

УДК 551.8.07(282.256.341)

## ПОЗДНЕМЕЛОВАЯ–КАЙНОЗОЙСКАЯ ИСТОРИЯ БАЙКАЛЬСКОЙ ВПАДИНЫ И ФОРМИРОВАНИЕ УНИКАЛЬНОГО БИОРАЗНООБРАЗИЯ БАЙКАЛА

© 2011 г. В. Д. Мац\*, Д. Ю. Щербаков\*\*, И. М. Ефимова\*\*\*

\* Carmiel, Israel

e-mail: matsvic@bezeqint.net

\*\* Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия

e-mail: ddysh@mail.ru

\*\*\* Институт земной коры СО РАН, Иркутск, Россия

e-mail: yefimova@crust.irk.ru

Поступила в редакцию 09.03.2010 г., получена после доработки 06.12.2010 г.

Рассмотрены эволюция водного населения Байкала и преобразования косных элементов его природы с позднего мела (70 млн. лет) до современности с целью установления их связей. Независимыми методами геологической и молекулярно-биологической хронологии выделены в общем совпадающие этапы геологического развития и биологической эволюции. Все элементы косной среды кардинально менялись по мере геологического развития. Ранние элементы уничтожались и формировались новые комплексы. Тем не менее в особых зонах сохранялись реликты – свидетели прежних обстановок. В итоге современный природный комплекс включает элементы разного возраста и разного генезиса. Подобно тому, как на современной Земле разным природным зонам свойственны различные биоценозы, этапам развития косных элементов природы региона также были свойственны различные фаунистические и флористические комплексы. По мере развития и вымирания одних видов, им на смену приходили другие. В итоге современный комплекс водного населения Байкала включает разновозрастные и экологически различные элементы. Возраст древнейших байкальских групп прослеживается до рубежа 70 млн. лет назад, но большая часть современного видового разнообразия озера начала формироваться 4–3 млн. лет назад, что соответствует моменту наиболее радикальных изменений косных элементов природы. Наконец, самые молодые организмы появились во временном интервале 1.8–0.15 млн. лет, что соответствует времени формирования ультраглубоководного озера и развития горных оледенений.

Хронологическое соответствие основных этапов развития косных и живых элементов природы свидетельствует об их связи. В статье рассмотрены конкретные преобразования косных элементов и возможные механизмы их воздействия на эволюционный процесс.

*Ключевые слова:* Байкал, поздний мел–кайнозой, палеогеография, молекулярная биология, косные и биотические факторы, биоразнообразие.

### ВВЕДЕНИЕ

Байкал – крупнейший внутриконтинентальный пресный водоем, расположенный в Центральной Азии (рис. 1). Он уникален по разнообразию форм жизни и геологических феноменов. Механизмы формирования байкальской биоты и роль в этом преобразований косных элементов природы уже более века находятся в центре внимания биологов и геологов. Со середины XVIII века, когда была создана Российская Императорская Академия наук, Байкальский регион стал предметом всестороннего изучения. Его уникальная природа и ее богатейший научно-информационный потенциал привлекают самых разных специалистов. В XX веке систематические исследования на Байкале проводили АН СССР (РАН) и

Иркутские университеты. Планомерное изучение региона выполнила Геологическая служба СССР. С 1989 г., со времени создания по инициативе академика М.А. Грачева Байкальского Международного центра экологических исследований (BICER), проводится мультидисциплинарное изучение. Получены обширные достоверные материалы о строении и развитии Байкальской впадины.

Высказывались различные представления о возрасте и происхождении байкальских гидробионтов. Л.С. Берг, Г.Ю. Верещагин, М.М. Кожов, В.В. Ламакин считали фауну древней, по преимуществу реликтовой. Согласно В.Ч. Дорогостайскому, фауна Байкала в основном молодая,

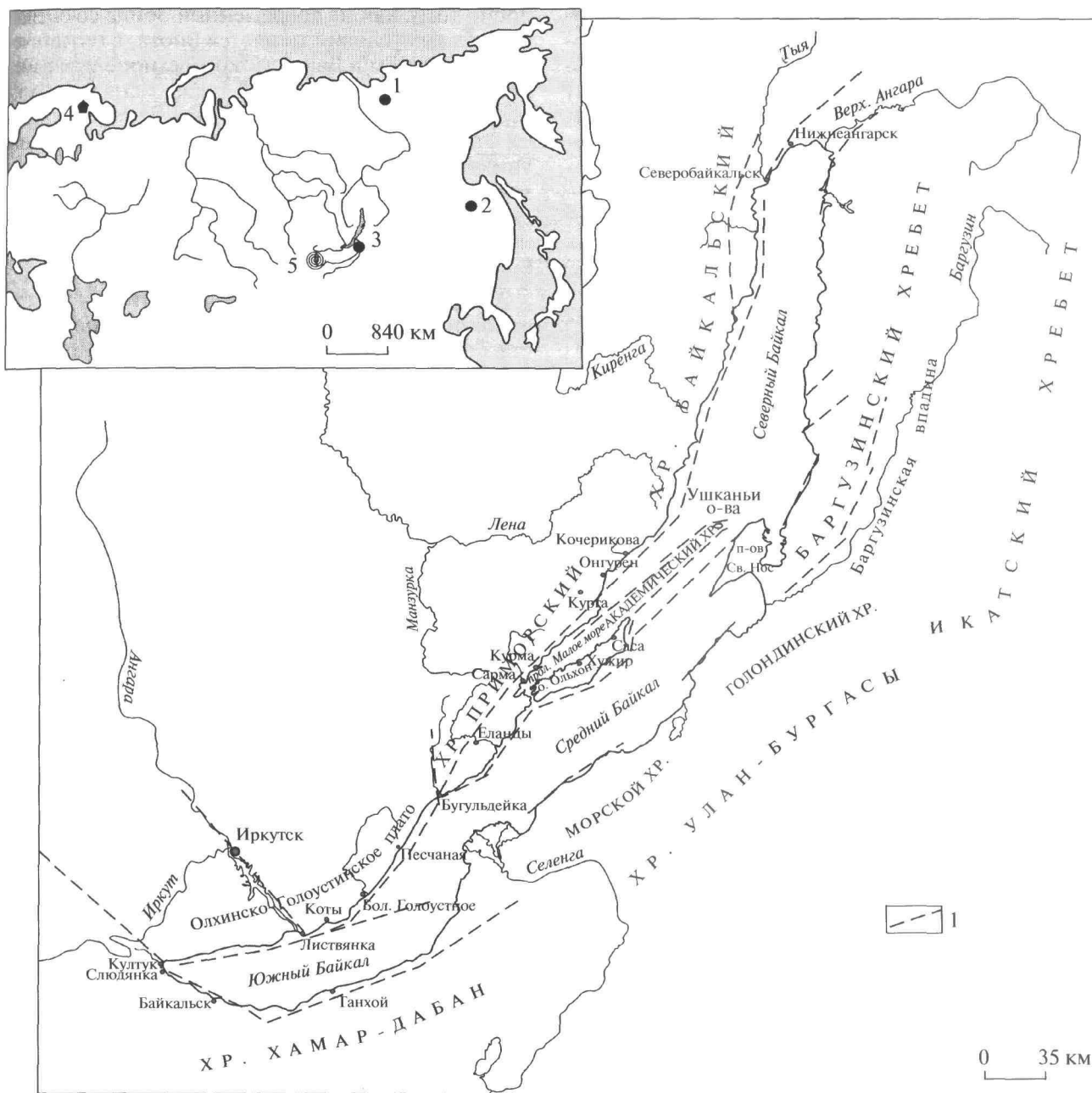


Рис. 1. Обзорная карта Байкальского региона.

1 – основные разломы. На врезке показано распространение малакофауны палеогена, близкой к современным моллюскам субтропических озер Южного Китая, Индокитая и олигоценовой малакофауне байкальских местонахождений: 1 – Северное Приверхоянье; 2 – юг Дальнего Востока; 3 – Юго-Восточное Прибайкалье (1–3 – по Мартинсон, 1998); 4 – Восточная Скандинавия, *Pallasea quadrispinosa* (по Vainola et al., 2000); 5 – оз. Хубсугул (Монголия), *Choa-nomphalus mongolicus* (по Papousheva et al., 2003).

ледниково-последникового. Близкие взгляды высказывали Д.Н. Талиев, Е.И. Лукин.

Среди геологов наибольший вклад в решение проблемы происхождения байкальской фауны внес В.В. Ламакин (1950). Он разделял взгляды Л.С. Берга о пресноводном происхождении и древнем возрасте фауны Байкала и подчеркивал

значение палеоклиматических и тектонических явлений в ее эволюции.

О.А. Тимошкин (2001, 2005) считает фауну Байкала молодой и видит глубокое противоречие между древностью Байкала, постулируемой геологами, и молодостью большинства форм. По его мнению, совпадения эволюционных и геологических событий не более чем случайность.

Согласно современным молекулярно-биологическим данным (Sherbakov, 1999), в составе современной фауны Байкала выделяются разновозрастные группы. Древнейшие группы происходят от предков, существовавших в позднем мелу—палеогене, 70–30 млн. лет назад. Реликты средневозрастных групп начали свою видовую радиацию в позднем олигоцене—раннем плиоцене, 30–3.5 млн. лет назад. Наиболее широко представлены молодые позднеплиоценовые—четвертичные элементы, общие предки которых заселили Байкал не более 3.5 млн. лет назад. Особо выделяются совсем молодые формы, дивергенция которых приходится на время формирования ультраглубоководного бассейна и эпохи оледенений. Это находится в соответствии с возрастом и преобразованиями косной составляющей природы Байкальского региона (Мац, 1987; Mats, 1993; Мац и др., 2001), включающей позднемеловые—палеогеновые (70–30 млн. лет) и неогеновые (30–3.5 млн. лет) реликты, а также активно развивающиеся с рубежа 3.5 млн. лет юные элементы, обусловившие современный облик природы Байкала, в том числе ультраглубоководную впадину озера. Значительное воздействие на косные элементы природы оказали плейстоценовые оледенения, которые периодически повторялись со времени 1.8–1.6 млн. лет назад.

Таким образом, диапазон взглядов на возраст и происхождение байкальской фауны чрезвычайно широк. Не подвергая сомнению роль биотических факторов эволюции, главное значение мы видим в чрезвычайной древности и многообразии процессов геологического развития Байкальского региона и водоемов Байкальской впадины и в обусловленных этим преобразованиях абиотических факторов природы, достигших удивительного разнообразия.

За 70-миллионный период позднемелового—кайнозойского развития косные элементы природы Байкальского рифта прошли через состояния, свойственные широтным зонам от субтропической (квазитропической (Синицын, 1967)) до умеренной и нивальной. За это же время преобразовались ландшафтно-высотные пояса от слабоприподнятого непленнизированного плато до низкогорий и приподнятых плато, а затем до альпинотипных и гольцовых средне-высокогорных ландшафтов. Значительные изменения претерпели и водные бассейны Байкальской впадины, превратившиеся в конце концов в современный ультраглубоководный Байкал. Преобразования природы определили изменения зоогеографических связей — от широкого обмена гидробионтов на огромных территориях до максимальной изоляции, способствовавшей формированию эндемиков.

Все эти преобразования сказались на водном населении бассейнов Байкальской впадины. По-

добно тому, как на современной Земле со сменой природных условий меняется биота, в геологическом прошлом в Байкальском регионе при изменении природных условий также менялся характер населения водных бассейнов. Из этого следует, что историю и механизмы формирования уникального биоразнообразия Байкала невозможно понять без учета длительного геологического развития этого региона, повлекшего за собой формирование бесконечно разнообразных биотопов.

Современное состояние геологической изученности Байкальского региона позволяет на достаточной надежной фактологической основе рассмотреть преобразования его природы, показать их конкретные формы и попытаться увязать с ними эволюцию гидробионтов. Это и составляет цель предлагаемой статьи.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Предлагаемая статья основана на материалах многолетних геологических исследований Байкальского региона. Фактические данные о геологии рассматриваемых отложений приведены в (Логачев и др., 1964; Логачев, 1974, 2005; Мац и др., 2001; Кузьмин и др., 2001; Мац, 2010; Mats, 1993; Mats et al., 2004 и многие другие).

