



Серия «Биология. Экология»
2022. Т. 42. С. 37–65
Онлайн-доступ к журналу:
<http://izvestiabio.isu.ru/ru>

ИЗВЕСТИЯ
Иркутского
государственного
университета

Обзорная статья

УДК 574.3+574.52
<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2022.42.37>

Вселение байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в озеро Байкал и современные угрозы популяции в связи с изменением климата (обзор). Сообщение 2. Палеоусловия эволюции байкальской нерпы в оз. Байкал и современные угрозы в связи с потеплением климата

Е. А. Петров, А. Б. Купчинский*

Байкальский музей СО РАН, пос. Листвянка, Иркутская обл., Россия
E-mail: evgen-p@yandex.ru

Аннотация. В сообщении 2 уточнены возможные сроки вселения байкальской нерпы в оз. Байкал с точки зрения геологической истории и палеоклиматической обстановки. Оценены ныне существующие и на основании прогнозов изменения климата определены предполагаемые угрозы популяции нерпы, возникающие в связи с изменениями климата.

Ключевые слова: байкальская нерпа, происхождение, изменение климата, угрозы.

Для цитирования: Петров Е. А., Купчинский А. Б. Вселение байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в озеро Байкал и современные угрозы популяции в связи с изменением климата (обзор). Сообщение 2. Палеоусловия эволюции байкальской нерпы в оз. Байкал и современные угрозы в связи с потеплением климата // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2022. Т. 42. С. 37–65. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2022.42.37>

Review article

Introduction of the Baikal Seal (*Pusa sibirica* Gm.) to Lake Baikal and Current Threats to the Population due to Climate Change: A Review. 2. Paleoenvironmental Evolution of the Baikal Seal in Lake Baikal and Current Threats due to Climate Warming

E. A. Petrov, A. B. Kupchinsky*

Baikal Museum SB RAS, Listvyanka, Russian Federation

Abstract. Message 2 gives the possible timing of the introduction of the Baikal seal into Lake Baikal. Baikal in terms of geological history and paleoclimatic conditions. Based on the analysis of pelecliclimatic reconstructions, as well as molecular genetic studies of fish, the following statements were put forward: 1. An ancestor of the Baikal seal settled in deep-water and already cold-water Baikal with an established thermohaline type of circulation. 2. Prior to introduction, the ancestral form lived in polar conditions and was to some extent adapted to ice conditions. 3. The development

© Петров Е. А., Купчинский А. Б., 2022

*Полные сведения об авторах см. на последней странице статьи.
For complete information about the authors, see the last page of the article.

and consolidation of structural-functional and other adaptations to the specific conditions of the settlement reservoir, probably, quickly formed a new species. 4. By the time of settlement, the lake had an ichthyofauna capable of meeting the trophic needs of a large fish-eating mammal. 5. The evolution of golomyankas (*Comephorus*) – the main food of the Baikal seal – and the formation of the Baikal seal as a species, could take place in parallel. For this reason, the behavior of golomyankas and the diving strategy of seals turned out to be strictly coordinated. 6. The invasion of the ancestral form occurred at the end of the late Pleistocene, possibly in the Zyryansk time, through dammed glacial lake systems and the Yenisei-Angara rivers. Changes in the behavior of the Baikal seal, which are already occurring in response to warming and changes in living conditions, are described. In particular, the shortening of the ice period has already led to a change in the behavior of animals (due to the lengthening of the molting period). The potential threats to the seal population, which may arise if the negative forecasts of climatologists begin to come true, are also assessed. In particular, if the duration of the ice period is reduced to two months, this will certainly have a negative impact on the reproduction of the population, and, as a result, on its demography. There is a high probability of a change in the habitat of seals during the birth and rearing of puppies. The population will decrease, but the rest of the animals will adapt, perhaps be better provided with food, and the population will continue to exist at a different level (in terms of numbers). On the whole, an alarming, but not tragic picture of the immediate future of this species of seals emerges.

Keywords: Baikal seal, origin, climate change, threats.

For citation: Petrov E.A., Kupchinsky A.B. Introduction of the Baikal Seal (*Pusa sibirica* Gm.) to Lake Baikal and Current Threats to the Population due to Climate Change: A Review. 2. Paleoenvironmental Evolution of the Baikal Seal in Lake Baikal and Current Threats due to Climate Warming. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2022, vol. 42, pp. 37-65. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2022.42.37> (in Russian)

Введение

С целью определения рамок предполагаемого времени вселения предковой формы байкальской нерпы в оз. Байкал (когда условия Байкала стали пригодными для вселения водного млекопитающего), в данном сообщении сделана попытка привлечь палеоклиматические сведения по региону с опорой на имеющиеся палеогидрологические реконструкции водоёма вселения. Используя геологические и палеоклиматологические данные, относящиеся к наиболее вероятному времени вселения предков нерпы в оз. Байкал, мы попытаемся оценить настоящие и будущие угрозы для популяции нерпы, обусловленные глобальным потеплением климата.

1. Геолого-палеоклиматическая характеристика водоёма вселения

Уровень современных знаний позволяет признать несколько фактов, важных в аспекте обсуждаемой темы:

1. Изучение осадков в Байкале показало, что минимальный доказанный возраст озера составляет 8,3 млн лет [Глубоководное бурение ... , 2001; Проверка магнитостратиграфических шкал ... , 2004].

2. Озеро, занимающее южную и центральную котловины, уже несколько миллионов лет является глубоководным (> 400 м), а глубоководность возникла в условиях тёплого (субтропического) климата. Озеро или озёра на территории северной котловины оставались изолированными от Южно-Байкальского бассейна вплоть до позднего плейстоцена [Кайнозой Байкальской ... , 2001; Мац, Щербаков, Ефимова, 2011].

3. Активный этап рифтогенеза Байкальской впадины начался $\approx 3,5$ млн л. н. [Мац, Щербаков, Ефимова, 2011], что совпало с похолоданием климата, образованием ледового покрова в Арктике [Хусид, Беляева, Бурмистрова, 1993].

Согласно палеогидрологическим реконструкциям, миллионы лет в неогене в Южной Сибири и на уже глубоководном Байкале было тепло: средняя температура воды не отличалась от температуры воды (T_w) и в раннем плиоцене (6,2–3,2 млн л. н.) составляла $\approx +10$ °С (байкальская вода, кстати, при переходе из олигоцена в миоцен была не пресной, её солёность составляла $\approx 0,5$ г/л) [Шерстянкин, Куимова, Шимараев, 1995]. Вертикальная плотностная стратификация вод озера была устойчивой, а перемешивание близко к Т-типу: слабое перемешивание поверхностных вод происходило благодаря несильным ветрам и незначительной суточной конвекции и оказалось недостаточным для насыщения кислородом всей толщи воды: на глубинах более 70 м возникали застойные области, практически лишённые жизни [Шерстянкин, Куимова, Шимараев, 1995].

Тёплый Байкал напоминал современное Чёрное море: кислород содержал только верхний 200-метровый слой воды [Щербаков, 2003]. Относительно мелководные озёра, в том числе в Северобайкальской впадине, возможно, вообще были лишены кислорода, либо его не хватало для развития гидробионтов [Камалтынов, 2001].

В позднем плиоцене – эоплейстоцене (3,2–0,8 млн л. н.) гидрофизический режим Байкала претерпел значительные изменения в связи с похолоданием, углублением южной и средней котловин и возвышением горного окружения. В водной массе озера стали формироваться явления, характерные для S-типа перемешивания. В частности, с охлаждением T_w поверхностной воды до $\approx +4$ °С (температура максимальной плотности), верхние слои стали погружаться в придонные, а более тёплые – занимать их место (прямая температурная стратификация). После того как вся водная масса в котловине озера приобрела $T \approx +4$ °С, конвективное перемешивание прекратилось. Резко сократился поток тепла из глубин к поверхности, где при продолжающемся охлаждении возникли условия для образования льда и возникновения обратной температурной стратификации. Так возник режим перемешивания вод по T-S-типу (так называемый термохалинный режим), близкому к современному. Описанные преобразования водной толщи Байкала протекали между 800–150 тыс. л. н., и за последние 150 тыс. лет режим озера не изменился [Шерстянкин, Куимова, Шимараев, 1995].

Однако, согласно палеоклиматическим реконструкциям, охлаждение воды и возникновение ледовых условий на Байкале должны были произойти раньше: среднегодовая температура воздуха T_a в Сибири в середине плиоцена составляла $+3...+5$ °С, к концу периода понизилась до $+0,1...+1,0$ °С [Палеолимнологические реконструкции ... , 1989]. Между $\approx 2,82$ – $2,48$ млн л. н. зафиксировано первое горное сибирское оледенение [Комплексные исследования ... , 2001; Глубоководное бурение на ... , 2001]. В позднем плиоцене (позже 2,6 млн л. н.) климат Прибайкалья менялся с умеренно-тропического на холодный с возникновением многолетней мерзлоты и криогенных дефор-

маций. Отметим, изменения климата, во время которых на территории Байкальской рифтовой зоны возникали периоды с отрицательной T_a , начались раньше, чем в Полярном океане [Воробьева, Мац, Шимараева, 1995]. Согласно другой оценке климат был умеренно-тёплым и влажным до 2,45 млн л. н., а после – умеренно-холодным и влажным [Модели эволюции озёрных ... , 2015]. Первые ледники в горах Прибайкалья¹ появились около 1,75–1,45 млн л. н. [Мац, Щербаков, Ефимова, 2011]. В этот период в озере практически исчезли диатомовые водоросли и биогенный кремнезём (SiO_2), служащие маркерами при глубоководном бурении [Комплексные исследования..., 2001]. После этого за последние 700–800 тыс. лет в Байкальском регионе произошло не менее 30 оледенений, в том числе 9 ледниковый и 10 межледниковый [Кононов, 2014]. Оледенение раннего неоплейстоцена (около 800 тыс. л. н.) в юго-западной части Прибайкалья оценивается как «максимальное» (с влажным и холодным климатом). На севере региона в перигляциальной зоне зима была холодной, лето – прохладным, с малым (190–220 мм) количеством осадков, безморозный период не превышал 45–50 дней [Белова, 1975; Сизов, 2014]. В Байкальском регионе ледниковья были намного продолжительнее, чем разделяющие их относительно тёплые межледниковья [Безрукова, Летунова, 2001]. Одно из похолоданий продолжалось с 330 до 200 тыс. л. н. (именно этот период часто указывают как время вселения нерпы [Петров, Купчинский, 2021]), его пиком стало самаровское оледенение, когда мощные ледники покрывали огромные площади [Глубоководное бурение ... , 2001]. Из осадков Байкала того времени снова исчезли диатомеи, однако не потому, что Байкал замерзал на круглый год. Большинство специалистов считают, что озеро не покрывалось многолетним льдом даже в наиболее суровые похолодания (поскольку находилось ниже снеговой линии), хотя сезонные льды, несомненно, сковывали его большую часть года.

Существует экстремальный сценарий [Гросвальд, 1999], который мы не будем разбирать в силу его фантастичности. Однако заметим, что если бы лёд надолго сковывал Байкал, то озеро быстро превратилось бы в холодное «Чёрное море» с сероводородным заражением и по крайней мере глубоководная фауна должна была исчезнуть. Однако этого не произошло – многие глубоководные гидробионты возникли в Байкале задолго до плейстоценовых оледенений и успешно пережили их. Тем не менее оледенения затрагивали не только горные хребты Прибайкалья – ледники спускались к озеру и сильно влияли на озёрную биоту. Следы коротких, но суровых оледенений обнаружены в осадках, датированных 605–578, 325–312, 233–220 тыс. л. н. [Кононов, 2014]. Во время зырянского (115–105 тыс. л. н.) оледенения Карско-Баренцовский ледник достигал 62° с. ш. В ледниковые периоды T_a была значительно ниже современных значений или составляла $-5...-3^\circ\text{C}$, а в межледниковья мало отличалась от современной (в настоящее время T_a в Южной Сибири и Забайкалье $-4,3...-1,0^\circ\text{C}$).

¹ К Прибайкалью отнесены все современные горные хребты, опоясывающие Байкал (Приморский, Байкальский, Баргузинский и др.).

На фоне плейстоценовых колебаний климата произошли значительные геологические события: около 500 тыс. л. н. начался байкальский этап рифтогенеза. Котловина Байкала углубилась до 1 тыс. м, а примерно 150–120 тыс. л. н. – до современных отметок, озеро стало единым и приобрело почти современный вид [Мац, Щербаков, Ефимова, 2011]. В самом Байкале условия также постоянно и существенно менялись не только из-за климатических факторов, но и под действием тектонических процессов, включая косейсмические (внезапные). В частности, уровень озера за последний 1 млн лет колебался в границах от +200 до –40 м от современного уровня (рис. 1), значительно понижаясь при похолоданиях и повышаясь при поступлении талых вод в межледниковья [Catastrophic events ... , 2018]. Есть и другие оценки колебаний уровня, порой кажущиеся неправдоподобно большими, а порой – минимальные, вплоть до отрицания самого существования явления [Colman, Karabanov, Nelson, 2003]. Опубликованы расчёты, согласно которым во время первого и крупнейшего в Восточной Сибири оледенения около 400 тыс. л. н. началось понижение уровня озера (от +150 м), а примерно 300 тыс. л. н. он достиг значения –300 м [Romashkin, Williams, 1997]. По мнению В. Д. Маца, в это время прекратился сток через палео-Манзурку [Ivanov, Demonterova, 2009]. В подобные периоды (их могло быть несколько) единое водное зеркало Байкала, вероятно, распалось на две-три изолированные части [Мац, Щербаков, Ефимова, 2011], как это было в тазовское время (рис. 2 Б) [Модели эволюции ... , 2015]. Во всяком случае, Байкал оказывался бессточным, а миграция гидробионтов становилась невозможной. В таком состоянии без больших негативных последствий для биоты озеро могло оставаться не дольше 10 тыс. лет [К палеогидрологии Байкала ... , 2002]. С потеплением уровень Байкала снова повысился на 150 м за счёт талых вод. В голоцене колебания уровня озера были ограничены 1–2,5 м, возможно, из-за относительно незначительных изменений климата [Воробьева, Горунова, 2013].

