса выпадает кедр (Гриценюк, Воронин, 2008). В то же время установлено, что в Субарктике Сибири, на Полярном Урале и в горах Северного Кавказа скорость нарастания стволовой фитомассы деревьев замедляется после 1960–х годов по сравнению с ростом температуры в Северном полушарии (Шашкин, Ваганов, 2000; Комин, 2003). Это связано с заметным снижением фотосинтетической продуктивности растительного покрова циркумполярной области Северного полушария за последние два десятилетия (Bunn, Goetz, 2006; IPCC, 2007) и таежной зоны Северной Евразии в целом (Ивлев, Воронин, 2007; Shilong et al., 2008). Напротив, фотосинтетическая продуктивность степи и лесостепи сейчас существенно превышает таковую лесов (Швиденко и др., 2003). Вероятно, их площадь должна расшириться для компенсации резкого роста двуокси углерода в атмосфере и стабилизации температурного режима.

Именно такой вариант зонального изменения растительности к концу текущего столетия и прогнозируется (Чебакова и др., 2003). Из прогноза следует, что позиции лесостепи и степи, ныне локализуемой ниже 56° с. ш., за несколько десятков лет будут значительно расширены. Такой сценарий представляется достаточно реалистичным. Если ожидаемые климатические изменения будут и дальше развиваться в том же темпе, то хвойные леса бореальной зоны в течение нынешнего столетия будут уничтожены лесными пожарами с вероятностью, близкой к единице (Швиденко и др., 2003). Это один из механизмов смены лесных экосистем лесостепными и степными формациями. Реальность такого сценария показывает произошедшая под действием пожаров замена темнохвойной тайги на сосняки в Приангарье 400–300 лет назад, после появления здесь поселенцев (Попов, 1961).

Современное повышение температуры, прежде всего, происходит в высоких широтах. Вековой же ход осадков в значительной мере объясняется изменениями меридионального градиента температуры, который оказывает влияние на характер атмосферной циркуляции (Будыко, 1986). При его снижении меняется интенсивность переноса водяного пара с океанов во внутриконтинентальные области, что приводит к уменьшению количества осадков в значительной части внутриконтинентальных районов. Это означает, что аридизация климата в Байкальском регионе будет нарастать в ускоренном темпе, и уже в ближайшие десятилетия неизбежны зональные сдвиги растительности.

Литература

- Архипов С.А., Волкова В.С. 1994. Геологическая история, Ландшафты и климаты плейстоцена и голоцена Западной Сибири // Тр. ОИГГ и М СО РАН. – Новосибирск. Вып. 823. 106 с.
- Бардунов Л.В. 1963. Третичные реликты во флоре мхов Прибайкалья // Научные чтения памяти Михаила Григорьевича Попова (5-е чтение). – Иркутск. С. 48–82.
- Бардунов Л.В. 1966. Восточное Забайкалье в бриогеографическом отношении (восточноазиатские и восточноазиатско-североамериканские виды мхов у западной границы ареала) // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. № 8. Вып. 2. С. 84–89.
- Бардунов Л.В. 1974. Листостебельные мхи Алтая и Саян. – Новосибирск: Наука. 168 с.
- Бардунов Л.В. 1990. Восточноазиатские виды во флоре мхов Южной Сибири // Бот. журн. Т. 75. № 5. С. 636–643.

Безрукова Е.В., Кривоногов С.К., Такахара Х. и др. 2002. Реконструкция ландшафтно-климатических условий восточного побережья озера Байкал в голоцене по результатам комплексного исследования скважины «Арангатуй» // Основные закономерности глобальных и региональных изменений климата и природной среды в позднем кайнозое Сибири. – Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН. С. 36-47

Белова В.А. 1985. Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. – Новосибирск: Наука. 159 с.

Будыко М.И. 1986. Климат в прошлом и будущем. – Л.: Гидрометеиздат. 130с.

Вдовин В.В. 1976. Основные этапы развития рельефа. – М.: Наука. 270 с.

Водопьянова Н.С. 1961. Флористические находки в южной части Тайшетского района // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. № 9, вып. 2. С. 56–59.

Воронин В.И., Тартаковский В.А., Волков Ю.В. и др. 2008. Древесно-кольцевые изотопные хронологии Прибайкалья и их связь с ледовой изотопной хронологией Гренландии // Оптика атмосферы и океана. Т. 21, № 1. С.60-64.

Воскресенский С.С. 1959. Геоморфология Сибири. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 520 с.

Вульф Е.В. 1944. Историческая география растений. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. 546 с.

Гриценюк А.П., Воронин В.И. 2008. Динамика радиального прироста кедра в Прибайкалье (на примере Кабанского лесхоза) // Лесн. хоз-во. №1. С. 41-43.

Гросвальд М.Г. 1965. Развитие рельефа Саяно-Тувинского нагорья (оледенения, вулканизм, неотектоника). – М.: Наука. 166 с.

Думитрашко Н.В. 1953. История Байкальской впадины и ее развитие в четвертичном периоде // Материалы по изучению четвертичного периода. Вып. 9. С. 49–61.

Епова Н.А. 1956, Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв. Биол.- географ. науч.- иссл. инст. при Иркут. гос. ун-те. Т. 16, вып. 1-4. С. 25–61.

Епова Н.А. 1960. К истории формирования растительности Хамар-Дабана // Научные чтения памяти М.Г. Попова (1-е, 2-е чтения 1956, 1957). – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР. С. 45 –66.

Ивлев А.А., Воронин В.И. 2007. Механизм фракционирования изотопов углерода при фотосинтезе и парниковый эффект// Известия РАН. Серия биологическая. № 6. С. 720-727.

Киселева А.А. 1978. Неморальные реликты во флоре южного побережья озера Байкал // Ботан. журн. Т. 63, № 11.С. 1647–1656.

Киселева А.А., Казановский С.Г., Верхозина А.В., Дударева Н.В. 1999. Неморальные реликты в тайге Северного Присаянья // Генезис флоры и растительности Байкальской Сибири. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. С. 52–58.

Клименко В.В., Климанов В.А., Сиринов А.А., Слепцов А.М. 2001. Изменение климата на западе Европейской части России в позднем голоцене // Докл. РАН. Т. 376, № 5. С. 679-683.

Кожевников Ю.П., Украинцева В.В. 1997. Тундростепи плейстоцена: аргументы за и против // Известия РАН. Серия геогр. № 3. С. 96-110.

Комин Г.Е. 2003. Методика дендрохронологической оценки влияния парникового эффекта на рост леса // Лесоведение. №1. С. 58-64.

Криштофович А.Н. 1957. Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат. 650 с.

Криштофович А.Н. 1958. Происхождение флоры Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 7–41.

Логачев Н.А., Ломоносова Т.К., Климанова В.М. 1964. Кайнозойские отложения Иркутского амфитеатра. – М.: Наука. 263 с.

Лут Б.Ф. 1964. Геоморфология дна Байкала // Геоморфология дна Байкала и его берегов. – М.: Наука. С. 28–41.

Малышев Л.И. 1957. Находка бересклета священного (*Euonymus sacrosancta* Koidz.) в Средней Сибири // Ботан. журн. Т. 42, № 8. С. 1253–1254.

Малышев Л.И. 1961. О новых и редких видах с Восточного Саяна // Ботан. мат. Гербария БИН АН СССР. Т. 12. С. 451–467.

Малышев Л.И., Пешкова Г.А. 1984. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука. 265 с.

Монин А.С. 1977. История Земли. Ленинград: Наука, 228 с.

Нагорья Прибайкалья и Забайкалья (история развития рельефа Сибири и Дальнего Востока). 1974. – М.: Наука. 359 с.

Пальшин Г.Б. 1955. Кайнозойские отложения и оползни юго-восточного побережья Байкала. – М.: Изд-во АН СССР. 203 с.

Пешкова Г.А. 1972а. Третичные реликты в степной флоре Байкальской Сибири // Научные чтения памяти М.Г. Попова (12-е и 13-е чтения). – Иркутск: Вост.- Сиб. книжн. изд-во. С. 25–58.

Пешкова Г.А. 1972б. Степная флора Байкальской Сибири. – М.: Наука. 207 с.

Пешкова Г.А. 2001. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. – Новосибирск: Наука. 192 с.

Плешанов А.С., Плешанова Г.И. 1998. Вяз японский в Бурятии // Исследования флоры и растительности Забайкалья. – Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та. С. 16–18.

Положий А.В., Крапивкина Э.Д. 1985. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. – Томск: Изд-во Томск. ун-та. 158 с.

Попов Л.В. 1961. Леса междуречья Чуны и Вихоревой // Тр. Вост.-Сиб. филиала СО АН СССР. Сер. биол. – Иркутск. Вып 39. 140 с.

Попов М.Г. 1956. Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение // Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. С. 442-462.

Попова С.М. 1971. Кайнозойские континентальные моллюски юга Сибири и Дальнего Востока // Геология и геофизика. № 6. С. 52–58.

Пригожин И., Стенгерс. 1986. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. – М.:Прогресс. 432 с.

Савина Л.Н. 1982. Тенденции развития прибрежных ландшафтов оз. Байкал по данным палеогеографических исследований // Позднекайнозойская история озер в СССР. – Новосибирск: Наука. С. 42–52.

Сидорова О.В., Наурзбаев М.М., Ваганов Е.А. 2007. Динамика климата позднего голоцена севера Евразии по данным ледниковых кернов Гренландии и длительных древесно-кольцевых хронологий // Известия РАН. Серия географ. № 1. С. 95-106.

Тарко А.М. 2005. Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. – М.: Физматлит. 231 с.

Шашкин Е.А., Ваганов Е.А. 2000. Динамика прироста по площади сечения стволов у деревьев в разных районах Сибири в связи с глобальными изменениями температуры // Лесоведение. №3. С. 3-11.

Швиденко А.З., Ваганов Е.А., Нильссон С. 2003. Биосферная роль лесов России на старте третьего тысячелетия: углеродный бюджет и Киотский протокол // Сиб. экол. журнал. №6. С. 649-658.

Харук В.И., Им С.Т., Рэнсон К.Дж., Наурзбаев М.М. 2004. Экспансия лиственницы в тундру по данным космосъемки // Докл. РАН. Т. 398, № 3. С. 404-408.

Чебакова Н.М., Рейфельдт Дж., Парфенова Е.И. 2003. Перераспределение растительных зон и популяций лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в Средней Сибири при потеплении климата // Сиб. экол. журн. № 6. С. 677-686.

Ясаманов Н.А. 1976. Климаты и ландшафты мезозоя и кайнозоя Западной и Средней Сибири. М. 142 с.

Bunn A. G., Goetz S. J. 2006. Trends in satellite-observed circumpolar photosynthetic activity from 1982 to 2003: the influence of seasonality, cover type, and vegetation density // Earth Interactions. Vol. 10, № 12. P. 1-11.

Grimalt J.O., Martrat B. 2008. The bipolar seesaw on the Iberian margin stretching over the past 420 000 yers // Pages News. Vol. 16, N 1. P. 25-27.

Hays J.D., Imbrie J., Shackleton N.J. 1976. Variations in the Earth's orbit: pacemaker of the ice ages // Science. Vol. 194. P. 1121-1132.

Jouzel et al. 2007. Orbital and millennial Antarctic climate variability over the last 800 000 years // Science. № 317. P. 793-796.

IPCC Scientific assessment of climatic change (report of working group 1 and accompanying policymakers summary, 2007). Climate Change 2007: The physical science basis. 2007. P. 1-18.

Mann M. E., Jones P.D. 2003. Global Surface Temperatures over the Past Two Millennia. // Geophysical Research Letters. Vol. 30, N. 15. P.1820-1837.

Rare Orbital Anomaly May Have Caused Global Cooling 23 Million Years Ago. 2001. http://gsa.confex.com/gsa/2001ESP/finalprogram/abstract_7838.htm

Shiyatov S.G. 2003. Rates of change in the upper treeline ecotone in polar Ural mountains // Pages News. 2003. Vol.11, №.1. P. 8-10.

Shilong P., Ciais P., Friedlingstein P. et al. 2008. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming // Nature. Vol. 451. P. 49–52.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ (ИСТОЧНИКИ И ПУТИ ПРОНИКНОВЕНИЯ) ИХТИОФАУНЫ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Матвеев А.Н., Самусенок В.П.

Иркутский государственный университет, matvbaikal@mail.ru

Резюме. Проведен краткий анализ путей и механизмов формирования ихтиофауны озера Байкал. Рассмотрены альтернативные гипотезы. Отмечена важная роль в формировании ихтиофауны озера Байкал процесса рифтогенеза и глобальных изменений климата.

ORIGIN (SOURCES AND WAYS OF PENETRATION) OF ICHTHYOFAUNA OF LAKE BAIKAL

Matveev A.N., Samusenok V.P.

Irkutsk State University, matvbaikal@mail.ru

Abstract. We present a brief analysis of ways and mechanisms of ichthyofauna origin in Lake Baikal. Alternative hypotheses are discussed. A great significance of rift genesis and global climatic changes is noted for the origin of ichthyofauna in Lake Baikal.

Формирование современного облика ихтиофауны озера Байкал тесно связано с геологическим развитием региона, глобальными и региональными изменениями климата. Процесс формирования Байкальской рифтовой зоны стал одним из важнейших факторов развития ихтиофауны Северной Азии.

Еще в протерозое–палеозое на территории Южной Сибири в результате тектонических процессов сформировался широкий горный пояс, простирающийся от Южного Урала на западе до Тихого океана на северо-востоке. В мезозое происходили его дальнейшее развитие и дифференциация, приведшая к воздыманию ряда участков и формированию главного водораздела Северной Азии, который разделил регион на три области стока – тихоокеанскую, ледовитоморскую и внутриматериковую. Параллельно этому процессу по продольным разломам оси водоразделов происходит образование и развитие систем мелководных и глубоководных палеоводоемов (Флоренсов, 1960, 1968; Салоп, 1967; Логачев, Флоренсов, 1974). Этот горный пояс служил, по нашему мнению, границей зоогеографической области – Амфипацифики, охватывающей Северную Азию и западную часть

Северной Америки, возникшей в конце мела и просуществовавшей до конца эоцена. Большинство палеонтологических данных свидетельствует о приуроченности древнейших лососевидных именно к горным областям, прилегающим к Тихому океану, что позволяет считать эти районы наиболее вероятным местом их происхождения. На основе современных палеонтологических знаний не представляется возможным решить, возникли ли существующие роды *Coregonidae* в период существования единой Амфипацифической суши (ранее конца эоцена) или же очагом их формирования была одна из выделившихся из нее областей – азиатская или североамериканская. Формирование же видового разнообразия внутри родов шло уже на разобщенных материках (Сычевская, 1988).

Согласно гипотезе Е.А. Дорофеевой (1999), возникшие в регионе Амфипацифики лососевые и, вероятно, сиговые (Сычевская, 1988) стали расселяться в Евразию и Америку еще до того, как в конце палеогена Берингийская суша стала подвергаться опусканию. Если пресноводные предки ленка и тайменя, имеющиеся ископаемые остатки которых приурочены к областям тихоокеанского побережья в Америке и Азии (Владимиров, 1946; Сычевская, 1986), стали распространяться на запад через Сибирь, то гольцы в своем движении в этом направлении в плиоцене–плейстоцене тяготели к арктическому побережью континента, расселяясь морскими и пресноводными путями (Савваитова и др., 1977б; Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., in press). Другая часть их еще ранее стала распространяться вдоль тихоокеанского побережья. По мнению ряда исследователей (Волобуев, 1976; Черешнев, 1986; Глубоковский, 1995), гольцы атлантической ветви затем вторично проникли в тихоокеанский бассейн, где в современный период отмечается их совместное обитание. Эта же ветвь в период последнего предледниковья распространялась из водоемов ледовитоморского побережья в южном направлении, образовав в пределах материковой Сибири изолированный участок своего обитания в Северном Забайкалье.

В палеогене (66–25 млн лет назад) в ихтиофауне Сибири преобладали древние представители семейств амиевых, карповых и сомовых, населяющие обширные озерно-болотные комплексы (Яковлев, 1964). На границе палеогена – неогена (25 млн лет назад) происходило

общее поднятие материка и горных хребтов и как следствие дальнейшее изменение климата в сторону континентальности. Климат стал значительно суше и холоднее, что привело к коренной перестройке ихтиофауны. В миоцене происходило сокращение ареалов и гибель ряда амиевых, сомовых, карповых и других лимнофилов. При этом возрастали численность и видовое разнообразие речной и озерно-речной, холодолюбивой ихтиофауны (Штылько, 1934; Лебедев, 1959, 1960; Яковлев, 1964). К этому же периоду, по мнению Л.С. Берга (1922), а в дальнейшем В.Г. Сиделевой (1993, 2003), относятся проникновение в Байкал и дальнейшая эволюция предков байкальских рогатковидных рыб, приведшая к возникновению их поразительного многообразия. В среднем миоцене на месте современного Малого моря отмечается появление лососевых, а также щуки, плотвы и окуня. При этом здесь еще сохранялись амиевые и сомовые рыбы (Сорокин, 1956). В целом неогеновая фауна Сибири была весьма разнообразна и представлена видами семейств Acipenseridae, Salmonidae, Coregonidae, Esocidae, Cyprinidae, Percidae, ряд представителей которых был близок к современным (Штылько, 1934; Лебедев, 1959; Яковлев, 1961, 1964; Сычевская, 1971).

В плиоцен–плейстоценовый этап геологической истории окончательно сформировались современный рельеф и гидрологическая сеть Байкальского региона. Вокруг интенсивно углубляющейся Байкальской впадины стала формироваться новая более широкая гидрографическая сеть, что привело к перестройке водоразделов между Байкалом и речными системами Енисея, Лены и Амура (Коржуев, 1977) и, вероятно, возникновению в этот период ряда транзитных участков, способствующих проникновению в бассейн Байкала ряда групп гидробионтов из водоемов Сев. Забайкалья и бассейна Амура. Это подтверждается сделанными нами в горных озерах Сев. Забайкалья в бассейне р. Лена находками различных групп гидробионтов (водоросли, олигохеты, полихеты, двустворчатые моллюски), считавшихся ранее эндемиками оз. Байкал. Водораздел между бассейнами Ледовитого и Тихого океанов сильно сместился на юг. Похолодание климата в четвертичный период привело к вымиранию третичной фауны и создало благоприятные условия для холодолюбивых рыб бореального и арктического комплексов. Именно к этому периоду (около 2 млн лет

назад), по мнению В.Ч. Дорогостайского (1923) и Д.Н. Талиева (1955), приурочены проникновение в Байкал предковых форм рогатковидных из Северо-Тихоокеанского бассейна через систему палеоозер, существовавших в этот период на территории Забайкалья и Северной Монголии, и начало их внутриозерной эволюции, приведшей к возникновению «букета» эндемичных видов, родов и, возможно, семейств. Эволюционная молодость байкальских Cottoidei и их возникновение 2–3 млн лет назад подтверждены и молекулярно-генетическими исследованиями (Слободянюк и др., 1994; Kontula et al., 2003). Наиболее вероятным представляется впервые предложенный В.Ч. Дорогостайским (1923) и разработанный Б.Э. Богдановым (2004) сценарий вселения в озеро и дальнейшего видообразования, согласно которому коттиды сразу заселили широкий диапазон глубин до нескольких сотен метров. Подтверждением этому служит приуроченность основного видового разнообразия именно к этому диапазону глубин.

