



УДК 574.3+574.52

<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.103>

**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**

Е. А. Петров, А. Б. Купчинский

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

Аннотация. Представлен обзор актуальных литературных данных по вопросам, касающимся филогенетического положения байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) среди настоящих северных тюленей (*Phocina*), места и времени возникновения её предков. Критически обсуждаются предлагаемые схемы дивергенции в группе *Phocina* и гипотезы о возможных путях проникновения предковой формы *P. sibirica* в оз. Байкал.

Ключевые слова: байкальская нерпа, происхождение, миграция.

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 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>

Введение

Ледовый покров как элемент среды обитания, на котором происходят отдых, линька, рождение детенышей и уход за ними, оказывает прямое влияние на жизнь байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в течение пяти месяцев в году и опосредованное (через термический режим и трофические отношения) – на протяжении всей жизни.

Изменения ледового режима, происходящие на оз. Байкал в связи с современным глобальным потеплением, непременно должны отразиться на благополучии популяции столь пагетодного вида, особенно с учётом замкнутости водоёма. Климатические перемены затрагивают озеро целиком, что делает бесполезными миграции – самый простой и распространённый способ избежать или минимизировать изменения в среде обитания. Остаётся адаптироваться и, пусть с потерями, пережить трудные времена либо пополнить список вымерших видов.

Основной целью настоящей обзорной статьи является поиск ответа на вопрос, каким путём станут развиваться адаптации байкальской нерпы в ответ на современные климатические перемены. Эти перспективы невоз-

можно прояснить, не учитывая эволюционное прошлое вида и родственных ему форм ластоногих. Обзор представляет собой критический анализ публикаций, посвящённых эволюции и современным адаптациям тюленей. Их число огромно, а обсуждаемые в них проблемы часто дискуссионные, поэтому мы ограничились наиболее значимыми работами, непосредственно касающимися объекта исследования. В сообщении 1 предпринята попытка выбрать оптимальную среди предлагаемых гипотезу о путях проникновения предковой формы нерпы в Байкал и определить её ближайшего родственника среди настоящих тюленей.

Согласно современным взглядам на положение в системе млекопитающих настоящие тюлени Phocidae делятся на подсемейства Monachinae и Phocinae. Последние включают три группы: Erignathini (морской заяц, или лахтак *Erignathus barbatus*), Cystophorini (хохлач *Cystophora cristata*) и Phocini. В составе последней, в свою очередь, выделяют две группы: Histriophocina и Phocina. К первой относят крылатку или ленточного тюленя, *Histriophoca fasciata* и гренландского тюленя *Pagophilus groenlandicus*. Группа Phocina состоит из тюленей рода *Phoca* обыкновенный тюлень *Ph. vitulina* и ларга, или пёстрая нерпа *Ph. largha* (может фигурировать как подвид первого) и нерп рода *Pusa* (байкальская *P. sibirica*, каспийская *P. caspica*, кольчатая, или дальневосточная, акиба *P. hispida*), включая подвиды кольчатой: балтийскую *P. h. botnica*, ладожскую *P. h. ladogensis* и сайминскую нерпы *P. h. saimensis* (чаще выступающих как виды). В последнее время к группе *Phocina* относят и серого тюленя (длинномордый, тевяк) *Halichoerus grypus*, который удалён от любого вида *Pusa* не сильнее, чем виды этого рода друг от друга [Fulton, Strobeck, 2010].

1. Пути проникновения нерпы в оз. Байкал

В большинстве реконструкций, посвящённых вероятным путям распространения нерпы, существует несколько общих отправных точек. В-первых, основными миграционными путями признаются водотоки. Байкальская нерпа обладает всеми предпосылками для совершения путешествий по равнинным рекам. Имеются сведения о дальних (на 150–400 км) заходах нерп как вверх по течению притоков озера (Селенга, Верх. Ангара, Кичера, Баргузин (в последнем случае животные преодолевали порог – Шаманский горный отрог)), так и вниз по Ангаре [Ламакин, 1964; Гурова, Пастухов, 1974]. Нерпы – выносливые животные: даже неполовозрелые особи, кочуя по озеру, за сезон преодолевают тысячи километров [Питание байкальской нерпы ... , 1993; Seasonal movements ... , 1997]. Второй общий момент – выбор маршрута вселения с учётом того допущения, что оно происходило однократно, о чём говорит низкая гетерогенность структуры популяции [Sasaki, Numachi, Grachev, 2003].

В ходе геологической истории байкальской впадины истоков из озера могло быть немало, но достоверно описаны три, связывавшие в конечном итоге Байкал с морями Северного Ледовитого океана. Самый древний сток через р. пра-Манзурку и далее в Лену возник либо в конце плиоцена [Кай-

нозой Байкальской рифтовой ... , 2001], либо 0,8–1,0 млн л. н. в результате обрушения Приморского хребта в районе Голоустненского разлома [Catastrophic events in ... , 2018]. Просуществовал ленский сток продолжительное время, при этом датировки его закрытия расходятся на порядок (от 150–116 [Результаты бурения ... , 1995; Кузьмин, 2017] до 300–400 [Mats, 1993; Кононов, Хлыстов, 2017] и даже 500–1000 тыс. л. н. [Кайнозой Байкальской рифтовой ... , 2001; Мац, Щербаков, Ефимова, 2011]). В качестве транзитного пути миграции нерпы Лена рассматривается нечасто.

После закрытия ленского стока озеро оставалось бессточным. В результате уровень озёрных вод рос, они заливали прилежащие впадины, в том числе при уровне 640–650 м над у. м., т. е. при подъёме около 200 м выше современного залили Тункинскую котловину, по которой протекали реки Иркут и Зун-Мурино. Через древнюю Иркутно-Ильчинскую долину примерно 400 тыс. л. н. возник второй сток в бассейн Енисея [Кайнозой Байкальской рифтовой ... , 2001; Catastrophic events ... , 2018]. Спуск Тункинского залива произошёл к началу позднего плейстоцена (130 тыс. л. н.), т. е. существовал он относительно недолго – между МИС 6 и МИС 5 [Catastrophic events ... , 2018], или с 500 до 60 тыс. л. н. [К палеогидрологии Байкала ... , 2002], и не фигурирует в качестве гипотетического транзитного пути нерпы.

Согласно разным источникам, современный сток возник между 60–12 или даже 7–5 тыс. л. н., когда в результате обрушения блока Приморского хребта в районе Лиственичного залива вода потекла в Енисей через долину р. Ангары, до этого имевшую верховья на склонах Приморского хребта, [Мац, Щербаков, Ефимова, 2011]. Енисейско-Ангарский путь проникновения нерпы в Байкал наиболее популярен, несмотря на молодой возраст истока. Отдельные авторы его отвергают на основании того, что Ангара имела много порогов, преодолеть которые против течения тюленям было не под силу.

По другой гипотезе, ангарский исток возник около 130–110 тыс. л. н. (начало казанцевского потепления МИС 5) при высоком стоянии воды после обвала (оползня) Приморского хребта. Уровень озера упал более чем на 100 м и образовался новый сток. Во второй раз остатки уже невысокого хребта обвалились примерно 12,8 тыс. л. н., после того, как озеро переполнилось талой водой от ледников Саяно-Байкальских гор [Catastrophic events in ... , 2018]. Во время оледенения МИС 2 лед мог запирасть сток в Ангару, и тогда байкальские воды заливали прилегающие впадины, а если уровень повышался на 300–400 м, мог повторно возникать сток в р. Лену [Гросвальд, 1999].

Четвёртое гипотетическое направление стока – через Баргузинский залив, заливавший всю одноименную впадину, – также могло возникать только при высоком стоянии вод озера (возможно, кратковременного). Предлагали разные варианты речных маршрутов. Например, В. В. Ламакин считал, что нерпа из полярного моря сначала проникла в р. Лену, затем через р. Витим попала в обширные озёра Витимского плоскогорья, возник-

шие после максимального оледенения (МИС 2), и по глубоко врезанному байкальскому («Баргузинскому») заливу оказалась в Байкале [Ламакин, 1964]. М. М. Кожов напрямую увязывал миграции гидробионтов и нерпы с палеогеографическими событиями ледникового периода, с «Центрально-сибирским ледниковым плотинным озером-морем» [Кожов, 1962], возможно, имея в виду огромный Ленско-Вилуйский подпорный ледниковый бассейн. Баунтовские озёра и густая речная сеть той территории считаются остатками древних водоёмов [Геологическая история Баргузинской ... , 2006], в которых сохранились элементы и байкальской, и амурской фауны. Эти озёра некогда имели сток в сторону Амура, но реки в верховьях палео-Амура были перехвачены Витимом и Олёкмой и потекли в сторону Лены [Коржуев, 1977].

Практически не рассматривается возможность миграции нерпы через древнюю и полноводную р. Селенгу, бассейн которой тесно граничит с Амурским бассейном, а трансгрессии океана до широты Арахлейских озёр, как и существование огромных озёрных систем в Забайкалье и Монголии (по крайней мере, в среднем плейстоцене), давно известны [Лимнология и палеолимнология ... , 2014]. Например, огромное Забайкальское озеро (800–900 м над у. м.), предположительно существовавшее в бассейне Селенги, стекало через долины рек Хилок, Ингода и Шилка (Амур) в Японское море [Осадчий, 1995; Гросвальд, 1999]. Роль плотины, запиравшей долину Селенги, играл ледниковый щит, занимавший место Байкала и прилегающих нагорий [Гросвальд, 2009]. Таким образом, тюлени могли попасть в Байкал и с Дальнего Востока. Однако история Селенги сложная. По одной из гипотез, она являлась притоком Лены и только в конце плиоцена изменила направление в сторону Байкала [Кузнецов, 1959].

Подобных кардинальных перемен речных систем было много. Продолжительные периоды оледенений, составляющие значительную часть истории Байкала в позднем плиоцене и плейстоцене, сопровождались понижением уровня воды ниже порога истока, и озеро периодически становилось бессточным (изолированным). В относительно короткие межледниковья воды становилось больше и при наполнении байкальской впадины (котловин) возникал тот или иной сток.

Кроме рек, для объяснения путей проникновения нерпы в центр Азии так или иначе упоминают ледниково-подпорные озёра (ЛПО), возникавшие на территории Сибири при каждом оледенении. Огромные озёрные системы часто называют великими сибирскими озёрами (ВСО). Они образовывались вдоль южной оконечности наступающего ледника, когда тот, как плотина, перегораживал сибирские реки северного направления. Озёра наполнялись тальми водами от ледников и затапливали огромные территории. ЛПО и ВСО возникали в разные эпохи (примерно 900, 300 тыс. л. н. и так далее). Наиболее подробно изучены недавние оледенения (см. следующее сообщение). Так, примерно 90 тыс. л. н. начались оледенение и формирование Скандинавского ледникового щита. Он распространился на материк и перекрыл сток всех северных рек, включая Обь и Енисей. На Северо-

Западной равнине возникло Мансийское озеро, по площади (более 1 млн км²) вдвое превосходящее Каспийское море [Huge Ice-age lakes ... , 2001]. Его уровень поднимался до высоты Арало-Иртышского водораздела (125 м над у. м.), находящегося внутри сквозной Тургайской ложбины [Гросвальд, 2009]. Около 60–50 тыс. л. н. картина почти в точности повторилась (рис. 1) [Ice-dammed lakes ... , 2004]. Таким образом, в последний раз гигантские ЛПО покрывали равнины Западной Сибири 90–60 тыс. л. н. в период зырянского оледенения.

Но в период МИС 2 (20 тыс. л. н.) Скандинавский щит не перевалил за Уральские горы, хотя преграждал путь европейским рекам, а озёрные и талые воды отводились через Волгу в Каспийский бассейн, способствуя развитию трансгрессии пра-Каспия. Во время поднятия уровня каспийского бассейна (между 7–16 или 6–31 тыс. л. н.) восстанавливалась его связь с Черноморским бассейном. В период МИС 2 роль ЛПО в расселении гидробионтов из рек Сибири в бассейн Каспийского моря (и далее в Европу) отрицается [Фаунистические обмены ... , 2020]. Однако миграцию в обратном направлении вполне допускают: «Все перечисленные выше виды использовали для расселения обширную реку. Эта река соединяла приледниковые озёра, находившиеся в Западной Сибири, с бассейном Каспия через Тургайскую ложбину» [Фаунистические обмены ... , 2020, с. 1130]. При этом в Сибири господствовали собственные ледники – Карский и Восточно-Сибирский щиты (рис. 2) [Гросвальд, 1999, 2009]. В целом сток воды из ВСО был направлен на запад, в сторону Аральского и Каспийского морей. Поэтому этот вариант не исключает возможность проникновения ластоногих в Сибирь не с севера, а из Понто-Каспийского бассейна.

«Северная» гипотеза возникла при обсуждении проблемы происхождения «арктических морских» ракообразных и рыб в Каспийском море [Пирожников, 1937]. Считая практически доказанным поступление морской воды из Северного Ледовитого океана через водораздел в Акчагыльский бассейн, авторы полагают, что рачки *Mysis*, *Gammaracanthus* и тюлени *Pusa* проникли на юг с этим потоком, что «согласуется с данными о высокой генетической дивергенции этих таксонов от их арктических родственников» [Фаунистические обмены между ... , 2020, с. 1128]. Каким образом морская вода поступала в Каспийский водоём, не объясняется (возможно, имеются в виду трансгрессии). Данные молекулярных исследований поддерживают оценку времени проникновения рачков в Каспий как плиоценовое по «арктическо-каспийскому водному пути», которым воспользовались и предки «арктической» каспийской нерпы [Palo, Väinölä, 2006].

Современные исследователи в качестве неперемennого условия проникновения тюленей в континентальные водоёмы нередко наряду с существованием ЛПО добавляют морские трансгрессии. Ещё П. С. Паллас считал, что тюлени «...проникли в Байкал или вследствие значительного изменения поверхности Земли или вследствие какого-то другого чрезвычайного и редкого случая» [Pallas, 1776, s. 290], и высказывался в пользу «разлива» моря в Восточную Сибирь, которое поспособствовало миграции.