Последовательность событий позднего плейстоцена (начиная с обширного тазовского оледенения, захватившего Арктику, Субарктику и юг Сибири) и голоцена в Сибири и в Байкальском регионе показана в таблице и на рис. 1.

Гипотетические контуры ледников тазовского времени (рис. 2, А) были весьма схожи с картиной, представленной в работах М. Г. Гросвальда [1999; 2009] для ледникового максимума МИС 2, но оледенение было масштабнее [Модели эволюции ... , 2015]. Во время короткого казанцевского потепления горные ледники на юге Сибири таяли интенсивнее, чем льды Арктики и Субарктики, поэтому большие объёмы талой воды должны были скапливаться у их границ: возникла «Казанцевская Восточно-Сибирская озёрная страна» (см. рис. 2, А), более грандиозная, чем была позднее после МИС 2 [Модели эволюции ... , 2015]. Внутри продолжительного периода муруктинского оледенения (см. табл.), вероятно, были два потепления с модельным возрастом максимумов 85 и 65 тыс. л. н.

Затем последовало каргинское потепление с неустойчивым климатом, который на широте Байкала мало отличался от современного либо был немногим теплее), ледники таяли, а приледниковые водоёмы сокращались в раз-

мерах, спускаясь через освобождающиеся реки. Частая смена потеплений и похолоданий в конце концов сменилась глубоким похолоданием – наступило сартанское оледенение (МИС 2). В Прибайкалье оно продолжалось с 24 до 11,7 тыс. л. н. [Сизов, 2014], хотя есть оценки о его начале 30 тыс. л. н. Сартанское оледенение сопровождалось образованием гигантского арктического ледника, «сползающего» с севера на Евразию [Гросвальд, 1999], и «небольших полупокровных горно-долинных ледников в горах юга Сибири» [Модели эволюции ... , 2015, с. 66], при этом модельная мощность, например, Баргузинского полупокровного ледника составляла 700–800 м, он формировался на протяжении приблизительно 14 тыс. лет и занимал площадь около 94 тыс. км², став источником более 72 тыс. км³ талой воды (объём, вдвое превышающий современный объём Байкала).

Таблица

Хронология позднего плейстоцена и голоцена в Сибири
(по: [Модели эволюции озерных..., 2015]) и в Прибайкалье (по: [Кузьмин, 2017])
(терминология первоисточников сохранена)

Сибирь		Прибайкалье*			
Время, тыс. л. н.	Периоды голоцена (межледниковья), тыс. л. н.	Время, тыс. л. н.	Периоды голоцена (межледниковья)	Климат по сравнению с современным, главные события в озере, тыс. л. н.	
0–2,5	Субатлантик	0–2,8	Субатлантический	Иссушение климата (2,12–1,87) сменилось устойчивым потеплением и увлажнением; после 2,4 – медленное потепление и увлажнение; 2,48–2,75 – иссушение, рост континентальности; 2,6–3,0 – потепление, мягче современного; 2,6–2,3 – холодно и сухо	
2,5–4,5	Суббореал	2,8–6,0	Суббореальный	3,0–4,8 – существенно холоднее; 4,8–5,5 – ≈ атлантическому оптимуму; 5,5–6,0 – похолодание, но теплее	
4,5–8,0	Атлантик – тепло (зёрна винограда)	6,0–9,8	Атлантический	Теплее или аналогичен, влажность понижалась	
8,0–9,5	Бореал	9,8–10,8	Бореальный	Холоднее и суше современного	
9,5–11,0	Аллежэд+предбореал	10,8–11,7	Предбореальный	Умеренно холодный, недостаточно влажный	
Поздний плейстоцен		Позднеледниковье			
10,0–14,0	Поздний сарган 11,5–12,9, эпоха гидрокастроф, «остановка» Гольфстрима, тепло в Сибири, холодно в Европе	11,7–12,2	Поздний дриас	Похолодание, уровень больше современного	
		12,2–12,9	Аллерёд		
		12,9–13,2	Средний дриас	Неразделённые эпохи	
14,5–16,0	Средний сарган 2	13,2–14,3	Бёлинг		Потепление
		14,3–14,7	Ранний дриас		Похолодание
		14,7–15,5	Вендермер	Потепление, появление лесов	

Окончание табл.

Сибирь		Прибайкалье*			
Время, тыс. л. н.	Периоды Голоцена (межледниковья), тыс. л. н.	Время, тыс. л. н.	Периоды голоцена (межледниковья)	Климат по сравнению с современным, главные события в озере, тыс. л. н.	
16–18	Средний сартан 1	16–30	Сартанское оледенение	В максимуме (28–24) экстремально холодно и сухо, T_a на 8–11 °С ниже современной; короткий период потепления, новое похолодание (22–16) с потеплением к концу периода	
18–21	Ранний сартан 2 – холодно и сухо				
21–24	Ранний сартан 1 – холодно и влажно				
24–30	Каргинское время (потепление)	30–50	Каргинское потепление	Потепление по сравнению с зырянским и сартанским временем, намного холоднее казанцевского межледниковья и заметно холоднее голоцена. Ингрессия вод озера, повышение уровня на 30–40 м, береговая линия примерно риасового типа	
30–33	Каргинское время (похолодание)				
33–43	Каргинское время (оптимум)				
43–45	Каргинское время (раннее похолодание)				
45–50	Каргинское время (раннее потепление)				
50–110	Муруктинское оледенение	40–65	Зырянское оледенение	Глубокое похолодание – исчезают диатомовые, снижается содержание биогенного SiO ₂ , органического углерода, соотношение Th/U увеличивается до максимальных с эпохи тазовского оледенения (340) значений	
		72–82 94–105 65–105			Два локальных потепления с холодным промежутком. Относительно тепло, диатомиты присутствуют
		106–117			В Байкале исчезают диатомиты
		105–118	Первая эпоха похолодания Прибайкалье	Исчезают диатомовые, снижается содержание биогенного SiO ₂ и органического углерода	
110–125	Казанцевское межледниковье (потепление)	116/118 – 134/138	Казанцевское межледниковье	Тёплый и влажный. Блокада ленского стока	
125–180	Тазовское оледенение				

Тем не менее в периоды сильных похолоданий сокращался приток воды, понижался уровень озера, повышалась минерализация речного стока, в совокупности приводившие к повышению солёности байкальской воды. T_a была на 9–6 °С ниже современной, ледовый покров на Байкале сохранялся 6–7 месяцев в году, а T_w на протяжении 150–180 дней открытой воды составляла ≈1 °С, и на озере бушевали штормовые ветра. В межледниковья шли обратные процессы, и перечисленные характеристики были близки к современным, возможно, с немного более длинным, чем сейчас, периодом откры-

той воды. Заметим, что вопрос о солёности байкальской воды в литературе обсуждается редко, скорее всего, опреснение байкальской воды стало возможным в результате тех же циклических климатических событий (т. е. за счёт талых вод).

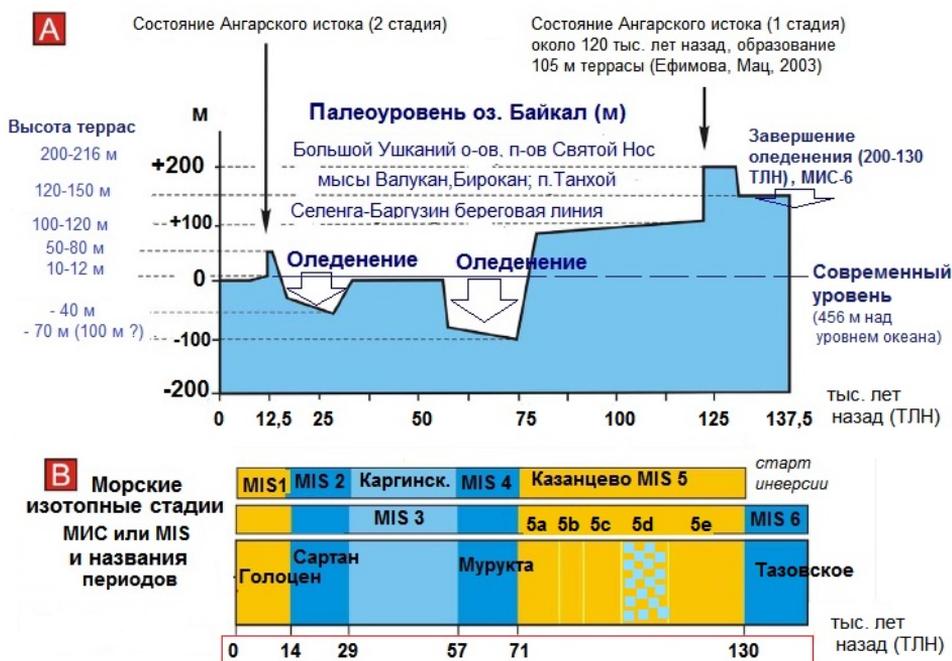


Рис. 1. Предполагаемые колебания уровня воды в оз. Байкал в позднем плейстоцене – голоцене и соотношение морских изотопных стадий (МИС) с русскоязычной терминологией (по: [Catastrophic events ... , 2018], с изменениями)

В результате понижения уровня на 300–400 м Байкал вновь распался на части (рис. 2, Б). Изолированный Южный Байкал отделялся Бугульдейско-Селенгинской перемычкой, возникшей в результате слияния дельт одноименных рек. Исток р. Ангары был чрезвычайно мал, однако обеспечивал некоторый сток из южной части озера. Северный Байкал отделялся от средней котловины о-вом Ольхон, фрагментами Академического хребта и Ушканными островами, соединёнными отмелью с п-овом Святой Нос. Проливы Малое Море, Чивыркуйский и большая часть Баргузинского залива, как и древние озёра в Тункинской, Верхнеангарской, Муйской и Чарской впадинах, были полностью обезвожены [Модели эволюции озерных ... , 2015]. Мнения о мощности и характере ледников МИС 2 расходятся. Чаще говорят о суровом климате: в его максимуме (≈ 20 тыс. л. н.) только 35–40 дней в году T_a была положительной, осадков выпадало мало (< 250 мм), а зимой было очень холодно (в январе средняя T_a -32 °С), а T_a в ледниковом июле была на 6–8 °С ниже таковой всего межледниковья (в Сибири) [Безрукова, 1999].

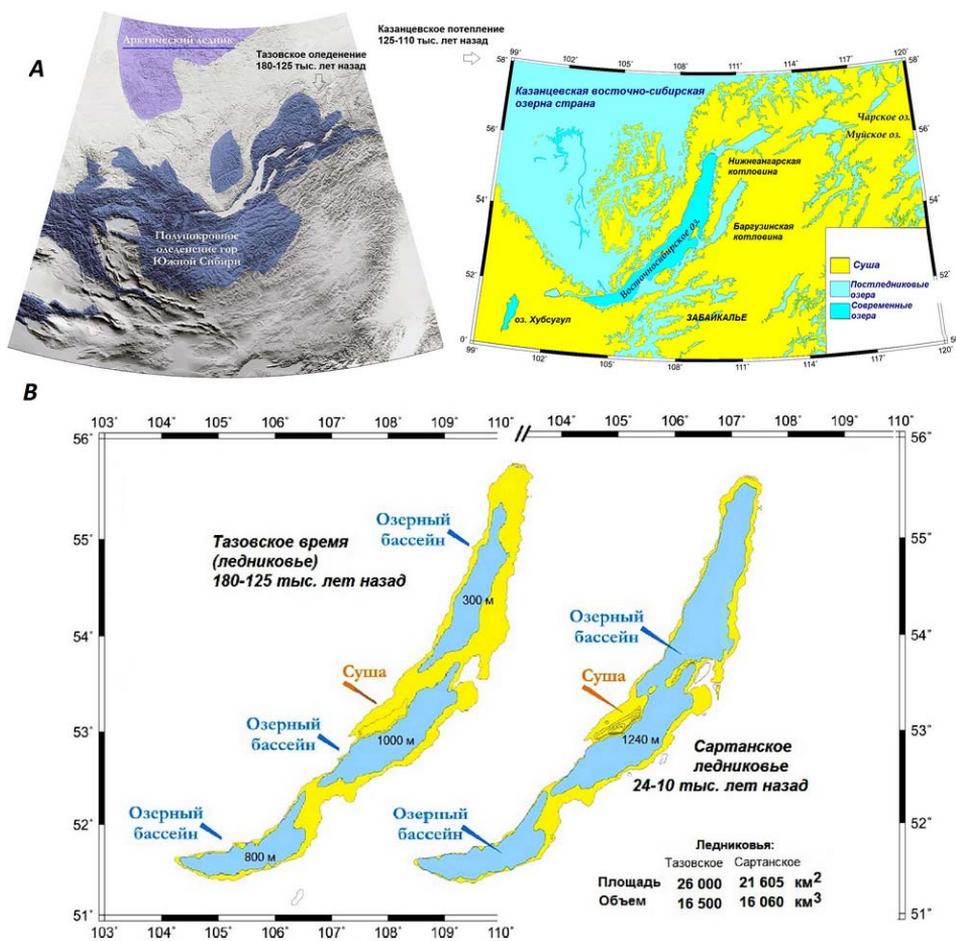


Рис. 2. А – гипотетические границы полупокровного тазовского оледенения и постгляциальных озёрных систем последующего межледниковья в Байкальском регионе; Б – гипотетические контуры и размеры озёрной чаши Байкала во время тазовского и сартанского ледниковий [по: Модели эволюции ... , 2015]

Однако согласно климатическим реконструкциям Байкал замерзал полностью только на 5 месяцев (январь – май), т. е. ледовый покров сохранялся максимум на 1,5 месяца дольше, чем сейчас [Шимараев, Гранин, Куимова, 1995], что, вероятно, не совсем так (см. ниже). На Южном и Северном Байкале сроки вскрытия и замерзания в холодные и теплые периоды существенно различались.