В ходе геологических исследований проведено комплексное изучение опорных разрезов и всей территории Прибайкалья. Полевые сборы материалов сопровождались лабораторными анализами, общепринятыми в Геологической службе. В этих работах участвовали палеонтологи, палинологи, литологи, почвоведы, геофизики и другие специалисты. Результаты исследований опубликованы во многих работах (Мац и др., 1982, 2001; Попова, 1981; Покатилов, 1985; Попова и др., 1989 и др.). Опираясь на основополагающие обобщения Н.А. Флоренсова и Н.А. Логачева, разработана детальная стратиграфия кайнозоя Байкальского региона (таблица). Дано биостратиграфическое обоснование ее миоцен—эоплейстоценовой части, проведены литостратиграфические корреляции для выделения верхнемеловых—нижнеолигоценых отложений. Использованы также данные изотопного датирования и палеомагнитных измерений. Это позволило провести корреляцию местного разреза с Международной стратиграфической шкалой (МСШ) 2004 г. и дало геохронологическую основу для палеогеографических, палеотектонических и иных построений. Изучена литология всего разреза позднемеловых—кайнозойских отложений (гранулометрия, минералогия алевро-псаммитовых и глинистых фракций, валовый химический состав на основе силикатного анализа), результаты анализов сгруппированы по стратиграфическим подразделениям и тектоническим районам, статистически обработаны и сопоставлены с данными о составе зем-

Таблица. Схема стратиграфии верхнемеловых–кайнозойских отложений байкальского региона (Мац и др., 2001, с изменениями)

Общие стратиграфические подразделения, по МСШ 2004 г.		Млн. лет	ССК	РКГ	Корреляция местных стратиграфических подразделений	Северный Байкал (Приольхонье и др.)	
Четвертичная система	Неоплейстоцен	0.7	<i>Слоистый неформированный</i>	паняхихинский	Южный и Средний Байкал	Песчано-галечные отложения байкальских террас	
	Эоплейстоцен	1.80					
	Верхний плиоцен	3.6					
	Неоген	Нижний плиоцен	5.3	<i>Слоистый деформированный</i>	танхойский	Кора выветривания	<p>Нюртанская свита: озерные и пролювиальные пески, песчано-грубообломочные отложения, костные остатки мелких и крупных млекопитающих, раковины моллюсков, палинокомплексы, диатомеи; инверсия Брюнес-Матуэма в нижней части разреза, М 20 м</p> <p>Заглийские пески, суглинки; остатки мелких млекопитающих, М 5 м. Почвенно-лессовая толща; остатки мелких млекопитающих эоплейстоцена, М 4–6 м</p> <p>Харанцинская свита: субарзальные красноцветно-бурые и темно-бурые глины, синседиментные почвы, в верхней части криогенез, пролювиальные пески, щебнистые отложения; остатки млекопитающих позднего плиоцена, моллюсков; нижняя половина зоны Матуэма, внизу инверсия Гаусс-Матуэма, верху эпизод Олдуэй, М 12–15 м</p> <p>Красноцветные кора выветривания и палеопочвы</p> <p>Саянская свита: озерные глины, алевролиты, красноцветные пески, субарзальные красноцветные пески, суглинки, коравыветривания почвы; остатки млекопитающих позднего миоцена и раннего плиоцена, моллюсков, остракод, диатомовые, в основании базальный горизонт шебнисто-валунно-песчаных озерных отложений, М до 120 м</p> <p>Татайская свита: гилсоносные озерные и озерно-болотные монтмориллонитовые известковистые глины, пески, бурые угли также записованные; многочисленные остатки млекопитающих раннего и среднего миоцена, водоплавающие птицы, земноводные, рыбы, моллюски, диатомовые, спорово-пыльцевые комплексы, М до 20 м</p>
		Верхний миоцен	11.6				
		Средний миоцен	16.0				
		Нижний миоцен	23.0				
Палеоген	Верхний олигоцен	28.4	<i>Прозрачный</i>	камченский	Кора выветривания	<p>Монтмориллонитовая кора выветривания</p>	
	Нижний олигоцен	33.9					
	Эоцен	55.8					
	Палеоцен	61.7					
	Даний	65.5					
Мел	Маастрихт	70.6			Каолининовая кора выветривания	<p>Делювиальные, пролювиальные, озерные (крупного озера) красноцветные аргиллизированные глины тетит-гидрослюдистые, каолинитовые, фосфориты, алипты, остатки мелких млекопитающих раннего олигоцена, М до 25 м</p>	

Примечание. РКГ – региональный корреляционный горизонт; ССК – сейсмостратиграфические комплексы по (Хатчинсон и др., 1993); М – мощность.

ной коры, а также тектонических и климатических типов отложений. Выявлены статистически значимые различия в литологии разных типов отложений Байкальской впадины и их соответствие определенным группам климатических и тектонических типов (Мац и др., 2001).

Молекулярно-биологические исследования проведены по ныне живущим водным организмам. Палеонтологические объекты не изучались. Исследования дали хронологическую оценку эволюционных событий в развитии гидробионтов Байкала. Для молекулярно-филогенетического анализа беспозвоночных в основном использовались последовательности фолмеровского фрагмента митохондриального гена *Cox 1*, кодирующего первую субъединицу митохондриальной цитохром-оксидазы длиной примерно 600 пар оснований (в зависимости от таксономической группы). В меньшей степени использованы результаты сравнения нуклеотидных последовательностей другого митохондриального гена — *Cox 3* — и ядерного гена, кодирующего малую субъединицу рибосомальной РНК (SSU rRNA) (Sherbakov, 1999; Щербаков, 2003).

Молекулярно-филогенетический анализ проводился только в тех случаях, когда либо наборы последовательностей отличались от оригинальных, либо отличался метод построения эволюционных связей. Для этой цели применялся метод, реализованный в программе *mrBayes* (Huelsenbeck, Ronquist, 2001; Ronquist, Huelsenbeck, 2003). В качестве модели молекулярной эволюции применяли обобщенную модель с обратимым временем (GTR, 6 параметров) с гамма-коррекцией неравномерности скорости накопления замен. Значения параметров определяли по отдельности для каждого из трех положений кодона для белок-кодирующих генов. При построении филогенетических диаграмм следовали гипотезе, что накопление различий между сравниваемыми последовательностями происходит с примерно постоянной скоростью (гипотеза “молекулярных часов”) (рис. 2).

**Определение возрастов эволюционных событий.** Под “эволюционным событием” в рамках настоящей работы мы понимаем мутационное событие, породившее новый гаплотип; при этом либо сам гаплотип, либо его потомки не исчезли из генофонда до настоящего времени. После каждой мутации одна из линий потомков идентична по последовательности предку. По прошествии определенного времени предковое разнообразие “затухает”, и каждая из древних эволюционных линий окажется представленной, в лучшем случае, единственным вариантом нуклеотидной последовательности. Таким образом, из относительно недавних эволюционных событий только очень небольшая доля приходится на видообра-

зование. Однако ближе к корню дерева эта доля быстро увеличивается.

Хорошо известно, что скорость накопления нейтральных мутационных замен в локальных обстоятельствах может довольно резко отличаться от среднего значения (Фазалова и др., 2007). Поэтому использование мутационных расстояний между последовательностями, которые выделены из современных организмов, происходящих от одного древнего предка, для оценки времени, прошедшего после существования последнего, требует проверки гипотезы молекулярных часов в каждом случае.

Для целей настоящей работы применялся подход, позволяющий опереться на всю накопленную к сегодняшнему дню богатую информацию о прошлом Байкала. Использовались несколько методов датирования узлов дерева *a posteriori*, реализованных в программе *r8s* (Sanderson, 2003).

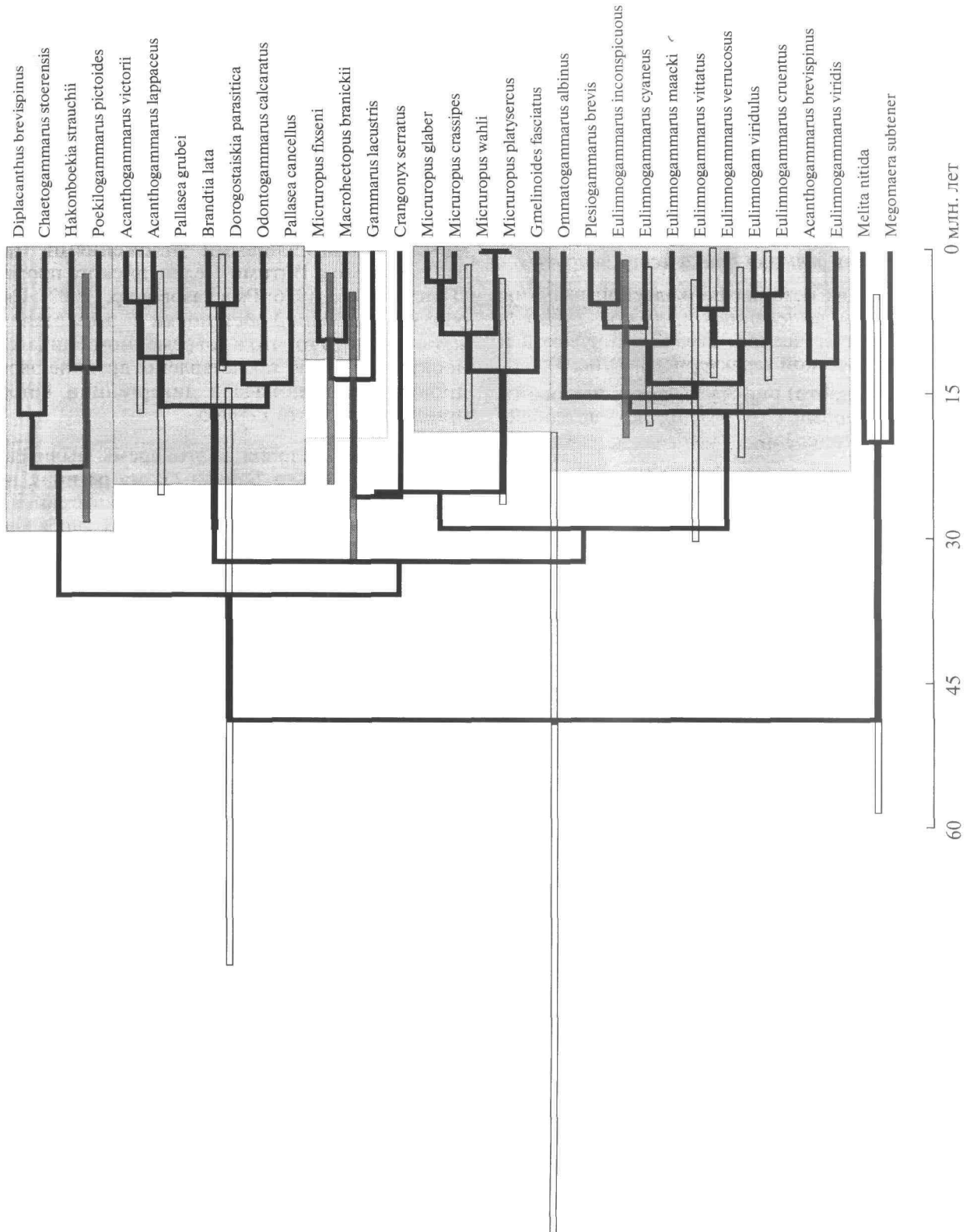
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Возраст водоемов Байкальской впадины*

Возраст преемственно развивавшихся озерных бассейнов в Байкальской впадине исчисляется с позднего мела, т.е. с рубежа порядка 70 млн. лет назад (Мац, 1987; Mats, 1993; Мац и др., 2001). Основа такого представления была заложена Н.А. Логачевым (Логачев, 1974). Вывод о древнем возрасте байкальских водоемов — 45–50 и 55–60 млн. лет — был также сделан Галазием и др. (1999) и Николаевым (1998) соответственно. Представление о 70-миллионолетнем развитии водоемов Байкальской впадины основано на присутствии в ее контуре и на прилегающей территории комплекса позднемеловых–палеогеновых отложений, в составе которых присутствуют осадки крупных озер (Мац и др., 2001). Подтверждением древнего возраста водоемов Байкальской впадины служит также установление мелового и более молодого возраста нефтематеринских толщ Байкала (Конторович и др., 2007).

О древнем возрасте преемственно развивающихся водоемов Байкальской впадины свидетельствуют и молекулярно-биологические данные о наличии среди современных гидробионтов форм, предки которых появились 70–30 млн. лет назад (Sherbakov, 1999; Щербаков, 2003; Огарков, 1999; Зубаков, 1999; Кайгородова, 2000).

Таким образом, полученные независимыми методами оценки возраста Байкальской впадины и первых существенных эволюционных событий, определивших в конечном итоге современное разнообразие байкальской биоты, согласуются друг с другом. Предположения о более древнем (палеозой; Суворов, Мишенькина, 2005) и более молодом (поздний олигоцен — 25–30 млн. лет, это наиболее распространенное представление) воз-



**Рис. 2.** Филогенетическое дерево байкальских амфипод.

Горизонтальные полосы в узлах дерева обозначают 95%-ные доверительные интервалы оценок времен дивергенции эволюционных линий. Байкальские ветви, вся эволюция которых проходила в пределах озера, выделены серым цветом.