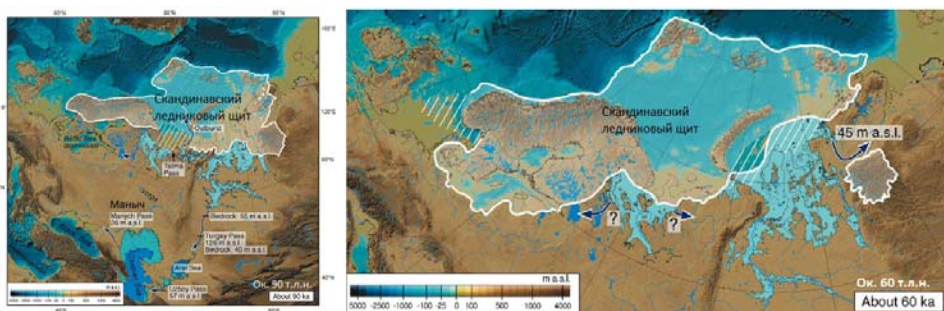


Рис. 1. Схема реконструкции подпорных озёр и изменения русел рек Северной Евразии в конце плейстоцена. Слева: около 90 тыс. л. н., уровень моря опустился на 50 м; справа: около 60 тыс. л. н., уровень моря опустился на 60 м; стрелками указаны предполагаемые направления стока (по: [Ice-dammed lakes ... , 2004])

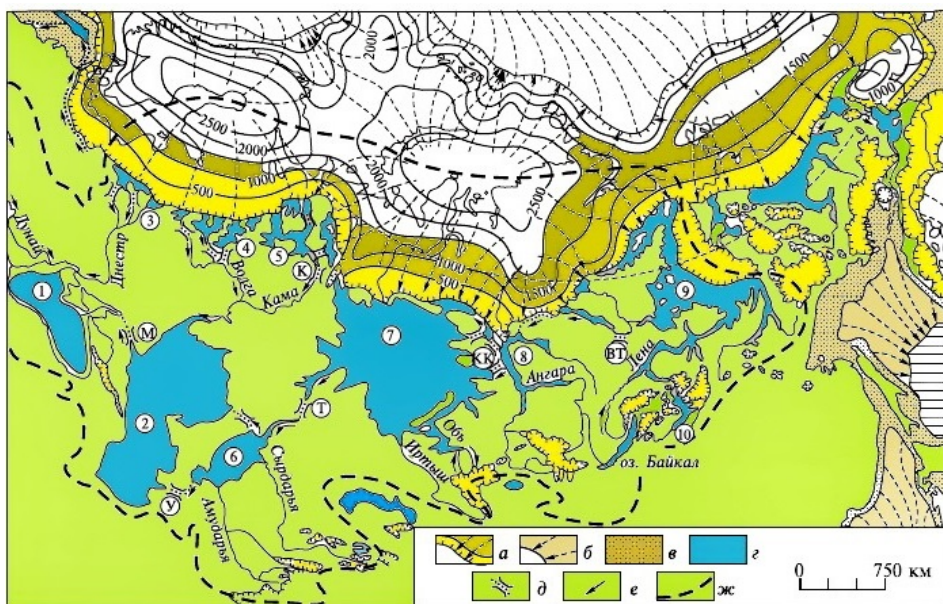


Рис. 2. Карта-схема систем перигляциальных озёр оледенения МИС 2 (около 20 тыс. л. н.). Обозначения: а – плавучие шельфовые ледники, б – щиты и горнопокровные ледники, в – осушаемые шельфы, г – приледниковые озёра, д – каналы сбросов – ложбины, секущие водоразделы (спиллвеи), е – направление стоков. Номерами обозначены бассейны и системы озёр: 1 – Черноморский; 2 – Каспийский; 3 – Верхне-Днепровская, 4 – Верхне-Волжский; 5 – Двинско-Печорский; 6 – Аральский (Тургайский); 7 – Мансийский (Обский); 8 – Ангаро-Енисейский; 9 – Ленско-Вилуйский; 10 – Витимский. Буквами обозначены протоки, через которые вода перетекала из одной озёрной системы в другую: К – Кельминская; М – Манычская, Т – Тургайская, У – Узбойская, КК – Кас-Кетская (Енисей-Обская), ВТ – Вилуйско-Тургайская (по: [Гросвальд, 1999])

Идею не забыли и сейчас: согласно Ю. Пало и Р. Вяйнола [Palo, Väinölä, 2006], кольчатый тюлень перебрался из Арктики в континентальные бассейны в период крупного оледенения и благодаря «наводнениям», сократившим путь. Согласно Г. У. Линдбергу, трансгрессировавшие морские воды Северного Ледовитого океана при повышении уровня до 180 м затопляли Западно-Сибирскую низменность, речные потоки в результате подпора скапливались в узких участках долин Оби и Енисея, а на Лене формировалось обширное озеро в Витимо-Алданской впадине. Это озеро через Ципа-Ципиканские (Баунтовские) озёра в четвертичное время имело связь с Байкалом [Линдберг, 1970]. Учёные давно нашли свидетельства связи Байкала с проточными озёрами в бассейне р. Лены (Баунт, Бусани, Орон-Витимский и др.) и её притоков (Витима, Олекмы), в бассейне р. Чары (оз. Даватчан, Леприндо) и мн. др. По мнению А. А. Земцова, «байкальские эндемики концентрируются в ареале, охватывающем в основном водоёмы Приенисейского Заполярья», что «подтверждает их связь с Байкалом, откуда они и переселились во время морских трансгрессий по Ангаре и Енисею» [Земцов, 1983, с. 9]. Ныне установлено, что самая крупная трансгрессия за последние 12 млн лет происходила в период 5,0–5,8 млн л. н. и была скромнее (повышение уровня до 70 м по сравнению с современным). Начало трансгрессии совпало с «наиболее тёплым эпизодом межледниковья, с которым связывается глобальное повышение уровня моря, приведшее к затоплению Средиземноморского бассейна» [Гладенков, Гладенков, 2004, с. 82].

Озёра-моря близко подходили не только к Каспию, но и к Байкалу, особенно с учётом «встречных» трансгрессий байкальских вод, возникающих во время таяния ледников околобайкальских и Саяно-Алтайских гор. Например, ЛПО существовали у краёв Путоранского нагорья, географически близко от Байкала. В долине р. Ниж. Тунгуски (впадает в Енисей севернее Ангары) возникало озеро длиной до 1000 км (180 м над у. м.), стекающее в Енисейское озеро [Гросвальд, 2009]. Восточнее находились огромные Лено-Вилуйское и Янское ЛПО, при уровне воды 220–230 м над у. м. занимающие площадь около 500 тыс. км², откуда воды текли на запад – сначала в Тунгусское, а затем в Енисейское озеро. Только около 10 тыс. л. н. через прорыв ледяной плотины озера были спущены в море Лаптевых [Гросвальд, 2009, с. 91].

Ледники возникали и в других местностях, в частности в горах Монголии и на прилежащих территориях. Здесь ледниковые эпохи совпадали со стадиями озёрных трансгрессий, ныне безводные впадины становились вместительными огромными озёрами [Гросвальд, 1999] (например, Долину Озёр занимал единый бассейн с уровнем 1260 м над у. м.). Их гидрологические связи не выяснены [Лимнология и палеолимнология ... , 2014]. Охотское море тоже покрывалось ледником, он наступал через бассейн Амура, вызывая образование ЛПО и изменяя русла рек. Бассейн Амура расширился за счёт центральноазиатских впадин, в том числе западномонгольских и южнобайкальских [Гросвальд, 2009]. Эти факты не противоречат гипотезе проникновения нерпы с востока.

Участие ЛПО (ВСО) в переселении тюленей предполагает их обитание в этих водоёмах какое-то время. Каковы были условия в этих озёрах? «...Приледниковые озёра представляли собой малоприспособленный для большинства гидробионтов биотоп. Судя по всему, это были очень холодные водоёмы с мутной водой и с очень бедной фауной» [Фаунистические обмены ... , 2020, с. 1128]. Однако равнинные ЛПО существовали на протяжении тысяч лет, в них впадали реки, и всё могло быть иначе [Ashley, 2002]. Даже современные прогляциальные высокогорные озёра не безжизненны, о чём говорят следы биотурбации (перемешивание грунта). В них возникает стратификация по плотности (*density stratification*), определяемая концентрацией взвешенных частиц, существует разница температуры воды [Carrivick, Tweed, 2013]. В ледниковья подпрудные водоёмы возникали в горных странах регулярно. Они не были столь гигантскими, как равнинные, но отличались большой глубиной. К примеру, ледники неоднократно перегораживали р. Витим, и в Муйско-Куандинской впадине возникали озёра, а с 400–350 до 120 тыс. л. н. озеро занимало впадину целиком. Дудакитские озёра около 40 тыс. л. н. достигали бассейна р. Лены (существовали до примерно 16 тыс. л. н.). Похожа судьба подпрудных озёр в Верхне-Ангарской впадине и многих других подобных водоёмов [Ещё раз к ... , 2008; Кононов, 2009].

Таким образом, описано немалое число гипотетических путей проникновения предков нерпы в Байкал (с известными допущениями), причём из разных морских бассейнов и в разное геологическое время. Трудно согласиться, будто «фактические географические условия, которые способствовали бы континентальным вторжениям (тюленей. – *Авт.*) ... до сих пор остаются недокументированными и загадочными» [Palo, Väinölä, 2006, с. 70]. Загадочным, скорее, остаётся предок байкальской нерпы.

2. Происхождение настоящих тюленей и байкальская нерпа

Филогении ластоногих посвящено множество работ, хотя далеко не во всех объектом аналитического исследования выступает байкальская нерпа. Около двадцати лет назад Т. Демере, А. Берта и П. Адам на основе анализа многих существующих реконструкций расселения ластоногих по земному шару выдвинули синтетическую биогеографическую гипотезу [Deméré, Berta, Adam, 2003]. В части, касающейся эволюции настоящих тюленей, она выглядит так. Ластоногие возникли в северной части Пацифики в позднем олигоцене (18 млн л. н.). Позднее в истории настоящих тюленей *Phocidae* существует пробел, поскольку самые старые достоверные окаменелости представителей группы имеют среднемиоценовый возраст и найдены только в западной части северной Атлантики, Средиземноморье и на территории, которую предположительно занимал Паратетис. Поэтому ранняя история (но не возникновение) настоящих тюленей связана с Северной Атлантикой, куда базальные виды *Phocidae*, претерпев резкую диверсификацию в течение позднего миоцена, проникли через Центрально-американский (Панамский Межамериканский) морской путь. В северной

Атлантике возникла ветвь северных тюленей (*Phocinae*) (в это время отделился Паратетис), базальные формы которых распространились в Арктику (морской заяц добрался до Берингова моря). Эволюция тюленей продолжилась в этих бассейнах, появились клады «крылатка» и «гренландский тюлень», а в плейстоцене в условиях периодических смен периодов ледниковий и межледниковий продолжались видообразование и расселение других видов. Серый тюлень расселился в северной Атлантике, а кольчатая нерпа освоила субарктические части Атлантики и Пацифики. Она же в виде периферической популяции по древней Волге достигла Паратетиса, дав начало каспийской нерпе, а байкальская нерпа проникла в Байкал по сибирским рекам [Deméré, Berta, Adam, 2003]. Таким образом, при вселении в свои водоёмы и каспийская и байкальская нерпы уже обладали сходными «полярными» адаптациями, а окончательное формирование видов проходило аллопатрически. Завершается расселение тюленей дальнейшим географическим разделением популяций и формированием в северной части Тихого океана обыкновенного тюленя и ларги [Deméré, Berta, Adam, 2003].

По морфологическим признакам, в том числе таким консервативным, как пропорции черепа, байкальская нерпа, по мнению одних авторов, ближе к кольчатой, по мнению других – к каспийской нерпе.

С. И. Огнев [1935] полагал, что, несмотря на многочисленные различия, байкальская нерпа ближе к каспийской нерпе, а не к кольчатой. В. Д. Пастухов подтвердил, что «по всем разбираемым признакам байкальская нерпа стоит значительно ближе к каспийской, чем к кольчатой» [Пастухов, 1969, с. 729]. Поскольку исследователь не сомневался в сарматско-понтических корнях каспийской нерпы, он сделал два вывода (похоже, оба неверных). Первый – о наличии смен времен года (наличие ледовых условий) в Паратетисе в третичный период (иначе нельзя объяснить пагетодность тюленя) – возможно, сделан под влиянием мнения К. К. Чапского, считавшего, что «предпосылки к выработке у тюленей способности к размножению на льду имелись уже в верхнемиоценовое время (в том числе, в Сарматском море и его последующих многочисленных дериватах)» [Чапский, 1969, с. 169]. Второй вывод – байкальская нерпа «прошла более длительный (чем каспийская нерпа. – *Авт.*) путь самостоятельной эволюции» [Пастухов, 1978, с. 253], учитывая «паратетисное» происхождение обоих видов от одного «корня», непонятен.

Альтернативное мнение: байкальский тюлень по происхождению непосредственно с каспийской нерпой не связан – она первой отделилась от общего предка *Pusa*, а предки байкальской и кольчатой нерп разделились позже [Млекопитающие ... , 1976, с. 202]. При этом отличий от каспийской нерпы у них так много, что для их формирования требуется значительно большее эволюционное время, чем четвертичный¹ период [Чапский, 1955]. Сравнивая пропорции черепов тюленей рода *Pusa* с помощью

¹ В исследованиях, опубликованных более полувека назад, могут использоваться геохронологические шкалы, не соответствующие современным: к примеру, в работе Г. Г. Мартинсона [1968] приведена шкала, согласно которой четвертичный период начинался 1 млн л. н.

статистических методов, включая многомерную статистику, мы показали, что байкальская нерпа занимает промежуточное положение между каспийской и пятью подвидами кольчатой, но наиболее близка к последним, тем самым поддержав гипотезу «северного» происхождения [Age composition, growth ... , 1997; Morphometric comparison of ... , 2000].

