
ИРКУТСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЗЕМНОЙ КОРЫ
ИНСТИТУТ ГЕОХИМИИ им. А.П. ВИНОГРАДОВА
СИБИРСКИЙ ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ
ИНСТИТУТ ГЕОГРАФИИ им. В.Б. СОЧАВЫ
ЛИМНОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
БАЙКАЛЬСКИЙ МУЗЕЙ

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ПРИКЛАДНОЙ ФИЗИКИ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
НАУЧНО-ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР «БАЙКАЛ»

IRKUTSK SCIENTIFIC CENTER
INSTITUTE OF EARTH CRUST
A.P. VINOGRADOV INSTITUTE OF GEOCHEMISTRY OF SB RAS
SIBERIAN INSTITUTE OF PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF SB RAS
V.B. SOCHAVA INSTITUTE OF GEOGRAPHY OF SB RAS
LIMNOLOGICAL INSTITUTE SB RAS
BAIKAL MUSEUM OF IRKUTSK SCIENCE CENTER OF SB RAS
MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION
IRKUTSK STATE UNIVERSITY
SCIENTIFIC RESEARCH INSTITUTE OF APPLIED PHYSICS
SCIENTIFIC RESEARCH INSTITUTE OF BIOLOGY
RESEARCH-EDUCATIONAL CENTER «BAIKAL»

BAICALOLOGY

Text-book for students
of natural scientific specialities

BOOK 2

Editors-in-chief

Dr. Sci. *O.T. Rusinek*
Dr. Sci. *V.V. Takhteev*
Dr. Sci. *D.P. Gladkochub*
Dr. Sci. *T.V. Khodzher*
Dr. Sci. *N.M. Budnev*



NOVOSIBIRSK
«NAUKA»
2012

БАЙКАЛОВЕДЕНИЕ

Учебник для студентов
естественно-научных специальностей университетов

КНИГА 2

Ответственные редакторы

доктор биологических наук *О.Т. Русинек*

доктор биологических наук *В.В. Тахтеев*

доктор геолого-минералогических наук *Д.П. Гладкочуб*

доктор географических наук *Т.В. Ходжер*

доктор физико-математических наук *Н.М. Буднев*



НОВОСИБИРСК

«НАУКА»

2012

471

УДК 282.256.341
ББК 26.89
Б 18

Авторы:

О.Т. Русинек, В.В. Тахтеев, Т.В. Ходжер, А.С. Плешаков, В.И. Воронин, И.А. Аров, М.П. Азовский, О.И. Горюнова, В.В. Дрюккер, Н.В. Задонина, Е.А. Зилов, Л.А. Изболдина, Т.П. Калихман, Г.И. Кабанова, Н.И. Козлова, Л.С. Кравцова, К.Г. Леви, А.В. Лиштва, А.Н. Матвеев, Г.Л. Окунева, Н.А. Розжова, З.В. Слугина, М.А. Тимофеев, О.А. Тимошкин, М.Г. Гуров, И.Ф. Фефелов, А.А. Широкая

Байкаловедение: учебник для студентов естественно-научных специальностей университетов: в 2 кн. — Новосибирск: Наука, 2012. — Кн. 2. — 000 с.
ISBN 978-5-02-019100-6.

В учебнике в доступной для читателей форме рассмотрен состав биоты, населяющей водную толщу и дно Байкала: вирусов, бактерий, других микроорганизмов, водорослей, высших растений, беспозвоночных и позвоночных животных. Описаны современные гипотезы о происхождении и эволюции биологических видов и сообществ Байкала в связи с происходившими в регионе геологическими и климатическими изменениями. Исследованы структура и функционирование современных сообществ водной толщи (планктона) и дна (бентоса) озера, в том числе с позиций ландшафтного подхода. Описаны сложившиеся в озере паразитарные системы, в том числе представляющие опасность для человека. Особое внимание уделено рефугиальным экосистемам, характеризующимся уникальными природными особенностями и уникальным биологическим разнообразием. Рассмотрена история взаимоотношений человека с гигантским озером, ее археологические и этнографические аспекты. Отдельно затронуты проблемы современного антропогенного воздействия на оз. Байкал. Приведена характеристика имеющихся на его берегах охраняемых природных территорий.

Учебник предназначен для студентов, магистрантов и аспирантов биологических, геологических и географических факультетов вузов, а также для всех интересующихся природой самого удивительного озера Земли.

Baicalogy: text-book for students of natural scientific specialities: in 2 books. — Novosibirsk: Nauka, 2012. — Book 2. — 000 p.

The course describes the composition of biota, inhabiting the water column and bottom of Lake Baikal. It outlines the modern hypotheses of the origin and evolution of biological species and communities of the Lake resulting from geological and climatic changes. It describes natural risks, that can be met on Lake Baikal and its vicinity, and refugial ecosystems with anomalous natural features and unique biodiversity. It discusses the relationships of a peoples with the giant lake, its archeological and ethnographic aspects. It considers problems of the recent anthropogenic impact on Lake Baikal.

The course is intended primarily for students, undergraduates, and post-graduates of biological, geological and geographic departments as well as for everybody interested in nature of the unique lake of the Earth.