расте Байкальской впадины и связанных с ней водоемов противоречат современным геологическим данным. Преобразования, которые за это время претерпели косные элементы природного комплекса, являются в конечном итоге важнейшим фактором формирования уникального биоразнообразия Байкала. Поэтому необходимо рассмотреть геологическую историю Байкальской впадины.

### *Геологическая история Байкальской впадины*

Геологическая история Байкальской впадины включает этапы, выделение которых основано на сочетании тектонической, стратиграфической и палеогеографической характеристик (рис. 3):

1. Ранний (прото) рифтовый поздне меловой—раннеолигоценовый (70–30 млн. лет) археобайкальский этап (рис. 3а).

2. Средний рифтовый раннеорогенный позднеолигоцен-раннеплиоценовый (30–3.5 млн. лет) протобайкальский этап, включающий два подэтапа (рис. 3б, 3в).

3. Современный рифтовый позднеорогенный позднеплиоцен-четвертичный (3.5 млн. лет—современность) палеобайкальский—байкальский этап, включающий три подэтапа (рис. 3г–3е).

**Археобайкальский этап (70–30 млн. лет).** Характеризовался условиями влажных субтропиков, резко ослабленной интенсивностью вертикальных тектонических движений и общим господством напряжений растяжения. Условия растяжения привели к зарождению Байкальского рифта в древней ослабленной зоне контакта Сибирской платформы и Центрально-Азиатского горно-складчатого пояса и к формированию пенеплена, покрытого мощной латеритной (во время эоценового климатического оптимума кайнозой) и каолинитовой корами выветривания. Этот этап рифтогенеза имел место до начала Индо-Евразийского столкновения. Пенепленизация прерывалась этапами активизации вертикальных движений, приводивших к формированию расчлененных склонов; и процесс выравнивания смещался на более низкие гипсометрические уровни.

В денудации господствовал плоскостной смыв продуктов выветривания, что обусловило накопление осадков мономиктового и мелкоземистого состава (формация коры выветривания), предельно бедных биогенными элементами. В то же время химический сток был обогащен этими элементами. В состав отложений входят продукты латеритного выветривания — бокситы, континентальные фосфориты, руды железа и марганца, высококремнистые продукты выветривания, а также существенно кварцевые песчано-галечные и каолинитовые глинистые отложения. По хими-

ко-минералогическому составу отложения соответствуют типичным для районов жарких влажных климатов (Мац и др., 2001; Mats et al., 2004). Все это свидетельствует об уникальности климата, палеотектоники и геохимии ландшафтов позднего мела—раннего олигоцена, не имевших аналогов в более поздние эпохи. Это позволило провести литостратиграфическую корреляцию отложений Байкальской впадины (Mats et al., 2004) с надежно датированными поздне меловыми—раннеолигоценовыми отложениями Предбайкальского и Витимо-Селенгинского прогибов (Павлов и др., 1976; Рассказов и др., 2007). Своеобразие природной обстановки на этом этапе может объяснить то, что в современном Байкале относительно слабо представлены древние эволюционные линии, начало дивергенции которых приходится на этот период.

Подобные условия в это время были свойственны не только Байкальскому региону, но и огромным площадям Евразии (Цеховский и др., 1996), что является отражением их глобального характера (Кинг, 1967; Николаев, 1984). На территории Азии отсутствовали крупные горные преграды (Кузьмин, Ярмолюк, 2006). Климатические и тектонические особенности рассматриваемого этапа привели к распространению в Азии, в том числе и в Байкальском регионе, а также далеко к северу от него, вплоть до Заполярья, теплолюбивых гидробионтов и растительных сообществ — эоценовых выходцев из южных зоо- и фитогеографических провинций (Мартинсон, 1998; Волкова, Кузьмина, 2005). Байкальская впадина входила в этот обширный регион, характеризовавшийся широкими зоо- и фитогеографическими связями и отсутствием условий для формирования эндемичных сообществ.

С этого этапа началось заселение теплых водоемов Байкальской впадины древнейшими элементами. Характер формировавшихся при этом осадков может свидетельствовать о длительном существовании относительно мелководных водоемов (рис. 3а) с высокой продуктивностью и очень стабильными экологическими условиями. Такое сочетание способствовало формированию высокого биоразнообразия и благоприятствовало процветанию высокоспециализированных видов, обреченных на исчезновение при резких изменениях окружающей среды. На этом этапе не отмечалось какого-либо экологического своеобразие водоемов в пределах современного Байкала, и, соответственно, эволюционные события, относящиеся к тому времени, нельзя считать собственно байкальскими. Однако важно подчеркнуть, что генетические следы этих событий (в отличие от палеонтологических) сохранились практически исключительно у байкальской фауны.

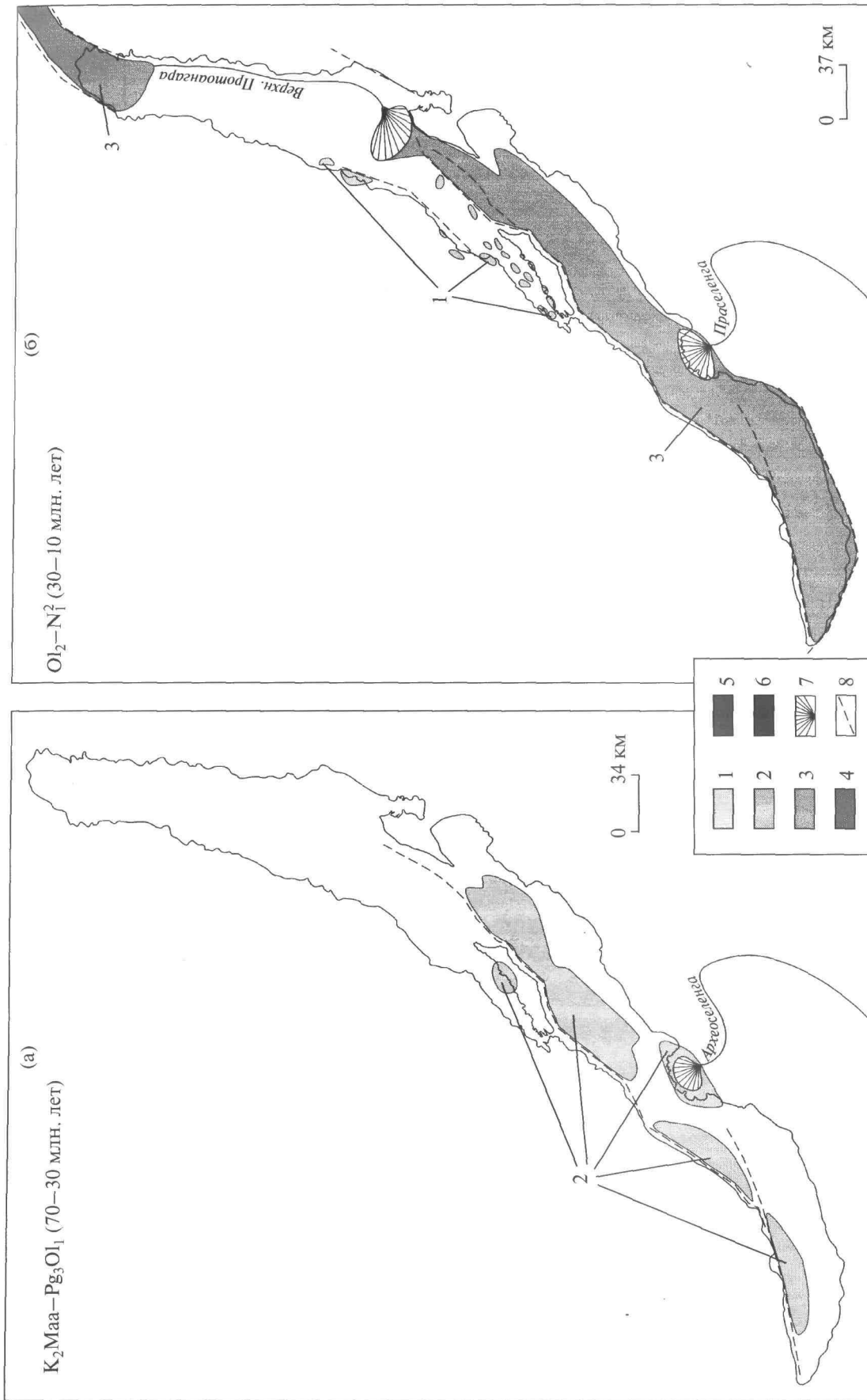


Рис. 3. Палеогеографический сценарий развития бассейнов Байкальской впадины.

1 – озера глубиной первые метры, местами переходящие в торфяные болота; 2–6 – озера глубиной до десятков метров, 3 – до первых сотен метров, 4 – до многих сотен метров, 5 – до 1000 м, 6 – более 1000 м, с максимумами до 1400–1600 (1642) м; 7 – дельты; 8 – основные разломы.  
 а – археобайкальский этап, маастрихт–ранний олигоцен; б – протобайкальский этап, ранний олигоцен–средний миоцен; в – протобайкальский этап, поздний подэтап, поздний миоцен–ранний плиоцен; г – палеобайкальский этап, ранний подэтап, поздний плиоцен; д – палеобайкальский–байкальский этап, средний подэтап, ранний–средний неоплейстоцен; е – палеобайкальский–байкальский этап, поздний подэтап, поздний неоплейстоцен–голоцен.



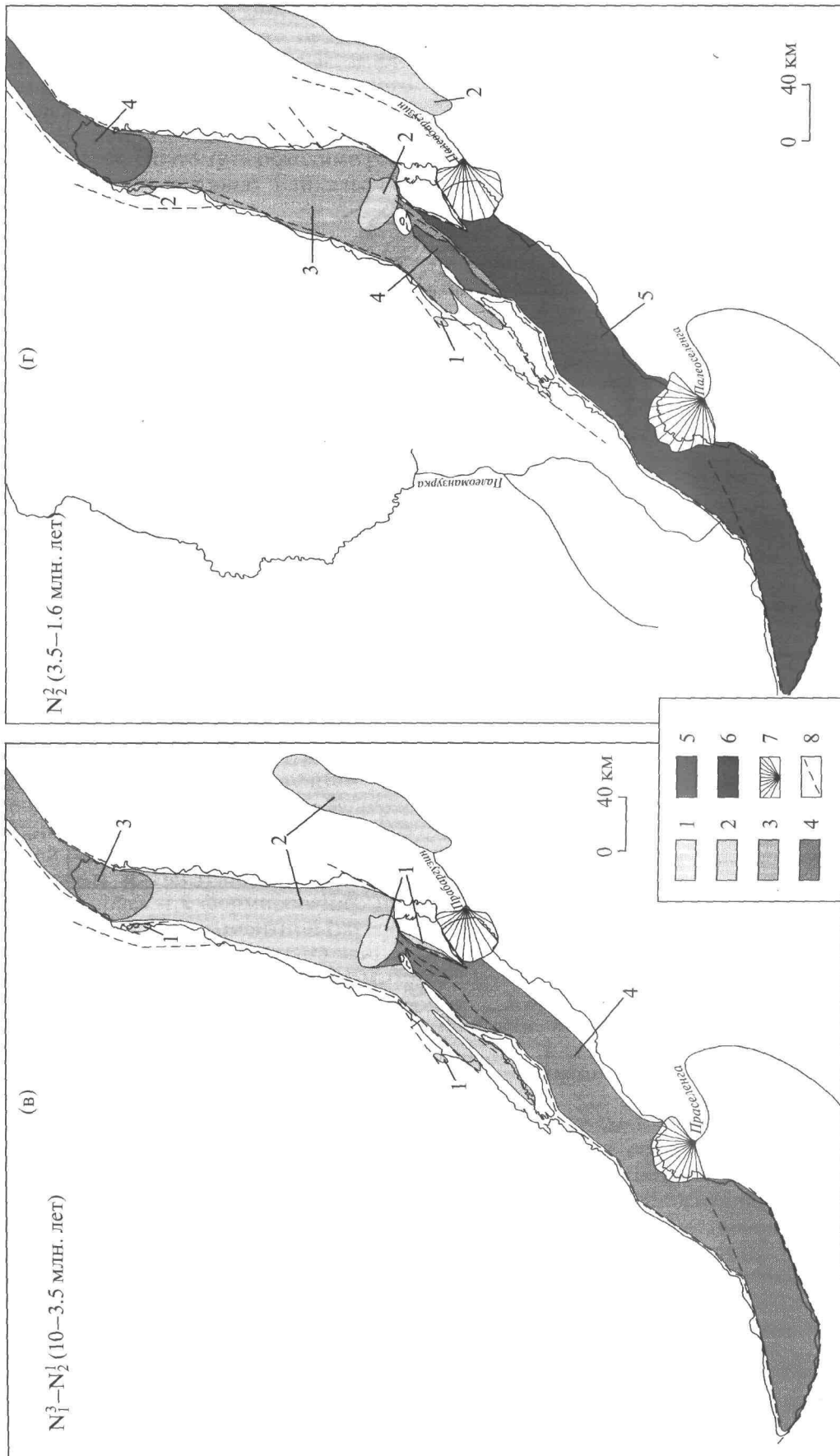


Рис. 3. Продолжение.