В. Д. Пастухов в дальнейшем сравнивал байкальскую нерпу не с каспийской, а с кольчатой нерпой, констатируя, что эти виды различаются рядом морфофизиологических и экологических адаптаций, которые байкальская нерпа приобрела за время длительной изоляции. Он призывал «с большой настороженностью относиться к гипотезе полярного (от кольчатой нерпы) происхождения байкальской нерпы, *датируемого ледниковой эпохой* (выделено нами. *Авт.*)²» [Пастухов, 1978, с. 253].

Ю. К. Тимошенко по морфологическим показателям сближал каспийскую нерпу с кольчатой (а не с байкальской), но считал байкальский вид древнее каспийского [Тимошенко, 1969].

Гипотезы северного происхождения (обычно вкуче с экологическими данными) подразумевают родство байкальской нерпы с кольчатой или с другим арктическим тюленем. Уже в первом описании байкальской нерпы [Georgi, 1775] автор не сомневался в её северных корнях, но отверг ангаро-енисейский транзитный путь из-за наличия порогов и первым высказался в пользу ленского пути. И. Д. Черский тоже считал нерпу пришельцем с севера, но транзитной рекой называл то Лену, то Енисей (при условии многоводности и наличия «озероподобных расширений» нижней Ангары) [Огнев, 1935; Ламакин, 1964]. «Енисейский» вариант поддерживал автор первого монографического описания байкальской нерпы [Иванов, 1938]. Л. С. Берг, мимоходом заметив, что «сплошного оледенения Сибири, как мы теперь знаем, не было», утверждал, что «...байкальский тюлень *Phoca hispida sibirica*... а также тюлень *Phoca hispida caspica*, близкий к байкальскому», такого же происхождения, как арктические омуль, сига и голец, обитающие в Байкале; «в связи с похолоданием» они мигрировали с севера на юг, а байкальская нерпа – «недавний морской переселенец» [Берг, 1949, с. 1249].

У выдвинутой названными авторами-«классиками» гипотезы северного происхождения нерпы и речного пути её проникновения в Байкал много сторонников, которые по своим соображениям модифицируют её. К примеру, одни авторы считают, что между 1 и 2 млн л. н. Лена «вытекала из Байкала» и вселение нерпы произошло по ней (а не по порожистой Ангаре) [Маликов, Грачев, Мертвецов, 1997]. Другие рек вообще не упоминают, а прямо говорят о ВСО, в которых обитали вытесненные с севера льдами тюлени и из которых они расселились, проникнув в Байкал, Каспий, озёра и реки Западной Европы, а по мере таяния ледников – в Балтийское и Северное моря [Аминокислотная последовательность миоглобина ... , 1991]. Третьи полагают, что в байкальский бассейн тюлень мигрировал через Енисейскую систему, но не в «ледниковый период» (МИС 2), а 300–200 тыс. л. н. [Palo, Väinölä, 2006].

² Фраза получилась двусмысленной, будто «настороженность» относится только ко времени МИС 2.

Первым кольчатого тюленя в качестве ближайшего родственника байкальской нерпы назвал Т. М. Иванов на основании того факта, что на нерпе паразитируют практически такие же вши (*Echinophthirius horridus* var. *baicalensis*), что на кожно-волосяном покрове кольчатого и обыкновенного тюленей [Асс, 1935].

Нематода (*Contracecum osculatum baicalensis*) из желудочно-кишечного тракта байкальской нерпы оказалась близка к гельминту, паразитирующему в организме тюленей, обитающих в арктических и дальневосточных морях [Мозговой, Рыжиков, 1950]. В дальнейшем специалисты заключили, что гельминтофауна байкальской нерпы близка с таковой северных тюленей, особенно кольчатой нерпы (и ларги), поскольку байкальская нерпа провела в изоляции намного меньше времени, нежели каспийская [Десямура, Попов, Михалев, 1982]. Согласно иному мнению, эволюционно молодая (исключительно бедная) гельминтофауна байкальской нерпы наиболее близка к таковой кольчатой нерпы, но не северной, а охотоморской [Юрахно, 2002]. Отсюда выдвинуто предположение, что нерпа проникла в Байкал по системе палео-Амура в плейстоцене. Гельминтофауна каспийского тюленя древняя (результат длительной изоляции) и наиболее сходная с арктической кольчатой нерпой (общее арктическое происхождение) [Юрахно, 2000, 2002]. Это, по мнению автора, укладывается в рамки ранее выдвинутой гипотезы, согласно которой каспийский тюлень проник в Каспий из арктических широт в верхнемиоценовое время, т. е. является реликтом третичных связей с северными морями [McLaren, 1960]. Есть авторы, которые, ссылаясь на Й. Макларена, трактуют его гипотезу недопустимо вольно: нерпа проникла в Байкал в период последних великих оледенений в плейстоцене (150–20 тыс. л. н.), когда сибирские реки были подпружены ледниковым щитом [Аминокислотная последовательность миоглобина ... , 1991].

Согласно гипотезе Макларена, предложенной на основании ископаемых находок каспийского и родственных тюленей (байкальский тюлень в ископаемом виде неизвестен), каспийский и байкальский тюлени близки к кольчатой нерпе и имеют общую предковую форму, эволюция которой шла в Арктическом океане. В позднем миоцене тюлени проникли в Паратетис³ (Каспий), обладая арктическими чертами (белый цвет волосяного покрова щенков), что означает наличие соответствующих климатических условий, а предки байкальской нерпы попали в Байкал во время одной из морских трансгрессий, которая, вероятно, в позднем миоцене простиралась либо от Арктики, либо от Сарматского моря [McLaren, 1960].

³ Согласно современным представлениям, Паратетис занимал регион восточной Европы от Австрии до Узбекистана; в конце раннего – в среднем миоцене в нём исчезло сероводородное заражение воды, восстановился нормальный газовый режим и произошло отчётливое разделение на две части. Восточный Паратетис занимал часть Черного и Каспийского морей, доходил до Арала и имел связь с водами Индопацифики [Гончарова, Щерба, 1997]. В позднем миоцене (7,2 млн л. н.) Каспийское море стало озером, но позже возникали временные гидрологические связи, через которые происходил обмен фаунами, в том числе со Средиземноморьем через Чёрное море и Кубано-Терский канал (5,3–3,3 млн л. н.). Поднятие Кавказских гор перекрыло эти каналы, и на месте Каспия возникло Акчагыльское озеро (3,3–2,5 млн л. н.). Около 2,5 млн л. н. снова был «промыт» Манычский канал [Zubakov, 2001]. В дальнейшем очертания, глубины и гидрологические связи Паратетиса постоянно менялись, однако сведений о связи с восточными бассейнами, близкими к древнему Байкалу, не имеется.

Другие морфологи-палеонтологи считают, что предки кольчатой нерпы около 2,5–3 млн л. н. из «Каспия» через Тургайский пролив попали в арктический океан, расселились по морям Евразии, а в среднем плейстоцене «спустились» на юг и попали в Байкал [Repenning, Ray, Grigorescu, 1979]. Поэтому каспийский тюлень является прямым резидентным потомком тюленей Паратетиса, базальным видом средне-миоценового рода *Pusa* (или группы *Phocina*) [Repenning, Ray, Grigorescu, 1979; Grigorescu, 1976].

Ещё в конце XIX в. предположили, что оз. Байкал – реликтовый остаток верхнетретичного Сарматского (Понтического) моря или, как вариант, нерпы в Байкал попали из Сарматского бассейна путём миграции [Hoernes, 1897]. Идея была развита до научной гипотезы, согласно которой в миоцене и плиоцене эволюция тюленей линии *Phoca/Pusa* (или всех *Phocini*) проходила в Паратетисе (и в северной Атлантике, добавляют другие). Последующие пути расселения сложны. Очевидно только одно – предок каспийской нерпы остался в Каспии после его изоляции от Паратетиса. А. А. Аристов и Г. Ф. Барышников указывают: «в последнее время считают происхождение вида (каспийской нерпы. – *Авт.*) автохтонным. Вероятный предок – *Phoca vienensis* Blainville из сарматского времени, обитающий в море Паратетис» [Аристов, Барышников, 2001, с. 507]. Пути распространения остальных тюленей неясны [Berta, 2009]. Вероятно, предок кольчатой нерпы (или все «паратетисные» формы, за исключением каспийской) мигрировал в Арктический бассейн, где сформировались кольчатый и обыкновенный тюлени, а около 6 млн л. н. дивергировал серый тюлень (представляющий монотипический род *Halichoerus*) и возник род *Phoca* [A molecular view ... , 1995]. Предок байкальской нерпы попал в континентальные водоёмы по неким миграционным путям, среди которых рассматривают и неожиданные: например маршрут «Каспий – Байкал – Арктика» [Koretsky, 2001]. По мнению Ю. Пало и Р. Вайнолы [Palo, Väinölä, 2006], не существует ни одного удовлетворительного палеогеографического сценария, утверждающего существование прямой связи «паратетисных» морей с внутриконтинентальными водоёмами или наличие путей континентальной миграции тюленей с севера (речь о позднем плиоцене). Однако в Байкал тюлени попали всё-таки не через материк с запада, а с севера через озёра во время плейстоценовых ледниковий [A molecular view ... , 1995; Berta, 2009], поэтому утверждение, что байкальская нерпа как «вид сформировался, вероятно, в плиоцене» [Аристов, Барышников, 2001, с. 512], не соответствует современным данным.

Согласно другой гипотезе, имеющиеся окаменелости в совокупности с данными морфологических, молекулярных и цитогенетических исследований свидетельствуют о двух предковых группах ластоногих: в частности, предки настоящих тюленей обитали в северной Атлантике (не в Паратетисе). Позже одна ветвь тюленей проникла в Паратетис, где эволюционировала группа *Pusa*, другая же осталась [Koretsky, Barnes, Rahmat, 2016]. В среднем плейстоцене предок кольчатой и байкальской нерпы «ушёл» из

Каспия по континентальным маршрутам [Koretsky, 2001] или через Тургайский пролив [Grigorescu, 1976].

«Паратетисная» гипотеза, как и некоторые другие, опирается на многочисленные находки ископаемых форм тюленей. Однако существуют сомнения в надёжности этих аргументов. Полагают, что убедительных анатомических доказательств особой близости окаменелых остатков Паратетиса и современных *Pusa* нет, а таксономия окаменелостей не поддерживает близость современных *Phocina* и миоценовых «паратетисных» тюленей [Deméré, Berta, Adam, 2003; Palo, Väinölä, 2006]. Недавний анализ 1296 палеонтологических находок ластоногих (всех имеющихся на сегодня) показал, что почти половина из них представлена единичным экземпляром, а большая часть состоит из единичных изолированных посткраниальных элементов, к тому же летопись окаменелостей имеет сильную географическую предвзятость и её сопоставимость затруднена из-за неполноты типовых образцов [Valenzuela-Toro, Pyenson ... , 2019].

Наступившая эпоха биохимических и молекулярно-генетических исследований не внесла ожидаемой ясности в вопрос о происхождении нерпы. В первой публикации о биохимических исследованиях, в котором фигурирует байкальская нерпа, показано, что байкальская нерпа и тихоокеанские ларга, акиба и крылатка – самостоятельные, «старые» виды, далёкие друг от друга, и ещё дальше они от морского зайца (лахтака). Среди далёких байкальская нерпа ближе всех к ларге (а не к акибе (кольчатой нерпе)). Время дивергенции байкальской нерпы от ствола *Phoca* оценено в 18,4 млн л. н. и сделан расплывчатый вывод: «Независимо от появления в собственно Байкале (выделено нами. – Авт.) байкальская нерпа очень древний изолят, сложившийся в плиоцене (выделено нами. – Авт.) в северных или дальневосточных морях или в системе пресноводных озёр Северной Азии» [Богданов, Пастухов, 1982, с. 11–12]. Если тюлень обитает не в Байкале, а, скажем, в ВСО, его нельзя считать байкальской нерпой. Однако аминокислотная структура миоглобина байкальской нерпы, ларги и серого тюленя оказалась идентичной, что интерпретировали как близкое родство этих тюленей, а разделились они «в последние 7 млн лет». Однако с учётом геологической истории озера вселение нерпы в Байкал проходило через ВСО в плейстоцене [Аминокислотная последовательность миоглобина ... , 1991, с. 1166]! Авторы полагают, что пока тюлени обитали в ВСО, у них могло не быть репродуктивной изоляции. Позже время дивергенции байкальской нерпы, тихоокеанской ларги и обыкновенного тюленя из Атлантики оценили в 1,7–1 млн л. н., а байкальская нерпа оказалась далека от ларги [Маликов, Грачев, Мертвецов, 1997]. Филогенетическая близость байкальской и кольчатой нерп уверенно поддерживается данными молекулярно-генетических исследований. Установлено, что радиация нерп (каспийской, байкальской, кольчатой) и серого тюленя заняла эволюционно короткое время [Pinniped phylogeny ... , 2006], при этом показана бóльшая удалённость байкальской нерпы от каспийского, серого и обыкновенного тюленей, и, напротив, близость с кольчатой нерпой вообще и в особенно-

сти с балтийским (*P. h. botnica*) подвидом⁴ (исследовали тюленей из озёр Сайма и Ладожское, морей Балтийского, Охотского и арктического бассейна) [Sasaki, Numachi, Grachev, 2003].

Согласно нашим данным, генетическая изменчивость байкальской нерпы наиболее низкая среди изученных таксонов (у каспийской нерпы – средние значения) [Сасаки, Петров, Нумачи, 1994; Low genetic variability ... , 1994], что говорит о небольшом числе тюленей, изначально проникших в Байкал. Если у балтийской кольчатой нерпы исходная популяция определена в 20 тыс. особей, то у байкальской нерпы она могла составлять 2 тыс. или менее. От предкового ствола рода *Pusa* около 640 тыс. л. н. отделилась каспийская нерпа, затем около 380 тыс. л. н. произошла дивергенция «кольчатой» и «байкальской» нерп. Полученная датировка находится посередине крайних границ предполагаемого времени прекращения ленского стока из оз. Байкал (и совпадает с одной из них), что оставляет для нерпы енисейский миграционный путь [Low genetic variability ... , 1994; Sasaki, Numachi, Grachev, 2003].