Редакционная коллегия

доктор биологических наук *В.И. Воронин*
доктор биологических наук *И.В. Фефелов*
доктор биологических наук *А.С. Плешанов*
доктор геолого-минералогических наук *В.Д. Мац*
доктор геолого-минералогических наук *К.Г. Леви*
доктор геолого-минералогических наук *Л.З. Граница*

Утверждено к печати учеными советами
Байкальского музея ИНЦ СО РАН, Института земной коры СО РАН,
Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН,
Иркутского государственного университета

Рецензенты

доктор биологических наук, профессор *Т.Я. Ситникова*
доктор географических наук, профессор *В.М. Плюснин*
член-корреспондент РАН, доктор геолого-минералогических наук *Е.В. Скляров*

ISBN 978-5-02-019100-6

472

© Институт земной коры СО РАН, 2012
© Институт геохимии им. А.П. Виноградова СО РАН, 2012
© Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, 2012
© Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2012
© Лимнологический институт СО РАН, 2012
© Байкальский музей ИНЦ СО РАН, 2012
© Иркутский государственный университет, 2012
© Научно-исследовательский институт прикладной физики, 2012
© Научно-исследовательский институт биологии, 2012
© Научно-образовательный центр «Байкал», 2012
© Редакционно-издательское оформление. Сибирская издательская фирма «Наука», 2012.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 6	
БИОЛОГИЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ	476
6.1. Микроорганизмы в экосистеме Байкала	476
6.1.1. Состав, физиологические группы, их функциональная роль	476
6.1.2. Методы исследований в водной микробиологии	477
6.2. Флора	486
6.2.1. Микроводоросли и родственные им организмы	486
6.2.2. Бентосные и перифитонные водоросли-микрофиты	529
6.2.3. Донные водоросли — мейо- и макрофиты	532
6.2.4. Подводные лишайники	538
6.2.5. Высшие водные растения озера Байкал и его прибрежно-соровой зоны	543
6.3. Фауна	559
6.3.1. Одноклеточные (Protista)	560
6.3.2. Губки (Spongia, Porifera)	577
6.3.3. Книдарии, Стрекающие (Cnidaria)	583
6.3.4. Свободноживущие ресничные черви — турбеллярии (Plathelminthes, Turbellaria)	586
6.3.5. Аспидоботрии (Aspidobothrii)	591
6.3.6. Трематоды (Trematoda), или дигенетические сосальщики (Diginea)	592
6.3.7. Моногенеи (Monogenea)	594
6.3.8. Ленточные черви (Cestoda)	598
6.3.9. Свободноживущие нематоды (Nematoda)	603
6.3.10. Паразитические круглые черви	604
6.3.11. Коловратки (Rotifera, или Rotatoria)	605
6.3.12. Полихеты, или многощетинковые черви (Polychaeta)	611
6.3.13. Малощетинковые черви, олигохеты (Oligochaeta)	613
6.3.14. Пиявки (Hirudinea)	617
6.3.15. Скребни (Acanthocephales)	620
6.3.16. Веслоногие ракообразные (Copepoda)	622
6.3.17. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera)	632
6.3.18. Остракоды, ракушковые раки (Ostracoda)	635
6.3.19. Батинеллиды (Bathynellacea)	638
6.3.20. Изоподы, или равноногие раки (Isopoda)	639
6.3.21. Амфиподы, или бокоплавцы (Amphipoda)	641
6.3.22. Насекомые (Insecta)	654

6.3.23. Паукообразные (Arachnida)	671
6.3.24. Тихоходки (Tardigrada)	673
6.3.25. Брюхоногие моллюски (Gastropoda)	674
6.3.26. Двустворчатые моллюски (Bivalvia)	685
6.3.27. Рыбы (Pisces) озера Байкал и водоемов его бассейна	692
6.3.28. Водные млекопитающие (Mammalia)	703
6.4. Основные зоогеографические комплексы в фауне Байкала. Различия в населении открытого Байкала и прибрежно-соровой зоны. Проблема несмешиваемости	721
6.5. Сообщества пелагиали озера, их суточная, сезонная и межгодовая динамика	729
6.5.1. Сообщества планктона	729
6.5.2. Сообщества нектона	758
6.5.3. Ледовые (криофильные) сообщества	769
6.5.4. Кругооборот вещества и потоки энергии в экосистеме пелагиали	771
6.6. Фитобентос	778
6.7. Зообентос	790
6.7.1. Таксономический состав	792
6.7.2. Пространственное распределение	794
6.7.3. Временная динамика	802
6.7.4. Значение зообентоса в экосистеме Байкала	805
6.8. Рефугиальные экосистемы Байкальского региона	807
6.8.1. Наземные рефугиумы	808
6.8.2. Водные рефугиумы	813
6.9. Водные и околводные птицы в экосистеме Байкала	825
6.9.1. Роль птиц в экосистеме Байкала, их биогеоценотические связи и экономическое значение	825
6.9.2. Состав и распределение водных и околводных птиц Байкала	828
6.9.3. Пространственные связи перелетных видов	831
6.9.4. Предполагаемые пути формирования байкальской орнитофауны и ее современная динамика	836
6.9.5. Факторы изменения фауны и населения водных и околводных птиц	838
6.9.6. Птицы и экологические проблемы Байкала	839
6.10. Паразитарные системы озера Байкал	842