В холодные периоды Южный Байкал замерзал 17 декабря (в современных условиях 9 января), а вскрывался – 15 июня (7 мая), а в Северном Байкале эти процессы происходили 12 декабря и 28 июня соответственно. Другими словами, период открытой воды был почти на два месяца короче, чем сейчас (за счёт более раннего (примерно на 20 сут) замерзания и более позд-

него (примерно на 40 сут) вскрытия). В тёплые периоды Южный Байкал замерзал на 10 дней позднее (19 января), чем это происходит в настоящее время, а вскрывался на 18 дней раньше (19 апреля), в Северном Байкале ледостав происходил на 10 дней позже (12 января), а вскрытие – на 19 дней раньше (1 мая). Таким образом, период открытой воды на Байкале в целом был длиннее современного почти на месяц [Шимараев, Гранин, Куимова, 1995], удлинялась и продолжительность периода нагула байкальской нерпы. При понижении среднегодовой T_a на Байкале до $-6...-10$ °С, на озере «достаточно продолжительный безледный период имел место ежегодно» [Шимараев, Гранин, Куимова, 1995, с. 98]. Однако для нашей темы важнее, что байкальской нерпе, условно говоря, во время оледенений приходилось обитать под сплошным ледовым покровом в южной части озера 5 мес., а в северной – 6,5, в межледниковья же продолжительность подледного периода различалась заметно меньше (3 и $> 3,5$ мес. соответственно).

Менялись и другие гидрофизические и гидрометеорологические характеристики Байкала. Например, в «холодные периоды» в полтора раза возрастала частота и сила ветров (особенно в период ледостава); мезотермический максимум, как и слой перемешивания воды, опускались ниже, проникающая радиация снижалась за счёт утолщения льда и т. д. С другой стороны, «наблюдаемое при потеплении сокращение времени ледостава ведёт к уменьшению толщины льда и к росту поступления под лёд солнечной радиации, играющей важную роль в фотосинтезе водорослей. Одновременно из-за более интенсивной температурной конвекции усиливается и перенос в трофогенный слой из нижних слоёв биогенных элементов» [Шимараев, Домышева, 2004, с. 314]. Выявлена и корреляция биомассы фитопланктона с концентрацией кремния SiO_2 [Весенний фитопланктон ... , 2015]². Всё это влияло на биоту озера, но главным оставался температурный фактор, определяющий первичную продукцию. Расчёты с рядом допусков показали, что в условиях оледенения биомасса современного фитопланктона была бы в 100 раз меньше, чем сейчас, и почти в 1 тыс. раз по сравнению с межледниковыми эпохами [Шимараев, Гранин, Куимова, 1995].

Согласно другим расчётам средняя толщина льда в ледниковья составляла 140–160 см (ныне 70–80 см), вода в озере была сильно охлаждённой. Средняя T_w в южной части Байкала составляла 3,7 °С (ныне 8,2), а в северной – 1,6 °С (ныне 6,9). В межледниковья средняя T_w повышалась до 10,2 и 8,9 °С соответственно, а средняя толщина льда уменьшалась до примерно 40 см [Шимараев, Мизандронцев, 2004].

Основу питания байкальской нерпы составляют преимущественно пелагические виды рыб [Пастухов, 1993; Петров, 2003], обитающие на больших

² Показано, что диатомовые исчезали в результате резкого снижения поступления служащего материалом для створок этих водорослей растворённого SiO_2 в результате почти двукратного уменьшения влажности климата и сокращения стока равнинных рек в MIS 4 и MIS 2 (при соответствующей интенсивности испарения – вплоть до нуля). «...“Диатомовый сигнал” в осадках Байкала... отражает изменение влажности климата» [Урановый сигнал влажности ... , 2005, с. 75. Главным источником влаги для Восточной Сибири в последние 100 тыс. лет является воздушный перенос из Северной Атлантики (а не размеры полярных ледяных щитов или интенсивность инсоляции).

глубинах. Но колонизация глубоководной зоны и радиация абиссальных таксонов могли начаться, во всяком случае, после того, как в результате охлаждения климата произошло насыщение кислородом глубоких слоёв воды [Kontula, Kirilchik, Väinölä, 2003]: если учитывать реконструкции палеогидрологов – не раньше 800 тыс. л. н., а если опираться на данные палеоклиматологов – с 1,5–1,0 млн л. н.

Предполагают, что одними из первых таксонов, попавших в Байкал, были выходы из холодных плейстоценовых дальневосточных морей (предположительно из Охотского): две-три предковые формы рыб отряда Scorpaeniformes [Талиев, 1955; Goto, Yokoyama, Sideleva, 2014]. Кстати, согласно паразитологическим реконструкциям, *Cottoidei* (рогатковидные) попали в изолированные условия Байкала, вероятно, раньше, чем другие рыбы (они успели обзавестись наибольшим числом эндемичных паразитов) [Русинек, 2007]. Их многочисленные потомки на филогенетическом древе образуют тесную монофилетическую группу [Кирильчик, Слободянюк, 1997; Kinziger, Wood, Neely, 2005], которая, однако, генетически ближе к скорпеновым из р. Анадырь и оз. Мичиган, нежели к дальневосточным видам [Кирильчик, Слободянюк, 1997]. Сроки эволюции *Cottoidei* в границах Байкала неизвестны, оценки значительно различаются и находятся в границах 3–1 и даже 6,5–5 млн л. н. [BspMII ..., 1994; Слободянюк, Кирильчик, Павлова, 1994; Kontula, Kirilchik, Väinölä, 2003 и др.]. Наиболее обоснованной выглядит следующая схема: Cottidae (керчаковые) (теперь их 9 видов) появились 2,5–1 млн л. н. в Южном Байкале [Талиев, 1955], около 1 млн л. н. возникли глубоководные пелагические голомянки сем. *Comephoridae* (2 вида), а между 800–150 тыс. л. н. – глубоководные подкаменщики сем. *Abyssocottidae* (22 вида) [Мац, Щербаков, Ефимова, 2011; Paleohydrology of Lake ..., 2002] в более молодом Северобайкальском озере [Талиев, 1955]. Ученые не исключают и повторного вселения в Байкал предков *Abyssocottidae*.

Отдельный вопрос – малая и большая голомянки (сем. *Comephoridae*). Эти рыбы – основная и главная пища байкальской нерпы, успешное существование нерпы в Байкале без них было бы невозможно. Однако эти рыбы появились в озере, предположительно, не ранее 100 тыс. л. н. [Тетерина, 2008]. Согласно результатам генетического анализа большая голомянка, вероятно, состоит из двух генетических групп (БГ-1 и БГ-2), дивергенция которых проходила в интервале 52–100 тыс. л. н., малая голомянка возникла ещё позже: 40–79 тыс. л. н. [Тетерина, 2008]. По мнению Д. Н. Талиева, большая голомянка «является производным малой», и, что особенно важно, обе они «последнедиктовый продукт» [Талиев, 1955]. Подчеркнём, что это исключительно холодолюбивый (термофобный) вид, не способный жить в воде с T_w выше 8 °С [Талиев, 1955]). Впрочем, подавляющее число видов *Cottoidei* обитают в холодных придонных слоях воды на глубинах в сотни метров и весьма чувствительны к её температуре.

В Байкале «северные бычки» бурно эволюционировали, ныне почти все живущие здесь многочисленные *Cottoidei* – эндемики. Эти рыбы составляют 55 % байкальской ихтиофауны и 67 % общей ихтиомассы озера [Сиделева,

1993]. Возникновению и эволюции байкальских *Cottoidei* посвящён подробный обзор [Goto, Yokoyama, Sideleva, 2014]. Ихтиологи полагают, что другие современные виды рыб бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов проникли в Байкал позже, а рыбы бореального равнинного комплекса – в голоцене, когда заметно повысилась температура и удлинились тёплые сезоны.

Таким образом, гидрологические и гидрофизические условия для вселения рыб (и нерпы) в Байкал и формирования байкальской ихтиофауны сложились относительно недавно (скорее всего, не раньше 1 млн л. н.). Если оценки относительно голомянок в какой-то мере соответствуют реальности, временные рамки возможного вселения нерпы в Байкал значительно сужаются, поскольку представить, что популяция тюленей могла существовать без этих пищевых объектов (свидетельств присутствия других массовых видов рыб в древнем Байкале не обнаружено), невозможно. Однако существует мнение, что в случае быстрой диверсификации видов (которая, похоже, наблюдается у *Cottoidei*) установление истинных филогенетических отношений и временных оценок с опорой на молекулярные данные может быть затруднительно [Kontula, Kirilchik, Väinölä, 2003]. Поскольку, согласно генетическим данным, в Байкал первоначально вселилось небольшое количество тюленей, возможно, поначалу им хватало тогдашних прибрежно-пелагических видов рыб (каковыми были предковые *Cottidae*), дальнейшая же эволюция нерпы шла параллельно с эволюцией *Cottoidei* (в частности, голомянок). Пресс мощного хищника направил эволюцию *Cottoidei* в сторону освоения пелагиали и глубин, а поведение голомянок и нырятельная стратегия нерп оказались строго скоординированными. Тюленям нет необходимости глубоко нырять – глубоководные голомянки сами периодически поднимаются в верхние слои, совершая суточные вертикальные пищевые миграции, поэтому способности нерп нырять глубоко мало отличаются от таковых у близкородственных видов тюленей. Другое дело – продолжительность погружений.

Многие филогенетические и биогеографические свидетельства предполагают, что тюлени *Phocina* приобрели пагофильные черты в плейстоцене³, хотя существуют и иные мнения [Петров, Купчинский, 2021].

³ Странники более ранних «полярных адаптаций» привлекают данные глубоководного бурения хребта Ломоносова [Петров, Купчинский, 2021], согласно другим данным в палеоцене T_v на поверхности Полярного океана составляла около 14 °C, а в северо-западной части Тихого океана 22 °C (около 15 °C в настоящее время) [Деев, 2011]. По современным представлениям, примерно 3–3,5 млн л. н. сначала в Гренландии, а потом на других арктических островах возникли покровные ледники, и только 2–1,5 млн л. н. T_v на поверхности арктического бассейна понизилась до 2 °C. «С середины эоцена началось очень медленное, но почти непрерывное понижение температуры, продолжавшееся до начала четвертичного периода», но термический режим Северного Ледовитого океана «в середине эоцена совершенно исключал возможность образования там морских льдов» [Деев, 2003, 2011]. Ледяной покров в Северном Ледовитом океане возник от 4,0 до 0,7 млн л. н. Последнюю дату М. Г. Деев соотносит со временем установления режима смены периодов «оледенение – межледниковье – оледенение» и полагает, что Арктический океан за несколько тысяч лет превратился из безлédного в ледовитый, окончательно покрывшись льдами 700 тыс. л. н. [Там же]. С тех пор он ни разу не становился снова безлédным, несмотря на девять прошедших межледниковий. Современный период – типичное межледниковье, оптимум которого миновал не менее 6 тыс. л. н.

Возникновение ледового покрова на Байкале увязывают с появлением такового в Арктике [Шерстянкин, Куимова, Шимараев, 1995], хотя на территории Сибири возникновение обширных покровных оледенений, сменявшихся относительно короткими межледниковьями, благодаря стечению ряда обстоятельств началось заметно раньше. Возникновение и сохранение ледового покрова на Байкале – весьма важный фактор в жизни гидробионтов и, вероятно, одно из неперменных условий вселения предков байкальской нерпы в озеро. Образующийся на поверхности лёд вкуче со снегом, покрывающим его толстым слоем, имеют низкую теплопроводность и в период ледостава практически исключают влияние атмосферы на водную массу озера, сохраняя на глубине положительную температуру. Обитание под сплошным ледовым покровом до полугода и больше привело к формированию у байкальской нерпы ряда морфологических и экологических адаптаций, самой яркой из которых является увеличение времени задержки внешнего дыхания (ныряния) [Петров, 2003]. Нерпа способна оставаться под водой 30–40 и более минут без особых негативных последствий для себя (максимальная длительность принудительного ныряния в бассейне – 68 мин [Пастухов, 1993]). По открытой воде в нагульный период эти способности нерпы проявляет редко, однако они пригождаются ей зимой, и, несомненно, формирование таких способностей – одно из важнейших условий выживания байкальской нерпы в условиях глубоководного холодного озера.