Столь позднюю датировку времени дивергенции некоторые учёные считают ошибочной по методическим причинам, другие – вполне приемлемой с учётом некоторых поправок [Palo, Väinölä, 2006]. Однако есть похожие датировки. Так, анализ аллозимной изменчивости тюленей дал основания предположить такой порядок расселения тюленей *Pusa+Phoca*. В некоем арктическом море 495 тыс. л. н. от общего ствола отделился предок каспийского тюленя и мигрировал в Каспий. Другая ветвь тюленей расселилась вдоль побережья Евразии и проникла в северную часть Тихого океана, где дала ряд видов, в том числе кольчатую нерпу (414,5 тыс. л. н.) и ларгу (411 тыс. л. н.). Только 125 тыс. л. н. от ларги дивергировал предок байкальской нерпы [Генетическая изменчивость ... , 2006]. Ларга может быть потомком одной из ранних популяций обыкновенного тюленя, проникшей в межледниковье в северную часть Тихого океана [Deméré, Berta, Adam ... , 2003].

Если прародиной байкальской нерпы являются дальневосточные моря, то в Байкал она могла попасть во время трансгрессии океана с использованием озёрно-речной системы палео-Амура, однако экологически байкальская нерпа ближе не к ларге, а к акибе (причём к берингоморской). М. Ю. Засыпкин с соавторами считают полученные оценки на порядок заниженными, по сравнению с «реальным» временем расхождения предковых форм, основанным на геологической истории Палеарктики [Генетическая изменчивость ... , 2006], но сомнительно, что геологические события

⁴ Кольчатые нерпы заселили «Балтийское море» после отступления ледникового покрова (11,5 тыс. л. н.) и с тех пор оставались изолированными от основной арктической популяции. Моделирование вероятных демографических историй балтийской популяции (на протяжении примерно тысячи поколений с начальным постледниковым эффективным размером примерно 20 тыс. особей) показало существование периодической «подпитки» популяции извне – изоляция была недолгосрочной. Озёрные нерпы (*P. h. saimensis* и *P. h. ladogensis*) – потомки балтийских тюленей (*P. h. botnica*), время их изоляции схожее, но изоляция этих нерп была полной. Поэтому озёрные тюлени заметно отличаются от номинального таксона (арктической кольчатой нерпы) по морфологии черепа, окраске шерсти и поведению, а балтийский тюлень – лишь незначительно по размеру тела.

датированы точнее, чем филогенетические. Однако многие филогенетические исследования совсем не игнорируют геологическую историю Евразии и Байкала, нередко опираясь больше на геологические обоснования, нежели на биологические критерии. Например, именно на основании этих данных Х. Сасаки с соавторами указывают конкретное время и путь миграции байкальской нерпы с севера в Байкал: около 300 тыс. л. н. по р. Енисей [Sasaki, Numachi, Grachev, 2003]. М. Ю. Засыпкин отмечает, что у «настоящих тюленей морфологическая, кариологическая и биохимическая эволюция представляют три параллельных, мало зависящих друг от друга процесса, протекающих с различной скоростью», а «оценка времени дивергенции в значительной степени зависит от спектра использованных маркеров и вряд ли может быть объективной» [Засыпкин, 2010, с. 223].

Относительно небольшие сроки, отпущенные в этом случае на эволюционные преобразования вселившихся форм тюленей, тем не менее вполне достаточны, чтобы возникли отдельные виды. Как указано выше, подвидам кольчатой нерпы потребовалось всего 12–10 тыс. лет, чтобы приобрести вполне определённые черты, отличающие их от исходной формы. В этом смысле можно допустить одновременное расселение нерпы и современного человека [Аминокислотная последовательность миоглобина ... , 1991]. У байкальской нерпы экологические и морфологические отличия выражены несравненно ярче [Пастухов, 1993].

На филогенетическом древе (рис. 3, *e*), построенном по результатам анализа 3369 пар оснований мтДНК, представляющих три белок-кодирующих гена (цитохром *b* (Cyt *b*) цитохромоксидазу I (COI), и цитохромоксидазу II (COII)), пять видов тюленей (каспийский *P. caspica* + серый *H. grypus*, байкальский *P. sibirica* и обыкновенный *P. vitulina* + ларга *P. largha*) образуют неразрешённый кластер (трихотомию) [Palo, Väinölä, 2006]. В отличие от большинства полученных ранее данных, никаких признаков монофилии рода *Pusa*, как и наличия близкого родства байкальской (и каспийской) нерп с кольчатой нерпой, не обнаружено (что отрицает северный путь).

Авторы допускают параллельную радиацию в позднем плиоцене (2,5–3,1 млн л. н.) пяти линий *Phocina*: она проходила в северных морях и сопровождалась относительно параллельными вторжениями предков каспийской и байкальской нерп в соответствующие континентальные бассейны в позднем плиоцене [Palo, Väinölä, 2006]. Похожие выводы получены в результате «альтернативного анализа» молекулярных данных всех видов ластоногих [Phylogeny and divergence ... , 2007]. Из шести видов *Pusa*, *Phoca* и *Halichoerus* (*Phocina*) на предпочтительном «супердереве» кольчатая нерпа оказалась сестрой остальных видов, у которых ветвь обыкновенный тюлень + ларга образовала сестринскую кладу для ветви байкальская нерпа + (*Halichoerus* + каспийская нерпа) (рис. 3 *d*). Род *Pusa* может быть парафилетическим (а не монофилетическим). Радиация *Phocina* по геологическим меркам проходила «одновременно»: роды *Phoca*, *Halichoerus* и *Pusa* возникли в диапазоне от 2,2 до 1,1 млн л. н., а байкальская нерпа диверги-

рвала в интервале 1,79–2,61 (или 2,1 млн л. н.). [Phylogeny and divergence ... , 2007]. Исследовав 26 видов ластоногих, мы предложили свою версию расселения тюленей. Расхождение (*Pusa+Phoca*) и *Halichoerus* и последующее разделение *Pusa* и *Phoca* произошли в Гренландском и/или Баренцевом море (Арктика) около 4,5 млн л. н., после чего предок каспийской и байкальской нерп, благодаря трансгрессии океана с севера или северо-запада, проник в Паратетис, оказавшись в изоляции задолго до плейстоцена.

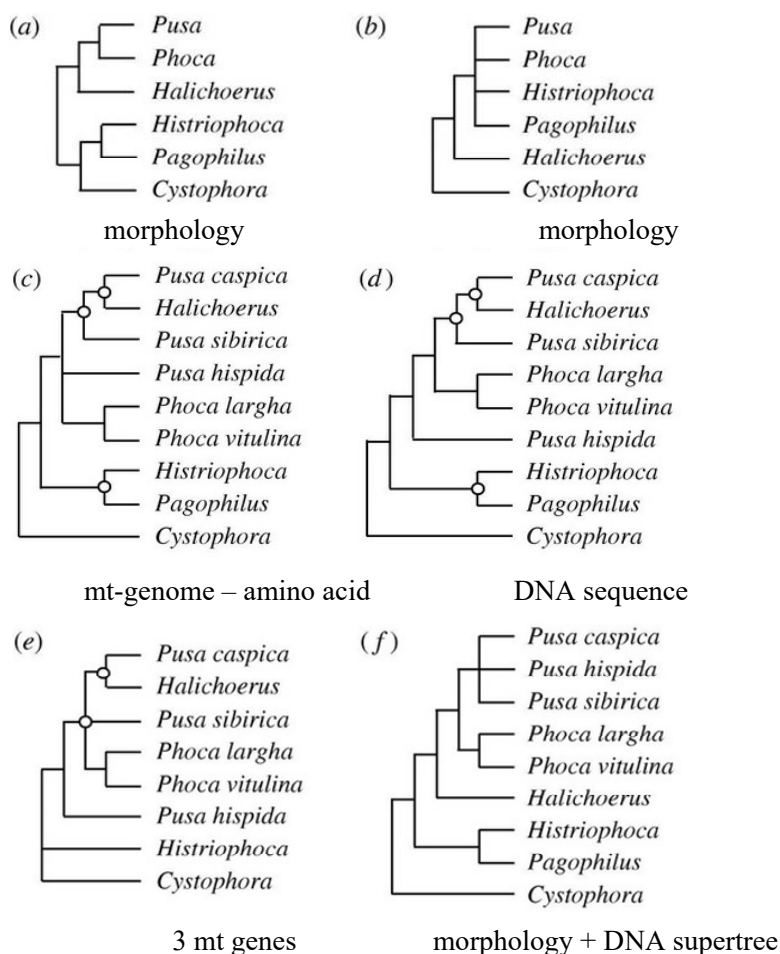


Рис. 3. Фрагменты предложенных филогенетических связей Phocine (Phocini + Cystophorini) по данным морфологических (a – [de Muizon, 1982]; b – [Burns, Fay, 1970]) и молекулярно-генетических (c – [Pinniped phylogeny ... , 2006]; d – [Phylogeny and divergence ... , 2007]; e – [Palo, Väinölä, 2006]; f – [Bininda-Emonds, Gittleman, Purvis, 1999]) исследований, включающих виды *Pusa* (светлыми кружками обозначены узлы, не имеющие хорошей поддержки) (по: [Fulton, Strobeck, 2010], с изменениями)

Миграция «байкальской нерпы» в центр Азии шла через восточную часть «расширенного Каспийского моря» (выражение И. Корецкой (I. Koretsky)), вероятно, значительно позже. Этот сложный маршрут выбран, поскольку маловероятно, чтобы оба вида вселялись в свои бассейны и оказывались в изоляции «одновременно» в плиоцене («байкальская нерпа» с севера через реки) [Pinniped phylogeny ... , 2006]. Это коллективное мнение, на наш взгляд, необоснованно (в части байкальской нерпы)⁵. По сути, авторы ушли от решения вопроса о миграционном пути, даже усложнив положение, поместив каспийскую и байкальскую нерп (радиация которых прошла в узком интервале времени) на филогенетическом древе ближе к серому тюленю, а не к кольчатой нерпе (рис. 3, с). Впрочем, твёрдородственные отношения *Phocina* установлены только для ларги и обыкновенного тюленя. Факт наличия белькового волоса у *Cystophora cristata* (хохлач) и видов *Phocini*, разошедшихся примерно 12,5 млн л. н., предполагает, что тюлени дивергировали после того, как предковая форма в связи с необходимостью размножения на льду приобрела «арктические» адаптации. (Заметим, что в ранней публикации [A molecular view ... , 1995] приведена другая дата разветвления *Cystophora* и *Phoca* – около 6 млн л. н.) Возникает вопрос: имелись ли 12 млн л. н. ледовые условия и если они были, то где⁶?

Мнения о расположении центра происхождения настоящих тюленей расходятся диаметрально. К вышесказанному добавим ещё несколько имеющихся гипотез. Согласно одной из них, настоящие тюлени возникли из *Arctoidea* (куньих) (т. е. утверждается происхождение ластиногих от двух прародителей) и эволюционировали в Северной Атлантике в миоцене. В конце миоцена некоторые линии *Phocinae*, включая предков современных видов, проникли в прилежащую часть Арктики, расселились вдоль евроазиатского побережья и через Берингов пролив попали в северную Пацифику [Ray, 1976; Repenning, Ray, Grigorescu, 1979]. О продвижении кольчатой нерпы вдоль евроазиатского побережья свидетельствует распространение её специфичных паразитов [Юрахно, 2002]. А. Берта на основании анализа биогеографических данных пришла к такому же выводу [Berta, 2009], хотя она считает, что ветвь тюленей, попавшая в Арктический бассейн, не могла проникнуть в Пацифику, поскольку в позднем олигоцене или раннем миоцене путь блокировала Берингия⁷.

⁵ Один из авторов настоящей публикации является соавтором цитируемой работы.

⁶ Данные глубокого бурения подводного хребта Ломоносова, соединявшего Гренландию с Евразией, и другие материалы подтверждают наличие многолетних (паковых) льдов в морях Северного Ледовитого океана с середины миоцена (15–13 млн л. н.) и не исключают возможности эпизодического появления многолетних льдов в отдельные интервалы неогена или частичного покрова ими океана. Однако первые сезонные льды в арктических морях появились ещё в среднем эоцене [Геологическое и палеоокеанологическое ... , 2018].

⁷ Согласно палеонтологическим данным, пролив между Евразией и Северной Америкой впервые за 100 млн лет открывался от позднего миоцена до раннего плиоцена (5,5–4,8 млн л. н.) [Marinkovich, 2000] или по иным оценкам – в раннем плиоцене 4,4 млн л. н. [Гладенков, Гладенков, 2004]. Открытие пролива стало началом обмена фаунами Пацифики и Полярного океана. Около 4,6 млн л. н. прекратилась связь Пацифики с Атлантикой через Панамский пролив [Гладенков, Гладенков, 2004]. Это изменило циркуляцию в океанах, что ускорило оледенение Северного Ледовитого океана и, как следствие, преобладающее направление миграции морских гидробионтов. Если сначала гидробионты через Берингов пролив мигрировали из Арктики на юг, в Тихий океан, то в плиоцене миграционный поток двигался в обратном направлении: на восемь видов, мигрировавших в Арктику, приходился один, мигрирующий в Тихий океан [Там же]. В дальнейшем «закрытие-открытие» пролива происходило неоднократно (между 3,6–3,2 и 2,5–1,9 млн л. н.), в том числе в плейстоцене, современный пролив возник всего около 13 или 11,5 тыс. л. н. [Свиточ, Талденкова, 1994; Гладенков, Гладенков, 2004].