В соответствии с представлениями Д.Н. Талиева (1955) в основе филогенетического древа байкальских рогатковидных находятся три предковые формы, родственные современным *Paracottus knerii*, *Leocottus kesslerii* и *Mesocottus haitej*. Первая форма дала начало современным представителям родов *Paracottus*, *Batrachocottus* и *Procottus*, вторая – *Cottocomephorus*, а третья – абиссальной группе видов подсемейства *Abyssocottinae*. Голомянки рассматривались этим автором как обособившаяся ветвь рода *Batrachocottus*, эволюционирующая отдельно в связи с освоением пелагиали. Несколько иной точки зрения на эволюцию пелагических коттид придерживается Ж.А. Черняев (1973). По его мнению, предковая форма *L. kesslerii* при переходе к пелагическому образу жизни дала начало всем современным видам этой группы, в разной степени адаптированным к обитанию в толще воды. Эта точка зрения подтверждается иммунохимическими, эмбриологическими и генетическими данными (Талиев, 1940, 1955; Черняев, 1973; Слободянюк и др., 1994; Кирильчик, Слободянюк, 1997; Kontula et al., 2003).

Байкальская рифтовая зона рассматривается многими авторами и как наиболее вероятный центр видообразования сиговых и хариусовых

рыб (Дрягин, 1949, 1972; Пирожников, 1973; Карасев, 1977, 1987; Викторovsky 1978; Викторovsky и др., 1983; Скурихина и др., 1985; Черешнев, 1986; Макоедов, 1987; Суханова, 2004; Sukhanova et al., 2002; Koskinen et al., 2002).

Гипотеза о байкало-рифтовом очаге происхождения сиговых рыб была впервые высказана Г.Л. Карасевым (1977, 1987). Согласно этой гипотезе, центром видообразования и расселения сигов были горные водоемы, лежащие на границе байкальского и ленского бассейнов. Наиболее древними, находящимися в основании филогенетического древа, Г.Л. Карасев считает весенне-нерестующих баунтовских сигов, три морфо-экологические формы которых дали начало трем эволюционным ветвям семейства. В первом случае предок – бентофаг (прасиг), перейдя на осенний нерест и расселяясь на Север, образовал в приледниковых водоемах наиболее богатую видами и внутривидовыми формами группу бентосоядных сигов, характеризующихся малотычинковостью и нижним, либо полунижним расположением рта, – это озерно-речной сиг *Coregonus lavaretus* с очень сложной внутривидовой структурой, а также американский, уссурийский и сиг хадары. В современной байкальской фауне эта ветвь сиговых представлена озерно-речным сигом-пыжьяном.

От предка – планктофага с передним ртом (праомуля) образовался букет форм многотычинковых сигов (ледовитоморский и американский омули, пелядь, тугун и муксун).

Третья ветвь сигов, ведущая начало от предка-планктофага с верхним ртом (праряпушки), эволюционировала в приледниковых подпрудных водоемах и, двигаясь вслед за отступающим ледником, широко расселилась в равнинных водоемах Крайнего Севера и Западной Сибири. В Байкале представители двух последних ветвей, по мнению автора (Карасев, 1987), отсутствуют.

В последние годы были проведены всесторонние молекулярно-генетические исследования сиговых рыб Байкальской рифтовой зоны и их сравнение с небайкальскими формами (Sukhanova et al., 2000, 2002a, 2004; Суханова, 2004), свидетельствующие о наличии в регионе одной из наиболее древних линий *C. lavaretus*, давшей начало группе истинных сигов не только Западной Сибири и Европы, но и, вероятно, Амура и

Северной Америки. Согласно данным этих авторов, представители вида *C. lavaretus*, обитающие на территории БРЗ, образуют три дивергентные равноудаленные монофилетичные группы: 1 – сиги бассейна р. Лена; 2 – байкальский озерный сиг, байкальский и кулиндинский омуль; 3 – пыжьяны бассейна оз. Байкал. Продолжительность дивергенции оценивается в 1,7–3,4 млн лет, а ее начало связывается с необайкальской фазой рифтогенеза (Логачев и др., 1974; Мац и др., 2002; Mats, 1993). В плиоцен–четвертичное время в связи с продолжающимися поднятиями хребтов и прогибанием ряда впадин протекало формирование речной сети Северного Прибайкалья, принадлежащей бассейнам оз. Байкал и р. Лена (Базаров и др., 1981). Тектонические процессы формирования рельефа и фрагментационные события, вызванные образованием ледников, могли привести к изоляции трех линий *C. lavaretus* на территории БРЗ. Рефугиями этих линий могли служить рифтовые впадины зоны (Суханова, 2004). Убежищем для линии 1 на территории бассейна Лены могли быть водоемы, расположенные в таких впадинах, как Баунтовская, Муйская или Куандинская. Местом изоляции для линии 2, по-видимому, служили рифтовые впадины, расположенные рядом с Байкалом, или сам Байкал, а для линии 3 – бассейн Енисея. «Байкальский возраст» двух последних групп оценивается Л.В. Сухановой (2004) в 0,8–0,4 млн лет, что соответствует периоду смены направления стока из озера с ленского на енисейский (Мац и др., 2001). Этим же возрастом датируется изоляция байкальского и кулиндинского омулей, последние из которых считаются реликтовой предковой формой (Смирнов, Моложников, 1981; Карасев, 1987; Суханова, 2004).

Зарождение хариусовых рыб произошло, вероятнее всего, так же как и сиговых рыб, в плиоцене в водоемах, находившихся на территории современной Монголии (Koskinen et al., 2002). На монгольско-южно-байкальский очаг видообразования хариусов указывает как большое разнообразие форм хариусов в байкальском регионе и Юго-Восточной Сибири вообще, так и обитание во внутренних водоемах Монголии на территории Алтае-Саянской горной страны очень своеобразного по морфологическим признакам монгольского хариуса *Thymallus brevirostris*, являющегося, вероятно, предковой формой некоторых видов хариусов. По мнению М. Коскинена с соавторами (Koskinen et al., 2002), уже на границе плиоцена и плейстоцена древние линии хариуса обитали

в бассейнах Енисея, Лены и Амура. Их проникновение в оз. Байкал и его бассейн авторы связывают со средним плейстоценом, что согласуется с данными, полученными для сиговых рыб (Суханова, 2004).

Значительный интерес имеют представления Л.В. Сухановой (Суханова и др., 1994, 1996, 1999; Суханова, 2004; Sukhanova et al., 1999, 2002б, 2004) о близости байкальского омуля к байкальскому озерному сигу (группа сигов с нижним ртом) и удаленности от арктического и ирландского омуля. Таким образом, по мнению этих авторов, байкальский омуль является пелагической многотычинковой формой *C. lavaretus* (считавшейся А.Г. Скрябиным (1969, 1977, 1979) отсутствующей в Байкале) и одним из крайних вариантов специализации пелагических планктофагов в широком ряду фенотипического разнообразия форм вида. Однако, по нашему мнению, приводимый период изоляции в 0,8–0,4 млн лет и репродуктивная изоляция от озерного сига, обусловленная реофильным характером размножения омуля, позволяют считать его отдельным видом – *C. migratorius*.

Проникновение в ряд горных озер БРЗ в бассейнах Лены и Байкала арктического гольца было приурочено, вероятно, к периоду последнего похолодания 11,3–9,5 тыс. лет назад. В плейстоцене предковые речные или проходные формы гольцов могли распространиться в реках, а также приледниковых водоемах, которые, возможно, сыграли важную роль в этом процессе, однако пережить изменения среды обитания, связанные с планетарными колебаниями климата с чередованием холодных и теплых веков вплоть до голоценового потепления (Алексеев и др., 1975; Кинд, 1976; Ендрихинский, 1982; Плюснин, 1982), они смогли лишь в холодных горных озерах БРЗ. Очевидно, условия изоляции стали формироваться в позднеледниковое и послеледниковое время в начале голоцена, когда в условиях существования сформировавшейся гидросети, близкой к современной, и продолжающегося вреза рек (что затрудняло доступ к озерам в их верховьях) началось масштабное понижение уровней плейстоценовых озер. Таким образом, время существования забайкальских популяций арктического гольца в условиях изоляции можно определить в пределах от 10 тыс. лет или менее. По мнению Н.В. Кинд (1969, 1976) и Е.А. Цепкина (1976, 1995), в древнем и раннем голоцене (12 000–7 700 лет назад) климат был еще

достаточно влажным и холодным, а масштабное потепление началось лишь около 8 000-7 000 лет назад.

Пути распространения гольцов, имевших своими предками проходные формы, очевидно, связаны с историей развития речной сети, в свою очередь тесно сопряженной с историей развития рельефа. В свете новых данных по распространению и морфологии забайкальских гольцов (Алексеев и др., 1999, 2000; Alekseyev et al., 2002; Alekseyev et al., in press) наиболее вероятным, на наш взгляд, следует считать их проникновение через бассейн Лены. Этот процесс мог происходить в разное время. Уже несколько десятилетий считается доказанным существование стока из Байкала в пра-Лену (Павловский, Фролова, 1955; Воскресенский, 1959), направлявшуюся, по мнению С.С. Коржуева (1977), в меридиональном направлении на север в центральную часть Сибирской платформы – Ангара-Виллюйский прогиб, используя долины Нижней Тунгуски и Виллюя. В конце плиоцена – начале плейстоцена в результате неравномерного поднятия Байкальской горной страны Лена утратила связь с Байкалом, а движения на севере в Верхоянском горном поясе привели к утрате связи с Виллюем и смене направления ее стока на широтное. Современная долина Лены возникла в несколько этапов в середине плейстоцена, объединив участки древних речных долин и долин прорыва, приняв сток сначала древнего Витима (до этого образовывавшего «среднюю пра-Лену»), а затем Чары и Олекмы (образовывавших «нижнюю пра-Лену») (Коржуев, 1977). При этом Патомское нагорье являлось для крупных рек древним водоразделом. Таким образом, ленский путь расселения гольцов мог идти либо через раннюю долину Лены с севера и северо-северо-востока, либо же позже, во время становления современной ленской долины или уже после него, с северо-востока.

Проникновению арктического гольца (Савваитова и др., 1977а; Самусенок и др., 2006) и байкалоленского хариуса (Матвеев и др., 2005, 2006а) в бассейн Байкала мог способствовать существовавший, по мнению ряда авторов, сток из оз. Байкал в бассейн р. Лена через Баргузин – Ципу – Витим (Кожов, 1972; Ламакин, 1965) или через долины рек пра-Бугульдейки и пра-Манзурки (Кожов, 1972, Флоренсов, 1978; Кузьмин, 2001), что привело к проникновению отдельных элементов байкальской фауны в систему существовавших в конце

неогена – начале четвертичного периода гигантских озер Забайкалья. Вместе с тем, обобщение многочисленных геоморфологических и тектонических исследований (Флоренсов, 1968) показало, что значительного подъема уровня вод Байкала, способного привести к их ингрессии в бассейн Лены через долину Баргузина, не существовало. В неогене и четвертичном периоде в Северном Забайкалье существовал ряд крупных глубоководных озер, имеющих сток как в сторону палео-Байкала через палео-Баргузин, так и в сторону палеобассейнов Витима и Олекмы (Карасев, 1987).

Имеющие место находки элементов ленской ихтиофауны (арктический голец, байкалоленский хариус) и других групп гидробионтов выдвигают на первый план гипотезы ингрессии ленских вод в бассейн Байкала через долины Ципы – Баргузина и Мамы – Верх. Ангара, или существования на водоразделах Ципы, Баргузина, Светлой, Котеры и Фролихи серий временных водоемов, а также перехватов речных верховий (Гурулев, 1954; Ламакин, 1968; Базаров и др., 1981), которые представляли собой транзитные зоны для проникновения ряда элементов ленской ихтиофауны в бассейн Байкала. Отсутствие в озерах бассейна оз. Байкал, населенных арктическим гольцом или байкалоленским хариусом, другого типичного представителя «гольцовой ихтиофауны озер» бассейна Лены – пестроногого подкаменщика, не являющегося активным мигрантом, может свидетельствовать в пользу кратковременности существования таких связей или более позднего его распространения в горных водоемах БРЗ в бассейне р. Лены.

Литература

Алексеев М.Н., Гитерман Р.Е., Голубева Л.Е. 1975. О перигляциальных образованиях плейстоцена северной части Восточной Азии // Палеогеография и перигляциальные явления плейстоцена. – М.: Наука. С. 74-83.

Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. Разнообразие гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 40, № 3. С. 29 -311.

Алексеев С.С., Булдыгеров В.В., Пичугин М.Ю. и др. 1999. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // Вопр. ихтиологии. Т. 39, № 1. С. 48-55.

Базаров Д.-Д.Б., Резанов И.Н., Будаев Р.Ц. и др. 1981. Геоморфология Северного Прибайкалья и Станового нагорья. – М.: Наука. 198 с.

Берг Л.С. Фауна Байкала и ее происхождение // Климат и жизнь. М. С. 28-53.

Богданов Б.Э. 2004. К дискуссии о происхождении, эволюции и систематике байкальских рогатковидных рыб // Труды каф. зоологии позвоночных. – Иркутск. Т. 2. С. 84-105.

Викторовский Р.М., Ермоленко Л.Н., Макоедов А.Н. и др. 1983. Дивергенция кариотипов сигов // Цитология. Т. 25, вып. 11. С. 1309-1315.

Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. – М.: Наука. 110 с.

Волобуев В.В. 1977. О карликовой форме нейвы *S. neiva* (Salmonidae, Salmoniformes) из оз. Корраль (бассейн р. Охоты) // Зоол. журн. Т. 56, вып. 3. С. 405-411.

Воскресенский С.С. 1959. Основные черты четвертичной истории Юго-Западного Прибайкалья // Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири. – М.: Изд-во МГУ С. 422-441.

Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. – М.: Наука. 343 с.

Гурулев С.А. 1954. Геология Ангара - Баргузинской горной страны. – Иркутск. 67 с.

Дорогостайский В.Ч. К систематике хариусов Байкальского бассейна // Тр. Иркут. о-ва естествоисп., антроп. и этногр. – Иркутск. Т. 1, вып.1. 75 с.

Дорофеева Е.А. 1999. Лососи и форели Евразии: сравнительная морфология, систематика и филогения: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. – СПб. 55 с.

Дрягин П.Л. 1972. Основные направления экологической изменчивости у пресноводных рыб // Кратк. тез. докл. к сессии Ученого совета ГосНИОРХ, посвящ. 50-летию СССР. – Л., 1972. С. 19-20.

Дрягин П.Л. 1949. Половые циклы и нерест рыбы. // Изв. ВНИОРХ. Т. 28. С. 3-113.

Дыбовский В. 1876. Рыбы озера Байкал // Известия Сиб. отд. Рус. геогр. о-ва. Т. 7, № 1/2. С. 1-25.

Ендрихинский А.С. 1982. Последовательность основных геологических событий на территории Южной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене. // Поздний плейстоцен и голоцен юга Восточной Сибири. – Новосибирск: Наука. С. 6-35.

Карасев Г.Л. 1977. Проблемы исторического формирования ихтиофауны Байкальского рифта и прилежащих территорий Северной Азии // Тр. БайкалСибРыбНИИпроект. Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. – Улан-Удэ. Т. 1, вып. 1. С. 142-174.

Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. – Новосибирск: Наука. 295 с.

Кинд Н.В. 1969. Вопросы синхронизация геологических событий и колебаний климата в верхнем антропогене // Основные проблемы геологии антропогена Евразии. – М.: Наука. С. 21-35.

Кинд Н.В. 1976. Палеоклиматы и природная среда голоцена // История биогеоценозов СССР в голоцене. – М.: Наука. С. 5-14.

Кирильчик С.В., Слободянюк С.Я. 1997. Эволюция фрагмента гена цитохрома b митохондриальной ДНК некоторых байкальских и внебайкальских видов подкаменщиковых рыб // Молекуляр. биол. Т. 31, № 1. С. 168-175.

Кожов М.М. 1972. Очерки по байкаловедению. – Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та. 252 с.

Коржуев С.С. 1977. Морфоструктурный анализ речных долин и гидроэнергетическое строительство. – М.: Наука. 175 с.

Кузьмин М.И. 2001. Во льдах Байкала. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео». 140 с.

Ламакин В.В. 1965. По берегам и островам Байкала. – М.: Наука. 190 с.

Ламакин В.В. 1968. Неотектоника Байкальской впадины. – М.: Наука. 245 с.

Лебедев В.Д. 1959. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности // Вопр. ихтиологии. Вып.12. С. 28-69.

Лебедев В.Д. 1960. Пресноводная четвертичная фауна Европейской части СССР. М. 402 с.

Логачев Н.А., Флоренсов Н.А. Нагорья Прибайкалья и Забайкалья. – М.: Наука. 360 с.

Логачев Н.А. Развитие рифта // Нагорья Прибайкалья и Забайкалья. – М.: Наука. С. 57-162.

Макоедов А.Н. 1987. Межпопуляционные различия и история расселения хариусов *Thymallus*: исследования изменчивости окраски спинного плавника // Вопр. ихтиологии. Т. 27, вып. 6. С. 906-912.

Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Тельпуховский А.Н. и др. 2005. Новый подвид сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* ssp. nova (Salmoniformes, Thymallidae) // Вестник БГУ. – Улан-Удэ: изд-во БГУ. Сер. биология, вып. 7. С. 69-82.

Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Пронин Н.М. и др. 2006. Биология нового подвида сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* ssp. nova (Salmoniformes, Thymallidae) в бассейне озера Байкал // Вестник БГУ. – Улан-Удэ: изд-во БГУ. Сер. биология, вып. 8. С. 222-233.

Мац Д.В., Уфимцев Г.Ф., Мандельбаум М.М. и др. 2001. Кайнозой Байкальской рифтовой зоны. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «ГЕО». 252 с.

Пирожников П.Л. О формообразовании у сиговых в связи с особенностями их расселения // Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука. Вып. 3. С. 132-142.

Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В. 1975. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae, Pisces) // Изв. ГосНИОРХ. Т. 104. С. 5-17.

Плюснин В.М. 1982. Эволюция гольцовых ландшафтов Северного Забайкалья // Поздний плейстоцен и голоцен юга Восточной Сибири. – Новосибирск: Наука. С. 116-125.

Савваитова К.А., Максимов В.А., Медведева Е.Д. 1977а. Даватчан *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) // Вопр. ихтиологии. 1977а. Т.17, вып. 2. С. 203-219.

Савваитова К.А., Медведева Е.Д., Максимов В.А. 1977б. Глубоководный голец (*Salvelinus*, Salmonidae, Salmoniformes) Норильских озер // Вопр. ихтиологии. Т. 17, вып. 6. С. 992-1008.

Салоп Л.И. 1967. Геология Байкальской горной области. – М.: Изд-во АН СССР. Т. 2. 700 с.

Самусенок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н. и др. 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46, вып. 5. С. 616-629.

Сиделева В.Г. 1993. Эндемичная ихтиофауна озера Байкал, ее происхождение и условия существования: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – СПб. 40 с.

Скрябин А.Г. 1969. Биология байкальских сигов. – М.: Наука. 112 с.

Скрябин А.Г. 1977. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. – Новосибирск: Наука. 231 с.

Скрябин А.Г. 1979. Сиговые рыбы юга Сибири. – Новосибирск: Наука. 230 с.

Скурихина Л.А., Медников Б.М., Тугарина П.Я. 1985. Генетическая дивергенция хариусов (*Thymallus*) Евразии и «сети видов» // Зоол. журн. Т. 64, вып. 1. С. 245-251.

Слободянюк С.Я., Павлова М.Е., Федоров А.Н. и др. 1994. Bsp MII – семейство тандемно организованных последовательностей ДНК байкальских коттоидных рыб (Cottoidei) // Молекулярная биология. Т. 28, вып. 2. С. 419-428.

Смирнов В.В., Моложников В.Н. 1981. Популяция омуля в бассейне р. Кичеры // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. – Петрозаводск, 1981. С. 92-93.

Смирнов В.В., Провиз Л.И., Воронов А.В. Морфоэкологическая характеристика омуля Верхнекичерских озер (бассейн Северного Байкала) // Морфология и экология рыб (Серия «Фауна Байкала»). – Новосибирск: Наука, 1987. С. 42-48.

Сорокин А.В. 1956. Геоморфологические особенности Приольхонья и проблема происхождения Байкала // Сб. науч. тр. Иркут. геол.-мет. ин-т. Серия геол., вып. 12. С. 36-46.

Суханова Л.В. 2004. Молекулярно-филогенетическое исследование байкальского омуля *S. autumnalis migratorius* (Georgi): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск. 17 с.

Суханова Л.В., Смирнова Н.С., Смирнов В.В. 1994. Исследование популяций байкальского омуля *S. autumnalis migratorius* (Georgi) методом рестрикционного анализа мтДНК // Тезисы. Байкал – природная лаборатория для исследования изменений окружающей среды и климата. – Иркутск. Т. 5. С. 96.

Суханова Л.В., Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. и др. 1996. Исследование популяций байкальского омуля *C. autumnalis migratorius* (Georgi) методом рестрикционного анализа митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 36, вып. 3. С. 667-673.

Суханова Л.В., Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. и др. 1999. Новые данные по рестрикционному анализу мтДНК популяций байкальского омуля *C. autumnalis migratorius* (Georgi) // Сиб. эколог. жур. Т. 6. С. 655-658.

Сычевская Е.К. 1971. Род *Esox* в третичных отложениях СССР и Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. науч.-исслед. экспедиции. – М.: Наука. Вып.1. С. 221-234.

Сычевская Е.К. 1988. Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития лососевидных // Биология сиговых рыб. – М.: Наука. С. 17-27.

Талиев Д.Н. 1940. Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории байкальской фауны // Тр. Байкальск. лимнол. станции АН СССР. Т.Х. С. 241-355.

Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). – М.; Л.: Изд-во АН СССР. 602 с.

Флоренсов Н. А. 1960. Мезозойские и кайнозойские впадины Прибайкалья // Тр. Вост.-Сиб. филиала АН СССР, Сер. геол. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 19.

Флоренсов Н.А. 1968. Некоторые особенности котловин крупных озер Южной Сибири и Монголии // Мезозойские и Кайнозойские озера Сибири. – М.: Наука. С. 59-73.

Флоренсов Н.А. 1978. История озера // Проблемы Байкала. – Новосибирск: Наука. С. 9-17.

Цепкин Е.А. 1995. Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопр. ихтиологии. Т. 35, вып. 1. С. 3-17.

Цепкин Е.А., Соколов Л.И. 1976. Основные итоги изучения ихтиофауны голоцена континентальных вод СССР // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С. 38-46.

Черешнев И.А. 1986. Происхождение пресноводной ихтиофауны районов Беренгии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 122-145.

Черешнев И.А. 1996. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // Вопр. ихтиологии. Т. 36, вып. 5. С. 597-608.

Черняев Ж.А. 1973. О генезисе фауны байкальских бычков-подкаменщиков (Cottoidei) // Зоол. журн. Т. 52, № 3. С. 452-463.

Штылько Б.А. 1934. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Всесоюз. геол.-развед. объединение. – М. Вып. 359. С. 1-95.

Яковлев В.Н. 1961. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиологии. Т. 1, вып.2 (19). С. 203-221.

Яковлев В.Н. 1964. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 4, вып.1 (30). С. 10-32.

Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. 1999. Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // ISACF Information Series. N. 7 (Proceedings of the eighth and ninth ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998). P. 71-86.

Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveyev A.N. et al. 2002. Diversification, sympatric speciation, trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia // Environ. Biol. of Fish. Vol. 64. P. 97-114.

Alekseyev, S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al., Phylogeographic patterns and sympatric speciation in the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L) complex from Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis, with special reference to Transbaikalia. in press.

Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. 2001. Holarctic phylogeography of arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. Vol. 55(3). P. 573-586.

Kontula T., Kirilchik S.V., Vainola R. 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // Mol. Phylogen. Evol. Vol. 27. P. 143-155.

Koskinen M., Knizhin I., Primmer C. et al. 2002. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Thymallus* spp. (grayling) provides evidence of ice-age mediated environmental perturbations in the world's oldest body of fresh water, Lake Baikal // Molecular Ecology. Vol. 11(12). P. 2599-2611.

Mats V.D. 1993. The structure and development of the Baikal rift depression // Earth-Science Reviews. Vol. 34. P. 81-118.

Sideleva V.G. 2003. The endemic fishes of Lake Baikal. – Leiden: Backhuys Publishers. 270 p.

Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 1999. The taxonomic position of the lake Baikal omul *C. autumnalis migratorius* (Georgi), in the family Coregonidae // Abstract. VII Symposium on Biology and Management of Coregonid Fishes, Ann Arbor, Michigan, USA, 9 – 12 August. 1999. P. 89.

Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 2000. The Phylogenetic relationships of Lake Baikal coregonines as revealed by mitochondrial DNA d-loop analysis // Proceeding of International Conference: Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. – IC,G – Novosibirsk, 2000. Vol. 5 (2) P. 199-201.

Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 2002 a. Baikal omul as a part of *C. lavaretus* complex // Abstr of the Third International Symposium of the Series Speciation in Ancient lakes (SIAL - 3): Ancient lakes: speciation, development in time and space, natural history. – Novosibirsk: Nauka. P. 183.

Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 2002b. The taxonomic position of the Lake Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) as revealed by sequence analysis of mtDNA cytochrome b and control region // Archiv. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. Vol. 57. P. 97-106.

Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 2004. Grouping of Baikal omul *C. autumnalis migratorius* (Georgi) within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker // Annales Zoologici Fennici. Vol. 41 (1). P. 41-49.

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ СИГОВЫХ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

¹Смирнов В.В., ²Суханова Л.В., ²Смирнова-Залуми Н.С.

¹Байкальский музей ИНЦ СО РАН, bmsmirnov@mail.ru

²Лимнологический институт СО РАН, kir@lin.irk.ru

Резюме. Представлены основные направления микроэволюционных преобразований в группе сиговых рыб Байкальской озерно-речной провинции. Обсуждаются виды (многотычинковый планктофаг – байкальский омуль и малотычинковый бентофаг – байкальский озерный сиг), произошедшие от предковой формы, которая появилась в озере не менее 1 млн лет назад. Их дифференциация связана с формированием Байкала как глубоководного водоема. Особая роль в этом процессе отводится структуре водных масс озера и динамике климата в эпоху плейстоцена. Информация о внутривидовом полиморфизме мтДНК байкальского омуля и байкальского озерного сига свидетельствует об отсутствии четких генетических различий не только между популяциями этих видов, но и между самими видами, выделенными по морфо-экологическим признакам. Объяснить этот факт, по-видимому, можно многократным изменением климата на протяжении всего плейстоцена, препятствовавшим формированию долговременных барьеров между ними. Соответственно, современные байкальский омуль и байкальский озерный сиг, а также их популяционная структура сформировались в геологических масштабах времени недавно, вероятнее всего, после последнего (сартанского) оледенения.

MICROEVOLUTION OF WHITEFISH OF LAKE BAIKAL

¹Smirnov V.V., ²Sukhanova L.V., ²Smirnova-Zalumi N.S.

¹Baikal Museum ISC SB RAS, bmsmirnov@mail.ru

²Limnological Institute SB RAS, kir@lin.irk.ru

Abstract. Main microevolution transformations in the group of whitefish of the Baikal lacustrine-riverine province are presented in this work. Plankton phages with many gill-rakers (Baikal omul) and benthos phages with a small number of gill-rakers (Baikal lacustrine whitefish) derived from an ancestor form which appeared in the lake about 1 mln years ago have been discussed. Their differentiation is connected with the formation of Lake Baikal as a deepwater body. The structure of water masses of the lake and dynamics of climate during the Pleistocene play a special role in this process. Intraspecific polymorphism of mtDNA of Baikal omul and Baikal lacustrine whitefish show the absence of clear genetic differences not only between populations of these species but also between the species identified from their morphological and ecological characteristics. This fact may be explained by multiple changes of climate during the entire Pleistocene period which hampered the formation of long-term barrier between them. Thus, modern Baikal omul and Baikal lacustrine whitefish, as well as their population structure have been formed recently within the geological time scale, probably after the last Sartansky glaciation.

Среди проблем эволюции Байкала, его фауны и флоры центральное место всегда занимал вопрос о направлениях формирования видового и

внутривидового разнообразия гидробионтов в связи с особенностями структуры и функционирования экосистемы озера. Популяционная структура хозяйственно ценных объектов, таких как сиговые виды рыб, интересовала как ученых, так и практиков. Особенно это касается байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) – основного объекта байкальского рыбного промысла. В последние десятилетия внимание к группе сиговых рыб как перспективному объекту исследования процессов эволюции и микроэволюции вновь возбудило интерес к вопросу происхождения байкальского омуля, его полиморфизму и родственным связям с другими сиговыми рыбами бассейна Байкала, в частности, с байкальским озерным сигом *Coregonus lavaretus baicalensis* Dyb.

Долгое время ни у кого не вызывало сомнения, что два этих вида имеют разное происхождение. Байкальского омуля (многотычинкового планктофага, 32–56 тычинок на жаберной дужке) считали подвидом ледовитоморского омуля, проникшего в Байкал при трансгрессии морских вод в один из межледниковых периодов (Березовский, 1927; Берг, 1948; Решетников, 1980). Байкальский озерный сиг (малотычинковый бентофаг, 22–30 тычинок) известен как разновидность обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* L. (Крогиус, 1933), широко распространенного в пресноводных водоемах Евразии. Если во всех крупных озерах Европы сиг *C. lavaretus* L. представлен и пелагической (планктофагом), и придонной (бентофагом) формами, то отсутствие пелагической формы сига в Байкале А.Г. Скрябин (1969) связывал с тем, что его нишу занял вселившийся в Байкал ледовитоморский омуль.

Молекулярно-филогенетические исследования всех представителей байкальских сиговых рыб (Sukhanova et al., 1999; Суханова и др., 2007; и др.) и их сравнительный анализ с другими видами этого семейства из водоемов севера Евразии и Северной Америки (Bernatchez et al., 1991) позволили сделать вывод, что это не так. Значительная генетическая дистанция между арктическим омулем и байкальским омулем опровергает их близкое родство как вида и подвида. Более того, анализ митохондриальной ДНК показал, что байкальский омуль входит в большую полиморфную группу настоящих сигов, а арктический омуль в группу омулевидных сигов (рис. 1). То есть байкальский омуль – это та самая пелагическая многотычинковая форма сига, характерная для

многих озер и, как предполагали, отсутствующая в Байкале. Однако в Байкале уровень морфоэкологических различий между двумя генетически идентичными группами популяций сига (планктофагами и бентофагами) позволяет систематикам считать их самостоятельными видами – байкальским омулем и байкальским озерным сигом соответственно (Крогиус, 1933; Берг, 1948). Этот вывод основывается на полном отсутствии трансгрессии распределения их по основным морфологическим признакам.

Главное отличие между байкальским омулем и байкальским озерным сигом – в положении рта, по которому систематики разделяют сиговых рыб на группы видов с верхним, конечным и нижним положением рта (Борисов, Овсянников, 1964). Планктофаг байкальский омуль имеет конечный рот, а бентофаг байкальский озерный сиг – полунижний. Большие отличия между ними и по таким систематическим признакам сиговых рыб, как количество тычинок на первой жаберной дужке жаберного цедильного аппарата, диаметр глаза и межглазничное расстояние. У омуля тычинок почти вдвое больше чем у байкальского озерного сига, соответственно 32–56 и 22–30 шт. Диаметр глаза омуля составляет 24–28 % к длине головы, против 19–20 % у сига. Соответственно, межглазничное расстояние меньше – 22–24 % к длине головы у омуля против 25–28 % у сига.

Объединение результатов генетических и морфоэкологических исследований ставит на обсуждение вопрос об эволюции сиговых рыб в Байкале, завершившейся видообразованием за короткое, в геологическом масштабе¹, время (рис. 1).

Байкальский омуль и байкальский озерный сиг объединяются одной кладой с сигами обитающими в бассейне Амура, амурским (уссурийским) сигом *Coregonus ussuriensis* и сигом-хадары *Coregonus chadari* (рис. 1). Разделение этой предковой формы на байкальскую и амурскую линии произошло около 1 млн лет назад. Об этом же свидетельствует имеющаяся информация о внутривидовом полиморфизме мтДНК байкальского омуля (Суханова и др., 2007).

¹ Для определения времени дивергенции использовались опубликованные значения скорости нуклеотидных замен в мтДНК лососевых – 0,5–1 % за 1 млн. лет (Шедько, 1991; Smith, 1992) (на схеме для построения шкалы применено среднее значение – 0,75 % за 1 млн лет).

В раннем-среднем плейстоцене, с превращением Южнобайкальского озера в ультраглубоководный водоем, с дальнейшим увеличением глубин озер на месте Северного Байкала и присоединением Северного Байкала к Южному (Попова и др., 1989), предок омуля вышел на просторы единого глубоководного озера и к настоящему времени образовал три группы популяций, заходящих на нерест в разные по протяженности реки: 1) Селенгу (1591 км); 2) Верхнюю Ангару (640 км), Кичеру (150 км), Баргузин (400 км); 3) малые реки Байкала, впадающие в Чивыркуйский залив (Малый и Большой Чивыркуй, Безымянка), залив Посольский сор (Большая Речка, Култучная, Абрамиха, Толбузиха), пролив Малое Море (Сарма) и др.

Морфологические промеры рыб из нерестовых стад в реках выявили следующую зависимость – чем длиннее нерестовый путь омуля в реке, тем больше у него количество жаберных тычинок и меньше относительная длина головы, длина жаберной дуги и расстояние между жаберными тычинками, ниже тело и хвостовой стебель. То есть у омуля, совершающего дальние нерестовые миграции в реках, экстерьер (веретеновидное тело) и особенности строения жаберного аппарата способствуют прямолинейному движению и сохранению высокой крейсерской скорости при питании мелким кормом. И наоборот, чем короче нерестовая миграция омуля в речках, чем ближе к его нерестовому ареалу расположен район нагула в озере, тем в большей степени им используются крупные кормовые организмы, концентрирующиеся в светлое время суток в придонных слоях склоновой зоны. В соответствии с условиями нерестового и нагульного ареалов, сформировались высокоспециализированные группы популяций (и субпопуляций) омуля: группа активных мигрантов, потребителей зоопланктона (эпишура и циклоп около 40 % годового рациона) и группа локальных присклоновых макрогектопусоедов (макрогектопус более 50 %). Омуля третьей, прибрежно-пелагической, группы можно отнести к прибрежно-пелагическим эврифагам. В его рационе, наряду с зоопланктоном и макрогектопусом, большую роль играют прибрежные амфиподы – около 30 % (Смирнов, 1974). В процессе адаптации омуля к обитанию в ультраглубоководном Байкале сложилась его экологическая структура, соответствующая структуре водных масс озера.

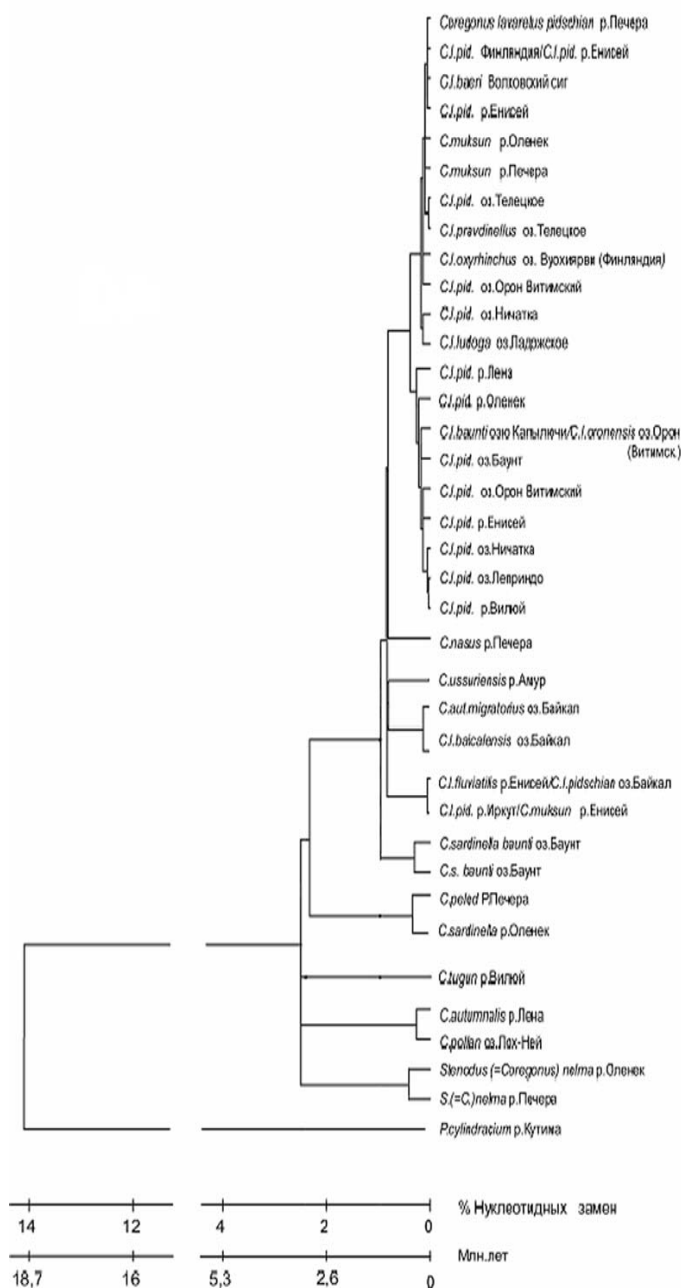


Рис. 1. Схема филогенетических взаимоотношений сиговых рыб рода *Coregonus*, построенная на основе нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* (NJ линейизованное древо) (по Л.В. Сухановой и др., 2007).