Глава 7

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ФАУНЫ И ФЛОРЫ БАЙКАЛА	856
7.1. Что такое биологическая эволюция и чем она движется? Основные понятия и концепции	857
7.2. Развитие взглядов на происхождение и источники формирования биоты Байкала. Пути и время проникновения различных элементов биоты в озеро Байкал	862
7.3. Факторы и способы эволюции байкальской эндемичной биоты	866
7.4. О значении молекулярно-генетических методов в реконструкции истории биоты Байкала	874
7.5. Разнообразие и эволюционные пути формирования стрессовой устойчивости эндемичных обитателей Байкала	879

Глава 8	
ЧЕЛОВЕК НА БАЙКАЛЕ	888
8.1. Древний человек и археологические памятники на берегах Байкала	888
8.1.1. Объекты позднего палеолита и мезолита	890
8.1.2. Неолит	891
8.1.3. Бронзовый век	893
8.1.4. Железный век	899
8.1.5. Раннемонгольское время	904
8.2. Этнография населения Прибайкалья и экология хозяйственного освоения региона	905
8.3. Рыбное хозяйство озера Байкал: история развития и современное состояние	915
8.4. Лесное хозяйство и проблемы охраны лесов	932
8.4.1. Лесные пожары в Байкальском регионе	935
8.4.2. Насекомые — вредители леса	945
8.4.3. Атмосферное загрязнение лесов Байкальской природной территории	956
8.5. Охраняемые природные территории Байкальского региона	969
8.6. Современное антропогенное воздействие на экосистему озера и необходимые меры по ее сохранению	989
8.6.1. Физическое воздействие на озеро	990
8.6.2. Химическое загрязнение озера	991
8.6.3. Биологическое загрязнение экосистемы озера Байкал	1002
8.6.4. Необходимые меры по сохранению экосистемы Байкала	1012
8.7. Система экологического мониторинга крупных водоемов на примере озера Байкал	1019
Глава 9	
ПРИРОДНЫЕ ОПАСНОСТИ В БАЙКАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ	1026
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	1077
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ	
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	

Глава 6

БИОЛОГИЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ

6.1. МИКРООРГАНИЗМЫ В ЭКОСИСТЕМЕ БАЙКАЛА

С того времени как А. Левенгук впервые под микроскопом увидел в капле воды микроорганизмы, прошло около 300 лет. И лишь в начале 40-х годов XX в. стало известно, что в каждом миллилитре воды морей, океанов и озер содержатся тысячи и даже миллионы микроорганизмов, а в одном грамме грунта водоемов их количество исчисляется миллиардами.

Микроорганизмы — это мельчайшие по размерам организмы (в среднем 1–2 мкм), которые можно увидеть и изучить только с применением микроскопа, т.е. при увеличении их в сотни–тысячи раз. Это наиболее древние в эволюции органического мира и распространенные повсеместно на Земле живые организмы. *Микробиология* — наука о микроорганизмах, к которым относятся преимущественно одноклеточные организмы (бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, простейшие и неклеточные формы — вирусы), изучает их строение, физиологию, биохимию, генетику и экологию.

Водная микробиология исследует микроорганизмы водоемов, их роль в пищевых цепях, круговороте веществ, загрязнении и очистке питьевой и сточных вод. Микроорганизмы участвуют в синтезе и деструкции органических и неорганических соединений, используемых фито- и зоопланктоном в процессе их жизнедеятельности. Микроорганизмам принадлежит важная роль в формировании качества воды озер, рек, водохранилищ, в самоочищении вод, в которых сформировался свойственный для данного водоема состав сообществ растительных и животных организмов.

6.1.1. СОСТАВ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ, ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ

В современной классификации по Берджи [Bergey's manual..., 2005] микроорганизмы подразделяются на две большие группы:

1) прокариоты — к ним относятся бактерии и археи, отличающиеся большим морфологическим разнообразием и физиолого-биохимическими свойствами; большинство их являются одноклеточными микроорганизмами, однако встречаются нитчатые формы и клетки с различными выростами (простеками, жгутиками, везикулами);

2) эукариоты — к ним относятся водоросли и микроскопические грибы с большим разнообразием строения и переходными формами.

Таблица 6.1

Классификация типов обмена микроорганизмов

Тип обмена	Тип организма	Источник энергии
Хемолитоавтотрофия	Автотрофы	Реакции окисления неорганических веществ
Фотолитоавтотрофия	Фотоавтотрофы	Свет
Хемолитогетеротрофия	Гетеротрофы	Окисление органических веществ или водорода
Хемоорганавтотрофия	Автотрофы	Окисление органических веществ
Фотоорганогетеротрофия	Фотогетеротрофы	Свет
Хемоорганогетеротрофия	Шетеротрофы	Реакции окисления органических веществ

Поскольку различные группы микроорганизмов отличаются друг от друга в потребности питательных веществ для своего развития, была предложена сводная классификация типов обмена микроорганизмов в зависимости от использования источников энергии, восстановителей и способности к употреблению органических веществ в конструктивном и энергетическом обмене (табл. 6.1).