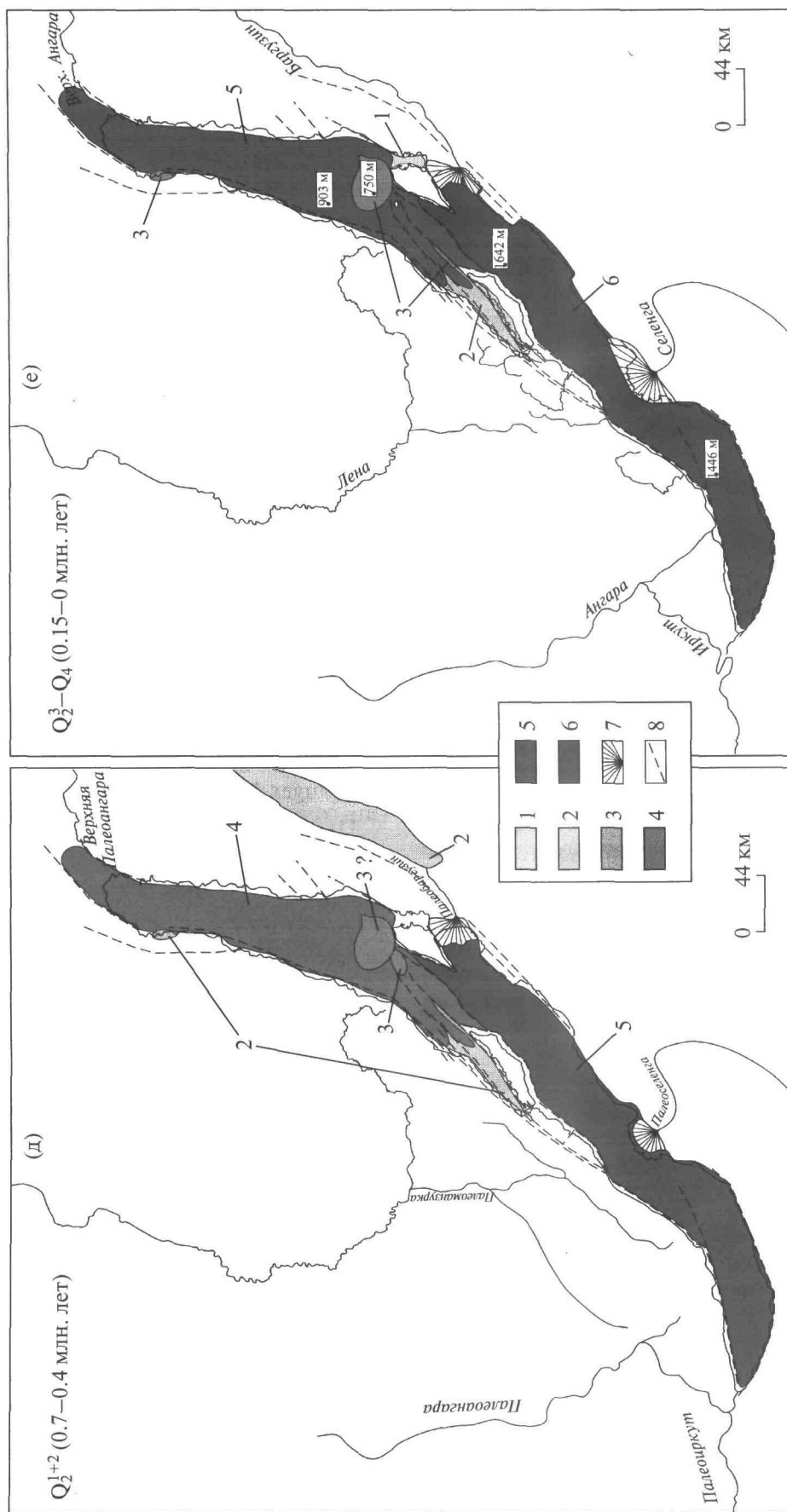


Рис. 3. Продолжение.

В контурах Южно-Среднебайкальской впадины существовали сравнительно крупные озерные бассейны (рис. 3а). В них накапливались глинистые каолиновые илы, а в краевых зонах — гравийники и мелкие галечники кварцевого состава. Наиболее полно эти отложения представлены в нижнем (прозрачном) сейсмостратиграфическом комплексе (ССК-1), установленном в донном разрезе Южно- и Среднебайкальской впадин (Хатчинсон и др., 1993). Фрагменты этого комплекса, вероятно, присутствуют в нижней части разреза Посольской банки (Богданов, Зоненшайн, 1991) и недавно обнаружены в дотанхойской части разреза на р. Половинка.

Северобайкальская впадина оставалась суходольной, в ее сейсмостратиграфическом разрезе отсутствуют соответствующие отложения (проторифтовый сейсмостратиграфический комплекс — ССК-1 (Хатчинсон и др., 1993)).

Согласно молекулярно-биологическим исследованиям, с археобайкальским этапом связано начало видовой радиации байкальских амфипод (71–34 млн. лет): расхождение предков двух основных линий *Micropodidae* Kamal'tynov, 1999 и пресноводных *Gammaridae*, включая *Acanthogammaridae* Kamal'tynov, 1999 и др. байкальские группы; расхождение *Baicaliidae* Klessin, 1880 с *Amnicolidae* Starobogatov et Sitnikova, 1983 и *Bythyniidae* Starobogatov et Sitnikova, 1983 (не позднее мела), расхождение общих предков байкалий и бенедиктиид (61–43 млн. лет) (рис. 2). С этим этапом также связаны почти все современные пресноводные виды полифелитичных родов *Gammarus* Sars, состоящего из более чем трех независимых ветвей, и *Microporus* Sow (70–30 млн. лет). Наиболее правдоподобная оценка времени начала дивергенции семейства аннелид *Lumbriculidae* составляет 30–28 млн. лет. В это время образовались три его основные ветви, представленные не только в Байкале, но и вне его (Кайгородова, 2000).

Время колонизации Байкала предками наиболее богатой видами кладой современных эндемичных амфипод — от 28 до 30 млн. лет, т.е. не позднее границы олигоцена и миоцена. При этом филогенетическое дерево байкальских амфипод свидетельствует о том, что амфиподная фауна непрерывно существовала на протяжении всей геологической истории Байкала (Sherbakov, 1999; Огарков, 1999; Зубаков, 1999; Macdonald et al., 2005).

Интересно в этой связи рассмотреть экологические предпочтения групп амфипод, разделившихся в древнейший период образования Байкальского рифта. Акантогаммариды — в основном холодолюбивые организмы, по сравнению с другими пресноводными амфиподами — исключительно разнообразны морфологически и пла-

стичны в отношении стратегии выживания. Часть из них пошла по пути увеличения размеров тела и выработки вооружения для защиты от хищников. Другая группа видов развивала скорости и способности пользоваться естественными укрытиями. Конечно, это не исчерпывает всего разнообразия стратегий акантогаммарид. Микруроподиды, в целом более теплолюбивые и однообразные организмы, лучше приспособлены к обитанию в более мелководных водоемах; и современное их генетическое разнообразие позволяет предположить древнюю ускоренную видовую радиацию, приходившуюся на этот период.

В целом именно во время образования Байкальского рифта появились предки амфипод, которые оказались приспособлены к обитанию в крупном пресноводном водоеме с очень сложно устроенной экосистемой. То обстоятельство, что аналогичные процессы происходили и в других группах организмов (у люмбрикулид, хирономид и, по-видимому, у моллюсков), впоследствии давших интенсивную радиацию в Байкале, позволяет объяснить взрыв биоразнообразия преобразованиями археобайкальской экосистемы вследствие начальных событий рифтогенеза и общих климатических и тектонических условий. Аналогичные гипотезы в настоящее время можно считать общепринятыми для объяснения видовой радиации цикловых рыб в Великих Африканских озерах, и в первую очередь в Танганьике (Salzburger, Mayer, 2004; Verheyen et al., 2003).

**Протобайкальский этап (30–3.5 млн. лет).** Его начало отмечено общим похолоданием, перерывом в осадконакоплении, усилением активности тектонических движений (тункинская фаза тектогенеза) и интенсификацией рифтогенеза, обусловленной напряжениями, вызванными Индо-Евразийским столкновением. Началось общее, пока еще незначительное поднятие окружающих пространств и углубление (до 400–500 м) озерных бассейнов. Это послужило толчком к зоогеографической изоляции Байкальской впадины и формированию эндемичного байкальского комплекса гидробионтов. Южно- и Среднебайкальская впадины объединились в единый водный бассейн.

В окружении Байкальской впадины формировалось средневысотное денудационное плато. Шло эрозионно-денудационное (эрозионно-тектоническое?) расчленение исходного пенеплена. Тальвеги водотоков глубоко, в частности до 100–400 м на Хамар-Дабанском поднятии (Расказов, 1993), врезались в фундамент. Они расщеливали плащ коры выветривания и вскрывали не затронутые выветриванием кристаллические породы фундамента, которые служили основным источником полимиктового терригенного материала, поступавшего в бассейн седиментации.

Накапливались отложения нижнемелассовой формации. При впадении водотоков в Южнобайкальскую впадину формировались ритмично-слоистые грубообломочные фации (осиновская свита), которые по простиранию замещались глинисто-алеврито-песчаными угленосными отложениями (танхойская свита). В глубь бассейна и вверх по разрезу грубообломочные отложения и угольные пласты выклинивались. Таким образом, кардинально изменялись составы химического и терригенного стока: химический сток был обеднен, а терригенный — обогащен биофильными элементами. Климат менялся от влажного субтропического—теплоумеренного к аридному—семиаридному субтропическому (средиземноморского типа) (Воробьева и др., 1995). Менялась природа окружающих пространств. Господствовавшие лесные ландшафты со временем сменялись степными и пустынно-степными, уменьшалась биопродуктивность ландшафтов. Изменился характер выветривания: в конце предшествующего этапа и в начале данного этапа на наветренных склонах (Хамар-Дабан) формировалась каолинистая кора выветривания, а на аридных участках, где в состав фундамента входила значительная доля карбонатных пород (Приольхонье), была развита гидрослюдисто-монтмориллонитовая, монтмориллонитовая кора выветривания; со второй половины этапа здесь образовывались красноцветные карбонатные кора выветривания и палеопочвы.

Мономиктовые осадки предшествующего этапа сменились полимиктовыми и олигомиктовыми с высокими содержаниями биогенных элементов. При этом в составе каменистых грунтов присутствовали горные породы, обладавшие разным набором этих элементов. Влияние петросостава каменистого материала на состав донной фауны установлено наблюдениями над современными сообществами (Тимошкин и др., 2008). Во внутренних частях бассейна накапливались глубоководные терригенные и терригенно-биогенные осадки (Кузьмин и др., 2001), близкие по химико-минералогическому составу к отложениям энсиалических геосинклиналей (Геосинклинальный..., 1987) и к среднему составу земной коры.

В Южно-Среднебайкальской впадине существовал крупный глубоководный (порядка 400–500 м) бассейн, частично унаследовавший бассейн археобайкальского этапа (рис. 3б). На окружающих пространствах в связи с общим похолоданием вымерли теплолюбивые гидробионты Сино-Индийской зоогеографической провинции. Однако усиленное поступление биогенов и стационарные условия крупного глубоководного бассейна Байкальской впадины обусловили сохранение в составе его водного населения представителей древней фауны, в том числе *Baicaliidae* Clessin, 1878 и *Benedictiidae* Clessin, 1878. Их

крупное местонахождение известно в низах танхойской свиты на р. Половинка, Хамар-Дабанское побережье (Попова, 1981).

Северобайкальская впадина в значительной своей части оставалась сухоходольной. От озер Южно-Среднебайкальской впадины она была отделена сухопутным Ольхонско-Академическим поднятием фундамента (рис. 3б). Лишь на ее крайнем северном окончании мог быть более или менее крупный озерный бассейн (Логачев, 1974). Как установлено сейсмическим профилированием (Казьмин и др., 1995; Moor et al., 1997) и геологическими изысканиями (Мац и др., 2001), Северобайкальская впадина была ограничена с обоих бортов крупными сбросами, в сторону которых была наклонена поверхность фундамента, сформировавшая пологий свод. Соответственно, основные области седиментации тяготели к прибортовым участкам.