Популяции омуля вошли в состав наиболее продуктивных биоценозов пелагиали: эпипелагического (селенгинская), прибрежно-пелагического (северобайкальская и баргузинская) и склонового в пределах глубин 50–350 м (популяции, размножающиеся в малых реках) (рис. 2). Становление численности популяций омуля и сига произошло в соответствии с потенциальными возможностями занимаемых биотопов в Байкале и нерестовых ареалах.

У байкальского озерного сига микроэволюционный процесс также идет в направлении максимального использования разных биоценозов, только не пелагических, а донных. К настоящему времени по результатам морфоэкологических исследований описаны его маломорская, чивыркуйская (Крогиус, 1933) и селенгинская (Фиалков и др., 2007) популяции.

Исходя из функциональной обусловленности характерных морфологических признаков, свидетельствующих об адаптации рыб к обитанию в определенном биоценозе, экологические особенности каждой из популяций байкальского озерного сига можно охарактеризовать следующим образом. Маломорский озерный сиг – это глубоководный мигрант, питающийся при относительно больших скоростях движения мелким кормом, чивыркуйский озерный сиг – мелководный хищник, а озерный сиг селенгинской популяции – придонная рыба, потребляющая у дна мелкий корм при относительно низких скоростях движения (Фиалков и др., 2007).

Если популяционное разнообразие и внутривидовая дифференцированность байкальского омуля представляют наибольший интерес для выяснения направлений эволюции сиговых рыб Байкала в связи со структурой водных масс озера, то генетическое сходство байкальского омуля с байкальским озерным сегом интересно для выяснения их происхождения.

Решение вопроса о происхождении озерного сига и омуля возможно после их популяционно-генетического анализа. Однако уже сейчас, в связи с тематической направленностью нашей конференции, с постановкой проблемы эволюции котловины Байкала, его фауны и флоры, можно высказать некоторые гипотезы эволюционного плана, в частности относительно механизма формирования ареалов размножения байкальского омуля и байкальского озерного сига в связи с вопросами динамики климата в предыдущие эпохи.

В современный период ареалы размножения популяций озерного сига всегда находятся рядом с нерестилищами популяций придонно-глубоководного омуля, размножающегося в малых реках: селенгинского сига – с посольской; маломорского сига – с сарминской; чивыркуйского сига – с чивыркуйской. Все три ареала имеют ряд общих характеристик, обеспечивающих выживание потомства обоих видов.

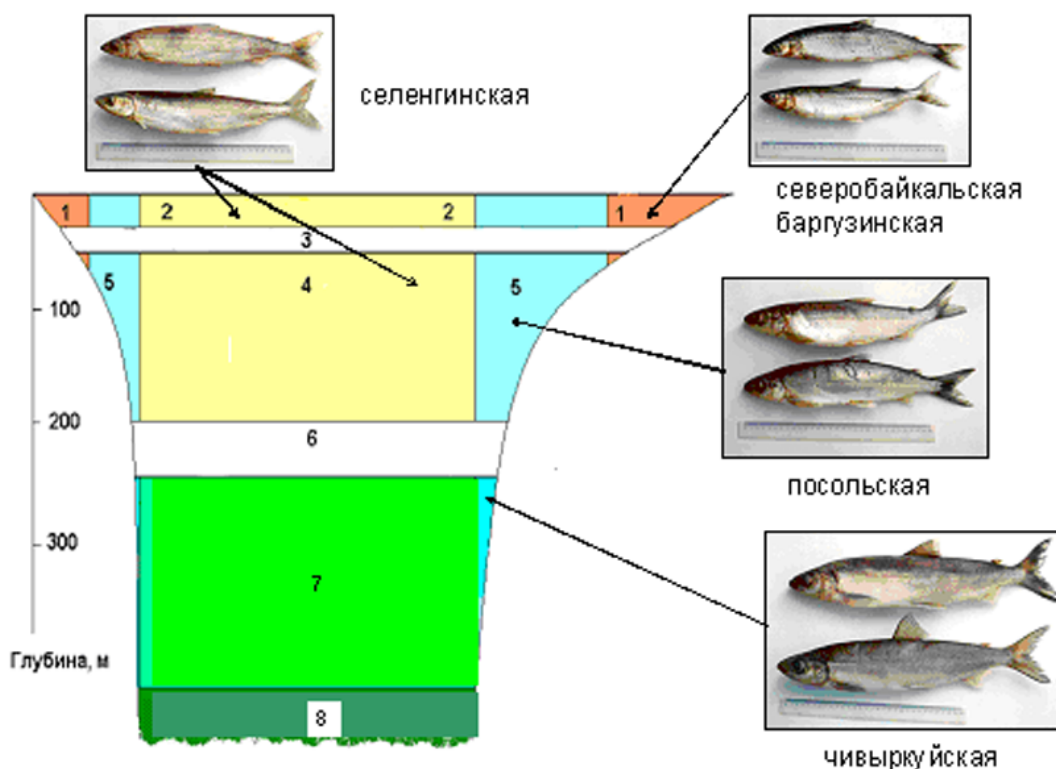


Рис. 2. Популяции байкальского омуля в экосистеме пелагиали Байкала (схема): 1 – прибрежная пелагиаль; 2 – эпилимнион; 3 – слой сезонного термоклина; 4 – эпипелагиаль; 5 – надсклоновая пелагиаль, зона действия вертикальных гидрологических фронтов и весеннего термобара; 6 – слой мезотермического максимума; 7 – мезопелагиаль; 8 – батипелагиаль.

Они представляют собой группы малых рек, впадающих в мелководные прогреваемые заливы, отграниченные от озера песчано-галечниковыми косами. Нерестилища омуля в речках и сига у внешней стороны кос обеспечены речным стоком даже в зимнюю межень (Фиалков и др., 2007), а выклюнувшиеся из икры личинки омуля и сига имеют высокую кормовую базу в заливах и на мелководьях.

Эпоха плейстоцена, с которой обычно связывают время возникновения полиморфного семейства сиговых рыб и коренные перестройки в его структуре, характеризовалась многократными глубокими и продолжительными похолоданиями, сопровождавшимися иссушением климата, сокращением речного стока и понижением уровня вод Байкала, и такими же продолжительными межледниковьями, когда происходило таяние снежников и ледников и повышение уровня озера. Ретроспективный анализ климатических условий последнего (сарганского) оледенения, проведенный М.Н. Шимараевым и

И.Б. Мизандронцевым (2003), показал, что в этот период иссушение климата привело к уменьшению притока воды в Байкал, в среднем на 40 % и понижению уровня озера на 1 м.

Однако, характеризуя всю эпоху плейстоцена, Е.В. Безрукова и П.П. Летунова (2001) отмечают, что лесная растительность на территории юга Восточной Сибири в ледниковые периоды полностью не исчезала. В составе древостоев в фазы оледенений присутствовали все основные представители древесных растений современного периода – ель, пихта, кедр, сосна, лиственница, береза. То есть даже в периоды оледенений влаги для произрастания лесной растительности было достаточно.

В период сартанского оледенения поверхностный сток рек с большими водосборными бассейнами сохранялся за счет грунтовых и подрусовых вод, а поверхностный сток малых рек, текущих с окружающих Байкал хребтов, исчезал (Афанасьев, 1976; Диденко, Диденко, 1977). Но грунтовый (подрусовой) сток малых рек, по-видимому, сохранялся. Сохраняться должен был и дренажный сток из заливов, например, из залива Посольский сор в Байкал через галечниковую косу (рис. 3).

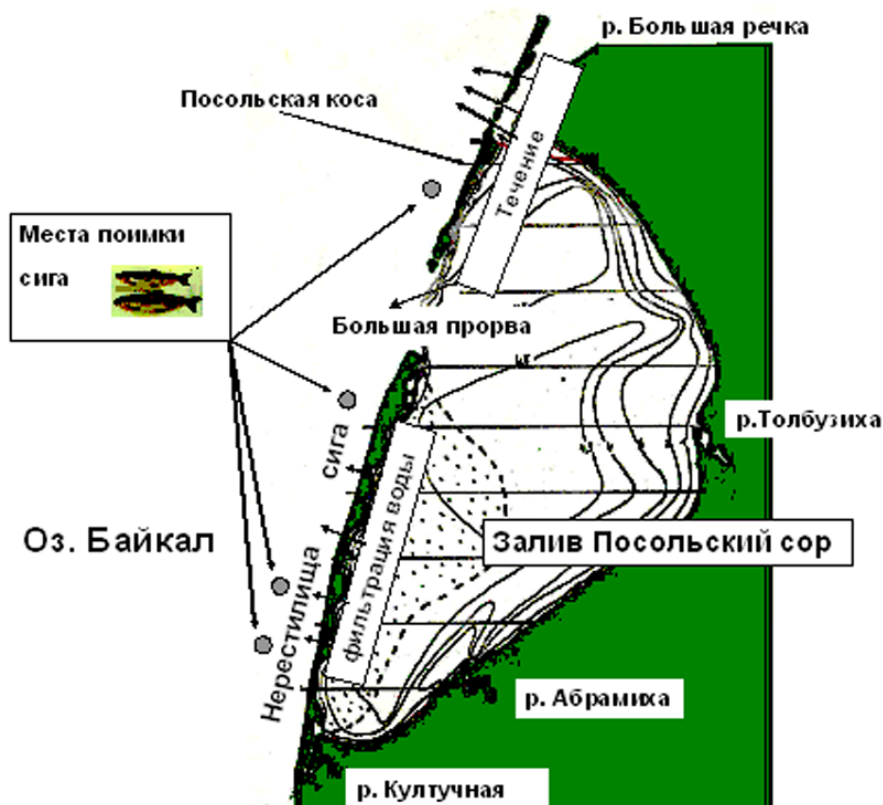


Рис. 3. Расположение нерестилищ озера Байкал у Посольской косы.

В этих условиях омуль популяций малых рек мог откладывать икру на нерестилищах озерного сига в зоне выхода в Байкал подрусовых или дренажных вод (омуль с текущими половыми продуктами встречается поздней осенью в предустьевых зонах нерестовых рек и в настоящее время). Вероятно, что в период сартанского оледенения вследствие перестроек в гидрологическом режиме бассейна Байкала усиливался обмен генами как между популяциями омуля, так и между популяциями омуля и популяциями озерного сига.

Так могли развиваться события в период последнего (сартанского) похолодания. Потепление, начавшееся около 10 тыс. лет назад, привело к увеличению поверхностного стока малых притоков, восстановлению омулевых нерестилищ в них и формированию ныне живущих в Байкале популяций придонно-глубоководного омуля (Суханова и др., 2007).

Приведенный сценарий мог разыгрываться и в предшествующие периоды похолоданий и потеплений эпохи плейстоцена. Предлагаемая гипотеза периодического усиления потока генов между популяциями байкальского омуля и байкальского озерного сига в ледниковые периоды с последующим восстановлением в периоды межледниковий пары озерный сиг + омуль, с одной стороны, подтверждается древностью линий, к которой принадлежат байкальские сиговые рыбы, с другой – молодостью их современной популяционной структуры. Детализацию предлагаемой к обсуждению картины эволюционных преобразований в группе сиговых рыб Байкала помогут обеспечить дальнейшие исследования с применением современных методов генетического популяционного анализа.

Литература

- Афанасьев А.Н. 1976. Водные ресурсы и водный баланс бассейна озера Байкал. – Новосибирск: Наука. 239 с.
- Безрукова Е.В., Летунова П.П. 2001. Высокоразрешающая запись палеоклиматов Восточной Сибири для раннего и среднего плейстоцена по материалам палинологического исследования байкальских осадков (*глубоководная скв. BDP-96-1*) // Геология и геофизика. Т. 42, № 1-2. С. 98-107.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М. 1382 с.
- Березовский А.И. 1927. К изучению байкальского омуля // Докл. АН СССР. № 21. С. 353-358.

Борисов П.Г., Овсянников Н.С. 1964. Определитель пресноводных рыб СССР. – М.: Пищевая промышленность. 320 с.

Диденко А.А., Диденко С.В. 1977. Аналитический метод определения подземного стока в озеро Байкал // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Гидрология и климат: тез. докл. на 4 Всесоюз. Лимнол. совещ. – Лиственичное на Байкале. С. 125-129.

Крогиус Ф.В. 1933. Материалы по биологии и систематике сига оз. Байкала // Труды Байк. лимнол. ст. Т. 5 С. 5-154.

Попова С.М., Мац В.Д., Черняева Г.П. и др. 1989. Палеолимнологические реконструкции. Байкальская рифтовая зона. – Новосибирск: Наука. 111 с.

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 302 с.

Скрябин А.Г. 1969. Биология байкальских сигов. – М.: Наука. 112 с.

Смирнов В.В. 1974. Основные направления микроэволюции байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. – Владивосток: Изд-во АН СССР. С. 145-152.

Суханова Л.В., Смирнов В.В., Кирильчик С.В. 2007. Происхождение сиговых рыб озера Байкал: молекулярно-филогенетическая реконструкция // Труды ФГНУ «ГосНИОРХ». Вып 337. С.

Фиалков В.А., Аверин А.И., Вотякова Н.Е. и др. 2007. Естественно-научный музей на Байкале // Фундаментальные исследования в Восточной Сибири (к 50-летию Сибирского отделения Российской академии наук). – Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 399-437.

Шедько С.В. 1991. О скорости эволюции митохондриальной ДНК лососевых рыб // Журн. эволюционной биохимии и физиологии. Т. 27(2). С. 249-254.

Шимараев М.Н., Мизандронцев И.Б. 2003. Об изменениях в экосистеме Байкала в позднем плейстоцене и голоцене // Докл. РАН. Т. 388, № 3. С. 395-398.

Bernatchez L., Dodson J.J. 1994. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic Whitefish (*Coregonid* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 51 (Suppl. 1). P. 240-251.

Smith G.R. 1992. Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates // Systematic Biology. Vol. 41(1). P. 41-57.

Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 1999. The taxonomic position of the Lake Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi), in the Family Coregonidae // Abstracts. VII Int. Sympos. on the Biology and Management of Coregonid Fishes. Ann Arbor. – Michigan, USA. Aug. 9-12, 1999: The University of Michigan. P. 89.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ МЕХАНИЗМОВ ЭВОЛЮЦИИ БАЙКАЛЬСКИХ ЭНДЕМИКОВ

Щербаков Д.Ю.

Лимнологический институт СО РАН, sherb@lin.irk.ru

MOLECULAR-GENETIC STUDIES OF EVOLUTIONARY MECHANISMS ON BAICALIAN ENDEMICS

Sherbakov D.Yu.

Limnological Institute SB RAS, sherb@lin.irk.ru

Использование методов молекулярной биологии в эволюционных исследованиях позволило попытаться ответить на некоторые вопросы, к которым иначе было трудно либо невозможно подступиться. Необходимо тем не менее отметить, что в настоящее время, то есть через несколько десятилетий после появления, возможности этого подхода уже довольно четко определены, и этот метод занял свое законное место в ряду прочих методов эволюционных и экологических подходов. Его использование в качестве единственного инструмента в лучшем случае серьезно обедняет любое исследование.

Использование молекулярно-генетического подхода в экологических и эволюционных исследованиях в любом случае сводится к сравнению нуклеотидных и/или аминокислотных последовательностей. Основные постулаты, на которых основываются эти сравнения:

- *Каждое положение полинуклеотидной или аминокислотной цепи эволюционирует независимо и является отдельным независимым признаком.* Это правило не абсолютно и в каждом случае должно подвергаться проверке. Однако, в подавляющем большинстве группировки координированно эволюционирующих признаков гораздо меньше всего набора. Поэтому в данном случае утверждение «один ген – один признак» ошибочно;

- *Все изменения состояний признаков (мутации) происходят случайно и никак не связаны с эволюционными потребностями.* Экспериментальных свидетельств нарушения этого правила нет. Однако дальнейшая судьба мутантных генов определяется отбором, и в результате закрепляются только нейтральные, почти нейтральные и

селективно выгодные признаки.

- *Подавляющее большинство наблюдаемых замен нейтральны или почти нейтральны.* В общем случае это не обязательно так, однако экспериментальные модели для исследований эволюционных процессов стараются выбирать так, чтобы это правило соблюдалось в максимальной степени.

Молекулярно-филогенетический анализ основан на том, что:

- *Мутационные события редки и для каждого из признаков происходят существенно реже, чем эволюционные события.* Это положение ничем не отличается от соответствующего постулата кладистики.

- *Новые варианты последовательностей появляются в эволюции примерно с постоянной скоростью* для данного гена. Нейтральные замены закрепляются в результате генетического дрейфа, остальные – подвергаются отрицательному или положительному отбору.

Использование методов молекулярной биологии для эволюционных исследований байкальских животных начался двадцать лет назад в лаборатории геносистематики, которую тогда возглавлял С.Я. Слободянюк. Это стало продолжением байкальской традиции применения новейших для своего времени методов в исследовании эволюции, начатой Д.Н. Талиевым.