Возникновение первого миграционного пути из одного океана в другой, возможно, шло на фоне становления Северного океана в качестве «ледовитого» (около 4,5 млн. л. н.). В процессе похолодания в Арктике (с 2,7 млн. л. н., особенно в плейстоцене) в северных морях сформировались сначала арктическо-бореальные, а затем и арктические сообщества, представители которых во время сильных похолоданий частично мигрировали через Берингов пролив в Северную Пацифику, а отдельные элементы – в южном направлении. На примере фораминифер (исчезли около 34–26 тыс. л. н., вновь появились 13 тыс. л. н.) показано, что в период МИС 2 в Арктическом бассейне складывались неприемлемые для жизни условия – «в эпоху великого похолодания (арктический бассейн. – Авт.) был безжизненным» [Гросвальд, 2009, с. 101]. Это утверждение, очевидно, в какой-то мере справедливо и для других ледниковых эпох. Несомненно, что арктические тюлени вытеснялись из ареалов нарастающими ледниками и были вынуждены расселяться по имеющимся акваториям. Тюлени с большой вероятностью могли заходить в сибирские реки, используя в качестве рефугиумов нижние течения рек и ЛПО/ВСО. Оттуда какая-то часть популяции предковой формы байкальской нерпы по одной из рек могла попасть в Байкал. Возможность такого развития событий, кроме упоминавшихся форм кольчатой нерпы, подтверждает и существование шести популяций обыкновенного тюленя (различающихся генетически), возникших в европейской части ареала в плейстоцене [Goodman, 1998].

По мнению других исследователей, ранние ластоногие возникли в Тихом океане либо в северо-восточной части Пацифики в течение позднего олигоцена [Deméré, Berta, Adam, 2003] либо на южных берегах Северной Америки [Pinniped phylogeny ... , 2006; Phylogeny and divergence ... , 2007]. Оттуда тюлени расселялись в обратном направлении вплоть до северной Атлантики через Арктический бассейн [Pinniped phylogeny ... , 2006] либо через Берингов пролив и море Бофорта, а далее по проливам Канадского арктического архипелага [Свиточ, Талденкова, 1994]. Миграция тюленей в северную Атлантику могла проходить южным путём – через Центрально-американский морской путь (Берингов пролив мог быть закрыт) [Deméré, Berta, Adam, 2003].

Родиной настоящих тюленей называют и моря Северного Ледовитого океана [Генетическая изменчивость ... , 2006; Засыпкин, 2012]. Первым эту гипотезу сформулировал Дж. Дэвис [Davies, 1958a], основываясь на сведениях по зоогеографии и палеонтологии ластоногих, а также с учётом примитивных физиологических адаптаций к холоду: из Арктики потомки настоящих тюленей перебрались в северную Атлантику, а потомки ушастых тюленей (и моржей) – в северную часть Тихого океана, где и продолжили эволюционировать. Не исключён и обратный маршрут: из североатлантического центра происхождения сначала последовало расселение Phocinae в Арктике, где произошла гляциоэвстатическая диверсификация с радиальным вторжением в северную часть Тихого океана, Каспийское море и оз. Байкал [Davies, 1958b]. Однако палеонтологических находок, под-

держивающих идею арктического происхождения ластоногих, нет [Deme'ge', Berta, Adam ... , 2003], да и сама гипотеза убедительно развенчана [Чапский, 1969]. Однако в любом случае, пока тюлени обитали в арктических морях, видообразование, разумеется, продолжалось, причём нередко в сходных условиях и продолжительное время, о чём свидетельствуют виды группы *Phoca*. Даже отдельные популяции кольчатой нерпы из разных морей (Белого, Карского, Охотского), довольно близкие морфологически, имеют генетические отличия [Sasaki, Numachi, Grachev, 2003].

Заметим, что недавняя находка фрагмента бедренной кости ископаемого древнего тюленя (*Praephoca bendullensis* nov.) противоречит всем гипотезам о центре возникновения настоящих тюленей (атлантической, тихоокеанской, арктической, паратетической). Возможно, зарождение тюленей происходило в южной части бассейна Северного моря, причём в эоцене (49–45 млн л. н.) в условиях тропического климата [Diedrich, 2011]. Кроме того, нужно понимать, что со временем многие ластоногие переместились из родных мест в более южные районы под влиянием климатических изменений (в основном в плейстоцене), и только некоторые виды позже вернулись [Harington, 2008]. Такие перемещения приводили к изоляции популяций в различных районах (морях), способствуя видообразованию. Ч. Харингтон принимает вариант «паратетической» гипотезы: тюлени *Phoca* произошли в Паратетисе, «когда два океана сошлись к западу от Уральских гор» (около 3 млн л. н.), *Phoca* оказались в Северном Ледовитом океане (предок каспийского тюленя остался на месте), а примерно 300 тыс. л. н. предок *Phoca sibirica* проник в «Байкальское море» из Арктики через ЛПО [Harington, 2008].

Заключение

Анализируя и резюмируя изложенные выше гипотезы, выдвинутые на основании данных палеонтологических находок и морфологии видов, а также результатов биохимических и молекулярно-генетических исследований, можно заключить, что однозначного ответа на вопрос о корнях происхождения байкальской нерпы (а значит, о путях и времени проникновения её предка в Байкал) мы до сих пор не имеем. Предковая форма байкальской нерпы могла обитать и в морях Северного Ледовитого океана (кольчатая нерпа), и в водоёмах Паратетиса (каспийская нерпа), и в морях Дальнего Востока (акиба или ларга). Однако нам представляется, что только «северная гипотеза проникновения» (из морей Северного Ледовитого океана) объясняет общие черты экологии байкальских и каспийских тюленей, в частности их общий пагофильный характер (прежде всего, размножение на льдах и бельковый волос щенков). Именно эту гипотезу мы поддерживаем, а в таком случае предковой формой байкальской нерпы следует признать северную кольчатую нерпу.

Вселение нерпы в Байкал было возможно в условиях «многоводности», под которыми мы понимаем наличие на обширных территориях, отделяющих Байкал от морей, чётко выраженных озёрно-речных систем с развитыми гидрологическими связями. Такие озёрные системы в виде ЛПО

долинного типа возникали на начальных стадиях оледенения перед ледниками в результате подпора Енисея, Нижней Тунгуски, Лены. На стадии дегляциации континентальных ледников ЛПО пополнялись тальми водами, становились полноводнее и обширнее, как и реки, их образующие. Вероятно, ЛПО служили рефугиумами для отдельных популяций (скоплений) кольчатой нерпы, что подразумевает их обитание в ЛПО какое-то время. Эти популяции оказывались в изоляции (полной или относительной), и дальнейшая их судьба могла быть троякой. Либо животные погибали по разным причинам (например, из-за спуска и осушения озёр), либо после исчезновения угрозы возвращались в северные моря (что вполне вероятно – арктические виды тюленей продолжают существовать), либо заселяли подходящий для обитания водоём (Байкал, Каспий, Онежское озеро). В них аллопатрическим путём продолжалось формирование новых видов. Вселение тюленей непосредственно в Байкал, вероятнее всего, происходило через Енисей и Ангару (при условии «раннего» срока появления современного стока) либо через систему р. Лены (по пути подпорные озёра – водотоки в бассейне Витима – водотоки в Баргузинской впадине).

Время появления предков нерпы в Байкале определяется поддержанным сценарием вселения. Миграция тюленей могла случиться в одну из ледниковых эпох, т. е. в плейстоценовое время. Время дивергенции «байкальской нерпы» от общего ствола согласно молекулярно-генетическим данным может находиться в интервале 4,5–2,61–1,79 млн л. н., однако с учётом геологических и палеоклиматических данных мы склоняемся к более поздним оценкам. Следует заметить, что, строго говоря, время начала дивергенции (начала возникновения и накопления различий) не равнозначно времени возникновения собственно байкальской нерпы, поскольку формирование нового вида началось лишь после вселения предковой формы в Байкал. Чтобы сузить временные рамки этого события, необходимо привлечь палеоклиматические сведения по Байкальскому региону и палео-гидрологические данные о впадине Байкала.

Список литературы

Аминокислотная последовательность миоглобина байкальской нерпы / Г. И. Барам, М. А. Грачев, Н. Г. Маликов, И. В. Назимов, В. В. Шемякин // Биоорганическая химия. 1991. Т. 17, № 9. С. 1166–1171.

Аристов А. А., Барышников Г. Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб. : ЗИН РАН. 2001. 560 с.

Асс М. Я. Эктопаразиты байкальского тюленя // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. 1935. Т. 6. С. 23–31.

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

Богданов Л. В., Пастухов В. Д. Новые данные к таксономическому положению байкальской нерпы *Phoca (Pusa) sibirica* Gmel. // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск : Наука, 1982. С. 7–11.

Генетическая изменчивость и межвидовые отношения трех видов настоящих тюленей подрода *Pusa*: охотоморской акибы *P. hispida*, байкальского *P. sibirica*, и каспийского *P. caspica* тюленей / М. Ю. Засыпкин, А. А. Примаков, А. Г. Лапинский, Л. Л. Соловенчук, А. И. Грачев, Е. А. Петров, Л. С. Хураськин, Н. А. Захарова // Морские мле-

копитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам IV Междунар. конф. Санкт-Петербург. СПб. : СММ, 2006. С. 210–213.

Геологическая история Баргузинской впадины в неоплейстоцене (Байкальская рифтовая зона) / Р. Ц. Будаев, В. Л. Коломиец, И. Н. Резанов, В. В. Савинова // Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны : докл. междунар. симп. Ростов н/Д : Изд-во ЮНЦ РАН, 2006. С. 32–36.

Гладенков А. Ю., Гладенков Ю. Б. Начало формирования межконтинентальных связей Пацифики и Арктики через Берингов пролив в неогене // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2004. Т. 12, № 2. С. 72–89.

Гончарова И. А., Щерба И. Г. Паратетис в конце раннего-среднего миоцена и его связи с окружающими бассейнами // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1997. Т. 5, № 3. С. 102–107.

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

Гросвальд М. Г. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания. М. : Наука, 2009. 152 с. (Материалы гляциол. исслед. ; № 106).

Гурова Л. А., Пастухов В. Д. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск : Наука, 1974. 184 с.

Делямуре С. Д., Попов В. Н., Михалев Е. С. Гельминтофауна байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск : Наука, 1982. С. 99–122.

Ещё раз к вопросу о четвертичном оледенении Прибайкалья и перспективах его решения / Е. Е. Кононов, Э. Ю. Осипов, Е. М. Инешин, И. В. Невзорова // Вестник ИрГТУ. 2008. № 3 (35). С. 162–167.

Засышкин М. Ю. Отражают ли оценки межвидовых генетических дистанций, полученные на основании электрофоретических исследований аллозимной изменчивости, реальные взаимоотношения между видами (на примере настоящих тюленей)? // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VI Междунар. конф. Калининград : Капрос, 2010. С. 220–224.

Засышкин М. Ю. Аллозимы как маркеры эволюционной истории отряда ластоногих Pinnipedia // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф. М. : Совет по морским млекопитающим, 2012. Т. 1. С. 266–269.

Земцов А. А. Палеогеографические загадки Приенисейского Заполярья // Вопросы географии Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1983. Вып. 14. С. 3–10.

Иванов Т. М. Байкальская нерпа (*Phoca sibirica* Gmelin), её биология и промысел // Известия Биолого-географического научно-исследовательского института при Восточно-Сибирском университете. 1938. Т. 8, вып. 1/2. С. 5–119.

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 : Изд-во СО РАН, 2001. 252 с.

Кожов М. М. Биология озера Байкал. М. : Изд-во АН СССР. 1962. 315 с.

Кононов Е. Е. О происхождении песчаных толщ Северного Прибайкалья // Вестник ИрГТУ. 2009. № 4 (40). С. 23–28.

Кононов Е. Е., Хлыстов О. М. О возрасте глубоководного Байкала // Известия Сибирского отделения. Секция наук о Земле РАН. Геология, разведка и разработка месторождений полезных ископаемых. 2017. Т. 40, № 4. С. 118–129.

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.

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

Геологическое и палеоокеанологическое значение псефитового материала из меловых-кайнозойских отложений приполюсной части хребта Ломоносова / А. А. Кры-

- лов, Е. А. Гусев, Е. С. Миролобова, А. А. Черных // Проблемы Арктики и Антарктики. 2018. Т. 64, № 2. С. 182–199. <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2018-64-2-182-199>
- Кузнецов Н. Т. Гидрография рек Монгольской Народной Республики. М. : Наука, 1959. 152 с.
- Кузьмин С. Б. Палеогеографические события Прибайкалья в позднем неоплейстоцене и голоцене // Географический вестник. 2017. № 4(43). С. 22–38. <https://doi.org/10.17072/2079-7877-2017-4-22-38>
- Ламакин В. В. К истории изучения байкальской нерпы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение: Биология. 1964. № 3. С. 142–149.
- Лимнология и палеолимнология Монголии // Биологические ресурсы и природные условия Монголии : тр. Совмест. рос.-монг. компл. биол. экспедиции РАН и АН Монголии. М. : ИД Типография, 2014. Т. 60. 391 с.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичное время и их влияние на бассейн Северного Ледовитого океана и его органический мир // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л. : Гидрометеиздат, 1970. С. 101–113.
- Маликов Н. Г., Грачев М. А., Мертвцов Н. П. Оценка времени дивергенции тюленей *Phoca vitulina*, *Phoca largha* и *Phoca sibirica* от общего предкового вида // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1997. Т. 33, № 2. С. 252–254.
- Мартинсон Г. Г. Следы исчезнувших озёр в Азии. М. : Наука, 1968. 120 с.
- 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. 40–61.
- Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 3. Ластоногие и зубатые киты / ред. В. Г. Гептнер, Н. П. Наумов. М. : Высш. шк., 1976. 718 с.
- Модели эволюции озерных бассейнов Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене / К. Г. Леви, А. И. Мирошниченко, Е. А. Козырева, А. В. Кадетова // Известия Иркутского государственного университета. Серия Геоархеология. Этнология. Антропология. 2015. Т. 11. С. 55–85.
- Мозговой А. А., Рыжиков К. М. Вопрос о происхождении байкальского тюленя в свете гельминтологической науки // Доклады АН СССР. 1950. Т. 77, № 5. С. 997–999.
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и северной Азии). Т. 3. М. ; Л. : Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1935. 752 с.
- Осадчий С. С. Следы максимальной трансгрессии Байкала // География и природные ресурсы. 1995. № 1. С. 179–189.
- Пастухов В. Д. Краниометрическая характеристика байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmel., *Pinnipedia*, *Mammalia*) // Зоологический журнал. 1969. Т. 48, № 5. С. 722–733.
- Пастухов В. Д. Нерпа. Проблемы Байкала // Труды Лимнологического института СО АН СССР. Новосибирск : Наука, 1978. Т. 16 (36). С. 251–258.
- Пастухов В. Д. Нерпа Байкала. Новосибирск : Наука, 1993. 272 с.
- Пирожников П. Л. К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия // Доклады АН СССР. 1937. Т. 15, № 8. С. 513–516.
- Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 5. Нырательное поведение и экология питания / Е. А. Петров, В. Г. Сиделева, Б. Стюарт, Н. Г. Мельник // Сибирский биологический журнал. 1993. № 6. С. 32–41.
- Результаты бурения первой скважины на озере Байкал в районе Бугульдейской перемычки / Д. Вильямс, М. Грачев, Т. Каваи, С. Колман, М. Кузьмин, Н. Логачев, П. Херн, Ш. Хорие, В. Антипин // Геология и геофизика. 1995. Т. 36, № 2. С. 3–32.
- Сасаки Х., Петров Е., Нумачи К. Малая генетическая вариабельность генома митохондриальной ДНК байкальской нерпы *Phoca sibirica* // Байкал – природная лаборатория для исследования изменений окружающей среды и климата : тез. докл. Междунар. совещания. Иркутск, 1994. Вып. 5. С. 66.
- Свиточ А. А., Талденкова Е. Е. Новейшая история Берингова пролива // Океанология. 1994. Т. 34, № 3. С. 439–443.