Вдоль западных прибортовых зон Северобайкальской впадины и на обоих прибортовых зонах Маломорской впадины (центриклиналь Северной) существовали разрозненные малые и средних размеров ранне-среднемиоценовые озерные и озерно-болотные бессточные высокоминерализованные тепловодные бассейны (рис. 3б). В озерах-болотах накапливались гипсоносные карбонатные монтмориллонитовые глины, пески и торфяники (тагайская свита). Озера и их прибрежные зоны были обильно заселены разнообразной фауной раннего—среднего миоцена (Логачев и др., 1964; Вислобокова, 1990).

Вдоль восточного сухоходольного борта Северобайкальской впадины, по-видимому, протекала крупная речная артерия — Верхняя Протоангара, которая впадала в Южно-Среднебайкальское протоозеро. В месте ее впадения была сформирована огромная древняя дельта. Комплекс ее отложений, занимавших значительную часть впадины (рис. 3б), установлен сейсмостратиграфическим профилированием в районе северного окончания Академического хребта (Казьмин и др., 1995; Moor et al., 1997).

Разрез дельтовых отложений состоит из двух частей, разделенных несогласием. Нижняя часть является стратиграфическим аналогом тагайской свиты нижнего—среднего миоцена, верхняя — аналогом сасинской свиты верхнего миоцена—нижнего плиоцена (см. ниже). Область древней дельты и возникшие впоследствии на ее месте мелководные мосты позволяли обмен генами между бентосными организмами, населявшими противоположные берега Байкала, и даже интродукции видов поперек озера (Перетолчина и др., 2007).

В середине этапа, с позднего миоцена, началось формирование нижнего горизонта красноцветной формации, сложенной субэаральными отло-

жениями и палеопочвами с многочисленными местонахождениями остатков млекопитающих и моллюсков (Мац и др., 1982). В то же время на Академическом поднятии образовался пролив, через который началась трансгрессия вод Южно-Среднебайкальской впадины в Северобайкальскую, и сформировалось Сасинское протоозеро. Эти события позволяют подразделить протобайкальский этап на два подэтапа, связав их с проявлением северобайкальской фазы тектогенеза около 10 млн. лет назад. С этой фазой связан также пароксизм сжатия, приведший к смятию в складки тагайской свиты, и угловое и азимутальное несогласие в основании сасинской свиты и ее аналогов в донном разрезе (Mats et al., 2000).

В связи с общим уклоном дна Северобайкальской впадины от склонов Академического поднятия к западу, воды первоначально скапливались вдоль ее западного борта, где проходит листрический краевой разлом, а оттуда, по мере развития трансгрессии, постепенно продвигались к востоку, наступая на западный склон Академического поднятия и продвигаясь в Маломорскую впадину, что устанавливается на сейсмостратиграфических профилях (Mats et al., 2000). Это согласуется с распространением локальных эндемиков в зоне, примыкающей к западному борту Северобайкальской впадины (Sitnikova, 2006). В это же время продолжалось формирование палеоделты — верхней части ее разреза, являющейся стратиграфическим аналогом сасинской свиты. В результате трансгрессии сформировался позднемиоцен-раннеплиоценовый Сасинский озерный бассейн (рис. 3в).

Трансгрессия определила своеобразие современных биоценозов в окружении Ушканьих островов. Первоначальное мелководье с развитием трансгрессии сменилось глубоководным окружением Ушканского архипелага. По А.Я. Базикаловой, большие глубины, окружающие ныне Ушканьи острова, непроходимы для сохранившейся мелководной фауны амфипод, за исключением видов, способных мигрировать по нижней поверхности льда зимой (Камалтынов Р.М., личное сообщение). Мелководная фауна амфипод образовалась на месте, аллопатрически на приостровном мелководье. Лишь два вида — древние формы, которые вымерли в остальной части Байкала — сохранились на ушканьем мелководье (Ламакин, 1950). С этим согласуются и данные Г.Ф. Мазеповой (1996) о значительном числе локальных эндемиков в этом районе в составе фауны остракод.

Сасинский бассейн через пролив на Академическом поднятии соединялся с глубоководным бассейном Южно-Среднебайкальской впадины. По-видимому, это было сравнительно крупное озеро. Несмотря на жаркий климат, оно было хо-

лодноводным, о чем говорит отсутствие карбонатных осадков. Бассейн наступал то непосредственно на породы фундамента и покрывающий их чехол субаэральных отложений и кору выветривания, то на ранее существовавшие разрозненные ранне-среднемиоценовые высокоминерализованные озера с богатейшим разнообразным населением. В основании трансгрессивного комплекса, сложенного зеленоцветными (голубыми) бескарбонатными песчано-глинисто-алевритовыми осадками с многочисленными Fe-Mn конкрециями, залегают красноцветные кора выветривания и пласт щебнисто-галечно-песчаных отложений волноприбойной зоны, прослеженный в донных отложениях (Зоненшайн и др., 1995) и на о-ве Ольхон (Мац и др., 1982). По периферии озерных фаций протягиваются известковистые глинисто-алевритовые отложения теплых лагун. Они были обильно заселены (Мац и др., 1982) моллюсками (определения С.М. Поповой), встречаются остатки байкальских диатомей (определения Г.П. Черняевой), остракод рода *Pseudocondona* (определения Г.Ф. Мазеповой) и грызунов (определения А.Г. Покатилова). К концу существования лагуны зарастали харовыми водорослями и заполнялись красноцветными мелкоземом, который сносился с окружающей суши. Воды Сасинского бассейна отличались низкой минерализацией, были, по-видимому, слабо населены, поскольку в осадках крайне низки содержания органического углерода, и по составу поглощенного комплекса отложения сходны с юнбайкальскими танхойскими осадками (личное сообщение М.К. Шимараева). В ходе трансгрессии население ранне-среднемиоценовых озер, по-видимому, частью вымирало, а частью объединялось с населением из других бассейнов, в результате могли появляться локальные эндемики (Sitnikova, 2006).

Молекулярно-биологические исследования показали, что с протобайкальским этапом связано начало дивергенции семейства *Lumbriculidae* (30–28 млн. лет), возникновение некоторых видов *Lumbriculidae* (18–15 млн. лет), амфипод родов *Eulimnogammarus* Bazikalova, 1945 (8.5 млн. лет), *Pallasea* Pallas, 1772 (4.7 млн. лет) (Щербаков, 2003; Кайгородова, 2000). Особенно интересны события эволюционной истории эндемичных хирономид рода *Sergentia* Kieffer, 1922 (Papoucheva et al., 2003). Именно на протобайкальский этап приходится образование видов, личинки которых адаптированы к обитанию на большой глубине.

**Палеобайкальский (3.5–0.5? млн. лет)–байкальский (0.5? млн. лет–современность) этап.** С ним связаны самые радикальные изменения всех компонентов природной среды. Кардинально изменились тектоника, климат и все производные от них абиотические компоненты. Особенно крупные преобразования претерпел как наземный, так и подводный

рельеф Байкальского рифта. В это время сформировалось огромное многообразие подводных ландшафтов и соответствующих биотопов (Карабанов, 1990), разнообразными стали процессы седиментации, что определило развитие наибольшего числа новых форм гидробионтов. Климат на протяжении этапа менялся от сухого субтропического (средиземноморского типа) к умеренному и нивальному ледниковому. События этого этапа детально изучены благодаря мультидисциплинарным исследованиям, проведенным под эгидой VICER. Особенно важное значение имеет реализация проекта “Байкал-бурение” под руководством академика М.И. Кузьмина (Кузьмин и др., 2001).

В конце предшествующего этапа и начале данного этапа проявилась ольхонская тектоническая фаза (4–3 млн. лет). Она сопровождалась сжатием, затронувшим отложения, экспонированные в прибрежной полосе, и донную толщу, что обусловило смятие отложений в пологие складки и несогласное залегание на них более молодых отложений (Хатчинсон и др., 1993; Мац и др., 2001; Казьмин и др., 1995; Moog et al., 1997). Это должно было существенно сказаться на условиях существования донного населения, вызвав массовые вымирания одних видов и расцвет других. Так, молекулярно-биологическими исследованиями установлено, что животные, не покидающие дна в течение всего жизненного цикла, прошли этап ускоренной радиации не ранее 3.5 млн. лет назад (Sherbakov, 1999). Начиная с рубежа 3.5 млн. лет происходило “взрывное” видообразование в составе люмбрикулид. Ему, по-видимому, предшествовало массовое вымирание бентосной фауны (Кайгородова, 2000). Эти процессы особенно ярко были выражены в прибрежной зоне, где и сосредоточено основное разнообразие эндемичной фауны. Произошло массовое вымирание ряда видов моллюсков семейства *Baicaliidae*, и в то же время два мощных куста современных видов берут начало с позднего плиоцена (3.5–2.5 млн. лет). Причиной этого послужили значительные похолодания и возрастание потока терригенной взвеси. Последнее обстоятельство сказалось на питании ряда видов малакофауны (Ситникова, 2000).

Поднятие плеч рифта привело к интенсивному развитию эрозионно-денудационных процессов, сопровождавшихся массовым уничтожением древних элементов рельефа, формированием молодых форм, общим увеличением энергии рельефа. В позднем плиоцене начался рост Байкальского сводового поднятия и перестройки речной сети. Реки Байкальского бассейна перехватывали водотоки системы р. Лена, что привело, в частности, к появлению в этом бассейне ленских хариусов (Книжин и др., 2008). Формировался альпийский и гольцовый горный рельеф вокруг Байкальской впадины. Одновременно увеличивалась ее глубина (рис. 3г).

Сносимые во впадину продукты разрушения образовали в береговой зоне Палеобайкала пояс каменистых грубообломочных отложений, особенно характерных для западных побережий, тогда как вдоль восточных побережий господствовали песчаные отложения – возможное наследие Верхней Протоангары и результат более пологого склона восточных побережий. По мере денудации поднятий их высота снижалась, и валунно-галечные отложения к плиоцен-четвертичной границе сменялись песчаными. Однако вследствие поднятий, обусловленных последующими приморской (около 1 млн. лет) и тыйской (0.15–0.12 млн. лет) тектоническими фазами, возобновлялось формирование пояса грубообломочных каменистых грунтов. Указанные фазы подразделяют этап на три подэтапа (рис. 3г–3е).

Эта ритмика тектоно-седиментационных процессов была свойственна и более древним отложениям (осиновская свита). Например, на Хамар-Дабанском побережье хорошо выражено ритмичное строение разрезов грубообломочных отложений. Осиновская свита образует в составе кайнозоя нижний многостепенный макроритм, а шанхаихинская свита – второй многостепенный макроритм.

Эти события сказались в основном на демографических параметрах животных, населявших песчаные и каменистые грунты, то есть на их филогенетической эволюции. Периоды и районы процветания обитателей песка сменялись периодами и районами их угнетения, которые совпадали с благоприятными условиями для обитателей камня. В связи с методическими ограничениями современных молекулярных методов исследования популяционных историй, такая картина изучена лишь для последних примерно 100 тыс. лет.

Вдоль западных поднятых плеч рифта формировался подгорно-веерный пояс. Строение конусов выноса грубообломочных отложений отражает этапность тектонических движений. Выделяются наземные и подводные части конусов выноса. Они формируют мысы, протягивающиеся вдоль западных бортов Байкальской впадины. С конусами выноса связано формирование линз грубообломочных отложений в прибрежной части Байкальской впадины. Появление каменистых грунтов сказалось на донном населении. Как отмечено выше, началось процветание форм, приспособленных к жизни на камнях. При этом камни разного петрографического состава избирательно заселялись разными видами (Тимошкин и др., 2008).

С начала палеобайкальского этапа (рис. 3г) в береговой зоне образовывались участки уходящих в воду субвертикальных тектогенных скальных откосов. На них формировались своеобразные временные биоценозы. Кроме того, откосы,

образуя зоны непропусков, прерывали вдольбереговую поток наносов и разобщали ранее единые прибрежные популяции гидробионтов. Это приводило к появлению новых популяций, как, например, в истоке р. Ангара, который образовался около 60 тыс. лет назад, разделив ранее единую популяцию *Eulimnogammarus cyaneus* Bazikalova, 1945 на право- и левобережную (Mashiko et al., 1997). В их генетическом коде накапливаются различия, которые в конечном итоге могут привести к появлению новых видов. Тектогенные скальные стенки образовывались и во внутренних частях Байкальской впадины, как, например, в районе Академического хребта. Они могли быть соединительными путями в глубоководной зоне.