В течение более чем десятилетия основные усилия были направлены на выяснение общей картины эволюционных взаимоотношений в основных группах животных. За исключением кottoидных рыб, которые были исследованы с помощью сравнения нескольких митохондриальных генов и необычного ядерного маркера – консесусной последовательности tandemного повтора, в остальных случаях использовались последовательности рибосомальной РНК малой субъединицы рибосом. Это объясняется только наличием консервативных праймеров, которые позволили расшифровывать одни и те же фрагменты гена для представителей очень далеко отстоящих групп организмов. До сих пор применение этого гена не потеряло актуальностей, особенно для изучения эволюции прокариот, архей и экзотических групп эукариот. Основными недостатками этого гена для

молекулярной филогенетики стали, во-первых, его относительно высокая консервативность в эволюции и сложная третичная структура РНК, в результате чего скорость накопления замен в разных положениях варьирует более чем на три порядка. Поэтому сравнение нуклеотидных последовательностей этого гена позволяет выяснить порядок эволюционных событий, но практически не позволяет получить достоверные оценки их абсолютного времени.

Последний недостаток в значительно меньшей степени оказался присущ нуклеотидным последовательностям митохондриальных генов, которые и эволюционируют существенно быстрее, и представляются более подходящим маркером эволюционных процессов из-за относительно большей доли нейтральных замен. Для позвоночных это оказались ген *cyt b* и D-петля (начало репликации), для беспозвоночных – ген *cox I*.

В итоге исследований нескольких лабораторий в России и за рубежом было показано, что у наиболее богатых видами групп организмов существует два контрастных типа эволюционных историй – древние и, возможно, полифелитичные группы (амфиподы, хирономиды рода *Sergentia*). Но гораздо более распространены оказались группы, общий предок которых существовал 2–4 млн лет назад. К таковым принадлежат, например, все исследованные с этой стороны группы байкальских моллюсков, а также аннелиды.

Технический прогресс, приведший к упрощению и удешевлению получения большого количества нуклеотидных последовательностей, а также появление и развитие других методов оценки генетического полиморфизма позволили в последнее время перейти к исследованиям микроэволюционных процессов на уровне популяций. Естественным ограничением этого подхода становится необходимость выбирать модельные объекты, снижая таким образом широту таксономического охвата. С другой – в рамках изучения микроэволюционных процессов оказалось возможно исследовать бедные видами группы, например, байкальских полихет. В настоящее время такие работы ведутся на нескольких объектах, принадлежащих к амфиподам, моллюскам, рыбам и т. д.

Сравнение результатов, полученных разными исследователями при исследовании эволюции байкальской фауны с использованием

молекулярных маркеров на популяционном уровне и уровне подробного понимания генетических связей между близкородственными группами, на первом этапе подчеркнуло значение некоторых серьезных противоречий, в том числе обнаруженных ранее:

- И у «древних» групп (амфиподы), и у «молодых» (байкалии) расстояние до наиболее молодого возможного общего предка (MRCA) оказалось на удивление небольшим. Особенно парадоксален этот результат для *Gmelinoides fasciatus*, который, по данным макроэволюционных исследований, принадлежит к очень древней и далеко отстоящей от остальных амфипод линии. С другой стороны;

- Границы расселения современных популяций широко распространенных организмов не совпадают с географическим подразделением Байкала на бассейны, чего следовало бы ожидать в результате преимущественно аллопатрических механизмов видообразования.

- До нынешнего момента отсутствует хотя бы один строго документированный случай коэволюции в парах видов в Байкале. Применение молекулярных методов позволило установить на удивление низкую роль взаимоотношений типа хищник–жертва и паразит–хозяин в видообразовательных процессах даже в тех случаях, когда она казалась очевидной (например, губки и амфиподы рода *Dorogostajskia*).

Очевидно, что дальнейшее исследование этих проблем помимо чисто молекулярных методов должно также опираться на детальные экологические исследования. Пришло время учесть, что в Байкале большую роль в эволюции любого вида играло взаимодействие с другими видами в рамках сообществ. С другой стороны, не понятой до сих пор остается роль глобальных природных факторов, таких как изменение климата и тектонические процессы, формировавшие современный Байкал.

Подходы к анализу столь сложных взаимодействий, использование для их исследований генетического полиморфизма требуют развития новых методов формального анализа информации. В этой области наблюдается бурный прогресс. Мы в качестве орудия оценки достоверности выводов и одного из основных средств объяснения

наблюдаемой картины используем индивидуально-ориентированные компьютерные модели.

Сочетание всех перечисленных инструментов приводит к кардинальному изменению наших взглядов на механизмы, породившие в процессе эволюции уникальное разнообразие населяющих Байкал организмов.

ПАРАЗИТЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ: ФАУНА, ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ

Русинек О.Т.

Байкальский музей ИНЦ СО РАН, rusinek@isc.irk.ru

Резюме. Паразитофауна рыб озера Байкал представлена организмами, относящимися к пяти фаунистическим комплексам: байкальским, бореальным равнинным, бореальным предгорным, арктическим пресноводным и сино-индийским равнинным. Их формирование проходило при (и в процессе) абиотических и биотических изменений в этом регионе.

FISH PARASITES OF LAKE BAIKAL: FAUNA AND HISTORICAL BACKGROUND

Rusinek O.T.

Baikal Museum of Irkutsk Scientific Center, rusinek@isc.irk.ru

Abstract. Fish parasites fauna of Lake Baikal belonging to 5 faunal complexes: the Baikalian, Boreal plain, Boreal Sub-Mountain, Arctic freshwater, Sino-Indian plain. Its formation were under (and in process) abiotic and biotic changes in this region.

Согласно современным данным в Байкале отмечено 255 видов и подвидов паразитов у 48 (из 61 вида обитающих в озере) видов рыб.

Аборигенная паразитофауна включает 240 видов и подвидов; паразитофауна рыб-вселенцев – 48 видов и подвидов; 15 из них – это новые для Байкала паразиты, которые попали сюда в результате интродукции рыб.

Паразитофауна аборигенных рыб озера Байкал объединяет организмы, относящиеся к 13 типам: Kinetoplastida, Polymastigota, Sporozoa, Microspora, Myxozoa, Ciliophora, Cnidaria, Plathelminthes, Nemathelminthes, Acanthocephales, Annelida, Mollusca, Arthropoda и к 17 классам беспозвоночных: Kinetoplastidea – 16, Diplomonadea – 2, Coccidea – 5, Microsporea – 3, Myxosporea – 45, Phyllopharyngea – 1, Oligohymenophorea – 28, Protozoa incertae sedis – 1, Hydrozoa – 1, Monogenea – 42, Amphilinida – 1, Cestoda – 23, Trematoda – 29, Nematoda – 13, Acanthocephala – 7, Hirudinea – 4, Bivalvia – 2, Crustacea – 15; также отмечены грибы Saprolegnia.

В фауне паразитов рыб отмечено 37 эндемичных видов и подвидов, относящихся к девяти классам (рис. 1). Эндемичные паразиты встречаются у всех обитающих здесь семейств рыб (рис. 2). По одному

виду они представлены в трех семействах: Acipenseridae (осетровые), Salmonidae (лососевые) и Cobitidae (вьюновые); по два эндемика – у Esocidae (щуковые), Cyprinidae (карповые), Lotidae (налимовые) и Percidae (окуневые); три – у Coregonidae (сиговые); четыре – у Thymallidae (хариусовые). Максимальное количество эндемичных таксонов характерно для группы рогатковидных рыб: Cottidae (керчаковые, рогатковидные) – 26, Abyssocottidae (глубинные широколобки) – 16 и Comphoridae (голомянковые) – 7 (рис. 2).

Наиболее многочисленна в Байкале паразитофауна карповых рыб Cyprinidae. У них отмечено 88 видов паразитов, среди которых только три – эндемичные. Меньше всего паразитов в семействе вьюновых Cobitidae – 15, с одним эндемиком.

Паразитофауна рогатковидных рыб насчитывает 77 видов и подвидов, включая 31 эндемичный. В подотряде Cottoidei наибольшее количество паразитов (66) и эндемиков (26) отмечено у рыб семейства Cottidae, наименьшее – у рыб семейства Comphoridae (20 и 7), Abyssocottidae занимают промежуточное положение (38 и 16 соответственно).

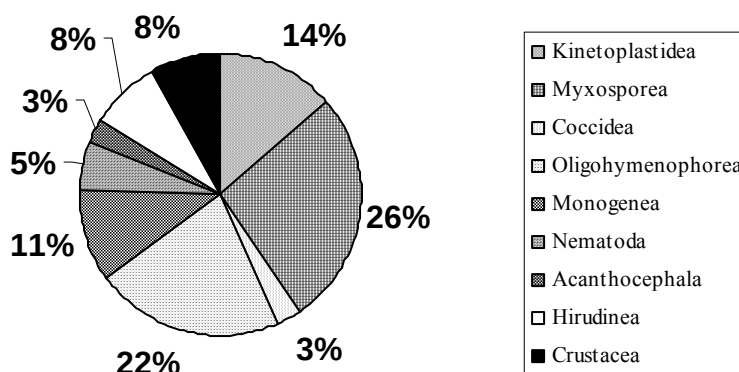


Рис. 1. Соотношение систематических групп у эндемичных паразитов рыб в Байкале.

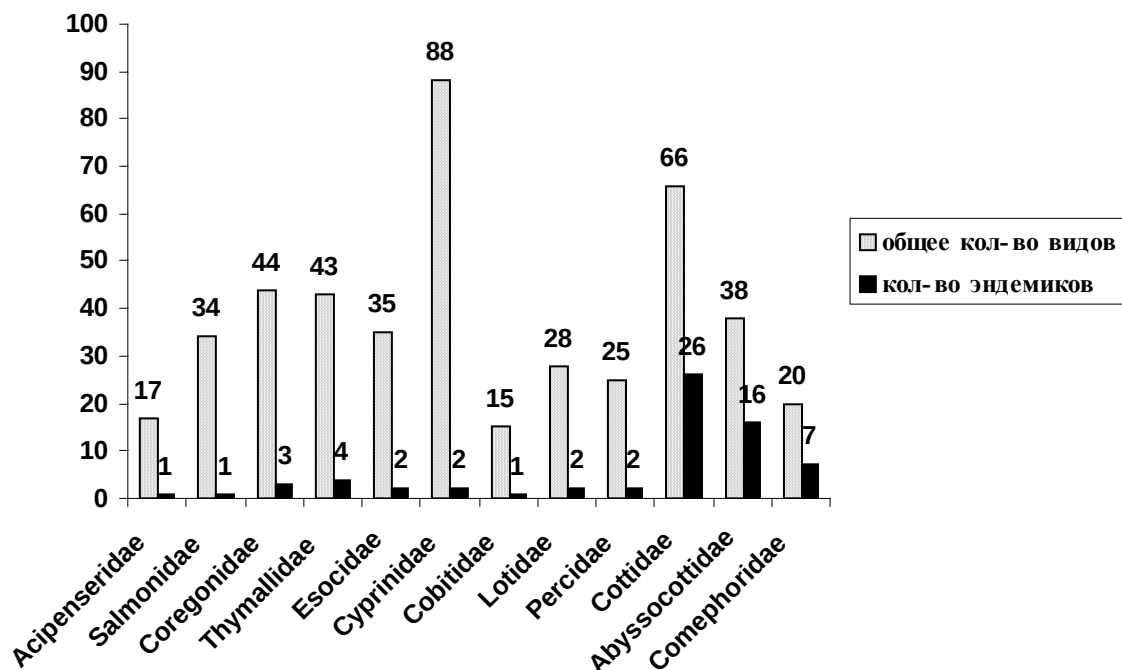


Рис. 2. Общее число видов паразитов и эндемиков в семействах аборигенных рыб Байкала.

Большая часть паразитов – 214 видов и подвидов (89 %) заканчивают свое развитие в рыбах и только 26 (11 %), к которым относятся трематоды, цестоды и нематоды, половой зрелости достигают у рыбоядных птиц и байкальского тюленя – их окончательных хозяев.

В результате проведенного анализа установлено, что для экосистемы Байкала характерны паразиты, развивающиеся без промежуточных хозяев – 151 (63 %), с одним хозяином развиваются 52 (22 %), с двумя – 37 (15 %) видов и подвидов. Эндемичная паразитофауна включает виды, жизненные циклы которых осуществляются в основном без участия промежуточных хозяев (рис. 3).

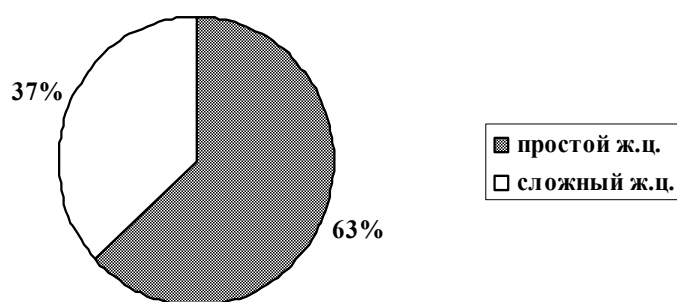
В целом фауна паразитов рыб Байкала является обедненной в сравнении с таковой водоемов Европы и Западной Сибири, за счет отсутствия в озере ряда специфичных паразитов. Исключение составляют осетр, ленок, таймень и сибирский хариус, у которых в Байкале отмечено большинство известных для этих рыб специфичных паразитов.

В результате проведенного анализа установлено, что фауна паразитов рыб озера Байкал представлена пятью фаунистическими комплексами (ФК): бореальным равнинным, бореальным предгорным,

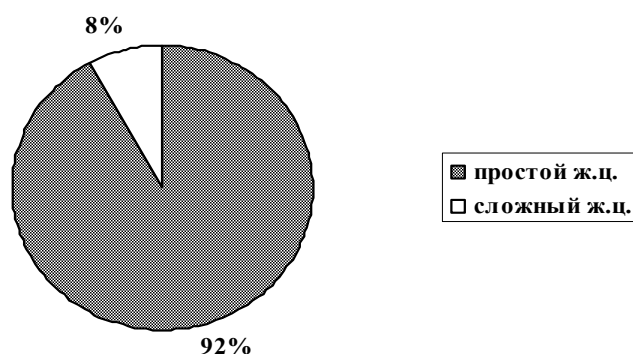
арктическим пресноводным, байкальским и сино-индийским равнинным.

Из общего числа 255 видов и подвидов паразитов рыб, отмеченных в озере Байкал, распределены по фаунистическим комплексам 185 таксонов или 72,5 % всей фауны паразитов (рис. 4). Эндемиков – 37 видов, или 14,9 % всей фауны. Ранг эндемизма соответствует видовому и подвидовому уровням.

Бореальный равнинный комплекс представлен 79 видами. Доминирующее положение в нем занимают простейшие – 40 видов; гидроидных – один вид, моногеней – 13, цестод – восемь, амфилинид – один, трематод – пять, нематод – четыре, скребней – один, пиявок – один, ракообразных – пять видов.



А



Б

Рис. 3. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненными циклами (А) и у эндемичных паразитов (Б) у аборигенных рыб Байкала.

Наибольшим морфологическим разнообразием характеризуются моногенеи, среди которых доминируют представители отряда *Dactylogyridea* – паразиты карповых, окуневых, щуковых и осетровых рыб.

Байкальский фаунистический комплекс объединяет 37 эндемичных видов и подвидов паразитов, среди них простейших – 25, моногеней – четыре, нематод – один, скребней – один, пиявок – три, ракообразных – три. В основном это паразиты рогатковидных рыб, а эндемичные подвиды *Nematoda* и *Acanthocephala* отмечены также у многих других рыб Байкала.

Бореальный предгорный фаунистический комплекс состоит из 27 видов и подвидов паразитов: простейших – два, моногеней – 20, цестод – один, нематод – один, ракообразных – три. В основном это паразиты ленка, тайменя, хариуса и голяна, узко специфичные к хозяевам.

Арктический пресноводный фаунистический комплекс объединяет 30 видов паразитов, среди которых простейших – пять, моногеней – один, цестод – семь, трематод – три, нематод – шесть, скребней – четыре, ракообразных – четыре. Все они – паразиты сиговых рыб и налима.

Сино-индийский равнинный фаунистический комплекс состоит из 12 видов, среди которых моногенеи составляют – восемь, аспидогастриды – один, цестоды – три вида.

В паразитофауне рыб Байкала доминируют палеарктические виды (см. таблицу).

Сравнительный анализ состава специфичной пресноводной паразитофауны рыб подотряда *Cottoidei* (сем. *Cottidae*) показал, что между фаунами из Северной Америки (Margolis, Arthur, 1979) европейской части России (Румянцев и др., 2002), Байкала и Дальнего Востока (Ермоленко, 1992) сходство существует только на уровне родов *Myxobilatus*, *Dactylogyrus*, *Gyrodactylus*. Общих специфичных видов паразитов рогатковидных рыб в водоемах этих территорий не отмечено.

Данные о современном составе и распределении паразитов по фаунистическим комплексам рыб отражают их специфику и целостность. В отличие от рыб-хозяев, с весьма высокой долей эндемиков (56 %), у паразитов отмечено только 15,7 % эндемичных видов и подвидов. Это свидетельствует о разных темпах

видообразования у паразитов, в сравнении с другими группами, эндемизм которых составляет 56–100 % (рыбы, моллюски, ракообразные).

Зоогеографическое распределение паразитов рыб различных семейств в озере Байкал

Семейство рыб	Кол-во видов паразитов	Палеарктические виды	Неарктические виды	Байкальские эндемики	Кол-во видов с неопределенным положением
Acipenseridae	17	13	3	1	0
Salmonidae	34	30	0	2	2
Coregonidae	44	16	17	3	8
Thymallidae	43	19	14	4	6
Esocidae	35	27	6	2	0
Cyprinidae	88	71	6	2	8+1 КОСМОПОЛИТ
Cobitidae	15	9	3	1	1
Lotidae	28	26	0	2	0
Percidae	25	15	5	2	3
Cottidae	66	12	9	26	17+2 КОСМОПОЛИТА
Abyssocottidae	38	6	9	16	6+1 КОСМОПОЛИТ
Comephoridae	20	5	6	7	2

Учитывая то, что в Байкале обитают специфичные паразиты лососевых, сиговых, хариусовых рыб, налима и речного голяна, можно прийти к заключению, что по паразитологическим данным Байкал в настоящее время соответствует олиготрофным озерам северо-запада России (Ладожское, Онежское). Такие озера характеризуются наибольшим разнообразием паразитов, относящихся к нескольким фаунистическим комплексам (в отличие от других типов водоемов) (Румянцев, 1996). Попадание в экосистему Байкала несвойственных ей гидробионтов – рыб-интродуцентов и их паразитов, на фоне значительного вылова лососевидных рыб, по нашему мнению, следует расценивать как признак эвтрофикации.