Не менее важным для экосистемы Байкала было и интенсивное углубление котловин озера до современных значений. Увеличение объёма способствовало тому, что, несмотря на многочисленные климатические циклы «оледенение – потепление», сопровождающиеся изменением гидрофизических условий и термохалинового режима, никаких влияний катастрофического характера биота Байкала на протяжении последних 300 тыс. лет не испытывала [Куимова, Шерстянкин, 1999]. «Периоды оледенений пережил бы и мелководный Байкал, но это был бы другой Байкал, с другой биотой», – философски заметили авторы [Там же, с. 694].

2. Нерпа и потепление климата

Смягчение климата началось 18–17 тыс. л. н. В конце плейстоцена (16–11 тыс. л. н.) в динамике климата Сибири выявлены циклы продолжительностью примерно 1250 лет, на вершинах которых максимальные значения T_a , T_w и объёма притока воды в Байкал были близки к современным значениям. Однако в нижних точках циклов T_a понижалась на 6–7 °С, а T_w – на 4–5 °С, значительно сокращался приток воды (уровень понижался на 1 м), а сток (с учётом испарения и атмосферных осадков, выпадающих на акваторию озера) составлял всего 13–22 против современных 60 км³/год. В результате период открытой воды сокращался до 120–140 дней, а 7,5–8 мес. Байкал находился подо льдом [Шимараев, Мизандронцев, 2003]. До отметки 12,5 тыс. л. н. происходило постепенное увеличение содержания CO₂ в атмосфере, что увеличивало скорость (интенсивность) выветривания, а около 11 тыс. л. н. байкальские ледники начали интенсивно таять, объём сноса терригенного мате-

риала с гор превышал современные значения в десятки раз, что значительно увеличивало мутность воды (уровень воды в Байкале повышался). Высокая мутность – весьма негативный экологический фактор, она резко понижала глубину фотического слоя, что препятствовало развитию фитопланктона.

Однако при переходе к голоценовому времени (10,8–8,8 тыс. л. н.) абиотические условия коренным образом изменились – стало очень тепло. Летняя T_w в Байкале увеличилась до 10 °С, наземная растительность интенсивно развивалась, увеличивая поступление биогенных элементов, нагульный период жизни нерпы увеличился до 10 месяцев, а ледовый – сократился до двух. По расчётам и с учётом современных зависимостей в этот период годовая биомасса фитопланктона сначала выросла в 100–1000 раз (от единиц до 600–700 мг/м³), но потом стала сокращаться и к современному периоду уменьшилась почти в 10 раз [Шимараев, Мизандронцев, 2003]. Около 8 тыс. л. н. на фоне таяния горных ледников и по мере того, как терригенный снос стал замедляться, приобретая биогенный характер, вода становилась прозрачнее, началась «глубокая перестройка экосистемы Байкала» [Глубокие изменения экосистемы ... , 1991, с. 1036], под которой понимают бурное развитие современных видов диатомовых. Например, около 8,2 тыс. л. н. всего за одну тысячу лет количество диатомовых возросло в 1 тыс. раз (правда, считая от почти нулевого «ледникового» уровня, характерного для периода 37–11 тыс. л. н.) [Детальная диатомовая биостратиграфия ... , 2001]. Вслед за этим, вероятно, должна была вырасти и продуктивность прочих звеньев трофической цепи, включая рыб и нерпу. Следующие 3000 лет характеристики климата колебались, однако минимальные значения T_a и T_w не опускались ниже современных, а максимальные были на 1–3 градуса выше, период открытой воды составлял 9–10 мес. Начиная с 6 тыс. л. н. началось медленное похолодание, биомасса фитопланктона понизилась вдесятеро, а гидрологические характеристики постепенно приблизились к современным [Шимараев, Мизандронцев, 2003]. В Северном Байкале расцвет фитопланктона пришёлся на 8,5–7,0 тыс. л. н.; в следующий раз его продуктивность резко выросла приблизительно 6 тыс. л. н. и оставалась значительной до отметки 3,5 тыс. л. н. К 3,0 тыс. л. н. фитопланктона стало меньше, после чего установился устойчивый рост (Qiu L., 1992, цит. по: [Прокопенко, Вильямс, Карбанов, 1993]). Существуют и другие реконструкции, динамика процессов в них сходная, хотя хронология несколько различается.

Судя по палеонтологическим находкам, ныне живущие ластоногие – лишь небольшая часть весьма разнообразной группы водных млекопитающих [Berta, 2009], т. е. многие виды тюленей вымерли. Байкальская нерпа, когда бы она ни попала в оз. Байкал (2 млн л. н. или 400–125 тыс. л. н.), на «новой родине» пережила немало серьезных катаклизмов, прежде всего, климатических, даже за голоцен. Исходя из современной экологии и биологии нерпы, нежелательными выглядят обе крайности – и оледенение, и потепление. Примечательны рассуждения В. Д. Пастухова (на наш взгляд, довольно спорные). Упомянув, что за последний миллион лет (четвертичный период?) продолжительные оледенения наступали регулярно, он определён-

но утверждал, что байкальской нерпе не опасен ледовый покров, толщина которого в 1,5–2 раза превышала бы толщину льда, характерную для межледниковья (мы живём в межледниковье), и даже если бы Байкал замерзал на весь год, то и в таких условиях «год-два, а может быть, и больше!» нерпа смогла бы «свободно существовать» [Пастухов, 1993, с. 255].

Если верить реконструкциям, Байкал после установления сезонности климата никогда не замерзал на весь год и никогда не оставался безо льда. Однако даже в голоцене по крайней мере какое-то время ледовый покров на Байкале сохранялся всего два месяца. Как это отражалось на воспроизводстве и численности популяции, мы не знаем, однако если даже её численность (весьма вероятно) сокращалась, то не до критического уровня – нерпа смогла пережить эти тёплые времена. Климатические изменения (потепление) на озере, происходящие на наших глазах, соответствуют глобальной динамике, однако перемены здесь происходят вдвое быстрее, чем в среднем на земном шаре или даже по сравнению с Арктическим бассейном. Например, вдвое быстрее растёт T_a (на 1,2 °C за 100 лет), причём потепление интенсивнее зимой и весной, а не летом и осенью [Шимараев, Куимова, Синюкович, 2014]. В ходе годовой, весенней и летней температур отмечены близкие внутривековые циклы (в 1912–1936 и 1937–1969 гг.) и фазы двух неполных (падение с 1896 по 1911 г. и подъём с начала 1970-х до середины 1990-х гг.). Фаза подъёма в конце столетия характерна для всех месяцев и отличалась аномально высоким ростом T_a (на 3,5 °C зимой и 1,3–1,9 °C в остальные сезоны) [Шимараев, Куимова, Синюкович, 2014]. Поскольку котловина Байкала вытянута в меридиональном направлении более чем на 600 км, климатические условия в различных частях озера существенно различаются, причём темпы потепления на севере озера выше, нежели на юге [Куимова, Шерстянкин, 2008]. T_a в северной части озера (м. Котельниковский) составляла – 3,9 °C, а в южной (бух. Песчаная) – +0,9 °C [Шимараев, Куимова, Синюкович, 2014]. Потепление, разумеется, коснулось и воды: T_w в мае – сентябре 1950–2000 гг. повышалась в южной части Байкала на 0,25–0,35 °C, в северной – на 0,54–0,60 °C за 10 лет, положительный тренд отмечен для 300-метрового деятельного слоя [Шимараев, Троицкая, 2005]. Соответственно, увеличилась продолжительность «тёплых» периодов: например, с 1940 по 2005 г. на юге Байкала (пос. Листвянка) период с T_w выше 4 °C увеличился на 19 дней, а выше 10 °C – на 11 дней. В начале 2000-х гг. T_w августа даже в центральных участках озера достигала +18–20 °C [Шимараев, Куимова, Синюкович, 2014].

Давно отмечены изменения в ледовом режиме Байкала. В южной части озера за XX в. продолжительность зимнего ледостава сократилась на 18 сут: озеро замерзало на 11 сут позже, а вскрывалось на 7 сут раньше [Шимараев, Куимова, Синюкович, 2014]. С 1950 по 2007 г. продолжительность ледостава сократилась в Южном Байкале на 12, а в Северном – на 25 дней [Куимова, Шерстянкин, 2008]. Настолько же увеличился период открытой воды (нагула нерпы). Максимальная толщина льда (H_{max}) с 1949 по 2000 г. снижалась за каждые 10 лет в среднем на 2,4 см (юг, пос. Листвянка) [Шимараев, Куимо-

ва, Синюкович, 2014], с 1950 по 2007 г. на юге и на севере озера уменьшились на 16–15 см [Куимова, Шерстянкин, 2008].

3. Что ждёт нерпу в ближайшем будущем?

Модели, построенные на основе линейных трендов, показывают, что если темпы потепления сохранятся, то к 2050 г. H_{max} уменьшится до ≈ 50 см, а к 2100 г. – до ≈ 31 см [Куимова, Шерстянкин, 2008]. Продолжительность зимнего ледостава, составляющая сегодня 120–135 дней, к 2100 г. сократится в южной части озера на 56–60 дней, в северной части – на 75 дней [Шимараев, Куимова, Синюкович, 2014]. По мнению В. Д. Пастухова, если бы Байкал не замерзал круглый год, это «привело бы к быстрой деградации и исчезновению популяции нерпы вообще». При этом его аргументация сводится, собственно, к одному: нарушение процесса линьки «немедленно сказалось бы на резком уменьшении воспроизводительного потенциала популяции», а рождённые на суше щенки истреблялись бы «пернатыми и наземными хищниками» [Пастухов, 1993, с. 255]. Учёный опирался на опыт наблюдений 1981 г., когда несвоевременная линька привела к пятикратному росту яловости и другим негативным последствиям в популяции нерпы [Пастухов, 1993]. Однако популяция на удивление быстро отреагировала на подобные экстремальные ситуации. Плавающий лёд уже много лет исчезает очень рано (до 1 июня), линька на плавающих льдах не завершается ежегодно, однако серьёзных негативных последствий не наблюдается [Петров, 2003], разве что нерпе приходится больше времени проводить на суше – в этом смысле изменения ледового режима для байкальской нерпы в ближайшем будущем не станут критическими.

Можно надеяться, что существующая уже много лет в условиях перемены климата популяция успевает приспосабливаться к переменам, поскольку они не носят катастрофического характера. К примеру, до недавних пор считалось, что в нагульный период нерпа избегает районов с хорошо прогреваемой водой [Пастухов, 1993], но уже в 1990-х гг. отмечены изменения в распределении животных по акватории [Петров, 1997; 2003], скорее всего, связанные с потеплением пелагиали, точнее, с относительным выравниванием температуры в период открытой воды. Насколько опасным для нерпы является потепление воды с точки зрения физиологии или общей энергетики, сказать трудно, но скорее его следует оценивать как неблагоприятный фактор, а не как угрозу. Однако с учётом реконструкций и прогнозов последствия зимних условий, которые могут сложиться на Байкале к 2050 г., представляются для популяции весьма неблагоприятными, если не критическими. В Южном Байкале нерпу ожидают тонкий (30–40 см против 60–70 ныне) лёд, вдвое укороченный (2 месяца) подлёдный период и даже возможное появление зим с неустойчивым ледоставом [Шимараев, Куимова, Синюкович, 2014].

Сезонное сокращение общей площади ареала (уменьшение ледяного покрова) или критическое ухудшение качества льда для такого пагетодного вида, как байкальская нерпа, разумеется, нужно оценивать как серьёзное изменение среды обитания. Например, если южная часть озера останется без сезонного ледового покрова, неизбежно изменится сезонное распределение

популяции и, очевидно, её репродуктивная часть будет придерживаться районов, где будет продолжаться формирование устойчивого ледового покрова. Как поведут себя животные остальных половозрастных категорий, можно только гадать. Ещё сложнее станет распределение в случае фрагментации среды обитания после замерзания отдельных частей Байкала, например заливов Малого моря. Впрочем, лёд как сезонное явление на Байкале сохранится, но весенняя гомотермия будет начинаться раньше, а осенняя – заканчиваться позже, что, разумеется, будет отражаться в целом на биоте озера [Кумимова, Шерстянкин, 2008].