Внутренние зоны Палеобайкала на протяжении рассматриваемого этапа углублялись. Сформировался приглубый профиль дна озера, особенно резко выраженный у западных побережий. Прибрежный пояс грубообломочных отложений в глубь впадины фациально замещался абиссальными мелкоземистыми отложениями. Накапливались полимиктовые осадки, богатые биогенными элементами. По химико-минералогическому составу они близки к отложениям танхойской свиты и осадкам энсиалических геосинклиналей (Геосинклинальный..., 1987). Глубина бассейна в первой половине палеобайкальского этапа, вероятно, достигала 1000 м (рис. 3д). Современные ультраглубоководные зоны образовались в конце среднего неоплейстоцена, около 0.15–0.12 млн. лет назад, вследствие тьйской фазы тектогенеза (рис. 3е). Изменения глубин бассейна приводили к появлению новых глубоководных биотопов, заселявшихся глубоководной фауной. Время ее возникновения, согласно молекулярно-биологическим исследованиям, отчетливо совпадает с геологическими данными о появлении ультраглубоководных зон в бассейне: *Cottidae* – 2.5–1 млн. лет; начало дивергенции голомянковых рыб и *Abissocottidae* – 0.8–0.15 млн. лет.

На палеобайкальском–байкальском этапе активизировался рифтогенез под действием растущего астеносферного выступа. Усилилась сейсмическая деятельность, временами сопровождавшаяся катастрофическими явлениями, например мгновенным увеличением глубины бассейна в эпицентральной области, что могло приводить к мгновенной массовой гибели донного населения. Другим катастрофическим явлением, которое могло влиять на жизненные процессы, являлся сход мутьевых (суспензионных) потоков с крутых западных и южных склонов Байкальской впадины. Их следы зафиксированы турбидитными осадками (Вологина и др., 2003). Сход мутьевых потоков на крутом береговом склоне проходил по узким подводным каньонам через фациальную зону грубообломочных отложений. Достигнув плоской глубоководной равни-

ны дна, грязевой поток растекался на широкой площади фациальной зоны илов. Это приводило к захоронению и мгновенной гибели донного населения этой фациальной зоны, тогда как население фации грубообломочных отложений эти процессы не затрагивали. Такой сценарий избирательной гибели бентоса фации илов при сохранности бентоса фации камней отмечен вдоль всего юго-западного побережья Байкала от Ольхонских Ворот до Култука, например, у амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) примерно 16 тыс. лет назад.

Катастрофические последствия имели также оползневые явления, широко распространенные на склонах. Формирование оползней было обусловлено не только гравитационной неустойчивостью осадков, но и их дегазацией в связи с выносом метана. Последнее явление было вызвано разложением газогидратов, которые недавно открыты А.Ю. Гольмштоком в байкальских осадках (Гольмшток и др., 1997). Газогидраты оказывают определенное влияние на различные процессы, в том числе и на жизнь придонного населения, создавая альтернативный источник питательных веществ, в первую очередь углерода, на выходах метана и нефти и формируя при этом чрезвычайно специфические биоценозы (Тахтеев и др., 2001).

В начале позднего плиоцена, 3–2 млн. лет назад, установлены следы похолодания (Воробьева и др., 1995). Это похолодание четко фиксируется и по данным глубоководного бурения, оно датировано в 2.82–2.48 млн. лет (Кузьмин и др., 2001). Однако это похолодание, с нашей точки зрения, не сопровождалось оледенением гор Прибайкалья, как это считают Е.Б. Карабанов и другие (Кузьмин и др., 2001), так как климат региона оставался теплее современного (Воробьева и др., 1995).

В более молодых слоях ольхонского плиоцена прослежено дальнейшее постепенное похолодание и увеличение влажности климата. Условия сухих субтропиков средиземноморского типа на протяжении позднего плиоцена сменились условиями теплоумеренной зоны, а в конце плиоцена (1.8–1.6 млн. лет) проявились первые в кайнозойской истории региона глубокие похолодания, сопровождавшиеся формированием многолетнемерзлых почвогрунтов и оледенениями гор Прибайкалья (Воробьева и др., 1995). По керну глубоководного бурения это похолодание датировано в 1.75–1.45 млн. лет (Кузьмин и др., 2001).

На протяжении квартала оледенения периодически сменялись межледниковьями, что оказывало глубочайшее влияние на все стороны природного комплекса региона, в том числе и на жизненные процессы (Грачев и др., 1997; Хурсевич и др., 2001). Установлена важнейшая особенность

разреза внутренней зоны бассейна, сложенного ритмически чередующимися диатомовыми илами (продукт межледниковых обстановок) и плотными глинисто-алевритовыми осадками (продукт ледниковый), практически лишенными остатков диатомей (Гранина и др., 1993; Грачев и др., 1997). Мы коснемся лишь отдельных сторон этих явлений.

Изменения климата и рельефа Байкальского региона на палеобайкальском–байкальском этапе определили изменения геохимии ландшафтов и их продуктивности, типов выветривания и, соответственно, состава коры выветривания, а также процессов почвообразования и типов палеопочв, процессов седиментации. Абсолютное господство приобрело физическое выветривание, не сопровождавшееся или почти не сопровождавшееся миграцией химических элементов. В ледниковья в зоне выветривания формировались реголиты. В бассейн седиментации поступало тонко перетертое ледниками вещество кристаллических пород фундамента – “ледниковое молочко”, в “глинистой” фракции которого отсутствуют глинистые минералы (Солотчина и др., 2001; Мац и др., 2001). В ледниковые эпохи в разы уменьшалась биопродуктивность ландшафтов (Перельман, 1966), менялись все характеристики физико-химического состояния среды (Шимараев, Мизандронцев, 2002). Это обуславливало резкое сокращение поступления в бассейн биогенных элементов, в частности кремнезема, особенно той его наиболее усвояемой части, которая была связана с органическим веществом. Определенную роль играло и сокращение стока вод во впадину при оледенениях (Грачев, 2005; Осипов, 2005). Это приводило к почти полному вымиранию диатомовых водорослей, они сохранялись лишь в рефугиумах. В составе осадков исчезали органиогенные илы. Их место занимали плотные глинисто-алевритовые осадки. В межледниковые потепления приток биогенов возобновлялся и вновь бурно разрастался диатомовый планктон и, соответственно, возобновлялось накопление биогенных илов (Гранина и др., 1993; Грачев и др., 1997; Кузьмин и др., 2001). Эти вымирания-возрождения послужили механизмом эволюции байкальских диатомей (Грачев и др., 1997; Хурсевич и др., 2001). Но изменение видового состава гидробионтов Байкала, в том числе диатомей, обусловлено также миграционными процессами. Уменьшение поступления в бассейн биогенного  $\text{SiO}_2$ , по-видимому, было связано в основном с уменьшением в разы биопродуктивности ландшафтов в ледниковья (Перельман, 1966), так как основным поставщиком биогенного кремнезема был растительный опад. Определенную роль играло также общее снижение водного притока (Грачев, 2005; Осипов, 2005). Однако представление о прекращении стока р. Селенга в ледниковья (Грачев,

2005) не подтверждается геологическими данными.

В ледниковья снижался (рис. 4) уровень бассейна (Лут, 1964; Мац и др., 2001; Грачев, 2005; Перетолчин, Осипов, 2005; Хлыстов и др., 2008; Mats et al., 2002), а в межледниковья (Mats et al., 2002; Yefimova, Mats, 2003) он повышался (рис. 5). Бассейн на короткое время (не более чем на 10000 лет; Л.З. Гранина в (Mats et al., 2002)) становился бессточным. Из-за изменения уровня бассейна менялись границы биотопов, связи биоценозов и многие жизненные процессы.

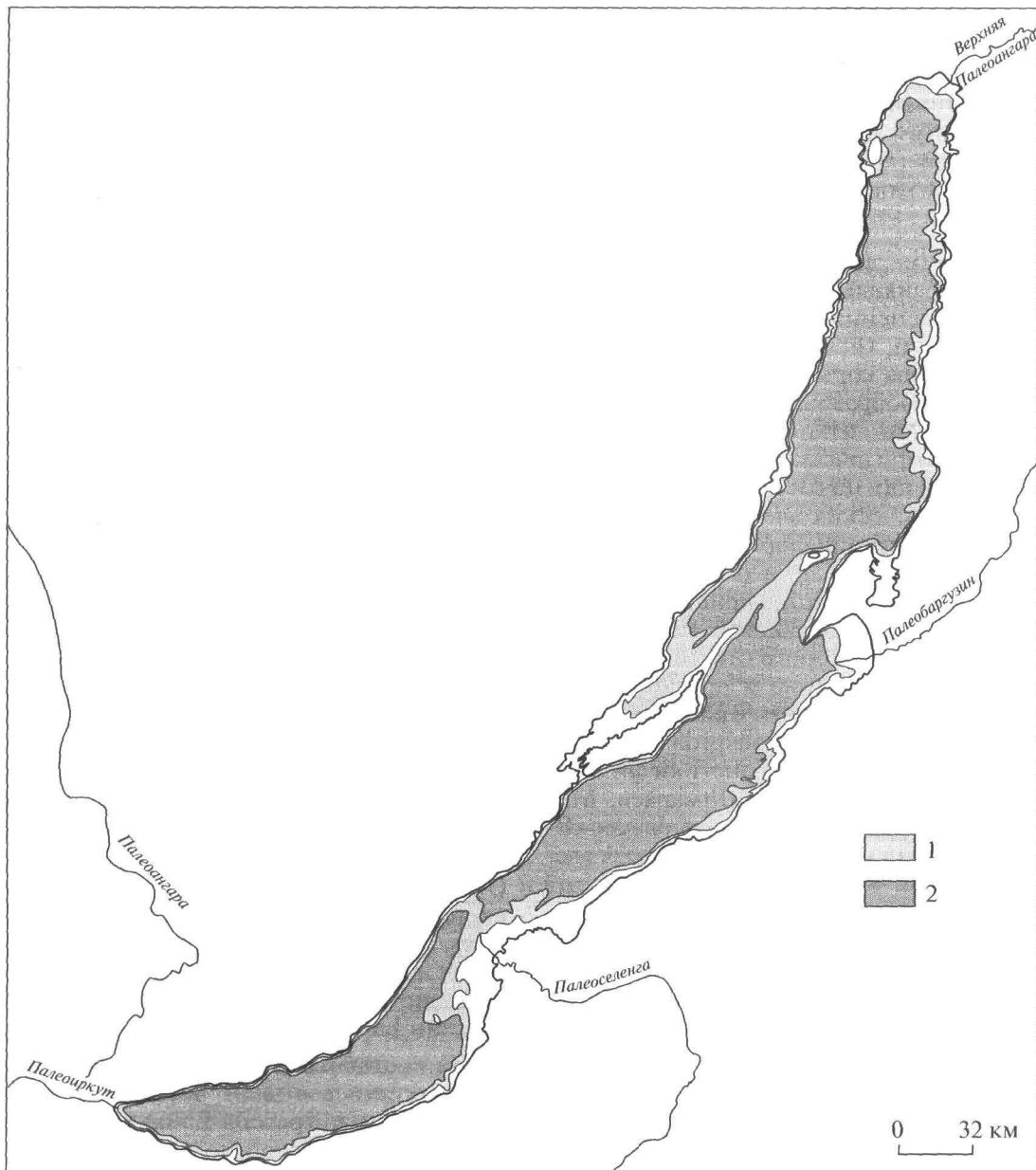
Вследствие ускорения поднятия западного плеча рифта, связанного с приморской фазой тектогенеза около 1 млн. лет назад, был разорван канал стока байкальских вод в бассейн р. Лена по системе р. Праманзурка (рис. 3д). Проявления приморской фазы тектогенеза установлены и в разрезе донных отложений по несогласию в залегании слоев. Это несогласие датировано временным интервалом от 1 млн. лет до 820 тыс. лет (Коллектив..., 2004) и, таким образом, с высокой степенью точности подтверждает данные наземных исследований. Тектогенез сопровождался подпором системы стока и, соответственно, поднятием уровня бассейна до уровня нового порога стока по древней Култучно-Иркутской долине системы р. Енисей (рис. 3д, 5). При этом формировались молодые высокие байкальские террасы. В отложениях 115-метровой террасы в районе Оймура найдены остатки эндемичной байкальской диатомеи *Aulocoseira baicalensis* (Yefimova, Mats, 2003), которая не древнее 120 тыс. лет (Хурсевич и др., 2001). С момента возникновения стока в систему р. Енисей предлагается именовать бассейн Байкальского рифта Байкалом.