В процессе эволюции земной поверхности и климата расселялись не просто отдельные виды, принадлежащие к различным систематическим группам, а целые фауны, которые формировались в сходных экологических условиях определенных физико-географических зон. Разные систематические группы эволюционировали и расселялись совместно. В то же время известно, что близкородственные виды с разными экологическими потребностями могут развиваться и эволюционировать в составе разных фаунистических комплексов (Никольский, 1953; Гусев, 1955; Шульман, 1958; Яковлев, 1964; Banarescu, 1970, 1992; Стрелков, Шульман, 1971; Донец, 1979; Пугачев, 1984, 1999; Ермоленко, 1992; и др.).

По мнению В.А. Догеля (1962), реликтовые условия существования могут быть местом сосредоточения эндемичных групп животных. У эндемичных животных Байкала (байкальский подвид омуля *Coregonus autumnalis migratorius*); два байкальских хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* и *T. arcticus brevipinnis*); эндемичные рогатковидные рыбы; байкальский тюлень (*Phoca sibirica*) в основном и отмечаются эндемичные виды и подвиды паразитов. Эндемичные паразиты имеются у рыб всех фаунистических комплексов:

- сино-индийский равнинный ФК – один эндемичный подвид *Contracaecum osculatum baicalensis* на фазе личинки отмечен у амурского сома;

- бореальный равнинный ФК – три вида – кровепаразит окуня *Cryptobia litoralis percae* и паразит почек и желчного пузыря ельца *Goussia leucisci*; основные этапы жизненного цикла первого проходят в пиявках, а для второго промежуточный хозяин – олигохеты, что может свидетельствовать о попадании паразитов рыбам от этих беспозвоночных; а также микоспоридия *Sphaerospora rota* – ее зоогеографический статус требует уточнения;

- арктический пресноводный ФК – два вида и два подвида (*Myxidium omuli*, *Lepthoteca subsphaerica*, *C. osculatum baicalensis* и *E. salmonis baicalensis*);

- бореальный предгорный ФК – два вида и три подвида паразитов (*Lepthoteca subsphaerica*, *Sphaerospora rota*, *C. osculatum baicalensis* и *E. salmonis baicalensis*, *Salmincola thymalli baicalensis*);

- байкальский ФК – 37 видов и подвигов эндемичных паразитов; к узко специфичным паразитам рогатковидных рыб вполне можно отнести *Myxidium perniciosum*, *Dactylogyrus colonus*, а также три вида рода *Gyrodactylus*. Считается, что эволюция рода *Myxidium* идет с мелового периода и связана с морскими водоемами. Эндемичные миксоспоридии, вероятнее всего, являются недавно образовавшимися видами, поскольку роды *Myxobolus*, *Myxobilatus* и *Henneguya* – эволюционно молодые, формирование которых происходило в плейстоцене–голоцене (Шульман и др., 1997). Специфичный паразит жабр рогатковидных рыб – копепода *Salmincola cottidarum*, морфологически близок к паразиту даватчана *S. edwardsii* (Кабата, Коряков, 1974). Эндемичные байкальские пиявки родов *Baicalobdella* и *Codonobdella* не являются исключительно паразитами рогатковидных рыб, поскольку отмечены также на гаммаридях и моллюсках, что допускает их вторичный переход на бентосных рыб (*Cottoidei*, *Acipenser baerii*). Паразиты-эндемики со сложным жизненным циклом в Байкале весьма малочисленны, они представлены двумя эндемичными подвидами (*Echinorhynchus salmonis baicalensis*, *Contracaecum osculatum baicalensis*). Итак, поскольку рогатковидные рыбы в Байкале имеют наибольшее количество эндемичных паразитов, то, вероятнее всего, эта группа рыб раньше других была изолирована в Байкале, что позволило эволюционировать и рыбам, и их паразитам. Преобладание среди эндемиков паразитов с простым жизненным циклом (простейшие, моногенеи, пиявки, ракообразные) свидетельствует о том, что фауны рыб, промежуточных хозяев и их паразитов, так же как моллюски и губки (Попова и др., 1989; Вейнберг, 2001; Ситникова, 2004), вымирали (или покидали Байкал) в результате похолодания климата (Безрукова и др., 1999; Вильямс и др., 2001), активизации тектонических процессов (Безрукова и др., 2000; Карабанов и др., 2000) и гидрологических изменений (Мац и др., 2001). Заселение Байкала рыбами в плейстоцене–голоцене привело к формированию новых ценотических связей. Рогатковидные рыбы включились в жизненные циклы цестод, трематод, нематод, скребней бореального предгорного, бореального равнинного и арктического пресноводного комплексов как резервуарные, промежуточные и окончательные хозяева.

Паразиты рыб подотр. Cottoidei, развивающиеся с участием промежуточных хозяев, представлены паразитами лососевидных рыб и налима. Паразиты лососевидных рыб только осваивают рогатковидных рыб в качестве хозяев. Цестоды рода *Proteocephalus* не развиваются у этих рыб и используют их как резервуарных хозяев; плероцеркоиды дифиллоботриид не формируют типичной толстостенной капсулы (цисты) подобно той, что образуется в полости тела лососевидных рыб (это мы связываем с недавним проникновением этих рыб в Байкал).

Эти факты позволяют предположить, что рыбы бореального равнинного комплекса, у которых отсутствуют эндемичные паразиты, стали заселять прибрежную зону Байкала сравнительно недавно, когда здесь сформировались благоприятные для их обитания экологические условия (возможно, что в истории Байкала это происходило неоднократно). При этом рыбами были потеряны некоторые специфичные виды паразитов, свойственные им в других водоемах (например, в Западной Сибири).

В.А. Догель с соавторами (1949) считали, что эндемизм паразитов связан с обитанием в Байкале рогатковидных рыб. Мы же полагаем, что формирование эндемичной паразитофауны рыб Байкала связано не только с Cottoidei, но и с Salmonoidei. Паразиты лососевидных рыб по пищевым цепям попали к рогатковидным рыбам, которые стали их промежуточными, резервуарными и окончательными хозяевами, и это привело к формированию сложных эндемичных паразитарных систем.

Эти данные являются свидетельством того, что одновременное заселение оз. Байкал рыбами нескольких фаунистических комплексов привело к формированию новых ценотических связей, в которые включились рыбы и паразиты этих фаунистических комплексов. Рогатковидные рыбы как связующее звено в трофических цепях глубоководного Байкала, стали резервуарными, промежуточными и окончательными хозяевами паразитов бореального предгорного, бореального равнинного и арктического пресноводного фаунистических комплексов. Простые эндемичные паразитарные системы рыб подотряда Cottoidei сформировались в результате длительной изоляции их хозяев и поэтому вполне могут быть отнесены к наиболее древним в Байкале по сравнению с другими паразитарными системами.

Литература

Безрукова Е.В. 2000. Растительность и климат Юга Восточной Сибири в позднем неоплейстоцене и голоцене (по данным непрерывных байкальских разрезов): Автореф... дис. д-ра географ. наук. – Иркутск. 45 с.

Безрукова Е.В., Богданов Ю.А., Вильямс Д.Ф. и др. 1991. Глубокие изменения экосистемы северного Байкала в голоцене // Докл. АН СССР. Т. 321, № 5. С. 1032-1037.

Безрукова Е.В., Кулагина Н.В., Летунова П.П., Шестакова О.Н. 1999. Направленность изменений растительности и климата Байкальского региона за последние 5 млн лет по данным палинологического исследования осадков озера Байкал // Геология и геофизика. Т. 40, № 5. С. 735-745.

Вильямс Д.Ф., Карабанов Е.Б., Прокопенко А.А. и др. 2001. Комплексные исследования позднемиоцен-плейстоценовых донных отложений озера Байкал - основа палеоклиматических реконструкций и диатомовой стратиграфии // Геология и геофизика. Т. 42, № 1-2, с. 35-48.

Безрукова Е.В., Абзаева А.А., Вершинин К.Е., Крапивина С.М. 2002. История распространения лесной растительности на восточном побережье озера Байкал в позднеледниковье и голоцене // География и природные ресурсы. №2. С. 68-74.

Вейнберг Е.В. 2001. Спонгиофауна озера Байкал в позднем плиоцене (по материалам исследования керна скв. BLP-9601) // Геология и геофизика. Т. 42, № 1-2. С. 130-137.

Гусев А.В. 1955. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур. // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 19. С. 171-198.

Догель В.А. 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. – Л.: Изд-во ЛГУ. С. 9-54.

Догель В.А. 1962. Общая паразитология. – Л.: Изд-во ЛГУ. 464 с.

Догель В.А., Боголепова И.И., Смирнова К.В. 1949. Паразитофауна Байкала и ее зоогеографическое значение // Вестник Ленинград. ун-та. № 7. С. 13-34.

Донец З. С. 1979. Зоогеографический анализ микроспоридий южных водоемов СССР // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 86. С. 65-90.

Ермоленко А.В. 1992. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. – Владивосток. 236 с.

Кабата З.П., Коряков Е.А. 1974. Морфологическая изменчивость *Salmincola cottidarum* Messjatzeff (Copepoda: Lernaeopodidae) – паразита бычков // Паразитология. Т. 8, вып. 4. С. 306-311.

Карабанов Е.Б., Кузьмин М.И., Вильямс Д.Ф. и др. 2000. Глобальные похолодания Центральной Азии в позднем кайнозое согласно осадочной записи из оз. Байкал // Докл. РАН. Т. 370. С. 61-66.

Мац В.Д., Уфимцев Г.Ф., Мандельбаум М.М. 2001. Кайнозой Байкальской рифтовой впадины. Строение и геологическая история. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал “ГЕО”. 249 с.

Никольский Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л. С. 65-76.

Попова С.М., Мац В.Д., Черняева Г.П., и др. 1989. Палеолимнологические реконструкции (Байкальская рифтовая зона). – Новосибирск: Наука. 111 с.

Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии. – Л.: Наука, 155 с.

Пугачев О.Н. 1990. Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. – Новосибирск: Наука. С. 5-15.

Пугачев О.Н. 1999. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитирующих сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – СПб. 50 с.

Румянцев Е.А. 2002. Фауна паразитов рыб Онежского и Ладожского озер (черты сходства и различия) // Паразитология. Т. 36, вып. 4. С. 310-315.

Ситникова Т.Я. 2004. Переднежаберные брюхоногие моллюски (Gastropoda: Prosobranchia) Байкала: морфология, таксономия, биология, формирование фауны). Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. – СПб. 45 с.

Стрелков Ю.А., Шульман С.С. 1971. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитологический сборник. Т. 25. С. 196-305.

Шульман С.С. 1958. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии рыб. С. 184-230.

Шульман С.С., Донец З.С., Ковалева А.А. 1997. Класс микроспоридий мировой фауны. – СПб.: Наука, 578 с.

Яковлев В.Н. 1964. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиол. Т. 4, вып. 1 (30). С. 10-32.

Banarescu P. 1970. Remarks of the genus *Xenocypris* (Pisces, Cyprinidae) with discription of a new subspecies // Rev. Roum. Biol. Zool. Vol. 15, № 6. P. 395-402.

Banarescu P. 1992. A critical updated checklist of Gobioninae (Pisces, Cyprinidae) // Trav. Mus. His. Natur. “Cirigore Antipa”. Vol. 32. P. 303-330.

Margolis L., Arthur J.B. 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. 270 p. (Bull. Fish. Res. Board Canada. № 199).

ФОРМИРОВАНИЕ ОРНИТОФАУНЫ БАЙКАЛА В ПРОЦЕССЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ

Фефелов И.В.

НИИ биологии при Иркутском государственном университете,
fefelov@inbox.ru

Резюме. Палеонтологические и современные данные об орнитофауне Байкальского региона свидетельствуют об ее существенной изменчивости в четвертичном периоде вследствие циклических природных изменений и последующих процессов иммиграции-эмиграции птиц, что не способствовало видообразованию птиц в районе Байкала. Это иллюстрируют современные изменения распространения и численности водоплавающих и околоводных птиц, населяющих семиаридные и аридные зоны южнее Байкала, а также, предположительно, и птиц другой зональной и ландшафтной приуроченности.

FORMATION OF THE BAIKAL ORNITHOFAUNA IN PROCESS OF NATURE ENVIRONMENT CHANGING

Fefelov I.V.

Research Institute of Biology at Irkutsk State University, fefelov@inbox.ru

Abstract. Paleontological and recent and data on ornithofauna give evidences for its significant variability in the Baikal region in Ouaternary due to cyclical natural changes and consequent processes of bird immigrations and emigrations. This did not favored to bird speciation in the Baikal area. It is well illustrated by recent range and number dynamics of waterbirds and shorebirds inhabiting semiarid and arid zones south of Baikal, and is presumed for birds of other natural zones and azonal landscapes.

В настоящее время происхождение большинства современных родов птиц относят к неогену (преимущественно миоцену–плиоцену), а видов – к четвертичному периоду (Коблик, 2001). Это сопоставимо с длительностью существования Байкала в виде, близком к современному. Однако формирование байкальской орнитофауны связано в первую очередь с циклическими процессами иммиграции и эмиграции различных видов из других регионов фауногенеза – Берингии, Северо-Восточной, Центральной, Западной и Восточной Азии.

Наиболее существенными событиями в географической обстановке Байкальского региона можно считать изменения климата, связанные с глобальными геопроцессами, и интенсивное горообразование, которое, в свою очередь, повлияло на климат. В неогене Центральная Азия была более увлажненным, чем сейчас, регионом с многочисленными

водоемами. В Южной Сибири, наряду с травянистыми формациями, имели значительное распространение гумидные типы хвойных лесов и широколиственные леса. Плейстоценовые изменения природной обстановки резко увеличили ритмику и размах климатической цикличности, привели к большей мозаичности ландшафтно-климатических условий и периодическому формированию горно-долинных оледенений. Среди лесных формаций вместо неморальных стали преобладать бореальные, широкое распространение получили тундровые и «холодные» степные формации, а также лесостепи. Байкальский регион стал регионом контакта между биотами «холодных» и «теплых» ландшафтов, и, как предполагается, пространственно-временная динамика этих биот внесла наибольший вклад в формирование региональной орнитофауны.

Неогеновая орнитофауна в целом была богаче антропогеновой (Познанин, 1978). Исследования третичных останков птиц в Центральной Азии (в том числе в Монголии и южной Бурятии) демонстрируют разнообразие фауны птиц (Курочкин, 1985). В частности, были обнаружены представители существующих родов поганок, веслоногих, цапель, аистов, уток, гусей, лебедей, журавлеобразных, куликов, орланов, а также ряд вымерших к нашему времени родов и одно вымершее семейство (*Ergilornithidae*). Кроме того, здесь обитали страусы (*Struthio* spp.), отряд которых вообще не представлен сегодня в Азии. Несомненно, многие из перечисленных птиц населяли и водоемы, предшествовавшие современному Байкалу, а некоторые группы и сформировались в центральноазиатском регионе.

Данные о четвертичной орнитофауне Байкала и Прибайкалья, как показывает специальный обзор (Пантелеев, 1999), немногочисленны. В основном это результаты исследований стоянок человека и, в меньшей степени, не заселяемых им пещер, где обитали хищники-орнитофаги. В различные периоды фауна плейстоценовых птиц региона соответствовала тем ландшафтным условиям, которые возникали в регионе. При похолоданиях преобладали виды открытых пространств, при потеплениях – лесные и отчасти водные. Так, в верхнемиоценовых отложениях на о. Ольхон найдены останки цапель, пастушковых и гусеобразных, в позднеголоценовых – останки куликов, соколиных,

воробьинообразных. В Баргузинской котловине и в низовьях Селенги обнаружены позднеплейстоценовые и раннеголоценовые останки уток, пастушковых и лесных/лесостепных воробьинообразных. Имеется и несколько оригинальных особенностей. Так, азиатский страус (*Struthio asiaticus*) обитал в южной Бурятии в позднем плейстоцене, а по некоторым данным, вплоть до раннего голоцена – в то же время, когда в Предбайкалье были широко распространены тундровые виды, например, куропатки (*Lagopus* spp.). На юге Иркутской области найдены голоценовые останки белобрюхого стрижа (*Apus melba*), который сейчас не встречается восточнее, чем в 1,5 тыс. км от Байкала (Mlikovsky et al., 1997). Но в целом плейстоценовое распределение и сложение фауны птиц сходно с сегодняшней ландшафтной картиной. Оно демонстрирует не менее выраженную, чем в настоящее время, биотопическую неоднородность, а также граничное положение Прибайкалья между лесной и степной зонами. Малочисленность останков видов птиц, типичных для тайги, вероятно, также соответствует общей ландшафтно-климатической обстановке того времени. Однако надо учесть, что вероятность захоронения и сохранения останков равнинных и водных птиц в условиях Прибайкалья меньше, чем у горных, так как в местах обитания птиц двух первых групп были сильны эрозия и переотложение грунтов и биологическая деструкция останков.

Хотя в холодные периоды плейстоцена Байкал был ультраолиготрофным озером, в те периоды, когда он имел мелководные зоны (в частности, в устьях притоков), он не мог не служить местом остановок водных птиц при миграционных перемещениях. Ландшафтно-климатические реконструкции (Безрукова, 2000; Шимараев, Мизандронцев, 2004) показывают, что даже в холодные периоды условия мало отличались от условий в современной перигляциальной зоне Арктики. В теплые интерстадиалы водные птицы наверняка гнездились на Байкале.

Наибольшие дискуссии вызывает вопрос о том, какой была эндемичная глубоководная фауна и в целом экосистема Байкала в различные периоды плейстоцена. Однако прямого влияния на кормовую базу и местообитания мигрантов она вряд ли оказывала: им было достаточно литоральных зон. В то же время гнездящиеся птицы, несомненно, более зависимы от того, каковы были состав и структура

биоты озера. Не сложившаяся экосистема не могла бы обеспечивать условия для постоянного гнездования и выкармливания птенцов. Кроме того, мелководные зоны на Байкале в плейстоцене под действием климатических и тектонических факторов (Коллектив..., 2004), судя по всему, постоянно изменяли свою величину и конфигурацию. Поэтому водные птицы были вынуждены перемещаться в пределах озера, а периодически и вне его. Подобные процессы демонстрирует динамика их фауны и населения за последнее столетие, о чем мы скажем ниже.

