



УДК 591.9.595.182.574.5

DOI <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2018.25.70>

Современное состояние изученности и пути генезиса фауны коловраток (*Rotifera*) озера Байкал

И. В. Аров, Е. А. Мишарина

Иркутский государственный университет, Иркутск

E-mail: igarov@yandex.ru

Аннотация. В Байкале насчитывается 218 таксонов видового и инфравидового уровня (14 % которых эндемичны), объединённых в 43 рода, 23 семейства и 4 отряда класса Eurotatoria. Основная масса коловраток пелагиали, бентали и псаммали озера принадлежит к отряду Plöima. Распределение и генезис коловраток оз. Байкал проанализированы с использованием макротаксономической системы Маркевича, основанной на сравнительных функционально-морфологических перестройках трофических и локомоторно-трофических комплексов. Плоимидные коловратки Байкала обладают челюстными аппаратами четырёх типов. Высокий процент эндемизма характерен для коловраток с маллеатным мастаксом и трофической преференцией к альгофагии, а также для Dicranophoridae, чей высоко специализированный к макрофагии форципатный мастакс ограничивает их трофическую базу подходящей по размерам альгофлорой (в том числе Diatomeae), либо подразумевает переход к хищничеству. Вопросы генезиса рассматриваются, в основном, на базе модельного для Байкала рода *Notholca*, в котором выделены несколько филетических рядов. Коловратки байкальского комплекса разделены на два комплекса: сибиро-байкальский и собственно байкальский. Виды первого доминируют в прибрежно-соровой зоне, в летне-осеннем планктоне и на каменистой литорали. Второй состоит из четырёх групп, различающихся по времени и путям генезиса: палеолимнические реликтовые виды *Synchaeta pachypoda*, *S. pachypoida*, *Inflatana pomazkovaе*; мезолимнические пелагические и мейобентосные (большая часть видов *Notholca*, Dicranophoridae и др.); псаммолиторальные планктобентосные неэндемики рода *Notholca*; потенциальные пелагические эндемики рода *Keratella*, в настоящее время выделяемые как f. *baicalensis*. В целом ротаториоценозы планктона и каменистой литорали отличаются низким видовым обилием и незначительной ролью эндемичных видов. Ротаториокомплекс псаммолиторали, сформировавшийся в постплейстоценовое время, отличается качественным и отчасти количественным преобладанием эндемичных видов разного генезиса.

Ключевые слова: Байкал, коловратки, фауна, разнообразие, генезис.

Для цитирования: Аров И. В., Мишарина Е. А. Современное состояние изученности и пути генезиса фауны коловраток (*Rotifera*) озера Байкал // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2018. Т. 25. С. 70–90. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2018.25.70>

Введение

Первые сведения о коловратках Байкала были приведены в работе Г. В. Яхонтова [Яхонтов, 1904], в которой он указывал на наличие в летнем планктоне в районе пос. Горячинск трёх видов: *Keratella cochlearis*, *Kel-*

licottia longispina и *Asplanchna priodonta*. Полный специальный обзор по коловраткам фауны Байкала был сделан К. С. Гайгаласом [1958]. В приводимом им списке коловраток дана характеристика 66 таксонов; для двух неидентифицированных видов *Notholca* f. "А" и *Notholca* f. "В" даны рисунки и описание; позднее они были описаны как новые для науки виды [Кутикова, 1970, 1986]. Начиная с 60-х годов XX в. активизировались таксономические исследования, которые позволили описать ряд новых для науки видов из родов *Notholca*, *Synchaeta*, *Euchlanis* [Кутикова, 1964; Васильева, Кутикова, 1969; Кутикова, Васильева, 1982]. Изучение фауны прибрежных мелководий открытой части озера и его псаммалы показали наличие эндемиков среди таких родов, как *Cephalodella*, *Dicranophorus*, *Encentrum*, *Lecane*, *Colurella*, *Trichocerca* [Кутикова, 1985, 1986; Кутикова, Аров, 1985], был описан также новый род *Inflanta* с единственным видом [Кутикова, 1985]. В псаммолиторалях озера было обнаружено 40 видов коловраток [Аров, 1985; 1987].

Ряд следующих друг за другом сводок и отдельных работ [Кутикова, 1986; Sheveleva, Pomazkova, Melnik, 1995; Коловратки ... , 2001; Аров, Тереза, Помазкова, 2009] демонстрируют тенденцию к увеличению фаунистических списков, в первую очередь, благодаря уточнению состава планктонных коловраток, населяющих прибрежно-соровую часть озера, заливы и районы влияния речного стока.

Цель настоящей работы – описание современного таксономического разнообразия ротаториофауны оз. Байкал, степени её изученности, а также обсуждение времени и возможных путей генезиса фауны байкальских коловраток.

Обсуждение

Анализ генезиса фауны коловраток затрудняется отсутствием общепринятой макросистемы этого типа животных. В практике гидробиологических и фаунистических исследований чаще всего используется капитальный труд Л. А. Кутиковой [1970]. При составлении таксономических списков в обобщающих сводках ротаториофауны озера Байкал [Коловратки ..., 2001] авторы следовали классификационной системе Г. И. Маркевича [1989, 1990], основанной на ультраструктуре и положении челюстного аппарата. По мнению Т. Ногради [Nogrady, Wallace, Snell, 1995], эта система может считаться альтернативной классической лишь после обсуждения в литературе и необходимого сопоставления морфологических данных с данными биохимических исследований. В настоящее время наиболее полно разработанной и соответствующей современным представлениям о филогенетических связях внутри типа Rotifera и о положении типа в макросистеме Platyzoa Gnathifera представляется система, основанная на обобщении работ различных авторов [Brusca, Brusca, 1990; Nogrady, Wallace, Snell, 1995; Segers, 2007, 2008; Rotifera ... , 2006; Sørensen, Giribet, 2006; De Smet, 2006, 2007, с добавлениями]. Она легко сопоставима как с привычными таксономическими схемами, так и с представлениями Маркевича о роли функциональных морфологических перестроек мастакса в процессе эволюции коловраток (табл. 1).

Таблица 1

Сопоставление современных систем Rotifera

По Кутиковой [1970, 2005]	По Brusca and Brusca [1990] и Segers [2002, 2007]	По Маркевичу [1989, 1990]
Тип Rotifera Cuvier, 1817		
Класс Rotatoria		Класс Rotatoria
Подкласс Pararotatoria Sudzuki, 1964	Класс Pararotatoria Sudzuki, 1964	Подкласс Pararotatoria Sudzuki, 1964
Отряд Seisonida	Отряд Seisonacea Sudzuki, 1964	Отряд Seisonida
Подкласс Eurotatoria Bartos, 1959	Класс Eurotatoria De Ridder, 1957	
	Подкласс Bdelloidea Hudson, 1884	Подкласс Archeorotatoria Markevich, 1990
Отряд Bdelloida Hudson, 1884	?	Отряд Bdelloida Hudson, 1884
Сем.: Habrotrochidae Bryce, 1910; Philodinidae Bryce, 1910; Philodinavidae Haring, 1913 Adinetidae Hudson et Gosse, 1889	Сем.: Habrotrochidae Bryce, 1910; Philodinidae Bryce, 1910; Philodinavidae Haring, 1913 Adinetidae Hudson et Gosse, 1889	не обсуждается
нет	Подкласс Monogononta Plate, 1889	нет
Надотряд Gnesiotrocha Beauchamp, 1965	Надотряд Gnesiotrocha Kutikova, 1970	нет
нет	нет	Подкласс Hemirotatoria Markevich, 1990
Отряд Paedotrochida Beauchamp, 1965	Отряд Collothecacea Haring, 1913	Отряд Paedotrochida
Сем.: Collothecidae Atrochidae	Collothecidae Haring, 1913 Atrochidae Haring, 1913	не обсуждается
нет	нет	Подкласс Eurotatoria Markevich, 1990
нет	нет	Надотряд Gnesiotrocha
Отряд Monimotrochida Beauchamp, 1965	Отряд Flosculariacea Haring, 1913	Отряд Protoramida Markevich, 1990
Сем.: Flosculariidae Testudinellidae Filiniidae Hexarthridae Trochosphaeridae Conochilidae	Flosculariidae Ehrenberg, 1838 Testudinellidae Haring, 1913 Filiniidae Haring et Myers, 1926 Hexarthridae Bartos, 1959 Trochosphaeridae Haring, 1913 Conochilidae Haring, 1913	Подотряд Flosculariina Markevich, 1990 Flosculariidae Ehrenberg, 1838 Testudinellidae Haring, 1913 Filiniidae Haring et Myers, 1926 Hexarthridae Bartos, 1959 Trochosphaeridae Haring, 1913 Подотряд Conochilina Markevich, 1990 Conochilidae Haring, 1913