На восточных склонах Байкальской впадины накапливались толщи четвертичных песков и имела место ингрессия Байкала в Баргузинскую, Усть-Селенгинскую и другие впадины.

Иркутский канал стока функционировал до образования нового, более низкого стока по тектонической ложине верхнего отрезка долины р. Ангара около 60 тыс. лет назад (Кононов, Мац, 1986; Mashiko et al., 1997; Yefimova, Mats, 2003).

С палеобайкальским–байкальским этапом, как показали гидробиологические исследования, связано появление большинства современных гидробионтов и преобладание в составе современной фауны молодых форм. Молекулярно-биологическими исследованиями возраст наиболее молодой радиации большинства видов *Lumbriculidae* оценивается в 3.8–2.8 млн. лет, расхождение видов *Baicaliidae*, *Benedictiidae* – 3–1.5 млн. лет, ускоренный кладогенез у рода *Choanomphalus* приходится на рубеж 3.5 млн. лет, *Cottidae* – 2.5–1 млн. лет, *Comephoridae* – 1 млн. лет, начало дивергенции голомянковых рыб и *Abissocotidae* –





**Рис. 4.** Гипотетический контур акватории озера Байкал в ледниковья неоплейстоцена.

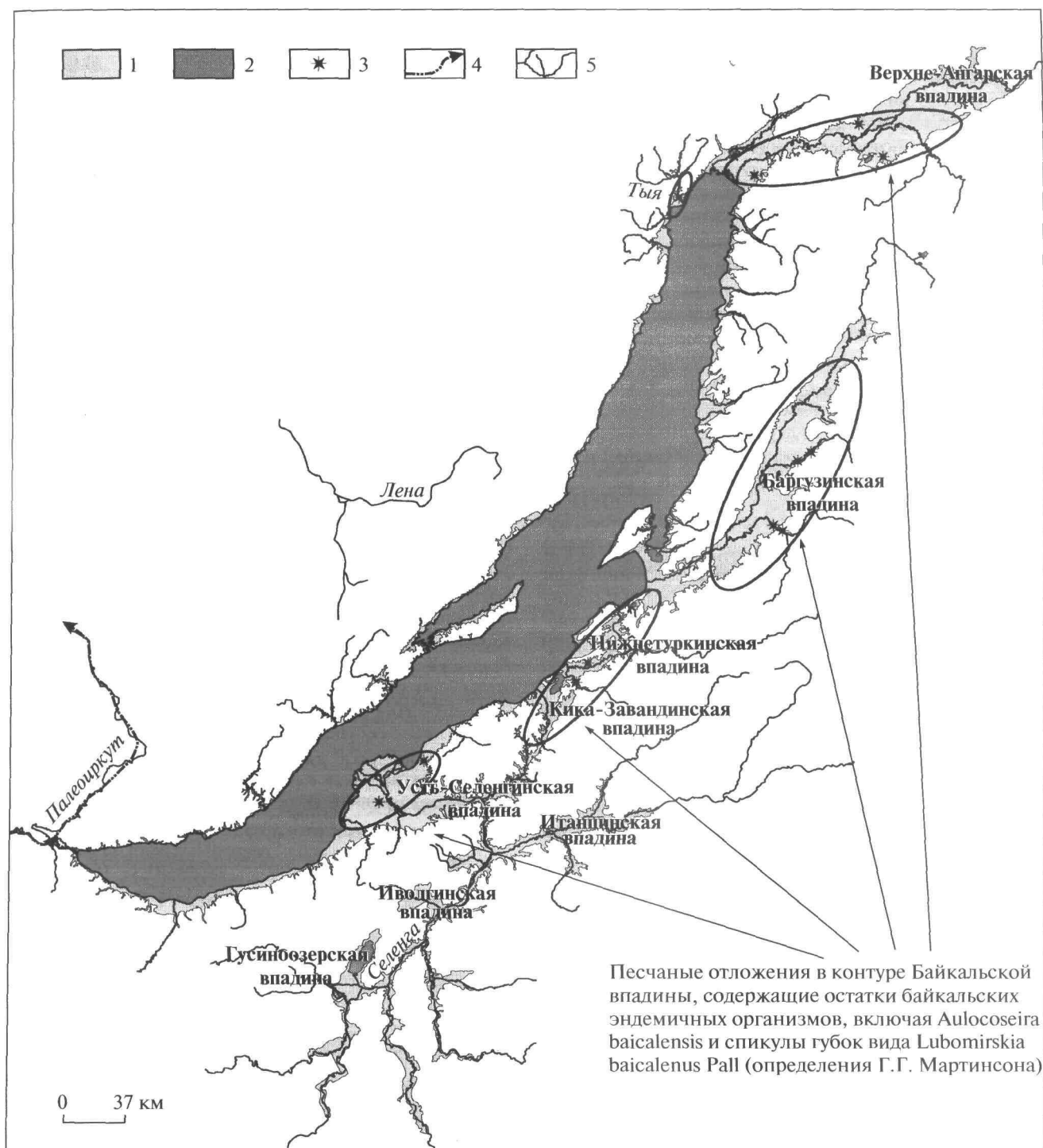
1 – при допущении снижения уровня на 100 м; 2 – при допущении снижения уровня на 300 м, в условиях гипсометрического положения дна озера на 200 м выше современного.

0.8–0.15 млн. лет. Эти данные отчетливо коррелируются с преобразованиями косных элементов природы.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение длительного геологического развития в Байкальском регионе сменились все те ландшафтные природные зоны (за исключением экваториальной и тропической), которые существуют на Земле сегодня. Соответственно, меня-

лись все свойства косных компонентов природы. При этом, наряду с уничтожением прошлых и формированием новых компонентов, в особых зонах сохранялись реликты ранее существовавших элементов. Таким образом, современный природный комплекс включает разновозрастные и генетически разные компоненты. Яркий пример подобных соотношений представляет современный рельеф гольцовой зоны Приморского хребта, в котором сочетаются реликты мезозойского, позднемелового–палеогенового, неогено-



**Рис. 5.** Палеогеографический сценарий Байкала в эпоху подъема уровня озера на 120–150 м (граница среднего и позднего неоплейстоцена, около 150–120 тыс. лет назад).

1 – современный уровень озера; 2 – акватория озера при подъеме его уровня на 120–150 м выше современного; 3 – находки байкальских эндемичных организмов, таких как *Aulocoseira baicalensis* и *Lubomirskia baicalenus* Pall, в составе озерных отложений, сформировавшихся в условиях подпора стока из озера; 4 – канал стока озера в раннем–позднем неоплейстоцене (около 0.7–0.06 млн. лет); 5 – современные гидрографические объекты вне оз. Байкал.

вого рельефа и элементы активно развивающегося современного рельефа.

Подобно тому, как современным природным зонам свойственны свои биоценозы, этапам развития природы Байкальского региона также были свойственны свои специфические биоценозы. Их преемственное развитие определялось, с одной стороны, сменой элементов живой природы в соответствии с меняющимися условиями косных компонентов и вне связи с ними в соответствии с биотическими факторами, а с другой — сохранением прежних компонентов в рефугиумах. Важное значение имели меняющиеся зоогеографические связи. Соответственно, современный биотический комплекс представлен смещением разных по возрасту и генезису компонентов. Эта особенность выявляется как общебиологическими (Мазепова, 1996), так и молекулярно-биологическими исследованиями (Щербаков, 2003 и др.) и логически следует из особенностей развития косных элементов природы (Мац, 2010–2011). В составе современной фауны установлены формы, предки которых существовали с рубежа 70 млн. лет, и более молодые формы, вплоть до образовавшихся всего лишь сотню тысяч лет назад в связи с появлением ультраглубоководных биотопов и климатической ритмикой ледниковья—межледниковья. Последнее, кроме того, определяло многие зоогеографические особенности, в частности связи с Северо-Американским континентом через Берингию, с Забайкальем, Дальним Востоком, Японией, а также с Западной Сибирью и Европой через Ангару—Енисей—Западно-Сибирское приледниковое озеро—море—Тургайский пролив—систему Каспийско-Черноморских связей (Кожов, 1972; Талиев, 1955) и через более сложные, пока не до конца выясненные пути.

Интересно, что и в составе наземной растительности, в частности в составе лишайников, прослеживаются сходные закономерности. В их современной флоре присутствуют реликты тропических форм, форм, свойственных засушливым субтропикам Средиземноморья, и виды, изначально присущие суровым климатическим условиям сибирских высокогорий (Седелникова, 2002).

Рассмотрение основных событий геологической истории Байкальского рифта в совокупности с этапами биологической эволюции показывает ясно выраженную связь в развитии и преобразованиях абиотических и биотических компонентов природы региона. Это во многом определяется чрезвычайно длительной геологической историей Байкала. Как отмечал В.В. Ламакин (1950), "...органический мир Байкала, развиваясь в течение длительного времени... сохранил древние и приобрел новые черты, которые делают его исключительно самобытным..."

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-05-01148-а).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Актуальные проблемы современной геодинамики Центральной Азии. Ред. К.Г. Леви, С.И. Шерман. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. 297 с.
- Богданов Ю.Ф., Зоненшайн Л.П.* Обнажение миоценовых осадков на дне озера Байкал и время сбросообразования (по наблюдениям с подводных обитаемых аппаратов "Пайсис") // Докл. АН. 1991. Т. 320. № 4. С. 931–933.
- Вислобокова И.А.* О парнопалых из нижнего миоцена бухты Тагай о. Ольхон (Байкал) // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 134–138.
- Волкова В.С., Кузьмина О.Б.* Флора, растительность и климат среднего кайнофита (палеоцен—эоцен) Сибири по палинологическим данным // Геология и геофизика. 2005. Т. 46. № 8. С. 82–96.
- Вологина Е.Г., Штурм М., Воробьева С.С., Гранина Л.З.* Особенности осадконакопления в озере Байкал в голоцене // Геология и геофизика. 2003. Т. 44. № 5. С. 407–421.
- Воробьева Г.А., Мац В.Д., Шимараева М.К.* Палеоклиматы позднего миоцена, плиоцена и эоплейстоцена Байкальского региона // Геология и геофизика. 1995. Т. 38. № 8. С. 82–96.
- Галазий Г.И., Кузьмин М.И., Лут Б.Ф.* О возрасте впадины Байкала (на основе оценки поступающего в нее взвешенного и растворенного вещества) // География и природные ресурсы. 1999. № 1. С. 10–15.
- Геосинклинальный литогенез на границе континент—океан. Отв. ред. Е.В. Краснов. М.: Наука, 1987. 176 с.
- Гольмшток А.Я., Дучков А.Д., Хатчинсон Д.Р. и др.* Оценка теплового потока на озере Байкал по сейсмическим данным о нижней границе слоя газогидратов // Геология и геофизика. 1997. Т. 38. № 10. С. 1677–1691.
- Гранина Л.З., Грачев М.А., Карabanов Е.Б. и др.* Аккумуляция биогенного кремнезема в донных отложениях Байкала // Геология и геофизика. 1993. Т. 34. № 10–11. С. 149–159.
- Грачев М.А.* 1989–2005: Результаты междисциплинарных исследований Байкала и новые задачи // Четвертая Верещагинская Байкальская конф. Тез. докл. Иркутск, 2005. С. 58–59.
- Грачев М.А., Лихошвай Е.В., Воробьева С.С. и др.* Сигналы палеоклиматов верхнего плейстоцена в осадках озера Байкал // Геология и геофизика. 1997. Т. 38. № 5. С. 957–980.
- Зоненшайн Л.П., Казьмин В.Г., Кузьмин М.И.* Новые данные по истории Байкала: результаты наблюдений с подводных обитаемых аппаратов // Геотектоника. 1995. № 3. С. 46–58.
- Зубаков Д.Ю.* Молекулярно-филогенетическое исследование эволюционной истории эндемичных семейств Baicaliidae и Benedictiidae (Gastropoda, Pectinibranchia): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 17 с.
- Казьмин В.Г., Гольмшток А.Я., Клитгорд К.* Строение и развитие района Академического хребта по данным