Первые исследования по водной микробиологии были выполнены в конце XIX в. Сертер в 1884 г. и Фишер в 1888 г. [цит. по: Zo Bell, 1946] провели посеы морской воды на питательные пластинки по методу Коха и почти во всех пробах, даже с больших глубин, обнаружили микроорганизмы. В дальнейшем объем информации о распространении и количестве микроорганизмов в различных водоемах увеличивался и стало очевидным, что их роль в водных экосистемах существенна в связи с участием в круговороте веществ.

По морфологии микроорганизмы в Байкале представляют собой кокки, палочки, вирионы, спириллы. Прокариоты, в отличие от типичных клеток эукариот, не имеют отдельных органелл, хотя обладают сложным и разнообразным метаболизмом. Среди них выявлены гетеротрофные, фототрофные, литотрофные, автотрофные виды, способные существовать как в аэробных, так и в анаэробных условиях в различных экологических нишах озера. В настоящее время из Байкала описаны представители более двух десятков родов и сотни видов различных систематических групп культивируемых гетеротрофных бактерий.

Своеобразные экологические условия озера Байкал — большие глубины, низкая температура воды, высокое содержание кислорода и низкая минерализация вод, богатство самых разнообразных биотопов — обеспечивают особые необычные условия существования микроорганизмов в озере. Подсчитано, что биомасса живых бактерий в водной толще Байкала составляет 23 млн т, а в донных отложениях — 8–10 млн т. Так как время генерации (удвоения) численности у бактерий составляет несколько десятков часов, можно представить, какую существенную роль играют микроорганизмы в общем круговороте вещества в водных экосистемах.

6.1.2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ВОДНОЙ МИКРОБИОЛОГИИ

Первые микробиологические исследования на Байкале проведены Б.А. Бланковым [Яснитский и др., 1927], который в районе пос. Большие Коты определил количество бактерий, растущих на агаре, — от 1 до 47 кл./мл, с максимальным

значением на глубине 5–10 м. Н.Б. Нечаева и А.Г. Салимовская-Родина [1935] изучили содержание различных физиологических групп бактерий в донных отложениях Байкала. С.И. Кузнецов [1951, 1957] исследовал вертикальное распределение общего количества бактерий во всей водной толще от поверхности до дна, а также в грунтах озера. М.А. Мессинева [1957], А.П. Романова [1958], О.М. Кожова и Э.А. Казанцева [1961], Э.А. Максимова и В.Н. Максимов [1989], Т.А. Младова [1971], Г.А. Гоман [1973, 1975] провели обширные работы по выяснению вертикального и горизонтального распределения, а также по сезонной динамике общей численности бактерий и гетеротрофных микроорганизмов в воде и донных осадках по различным биотопам Байкала и в устьях притоков.

Водные микроорганизмы активно участвуют в круговороте азота — азотфиксирующие, нитрифицирующие, денитрифицирующие; фосфора — фосформобилизирующие; серы — гнилостные, сульфатредуцирующие, тионовые; железа — железобактерии, а также имеются окисляющие водород и углеводороды, разлагающие целлюлозу, образующие метан, восстанавливающие хром и перхлораты и многие другие. Так, в Байкале изучены процессы восстановления сульфатов и окисления сульфидов в грунтах, проведена идентификация сапрофитной микрофлоры и исследована активность микроорганизмов воды и илов, изучены агрегированные формы существования бактерий.

Установлено, что скорость потребления кислорода на одну бактериальную клетку летом в Южном Байкале составляет $(0,04 - 0,45) \cdot 10^{-9}$, в Среднем — $(0,07 - 0,30) \cdot 10^{-9}$, в Северном — $(0,10 - 0,40) \cdot 10^{-9}$ мг O_2 /сут. В подледный период скорость потребления кислорода снижается в несколько раз [Штевнева, Судакова, 1981]. Деструкция органического вещества в летний период также была наибольшей. Изучено участие микроорганизмов в процессах круговорота азота и фосфора [Верхозина, 1983; Парфенова, 1984], рассмотрены закономерности распределения бактерионойтона (поверхностная пленка воды) [Никитин, 1976], показано существование агрегированных форм микроорганизмов [Спиглазов, 1983], исследовано распределение бактерий рода *Caulobacter* [Лаптева, 1987], изучен видовой состав микроорганизмов воды и грунтов Северного Байкала [Нечесов, 1990], дана оценка качества воды по санитарно-бактериологическим показателям [Дрюккер и др., 1993].

Считается, что в Байкале и в других водоемах исследовано всего около 0,01–0,25 % всех имеющихся там микроорганизмов, так как существующие методики позволяли изучать лишь «культивируемые» на питательных средах микроорганизмы. Для этого предложены различные по составу жидкие и твердые питательные среды [Романенко, Кузнецов, 1974] и др. Для более детального изучения численности и морфологии микроорганизмов в последние годы на Байкале стали использоваться самые современные методы, дающие достоверную информацию: эпифлуоресцентный микроскоп, сканирующий и трансмиссионный электронный микроскопы, которые дают увеличение изучаемого объекта до 600 000 раз.