Продолжение табл. 1

По Кутиковой [1970, 2005]	По Brusca and Brusca [1990] и Segers [2002, 2007]	По Маркевичу [1989, 1990]
Надотряд Pseudotrocha Beauchamp, 1965	Надотряд Pseudotrocha Kutikova, 1970	Надотряд Pseudotrocha
Отряд Ploimida Hudson et Gosse, 1886	Отряд Ploima Hudson et Gosse, 1886	нет
	Cotylegaleatidae, De Smet, 2007 Asciaporrectidae, De Smet, 2006	не обсуждается
нет	нет	Отряд Transversiramida Markevich, 1990
нет	нет	Подотряд Epiphanina Markevich, 1990
Сем: Epiphanidae Proalidae Lecanidae	Epiphanidae Harring, 1913 Proalidae Harring et Myers, 1924 Lecanidae Remane, 1933	Epiphanidae Harring, 1913 Proalidae Harring et Myers, 1924 Lecanidae Remane, 1933
нет	нет	Подотряд Mytilinina Markevich, 1990
Mytilinidae Colurellidae Trichotriidae	Mytilinidae Harring, 1913 Lepadellidae Harring, 1913 Trichotriidae Harring, 1913	Mytilinidae Harring, 1913 Lepadellidae Harring, 1913 Trichotriidae Harring, 1913
нет	нет	Подотряд Brachionina Markevich, 1990
Brachionidae Euchlanidae	Brachionidae Ehrenberg, 1838 Euchlanidae Ehrenberg, 1838	Brachionidae Ehrenberg, 1838 Euchlanidae Ehrenberg, 1838
нет	нет	Отряд Saltiramida Markevich, 1990
Asplanchnidae	Asplanchnidae Eckstein, 1883	Asplanchnidae Eckstein, 1883
нет	нет	Отряд Saeptiramida Markevich, 1990
нет	нет	Подотряд Notommatina Markevich, 1990
Notommatidae нет Trichocercidae	Notommatidae Hudson et Gosse, 1886 нет Trichocercidae Harring, 1913	Notommatidae Hudson et Gosse, 1886 (partim) Eosphoridae Markevich, 1990 Trichocercidae Harring, 1913
нет	нет	Подотряд Ploesomina Markevich, 1990
нет	нет	Ploesomidae Markevich, 1990

Окончание табл. 1

По Кутиковой [1970, 2005]	По Brusca and Brusca [1990] и Segers [2002, 2007]	По Маркевичу [1989, 1990]
Synchaetidae Gastropodidae Microcodinidae нет нет нет	Synchaetidae Hudson et Gosse, 1886 Gastropodidae Haring, 1913 Microcodidae Hudson et Gosse, 1886 Birgeidae Haring et Myers, 1924 Scaridiidae Manfredi, 1927 Clariidae Kutikova, Markewich et Spiridonov, 1990	Synchaetidae Hudson et Gosse, 1886 (partim) Gastropodidae Haring, 1913 Microcodidae Hudson et Gosse, 1886 Birgeidae Haring et Myers, 1924 нет нет
нет	нет	Отряд Centroramida Markevich, 1990
Lindiidae	Lindiidae Haring et Myers, 1924	Lindiidae Haring et Myers, 1924
нет	нет	Отряд Antrorsiramida Markevich, 1990
Dicranophoridae	Dicranophoridae Haring, 1913 Ituridae Sudzuki, 1964 Tetrasiphonidae Haring et Myers, 1924	Dicranophoridae Haring, 1913 Ituridae ? Tetrasiphonidae Haring et Myers, 1924

Ротаториофауна Байкала в настоящее время насчитывает 218 таксонов видового и инфравидового ранга [по: Коловратки (Rotifera), 2001 с дополнениями], относящихся к 43 родам, 23 семействам и 4 отрядам класса Eurotatoria [sens. Rotifera ... , 2006] (табл. 2). Следует учесть, что хорошо изученными можно считать только пелагиобионтов, хотя и среди этой группы в родах *Keratella* и *Notholca* есть ряд таксонов неясного систематического статуса. Распределение коловраток Байкала по отрядам крайне неравномерно, что в какой-то мере отражает экологические предпочтения различных таксонов. Минимальным числом видов представлены коловратки отрядов Bdelloidea и Collothecasea. Максимальное разнообразие последних наблюдается в эвтрофных водоёмах с большим количеством макрофитов и иных субстратов для поселения и чётко выраженными градиентами в условиях незначительной динамики водных масс. Подобные биотопы для открытого Байкала совершенно нехарактерны и редко встречаются в прибрежно-соровой зоне и в заливах. Лишь незначительное число широко распространённых видов, адаптированных к относительно изотропной среде пелагиали, обычны и в байкальском планктоне. Всего четыре вида бделлоидных коловраток зарегистрированы в открытых водах, в том числе в планктоне литоральной зоны. Однако именно они составляют основу мейзообентоса как твёрдых, так и мягких грунтов. Таким образом, низкое видовое обилие отряда Bdelloidea контрастирует с их несомненно существенной ролью в потоках вещества и энергии и в формировании продукции донных сообществ.

Основная масса коловраток пелагиали, бентали и псаммали озера принадлежит к отряду Ploima. Для анализа распределения морфологически и экологически гетерогенных плоимидных коловраток наиболее приемлемой оказалась система Маркевича [1990]. Используя аппарат сравнительной и функциональной морфологии, Маркевич предложил разделить отряд на несколько крупных блоков – по его мнению, самостоятельных отрядов. При построении данной системы превалируют идиоадаптивные перестройки трофических и локомоторно-трофических комплексов, обладающих очень большим внутренним комбинаторным потенциалом. Это даёт возможность в пределах одного типа организации выделить ряд жизненных форм и разместить их в определённой «филогенетической» последовательности. В сущности, каждый блок («отряд») от Transversiramida до Antrorsiramida включает в себя лишь 1–2 жизненных формы, что делает систему отчасти предикативной, даже если она не является строго филетичной.

Для плоимидных коловраток Байкала характерны мастаксы четырёх типов. Более половины из них обладают мастаксом маллеатного типа, что в целом соответствует их значимости в общем видовом обилии Rotifera. Гораздо показательнее сравнительно высокая доля видов, эндемичных для Байкала или Байкальского региона (табл. 2), обеспеченная большим разнообразием в роде *Notholca*. Последнее обусловлено как разнообразием конкретных алломорфозов, проявляющихся в строении панциря пелагических, нектобентосных и псаммальных форм, так и в развитии межвидовых внутримастаксовых отличий, присущих этому роду [Коренева, 1985, 1990] при сохранении общности трофической преференции к альгофлоре (преимущественно к Diatomeae (Bacillariophyceae)). Очевидно, стенофаги-альгофаги, или коловратки со смешанным питанием, могли принимать наибольшее участие в генезисе ротаториофауны Байкала.

Таблица 2

Распределение видовых и инфравидовых таксонов коловраток оз. Байкал по отрядам

Отряды	Количество видов и подвидовых таксонов	Количество эндемичных и субэндемичных видов и подвидов	Процент эндемичных и субэндемичных видов и подвидов
Bdelloidea	4	0?	0?
Collothecacea	4	0	0
Flosculariacea	10	0	0
Ploima	200	30	15
incl. Transversiramida	112	20	18
Saltiramida	4	0	0
Saeptiramida	66	6	9
Antrorsiramida	18	4	22
Всего:	218	30	14

Существенно меньше значение коловраток с виргатным мастаксом, также присущим альгофагам, но отличающимся усилением функций манабрий и фулькрума, а также гораздо большей и более разнообразной специализацией и дифференциацией ункосов и их метамеров. Основное видо-

вое обилие *Saepiramida* присуще мелким водоёмам с хорошо развитыми макрофитами и мейобентосу мягких грунтов. Биотопические особенности байкальской литорали делают маловероятным развитие в нём эндемичных коловраток этого блока. Исключение составляют пелагические *Synchaeta* и очень редкие, вероятно, ассоциированные с губками единичные виды *Cephalodella* и *Trichocerca*.

Эндемизм наиболее сильно выражен в типично бентальной группе *Antrorsiramida* при общем относительно небольшом видовом разнообразии как эндемиков, так и более широко распространённых видов. Высоко специализированный к макрофагии форципатный мастакс ограничивает их трофическую базу подходящей по размерам альгофлорой (в том числе *Diatomeae*), либо подразумевает переход к хищничеству. Плотность населения *Dicranophoridae* байкальской бентали и псаммали также невелики, но они заслуживают большого внимания хотя бы в силу глубокого, на родовом уровне, эндемизма. К сожалению, распространение видов этого семейства изучено довольно плохо, и делать выводы об их зоогеографическом статусе довольно рискованно. Коловратки с инкудатным мастаксом представлены в Байкале обычными широко распространёнными видами рода *Asplanchna* и для анализа генезиса ротаториофауны интереса не представляют.