Тимошенко Ю. К. Морфоэкологическая характеристика каспийского тюленя и вопросы рационального использования его запасов : автореф. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 19 с.

Чапский К. К. К вопросу об истории формирования каспийского и байкальского тюленей // Труды Зоологического института АН СССР. 1955. Т. 17. С. 200–216.

Чапский К. К. Таксономия тюленей рода *Phoca sensu stricto* в свете современных краниологических данных // Морские млекопитающие. М. : Наука, 1969. С. 294–304.

Чапский К. К. Концепция арктического происхождения ластоногих и другие пути решения этой проблемы // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л. : Гидрометеоиздат, 1970. С. 166–173.

Фаунистические обмены между бассейнами Северного ледовитого океана и Каспия: история и современные процессы / А. А. Махров, М. В. Винарский, М. Ю. Гофоров, Г. А. Дворянкин, А. П. Новоселов, И. Н. Болотов // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 10. С. 1124–1139. <https://doi.org/10.31857/S0044513420100116>

Юрахно М. В. Эволюционное распространение предков настоящих тюленей в пределах Голарктики (гельминтологические доказательства) // Морские млекопитающие Голарктики : материалы междунар. конф. Архангельск, 2000. С. 443–446.

Юрахно М. В. О возможности использования гельминтологических данных при выяснении генезиса, филогении, систематики и зоогеографии ластоногих // Морские млекопитающие Голарктики : тез. докл. II Междунар. конф. Байкал, Россия 10–15 сент. 2002 г. М. : КМК, 2002. С. 289–290.

A molecular view of pinniped relationships with particular emphasis on the true seals / Ú. Árnason, K. Bodin, A. Gullberg, C. Ledje, S. Mouch // J. Mol. Evol. 1995. Vol. 40, N 1. P. 78–85. <https://doi.org/10.1007/BF00166598>

Age composition, growth and skull morphology of three species in the subgenus *Pusa* (*Pusa sibirica*, *Phoca caspica* and *Phoca hispida*) / Y. Koyama, M. Amano, N. Miyazaki, E. Petrov, L. Khuraskin, S. Belikov, A. Boltunov // Animal Community, Environment and Phylogeny in Lake Baikal / ed. by N. Miyazaki. Tokyo : Univ. of Tokyo, 1997. P. 79–90.

Ashley G. M. Glaciolacustrine environments // Modern and Past Glacial Environments / ed. J. Menzies. Oxford ; Boston : Butterworth-Heinemann, 2002. P. 335–359. <https://doi.org/10.1016/B978-075064226-2/50014-3>

Berta A. Pinniped Evolution // Encyclopedia of Marine Mammals. 2009. P. 861–868. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00199-1>

Bininda-Emonds O. R., Gittleman J. L., Purvis A. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia) // Biol. Rev. 1999. Vol. 74, N 2. P. 143–175

Burns J. J., Fay F. H. Comparative morphology of the skull of the ribbon seal, *Histiophoca fasciata*, with remarks on systematics of Phocidae // J. Zool. Lond. 1970. Vol. 161. P. 363–394.

Carrivick J. L., Tweed F. S. Proglacial lakes: character, behaviour and geological importance // Quat. Sci. Rev. 2013. Vol. 78. P. 34–52. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.07.028>

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-Sci. Rev. 2018. Vol. 177. P. 76–113. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.11.011>

Davies J. L. The Pinnipedia: an essay in zoogeography // Geogr. Rev. 1958a. Vol. 48. P. 474–493. <https://doi.org/10.2307/211670>

Davies J. L. Pleistocene geography and the distribution of northern pinnipeds // Ecology. 1958b. Vol. 39, N 1. P. 97–113. <https://doi.org/10.2307/1929971>

Deméré T. A., Berta A., Adam P. J. Chapter 3. Pinnipedimorph Evolutionary Biogeography // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 2003. Vol. 279. P. 32–76. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2003\)279<0032:C>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2003)279<0032:C>2.0.CO;2)

Diedrich C. The world's oldest fossil seal record // Nat. Sci. 2011. Vol. 3, N 11. P. 914–920. <https://doi.org/10.4236/ns.2011.311117>

Fulton T. L., Strobeck C. Multiple markers and multiple individuals refine true seal phylogeny and bring molecules and morphology back in line // Proc. R. Soc. B. 2010. Vol. 277. P. 1065–1070. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2009.1783>

Georgi I. G. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. Bd. 1. St. Petersburg. : Kaysarl. Academie der Wissenschaften, 1775. 506 s.

Goodman S. J. Patterns of extensive genetic differentiation and variation among European harbor seals (*Phoca vitulina vitulina*) revealed using microsatellite DNA polymorphisms. Mol. Biol. Evol. 1998. Vol. 15, N 2. P. 104–118. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025907>

Grigorescu D. Paratethyan seals. Syst. Zool. 1976. Vol. 24, N 4. P. 407–419. <https://doi.org/10.2307/2412514>

Harington C. R. The evolution of arctic marine mammals // Ecol. Appl. 2008. Vol. 18, Is. 2. P. 23–40. <https://doi.org/10.1890/06-0624.1>

Hoernes R. Die Fauna des Baikalsees und ihre reliktennatur // Biol. Cbl. Leipzig, 1897. Bd. 17, N 18. S. 657–664.

Huge Ice-age lakes in Russia / J. Mangerud, V. Astakhov, M. Jakobsson, J. Svendsen // J. Quart. Sci. 2001. Vol. 16, N 8. P. 773–777. <https://doi.org/10.1002/jqs.661>

Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation / J. Mangerud, M. Jakobsson, H. Alexanderson, V. Astakhov, G. K. C. Clarke, M. Henriksen, C. Hjort, G. Krinner, Ju.-P. Lunkk, P. Moller, A. Murray, O. Nikolskaya, M. Saarnisto, J. I. Svendsen // Quat. Sci. Rev. 2004. Vol. 23, Is. 11–13. P. 1313–1332. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.12.009>

Koretsky I. A. Morphology and systematics of Miocene Phocinae (Mammalia: Carnivora) from Paratethys and the North Atlantic region // Geologica Hungarica, Series Paleontologica. Vol. 54. Budapest : Geol. Inst. of Hungary, 2001. 109 p.

Koretsky I. A., Barnes L. G., Rahmat S. J. Re-evaluation of morphological characters questions current views of Pinniped origins // Vestnik zoologii. 2016. Vol. 50, N 4. P. 327–354.

Low genetic variability of mitochondrial DNA genome in Baikal seal, *Phoca (Pusa) sibirica* / K. Numachi, H. Sasaki, E. Petrov, A. M. Grachev // Studies on the animal community, phylogeny and environments in Lake Baikal. 1994. Vol. 120. P. 17–24.

Marinkovich L. Jr. Central American paleogeography controlled Pliocene Arctic Ocean molluscan migrations // Geology. 2000. Vol. 28, N 6. P. 551–554. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2000\)28<551:CAPCPA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2000)28<551:CAPCPA>2.0.CO;2)

Mats V. D. The structure and development of the Baikal rift depression // Earth-Sci. Rev. 1993. Vol. 34, Is. 2. P. 81–118. [https://doi.org/10.1016/0012-8252\(93\)90028-6](https://doi.org/10.1016/0012-8252(93)90028-6)

McLaren I. A. On the origin of the Caspian and Baical seals and paleoclimatological // Amer. J. Sci. 1960. Vol. 258. N 1. P. 47–65. <https://doi.org/10.2475/ajs.258.1.47>

Morphometric comparison of skulls of seals of the subgenus *Pusa* / M. Amano, Y. Koyama, E. A. Petrov, A. Hayano, N. Miyazaki // Lake Baikal. A Mirror in Time and Space for Understanding Global Change Processes / K. Minoura (ed.). Chapter 28. Amsterdam : Elsevier Science BV, 2000. P. 315–323. <https://doi.org/10.1016/B978-044450434-0/50029-9>

de Muizon C. Phocid phylogeny and dispersal // Ann. S. Afr. Mus. 1982. Vol. 28. P. 175–213.

Pallas P. S. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches. Dritter Theil, 1772 und 1773. St. Petersburg. 1776. Bd 3. 245 s.

Palo J. U., Väinölä R. The enigma of the landlocked Baikal and Caspian seals addressed through phylogeny of phocine mitochondrial sequences // Biol. J. Linn. Soc. 2006. Vol. 88, N 1. P. 61–72. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00607.x>

Phylogeny and divergence of the pinnipeds (Carnivora: Mammalia) assessed using a mtDNA dataset / J. W. Higdson, O. R. P. Bininda-Emonds, R. M. D. Beck, S. H. Ferguson // BMC Evol. Biol. 2007. Vol. 7. Art. N 216. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-216>

Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal / U. Arnason, A. A. Gullberg, J. M. Kullberg, N. Lehman, E. A. Petrov, R. Väinölä // Molec. Phylog. Evol. 2006. Vol. 41, N 2. P. 345–355. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.05.022>

Ray C. E. Geography of Phocid Evolution // Syst. Zool. 1976. Vol. 25, N 4. P. 391–406. <https://doi.org/10.2307/2412513>

Repenning C. A., Ray C. E., Grigorescu D. Pinniped biogeography // Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment / J. Gray, A. J. Boucot (eds.). Oregon St. Univ. Press, 1979. P. 357–369.

Sasaki H., Numachi K. The origin and genetic relationships of Baikal seal elucidated by restriction analysis of mitochondrial DNA // Animal Community, Environment and Phylogeny in Lake Baikal / N. Miyazaki (ed.). Tokyo : Univ. Tokyo Publ., 1994. P. 91–105.

Sasaki H., Numachi K., Grachev M. A. The origin and genetic relationships of the Baikal seal, *Phoca sibirica*, by restriction analysis of mitochondrial DNA // Zool. Sci. 2003. Vol. 20. P. 1417–1422. <https://doi.org/10.2108/zsj.20.1417>

Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica* / B. Stewart, E. Petrov, E. Baranov, A. Timonin, M. Ivanov // Mar. Mam. Sci. 1997. Vol. 12, N 4, P. 528–542. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1996.tb00065.x>

Valenzuela-Toro A. M., Pyenson N. D. What do we know about the fossil record of pinnipeds? A historiographical investigation. R. Soc. Open Sci. 2019. Vol. 6, N 11. 191394. <https://doi.org/10.1098/rsos.191394>

Zubakov V. A. History and causes of variations in the Caspian Sea level in the Miocene, 7.1-1.95 million years ago // Water Res. 2001. Vol. 28. P. 249–256. <https://doi.org/10.1023/A:1010440421772>

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

E. A. Petrov, A. B. Kupchinsky

Baikal Museum SB RAS, Listvyanka Settl., Russian Federation

Abstract. In communication 1, an attempt was made to link the literature data available today on the phylogenetic position of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) Among the true northern seals (Phocina), the place and time of the origin of its ancestors. Hypotheses about possible ways of penetration of the ancestral form into the lake are critically discussed. Baikal from different sea basins and at different geological times. It is concluded that there is no unequivocal answer to the question about the roots of the Baikal seal (and, therefore, about the ways and time of penetration of its ancestor into Baikal). The ancestral form of the Baikal seal could live in the seas of the Arctic Ocean (Ringed seal *Pusa hispida*), and in the reservoirs of Paratethys (Caspian seal *Pusa caspica*), and in the seas of the Far East (*Pusa hispida*/akiba or *Phoca largha*). The hypothesis about the relationship of the seal with the ringed seal (*Pusa hispida* Schreber) is supported and a conclusion is made about the greater probability of the migration of the seal ancestors to Lake Baikal from the Arctic Seas (not earlier than the Pleistocene) using periglacial lakes as intermediate refugia from the advancing ice. The ancestors of the Baikal seal must have had ready-made adaptation mechanisms to the ice conditions of their habitat, which it retained even when living in intermediate reservoirs along the migration routes. It is assumed that the initial number of animals that ended up in Baikal was small (several thousand individuals), and the further evolution of the species took place in an allopatric way. By the time the ancestors of the Baikal seal settled in Baikal, the lake was already a deep-water and cold-water vast reservoir, which it became not earlier than the Pleistocene. The invasion directly into Baikal could have occurred either through the Angara-Yenisei system (subject to an "early" scenario for the emergence of the modern

drain), or through the system of the Lena River on glacial lakes in the Vitim River basin and along the Barguzin depression (along the river or bay).

Keywords: Baikal seal, origin, migration.