Новый этап микробиологических исследований экосистемы Байкала с использованием точных классических, а также молекулярно-биологических

методов начался в 90-х гг. прошлого столетия. В осадках, приуроченных к районам разгрузки газонасыщенных флюидов, формируются особые микробные сообщества, которые в процессе жизнедеятельности используют энергию восстановленных газов, препятствуя их поступлению в водную толщу озера. Интересные и уникальные результаты получены при изучении бактериальных матов гидротермального вента в бух. Фролиха, где бактерии-метанотрофы составляют существенную часть этих образований, что указывает на присутствие здесь процессов бактериального хемосинтеза [Кузнецов и др., 1991]. Установлено, что основным формообразующим видом этих матов является бесцветная нитчатая серобактерия рода *Thioploca* [Намсараев и др., 1994]. В районах грязевых вулканов наряду с эубактериями широко представлены археи царства Euryarchaeota, относящиеся к порядку Methanosarcinales. Выявлены планктомицеты, кластридиум, хлорофлекс, ацидобактерии, цитофага-бактерии, актинобактерии, протеобактерии [Земская и др., 2007]. В осадках, содержащих газовые гидраты, найдены археи, принадлежащие к царствам Euryarchaeota и Crenarchaeota. Также выявлены цитофага-флавобактерии, гамма-, бета-, дельта-протеобактерии. В осадках преобладают некультивируемые формы бактерий, идентифицировать их очень сложно, так как они имеют низкую степень генетической гомологии с известными структурами в мировой базе данных.

В донных осадках в районе Байкальского ЦБК изучено содержание аэробных сапрофитов, сульфатредукторов, метаногенов, установлена бактериальная продукция сероводорода и метана [Намсараев и др., 1995], исследованы процессы круговорота углерода и из сульфатредукторов выявлены *Desulfotomaculum guttoideum*, *Desulfovibrio desulfuricans*, а из метаногенов — *M. formicicum*, *M. bryantii*, *M. barkeri*, *M. mazei* и др. [Намсараев, Земская, 2000].

Изучение «некультивируемых» микроорганизмов Байкала стало возможным с использованием методов молекулярной биологии. Так, методом анализа первичных структур 16S рРНК проводится исследование видового разнообразия бактерий [Манакова и др., 1995] и определение таксономического положения бактерий [Беликов и др., 1996]. Этот метод позволил значительно расширить наши представления о микробном мире Байкала и установить, что его представители отличаются от известных в мировых базах данных. Большинство байкальских последовательностей по структуре гена 16S рРНК имеют среди ближайших гомологов некультивируемые микроорганизмы, в глубинных слоях воды и донных осадках широко распространены некультивируемые бактерии с неясным филогенетическим положением, которые могут рассматриваться как эндемичные виды. В настоящее время в водной толще озера обнаружено 138, а в донных отложениях — 260 новых «некультивируемых» видов бактерий [Дагурова и др., 2009].

Исследования микроорганизмов в кернах, полученных при глубоководном бурении, показали присутствие представителей широко распространенных родов бактерий, а также культивируемых бактерий, не относящихся ни к одному из известных таксонов (более 40 %).

Также в Байкале в последние годы детально исследовалось видовое разнообразие «культивируемых» микроорганизмов, играющих важную роль в жизнедеятельности человека [Дрюккер, Штевнева, 1987; Микробиологические исследования, 2004]. Так, впервые изучен таксономический состав и распределение потенциально-патогенных бактерий семейства Enterobacteriaceae как индикаторов состояния окружающей среды. Выделенные штаммы отнесены к родам *Enterobacter*, *Citrobacter*, *Serratia*, *Escherichia*, *Burkholderia*, *Klebsiella*, *Kozerella*, *Hafnia*, *Providencia*, *Leclercia*, *Proteus*, *Yokenella*, *Pasteurella*, *Arizona*, *Erwinia*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Acinetobacter*, *Alcaligenes*, *Chryseobacterium*, *Chryseomonas*, *Moraxella* [Drucker, Panasyuk, 2006]. Проведенная оценка качества воды Байкала по этой группе бактерий показала, что глубинные байкальские воды не содержат этих микроорганизмов. Наибольшая их численность и видовое разнообразие отмечаются вблизи населенных пунктов и в устьях рек в районах поступления хозяйственно-бытовых и сточных вод.

Установлена систематическая принадлежность доминирующих в Байкале бактерий рода *Pseudomonas*. Из воды и грунтов выделены и идентифицированы виды: *Ps. aeruginosa*, *Ps. cepacia* (*Burkholderia cepacia*), *Ps. caryophylli* (*Burkholderia caryophylli*), *Ps. fluorescens*, *Ps. putida*, *Ps. alcaligenes*, *Ps. stutzeri*, *Ps. mendocina* и др. [Павлова, Дрюккер, 2003].