В фауне коловраток Байкала можно выделить два комплекса различного генезиса и зоогеографических связей – сибирско-европейский и собственно байкальский [Кутикова, 1986]. Первый лучше назвать сибирско-байкальским [Тимошкин, 2001], включающим в себя космополитов, голарктические и палеарктические виды, приспособившиеся к существованию в пелагиали, бентали и псаммали озера. В планктоне они образуют круглогодичную и летне-осеннюю экологические группы с максимумом развития в летне-осенний период [Атлас..., 1995]. В мейобентосе они присутствуют на протяжении всего года, но пик плотности населения также приходится на летние месяцы [Соловьева, Аров, 2005; Мишарина, Аров, 2009]. Особый интерес в сибирско-байкальском комплексе представляют круглогодичные коловратки *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Kellicottia longispina* и *Filinia terminalis*. Еще в 20-е гг. прошлого века были проведены вариационно-статистические исследования размерных характеристик коловраток *K. cochlearis*, *K. quadrata* и *K. longispina*, обитающих в открытой глубоководной пелагиали озера [Яснитский, 1926]. На основе этих данных, дополненных собственными определениями размеров *K. cochlearis* и *K. quadrata*, Гайгалас [1958] пришёл к выводу о возможности выделения *K. c. f. baicalensis* и *K. q. f. baicalensis*, которые характеризовались крупными размерами, полным отсутствием цикломорфоза и сезонной изменчивости. Таксономический статус этих форм остаётся неясным, морфометрические и даже меристические признаки панциря у видов рода *Keratella* весьма вариабельны и для изучения инфравидовой структуры мало полезны [Лазарев, Аров, 2001]. Вполне возможно, что указанные Гайгаласом отличия носят популяционный характер и зависят от задержки развития коловраток в условиях низких температур. Если внутривидовая или видовая самостоятельность форм

baicalensis будет подтверждена дальнейшими исследованиями, их можно рассматривать как неозндемиков плейстоцен-голоценового происхождения. Изучение метрических характеристик современных особей рассматриваемых форм байкальской пелагиали показало небольшое, но достоверное уменьшение их линейных размеров [Лазарев, Аров, 2001]. Подобный процесс при условии генетической изоляции (пространственной, сезонной либо иной) может быть следствием эволюционной тенденции, связанной, например, с ростом среднегодовой температуры открытых вод озера. Однако он может быть вызван и постепенным вытеснением или поглощением байкальских форм в результате гибридизации с номинальным подвидом, проникающим в озеро в прибрежно-соровой и, возможно, литоральной зоне.

Собственно байкальский комплекс коловраток состоит из 30 видов и подвидов, считающихся или считавшихся эндемичными. Половина из них относится к роду *Notholca*, тогда как остальные роды включают 1–4 эндемичных вида. Таким образом, род *Notholca* сопоставим по обилию эндемичных форм с рядом наиболее процветающих родов классов Turbellaria, Oligochaeta, Gastropoda, Bivalvia, Copepoda. В нём наиболее полно реализованы таксонообразующие потенции уникального озера, что сделало род *Notholca* модельной группой коловраток, на базе которой Кутиковой была проведена первая и, в сущности, единственная попытка осмыслить происхождение байкальской ротаториофауны [Kutikova, 1978, 1980].

Род *Notholca* представляет в семействе Brachionidae особую линию, рано отделившуюся от общего ствола и, возможно, ведущую происхождение от примитивных Eriphanidae [Маркевич, 1987; Коренева, 1990]. Превалирование в систематике коловраток типологической концепции, слабая разработанность критериев выделения видовых и внутривидовых таксономических единиц приводят к попыткам выделения внутри рода групп видов по признаку сходства немногих диагностических признаков, которым придаётся больший вес. Одно из таких, пожалуй, достаточно искусственных, дроблений рода (или группирования видов) предложено В. Косте [Koste, 1978]. Из выделенных им внутривидовых подразделений в Байкале часто встречаются таксоны «группы *acuminata*» (табл. 3) – коловратки в основном голарктические или палеарктические. Довольно обычна в пелагиали также *N. squamula*, формирующая самостоятельную группу. В Байкале она представлена как номинальным подвидом, так и особой формой *N. s. frigida* с неясным таксономическим статусом. Особи, группируемые в эту форму, приурочены к низкотемпературным, в том числе высокоширотным водоёмам. В Байкальском регионе они отмечены также в планктоне р. Селенги [Коловратки ... , 2001].

Из представителей рода в Байкале остаётся гетерогенная по целому ряду диагностических признаков неочерченная группа, включающая широко распространённую голарктическую *N. foliacea*, крайне редкий вид *N. triarthroides* и всех байкальских эндемиков и субэндемиков. По мнению многих исследователей [Кожов, 1962, 1972; Мартинсон, 1967, 1982; Старобогатов, 1970; Мазепова, 1978, 1987], основой формирования байкальской фауны мог

быть мезолимнический китайско-сибирский фаунистический комплекс. В том, что касается такой в целом палеолимнической группы, как коловратки, то предков байкальских форм, в частности рода *Notholca*, следует искать в озёрных водоёмах Центрально-Азиатского бассейна, сформировавшихся в конце мелового периода [Kutikova, 1978; 1980]. Из Северного и Западного Китая и Монголии они распространялись далее на север, захватывая территорию Забайкалья и современного Байкальского региона [Мартинсон, 1967]. На дальнейшее формирование ротаториофауны прайбайкала и современное её состояние существенное действие оказали смена климатических фаз в течение третичного периода и в особенности плейстоценовое оледенение Восточной Сибири. В то же время характер орогенных процессов и время образования больших глубин в озере для обсуждаемой темы практически не имеют значения, так как подавляющее большинство коловраток держится на небольших глубинах пелагиали и литорали. По крайней мере, до сих пор не найдено ни одного вида, приуроченного хотя бы к сублиторали или глубинам ниже 50 м в пелагиали.

Таблица 3

Распределение коловраток рода *Notholca* по группам (по: [Koste, 1978] с дополнениями)

Группы видов	Без латеральных шипов	С латеральными шипами	Биотопическая приуроченность
Группа <i>acuminata</i>	<i>acuminata</i> , <i>caudata</i> , <i>labis</i> , <i>limnetica</i> .	—	Пресноводные пелагические, солоноводные и морские пелагические
Группа <i>squamula</i>	<i>squamula</i> , <i>frigida</i> ?	—	Пресноводные и солоноводные пелагические
Группа не определена	<i>angulata</i> , <i>beta</i> *, <i>determinata</i> , <i>foliacea</i> , <i>gaigalasi</i> , <i>grandis</i> , <i>intermedia</i> , <i>jashnovi</i> , <i>kozhoi</i> , <i>lamellifera</i> , <i>lyrata</i> , <i>orbiculata</i> , <i>rectospina</i> .	<i>triarthroides</i> , <i>bai-calensis</i> , <i>jasnitskii</i> , <i>olchonensis</i> .	Пресноводные пелагические, солоноводные и морские пелагические, солоноводные мейобентосные, байкальские нектобентосные и мейобентосные

*Примечание – курсивом выделены в таблице эндемичные и субэндемичные виды.

Сложившаяся в плейстоцене экологическая ситуация [Мац, Галкин, Мизандронцев, 1982; Оледенения ... , 2001], вероятно, оказалась стрессовой для палеолимнической и мезолимнической мелководной биоты, что могло привести к резкому снижению её видового разнообразия [Лукин, 1986]. В значительной степени вышесказанное должно было коснуться коловраток, в отличие от многих других групп, не имеющих возможности выжить в глубоководной зоне. Определённое преимущество в выживании получали холодолюбивые стенотермные, вероятно, мезолимнические виды, обитавшие в акварефугиумах. В этом случае фауна коловраток рода *Notholca* должна состоять из таксономически достаточно разобщённых, с чёткими морфологи-

ческими хиатусами видов. Таким критериям удовлетворяют пелагические *Notholca* зимне-весеннего комплекса (*N. grandis*, *N. intermedia* и *N. rectospina*) (рис. 1). Для первых двух видов характерно сильное развитие брюшной пластинки панциря, дополненное у *N. grandis* еще и уникальным признаком – развитием концевой шипы не только на дорсальной, но и на вентральной пластинке панциря. Дублирование подобных структур, вероятно, можно расценивать как архаичный признак. Игольчатые концевые шипы у обоих видов подвижны, в отличие от *N. rectospina*, которая характеризуется также развитой микроскульптурой панциря в виде продольных гребней. Если абстрагироваться от вентральной пластинки панциря, то *N. intermedia* обладает сходством с *N. cinetura*, стенотермным видом, заселяющим холодные и глубокие озёра западного сектора Палеарктики. Возможно, эти виды связаны общностью происхождения в китайско-сибирском мезолимническом комплексе. *N. grandis* и *N. intermedia* встречаются не только в Байкале, но и в озёрах Забайкалья (Ильчир, Леприндо, Орон – *N. intermedia*) и Байкальского хребта (*N. grandis*) с существенно иным гидротермическим режимом [Шевелева, Шабурова, Аров, 2009]. *N. rectospina* пока за пределами Байкала не найдена, но отмечена нами в летнее время в антропогенно загрязнённой псаммале бух. Бол. Коты. Эти находки коренным образом меняют наши представления об экологической валентности данных видов и об их байкальском генезисе. К этой экологической и генетической группе, вероятно, относится и *N. jashnovi* (рис. 2), таксономически не родственная рассмотренным выше видам. В Байкале этот вид приурочен к прибрежно-соровой зоне и заливам [Коловратки ... , 2001] и обнаружен в одном из озёр Байкальского хребта [Шевелева, Шабурова, Аров, 2009]. Нет хорошо прослеживаемых таксономических связей и у очень своеобразных изолированных видов *N. orbiculata* (рис. 2) и *N. gaigalasi*, известных из зал. Провал и Селенгинского мелководья [Коловратки ... , 2001].