- сейсмических и подводных исследований (Байкальский рифт) // Геология и геофизика. 1995. Т. 36. № 10. С. 164–176.
- Кайгородова И.А.* Молекулярно-филогенетическое исследование эволюционной истории байкальских люмбрикулид (Oligochaeta, Annelida): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2000. 17 с.
- Карабанов Е.Б., Сиделева В.Г., Ижболдина Л.А. и др.* Подводные ландшафты Байкала. Иркутск: Лимнологический ин-т СО АН СССР, 1990. 182 с.
- Кинг Л.* Морфология Земли. Изучение и синтез сведений о рельефе Земли. М.: Прогресс, 1967. 554 с.
- Книжнин И.Б., Вайс С.Дж., Богданов Б.Э., Копуни Т.* Новые данные о распространении верхнеленской формы хариуса (Thymallidae) в бассейне оз. Байкал и ее таксономическом статусе // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 2. С. 166–172.
- Кожов М.М.* Очерки по байкаловедению. Иркутск: Вост-Сиб. кн. изд-во, 1972. 254 с.
- Коллектив участников проекта “Байкал-бурение”.* Высокорастворимая осадочная запись по керну глубоководного бурения на Посольской банке в озере Байкал (BDP-99) // Геология и геофизика. 2004. Т. 45. № 2. С. 163–193.
- Контарович А.Э., Каширцев В.А., Москвин В.Н. и др.* Нефтегазоносность отложений озера Байкал // Геология и геофизика. 2007. Т. 48. № 12. С. 1346–1356.
- Кононов Е.Е., Мац В.Д.* История формирования стока вод Байкала // Изв. вузов. Сер. Геология и разведка. 1986. № 6. С. 91–98.
- Кузьмин М.И., Ярмолюк В.В.* Горообразующие процессы и варианты климата в истории Земли // Геология и геофизика. 2006. Т. 47. № 1. С. 7–25.
- Кузьмин М.И., Карабанов Е.Б., Каваи Т. и др.* Глубоководное бурение на Байкале – основные результаты // Геология и геофизика. 2001. Т. 42. № 1–2. С. 8–34.
- Ламакин В.В.* Геологические и климатические факторы эволюции органического мира в Байкале // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. 1950. № 15. С. 45–63.
- Логачев Н.А.* Саяно-Байкальское Становое нагорье // Нагорья Прибайкалья и Забайкалья. М.: Наука, 1974. С. 6–162.
- Логачев Н.А.* История и геодинамика Байкальского рифта // Актуальные вопросы современной геодинамики Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. С. 9–32.
- Логачев Н.А., Ломоносова Т.К., Климанова В.М.* Кайнозойские отложения Иркутского амфитеатра. М.: Наука, 1964. 196 с.
- Лут Б.Ф.* Геоморфология дна Байкала // Геоморфология дна Байкала и его берегов. М.: Наука, 1964. С. 5–123.
- Мазепова Г.Ф.* Ракушковые рачки (Ostracoda) Байкала: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 1996. 42 с.
- Мартинсон Г.Г.* Палеогеновый этап развития крупных озер Северо-Восточной Азии и их малакофауна // Геология и геофизика. 1998. Т. 39. № 3. С. 279–286.
- Мац В.Д.* Кайнозой Байкальской рифтовой впадины: Автореф. дисс. ... докт. геол.-мин. наук. Иркутск, 1987. 42 с.
- Мац В.Д.* Геологические факторы формирования уникального биоразнообразия экосистемы Байкала // Справочники и определители по фауне и флоре озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2010–2011. Т. 2. С. 1008–1020.
- Мац В.Д., Покатилов А.Г., Попова С.М. и др.* Плиоцен и плейстоцен Среднего Байкала. Новосибирск: Наука, 1982. 192 с.
- Мац В.Д., Уфимцев Г.Ф., Мандельбаум М.М. и др.* Кайнозой Байкальской рифтовой впадины: строение и геологическая история. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал “Гео”, 2001. 252 с.
- Николаев Н.И.* Закономерности тектонических движений и осадконакопления в позднем кайнозое // Докл. 27-ой сессии МГК. М.: Наука, 1984. Т. 3. С. 22–32.
- Николаев В.Г.* О времени заложения Байкальской впадины // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1998. Т. 73. Вып. 4. С. 13–16.
- Огарков О.Б.* Молекулярно-биологическое исследование эволюции байкальских амфипод (Stustacea, Amphipoda): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 16 с.
- Осипов Э.Ю.* Реконструкция ледникового стока и водный баланс озера Байкал во время последнего ледникового максимума // Четвертая Верещагинская Байкальская конференция. 26 сентября–1 октября 2005 г. Тезисы докладов и стендовых сообщений. Иркутск: Лимнологический ин-т СО РАН, 2005. С. 145–146.
- Павлов С.Ф., Кашик А.С., Ломоносова Т.К. и др.* Кайнозойские коры выветривания и осадочные формации Западного Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1976. 160 с.
- Перельман А.И.* Геохимия ландшафта. Москва: Высшая школа, 1966. 392 с.
- Перетолчин А.С., Осипов Э.Ю.* Свидетельства понижения уровня Байкала в прошлом: ГИС-анализ батиметрических данных // Четвертая Верещагинская Байкальская конф.: Тез. докл. Иркутск, 2005. С. 150.
- Перетолчина Т.Е., Букин Т.Е., Ситникова Т.Я., Щербаков Д.Ю.* Генетическая дифференциация эндемичного байкальского вида *Baicalia Carinata* (Mollusca: Caenogastropoda) // Генетика. 2007. Т. 43. № 12. С. 1–9.
- Покатилов А.Г.* Геология и фауна позднекайнозойских отложений в Прибайкалье // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1985. № 9. С. 52–64.
- Попова С.М.* Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных стран. М.: Наука, 1981. 185 с.
- Попова С.М., Мац В.Д., Черняева Г.П. и др.* Палеолимнологические реконструкции: Байкальская рифтовая зона. Новосибирск: Наука, 1989. 111 с.

- Рассказов С.В.* Магматизм Байкальской рифтовой зоны. Новосибирск: Наука, 1993. 287 с.
- Рассказов С.В., Лямина Н.А., Черняева Г.П. и др.* Стратиграфия кайнозоя Витимского плоскогорья. Новосибирск: Гео, 2007. 193 с.
- Седелникова Н.В.* Биоразнообразие лишайников горных систем Сибири // Сиб. экол. журн. 2002. Т. 9. № 5. С. 541–548.
- Ситникова Т.Я.* Почему погибли брюхоногие моллюски в конце плейстоцена? // Третья Верещагинская Байкальская конф.: Тез. докл. Иркутск, 2000. С. 207.
- Солотчина Э.П., Прокопенко А.А., Кузьмин М. И. и др.* Различия ледниковых и межледниковых ассоциаций глинистых минералов осадков озера Байкал в кернах глубокого бурения ВДР 93-2 и ВДР-96 // Геология и геофизика. 2001. Т. 42. № 1–2. С. 146–156.
- Суворов В.В., Мишенькина З.Р.* Структура осадочных отложений и фундамента под Южной котловиной озера Байкал по данным КМПВ // Геология и геофизика. 2005. Т. 46. № 11. С. 1159–1167.
- Талиев Д.Н.* Бычки-подкаменщики Байкала (*Cottoidei*). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 602 с.
- Техтеев В.В., Бухаров А.А., Провиз В.И. и др.* Своеобразие донной фауны в необычных геологических условиях подводного склона Большого Ушканьего острова (оз. Байкал) // Сборник научн. трудов. Иркутск: Иркутский университет, 2001.
- Тимошкин О.А.* Озеро Байкал: разнообразие фауны, проблема ее не смешиваемости и происхождения, экология и “экзотические” сообщества // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Справочники и определители по фауне и флоре озера Байкал. Т. 1. Озеро Байкал. Новосибирск: Наука, 2001. Кн. 1. С. 16–73.
- Тимошкин О.А.* Состав и происхождение фауны Turbellaria (Plathelminthes) озера Байкал: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 2005. 50 с.
- Тимошкин О.А., Сутурин А.Н., Кравцова Л.С. и др.* Краткие результаты междисциплинарных исследований, проведенных на полигоне Березовый (Южный Байкал) за период 2000–2007 гг. с акцентом на разнообразие, продуктивность бентоса мелководной зоны озера и основные факторы их определяющие // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: Материалы научно-практической конференции (пос. Листвянка Иркутской области). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 344–357.
- Фазалова В.П., Семовский С.В., Шербаков Д.Ю., Мень Г.* Исследование влияния демографических факторов популяции и индивидуальных биологических параметров на скорость нейтральной молекулярной эволюции // Генетика. 2007. Т. 43. № 9. С. 1172–1180.
- Хатчинсон Д.Б., Гольмшток А.Я., Зонениайн Л.П. и др.* Особенности строения осадочной толщи озера Байкал по результатам многоканальной сейсмической съемки // Геология и геофизика. 1993. Т. 34. № 10–11. С. 25–36.
- Хлыстов О.М., Ханаев И.В., Грачев М.А.* Свидетельства низкого стояния уровня озера Байкал во время последнего оледенения // Докл. АН. 2008. Т. 422. № 2. С. 254–257.
- Хурсевич Г.К., Карабанов Е.Б., Прокопенко А.И. и др.* Детальная диатомовая биостратиграфия осадков озера Байкал в эпоху Брюнес и климатические факторы видообразования // Геология и геофизика. 2001. Т. 42. № 1–2. С. 108–129.
- Цеховский Ю.Г., Муравьев В.И., Музылев Н.Г., Ахметьев М.А.* Раннекайнозойское осадконакопление на древних и молодых платформах центральной части Евразии в обстановках растяжения земной коры и денупленизации рельефа // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1996. Т. 71. Вып. 1. С. 14–26. Вып. 3. С. 31–41.
- Шимараев М.Н., Мизандронцев И.Б.* Об изменениях в экосистеме Байкала в позднем плейстоцене и голоцене // Докл. АН. 2002. Т. 387. № 4. С. 541–544.
- Шербаков Д.Ю.* Сравнительное исследование эволюционных историй букетов видов байкальских беспозвоночных: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Москва, 2003. 39 с.
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F.* MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny // Bioinformatics. 2001. V. 17. P. 754–755.
- Macdonald K.S., Yampolsky L., Duffy J.E.* Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2005. V. 35. P. 323–343.
- Mashiko K., Kamaltunov R.M., Sherbakov D. Yu., Morino H.* Genetic separation of gammarid (*Eulimnogammarus cyaneus*) population by localized topographic changes in ancient Lake Baikal // Arch. Hydrobiol. 1997. V. 139. P. 387–397.
- Mats V.D.* The structure and development of the Baikal Rift depression // Earth-Sci. Rev. 1993. V. 34. P. 81–118.
- Mats V.D., Khlystov O.M., de Batist M. et al.* The evolution of the Academichesky Ridge Accommodation Zone in the central part of the Baikal Rift, from high-resolution reflection seismic profiling and geological field investigation // Int. J. Earth Sci. 2000. V. 189. № 2. P. 229–250.
- Mats V.D., Fujii S., Mashiko K. et al.* Paleohydrology of Lake Baikal in relation to neotectonics // Russian Geology and Geophysics. 2002. V. 43. № 2. P. 129–142.
- Mats V.D., Lomonosova T.K., Vorobyova G.A., Granina L.Z.* Upper Cretaceous–Cenozoic clay minerals of the Baikal region (Eastern Siberia) // Applied Clay Science. 2004. V. 24. P. 327–336.
- Moor T.C., Klitgord K.D., Weber T.* Sedimentation and subsidence patterns in the central and north basins of Lake Baikal from seismic stratigraphy // OSA Bull. 1997. V. 109. P. 746–766.
- Papousheva E., Proviz V., Lambkin C. et al.* Phylogeny of the endemic Baikalian *Sergentia* (Chironomidae, Diptera) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2003. V. 29. P. 120–125.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P.* MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 1572–1574.

- Salzburger W., Meyer A.* The species flocks of East African cichlid fishes: recent advances in molecular phylogenetics and population genetics // *Naturwissenschaften*. 2004. V. 91. № 6. P. 277–290.
- Sanderson M.J.* r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock // *Bioinformatics*. 2003. V. 19. № 2. P. 301–302.
- Sherbakov D. Yu.* Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal // *Trends in Ecology and Evolution*. 1999. V. 14. P. 92–94.
- Sitnikova T. Ya.* Endemic Gastropod distribution in Baikal, as an echo of ancient lakes existence // 6<sup>th</sup> Int. Symp. on Terrestrial Environmental Changes in East Eurasia and Adjacent Areas. AASA board Meeting. Irkutsk–Listvyanka, Russia, 2006. P. 69.
- Vainola R., Kontula T., Kamal'tynov R.M.* Use of mitochondrial DNA and allozyme characters to explore the systematic diversity of Baikal Lake amphipods (genus *Pallasea*) // *Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia*. 2000. V. 5. Part 1–2. P. 204–206.
- Verheyen E., Salzburger W., Snoeks J., Meyer A.* Origin of the superflock of cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa // *Science*. 2003. V. 300. № 5617. P. 325–329.
- Yefimova I.M., Mats V.D.* Change of Baikal level substantiated by analyses of terraces // *Berliner Paleobiologische Abhandlungen*. 2003. V. 4. P. 77–87.

Рецензент М.А. Ахметьев