Прямых фактов, подтверждающих непосредственную связь между вызванными современным потеплением климата экологическими изменениями и реакциями отдельных видов морских млекопитающих, немного [Quantifying the sensitivity..., 2008] (о байкальской нерпе в обзоре сведений нет, хотя они имеются в других публикациях). Первая реакция – смещение ареалов к северу – показана зоогеографами на примере длительных периодов изменения климата. Отмечаемое у нерпы предпочтение северной части озера [Иванов, 1938], возможно, было связано со строительством на юге Кругобайкальской железной дороги в начале прошлого века [Петров, 1997], а не с климатом. Вторая реакция – демографические изменения в популяции (например, повышенная гибель потомства в ответ на необычно суровые ледовые условия или необычно тёплую погоду) для нерпы описана [Елагин, Иванов, Петров, 1990; Пастухов, 1993; Петров, 1997, 2003, 2009] и схожа с таковой у других пагетодных тюленей [Quantifying the sensitivity..., 2008]. Потепление климата уже сказывается на годовом цикле и поведении байкальской нерпы. Выражается это в удлинении периода нагула в условиях открытой воды и сокращении времени, проводимом на льду и подо льдом (к тому же в более «мягких» условиях) по сравнению с 1960–1970-ми гг. и немного позже. Это означает, что животные, вероятно, смогут дольше нагуливаться и лучше готовиться к зимовке, а у зимующих животных сократятся энергетические затраты, вероятно, уменьшится амплитуда сезонных колебаний массы тела и упитанности. Возможно, именно поэтому нерпы, выходящие на береговые лежбища сразу после исчезновения льдов, в последние годы хорошо упитаны, худых (истощённых) среди них очень мало [Значение береговых лежбищ ..., 2021].

С другой стороны, преждевременное разрушение логовиц и ледового покрова лишают щенков защиты от непогоды и врагов (рис. 3) и сокращают период лактации, поскольку кормящие самки преждевременно теряют трофическую связь с детенышем. Эти перемены проходят очень быстро: если в климатических условиях 1990-х гг. дефинитивный период питания у нерпят начинался 5–10 мая на юге и 15–20 мая на севере озера [Егорова, Петров, 1998], то в современных условиях начинается на две-три недели раньше. Сокращение времени молочного питания существенно отражается на общей массе щенка, а особенно на запасах подкожного жира [Егорова, Петров, 1998]. Например, при сокращении лактации на 10 дней щенок окажется на 3 кг худее, чем нормально выкормленный. «Недокормленные» щенки, рождённые в южной части озера, станут существенно отставать в росте от «нормальных», рождённых в Северном Байкале.



Рис. 3. Белёк байкальской нерпы

Вероятно, такие процессы уже происходят в последние годы, хотя опубликованных сведений пока нет. Важно, что в недалекой перспективе «недокармливание» может иметь значительные негативные последствия для функционирования всей популяции нерпы [Пастухов, 1993], поскольку недостаточно большие «стартовые» масса и размеры тела будут сказываться на дальнейшем росте и половом созревании животных, а также качестве потомства, и в этом аспекте потепление можно рассматривать как реальную угрозу.

Но продолжительность лактации – величина по умолчанию непостоянная: из-за растянутости сроков щенки лактация может продолжаться от 45 до 75 дней [Пастухов, 1993], в южной части Байкала она примерно на 15 дней короче, чем в северной, что определяется разными сроками разрушения льда.

Результаты расчёта, учитывающего 10 параметров количественного индекса чувствительности (*sensitivity index*), применённого при оценке степени опасности для отдельных видов арктических и субарктических морских млекопитающих [Quantifying the sensitivity ... , 2008], демонстрируют, что уязвимость байкальской нерпы повышается в силу относительно небольшой общей численности (в упомянутой работе за таковую принято 100–500 тыс.) и ограниченности водного пространства. Первое утверждение спорное, поскольку не учитывает площадь ареала, а второе предполагает невозможность покинуть неблагоприятные районы в случае практически одновременного и в близких масштабах проявляющегося наступления неблагоприятных условий на всём ареале. Судя по упомянутому индексу, наиболее устойчивыми оказались кольчатая нерпа и *Erignathus barbatus*. Кстати, мигрирующих арктических и субарктических морских млекопитающих авторы работы охарактеризовали как более уязвимых, по сравнению с немигрирующими.

История жизни байкальской нерпы позволяет оптимистично смотреть на её будущее, связанное с потеплением климата, – численность популяции,

возможно, сократится, однако опасности её исчезновения не существует. Пример кольчатой нерпы демонстрирует, как могут вести себя пагетодные виды в случае возникновения критического уровня ледового (и снежного) режима. В Балтийском море и Ботническом заливе, если не возникает подходящая торосистость льда, кольчатая нерпа может приносить щенков прямо на морском льду или устраивать логовища в сугробах вдоль берега, а кольчатая нерпа в Сайминской озёрной системе способна переходить на деторождение на берегу. Каспийского тюленя можно рассматривать в качестве модели ближайшего будущего байкальской нерпы. У этого южного тюленя период линьки занимает от 2,5 до 4 мес.; в Северном Каспии линька начинается на льду, а заканчивается на береговых лежбищах, а в южном Каспии – вообще происходит на береговых репродуктивных залёжках. Щенки каспийской нерпы появляются на свет на льду (на его поверхности), а у южного «стада» – на островах (поскольку льдов в южном Каспии не бывает). Вероятно, за время эволюции нерпы в Каспии возникали различные условия, в том числе какое-то время мог отсутствовать лёд, когда нерпы стали рожать щенков на берегу (в целях безопасности – на островах). Когда лёд появился снова, основная масса популяции вернулась к размножению на льду, меньшая же продолжила размножаться на берегу. Чем-то подобным объясняется и растянутый на месяцы период линьки.

Переход к рождению щенков на берегу в условиях мягкого климата, безусловно, возможен и на Байкале, при этом вряд ли приплоду будет грозить полное уничтожение – примеры других «береговых» видов ластроногих это подтверждают. Волков в Прибайкалье практически нет, у медведей продолжается период зимнего сна, впрочем, серьёзным врагом молодняка могут выступать вороны. В современных условиях особенности пространственного распределения ценных самок по озеру (концентрация в центральной части на удалении от берегов) определяются исключительно конкретными условиями ледостава [Иванов, 1938; Пастухов, 1993; Петров, 2003, 2009], а не необходимостью обеспечить безопасность потомства.

Заключение

Возникновение в первоначально тёплом и почти непригодном для жизни, но глубоководном озере благоприятных условий для вселения нерпы началось в конце плиоцена или начале плейстоцена на фоне охлаждения климата, в том числе благодаря рано проявившим себя в Сибири горным оледенениям. Около 700 тыс. л. н. в Арктическом бассейне появились постоянные льды, а в Евразии установилось чередование периодов «оледенение – межледниковье – оледенение», происходящее внутри кайнозойской ледниковой эры. Только после того как климат в регионе стал умеренным, водная толща в водоёме целиком охладилась до +4 °С и возник активный водообмен, озёрные воды насытились O₂. Текущий термохалинный тип циркуляции устанавливался между 800–150 тыс. л. н., но начиная со 150 тыс. л. н. режим не менялся. Одновременно сложились условия для льдообразования, началось активное развитие биологической жизни в пелагиали и на дне Байкала. Около 150–120 тыс. л. н. впадина Байкала опустилась до современных отме-

ток, озеро стало единым, а в начале казанцевского потепления МИС 5 ($\approx 130\text{--}110$ тыс. л. н.) возник ангарский исток. Около 90 тыс. л. н. на территории Сибири существовали подпорные ледниковые озёра (ПЛО), в том числе связанное с Енисеем огромное Мансийское озеро, приблизительно в это время в Байкале шло формирование голомянок.

Всё это даёт нам право выдвинуть следующие постулаты:

1. Предок байкальской нерпы вселился в глубоководный и уже холодноводный Байкал со сложившимся термохалинным типом циркуляции.

2. До вселения предковая форма обитала в полярных условиях и в какой-то мере была адаптирована к ледовым условиям. Дальнейшее развитие и закрепление структурно-функциональных и иных адаптаций применительно к конкретным условиям водоёма вселения, вероятно, достаточно быстро сформировали новый вид.

3. Ко времени вселения в озеро существовала или возникала⁴ ихтиофауна, способная обеспечить трофические потребности крупного рыбоядного млекопитающего.

4. Наиболее вероятным временем вселения нерпы в Байкал является конец позднего плейстоцена, возможно, зырянское время.

Молекулярно-генетические данные преимущественно указывают время дивергенции байкальской нерпы в пределах 2–4,5 млн л. н., при этом не объясняя, где и как обитал предок нерпы эти миллионы лет. По контексту некоторые авторы отождествляют эти даты со временем вселения нерпы в Байкал, но теперь известно, что это было невозможно.

Отдавая предпочтение северному варианту вселения нерпы в Байкал, мы не исключаем возможности проникновения предков нерпы с востока через Амур или сибирские ПЛО, например, вместе с предками *Cottoidei*. В этом случае ближайшим родственником байкальской нерпы будет ларга (пёстрая нерпа) (см. сообщение 1).

История жизни (годовой цикл), поведение и характер питания байкальской нерпы эволюционно «настроены» на конкретные экологические условия Байкала в определённые сезоны, и потому в случае их смены животные становятся потенциально уязвимыми, особенно если перемены проявляются внезапно, односторонне и/или необычно сильно выражены. Наблюдаемые изменения климата могут быть краткосрочными (например, климатические условия 1919–1938 гг. Л. С. Берг назвал «эпохой потепления» [Берг, 1949, с. 1243]), а могут быть долгосрочными, наступающими постепенно. Реакция животных в этих случаях будет разной.

Наблюдаемое потепление климата происходит уже более полувека и, на наш взгляд, для животных носит относительно постепенный характер.

⁴ Одними из первых, кто проник в озеро и начал бурно эволюционировать в его границах, были предковые формы *Cottoidei*. Эволюция холодноводных глубоководных видов рыб, особенно голомянок – пищевого ресурса, без которого существование нерпы в Байкале немислимо, – возможно, проходила под влиянием взаимоотношений в системе «жертва – хищник». Освоение Байкала этими рыбами и нерпой могло проходить относительно параллельно, что возможно, учитывая начальную малую численность нерп и современное скоординированное поведение хищника и жертвы. Однако голомянки – эволюционно молодые рыбы, «ледниковые вселенцы», а их дивергенция могла начаться порядка 100 тыс. л. н.

Например, линька у нерпы в прежние годы проходила «дружно» и завершалась на плавающих льдах в течение 15–20 дней, лишь у незначительной части животных могла затягиваться до июня [Иванов, 1982]. Начиная с конца 1990-х гг. по срокам разрушения и исчезновения льда почти все годы можно считать «экстремальными» (подобно 1981 г. ранее) и на протяжении многих лет значительная часть животных не успевают вылинять на льдах. После распаления льда (на всей акватории до 1 июня) нерпа сразу начинает выходить на береговые лежбища. Наблюдения показывают, что у части животных линька продолжается вплоть до глубокой осени, что следует оценивать как весьма негативное явление. При этом нарушения эмбриогенеза, как это было в 1981 г. (пятикратное – до 63 % – увеличение яловости за год), насколько нам известно, не происходит [Петров, 2003]. Но в 2003–2006 гг. яловость самок репродуктивного возраста (от 4 лет), как и заведомо взрослых (от 7⁺ лет), была высокой (52 и 38 % соответственно), что мы связываем с достижением популяцией предельно возможной численности. Другой пример: во второй половине 1990-х гг. из-за недостаточного числа торосов и снежных заносов в Южном Байкале самки для устройства логовищ использовали биотопы, малопригодные и/или не используемые раньше, а также «плотнее» осваивали подходящие торосы [Елагин, Иванов, Петров, 1990]. Возможно, это было связано с ростом численности ценных самок в южной части озера (отчего и возникал дефицит подходящих биотопов в отдельные годы) [Петров, 1997], что не умаляет способности нерп выживать в неблагоприятных условиях.

Можно надеяться, что высокая экологическая пластичность [Петров, 2003] поможет байкальской нерпе своевременно адаптироваться к меняющимся ледовым условиям и избежать критических последствий. Начало процессу положено – популяция байкальской нерпы уже адаптируется к изменяющимся условиям. Более того, строго говоря, мы не имеем «исходной» картины, нам практически не с чем сравнивать, чтобы оценить «истинные» масштабы изменений, поскольку данные о нерпе в 1940–1950-х и даже 1960-х гг. очень скудны [Пастухов, 1993]. Однако сокращение ледового ареала и ухудшение его качеств (истончение, сокращение времени стояния) при любом сценарии повлияют на воспроизводство популяции негативно, в сторону сокращения его темпов за счёт увеличения смертности, снижения плодовитости. Кроме того, произойдут плохо предсказуемые изменения в трофике животных, в том числе в ответ на изменения в популяциях пищевых объектов нерп. Отдалённые влияния на популяцию в целом можно выразить кратко – постепенно будет развиваться её деградация по большинству параметров, однако вид определённо не исчезнет.

Отметим, что существует альтернативный прогноз глобального изменения климата, не столь пессимистичный для нерпы, согласно которому к середине текущего века можно ожидать похолодания по типу малого ледникового периода. Уже сейчас отмечают, что годы, когда быстро менялись упомянутые гидрологические характеристики (1970–1995 гг.), по ряду причин сменились ныне более благоприятными. В 1996–2005 гг. «Произошла смена знака тенденции изменения этих характеристик, отмечаемая по наземным и

спутниковым наблюдениям» (Kougraev et al., 2007)... С учётом последних данных о температуре воды и воздуха можно полагать, что эти изменения в последние годы имеют кратковременный характер» [Шимараев, Куимова, Синюкович, 2014, с. 314].

Список литературы

Безрукова Е. В. Палеогеография Прибайкалья в позднеледниковье и голоцене. Новосибирск : Наука, 1999. 128 с.