Вся эта группа филогенетически не взаимосвязанных коловраток рода *Notholca* представляет собой остатки мезолимнического комплекса, сохранившегося после плейстоценового оледенения. Будучи эндемиками скорее Байкальского региона, а, возможно, и всей Восточной Сибири, они представляют огромный интерес, так как в географическом распространении ограничены не только широтным, но и долготным градиентом, что для коловраток явление уникальное. В пелагиали и бентали Байкала они нашли благоприятные условия для развития и широкой адаптивной радиации в силу деградации первичного байкальского ротаториокомплекса в условиях плейстоценового оледенения. В результате аллогенеза они приобретают характер «политипических» видов (*N. grandis*) или образуют небольшие «пакеты» видов. Так *N. jashnovi* можно рассматривать как анцестральный вид для «группы *jashnovi*», включающей *N. lamellifera*, *N. determinata* и, вероятно, *N. lyrata* (см. рис. 2), которых следует рассматривать как постплейстоценовых неэндемиков, сформировавшихся в псаммолиторали озера.

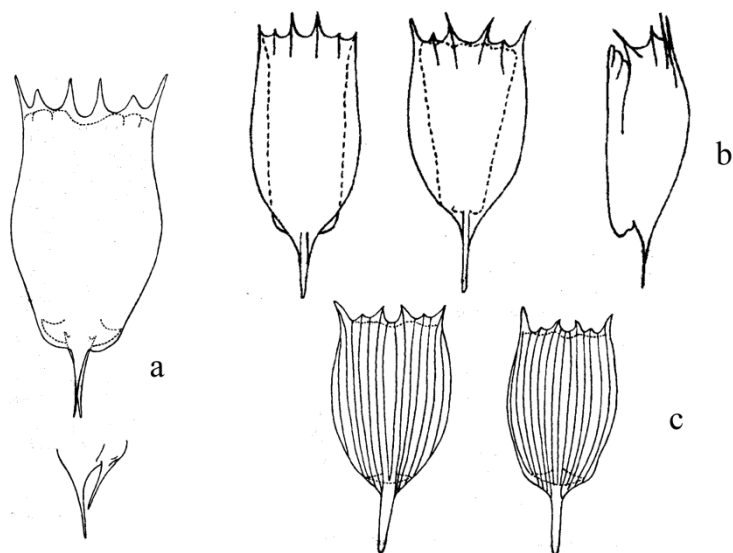


Рис. 1. Пелагические коловратки рода *Notholca* зимне-весеннего комплекса: а – *N. grandis* Voronkov, б – *N. intermedia* Voronkov, в – *N. rectospina* Kutikova [по: Атлас и определитель ... , 1995]

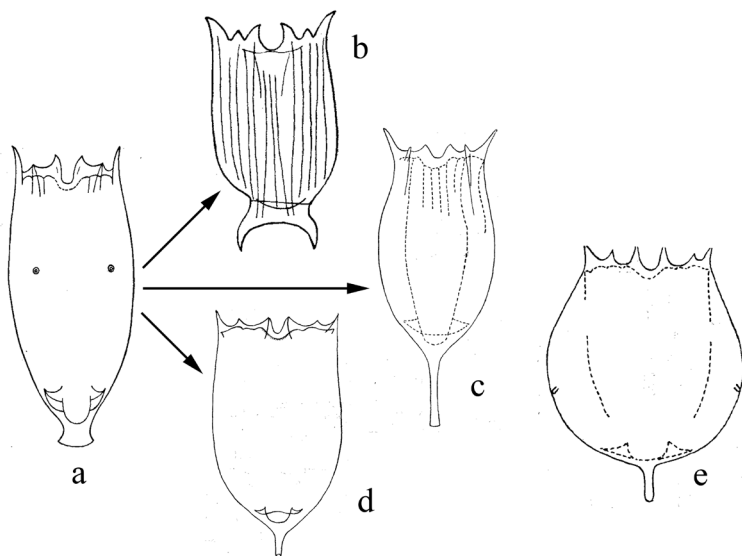


Рис. 2. Виды коловраток рода *Notholca* “группы jashnovi”: а – *N. jashnovi* Kutikova, б – *N. lyrata* Tikhomirov, в – *N. lamellifera* Vassiljeva et Kutikova, д – *N. determinata* Vassiljeva et Kutikova, е – *N. orbiculata* Kutikova [по: Атлас и определитель ... , 1995]

Очень своеобразны псаммолисторальные виды рода *Notholca*, входящие в состав так называемого планктобентоса. Как адаптация к обитанию на мягких грунтах обычно рассматриваются латеральные шипы, характерные для этих коловраток. По мнению Кутиковой, их предком следует считать вид, морфологически сходный с *N. angulata*, описанной Е. Дадаем из Мон-

голии и более никем не встреченной [Kutikova, 1978]. В Байкале формы с угловатым панцирем представлены видом *N. beta* (рис. 3), распространённым как в прибрежно-соровой зоне, так и в открытой литорали. Исходя из развиваемого представления о генезисе байкальской ротаториофауны данный вид следует рассматривать в составе мезолимнического комплекса. Вряд ли можно допустить формирование латеральных шипов в результате обособления боковых углов панциря. Вместе с тем все три встреченных в Байкале вида с такими адаптационными структурами, вероятно, филогенетически связаны друг с другом и со спорадично встречающимся голарктическим видом *N. triarthroides*, образуя естественную монофилетическую «группу triarthroides» (см. рис. 3). Номинальный вид группы, также часто отмечаемый в Байкале, отличается такими плезиоморфными признаками, как одинаковая форма и величина всех трёх пар передних дорсальных шипов, одинаковое развитие концевых и латеральных шипов, микроскульптура панциря в виде простых гребней. Идиоадаптивный потенциал группы нашёл выражение в дифференциации шипов, изменении их формы и размеров вплоть до полной редукции, а также в вариациях микроскульптуры, например, образовании двойных анастомозирующих гребней у *N. olchonensis*. Аналогичный комплекс видов *Notholca* сформировался в послеледниковое время в мейобентосе опреснённых участков морей северо-запада Палеарктики [Björklund, 1972]. В псаммолиторали также распространена *N. kozhovi* (рис. 4), филогенетические связи которой и роль в формировании фауны байкальских *Notholca* не ясны. Проникая в псаммаль, этот вид становится необычайно варибельным, причем крайние варианты демонстрируют морфологический хиатус на видовом уровне.

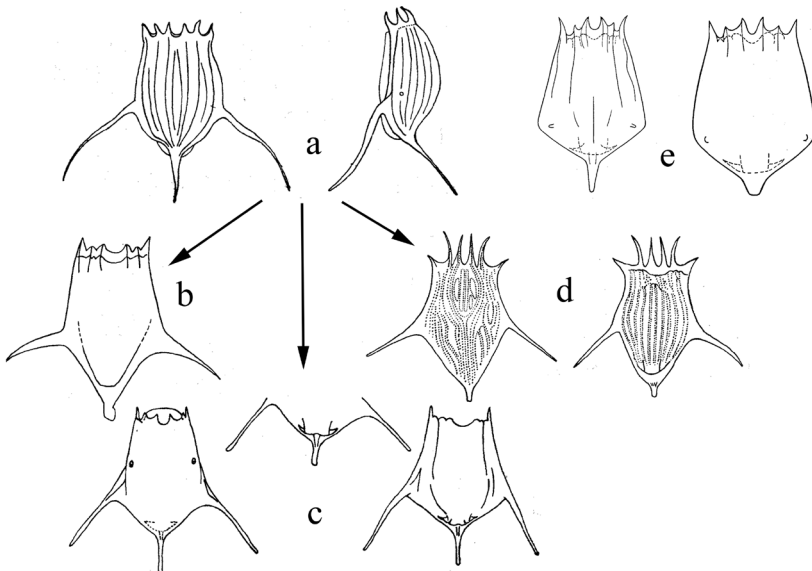


Рис. 3. Виды коловраток рода *Notholca* «группы triarthroides»: а – *N. triarthroides* Skorikov, б – *N. jasnitskii* Tikhomirov, в – *N. baicalensis* Jashnov, д – *N. olchonensis* Tikhomirov, е – *N. beta* Kutikova [по: Атлас и определитель ..., 1995]

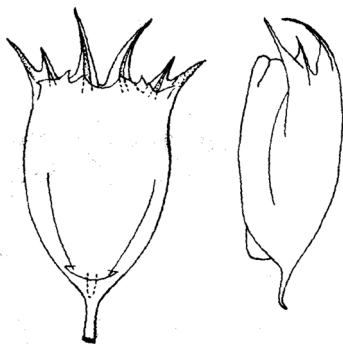


Рис. 4. *Notholca kozhovi* Vassiljeva et Kutikova [по: Атлас и определитель ..., 1995]

Другие роды коловраток содержат ограниченное количество эндемичных байкальских видов, некоторые из них (например, *Inflatana pomazkovae*, *Colurella grandiuscula*, *Euchlanis ligulata*, *Trichocerca vassiljevae*, *Dicrnophorus* spp.) не имеют филогенетически близких родственников ни в Байкале, ни в других водоёмах; они не формируют монофилетичных «групп видов» и однозначно утверждать их автохтонность или реликтовость пока не представляется возможным. Своеобразный «минипакет» образуют два вида рода *Synchaeta* из зимне-весеннего планктонного комплекса (*S. pachypoda* и *S. pachypoida*) (рис. 5). В литературе содержатся сведения о нахождении коловраток, похожих на *S. pachypoda* в р. Колыме [Акатова, 1949, цит. по: Кутикова, 1970], что ставит под сомнение эндемизм этого пелагобионта. Мнение Кутиковой об ошибочности указания не представляется бесспорным в свете обнаружения в бассейне Амура некоторых бентонтов, считавшихся ранее эндемичными [Клишко, 1996].