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. 1. Introduction of the Baikal Seal in the Lake Baikal: Family Ties, Time and Migration. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2021, vol. 38, pp. 103-134. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.103> (in Russian)

References

Baram G.I., Grachev M.A., Malikov N.G., Nazimov I.V., Shemyakin V.V. Aminokislottaya posledovatel'nost' mioglobina baykalskoy nerpy [Amino acid sequence of myoglobin of the Baikal seal]. *Russ. J. Bioorg. Chem.*, 1991, vol. 17, no. 9, pp. 1166-1171. (in Russian)

Aristov A.A., Baryshnikov G.F. *Mlekopitayushchiye fauny Rossii i sopredelnykh territoriy. Khishchnyye i lastonogiye* [Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Predatory and pinnipeds]. St. Petersburg, Zool. Inst. RAS Publ., 2001, 560 p. (in Russian)

Ass M.Ya. Ektoparazity baykalskogo tyuleny [Ectoparasites of the Baikal seal]. *Trudy Baykalskoy limnolog. stantsii AN SSSR* [Proc. Baikal Limnology. Station AS USSR], 1935, vol. 6, pp. 23-31. (in Russian)

Berg L.S. *Ryby presnykh vod SSSR i sopredelnykh stran, Ch. 3* [Freshwater fishes of the USSR and neighboring countries, Part 3]. Moscow, St. Petersburg, AS USSR Publ., 1949, pp. 929-1383. (in Russian)

Bogdanov L.V., Pastukhov V.D. Novyye dannyye k taksonomicheskomu polozheniyu baykal'skoy nerpy *Phoca (Pusa) sibirica* Gmel [New data on the taxonomic position of the Baikal seal *Phoca (Pusa) sibirica* Gmel.]. *Morfofiziologicheskiye i ekologicheskiye issledovaniya baykalskoy nerpy* [Morphophysiological and ecological studies of the Baikal seal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1982, pp. 7-11. (in Russian)

Zasyupkin M.Yu., Primak A.A., Lapinsky A.G., Solovenchuk L.L., Grachev A.I., Petrov E.A., Khuras'kin L.S., Zakharova N.A. Geneticheskaya izmenchivost' i mezhdovidnye otnosheniya trekh vidov nastoyashchikh tyulenei podroda *Pusa*: okhotomorskoi akiby *P. hispida*, baykalskogo *P. sibirica*, i kaspiskogo *P. caspica* tyulenei [Genetic variability and interspecies relationships of three seal species of *Pusa* subgenus: Ringed seal *P. hispida*, Baikal seal *P. sibirica*, and Caspian seal, *P. caspica*]. *Morskie mlekopitayushchie Golarktiki* [Marine mammals of the Holarctic]. Proc. of 4th Int. Conf. St. Petersburg, Russia. St. Petersburg, 2006, pp. 210-213. (in Russian)

Budaev R.Ts., Kolomiets V.L., Rezanov I.N., Savinova V.V. Geologicheskaya istoriya Barguzinskoy vpadiny v neopleystotsene (Baykalskaya riftovaya zona) [Geological history of the Barguzin depression in the Neopleistocene (Baikal rift zone)]. *Pozdnkeynozoyuskaya geologicheskaya istoriya severa aridnoy zony*. [Late Cenozoic geological history of the north of the arid zone]. Abstr. Int. Symp. Rostov-on-Don, Azov, Russia. Rostov-on-Don, SSC RAS Publ., 2006, pp. 32-36. (in Russian)

Gladenkov A.Yu., Gladenkov Yu.B. Nachalo formirovaniya mezhoceanicheskikh svyazey Patsifiki i Arktiki cherez Beringov proliv v neogene [The beginning of the formation of interoceanic connections between the Pacific and the Arctic through the Bering Strait in the Neogene]. *Stratigr. Geol. Correl.*, 2004, vol. 12, no. 2, pp. 72-89. (in Russian)

Goncharova I.A., Shcherba I.G. Paratetis v kontse rannego-srednem miotsene i yego svyazi s okruzhayushchimi basseynami [Paratethys at the end of the early-middle Miocene and its connection with the surrounding basins]. *Stratigr. Geol. Correl.*, 1997, vol. 5, no. 3, pp. 102-107. (in Russian)

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

Grosvald M.G. Oledeneniye Russkogo Severa i Severo-Vostoka v epokhu poslednego veli-kogo pokholodaniya [*Glaciation of the Russian North and Northeast during the last*

great cooling period]. Moscow, Nauka Publ., 2009, 152 p. (Materials of glaciological research ; no. 106) (in Russian)

Gurova L.A., Pastukhov V.D. *Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya pelagicheskikh ryb i nerpy Baikala* [Feeding and trophic relations of pelagic fishes and seals of Baikal Lake]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1974, 184 p.

Delyamure S.D., Popov V.N., Mikhalev E.S. Gel'mintofauna baykalskoy nerpy [Fauna of helminths of the Baikal seal]. *Morfofiziologicheskiye i ekologicheskiye issledovaniya baykalskoy nerpy* [Morphophysiological and ecological studies of the Baikal seal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1982, pp. 99-122. (in Russian)

Kononov E.E., Osipov E.Yu., Ineshin E.M., Nevzorova I.V. Yeshcho raz k voprosu o chetvertichnom oledeneni Pribaykal'ya i perspektivakh yego resheniya [Once again to the issue of the Quaternary glaciation of the Baikal region and the prospects for its solution]. *Bull. Irkutsk Techn. Univ.*, 2008, no. 3 (35), pp. 162-167. (in Russian)

Zasyupkin M.Yu. Otrazhayut li otsenki mezhdvidovykh geneticheskikh distantsiy, poluchen-nyye na osnovanii elektroforeticheskikh issledovaniy allozimnoy izmenchivosti, real'nyye vzaimootnosheniya mezhdvu vidami (na primere nastoyashchikh tyuleny)? [Do evaluations of interspecific genetic distances, derived from electrophoretic studies of allozymic variability really reflect relationships between species (by the example of true seals)?]. *Morskie mlekopitayushchie Golarktiki* [Marine mammals of the Holarctic]. Coll. of papers 6h Int. Conf. Kaliningrad, Russia. Kaliningrad, 2010, pp. 220-224. (in Russian)

Zasyupkin M.Yu. Allozimy kak markery evolyutsionnoy istorii otrjada lastonogikh Pinnipedia [Allozymes as markers of the evolutionary history of the Pinnipedia order of pinnipeds]. *Morskie mlekopitayushchie Golarktiki* [Marine mammals of the Holarctic: Coll. of papers 7 Int. Conf. Suzdal, Russia]. Moscow, 2012, pp. 266-269. (in Russian)

Zemtsov A.A. Paleogeograficheskiye zagadki Priyeniseyskogo Zapolyar'ya [Paleogeographic enigmas of the Yenisei Arctic]. *Voprosy geografii Sibiri* [Problems of geography of Siberia]. Tomsk, Tomsk St. Univ. Publ., 1983, is. 14, pp. 3-10. (in Russian)

Ivanov T.M. Baykalskaya nerpa (*Phoca sibirica* Gmelin), yeyo biologiya i promysel [Baikal seal (*Phoca sibirica* Gmelin), its biology and hunting]. *Izv. Biol.-geogr. nauchn.-issled. in-ta pri Vost.-Sib. un-te* [Bull. Biol.-Geogr. Inst. of East-Sib. Univ.]. Irkutsk, 1938, vol. 8, no. 1/2, pp. 5-119. (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 Baikal Rift Basin: Structure and Geological History]. Novosibirsk, SB RAS Publ., 2001, 252 p. (in Russian)

Kozhov M.M. *Biologiya ozera Baykal* [Biology of Lake Baikal]. Moscow, AS USSR Publ., 1962, 315 p. (in Russian)

Kononov E.E. O proiskhozhdenii peschanykh tolshch Severnogo Pribaykaliya [On the origin of sandy strata of the Northern Baikal region]. *Bull. Irkutsk St. Techn. Univ.*, 2009, no. 4 (40), pp. 23-28. (in Russian)

Kononov E.E., Khlystov O.M. O vozraste glubokovodnogo Baykala [On the age of deep-water Baikal]. *Izv. Sibirskogo otdeleniya. Sektsii nauk o Zemle RAN. Geologiya, razvedka i razrabotka mestorozhdeniy poleznykh iskopayemykh* [Bull. SB RAS. Sect. Earth Sci. Geology, exploration and development of mineral deposits]. 2017, vol. 40, no. 4, pp. 118-129. (in Russian)

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

Korzhuev S.S. *Morfostrukturnyy analiz rechnykh dolin i gidroenergeticheskoye stroitel'stvo* [Morphostructural analysis of river valleys and hydropower construction]. Moscow, Nauka Publ., 1977, 175 p. (in Russian)

Krylov A.A., Gusev E.A., Mirolyubova E.S., Chernykh A.A. Geologicheskoye i paleoceanologicheskoye znachenie psefitovogo materiala iz melovykh-kaynozoyiskikh otlozheniy pripolyusnoy chasti khrebtta Lomonosova [Geological and paleoceanological

significance of psephite from the cretaceous-cenozoic deposits from the near-pole part of the Lomonosov ridge]. *Problemy Arktiki i Antarktiki* [Problems of the Arctic and Antarctic]. 2018, vol. 64, no. 2, pp. 182-199. (in Russian). <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2018-64-2-182-199>

Kuznetsov N.T. *Gidrografiya rek Mongol'skoy Narodnoy Respubliki* [Hydrography of the rivers of Mongolia]. Moscow, Nauka Publ., 1959, 152 p. (in Russian)

Kuzmin S.B. Paleogeograficheskiye sobytiya Pribaykal'ya v pozdnem neopleystotsene i golotsene [Paleogeographic events of the Baikal region in the late Neopleistocene and Holocene]. *Geogr. Bull.*, 2017, no. 4 (43), pp. 22-38. (in Russian). <https://doi.org/10.17072/2079-7877-2017-4-22-38>

Lamakin V.V. K istorii izucheniya baykalskoy nerpy [On the history of the study of the Baikal seal]. *Byul. Mosk. ob-va ispytatelei prirody. Otd. Biol.* [Bull. Moscow Soc. Nat. Biol. Ser.], 1964, no. 3, pp. 142-149. (in Russian)

Limnologiya i paleolimnologiya Mongolii [Limnology and paleolimnology of Mongolia]. *Biologicheskie resursy i prirodnye usloviya Mongolii: trudy Sovmestnoi rossiiskomongolskoi kompleksnoi biologicheskoi ekspeditsii RAN i AN Mongolii* [Biological Resources and Natural Conditions of Mongolia: Proc. Joint Russian-Mongolian Complex Biol. Expedition of RAS and Mongolian AS. Vol. 60]. Moscow, Tipografia Publ., 2014, 391 p. (in Russian)

Lindberg G.U. Krupnyye kolebaniya urovnya okeana v chetvertichnoye vremya i ikh vliyaniye na basseyn Severnogo Ledovitogo okeana i yego organicheskiy mir [Large fluctuations in ocean level in the Quaternary and their impact on the Arctic Ocean basin and its organic world]. *Severnoy Ledovityy okean i yego poberezh'ye v kaynozoye* [The Arctic Ocean and its coast in the Cenozoic]. St. Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 1970, pp. 101-113. (in Russian)

Malikov N.G., Grachev M.A., Mertvetsov N.P. Otsenka vremeni divergentsii tyuleny Phoca vitulina, Phoca largha i Phoca sibirica ot obshchego predkovogo vida [Estimation of the divergence time of seals Phoca vitulina, Phoca largha and Phoca sibirica from a common ancestral species]. *J. Evol. Biochem. Physiol.*, 1997, vol. 33, no. 2, pp. 252-254. (in Russian)

Martinson G.G. *Sledy ischeznuvshikh ozer v Azii* [Traces of disappeared lakes in Asia]. Moscow, Nauka Publ., 1968, 120 p.

Mats V.D., Shcherbakov D.Yu., Efimova I. M. Pozdnemelovaya-kaynozoyeskaya istoriya Baykalskoy riftovoy vpadiny i formirovaniye unikalnogo bioraznoobraziya Baykala [Late Cretaceous-Cenozoic history of the Baikal rift depression and the formation of the unique biodiversity of Baikal]. *Stratigr. Geol. Correl.*, 2011, vol. 19, no. 4, pp. 40-61. (in Russian)

Mlekopitayushchiye Sovetskogo Soyuz T. 2. Ch. 3 Lastonogie i zubatye kity [Mammals of the Soviet Union. Vol. 2. Part 3. Pinnipeds and toothed whales]. V.G. Geptner, N. P. Naumov (eds.). Moscow, Vysshaya Shkola Publ., 1976, 718 p. (in Russian)

Levi K.G., Miroshnichenko A.I., Kozyreva E.A., Kadetova A.V. Modeli evolyutsii ozernykh basseynov Vostochnoy Sibiri v pozdnem pleystotsene i golotsene [Models of the Evolution of Lake Basins in Eastern Siberia in the Late Pleistocene and Holocene]. *The Bull. Irkutsk St. Univ. Ser. Geoarcheol. Ethnol. Anthropol.*, 2015, vol. 11, pp. 55-85. (in Russian)

Mozgovoy A.A., Ryzhikov K.M. Vopros o proiskhozhdenii baykalskogo tyuleny v svete gelmintologicheskoy nauki [The question of the origin of the Baikal seal in the light of helminthological science]. *Dokl. AS USSR* [Doklady Biol. Sci.], 1950, vol. 77, no. 5, pp. 997-999. (in Russian)

Ognev S.I. *Zveri SSSR i prilezhashchikh stran (zveri Vostochnoy Yevropy i severnoy Azii)* [Animals of the USSR and adjacent countries (animals of Eastern Europe and northern Asia). Vol. 3]. Moscow, St. Petersburg, Gos. Publ. of biol. and med. literature, 1935, 752 p. (in Russian)

Osadchii S.S. Sledy maksimalnoi transgressii Baikala [Traces of maximal transgression of Baikal Lake]. *Geogr. Nat. Resour.*, 1995, no. 1, pp. 179-189.