Безрукова Е. В., Летунова П. П. Высокора разрешающая запись палеоклиматов Восточной Сибири для раннего и среднего плейстоцена по материалам палинологического исследования байкальских осадков (глубоководная скважина ВДР-96-1) // Геология и геофизика. 2001. Т. 42, № 1–2. С. 98–107.

Белова В. А. История развития растительности котловин Байкальской рифтовой зоны. М. : Наука, 1975. 142 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. С. 929–1383.

BspMII – семейство тандемно организованных последовательностей ДНК байкальских коттоидных рыб (*Cottoidei*) / С. Я. Слободянюк, М. Е. Павлова, А. Н. Федоров, С. И. Беликов // Молекулярная биология. 1994. № 28 (2). С. 419–428.

Весенний фитопланктон пелагиали озера Байкал в 2007–2011 годы / Г. И. Поповская, М. В. Усольцева, В. М. Домышева, М. В. Сакирко, В. В. Блинов, Т. В. Ходжер // География и природные ресурсы. 2015. № 3. С. 74–84.

Воробьева Г. А., Горунова О. И. Палеоуровни Байкала во второй половине позднего неоплейстоцена и голоцене (по геоархеологическим данным) // Известия Иркутского государственного университета. Серия Геоархеология. Этнология. Антропология. 2013. № 1 (2). С. 3–29.

Воробьева Г. А., Мац В. Д., Шимараева М. К. Палеоклиматы позднего кайнозоя Байкальского региона // Геология и геофизика. 1995. Т. 36, № 8. С. 82–96.

Глубокие изменения экосистемы Северного Байкала в голоцене / Е. В. Безрукова, Ю. А. Богданов, Д. Ф. Вильямс, Л. З. Гранина, М. А. Грачев, Н. В. Игнатова, Е. Б. Карабанов, В. М. Купцов, А. В. Курылев, П. П. Летунова, Е. В. Лихошвай, Г. П. Черняева, М. К. Шимараева, А. О. Якушин // Доклады АН. 1991. Т. 321, № 5. С. 1032–1037.

Глубоководное бурение на Байкале – основные результаты / М. И. Кузьмин, Е. Б. Карабанов, Т. Каваи, Д. Вильямс, В. А. Бычинский, Е. В. Кербер, В. А. Кравчинский, Е. В. Безрукова, А. А. Прокопенко, В. Ф. Гелетий, Г. В. Калмычков, А. В. Горегляд, В. С. Антипин, М. Ю. Хомутова, Н. М. Сошина, Е. В. Иванов, Г. К. Хурсевич, Л. Л. Ткаченко, Э. П. Солотчина, Н. Йошида, А. Н. Гвоздков // Геология и геофизика, 2001. Т. 42, № 1–2. С. 8–34.

Гросвальд М. Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М. : Научный мир, 1999. 118 с.

Гросвальд М. Г. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания (Мат. гляциологических исследований. № 106). М. : Наука, 2009. 152 с.

Деев М. Г. Лды Арктики и климат Северного полушария // Первое сентября. Журнал География. 2003. № 29. URL: <https://geo.1sept.ru/article.php?ID=200302904>.

Деев М. Г. Ледяной покров Арктики и его устойчивость // Вестник Московского университета. Серия 5, География. 2011. № 3. С. 52–58.

Детальная диатомовая биостратиграфия осадков озера Байкал в эпоху брונес и климатические факторы видообразования / Г. К. Хурсевич, Е. Б. Карабанов, А. А. Прокопенко, Д. Ф. Вильямс, М. И. Кузьмин, С. А. Феденя, А. Н. Гвоздков, Е. В. Кербер // Геология и геофизика. 2001. Т. 42, № 1–2. С. 108–129.

Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). Сообщение № 1. Обзор. / Е. А. Петров, А. Б. Купчинский, В. А. Филалков, А. А. Бадардинов // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 10. С. 1175–1194. <https://doi.org/10.31857/S0044513421080092>

Егорова Л. И. Петров Е. А. Некоторые эколого-физиологические аспекты питания и роста щенков байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1998. Т. 34, № 5. С. 591–597.

Елагин О. К., Иванов М. К., Петров Е. А. Устройство, распределение и плотность логовищ ценных самок байкальской нерпы // Морские млекопитающие : тез. Докл. XII Всесоюз. совещания. Калининград, 1990. С. 95–96.

Иванов Т. М. Байкальская нерпа, её биология и промысел // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. 1938. Т. 8, Вып. 1–2. С. 5–119.

Иванов М. К. Кожно-волосистой покров байкальской нерпы. Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск : Наука, 1982. С. 20–39.

Кайнозой Байкальской рифтовой впадины: Строение и геологическая история / В. Д. Мац, Г. Ф. Уфимцев, М. М. Мандельбаум, А. М. Алакшин, А. В. Поспеев, М. Н. Шимараев, О. М. Хлыстов. Новосибирск : Гео, 2001. 252 с.

Камалтынов Р. М. Влияние изменений климата на эволюцию биоты озера Байкал // Природные ресурсы Забайкалья и проблемы природопользования : материалы науч. конф. Чита, 2001. С. 432–434.

Кирильчик С. В., Слободянюк С. Я. Эволюция фрагмента гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК некоторых байкальских и внебайкальских видов подкаменщичковых рыб // Молекулярная биология. 1997. Т. 31, вып. 1. С. 168–175.

К палеогидрологии Байкала в связи с неотектоникой / В. Д. Мац, Ш. Фуджин, К. Машико, Л. З. Гранина, Э. Ю. Осипов, И. М. Ефимова, А. В. Климанский // Геология и геофизика. 2002. Т. 43, № 2. С. 142–154.

Комплексные исследования позднемиocen-плейстоценовых донных отложений озера Байкал – основа палеоклиматических реконструкций и диатомовой биостратиграфии / Д. Ф. Вильямс, Е. Б. Карабанов, А. А. Прокопенко, М. И. Кузьмин, Г. К. Хурсевич, А. Н. Гвоздков, Е. В. Безрукова, Е. П. Солотчина // Геология и геофизика. 2001. Т. 42, № 1–2. С. 35–47.

Кононов Е. Е. Древние оледенения Прибайкалья // Вестник ИрГТУ. 2014. № 10 (93). С. 91–98.

Кузьмин С. Б. Палеогеографические события Прибайкалья в позднем неоплейстоцене и голоцене // Географический вестник. 2017. № 4(43). С. 22–38.

Куимова Л. Н., Шерстянкин П. П. Особенности палеотермохалинного режима озера Байкал при событиях Хайнриха в верхнем и среднем плейстоцене // Доклады АН. 1999. Т. 368, № 5. С. 691–694.

Куимова Л. Н., Шерстянкин П. П. Анализ изменчивости характеристик ледового режима озера Байкал и Арктики по материалам наблюдений с 1950 г. // Изменение климата Центральной Азии: социально-экономические и экологические последствия : материалы Международ. симп. Чита : Изд-во ЗабГГПУ, 2008. С. 17–21.

Мац В. Д., Щербаков Д. Ю., Ефимова И. М. Позднемеловая-кайнозойская история Байкальской рифтовой впадины и формирование уникального биоразнообразия Байкала // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2011. Т. 19, № 4. С. 404–421.

Модели эволюции озерных бассейнов Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене / К. Г. Лева, А. И. Мирошниченко, Е. А. Козырева, А. В. Кадетова // Известия Иркутского государственного университета. Серия Геоархеология. Этнология. Антропология. 2015. Т. 11. С. 55–85.

Палеолимнологические реконструкции: Байкальская рифтовая зона. Новосибирск : Наука, 1989. 109 с.

Пастухов В. Д. Нерпа Байкала. Новосибирск : Наука, 1993. 272 с.

Петров Е. А. Распределение байкальской нерпы *Pusa sibirica* // Зоологический журнал. 1997. Т. 76, № 10. С. 1202–1209.

Петров Е. А. Байкальская нерпа: эколого-эволюционные аспекты : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Удэ, 2003. 38 с.

Петров Е. А. Байкальская нерпа. Улан-Удэ : Экос, 2009. 176 с.

Петров Е. А., Купчинский А. Б. Вселение байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в озеро Байкал и современные угрозы популяции в связи с изменением климата (обзор). Сообщение 1. Вселение байкальской нерпы в оз. Байкал: родственные связи, время и миграционные пути // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2021. Т. 38. С. 103–134. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.103>

Проверка магнитостратиграфических шкал миоценовых осадков озера Байкал / К. Хориучи, Е. Л. Гольдберг, Х. Мацузаки, К. Кобаяши, Я. Шибата // Геология и геофизика. 2004. Т. 45, № 3. С. 408–412.

Прокопенко А. А., Вильямс Д. Ф., Карабанов Е. Б. Распределение органического материала и некоторых породообразующих элементов в донных осадках Селенгинского района оз. Байкал как показатель климатических изменений // Геология и геофизика. 1993. Т. 34, № 10-11. С. 78–92.

Русинек О. Т. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). М. : КМК, 2007. 571 с.

Сизов А. В. Верхний плейстоцен юго-западного Прибайкалья : дис. ... канд. геогр.-минерал. наук. Иркутск, 2014. 165 с.

Сиделева В. Г. Эндемичная ихтиофауна озера Байкал, ее происхождение и условия существования : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993, 42 с.

Слободянюк С. Я., Кирильчик С. В., Павлова М. Е. Эволюционные взаимоотношения подкаменщиковых рыб оз. Байкал и некоторых внебайкальских коттид (*Cottoidei*), вытекающие из анализа нуклеотидной последовательности фрагмента гена цитохрома B митохондриальной ДНК // Байкал – природная лаборатория для исследования изменений окружающей среды и климата : тез. докл. Междунар. совещ. Иркутск, 1994. Ч. 1. С. 54.

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

Тетерина В. И. Исследование генетического разнообразия и процессов видообразования эндемичного семейства рыб озера Байкал – голомянок (*Comphoridae*) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 17 с.

Урановый сигнал влажности палеоклиматов в осадках озера Байкал / Е. Л. Гольдберг, Е. П. Чебыкин, С. С. Воробьева, М. А. Грачев // Доклады АН. 2005. Т. 400, № 1. С. 72–77.

Шерстянкин П. П., Куимова Л. Н., Шимараев М. Н. О палеотермохалиновом режиме озера Байкал // Вторая Верещагинская Байкальская конференция. Иркутск, 1995. С. 230–231.

Шимараев М. Н., Домышева В. М. Климат и многолетняя динамика содержания кремния в водной толще озера Байкал // Геология и геофизика. 2004. Т. 45, № 3. С. 310–316.

Шимараев М. Н., Гранин Н. Г., Куимова Л. Н. Опыт реконструкции гидрофизических условий в Байкале в позднем плейстоцене и голоцене // Геология и геофизика. 1995. Т. 36, № 8. С. 97–102.

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

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

Шимараев М. Н., Куимова Л. Н., Синюкович В. Н. Тенденции изменения абиотических условий в Байкале в современный период // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле : материалы III Всерос. науч.-практ. конф. Иркутск, 2014. С. 311–318.

Шимараев М. Н., Троицкая Е. С. Изменение температуры воды в Байкале в XX столетии // Четвертая Верещагинская Байкальская конференция : тез. докл. Иркутск, 2005. С. 223–224.

Щербаков Д. Ю. Сравнительное исследование эволюционных историй букетов видов байкальских беспозвоночных : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. ; М., 2003. 39 с.

Хусид Т. А., Беляева Н. В., Бурмистрова И. И. К истории глубоководного Арктического бассейна // Океанология. 1993. Т. 33, № 6. С. 930–934.

Berta A. Pinniped Evolution // Encyclopedia of Marine Mammals / W. F. Perrin, B. Würsig, J. G. M. Thewissen (eds.). Elsevier, 2009. P. 861–868. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00199-1>

Catastrophic events in the Quaternary outflow history of Lake Baikal / S. G. Arzhannikov, A. V. Ivanov, A. V. Arzhannikova, E. I. Demonterova, J. D. Jansen, F. Preusser, V. S. Kamenetsky, M. B. Kamenetsky // Earth-Science Rev. 2018. Vol. 177. P. 76–113. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.11.011>

Colman S. M., Karabanov E. B., Nelson C. H. Quaternary Sedimentation and Subsidence History of Lake Baikal, Siberia, Based on Seismic Stratigraphy and Coring // J. Sedim. Res. 2003. Vol. 73, N 6. P. 941–956. <https://doi.org/10.1306/041703730941>

Goto A., Yokoyama R., Sideleva V. G. Evolutionary diversification in freshwater sculpins (Cottoidea): a review of two major adaptive radiations // *Environ. Biol. Fish.* 2014. Vol. 98, Is. 1. P. 307–335. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0262-7>

Ivanov A. V., Demonterova E. I. Tectonics of the Baikal Rift Deduced from Volcanism and Sedimentation: A Review Oriented to the Baikal and Hovsgol Lake Systems // *Biosilica in Evolution, Morphogenesis, and Nanobiology, Progress in Molecular and Subcellular Biology*. Vol 47 / W. E. G. Müller, M. A. Grachev (eds.). Springer-Verlag, 2009. P. 23–54. https://doi.org/10.1007/978-3-540-88552-8_2

Kinziger A., Wood R., Neely A. Molecular Systematics of the Genus *Cottus* (Scorpaeniformes: Cottidae) // *Copeia*. 2005. N 2. P. 303–311. <https://doi.org/10.1643/CI-03-290R1>

Kontula T., Kirilchik S. V., Väinölä R. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // *Mol. Phylogen. Evol.* 2003. Vol. 27, Is. 1. P. 143–155. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00376-7](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00376-7)

Paleohydrology of Lake Baikal in relation to neotectonics / V. D. Mats, S. Fujii, K. Mashiko, L. Z. Granina, E. Osipov, I. Yefimova, A. V. Klimanskii // *Russ. Geol. Geophys.* 2002. Vol. 43, N 2. P. 142–154.