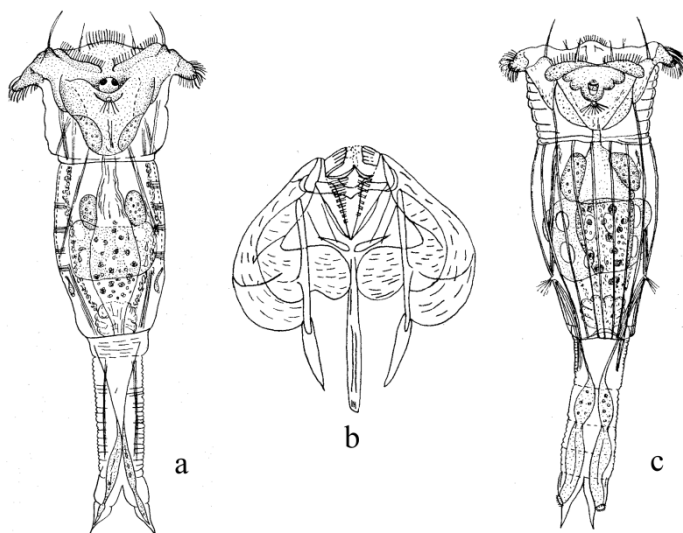


Рис. 5. Виды коловраток рода *Synchaeta* «группы *pachypoda*»: а – *S. pachypoda* Jashnov, б – челюстной аппарат *S. pachypoda*, с – *S. pachypoida* Kutikova et Vassiljeva [по: Атлас и определитель ..., 1995]

Возможно, происхождение этих коловраток, как и Baicaliidae, связано с Монголо-Охотским морем [Ситникова, Прозорова, 2008]. Обращает на себя внимание ряд плезиоморфных признаков, присущих этим видам: большое количество неконсолидированных склеропилей в интеррамусном пространстве, слабо выраженные «ушки» коловращательного аппарата, длинная нога, сильно развитые ножные железы, у *S. pachypoda* снабженные широкими протоками. У других считающихся байкальскими эндемиками видов *Synchaeta* строение соответствует уровню адаптивности к пелагиали пресноводных и морских коловраток. Таким образом, в относительно небольшом роде можно выделить две разные по генезису группы: вероятно палеолимнических *S. pachypoda* и *S. pachypoda*, а также мезолимнических *S. prominula* и *S. rufina*.

После плейстоценовых оледенений в течение голоцена ротаториофауна Байкала заново формировалась и продолжает формироваться за счёт видов-интродуцеров, внедряющихся в Байкал через прибрежно-соровую зону и заливы. Самостоятельность популяций этих видов остаётся неясной. Наибольшее значение интродуцеры приобретают в пелагиали и на каменистой литорали, где первичный ротаториокомплекс был фактически целиком уничтожен. Остатки мезолимнического комплекса «возвращаются» в озеро в этот же период. В результате насыщенность видами коловраток в планктоне и мейобентосе низкая и de facto не наблюдается несмешиваемости байкальской и палеарктической фауны, а на каменистой литорали эндемики не играют существенной роли. Сравнительно неплохими рефугиальными возможностями, вероятно, обладали участки псаммолиторали, где в постплейстоценовое время довольно быстро сформировался ротаториокомплекс с качественным и, возможно, количественным преобладанием эндемичных форм разного генеза.

Заключение

На современном этапе исследований можно принять наличие в фауне коловраток Байкала двух комплексов [Кутикова, 1986], выделенных для многих групп байкальских организмов [Кожов, 1972].

I. Сибиро-байкальский комплекс состоит из палеарктических, голарктических и космополитных видов, формируется, поддерживается и увеличивается в настоящее время за счёт интрузии в открытый Байкал с помощью выноса водами крупных рек. Виды комплекса доминируют в прибрежно-соровой зоне, в летне-осенней пелагической группе и на каменистой литорали.

II. Собственно байкальский комплекс состоит из видов разного генеза:

1) палеолимнические реликтовые виды – *S. pachypoda*, *S. pachypoda*, *Inflatana pomazkovaevae*?

2) мезолимнические виды – *Notholca grandis*, *N. rectospina*, *N. intermedia*, *N. jashnovi*, *N. orbiculata*, *N. gaigalasi*, *N. beta*, *N. kozhovi*?, *Colurella grandiuscula*?, *Euchlanis ligulata*?, *Trichocerca vassiljevae*?, *Dicrionophorus* spp., *S. prominula*, *S. rufina*;

- 3) псаммолиторальные неэндемики – виды *Notholca* из «группы jashnovi» и «группы triarthroides»;
- 4) потенциальные пелагические эндемики – ff. *baicalensis* *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*.

Список литературы

- Аров И. В. Псаммонные коловратки озера Байкал // Коловратки : материалы 2-го всесоюз. симп. Л. : Наука, 1985. С. 189–197.
- Аров И. В. Коловратки (Rotatoria) псаммона озера Байкал : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 24 с.
- Аров И. В., Тереза Е. П., Помазкова Г. И. Таксономическая характеристика Rotifera гидропсаммалы южного побережья оз. Байкал по материалам *in vivo* // X Съезд гидро-биол. об-ва при РАН : тез. докл. Владивосток : Дальнаука, 2009. С. 16.
- Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии) / О. А. Тимошкин, Г. Ф. Мазепова, Н. Г. Мельник, Л. А. Оболкина, А. И. Таничев Новосибирск : Наука. Сиб. издат. фирма РАН, 1995. 694 с.
- Васильева Г. Л., Кутикова Л. А. Придонные коловратки рода *Notholca* в Байкале // Зоол. журн. 1969. Т. 48, № 6. С. 791–801.
- Гайгалас К. С. К познанию фауны коловраток озера Байкал // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1958. Т. 17, Вып. 1–4. С. 103–143.
- Клишко О. К. Полихета *Manayunkia baicalensis* в водоемах бассейнов рек Лены и Амура // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 1. С. 101–105.
- Кожов М. М. Биология озера Байкал. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 316 с.
- Кожов М. М. Очерки по байкаловедению. Иркутск : Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1972. 254 с.
- Коловратки (Rotifera) / И. В. Аров, Г. И. Помазкова, Н. Г. Шевелева, Л. А. Кутикова // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна / ред. О. А. Тимошкин [и др.]. Новосибирск : Наука, 2001. Т. 1 : Озеро Байкал, кн. 1. С. 329–376.
- Коренева Е. А. Междродовые различия в ультраструктуре мастакса в сем. Brachionidae // Коловратки. Материалы второго всес. симп. Л.: Наука, 1985. С. 37–49.
- Коренева Е. А. Параллелизмы в строении панциря и челюстного аппарата брахионид // Коловратки : материалы III всесоюз. симп. Л. : Наука, 1990. С. 130–137.
- Кутикова Л. А. О двух коловратка рода *Notholca* из оз. Байкал и Иркутского водохранилища // Биология Иркутского водохранилища. М., 1964. С. 177–181.
- Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л. : Наука, 1970. 744 с.
- Кутикова Л. А. Новые виды коловраток (Rotatoria) из прибрежного мелководья оз. Байкал // Коловратки. Материалы второго всес. симп. Л. : Наука, 1985. С. 54–65.
- Кутикова Л. А. Таксономический обзор фауны коловраток озера Байкал // Исследования морских и пресноводных беспозвоночных животных / Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 152. С. 89–105.
- Кутикова Л. А., Аров И. В. Новые виды псаммофильных коловраток (Rotatoria) в озере Байкал // Коловратки. Материалы второго всес. симп. Л. : Наука, 1985. С. 50–54.
- Кутикова Л. А., Васильева Г. Л. Новые и эндемичные коловратки родов *Synchaeta* и *Euchlanis* в фауне Байкала // Новое о фауне Байкала. Новосибирск : Наука, 1982. Ч. 3. С. 43–58.
- Лазарев М. И., Аров И. В. Морфологическая изменчивость панцирных коловраток *Keratella quadrata* и *K. cochlearis* озера Байкал // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 2001. С. 9–15.
- Лукин Е. И. Фауна открытых вод Байкала, ее особенности и происхождение // Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 5. С. 668–675.
- Мазепова Г. Ф. Фауна, ее особенности, происхождение и эволюция // Проблемы Байкала. Новосибирск : Наука, 1978. С. 181–193.