Достаточно большое число видов водоплавающих и околоводных птиц Байкала принадлежат к центральноазиатским фаунистическим комплексам и сформировались на водоемах аридной зоны. Основная часть их ареалов лежит на юге, юго-востоке или юго-западе. Зимуют они, как правило, в восточном секторе Южной Азии, вплоть до Австралии и Новой Зеландии. Это, в частности, азиатский бекасовидный веретенник (*Limnodromus semipalmatus*), белокрылая крачка (*Chlidonias leucopterus*), огарь (*Tadorna ferruginea*) и др. Возможно, к ним можно отнести и монгольский подвид серебристой чайки (*Larus (argentatus) mongolicus*). Таксономическое положение и происхождение этой центральноазиатской формы, характерной и для Байкала, дискуссионны: не ясно, является ли она автохтоном континентальной Азии или представляет континентальный изолят северо-восточных приморских форм. Так или иначе, заметную роль в становлении данного подвида, вероятно, сыграл Байкал как место, благоприятное для этой чайки как минимум периодически.

При экстремальных засухах в аридной зоне ряд видов и популяций гусеобразных и ржанкообразных птиц перемещается к северу, в Прибайкалье, где обводнение более стабильно (Мельников, 2004). Однако, по-видимому, не все они способны закрепиться в Байкальском регионе на длительный срок.

Для ряда водоплавающих и околоводных птиц, приуроченных к лесной и лесостепной зонам, район Байкала служит меридиональной границей, например, западной – для черной кряквы (*Anas poeclilorhyncha zonorhyncha*), восточного подвида большого веретенника (*Limosa limosa melanuroides*), восточной – для большого кроншнепа (*Numenius arquata*) и др. Некоторые бореальные водоплавающие имеют в районе Байкала южную границу ареала; это, к примеру, горбоносый турпан (*Melanitta*

deglandi), луток (*Mergellus albellus*). Однако в большинстве случаев байкальские водные птицы широко распространены по всей лесной зоне Евразии, как, например, озерная чайка (*Larus ridibundus*), сизая чайка (*L. canus*), серая цапля (*Ardea cinerea*), многие утки. Впрочем, в Байкальском регионе могут проходить зоны контакта между разными их подвидами или популяциями. В этом случае, как показывают результаты кольцевания озерных чаек и серых цапель на Байкале (Фефелов и др., 1999), представители «западной» популяции могут улетать на зимовку в Европу или Западную Азию, а представители «восточной» – в Южную или Юго-Восточную Азию. Гнездиться те и другие могут в одном и том же районе. Кольцевание уток оказалось менее результативным из-за проблем с получением информации о найденных кольцах из стран Юго-Восточной Азии. Известно, что некоторые виды байкальских уток зимуют в Японии, другие – в Индии, третьи, как предполагается, в Китае. Итак, данные о миграциях птиц тоже говорят о гетерогенном происхождении современной байкальской орнитофауны.

Во второй половине XX века стал особенно заметным тренд регионального климата. Повышение среднегодовой температуры происходило преимущественно за счет потепления зим, однако и лето стало несколько теплее. Имела место некоторая тенденция к снижению числа осадков, но далеко не такая четкая. Все это привело к внедрению в регион с востока и с запада новых видов птиц (включая водоплавающих и околоводных), которые принадлежат в первую очередь к биомам неморальных лесов и лесостепей. Для многих из них расселению способствовала деятельность человека, но, вероятно, лишь в тех случаях, когда ее вектор совпадал с вектором ландшафтно-климатических перемен. В результате рамки меридиональных енисейской и байкальской зоогеографических границ стали более размытыми (Фефелов, 2006). Происходит и внедрение в регион новых степных видов южного генезиса, которое, несомненно, также связано с климатическими изменениями на фоне антропогенной деятельности. Но этот процесс, по-видимому, обратим, так же как и вышеупомянутые изменения ареалов водных птиц.

В качестве иллюстрации к сказанному приведем некоторые ареалогические данные. В целом на 2004 г. в границах Байкальского участка Всемирного наследия зарегистрировано 363 вида птиц (Попов,

2004). На этом фоне в XX веке произошли следующие изменения фаунистического состава (Фефелов, 2007). С запада расширяли свой ареал в Прибайкалье 17 видов (4,7 % общего списка), еще для двух видов (0,6 %) изменения распространения в этом направлении выглядят колебательными. С восточного направления появились 11 видов (3 %), и у трех видов восточного генезиса (0,8 %) также зарегистрированы возвратно-поступательные изменения ареалов. Вышесказанное касается в основном видов термофильных биомов; кроме того, с востока на запад сместилась западная граница ареала у одного или двух бореальных видов, характерных для южной и средней тайги. Из видов южного распространения на север к Байкалу продвинулись 13 (3,5 %), еще шесть (1,7 %) проявляли флуктуации северной границы ареала. Два или три вида бореального или субарктического генезиса проявили принципиально иную тенденцию – отступили на север.

Изменения условий обитания в плейстоцене, возможно, не приводили к массовому вымиранию видов и фаун птиц Байкальского региона, но, несомненно, вызывали разрушение и переформирование экосистем в местообитаниях водных птиц на Байкале. В результате на Байкале отсутствуют эндемичные подвиды и тем более виды равнинных и горных птиц, не говоря уже о водных. Среди горных птиц в районе Байкальского рифта имеются немногочисленные субэндемичные подвиды; несколько больше их среди подвидов таежных птиц, но у последних значительная часть подвидов, возможно, оформилась уже в последние 10–15 тыс. лет. В отличие от Прибайкалья, в низкогорной Якутии в ледниковые периоды ультраконтинентальный сухой и солнечный сухой климат не способствовал образованию ледового щита, но формировал многолетнюю мерзлоту. Поэтому в плейстоцене летние водоемы мерзлотного происхождения в условиях более длительного летнего дня, чем на широтах Байкала, могли быть более стабильными местообитаниями водных птиц, чем местообитания на Байкале. Об этом свидетельствуют позднеплейстоцен-голоценовые находки водоплавающих и чайковых птиц в центральной Якутии; некоторые из найденных там останков, вероятно, относятся к ныне вымершим видам утиных (Зеленков, 2005).

В целом Байкальский регион играет не формообразующую, а граничную роль в эволюции птиц, во всяком случае, с того времени,

когда возникли глубинная Байкальская котловина и обрамляющие ее высокогорья.

Литература

Безрукова Е.В. 2000. Растительность и климат юга Восточной Сибири в позднем неоплейстоцене и голоцене по данным непрерывных байкальских разрезов: автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. – Иркутск. 45 с.

Зеленков Н.В. 2005. Четвертичные гусеобразные Дюктайской пещеры (юго-восточная Якутия) // Гусеобразные птицы Сев. Евразии: Тез. докл. Третьего Междунар. симпозиума. – СПб. С. 124–125.

Коблик Е.А. 2001. Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). В 4-х частях. – М.: Изд-во Московского ун-та. 1518 с.

Коллектив участников проекта "Байкал-бурение". 2004. Высокоразрешающая осадочная запись по керну глубоководного бурения на Посольской банке в озере Байкал (BDP-99) // Геология и геофизика. Т. 45, № 2. С. 163–193.

Курочкин Е.Н. 1985. Птицы Центральной Азии в плиоцене. – М.: Наука. 120 с. (Тр. совместной Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 26).

Мельников Ю.И. 2004. Экстремальные засухи и их влияние на динамику гнездовых ареалов куликов Прибайкалья // Кулики Восточной Европы и Северной Азии: Матер. VI совещ. – Екатеринбург: ИЭРИЖ УНЦ РАН. С. 138–144.

Пантелеев А.В. 1999. История изучения четвертичных птиц азиатской части России и Монголии // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. № 72. С. 3–17.

Познанин Л.П. 1978. Экологические аспекты эволюции птиц. – М.: Наука. 152 с.

Попов В.В. 2004. Птицы (Aves) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Озеро Байкал. Кн. 2. – Новосибирск: Наука. С. 1062–1198.

Степанян Л.С. 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. – М.: Наука. 728 с.

Фефелов И.В. 2006. Значение дельт байкальских рек в формировании и динамике региональной орнитофауны: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Иркутск. 44 с.

Фефелов И.В. 2007. Климатические изменения в XX веке и авифауна Байкальской котловины: факты и вопросы // Глобальные изменения климата и эволюция экосистем Байкала и прилегающих территорий: прошлое, настоящее и будущее: Тез. Междунар. симп. – Иркутск: Изд-во ИГУ. С. 22–23.

Фефелов И.В., Пыжьянов С.В., Журавлев В.Е. 1999. Миграции и зимовки околосводных птиц Прибайкалья: пространственный аспект // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России. – М.: Союз охраны птиц России. С. 148–154.

Шимараев М.Н., Мизандронцев И.Б. 2004. Реконструкция абиотических условий в Байкале в позднем плейстоцене и голоцене // Геология и геофизика. Т. 45, № 5. С. 557–564.

Liebers D, Helbig A.J., de Knijff P. 2001. Genetic differentiation and phylogeography of gulls in the *Larus cachinnans-fuscus* group (Aves: Charadriiformes) // Molecul. Ecol. Vol. 10. P. 2447–2462.

Mlikovsky J., Chenzychenova F., Filippov A. 1997. Quaternary birds of the Baikal region, East Siberia // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol. 61, № 2. P. 151–156.

Yesou P. 2002. Systematics of *Larus argentatus-cachinnans-fuscus* complex revisited // Dutch Birding. Vol. 24, № 5. P. 271–298.

ЧЕЛОВЕК НА БАЙКАЛЕ

Туров М.Г.

Иркутский государственный университет

Резюме. Континентальная суша вокруг оз. Байкал в полосе побережий и на островах подразделена археологически на пятнадцать (XV) опорных исследовательских геоархеологических районов. Следы пребывания древнего человека на берегах озера и в его островной части фиксируются от эпохи палеолита в начале верхнего плейстоцена. По палеоантропологическим данным из неолитических погребений население этой территории относится к расе северных монголоидов и считается одним из субстратов, участвовавших в генезисе современного юкагирского и тунгусо-маньчжурского населения Сибири и Дальнего Востока. Древнее и большая часть современного населения Байкала являются носителями культур оседлых рыболовов-охотников, подвижных охотников-оленоводов (эвенки) и скотоводов с отгонным методом содержания домашних животных (буряты). Основу хозяйственной деятельности оседлых и подвижных охотников составлял потребительский промысел копытных (северный олень, изюбр, косуля, кабарга), рыболовство и охота на байкальскую нерпу. Скотоводческое хозяйство предполагало сезонные охоты на косулю и байкальскую нерпу. Хозяйство малочисленного русского населения Байкала второй половины XVII – начала XX веков сочетало преимущественно потребительский формы промысловой деятельности и приусадебное животноводство с низкотоварными промыслами пушного зверя и рыболовством. Традиционные способы хозяйственного освоения биоресурсов Байкала коренным населением носили природо сберегающий характер. В первую очередь это обеспечивалось регулярной сменой мест обитания и хозяйственной деятельности производственных коллективов в течение годового хозяйственного цикла и смещением районов хозяйственных ареалов с периодичностью в 4-5 лет. Существенную роль в сохранении и естественном восстановлении биоресурсов Байкала имели два фактора – низкая плотность населения и строгое следование принципу «достаточности» - изъятию из природных запасов минимума жизненно необходимых ресурсов. Хозяйствование пришлого русского населения бесконфликтно вписывалось в эту схему.

Abstract. Continental land around lake Baikal in a strip of coasts and on islands it is subdivided archeologically on fifteen (XV) basic research geoarchaeological areas. Traces of inhabitation of the ancient homo on coast of lake and its island part are fixed from an epoch of a Paleolithic in the beginning upper Pleistocene. On paleoanthropoljgical the data from Neolithic burials the population of this territory concerns to race northern mongoloids and it is considered one of the substrata participating in genesis modern jukagir and the tungus-manjurian population of Siberia and the Far East. Ancient and the most part of the modern population of Baikal (Buryats) are carriers of cultures of settled fishers - hunters, mobile hunters - reindeer breeders (evenks) and cattlemen with season method of the maintenance of pets. The basis of economic activities of settled and mobile hunters was made with a consumer artiodactyla (northern deer, roe) fishery and hunting for the Baikal seal. The cattle breeding facilities {economy} assumed seasonal hunting on roe and the

Baikal seal. The economy of the small Russian population of Baikal of second half XVII - the beginnings of XX centuries combined mainly consumer forms of trade activity and local animal industries with miniprprofit crafts of a fur animal and fishery. Traditional ways of economic development of bioresources of Baikal indigenous population carried naturesoft character. First of all it was provided with regular change of places of dwelling and economic activities of work collectives during an annual economic cycle and displacement of areas of economic areas with periodicity in 4-5 years. In preservation and natural restoration of bioresources of Baikal two factors - low population density and strict following to a principle of "sufficiency" - to withdrawal from natural stocks of a minimum of vital resources had an essential role. Managing envasing Russian population unconflicting was entered in this circuit.

Материалы археологических местонахождений побережья Байкала и острова Ольхон свидетельствуют о том, что освоение этих территорий человеком началось в палеолите и достигло максимума интенсивности уже в первые века нашей эры. Палеоантропологические материалы неолитических погребений («серовская» и «глазковская» культуры) рассматриваются в качестве косвенных доказательств того, что в 7–5 тысячелетиях побережье и острова Байкала являлись полигоном формирования антропологического состава и форм хозяйственного освоения природных ресурсов значительной части современного автохтонного населения Сибири и Дальнего Востока. Существуют достаточно аргументированные предположения, что неолитические обитатели Байкала и связанных с ним основных рек – Ангары, Селенги и Лены являются древней основой формирования дальних предков современных палеоазиатов (юкагиров), южных тунгусов (прибайкальских эвенков и эвенов), а также части западных бурят.

Многочисленные свидетельства пребывания на побережье Байкала и на Ольхоне (укрепленные «городища», наскальные изображения, грунтовые погребения и другие культовые сооружения) оставил о себе разноязыкий союз племен охотников, земледельцев и кочевых скотоводов, объединенных общим названием гулигани~куруканы~курумчиецы. Следы освоения зоны байкальского рифта группами тунгусоязычных охотников-рыболовов и монголоязычных скотоводов прослеживаются в древних названиях Байкала (эвенк. Ламу – большая вода, море; монг., бур. Байегол~Баягол – богатое озеро), в гидронимах Ангара~Ангаракан (от эвенк.~монг.~тюркск. Анга – пасть, ущелье, провал, расщелина),

Селенга (от древне- тюркск., монг, тунгусоманьч. Сэлэ – мамонтовая кость, железо) и многих других топонимах (Мурзаев, 1984; Галазий, 1987).

Первые разрозненные и весьма туманные сведения о населении «Байкальской Сибири» отмечены в источниках V–VII веков. Систематические же сборы этнографических данных начинаются лишь во второй половине XVIII в. и связываются с исследовательской деятельностью участников комплексных экспедиций Российской академии наук (Мессершмидт, 1727; Георги, 1775, 1779) и действительных членов ВСО Русского Императорского ГО (Орлов, 1857; Кларк, 1863; Григоровский, 1890; Доппельмайер, 1926). Материалы этого времени включают описания основных черт хозяйства и быта, морфологических особенностей физического типа и языка кочевых и полуседлых коренных обитателей горнотаежных и лесостепных участков байкальской рифтовой зоны, а также немногочисленных групп русского и русскоязычного населения, обживающего приустьевые участки долин крупных и мелких водосборов Байкала.

Подлинно научное комплексное собирание и изучение материалов по этнографии, языку и антропологии населения Байкала началось в 1930-х годах и связано с именами таких отечественных ученых, как М.Г. Левин, А.П. Окладников, Б.Э. Петри, П.П. Хороших, Г.М. Василевич, В.А. Туголуков, Е. Титов, М. Воскобойников. Трудami указанных и других менее широко известных исследователей, среди которых присутствуют имена многочисленных краеведов – «любителей» сибирских древностей собрано огромное число уникальных материалов, характеризующих как древнейшие этапы становления этносов и культур Байкальской Сибири, так и современное состояние свойственной им социальной организации, форм хозяйствования, организации жилого и производственного пространства.

Из этнографических материалов этого времени известно, что к началу 10 века н. э. таежные пространства предгорий Приморского хребта и Восточного Саяна, верховья р. Лены, горнотаежная часть долины р. Селенги и нижнее течение р. Верхней Ангары осваивались родовыми общинами эвенков. По основным видам хозяйства, местоположению и видам транспортных средств прибайкальские эвенки

разделялись на: «бродячих» охотников – рыболовов, имевших небольшие стада транспортных оленей; «сидячих» рыболовов – охотников, не имевших в своем хозяйстве домашних оленей.

Благодаря наличию транспортных оленей «бродячие» эвенки выходили к Байкалу в краткие сезоны весеннего и осеннего промысла копытных (изюбрь, кабарга), а основную часть «хозяйственного года» осваивали последовательно сменяемые сезонные участки родовых угодий «горной тайги». Рыбная ловля, практически не носила характер массовых заготовок продукции, была приурочена к двум сезонам нерестового хода хариуса, тайменя и сига и лишь разнообразила ежедневный преимущественно «мясной» рацион питания. «Береговые» или «сидячие» эвенки большую часть «хозяйственного года» обитали в прибрежной полосе Байкала. Доминирующую отрасль хозяйства составляла рыбная ловля, носившая характер массовых заготовок и приуроченная ко всему летнему циклу «хозяйственного года». Традиционная форма организации этой отрасли хозяйства предполагала частые перемещения вдоль береговой полосы вслед за мигрирующими косяками промысловой ихтиофауны и периодическую смену временных стоянок и стойбищ. Относительно долговременные поселения «сидячих» эвенков располагались на приустьевых незатопляемых участках речных террас и, по времени обитания, были приурочены к циклам нерестового хода рыбы. Во второй половине сентября и весной в «месяц наста» небольшие промысловые артели «сидячих эвенков» уходили в массивы таежных предгорий и в сезоны «гона» и перед началом отела в стадах диких копытных занимались массовыми заготовками мяса и кожевенного сырья.

По отдельным сведениям (Василевич, 1969) часть потерявших оленей «сидячих» эвенков дельты Верней Ангары в конце мая – начале июня активно промышляла в открывшихся полыньях байкальскую нерпу. В качестве орудия промысла, до русского освоения Сибири и распространения в эвенкийской среде огнестрельного оружия, использовались гарпуны с отделяющимся костяным наконечником. По своему типу и способу использования этот вид орудия относится к древнейшим образцам охотничьего снаряжения более известным по эскимосским материалам и сохранявшимся в их инвентаре как минимум на протяжении 1,5–2 тыс. лет.