Romashkin P. A., Williams D. F. Sedimentation history of the Selenga Delta, Lake Baikal: simulation and interpretation // *J. Paleolimnol.* 1997. Vol. 18, N 2. P. 181–188. <https://doi.org/10.1023/A:1007932632207>

Quantifying the sensitivity of arctic marine mammals to climate-induced habitat change / K. L. Laidre, I. Stirling, L. F. Lowry, Ø. Wiig, M. P. Heide-Jørgensen, S. H. Ferguson // *Ecol. Appl.* 2008. Vol. 18, Is. sp. 2. P. 97–125. <https://doi.org/10.1890/06-0546.1>

References

Bezrukova E.V. *Paleogeografiya Pribaykal'ya v pozdnelednikov'ye i golotsene* [Paleogeography of the Baikal region in the Late Ice Age and Holocene]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1999, 128 p. (in Russian)

Bezrukova E.V., Letunova P.P. Vysokorazreshayushchaya zapis' paleoklimatov Vostochnoy Sibiri dlya rannego i srednego pleystotsena po materialam palinologicheskogo issledovaniya baykal'skikh osadkov (glubokovodnaya skvazhina VDR-96-1) [High-resolution recording of paleoclimates in Eastern Siberia for the Early and Middle Pleistocene based on palynological studies of Baikal sediments (deep-water well VDR-96-1)]. *Geology and Geophysics*, 2001, vol. 42, no. 1-2, pp. 98-107. (in Russian)

Belova V.A. *Istoriya razvitiya rastitel'nosti kotlovin Baykalskoy riftovoy zony* [History of vegetation development in the basins of the Baikal rift zone]. Moscow, Nauka Publ., 1975, 142 p. (in Russian)

Berg L.S. *Ryby presnykh vod SSSR i soprodel'nykh stran, Ch. 3* [Fishes of fresh waters of the USSR and neighboring countries, Part 3]. Moscow-St.-Petersb., AS USSR Publ., 1949, pp. 929-1383. (in Russian)

Slobodyanyuk S.Ya., Pavlova M.E., Fedorov A.N., Belikov S.I. BspMII – semeystvo tandemno organizovannykh posledovatel'nostey DNK baykalskikh kottoidnykh ryb (Cottoidei) [BspMII – a family of tandemly organized DNA sequences of Baikal cottoid fish (Cottoidei)]. *Mol. Biol. (Mosk.)*, 1994, no. 28 (2), pp. 419-428. (in Russian)

Popovskaya G.I., Usoltseva M.V., Domyshva V.M., Sakirko M.V., Blinov V.V., Khodzher T.V. Vesenniy fitoplankton pelagialii ozera Baykal v 2007-2011 gody [Spring phytoplankton of the pelagic zone of Lake Baikal in 2007-2011]. *Geogr. Nat. Resour.*, 2015, no. 3, pp. 74-84. (in Russian)

Vorob'eva G.A., Gorunova O.I. Paleourovni Baykala vo vtoroy polovine pozdnego neopleystotsena i golotsene (po geoarkheologicheskim dannym) [Baikal Paleolevels in the Second Part of the Late Neopleistocene and Holocene (by Geoarchaeological Data)]. *Bull. Irkutsk St. Univ. Ser. Geoarcheol. Ethnol. Anthropol.*, 2013, no. 1 (2), pp. 3-29. (in Russian)

Vorob'eva G.A., Mats V.D., Shimaraeva M.K. Paleoklimaty pozdnego kaynozoya Baykalskogo regiona [Paleoclimates of the Late Cenozoic of the Baikal region]. *Geology and Geophysics*, 1995, vol. 36, no. 8, pp. 82-96. (in Russian)

Kuzmin M.I., Karabanov E.B., Kawai T., Williams D., Bychinsky V.A., Kerber E.V., Kravchinsky V.A., Bezrukova E.V., Prokopenko A.A., Gelety V.F., Kalmychkov G.V., Goreglyad A.V., Antipin V.S., Khomutova M. Yu., Soshina N.M., Ivanov E.V., Khursevich G. K., Tkachenko L. L., Solotchina E. P., Yoshida N., Gvozdkov A. N. Glubokovodnoye bureniye na Baykale – osnov-

nye rezultaty [Deep-water drilling on Baikal - the main results]. *Geology and Geophysics*, 2001, vol. 42, no. 1-2, pp. 8-34. (in Russian)

Bezrukova E.V., Bogdanov Yu.A., Williams D.F., Granina L.Z., Grachev M.A., Ignatova N.V., Karabanov E.B., Kuptsov V.M., Kurylev A.V., Letunova P.P., Likhoshvai E.V., Chernyaeva G.P., Shimaraeva M.K., Yakushin A.O. Glubokiye izmeneniya ekosistemy Severnogo Baykala v golotsene [Deep changes in the ecosystem of Northern Baikal in the Holocene]. *Doklady Earth Sciences*, 1991, vol. 321, no. 5, pp. 1032-1037. (in Russian)

Khursevich G.K., Karabanov Ye.B., Prokopenko A.A. Williams D.F., Kuzmin M.I., Fedenya S.A., Gvozdkov A.N., Kerber E.V. Detal'naya diatomovaya biostratigrafiya osadkov ozera Baykal v epokhu bryunes i klimaticheskiye faktory vidoobrazovaniya [Detailed diatom biostratigraphy of sediments of Lake Baikal in the Brunese era and climatic factors of speciation]. *Geology and Geophysics*, 2001, vol. 42, no. 1-2, pp. 108-129. (in Russian)

Grosvald M.G. *Yevraziyskiye gidrosfernyye katastrofy i oledeniye Arktiki* [Eurasian hydro-spheric catastrophes and glaciation of the Arctic]. Moscow. Nauchnyi Mir Publ., 1999, 118 p. (in Russian)

Grosvald M.G. *Oledeniye Russkogo Severa i Severo-Vostoka v epokhu poslednego velikogo pokholodaniya (Materialy glyatsiologicheskikh issledovaniy. № 106)* [Glaciation of the Russian North and Northeast during the last great cooling period (Mater. Glaciol. Res., no. 106)]. Moscow, Nauka Publ., 2009, 152 p. (in Russian).

Deev M.G. *Ldy Arktiki i klimat Severnogo polushariya* [Ice of the Arctic and the climate of the Northern Hemisphere]. *Pervoe sentyabrya. Zhurnal Geografiya* [The 1st September. Journal Geography], 2003, no. 29. Available at: <https://geo.1sept.ru/article.php?ID=200302904> (in Russian)

Deev M.G. Ledianoy pokrov Arktiki i yego ustoychivos' [Ice cover of the Arctic and its stability]. *Lomonosov Geography Journal*, 2011, no. 3, pp. 52-58. (in Russian)

Petrov E.A., Kupchinsky A.B., Fialkov V.A., Badardinov A.A. Znachenie beregovykh lezhbishch v zhizni baykal'skoy nerpy (Pusa sibirica Gmelin, 1788, Pinnipedia). Soobshcheniye N 1. [The importance of coastal rookeries in the life of the Baikal seal (Pusa sibirica Gmelin, 1788, Pinnipedia). Message No 1. Review. *Biol. Bull.*, 2021, vol. 100, no. 10, pp. 1175-1194. <https://doi.org/10.31857/S0044513421080092> (in Russian)

Egorova L.I. Petrov E.A. Nekotoryye ekologo-fiziologicheskiye aspekty pitaniya i rosta shchenkov baykal'skoy nerpy (Pusa sibirica) [Some ecological and physiological aspects of nutrition and growth of puppies of the Baikal seal (Pusa sibirica)]. *J. Evol. Biochem. Physiol.*, 1998, vol. 34, no. 5, pp. 591-597. (in Russian)

Elagin O.K., Ivanov M.K., Petrov E.A. Ustroystvo, raspredeleniye i plotnost logovishch shchennykh samok baykalskoy nerpy [Structure, distribution and density of lairing females of the Baikal seal]. *Morskije mlekopitayushchie. Tezisy dokladov XII Vsesoyuznogo soveshchaniya* [Marine mammals: Abstr. 12th All-Union Meet. Kaliningrad, Russia]. Kaliningrad, 1990, pp. 95-96. (in Russian)

Ivanov T.M. Baikal'skaya nerpa, ee biologiya i promysel. *Izvestiya Biologo-geograficheskogo NII pri Vostochno-Sibirskom gosudarstvennom universitete* [Bull. Biol.-Geogr. Inst. East-Siberian St. Univ.], 1938, vol. 8, is. 1-2, pp. 50-119.

Ivanov M.K. Kozhno-volosyanoy pokrov baykalskoy nerpy [Hair and skin of the Baikal seal]. *Morphophysiological and ecological studies of the Baikal seal*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1982, pp. 20-39. (in Russian)

Mats V.D., Ufimtsev G.F., Mandelbaum M.M., Alakshin A.M., Pospeev A.V., Shimaraev M.N., Khlystov O.M. *Kaynozoy Baykalskoy riftovoy vpadiny: Stroyeniye i geologicheskaya istoriya* [Cenozoic of Baikal Rift Basin: Structure and Geological History]. Novosibirsk, Geo Publ., 2001, 252 p. (in Russian)

Kamaltynov R.M. Vliyaniye izmeneniy klimata na evolyutsiyu bioty ozera Baykal [Influence of climate change on the evolution of the biota of Lake Baikal]. *Prirodnye resursy Zabaikal'ya i problemy prirodopolzovaniya* [Natural resources of Transbaikalia and problems of nature management]. Proc. Sci. Conf., Chita, Russia. Chita, 2001, pp. 432-434. (in Russian)

Kirilchik S. V., Slobodyanyuk S. Ya. Evolyutsiya fragmenta gena tsitokhroma b mitokhondrial'noy DNK nekotorykh baykalskikh i vnebaykalskikh vidov podkamenshchikovykh ryb [Evolution of the cytochrome b gene fragment of mitochondrial DNA of some Baikal and non-Baikal species of rockfishes]. *Mol. Biol. (Mosk.)*, 1997, vol. 31, no. 1, pp. 168-175. (in Russian)

Mats V.D., Fujin Sh., Mashiko K., Granina L.Z., Osipov E. Yu., Efimova I.M., Klimansky A.V. K paleogidrologii Baykala v svyazi s neotektonikoy [To paleohydrology of Lake Baikal in connection with neotectonics]. *Geology and Geophysics*. 2002, vol. 43, no. 2, pp. 142-154. (in Russian)