- Мазепова Г. Ф. Фауна, ее происхождение и эволюция // Путь познания Байкала. Новосибирск : Наука, 1987. С. 173–199.
- Маркевич Г. И. Функциональная морфология челюстного аппарата коловраток : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 23 с.
- Маркевич Г. И. Морфология и принципиальная организация склеритной системы мастакса коловраток // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Тр. ИБВВ АН СССР Р. Л. : Наука, 1989. Т. 56 (59). С. 27–82.
- Маркевич Г. И. Историческая реконструкция филогенеза коловраток как основа построения их макросистемы // Коловратки : материалы III всесоюз. симп. Л. : Наука, 1990. С. 140–156.
- Мартинсон Г. Г. Проблема происхождения фауны Байкала // Зоол. журн. 1967. Т. 46, № 10. С. 1594–1598.
- Мартинсон Г. Г. Современное состояние изученности проблемы происхождения лимнобионтов Байкала // Новое о фауне Байкала. Новосибирск : Наука, 1982. Ч. 3. С. 4–7.
- Мац В. Д., Галкин В. И., Мизандронцев И. Б. Плиоцен и плейстоцен Среднего Байкала. Новосибирск : Наука, 1962. 192 с.
- Мишарина Е. А., Аров И. В. Структура и сезонная динамика коловраток (Rotifera) каменистой литорали полигона у мыса Березовый (озеро Байкал) // Аннотированный список фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна / ред. О. А. Тимошкин и др. Новосибирск : Наука, 2009. Т. 2: Водоёмы и водотоки юга Восточной Сибири и Монголии, кн. 1. С. 815–827.
- Оледенения и межледниковье Сибири – палеоклиматическая запись из озера Байкал и ее корреляция с западно-сибирской стратиграфией / Е. Б. Карабанов, А. А. Прокопенко, М. И. Кузьмин, Д. Ф. Вильямс, А. Н. Гвоздков, Е. В. Кербер // Геология и геофизика. 2001. Т. 42, № 1–2. С. 48–63.
- Ситникова Т. Я., Прозорова Л. А. Еще раз о происхождении байкальских эндемичных моллюсков семейства Baicaliidae Clessin 1880 (Gastropoda) // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле : материалы науч.-практ. конф. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2008. С. 371–375.
- Соловьева (Мишарина) Е. А., Аров И. В. Таксономическая и функциональная структура ротаториоценоза полигона «Березовый» (озеро Байкал) // Вестн. Иркут. ун-та. Спец. вып. : материалы науч.-теор. конф. мол. ученых. Иркутск : Иркут. ун-т, 2005. С. 27–29.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л. : Наука, 1970. 372 с.
- Тимошкин О. А. Озеро Байкал: разнообразие фауны, проблемы ее несмешиваемости и происхождения, экология и «экзотические» сообщества // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна / ред. О. А. Тимошкин [и др.]. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2001. Т. 1 : Озеро Байкал, кн. 1. С. 16–73.
- Шевелева Н. Г., Шабурова Н. И., Аров И. В. Коловратки (Rotifera) малых водоемов Прибайкалья // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна / ред. О. А. Тимошкин [и др.]. Новосибирск : Наука, 2009. Т. 2 : Водоёмы и водотоки юга Восточной Сибири и Монголии, кн. 1. С. 69–80.
- Яснитский В. Н. К вопросу об изменчивости у некоторых планктонных организмов оз. Байкал // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1926. Т. 3, вып. 1. С. 15–32.
- Яхонтов Г. В. Сообщения об экскурсии на озеро Байкал, совершенной летом 1902 г. // Приложение к протоколу заседания Общества естествоиспытателей при Казанском университете, 1902–1903 гг. 1904. № 21. С. 1–11.
- Björklund B. G. Taxonomical and ecological studies of species of *Notholca* (Rotatoria) found in sea- and brackish water, with the description of a new species // Sarsia. 1972. N 51. P. 25–66. <https://doi.org/10.1080/00364827.1972.10411223>
- Brusca R. C., Brusca G. J. Invertebrates. Sinauer Associates, Sunderland, 1990. 922 p. <https://doi.org/10.1017/S0025315400037577>

De Smet W. H. *Asciaporrectidae*, a new family of Rotifera (Monogononta: Ploima) with description of *Asciaporrecta arcellicola* gen. et sp. nov. and *A. diffflugicola* gen. et sp. nov. inhabiting shells of testate amoebae (Protozoa) // *Zootaxa*. 2006. N 1339. P. 31–49.

De Smet W. H. *Cotylegaleatidae*, a new family of Ploima (Rotifera: Monogononta), for *Cotylegaleata perplexa* gen. et sp. nov., from freshwater benthos of Belgium // *Zootaxa*. 2007. N 1425. P. 35–43.

Koste W. *Rotatoria*. Die Rädertiere Mitteleuropas. Berlin, Borntraeger. 1978. Bd. 1, 2. 673 s. <https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.2.0400a>

Kutikova L. A. On the genesis of the rotatorien fauna of Baical Lake // *Verhandl. Internat. Verein. Limnol.* 1978. Bd. 20. P. 1108–1110.

Kutikova L. A. On the evolutionary pathways of the speciation in the genus *Notholca* // *Hydrobiologia*. 1980. N 73. P. 215–220.

Nogrady T., Wallace R. L., Snell T. W. *Rotifera* // *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. Hague, SPB Academic Publishing BV. 1995. Vol. 3: Biology, Ecology et Systematics. 248 p. <https://doi.org/10.1002/iroh.19950800111>

Segers H. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution // *Zootaxa*. 2007. N 1564. P. 1–104.

Segers H. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater // *Hydrobiologia*. 2008. N 595. P. 49–59. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9003-7>

Sheveleva N. G., Pomazkova G. I., Melnik N. G. Ecotaxonomical review of Rotatoria, Cladocera, Calanoida and Cyclopoida of Lake Baikal // *Jap. J. Limnol.* 1995. Vol. 56, N 1. P. 49–62.

Sørensen M., Giribet G. A modern approach to rotiferan phylogeny: combining morphological and molecular data // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2006. N 40. P. 585–608. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.04.001>

Rotifera. Vol. 1: Biology, Ecology and Systematics (2nd ed.) / R. L. Wallace, T. W. Snell, C. Ricci, T. Nogrady // *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World* / ed. H. Segers, H. J. Dumont. The Hague, The Netherlands. Kenobi productions, Ghent, Belgium and Backhuys Acad. Publ. BV. 2006. Vol. 23: Biology, Ecology et Systematics. 299 p. <https://doi.org/10.1007/s10933-011-9539-4>

Modern State of Knowledge and Ways of Genesis of the Fauna of Rotifers (Rotifera) of Lake Baikal

I. V. Arov, E. A. Misharina

Irkutsk State University, Irkutsk

Abstract. The history of the study of the fauna of rotifers of Lake Baikal dates back more than a century long. To date, as a result of numerous studies in Lake Baikal, there are 218 taxa of the species and infra-species level (14 % of which are endemic), belonging to 43 genera, 23 families and 4 orders of the class Eurotatoria. Most of the rotifers of the pelagial, benthic zone and psammal zone of Lake Baikal belongs to the order Ploima. The distribution and genesis of Baikal rotifers were analyzed using Markevich's macro-taxonomic system. This system is based on the comparison of functional-morphological rearrangements of trophic and locomotor-trophic complexes. Baikal rotifers of the order Ploima have a mastax of 4 types. A high percentage of endemism is characteristic of rotifers with malleate mastax and trophic preference for algophagy. Dicranophoridae with forcipate mastax are also characterized by high endemism. These macrophages pass to predation or eat large algae (including Diatomeae). The questions of genesis are considered mainly on the basis of model for Lake Baikal genus *Notholca*, where several phyletic series are distinguished. The rotifers of the Baikal complex are divided into 2 complexes: Siberia-Baikal complex (it dominates in the coastal zone, in the summer-autumn plankton and on the rocky littoral) and the Baikal complex itself. It consists of 4 groups with different time and ways of the genesis – paleolimnion relict species *Synchaeta*

pachypoda, *S. pachypoida*, *Inflatana pomazkova*; metalimnion pelagic and meiobenthos species (most species of *Notholca*, Dicranophoridae, etc.); psammolittoral planktobenthic neoendemic of the genus *Notholca*; potential pelagic endemic species of the genus *Keratella* (currently allocated as f. *baicalensis*). In general, the communities of rotifers of plankton and stony littoral are characterized by low species diversity and a small role of endemic species. But the community of psammolithoral rotifers, formed in the post-Pleistocene period, is characterized by qualitative and, in part, quantitative dominance of endemic species of different genesis.

Keywords: Baikal, rotifers, fauna, diversity, genesis.