Исследовано содержание актиномицетов в воде и донных осадках. Выделенные культуры принадлежат к родам: *Streptomyces* (виды *S. globisporus*, *S. aureofaciens*, *S. catenulae*, *S. candidus*, *S. baarnensis*, *S. violaceoruber*) — преобладают в воде (рис. 6.1, б) и *Micromonospora* (рис. 6.1, а) — доминируют в донных осадках [Дрюккер, Теркина, 2002]. Проактиномицеты представлены видами *Arthrobacter simplex*, *A. ureafaciens*, *A. globiformis*, а также видами родов *Corynebacterium*: *Cor. pseudodiphtheritium*, *Cor. hoquii*, *Cor. michiganese*, *Cor. agropyri*, и *Mycobacterium*: *M. filiforme*, *M. album* Sohngen.

В Байкале обнаружены дрожжи из доминирующих родов *Torulopsis* (*T. candida* (Saito) Lodder) *Rhodotorula* (*R. glutinis* (Tres) Harrison) и др. (всего 8 родов и 22 вида).

В озере широко представлены микроорганизмы рода *Bacillus*: *B. pumilis*, *B. megaterium*, *B. mycoides*, *B. circulans*, *B. subtilis*, *B. glutinosus*, *B. candida*, *B. esterificans*, *B. polymyxa*, *B. mesentericus*, *B. mesentericus niger*, *B. mesentericus ruber*, *B. brevis*, *B. coccoides*, *B. benzoevorans*, и *Sarcina*: *S. salius*, *S. vitreus*, *S. cereus*, *S. palustris*, *S. sphaericus* [Суслова, 2007].

Исследование простекобактерий из рода *Caulobacter* (рис. 6.1, в) позволило идентифицировать следующие виды: *C. crescentus* (*C. vibrioides*), *C. bacterioides* (*Brevundimonas bacterioides*), *C. leidyi*, *C. fusiformis*, *C. subvibrioides*, *C. henricii*, *C. vibrioides*, *C. vibrioides-limonus* [Лаптева, 1987; Дрюккер, Ковадло, 2006].

Из микрококков в Байкале определены виды родов *Micrococcus*: *M. luteus*, *M. varians* (*Kocuria varians*), *M. flavus* (*M. luteus*), *M. sphaeroides*, *M. coralloides*, *M. aquatis*, а также *Sarcina*: *S. citrina*, *S. ventricul*. Проведенный анализ полученных различными авторами результатов позволил описать 49 родов и 156 видов