- Williams D.F., Karabanov E.B., Prokopenko A.A., Kuzmin M.I., Khursevich G.K., Gvozdkov A.N., Bezrukova E.V., Solotchina E. P. Kompleksnyye issledovaniya pozdnepleystotsenpleystotsenovykh donnykh otlozheniy ozera Baykal – osnova paleoklimaticheskikh rekonstruktsiy i diatomovoy biostratigrafii [Complex studies of the Late Miocene-Pleistocene bottom sediments of Lake Baikal – the basis of paleoclimatic reconstructions and diatom biostratigraphy]. *Geology and Geophysics*, 2001, vol. 42, no. 1-2, pp. 35-47. (in Russian)
- Kononov E.E. Drevniye oledeniya Pribaykal'ya [Ancient glaciations of the Baikal region]. *Bull. Irkutsk St. Techn. Univ.*, 2014, no. 10 (93), pp. 91-98. (in Russian)
- Kuzmin S.B. Paleogeograficheskiye sobytiya Pribaykal'ya v pozdne neopleystotsene i golotsene [Paleogeographic events of the Baikal region in the Late Neopleistocene and Holocene]. *Geographic Bulletin*, 2017, no. 4 (43) pp. 22-38. (in Russian)
- Kuimova L.N., Sherstyankin P.P. Osobennosti paleotermokhalinnogo rezhima ozera Baykal pri sobytiyakh Khaynrkha v verkhnem i srednem pleystotsene [Peculiarities of paleothermohaline regime of Lake Baikal during the Heinrich events in the Upper and Middle Pleistocene]. *Doklady Earth Sciences*, 1999, vol. 368, no. 5, pp. 691-694. (in Russian)
- Kuimova L.N., Sherstyankin P.P. Analiz izmenchivosti kharakteristik ledovogo rezhima ozera Baykal i Arktiki po materialam nablyudeniya s 1950 g. [Analysis of the variability of the characteristics of the ice regime of Lake Baikal and the Arctic based on observations since 1950]. *Izmenenie klimata Tsentral'noi Azii: sotsial'no-ekonomicheskie i ekologicheskie posledstviya* [Climate change in Central Asia: socio-economic and environmental consequences. Proc. Int. Symp., Chita, Russia]. Chita, Transbaikalsk. Pedagog. Univ. Publ., 2008, pp. 17-21. (in Russian)
- Mats V.D., Shcherbakov D.Yu., Efimova I.M. Pozdnepleystotsenno-kaynozoyevaya istoriya Baykal'skoy riftovoy vpadiny i formirovaniye unikal'nogo bioraznoobraziya Baykala [Late Cretaceous-Cenozoic history of the Baikal rift depression and the formation of the unique biodiversity of Lake Baikal]. *Stratigraphy. Geological Correlation*, 2011, vol. 19, no. 4, pp. 404-421. (in Russian)
- Levi K.G., Miroshnichenko A.I., Kozyreva E.A., Kadetova A.V. Modeli evolyutsii ozernykh basseynov Vostochnoy Sibiri v pozdnepleystotsene i golotsene [Models of evolution of lake basins in Eastern Siberia in the late Pleistocene and Holocene]. *Bull. Irkutsk St. Univ. Ser. Geoarheol. Ethnol. Anthropol.*, 2015, vol. 11, pp. 55-85. (in Russian)
- Paleolimnologicheskiye rekonstruktsii: Baykal'skaya riftovaya zona* [Paleolimnological reconstructions: Baikal rift zone]. N.A. Logachev (ed.). Novosibirsk, Nauka Publ., 1989, 109 p. (in Russian)
- Pastukhov V.D. Nerpa Baykala [*Seal of Baikal*]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1993, 272 p. (in Russian)
- Petrov E.A. Raspredeleniye baykalskoy nerpy Pusa sibirica [Distribution of the Baikal seal *Pusa sibirica*]. *Biol. Bull.*, 1997, vol. 76, no. 10, pp. 1202-1209. (in Russian)
- Petrov E.A. *Baykalskaya nerpa: ekologo-evolyutsionnyye aspekty* [Baikal seal: ecological and evolutionary aspects]. Dr. sci. diss. abstr. Ulan-Ude, 2003, 38 p. (in Russian)
- Petrov E.A. *Baykal'skaya nerpa* [Baikal seal]. Ulan-Ude, Ecos Publ., 2009, 176 p. (in Russian)
- Petrov E.A., Kupchinsky A.B. Introduction of the Baikal Seal (*Pusa sibirica* Gm.) to Lake Baikal and Current Threats to the Population due to Climate Change: A Review. 1. Introduction of the Baikal Seal in the Lake Baikal: Family Ties, Time and Migration. *Bull. Irkutsk St. Univ. Ser. Biol. Ecol.*, 2021, vol. 38, pp. 103-134. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.103> (in Russian)
- Horiuchi K., Goldberg E.L., Matsuzaki H., Kobayashi K., Shibata J. Proverka magnitostratigraficheskikh shkal miotsenovykh osadkov ozera Baykal [Verification of magnetostratigraphic scales of Miocene sediments of Lake Baikal]. *Geology and Geophysics*, 2004, vol. 45, no. 3, pp. 408-412. (in Russian)
- Prokopenko A.A., Williams D.F., Karabanov E.B. Raspredeleniye organicheskogo materiala i nekotorykh porodobrazuyushchikh elementov v donnykh osadkakh Selenginskogo rayona oz. Baykal kak pokazatel klimaticheskikh izmeneniy. [Distribution of organic material and some rock-forming elements in bottom sediments of the Selenga region of Lake Baikal as an indicator of climate change]. *Geology and Geophysics*, 1993, vol. 34, no. 10-11, pp. 78-92. (in Russian)
- Rusinek O.T. *Parazity ryb ozera Baykal (fauna, soobshchestva, zoogeografiya, istoriya formirovaniya)* [Fish parasites of Lake Baikal (fauna, communities, zoogeography, history of formation)]. Moscow, KMK Publ., 2007, 571 p. (in Russian)
- Sizov A. V. *Verkhniy pleystotsen yugo-zapadnogo Pribaykal'ya* [Upper Pleistocene of the southwestern Baikal region]. Cand. sci. diss. abstr. Irkutsk, 2014, 165 p. (in Russian)

Sideleva V.G. *Endemichnaya ikhtiofauna ozera Baykal, yeye proiskhozhdeniye i usloviya sushchestvovaniya* [Endemic ichthyofauna of Lake Baikal, its origin and conditions of existence]. Dr. sci. diss. abstr. St.-Petersb., 1993, 42 p. (in Russian)

Slobodyanyuk S.Ya., Kirilchik S.V., Pavlova M.E. Evolyutsionnyye vzaimootnosheniya podkamenshchikovykh ryb oz. Baykal i nekotorykh vnebaykalskikh kottid (Cottoidei), vytekayushchiye iz analiza nukleotidnoy posledovatel'nosti fragmenta gena tsitokhroma B mitokhondrial'noy DNK [Evolutionary relationships between the sculpin fish of Lake Baikal and some extra-Baikal cottids (Cottoidei), following from the analysis of the nucleotide sequence of the cytochrome B gene fragment of mitochondrial DNA]. *Baikal – prirodnyaya laboratoriya dlya issledovaniya izmenenii okruzhayushchei sredy i klimata* [Baikal – a natural laboratory for studying environmental and climate changes: Abstr. Int. Meet., Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 1994, p. 1, p. 54. (in Russian)

Taliev D.N. *Bychki – podkamenshchiki Baykala (Cottoidei)* [Sculpins of Lake Baikal (Cottoidei)]. Moscow-St.-Petersb., AS USSR Publ., 1955, 602 p. (in Russian)

Teterina V.I. *Issledovaniye geneticheskogo raznoobraziya i protsessov vidoobrazovaniya endemichnogo semeystva ryb ozera Baykal - golomyanok (Comephoridae)* [Research of genetic diversity and speciation processes of an endemic family of fish of Lake Baikal – golomyanka (Comephoridae)]. Cand. sci. diss. abstr. Novosibirsk, 2008, 17 p. (in Russian)

Goldberg E.L., Chebykin E.P., Vorobieva S.S., Grachev M.A. Uranovyy signal vlazhnosti paleoklimatov v osadkakh ozera Baykal [Uranium signal of humidity of paleoclimates in sediments of Lake Baikal]. *Doklady Earth Sciences*, 2005, vol. 400, no. 1, pp. 72-77. (in Russian)

Sherstyankin P.P., Kuimova L.N., Shimaraev M.N. O paleotermokhalinovom rezhime ozera Baykal [On the paleothermohaline regime of Lake Baikal]. *Vtoraya Vereshchaginskaya Baikal'skaya konferentsiya* [2nd Vereshchagin Baikal Conf., Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 1995, pp. 230-231. (in Russian)

Shimaraev M.N., Granin N.G., Kuimova L.N. Opyt rekonstruktsii gidrofizicheskikh usloviy v Baykale v pozdnem pleystotsene i golotsene [Experience of reconstruction of hydrophysical conditions in Lake Baikal in the Late Pleistocene and Holocene]. *Geology and Geophysics*, 1995, vol. 36, no. 8, pp. 97-102. (in Russian)

Shimaraev M.N., Domysheva V.M. Klimat i mnogoletnyaya dinamika sodержaniya kremniya v vodnoy tolshche ozera Baykal [Climate and long-term dynamics of silicon content in the water column of Lake Baikal]. *Geology and Geophysics*, 2004, vol. 45, no. 3, pp. 310-316.

Shimaraev M.N., Mizandroncev I.B. Ob izmeneniyakh v ekosisteme Baykala v pozdnem pleystotsene i golotsene [Changes in the Baikal ecosystem in the late Pleistocene and Holocene]. *Doklady Earth Sciences*, 2003, vol. 388, no. 3, pp. 395-398. (in Russian)

Shimaraev M.N., Mizandronev I.B. Rekonstruktsiya abioticheskikh usloviy v Baykale v pozdnem pleystotsene i golotsene [Reconstruction of abiotic conditions in Lake Baikal in the Late Pleistocene and Holocene]. *Geology and Geophysics*, 2004, vol. 45, no. 5, pp. 557-564. (in Russian)

Shimaraev M.N., Kuimova L.N., Sinyukovich V.N. Tendentsii izmeneniya abioticheskikh usloviy v Baykale v sovremennyy period [Trends in changes in abiotic conditions in Baikal in the modern period]. *Razvitie zhizni v protsesse abioticheskikh izmenenii na Zemle: Materialy III Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Development of life in the process of abiotic changes on Earth: Proc. III All-Russ. Sci. Conf., Listvyanka, Russia]. Irkutsk, 2014, pp. 311-318. (in Russian)

Shimaraev M.N., Troitskaya E.S. Izmeneniye temperatury vody v Baykale v XX stoletii [Changes in water temperature in Lake Baikal in the XX century]. *Chetvertaya Vereshchaginskaya Baikal'skaya konferentsiya* [4th Vereshchagin Baikal Conf., Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 2005, pp. 223-224. (in Russian)

Shcherbakov D.Yu. *Sravnitel'noye issledovaniye evolyutsionnykh istoriy buketov vidov baykal'skikh bespozvonochnykh* [Comparative study of evolutionary histories of bouquets of species of Baikal invertebrates : Doctor in Biology dissertation abstract]. St.-Petersb., 2003, 39 p. (in Russian)

Khusid T.A., Belyaeva N.V., Burmistrova I.I. K istorii glubokovodnogo Arkticheskogo basseyna [To the history of the deep-sea Arctic basin]. *Oceanology*, 1993, vol. 33, no. 6, pp. 930-934. (in Russian)

Berta A. Pinniped Evolution. *Encyclopedia of Marine Mammals*. W.F. Perrin, B. Würsig, J.G.M. Thewissen (eds.). Elsevier, 2009, pp. 861-868. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00199-1>

Arzhannikov S.G., Ivanov A.V., Arzhannikova A.V., Demonterova E.I., Jansen J.D., Preusser F., Kamenetsky V.S., Kamenetsky M.B. Catastrophic events in the Quaternary outflow history of

Lake Baikal. *Earth-Science Rev.*, 2018, vol. 177, pp. 76-113. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.11.011>

Colman S.M., Karabanov E.B., Nelson C.H. Quaternary Sedimentation and Subsidence History of Lake Baikal, Siberia, Based on Seismic Stratigraphy and Coring. *J. Sedim. Res.*, 2003, vol. 73, no. 6, pp. 941-956. <https://doi.org/10.1306/041703730941>

Goto A., Yokoyama R., Sideleva V.G. Evolutionary diversification in freshwater sculpins (Cottoidea): a review of two major adaptive radiations. *Environ. Biol. Fish.*, 2014, vol. 98, is. 1, pp. 307-335. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0262-7>

Ivanov A.V., Demonterova E.I. Tectonics of the Baikal Rift Deduced from Volcanism and Sedimentation: A Review Oriented to the Baikal and Hovsgol Lake Systems. *Biosilica in Evolution, Morphogenesis, and Nanobiology, Progress in Molecular and Subcellular Biology, Biotechnology* W.E.G. Müller, M.A. Grachev (eds.). Springer-Verlag, 2009, pp. 23-54. https://doi.org/10.1007/978-3-540-88552-8_2

Kinziger A., Wood R., Neely A. Molecular Systematics of the Genus *Cottus* (Scorpaeniformes: Cottidae). *Copeia*, 2005, no. 2, pp. 303-311. <https://doi.org/10.1643/CI-03-290R1>

Kontula T., Kirilchik S.V., Väinölä R. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing. *Mol. Phylogen. Evol.*, 2003, vol. 27, is. 1, pp. 143-155. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00376-7](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00376-7)

Mats V.D., Fujii S., Mashiko K., Granina L.Z., Osipov E., Yefimova I., Klimanskii A.V. Paleohydrology of Lake Baikal in relation to neotectonics. *Russ. Geol. Geophys.*, 2002, vol. 43, no. 2, pp. 142-154.

Romashkin P.A., Williams D.F. Sedimentation history of the Selenga Delta, Lake Baikal: simulation and interpretation. *J. Paleolimnol.*, 1997, vol. 18, no. 2, pp. 181-188. <https://doi.org/10.1023/A:1007932632207>

Laidre K.L., Stirling I., Lowry L.F., Wiig Ø., Heide-Jørgensen M.P., Ferguson S.H. Quantifying the sensitivity of arctic marine mammals to climate-induced habitat change. *Ecol. Appl.*, 2008, vol. 18, is. sp. 2, pp. 97-125. [https://doi.org/10.1890/06-0546.118\(2\)](https://doi.org/10.1890/06-0546.118(2))

Сведения об авторах

Петров Евгений Аполлонович

доктор биологических наук
главный научный сотрудник
Байкальский музей СО РАН
Россия, 664520, пос. Листвянка,
ул. Академическая 1
e-mail: evgen-p@yandes.ru

Купчинский Александр Борисович

кандидат биологических наук, директор
Байкальский музей СО РАН
Россия, 664520, пос. Листвянка,
ул. Академическая, 1
e-mail: albor67@mail.ru

Information about the authors

Petrov Evgeniy Apollonovich

Doctor of Sciences (Biology),
Chief Research Scientist
Baikal Museum SB RAS
1, Academicheskaya st., Listvyanka Settl.,
664520, Russian Federation
e-mail: evgen-p@yandes.ru

Kupchinsky Alexander Borisovich

Candidate of Sciences (Biology), Director
Baikal Museum SB RAS
1, Academicheskaya st., Listvyanka Settl.,
664520, Russian Federation
e-mail: albor67@mail.ru