For citation: Arov I.V., Misharina E. A. Modern State of Knowledge and Ways of Genesis of the Fauna of Rotifers (Rotifera) of Lake Baikal. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2018, vol. 25, pp. 70-90. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2018.25.70> (in Russian)

References

- Arov I.V. Psammonnye kolovratki ozera Baikal [Psammony rotifers of Lake Baikal]. *Kolovratki. Materialy vtorogo vsesoyuznogo simpoziuma po kolovratkam* [Rotifers: II Symp., St.-Petersburg, Russia]. St.-Petersburg, Nauka Publ., 1985, pp. 189-197. (in Russian)
- Arov I.V. Kolovratki (Rotatoria) psammona ozera Baikal [Rotifers (Rotatoria) of Lake Baikal psammon: Cand. sci. diss. abstr.]. St.-Petersburg, 1987, 24 p. (in Russian)
- Arov I.V., Tereza E.P., Pomazkova G.I. Taksonomicheskaya kharakteristika Rotifera gidropsammali yuzhnogo poberezh'ya oz. Baikal po materialam in vivo [A taxonomic feature of Rotifera of hydropsammon of southern coast of Lake Baikal based on materials in vivo]. *X S'ezd gidro-biologicheskogo obshchestva pri RAN* [Abstracts of Papers X Congr. Hydrobiol. Soc. RAS, Vladivostok, Russia]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 2009, p. 16. (in Russian)
- Timoshkin O.A., Mazepova G.F., Mel'nik N.G., Obolkina L.A., Taniev A.I. *Atlas i opredelitel pelagobiontov Baikala (s kratkimi ocherkami po ikh ekologii)* [Guide and key to pelagic animals of Baikal (with ecological notes)]. Novosibirsk, Nauka Publ., Siberian Publ. Firm RAS, 1995, 694 p.
- Vasil'eva G.L., Kutikova L.A. Pridonnye kolovratki roda *Notholca* v Baikale [Benthic rotifers of the genus *Notholca* in Lake Baikal] *Zool. zhurnal* [Russian Journal of Zoology]. 1969, vol. 48, no. 6, pp. 791-801. (in Russian)
- Gaigalas K.S. K poznaniyu fauny kolovratok ozera Baikal [To the knowledge of the fauna of rotifers of Lake Baikal]. *Izv. BGNII IGU* [Bull. Biol. Geogr. Inst. Irkutsk St. Univ.], 1958, vol. 17, no. 1-4, pp. 103-143. (in Russian)
- Klishko O.K. Polikheta *Manayunkia baicalensis* v vodoemakh basseinov rek Leny i Amura [Polychaeta *Manayunkia baicalensis* in water reservoirs of Lena and Amur rivers basins] *Izv. RAN, Ser. Biol.* [Bull. RAS. Ser. Biol.]. 1996, no. 1, pp. 101-105. (in Russian)
- Kozhov M.M. *Biologiya ozera Baikal* [Biology of Lake Baikal]. Moscow, AN USSR Publ., 1962, 316 p.
- Kozhov M.M. *Ocherki po baikalovedeniyu* [Essays on Baikal science]. Irkutsk, East Siberian Publ., 1972, 254 p.
- Arov I.V., Pomazkova G.I., Sheveleva N.G., Kutikova L.A. Kolovratki (Rotifera) [Rotifers (Rotifera)]. *Annotirovannyi spisok fauny ozera Baikal i ego vodosbornogo bassejna* [Index of animal species inhabiting Lake Baikal and its catchment area]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2001, vol. 1: Lake Baikal, book 1, pp. 329-376. (in Russian)
- Koreneva E.A. Mezhdrovnye razlichiya v ultrastrukture mastaksa v sem. Brachionidae [Intergenerational differences in the mastax ultrastructure in the Brachionidae familia] *Kolovratki. Materialy vtorogo vsesoyuznogo simpoziuma po kolovratkam* [Rotifers: II Symp., St.-Petersburg, Russia]. St.-Petersburg, Nauka Publ., 1985, pp. 37-49. (in Russian)
- Koreneva E. A. Parallelizmy v stroenii pantsirya i chelyustnogo apparata brakhionid [Parallelisms in the structure of the shell and mastax]. *Kolovratki. Materialy III vsesoyuznogo simpoziuma po kolovratkam* [Rotifers: III Symp., Borok, Russia]. St.-Petersburg, Nauka Publ., 1990, pp. 130-137. (in Russian)
- Kutikova L.A. O dvukh kolovratka roda *Notholca* iz oz. Baikal i Irkutskogo vodokhranilishcha [Two rotifers of the genus *Notholca* from oz. Baikal and Irkutsk reservoir].

Biologiya Irkutskogo vodokhranilishcha [Biology of the Irkutsk reservoir]. Moscow, 1964, pp. 177-181. (in Russian)

Kutikova L.A. *Kolovratki fauny SSSR (Rotatoria)* [Rotifers of the USSR fauna (Rotatoria)]. St.-Petersburg, Nauka Publ., 1970, 744 p

Kutikova L.A. Novye vidy kolovratok (Rotatoria) iz pribreznogo melkovod'ya oz. Baikal [A new species of rotifers (Rotatoria) from coastal shallow waters of Lake Baikal]. *Kolovratki. Materialy vtorogo vsesoyuznogo simpoziuma po kolovratkam* [Rotifers: II Symp., St.-Petersburg, Russia]. St.-Petersburg, Nauka Publ., 1985, pp. 54-65. (in Russian)

Kutikova L.A. Taksonomicheskii obzor fauny kolovratok ozera Baikal [Taxonomic review of the fauna of rotifers of Lake Baikal]. *Issledovaniya morskikh i presnovodnykh bespozvonochnykh zhivotnykh. Trudy Zoolog. in-ta AN SSSR* [Studies of marine and freshwater invertebrates. Proc. Zoological Inst. AS USSR]. 1986, vol. 152, pp. 89-105. (in Russian)

Kutikova L.A., Arov I.V. Novye vidy psammofil'nykh kolovratok (Rotatoria) v ozere Baikal [Psammophila new species of rotifers (Rotatoria) in Lake Baikal] *Kolovratki. Materialy vtorogo vsesoyuznogo simpoziuma po kolovratkam* [Rotifers: II Symp., St.-Petersburg, Russia]. St.-Petersburg, Nauka Publ., 1985, pp. 50-54. (in Russian)

Kutikova L.A., Vasil'eva G.L. Novye i endemichnye kolovratki rodov Synchaeta i Euchlanis v faune Baikala [New and endemic rotifers of the genus Synchaeta and genus Euchlanis in the fauna of Lake Baikal]. *Novoe o faune Baikala* [New data on the fauna of Lake Baikal]. Novosibirsk, Nauka. Publ., 1982, part 3, pp. 43-58. (in Russian)

Lazarev M.I., Arov I.V. Morfologicheskaya izmenchivost' pantsirnykh kolovratok Keratella quadrata i K. cochlearis ozera Baikal [Morphological variability of shell rotifers Keratella quadrata and K. cochlearis of Lake Baikal]. *Issledovaniya fauny vodoemov Vostochnoi Sibiri* [Researches of fauna of reservoirs of Eastern Siberia.]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 2001, pp. 9-15. (in Russian)

Lukin E.I. Fauna otkrytykh vod Baikala, ee osobennosti i proiskhozhdenie [Fauna of the open waters of Lake Baikal, its characteristics and origin]. *Zool. zhurnal* [Russian Journal of Zoology]. 1986, vol. 65, no. 5, pp. 668-675. (in Russian)

Mazepova G.F. Fauna, ee osobennosti, proiskhozhdenie i evolyutsiya [Fauna, its features, origin and evolution] *Problemy Baikala* [The Problems of Lake Baikal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1978, pp. 181-193. (in Russian)

Mazepova G.F. Fauna, ee proiskhozhdenie i evolyutsiya [Fauna, its origin and evolution] *Put poznaniya Baikala* [The method of cognition of Lake Baikal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1987, pp. 173-199. (in Russian)

Markevich G.I. *Funktsional'naya morfologiya chelyustnogo apparata kolovratok* [Functional morphology of mastax of rotifers: Cand. sci. diss. abstr.]. St.-Petersburg, 1987, 23 p. (in Russian)

Markevich G.I. Morfologiya i printsipial'naya organizatsiya skleritnoi sistemy mastaksa kolovratok [The morphology and the basic organization of the sclerite system mastax of rotifers]. *Biologiya, sistematika i funktsional'naya morfologiya presnovodnykh zhivotnykh* [Biology, systematics and functional morphology of freshwater animals. Proc. Inst. of Biology of Inland Waters AS USSR]. St.-Petersburg, Nauka Publ., 1989, vol. 56 (59), pp. 27-82. (in Russian)

Markevich G.I. Istoricheskaya rekonstruktsiya filogeneza kolovratok kak osnova postroeniya ikh makrosistemy [Historical reconstruction of the phylogeny of rotifers as the basis for building their macrosystem] *Kolovratki. Materialy III vsesoyuznogo simpoziuma po kolovratkam* [Rotifers: III Symp., Borok, Russia]. St.-Petersburg, Nauka Publ., 1990, pp. 140-156. (in Russian)