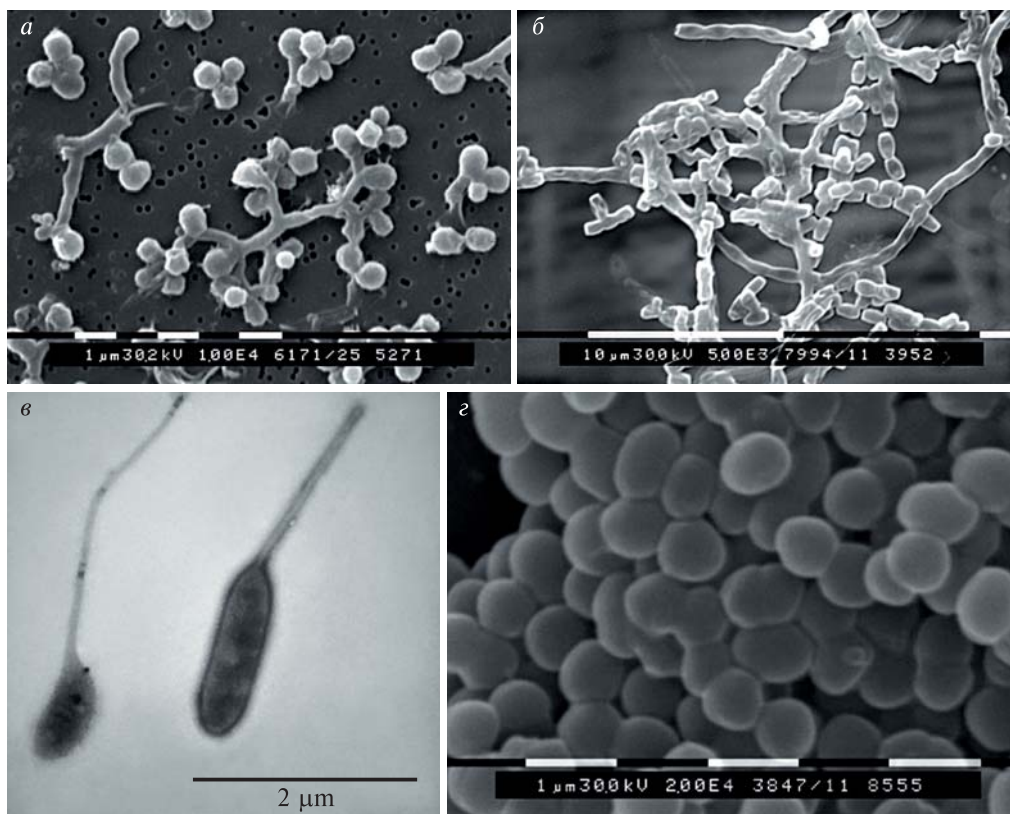


Рис. 6.1. Фрагменты субстратного мицелия со спорами актиномицета рода *Micromonospora* (сканирующий электронный микроскоп (СЭМ), $\times 10\,000$) (фото И.А. Теркиной) (а); спораносцы воздушного мицелия актиномицета рода *Streptomyces* (СЭМ, $\times 5000$) (фото И.А. Теркиной) (б); бактерии рода *Caulobacter* (трансмиссионный электронный микроскоп (ТЭМ)) (фото А.С. Ковадло) (в) и бактерии рода *Enterococcus* (СЭМ) (фото О.С. Кравченко) (г).

микроорганизмов оз. Байкал [Козырева и др., 1999]. В литорали озера найдены и бактерии рода *Enterococcus* (рис. 6.1, г) — показатели загрязнения вод.

В настоящее время среди байкальских микроорганизмов отмечено наличие практически всех известных филогенетических групп — они представлены 11 таксономическими группами: цианобактерии, альфа-, бета-, гамма- и дельтапротеобактерии, флавобактерии, актинобактерии, планктомицеты, голофаги, нитроспира, веррукомикробии. В поверхностных водах доминируют цианобактерии, на глубине 400 м — актинобактерии, в глубинных слоях — протеобактерии.

Значительное большинство выделенных культур микроорганизмов обладают различной ферментативной активностью — каталазной, оксидазной, дегидрогеназной, фосфатазной, протеазной. Выявлены штаммы-продуцен-

ты ферментов эндонуклеаз рестрикции, поэтому байкальские микроорганизмы могут быть успешно использованы для различных биотехнологических целей.

Кроме бактериальных и цианобактериальных организмов в Байкале найдено большое количество вирусных частиц, содержащихся в водной толще. Их открытие стало возможным благодаря использованию специальной эпифлуорисцентной и трансмиссионной микроскопии. Возможно, какая-то часть этих вирусов может быть паразитами животных. Однако большинство из них идентифицированы как потребители прокариотных микроорганизмов — бактериофаги (пожиратели бактерий) и цианофаги (пожиратели цианобактерий). Размер байкальских вирусов в основном достигает 30–100 нм. Частота их встречаемости 25–90 % на всех глубинах [Дрюккер, Дутова, 2006, 2009]. Численность бактериофагов почти равномерно снижается начиная от поверхности воды до глубины 500 м, а далее остается почти постоянной, даже несколько повышаясь в придонных слоях.

Идентификация бактерио- и цианофагов проводится большей частью по молекулярно-генетическим признакам. Полученные данные сравниваются с имеющимися последовательностями в Международном банке генов (GeneBank). Сравнительный анализ на основе имеющихся в его базе данных показал, что так называемые T4-цианофаги Байкала характеризуются значительным разнообразием и полученные из озера структуры этих вирусов отличаются от аналогичных структур всех известных науке T4-бактериофагов. Не исключено, что в этом состоит еще одна уникальная черта экосистемы Байкала.

Огромное количество вирусов в пелагиали Байкала, исчисляемое миллионами клеток на литр воды, позволяет рассматривать их как полноценное новое трофическое звено в пищевой цепи озера [Дрюккер, Дутова, 2009]. Динамика их численности коррелирует с динамикой численности бактериопланктона и примерно на порядок превышает численность автотрофного пикопланктона.

Микроорганизмы в Байкале вносят существенный вклад в круговорот веществ и энергии при функционировании всей сложной и уникальной экосистемы озера. Так, они играют ведущую роль в формировании химического состава воды и донных отложений, а также в процессах самоочищения вод от загрязнения. Продукция органического вещества в основном обеспечивается за счет деятельности фитопланктона. В теплый период в фитопланктонном сообществе главенствующее положение занимают пикопланктонные организмы — цианобактерии, обладающие малыми размерами; они продуцируют до 90 % органического вещества. Скорость продукции в трофогенном слое водной толщи за год достигает 66–250 гС/м². В водной толще и в поверхностных слоях осадков в продукции органического вещества также участвуют фототрофные и гетеротрофные бактерии, а в толще осадков — хемоавтотрофные и гетеротрофные. Темновая ассимиляция CO₂ и вычисленная по ней бактериальная продукция являются показателем активности микробного сообщества. Бактериальная продук-

ция в воде в летний период составляет 1,3–9,0 мкгС/(л·сут), в осадках изменяется от 0,2 до 3,5 мгС/(кг·сут).