Pastukhov V.D. Kraniometricheskaya kharakteristika baykalskoy nerpy (Phoca sibirica Gmel., Pinnipedeia, Mammalia) [Cranio-metric characteristics of the Baikal seal (Phoca sibi-

ca Gmel., Pinnipedia, Mammalia)]. *Biol. Bull. AS USSR*, 1969, vol. 48, no. 5, pp. 722-733. (in Russian)

Pastukhov V.D. Nerpa. Problemy Baykala [Seal. Problems of Baikal Lake]. *Trudy Limnol. in-ta SO AN SSSR* [Proc. Limnol. Inst. SB AS USSR. Vol. 16 (36)]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1978, pp. 251-258. (in Russian)

Pastukhov V.D. *Nerpa Baykala* [Seal of Baikal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1993, 272 p. (in Russian)

Pirozhnikov P.L. K voprosu o proiskhozhdenii severnykh elementov v faune Kaspiya [On the question of the origin of northern elements in the fauna of the Caspian]. *Dokl. AS USSR* [Doklady Biol. Sci.], 1937, vol. 15, no. 8, pp. 513-516. (in Russian).

Petrov E.A., Sideleva V.G., Stewart B., Melnik N.G. Pitaniye baykalskoy nerpy: sostoyaniye problemy. 5. Nyryatelnoye povedeniye i ekologiya pitaniya [Feeding habit of the Baikal seal: the state of the problem. 5. Diving behavior and trophic ecology]. *Siberian Biol. J.*, 1993, no. 6, pp. 32-41. (in Russian)

Williams D., Grachev M., Kawai T., Colman S., Kuzmin M., Logachev N., Hern P., Horie Sh., Antipin V. Rezul'taty bureniya pervoy skvazhiny na ozere Baykal v rayone Buguldeyskoy peremychki [Results of drilling the first well on Lake Baikal in the area of the Buguldeyka bridge]. *Geology and Geophysics*, 1995, vol. 36, no. 2, pp. 3-32. (in Russian).

Sasaki Kh., Petrov E., Numachi K. Malaya geneticheskaya variabilnost' genoma mitokhondrial'nogo DNK baykal'skoy nerpy *Phoca sibirica* [Small genetic variability of the mitochondrial DNA genome of the Baikal seal *Phoca sibirica*]. *Baykal – prirodnyaya laboratoriya dlya issledovaniya izmeneniy okruzhayushchey sredy i klimata* [Baikal is a natural laboratory for studying environmental and climate changes: Abstr. Int. Summ., Irkutsk, Russia. Is. 5]. Irkutsk, 1994, p. 66. (in Russian).

Svitoch A.A., Taldenkova E.E. Noveyshaya istoriya Beringova proliva [Recent history of the Bering Strait]. *Oceanology*, 1994, vol. 34, no. 3, pp. 439-443. (in Russian)

Timoshenko Yu.K. *Morfoekologicheskaya kharakteristika kaspyskogo tyuleny i voprosy ratsional'nogo ispol'zovaniya yego zapasov* [Morpho-ecological characteristics of the Caspian seal and issues of rational use of its stocks: Candidate in Biology dissertation abstract]. St. Petersburg, Zool. Inst. AN SSSR, 1969, 19 p. (in Russian)

Chapsky K.K. K voprosu ob istorii formirovaniya kaspyskogo i baykalskogo tyuleny [On the history of the formation of the Caspian and Baikal seals]. *Trudy Zool. Inst. AS USSR*, 1955, vol. 17, pp. 200-216. (in Russian)

Chapsky K.K. Taksonomiya tyuleny roda *Phoca* sensu stricto v svete sovremennykh kranio-logicheskikh dannykh [Taxonomy of seals of the genus *Phoca* sensu stricto in the light of modern craniological data]. *Marine mammals*. Moscow, Nauka Publ., 1969, pp. 294-304. (in Russian)

Chapsky K.K. Kontseptsiya arkticheskogo proiskhozhdeniya lastonogikh i drugiye puti resheniya etoy problemy [The concept of the Arctic origin of pinnipeds and other ways of solving this problem]. *Severnyy Ledovityy okean i yego poberezh'ye v kaynozoye* [The Arctic Ocean and its coast in the Cenozoic]. St.-Petersb., Gidrometeoizdat Publ., 1970, pp. 166-173. (in Russian)

Makhrov A.A., Vinarsky M.V., Gofarov M.Yu., Dvoryankin G.A., Novoselov A.P., Bolotov I.N. Faunisticheskiye obmeny mezhdru basseynami Severnogo ledovitogo okeana i Kaspiya: istoriya i sovremennyye protsessy [Faunistic exchanges between the basins of the Arctic Ocean and the Caspian: history and modern processes]. *Zool. zhurn.*, 2020, vol. 99, no. 10, pp. 1124-1139. (in Russian) doi: 10.31857/S0044513420100116

Yurakhno M.V. Evolyutsionnoye rasprostraneniye predkov nastoyashchikh tyuleny v predelakh Golarktiki (gelmintologicheskkiye dokazatelstva) [Evolutionary distribution of the ancestors of true seals within the Holarctic (helminthological evidences)]. *Morskie mlekoopitayushchie Golarktiki* [Marine mammals of the Holarctic]. Coll. of papers 7th Int. Conf. Arkhangelsk, Russia. Moscow, 2000, pp. 443-446. (in Russian)

Yurakhno M.V. O vozmozhnosti ispolzovaniya gelmintologicheskikh dannykh pri vyasnenii genezisa, filogenii, sistematiki i zoogeografii lastonogikh [On the possibility of using helminthological data in the elucidation of the genesis, phylogeny, taxonomy and zoo-

geography of pinnipeds]. *Morskie mlekopitayushchie Golarktiki* [Marine mammals of the Holarctic]. Coll. of papers 2nd Int. Conf. Listvyanka, Russia. Moscow, KMK Publ., 2002, pp. 289-290. (in Russian)

Árnason Ú., Bodin K., Gullberg A., Ledje C., Mouch S. A molecular view of pinniped relationships with particular emphasis on the true seals. *J. Mol. Evol.*, 1995, vol. 40, no. 1, pp. 78-85. <https://doi.org/10.1007/BF00166598>

Koyama Y., Amano M., Miyazaki N., Petrov E., Khuraskin L., Belikov S., Boltunov A. Age composition, growth and skull morphology of three species in the subgenus *Pusa* (*Pusa sibirica*, *Phoca caspica* and *Phoca hispida*). *Animal Community, Environment and Phylogeny in Lake Baikal*. N. Miyazaki (ed.). Tokyo, Univ. Tokyo, 1997, pp. 79-90.

Ashley G.M., Glaciolacustrine environments. *Modern and Past Glacial Environments*. Menzies J. (ed.). Oxford, Boston, Butterworth-Heinemann, 2002, pp. 335-359. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00199-1>

Berta A. Pinniped Evolution. *Encyclopedia of Marine Mammals*, 2009, pp. 861-868. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00199-1>

Bininda-Emonds O.R., Gittleman J.L., Purvis A. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biol. Rev.*, 1999, vol. 74, no. 2, pp. 143-175.

Burns J.J., Fay F.H. Comparative morphology of the skull of the ribbon seal, *Histiophoca fasciata*, with remarks on systematics of Phocidae. *J. Zool. Lond.*, 1970, vol. 161, pp. 363-394.

Carrivick J.L., Tweed F.S. Proglacial lakes: character, behaviour and geological importance. *Quat. Sci. Rev.*, 2013, vol. 78, pp. 34-52. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.07.028>

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

Davies J.L. The Pinnipedia: an essay in zoogeography. *Geogr. Rev.*, 1958, vol. 48, pp. 474-493. <https://doi.org/10.2307/211670>

Davies J.L. Pleistocene geography and the distribution of northern pinnipeds. *Ecology*, 1958b, vol. 39, no. 1, pp. 97-113. <https://doi.org/10.2307/1929971>

Deméré T.A., Berta A., Adam P.J. Chapter 3. Pinnipedimorph Evolutionary Biogeography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 2003, vol. 279, pp. 32-76. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2003\)279<0032:C>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2003)279<0032:C>2.0.CO;2)

Diedrich C. The world's oldest fossil seal record. *Nat. Sci.*, 2011, vol. 3, no. 11, pp. 914-920. <https://doi:10.4236/ns.2011.311117>

Fulton T.L., Strobeck C. Multiple markers and multiple individuals refine true seal phylogeny and bring molecules and morphology back in line. *Proc. R. Soc. B.*, 2010, vol. 277, pp. 1065-1070. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2009.1783>

Georgi I. G. *Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772*. Bd. 1. St. Petersburg, Kayserl. Academie der Wissenschaften, 1775, 506 p.

Goodman S. J. Patterns of extensive genetic differentiation and variation among European harbor seals (*Phoca vitulina vitulina*) revealed using microsatellite DNA polymorphisms. *Mol. Biol. Evol.*, 1998, vol. 15, is. 2, pp. 104-118. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025907>

Grigorescu D. Paratethyan seals. *Syst. Zool.*, 1976, no. 25, pp. 407-419. <https://doi.org/10.2307/2412514>

Harington C. R. The evolution of arctic marine mammals. *Ecol. Appl.*, 2008, vol. 18, pp. 23-40. <https://doi.org/10.1890/06-0624.1>

Hoernes R. Die Fauna des Baikalsees und ihre reliktennatur. *Biol. Cbl.* Leipzig. 1897, Bd. 17, no. 18, pp. 657-664.

Mangerud J., Astakhov V., Jakobsson M., Svendsen J. Huge Ice-age lakes in Russia. *J. Quart. Sci.*, 2001, vol. 16, no. 8, pp. 773-777. <https://doi.org/10.1002/jqs.661>

Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G. K. C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lunkka Ju.-P., Moller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto M., Svendsen J. I. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation. *Quat. Sci. Rev.*, 2004, vol. 23, pp. 1313-1332. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.12.009>

Koretsky I.A. Morphology and systematics of Miocene Phocinae (Mammalia: Carnivora) from Paratethys and the North Atlantic region. *Geol. Hung., Ser. Paleontol. Vol. 54*. Budapest, Geol. Inst. of Hungary, 2001, 109 p.

Koretsky I.A., Barnes L.G., Rahmat S.J. Re-evaluation of morphological characters questions current views of Pinniped origins. *Vestnik zoologii.*, 2016, vol. 50, no. 4, pp. 327-354.

Numachi K., Sasaki H., Petrov E., Grachev A.M. Low genetic variability of mitochondrial DNA genome in Baikal seal, *Phoca (Pusa) sibirica*. *Studies on the animal community, phylogeny and environments in Lake Baikal*, 1994, vol. 120, pp. 17-24.

Marinkovich L.Jr. Central American paleogeography controlled Pliocene Arctic Ocean molluscan migrations. *Geology*, 2000, vol. 28, no. 6, pp. 551-554. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2000\)28<551:CAPCPA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2000)28<551:CAPCPA>2.0.CO;2)

Mats V.D. The structure and development of the Baikal rift depression. *Earth-Sci. Rev.*, 1993, vol. 34, is. 2, pp. 81-118. [https://doi.org/10.1016/0012-8252\(93\)90028-6](https://doi.org/10.1016/0012-8252(93)90028-6)

McLaren I.A. On the origin of the Caspian and Baikal seals and paleoclimatological. *Amer. J. Sci.*, 1960, no. 258, no. 1, pp. 47-65. <https://doi.org/10.2475/ajs.258.1.47>

Amano M., Koyama Y., Petrov E.A., Hayano A., Miyazaki N. Morphometric comparison of skulls of seals of the subgenus *Pusa*. *Lake Baikal. A Mirror in Time and Space for Understanding Global Change Processes*. Minoura K. (ed.). Chapter 28. Amsterdam, Elsevier Science BV, 2000, pp. 315-323. <https://doi.org/10.1016/B978-044450434-0/50029-9>

de Muizon C. Phocid phylogeny and dispersal. *Ann. S. Afr. Mus.*, 1982, vol. 28, pp. 175-213.

Pallas P.S. *Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches. Dritter Theil, 1772 und 1773*. St. Petersburg. 1776. Bd 3. 245 s.

Palo J.U., Väinölä R. The enigma of the landlocked Baikal and Caspian seals addressed through phylogeny of phocine mitochondrial sequences. *Biol. J. Linn. Soc.*, 2006, vol. 88, no 1, pp. 61-72. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00607.x>

Higdon J.W., Bininda-Emonds O.R.P., Beck R.M.D., Ferguson S.H. Phylogeny and divergence of the pinnipeds (Carnivora: Mammalia) assessed using a multigene dataset. *BMC Evol. Biol.*, 2007, vol. 7, 216. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-216>

Arnason U., Gullberg A.A., Kullberg J.M., Lehman N., Petrov E.A., Väinölä R. Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal. *Mol. Phylogen. Evol.*, 2006, vol. 41, no. 2, pp. 345-355. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.05.022>

Ray C.E. Geography of Phocid Evolution. *Syst. Zool.*, 1976, vol. 25, no 4, pp. 391-406. <https://doi.org/10.2307/2412513>

Repenning C.A., Ray C.E., Grigorescu D. Pinniped biogeography. *Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment*. Gray J., Boucot A. J. (eds.). Oregon St. Univ. Press, 1979, pp. 357-369.

Sasaki H., Numachi K. The origin and genetic relationships of Baikal seal elucidated by restriction analysis of mitochondrial DNA. *Animal Community, Environment and Phylogeny in Lake Baikal*. Miyazaki N. (ed.). Tokyo, Univ. Tokyo Publ., 1994, pp. 91-105.

Sasaki H., Numachi K., Grachev M.A. The origin and genetic relationships of the Baikal seal, *Phoca sibirica*, by restriction analysis of mitochondrial DNA. *Zool. Sci.*, 2003, vol. 20, pp. 1417-1422. <https://doi.org/10.2108/zsj.20.1417>

Stewart B., Petrov E., Baranov E., Timonin A., Ivanov M. Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica*. *Mar. Mam. Sci.*, 1997, vol. 12, is. 4, pp. 528-542. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1996.tb00065.x>

Valenzuela-Toro A.M., Pyenson N.D. What do we know about the fossil record of pinnipeds? A historiographical investigation. *R. Soc. Open Sci.*, 2019, vol. 6, no. 11, 191394. <https://doi.org/10.1098/rsos.191394>

Zubakov V.A. History and causes of variations in the Caspian Sea level in the Miopliocene, 7.1-1.95 million years ago. *Water Res.*, 2001, vol. 28. pp. 249-256. <https://doi.org/10.1023/A:1010440421772>

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

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

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

Дата поступления: 28.03.2021

Received: March, 28, 2021