Martinson G.G. Problema proiskhozhdeniya fauny Baikala [The problem of the origin of the Baikal fauna]. *Zool. zhurnal* [Russian Journal of Zoology], 1967, vol. 46, no. 10, pp. 1594-1598. (in Russian)

Martinson G.G. Sovremennoe sostoyanie izuchennosti problemy proiskhozhdeniya limnobiontov Baikala [The current state of knowledge of the problem of the origin of limnobionts of Lake Baikal]. *Novoe o faune Baikala* [New data on the fauna of Lake Baikal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1982, part 3, pp. 4-7. (in Russian)

Mats V.D., Galkin V.I., Mizandrontsev I.B. *Pliotsen i pleistotsen Srednego Baikala* [Pliocene and Pleistocene of Middle Baikal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1962, 192 p. (in Russian)

Misharina E.A., Arov I.V. *Struktura i sezonnaya dinamika kolovratok (Rotifera) kamenistoj litorali poligona u mysa Berezovyi (ozero Baikal)* [Structure and seasonal dynamics of rotifer community of stony littoral on the Berezovy test site (Lake Baikal)]. *Annotirovannyi spisok fauny ozera Baikal i ego vodosbornogo bassejna* [Index of animal species inhabiting Lake Baikal and its catchment area]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2009, vol. 2: Basins and channels in the South of East Siberia and North Mongolia, book 1, pp. 815-827. (in Russian)

Karabanov E.B., Prokopenko A.A., Kuz'min M.I., Vil'yams D.F., Gvozdokov A.N., Kerber E.V. *Oledeneniya i mezhlednikov'e Sibiri – paleoklimaticheskaya zapis' iz ozera Baikal i ee korrelyatsiya s zapadno-sibirskoi stratigrafiei* [Glaciation and interglacial Siberia-paleoclimatic record from Lake Baikal and its correlation with West Siberian stratigraphy]. *Geologiya i geofizika* [Geology and Geophysics], 2001, vol. 42, no. 1-2, pp. 48-63. (in Russian)

Sitnikova T.Ya., Prozorova L.A. *Eshche raz o proiskhozhdenii baikal'skiikh endemichnykh mollyuskov semeistva Baicaliidae Clessin 1880 (Gastropoda)* [Once again about the origin of the Baikal endemic molluscs of the family Baicaliidae Clessin 1880 (Gastropoda)]. *Razvitie zhizni v protsesse abioticheskikh izmenenii na Zemle: materialy nauch.-prakt. konf.* [Development of life in the process of abiotic changes on Earth: Sci. Conf., Listvyanka, Russia]. Novosibirsk, SB RAS Publ., 2008, pp. 371-375. (in Russian)

Solovieva (Misharina) E.A., Arov I.V. *Taksonomicheskaya i funktsional'naya struktura rotatoriotsenoza poligona "Berezovyi" (ozero Baikal)* [Taxonomic and functional structure of rotifer community on the Berezovy test site (Lake Baikal)]. *Vestnik Irkutskogo universiteta. Spetsialnyi vypusk* [Bull. Irkutsk St. Univ. Spec. iss.: Proc. Conf. Young Scientists.]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 2005, pp. 27-29. (in Russian)

Starobogatov Ya.I. *Fauna mollyuskov i zoogeograficheskoe raionirovanie kontinental'nykh vodoemov zemnogo shara* [Fauna of mollusks and zoogeographical zoning of continental waterbodies of the globe]. St.-Petersburg, Nauka Publ., 1970, 372 p. (in Russian)

Timoshkin O.A. *Ozero Baikal: raznoobrazie fauny, problemy ee nesmeshivaemosti i proiskhozhdeniya, ekologiya i "ekzoticheskie" soobshchestva* [Lake Baikal: diversity of fauna, problems of its immiscibility and origin, ecology and "exotic" communities]. *Annotirovannyi spisok fauny ozera Baikal i ego vodosbornogo bassejna* [Index of animal species inhabiting Lake Baikal and its catchment area]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2001, vol. 1: Lake Baikal, book 1, pp. 16-73. (in Russian)

Sheveleva N.G., Shaburova N.I., Arov I.V. *Kolovratki (Rotifera) malyh vodoemov Pribaikaliya* [Rotifers (Rotifera) in small basins of Pribaikaye] *Annotirovannyi spisok fauny ozera Baikal i ego vodosbornogo bassejna* [Index of animal species inhabiting Lake Baikal and its catchment area]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2009, vol. 2: Basins and channels in the South of East Siberia and North Mongolia, book 1, pp. 69-80. (in Russian)

Yasnitskii V.N. *K voprosu ob izmenchivosti u nekotorykh planktonnykh organizmov oz. Baikala* [On the issue of variability in some plankton organisms of Lake Baikal]. *Izv. BGNII IGU*, [Bull. Biol. Geogr. Inst. Irkutsk St. Univ.], 1926, vol. 3, no. 1, pp. 15-32. (in Russian)

Yakhontov G.V. *Soobshcheniya ob ekskursii na ozero Baikal, sovershennoi letom 1902 g.* [Reports of a tour of Lake Baikal in the summer of 1902]. *Prilozhenie k protokolu zasedaniya Obshchestva estestvoispytatelei pri Kazanskom universitete, 1902-1903 gg.* [Annex to protocol of the meeting of the society of naturalists at Kazan University, 1902-1903], 1904, no. 21, pp. 1-11. (in Russian)

Björklund B.G. *Taxonomical and ecological studies of species of Notholca (Rotatoria) found in sea- and brackish water, with the description of a new species. Sarsia*, 1972, no. 51, pp. 25-66. <https://doi.org/10.1080/00364827.1972.10411223>

Brusca R.C., Brusca G.J. *Invertebrates*. Sinauer Ass., Sunderland, 1990, 922 p. <https://doi.org/10.1017/S0025315400037577>

De Smet W.H. *Asciaporrectidae, a new family of Rotifera (Monogononta: Ploima) with description of Asciaporrecta arcellicola gen. et sp. nov. and A. difflugicola gen. et sp. nov. inhabiting shells of testate amoebae (Protozoa)*. *Zootaxa*, 2006, no. 1339, pp. 31-49.

De Smet W.H. Cotylegaleatidae, a new family of Ploima (Rotifera: Monogononta), for Cotylegaleata perplexa gen. et sp. nov., from freshwater benthos of Belgium. *Zootaxa*, 2007, no. 1425, pp. 35-43.

Koste W. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. Berlin, Borntraeger, 1978, Bd. 1, 2. 673 s. <https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.2.0400a>

Kutikova L. A. On the genesis of the rotatorien fauna of Baical Lake. *Verhandl. Internat. Verein. Limnol*, 1978, Bd. 20, pp. 1108-1110.

Kutikova L.A. On the evolutionary pathways of the speciation in the genus Notholca. *Hydrobiologia*, 1980, no. 73, pp. 215-220.

Nogrady T., Wallace R.L., Snell T.W. Rotifera. *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. Hague, SPB Acad. Publ., 1995, vol. 3: Biology, Ecology et Systematics, 248 p. <https://doi.org/10.1002/iroh.19950800111>

Segers H. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa*, 2007, no. 1564, pp. 1-104.

Segers H. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 2008, no. 595, pp. 49-59. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9003-7>

Sheveleva N.G., Pomazkova G.I., Melnik N.G. Ecotaxonomical review of Rotatoria, Cladocera, Calanoida and Cyclopoida of Lake Baikal. *Jap. J. Limnol.*, 1995, vol. 56 no. 1, pp. 49-62.

Sørensen M., Giribet G. A modern approach to rotiferan phylogeny: combining morphological and molecular data. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2006, no. 40, pp. 585-608. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.04.001>

Wallace R.L., Snell T.W., Ricci C., Nogrady T. Rotifera. Vol. 1: Biology, Ecology and Systematics (2nd edition). *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. The Hague, The Netherlands. Kenobi productions, Ghent, Belgium and Backhuys Academic Publishing BV, 2006, vol. 23: Biology, Ecology et Systematics, 299 p. <https://doi.org/10.1007/s10933-011-9539-4>

Аров Игорь Вадимович
кандидат биологических наук, доцент
Иркутский государственный университет
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
тел.: (3952) 24-19-27
e-mail: igarov@yandex.ru

Arov Igor Vadimovich
Candidate of Science (Biology),
Associate Professor
Irkutsk State University
1 K. Marx st., Irkutsk, 664003,
Russian Federation
tel.: (3952) 24-19-27
e-mail: igarov@yandex.ru

Мишарина Евгения Александровна
кандидат биологических наук, доцент
Иркутский государственный университет
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
тел.: (3952) 24-19-27
e-mail: me603@mail.ru

Misharina Evgenia Aleksandrovna
Candidate of Science (Biology),
Associate Professor
Irkutsk State University
1 K. Marx st., Irkutsk, 664003,
Russian Federation
tel.: (3952) 24-19-27
e-mail: me603@mail.ru

Дата поступления: 07.12.2017

Received: December, 07, 2017