Освоение бурятами узкой полосы сухой лесостепи, примыкавшей к Приморскому хребту и расположенной в средней части долины р. Селенги, по всей вероятности, началось незадолго до русского освоения Восточной Сибири. По данным первых статистических учетов коренного населения Сибири по состоянию на XVII в. общая численность бурят во всем пространстве Прибайкалья, Забайкалья и Приольхонья (включая о. Ольхон) не превышала 25–30 тыс. человек (Долгих, 1961, 1970). Относительно узкая кормовая база Приольхонья, по всей вероятности, явилась основным фактором, который определял более низкую (в сравнении с Приангарьем и Забайкальем) плотность бурятского населения этой территории, относительно небольшие по размеру индивидуальные стада домашних животных (коров, лошадей и овец). Очевидно низкая продуктивность скотоводческой отрасли являлась причиной того, что не менее важное, чем скотоводство, значение в экономике бурят занимали охота на копытных, сезонное сетевое рыболовство и промысел байкальской нерпы.

Традиции скотоводческого хозяйства бурят предусматривали сезонную смену серии входящих в родовые угодья пастбищ, ежегодные перемещения мест постоянного обитания в стационарных зимних и летних поселениях. В летний период выпас животных производился отгонным способом, а зимнее время в примыкающих к жилищам, огороженных выгонах – утугах. Те же крайне лимитированные природой кормовые условия содержания скота, по всей вероятности, определяли крайнюю малочисленность (не более двух семей) летних поселений. Лишь в период зимнего утужного содержания животных бурятские поселения становились более многочисленными, но число совместно проживающих семей очевидно редко доходило до 10.

Можно уверенно констатировать, что к началу русского освоения Байкала здесь сложился и успешно функционировал на протяжении тысячелетий щадящий режим хозяйственного использования разнообразных природных биоресурсов. Исключительно потребительский характер промыслового и скотоводческого эвенкийского и бурятского хозяйства, неукоснительно соблюдавшийся принцип изъятия из осваиваемых экосистем ровно такого количества ресурсов, которое обеспечивало минимальные жизненные потребности семьи в продуктах питания и сырья для кустарного производства,

наконец, периодическая смена сезонных мест обитания и хозяйственной деятельности обеспечивали естественное восстановление природной среды. По всей вероятности этому также способствовала крайне низкая плотность населения, а также то, что охотничье-оленоводческое хозяйство эвенков не предусматривало постоянного обитания на побережье Байкала и базировалось на экспедиционном кратковременном способе освоения ресурсов.

Следует отметить, что природосберегающий режим хозяйственного освоения Байкала сохранялся (по крайней мере, до середины XX века) и после появления на его берегах русских поселений, частичного перехода эвенков и бурят к товарному производству. По существу индивидуальное хозяйство эвенков и бурят на всем протяжении XVII – начала XX веков оставалось преобладающе потребительским. Пушной промысел – товарные заготовки собольего меха, фактически не затрагивал байкальских экосистем и производился далеко за пределами байкальской горно-таежной провинции. Увеличение поголовья крупного и мелкого рогатого скота в индивидуальных хозяйствах бурят и соответствующий выход товарной продукции на ближайшие рынки были лимитированы узостью кормовой базы. Очевидно, продукция животноводческого хозяйства бурят хотя и поступала на рыцнок, но в малом количестве и крайне не регулярно. Быть может более интенсивно в этот период производились заготовки товарных видов рыбы, однако сведениями о размерах поставки этого продукта на рынок и величине ущерба наносимого интенсивным рыболовством популяциям омуля, хариуса, сига и осетра, мы не располагаем.

Можно предполагать, что расселявшееся по преимуществу в южной части побережья Байкала и в устье р. Баргузин русское старожилое население было крайне малочисленным. Вплоть до начала XX в. (завершения строительства транссибирской железной дороги) преобладающим типом русских поселений Прибайкалья в целом и на побережье Байкала оставались так называемые «деревни – малодворки». Число домохозяйств в таких поселениях не превышало 5–10 дворов, а общая численность обитателей поселений редко доходила до 150–200 человек. Если же учесть, что плотность русских поселений на Байкале примерно соответствовала средней плотности поселений коренных обитателей (0,03 чел. на 1000 км²), комбинированное индивидуальное

хозяйство, основу которого составляли потребительская охота и рыболовство, нормировалось усвоенными из культуры коренного населения принципами «достаточности», то хозяйственная деятельность русских старожилов, большая часть которых к XVII в. имела метисное происхождение, фактически соответствовала традициям природосбережения.

СОДЕРЖАНИЕ

НОВАЯ ЭКСПОЗИЦИЯ БАЙКАЛЬСКОГО МУЗЕЯ – КАК ОТРАЖЕНИЕ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ДОСТИЖЕНИЙ МИРОВОЙ НАУКИ Фиалков В.А.	
К ВОПРОСУ О ПРОБЛЕМАХ СОВРЕМЕННОЙ ПЛАНЕТНОЙ КОСМОГОНИИ Язев С.А.	
АСТРОКАТАЛИЗ КАК СТАРТОВЫЙ ЭТАП ГЕОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ Снытников В.Н.	
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИМПАКТНЫХ СОБЫТИЙ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО И ИСТОРИЧЕСКОГО ПРОШЛОГО Задонина Н.В., Леви К.Г., Язев С.А.	
ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ИХ ФОРМИРОВАНИЕ В ПРОЦЕССЕ ЗАРОЖДЕНИЯ БИОСФЕРЫ Компаниченко В.Н.	
ПРОИСХОЖДЕНИЕ БИОСФЕРЫ Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И.	
ЭВОЛЮЦИЯ ЗЕМЛИ В ЛЕТОПИСИ БАЙКАЛА Бухаров А.А., Мазукабзов А.М., Гладкочуб Д.П., Донская Т.В., Станевич А.М., Скляр Е.В., Федоровский В.С.	
ФОРМИРОВАНИЕ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ И РАЗВИТИЕ БИОЦЕНОЗОВ ПРИБАЙКАЛЬЯ В ДОКЕМБРИИ Гладкочуб Д.П., Станевич А.М., Мазукабзов А.М., Донская Т.В.	
ГЕОДИНАМИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ СИБИРИ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 600 МЛН ЛЕТ Гордиенко И.В.	
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РАЗЛОМНО-БЛОКОВОЙ СТРУКТУРЫ ЛИТОСФЕРЫ ПРИБАЙКАЛЬЯ И ЕЕ СЕЙСМИЧНОСТЬ Шерман С.И.	
МЕХАНИЗМ РАЗРАСТАНИЯ БАЙКАЛЬСКОЙ ВПАДИНЫ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ ПРИБОРТОВЫХ МОРФОСТРУКТУР	

Мац В.Д., Лобацкая Р.М., Хлыстов О.М.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА И ФОРМИРОВАНИЕ УНИКАЛЬНОГО БИОРАЗНООБРАЗИЯ БАЙКАЛА

Мац В.Д., Щербаков Д.Ю.

БАЙКАЛ КАК ЧАСТЬ МИРОВОГО НАСЛЕДИЯ И ЕГО ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СОДЕРЖАНИЕ

Уфимцев Г.Ф.

РОЛЬ ПОЧВ В СТАНОВЛЕНИИ БИОСФЕРЫ

Дергачева М.И.

ГЛОБАЛЬНЫЕ И РЕГИОНАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ И КЛИМАТА

Кузьмин М.И., Безрукова Е.В.

ФАКТОРЫ, ОГРАНИЧИВАЮЩИЕ ВОЗНИКНОВЕНИЕ, ЭВОЛЮЦИЮ И СУЩЕСТВОВАНИЕ ЖИЗНИ НА ПЛАНЕТАХ, ПОДОБНЫХ ЗЕМЛЕ

Ксанфомалити Л.В.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ЗЕМЛИ

Безрукова Е.В.

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ СИНТЕЗА МОНОСАХАРИДОВ И ИХ ПРОИЗВОДНЫХ В ПРЕБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Пестунова О.П., Симонов А.Н., Пармон В.Н.

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ БАКТЕРИЙ

Репин В.Е.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Гранович А.И.

ОБЗОР РЫБ МИРОВОЙ ФАУНЫ: ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СЦЕНАРИИ ОСВОЕНИЯ ПРЕСНЫХ ВОД

Насека А.М., Богуцкая Н.Г.

ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ - ГОЛОЦЕНЕ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ.

АНАЛИЗ РАДИОУГЛЕРОДНЫХ ХРОНОЛОГИЙ

Леви К.Г.

ТЕНДЕНЦИИ ИЗМЕНЕНИЯ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ
В БАЙКАЛЕ В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД

Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Синюкович В.Н.....

ОЗЕРО БАЙКАЛ - ПРИРОДНАЯ ЛАБОРАТОРИЯ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ
ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Грачев М.А.....

ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫЕ ГИДРОСФЕРНЫЕ КАТАСТРОФЫ

Аржанников С.Г., Аржанникова А.В.....

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ В ОЧАГАХ
ЭНДЕМИЧНОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Тахтеев В.В.

КРАТКИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ,
ПРОВЕДЕННЫХ НА ПОЛИГОНЕ БЕРЕЗОВЫЙ (ЮЖНЫЙ БАЙКАЛ) ЗА ПЕРИОД
2000-2007 ГГ. С АКЦЕНТОМ НА РАЗНООБРАЗИЕ, ПРОДУКТИВНОСТЬ
БЕНТОСА МЕЛКОВОДНОЙ ЗОНЫ ОЗЕРА И ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ ИХ
ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

Тимошкин О.А., Сутурин А.Н., Кравцова Л.С., Куликова Н.Н.,
Мальник В.В., Оболкина Л.А., Шевелева Н.Г., Рожкова Н.А.,
Бондаренко Н.А., Парадина Л.Ф., Мельник Н.Г., Слугина З.В.,
Провиз В.И., Евстигнеева Т.Д., Логачева Н.Ф., Зайцева Е.П.,
Непокрытых А.В., Парфенова В.В., Косторнова Т.Я., Бойко С.М.,
Пензина М.М., Семитуркина Н.А., Побережная А.Е.,
Башарина Т.В., Потапская Н.В.....

РЕФУГИУМЫ В БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ КАК РЕЗЕРВАТЫ
УНИКАЛЬНОГО БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Плешанов А.С., Тахтеев В.В.

ЕЩЕ РАЗ О ПРОИСХОЖДЕНИИ БАЙКАЛЬКИХ ЭНДЕМИЧНЫХ
МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА BAICALIIDAE CLESSIN 1880
(GASTROPODA)

Ситникова Т.Я., Прозорова Л.А.

ПАРТЕНОГЕНЕЗ У ОСТРАКОД ВИДА
LIMNOCYTHERE INOPINATA BAIRD, 1843 (LIMNOCYTHERIDAE)
В ОЗЕРЕ ХУБСУГУЛ И АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Побережная А.Е.....

ЭВОЛЮЦИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

Воробьева С.С., Усольцева М.В., Лихошвай Е.В.....

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ФЛОРЫ ПРИБАЙКАЛЬЯ В КАЙНОЗОЕ

Казановский С.Г., Моложников В.Н., Воронин В.И.....

ПРОИСХОЖДЕНИЕ (ИСТОЧНИКИ И ПУТИ ПРОНИКНОВЕНИЯ) ИХТИОФАУНЫ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Матвеев А.Н., Самусенок В.П.....

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ СИГОВЫХ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Смирнов В.В., Суханова Л.В., Смирнова-Залуми Н.С.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ МЕХАНИЗМОВ ЭВОЛЮЦИИ БАЙКАЛЬСКИХ ЭНДЕМИКОВ

Щербаков Д.Ю.....

ПАРАЗИТЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ: ФАУНА, ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ

Русинек О.Т.....

ФОРМИРОВАНИЕ ОРНИТОФАУНЫ БАЙКАЛА В ПРОЦЕССЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ

Фефелов И.В.

ЧЕЛОВЕК НА БАЙКАЛЕ

Туров М.Г.....

CONTENT

NEW EXPOSITION OF THE BAIKAL MUSEUM AS A REFLECTION OF FUNDAMENTAL ACHIEVEMENTS OF THE WORLD SCIENCE Fialkov V.A.	
ON PROBLEMS OF MODERN PLANETARY COSMOGENY Yazev S.A.	
ASTROCATALYSIS AS FIRST STEP OF GEOBIOLOGICAL PROCESSES Snytnikov V.N.	
REGULARITIES OF IMPACT EVENT OF THE GEOLOGIC AND HISTORICAL PAST Zadonina N.V., Levi K.G., Yazev S.A.	
FUNDAMENTAL PROPERTIES OF BIOLOGICAL SYSTEMS AND THEIR FORMATION FOR THE PROCESS OF THE BIOSPHERE ORIGIN Kompanichenko V.N.	
BIOSPHERA ORIGIN Levchenko V.F., Starobogatov Ya.I.	
EVOLUTION OF THE EARTH IN CHRONICLE BAIKAL Bukharov A.A., Mazukabzov A.M., Gladkochub D.P., Donskaya T.V., Stanevich A.M., Sklyarov E.V., Fedorovsky V.S.	
DEVELOPMENT OF GEOLOGICAL STRUCTURE AND BIOCOENOSIS OF THE BAIKAL AREA IN THE PRECAMBRIAN Gladkochub D.P., Stanevich A.M., Mazukabzov A.M., Donskaya T.V.	
GEODYNAMIC RECONSTRUCTION OF SIBERIA FOR THE LAST 600 MA Gordienko I.V.	
RECENT EVOLUTION OF FAULT-BLOCK STRUCTURE AND SEISMICITY OF LITHOSPHERE OF NEAR BAIKAL REGION Sherman S.I.	
MECHANISM OF THE BAIKAL BASIN GROWTH IN PROCESS OF EVOLUTION OF MORPHOTECTONIC STRUCTURES Mats V.D., Lobatskaya R.M., Khlystov O.M.	
GEOLOGICAL DEVELOPMENT OF BAIKAL REGION AND FORMATION UNICIAL BIODIVERSITY OF BAIKAL Mats V.D., Sherbakov D.Yu.	

BAIKAL RIFT VALLEY AS PART OF THE WORLD NATURE HERITAGE
AND ITS GEOMORPHOLOGICAL CONTENTS

Ufimtsev G.F.

ROLE OF SOILS IN BIOSPHERE FORMING

Dergacheva M.I.

GLOBAL AND REGIONAL FACTORS DEFINING CHANGES IN
ENVIRONMENTAL AND CLIMATE

Kuzmin M.I., Bezrukova E.V.

FACTORS RESTRICTING POSSIBLE EMERGENCE, EVOLUTION AND
EXSISTANCE OF LIFE ON AN EARTH-LIKE PLANET

Ksanfomality L.V.

MAJOR STAGES IN THE EARTH'S CLIMATE SYSTEM CHANGES

Bezrukova E.V.

PROBABLE WAYS OF SYNTHESIS of MONOSACCHARIDES AND THEIR
DERIVATIVES IN PREBIOTIC CONDITIONS

Pestunova O.P., Simonov A.N., Parmon V.N.

BACTERIAL EVOLUTION PECULIARITIES

Repin V.E.

RECENT PROBLEMS OF INVERTEBRATES SYSTEM

Granovich A.I.

AN OVERVIEW OF FISHES OF THE WORLD: EVOLUTIONARY
SCENARIOS OF ADAPTATION TO FRESHWATER ENVIRONMENT

Naseka A.M., Bogutskaya N.G.

NATURAL-CLIMATIC CHANGES IN THE LATE
PLEISTOCENE–HOLOCENE IN THE NORTHERN HEMISPHERE.
ANALYSIS OF RADIOCARBON CHRONOLIGIES

Levi K.G.

GLOBAL CLIMATE CHANGES AND THEIR RESPONSE
IN PROCESSES OF LAKE BAIKAL

Shimaraev M.N., Kuimova L.N., Sinyukovich V.N.

LAKE BAIKAL – A NATURAL LABORATORY
FOR STUDIES OF BIOLOGICAL SPECIATION

Grachev M.A.

INLAND HYDROSPHERIC CATASTROPHES

Arzhannikov S.G., Arzhannikova A.V.

ECOLOGICAL MECHANISMS OF AN EVOLUTION IN THE CENTERS OF ENDEMIC SPECIATION

Takhteev V.V.

MAIN RESULTS OF INTERDISCIPLINARY INVESTIGATIONS, PERFORMED ON THE ECOLOGICAL TEST-SITE BEREZOVY (SOUTHERN BAIKAL) WITHIN 2000- 2007 WITH SPECIAL REFERENCE ON THE BIODIVERSITY, PRODUCTIVITY OF SHALLOW WATER ZONE BENTHOS OF THE LAKE AND MAIN FACTORS, INFLUENCING THEM

Timoshkin O.A., Sutorin A.N., Kravtsova L.S., Kulikova N.N., Malnik V.V.,
Obolkina L.A., Sheveleva N.G., Rozhkova N.A., Bondarenko N.A.,
Paradina L.Ph., Melnik N.G., Slugina Z.V., Proviz V.I., Evstigneeva T.D.,
Logacheva N.Ph., Zaytseva E.P., Nepokrytykh A.V., Parfenova V.V.,
Kostornova T.Ya., Boyko S.M., Penzina M.M., Semiturkina N.A.,
Poberezhnaya A.E., Basharina T.V., Potapskaya N.V.

REFUGIES IN BAIKALIAN SIBERIA AS RESERVATIONS FOR THE UNIQUE BIODIVERSITY

Pleshanov A.S., Takhteev V.V.

ONCE MORE ABOUT BAIKALIAN ENDEMIC GASTROPODS OF FAMILY BAICALIIDAE (GASTROPODA)

Sitnikova T.Ya., Prozorova L.A.

PARTHENOGENESIS OF OSTRACOD SPECIES

LIMNOCY THERE INOPINATA BAIRD, 1843

(LIMNOCY THERIDAE) AND ENVIRONMENT OF LAKE HÖVSGOL

Poberezhnaya A.E.

EVOLUTION OF DIATOMS IN LAKE BAIKAL

Vorobyeva S.S., Usoltseva M.V., Likhoshway Ye.V.

DYNAMICS OF VEGETATION AND FLORA OF PRIBAKALYA IN THE CAINOZOIC

Kazanovsky S.G., Moloznikov V.N., Voronin V.I.

ORIGIN (SOURCES AND WAYS OF PENETRATION) OF ICHTHYOFAUNA OF LAKE BAIKAL

Matveev A.N., Samusenok V.P.

MICROEVOLUTION OF WHITEFISH OF LAKE BAIKAL

Smirnov V.V., Sukhanova L.V., Smirnova-Zalumi N.S.

MOLECULAR-GENETIC STUDIES OF EVOLUTIONARY MECHANISMS ON BAICALIAN ENDEMICS

Sherbakov D.Yu.

FISH PARASITES OF LAKE BAIKAL: FAUNA AND HISTORICAL BACKGROUND

Rusinek O.T.

FORMATION OF THE BAIKAL ORNITHOFAUNA IN PROCESS OF NATURE ENVIRONMENT CHANGING

Fefelov I.V.

ЧЕЛОВЕК НА БАЙКАЛЕ

Туров М.Г.