Важнейшей функцией микроорганизмов является их участие в процессах деструкции органического вещества. Они разлагают как остатки отмерших организмов, так и многие вещества, в том числе и ядовитые для водных растений и животных, попадающие в озеро с прилегающей территории. Скорость аэробной деструкции в грунтах Южного Байкала составляет 15–541 мгС/(м²·сут). Деструкция в подледный период протекает в основном за счет анаэробных процессов и составляет 109–1218 мгС/(м²·сут) [Бурюхаев, 2007]. Анаэробная деструкция происходит при отсутствии кислорода в толще осадков; она включает несколько этапов: гидролиз, брожение, кислотогенез, газообразование. За каждую стадию этого сложного процесса отвечает определенная физиологическая группа микроорганизмов. В Байкале изучена активность различных групп бактерий, отвечающих за деструкцию. Показана зависимость их активности от экологических условий среды и взаимозависимость микроорганизмов различных физиологических групп в сообществе. Установлено превалирование процесса метанообразования над сульфатредукцией, что связано с низкими концентрациями сульфатов, и только в местах поступления антропогенного загрязнения или в районах разгрузки минерализованных флюидов преобладает процесс сульфатредукции.

В озере уже давно известны районы поступления нефти из донных отложений. В этих акваториях регистрируется повышенное содержание углеводород-окисляющих микроорганизмов, которые используют углеводороды в качестве единственного источника углерода для своей жизнедеятельности. Также в районах разгрузок нефтегазосодержащих флюидов отмечены необычно плотные поселения бентосных организмов, жизнедеятельность которых основана на использовании глубинных восстановленных веществ. Эти сообщества аналогичны океаническим донным, развивающимся при сипинговых (холодных сульфидно-метановых высачиваниях) и газогидратных выходах.

Использование комплекса современных классических микробиологических и молекулярно-биологических методов в будущем приведет к открытию еще большего количества микроорганизмов, так как огромный объем водных масс Байкала и стабильность гидрофизических и гидрохимических условий существования в сочетании с «консервирующей» температурой (3–4 °С) экосистемы дают возможность долго сохраняться и микроорганизмам, и вирусам-бактериофагам в жизнеспособном состоянии, поддерживая определенный уровень их численности и биоразнообразия.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что изучает водная микробиология и значение ее для человека?
2. Классификация микроорганизмов по Берджи.
3. Кто впервые провел изучение микроорганизмов на оз. Байкал?
4. Современные методы исследования микроорганизмов.

5. Функциональная роль микроорганизмов в водной экосистеме.
6. Определение бактериопланктона, его численность в Байкале.
7. Определение бактериофагов, их роль в пищевой сети.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Беликов С.И., Грачев М.А., Земская Т.И. и др.** Определение таксономического положения бактерий из озера Байкал методом анализа последовательностей фрагментов 16S рРНК // Микробиология. — 1996. — Т. 65, № 6. — С. 855–864.
- Бурюхаев С.П.** Геохимическая деятельность микробных сообществ барьерных зон озера Байкал // Тезисы Третьей Международной школы-конференции «Актуальные аспекты современной микробиологии». — М.: Наука, 2007. — С. 16.
- Верхозина В.А.** Микробные процессы круговорота азота в озере Байкал: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Алма-Ата, 1983. — 16 с.
- Гоман Г.А.** Влияние сточных вод Байкальского целлюлозного завода на микробиологические процессы в воде и грунтах Южного Байкала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 1973.
- Дагурова О.П., Намсараев Б.Б., Земская Т.И. и др.** Микробный мир. 8.2.1: Таксономическое и экологическое разнообразие микроорганизмов озера Байкал // Байкал: природа и люди. — Ч. 2. — 2009. — С. 77–79.
- Дрюккер В.В., Дутова Н.В.** Изучение морфологического разнообразия бактериофагов озера Байкал // Докл. РАН. Сер. биол. — 2006. — Т. 410, № 6. — С. 847–849.
- Дрюккер В.В., Дутова Н.В.** Бактериофаги как новое трофическое звено в экосистеме глубоководного озера Байкал // Докл. АН. — 2009. — Т. 427, № 2. — С. 277–281.
- Дрюккер В.В., Ковадло А.С.** Природные условия обитания бактерий рода *Caulobacter* в экосистеме озера Байкал // География и природ. ресурсы. — 2006. — № 2. — С. 69–72.
- Дрюккер В.В., Косторнова Т.Я., Моложавая О.А., Афанасьев В.А.** Оценка качества воды оз. Байкал по санитарно-бактериологическим показателям // География и природ. ресурсы. — 1993. — № 1. — С. 60–64.
- Дрюккер В.В., Павлова О.Н.** Особенности распространения бактерий рода *Pseudomonas* в озере Байкал // Сиб. экол. журн. — 2000. — № 3. — С. 267–272.
- Дрюккер В.В., Теркина И.А.** К вопросу о биоразнообразии актиномицетов в озере Байкал // Микробиология. — 2002. — Т. 71, № 3. — С. 404–408.
- Дрюккер В.В., Штевнева А.И.** Микробиологические исследования // Путь познания Байкала. — Новосибирск: Наука, 1987. — С. 156–163.
- Земская Т.И., Шубенкова О.В., Черницына С.М., Павлова О.Н.** Микробные сообщества в районах субаквальных разгрузок (озеро Байкал) // Материалы 2-го Байкальского микробиологического симпозиума с международным участием «Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ». Иркутск, 10–15 сентября 2007. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2007. — 93 с.
- Кожова О.М., Казанцева Э.А.** О сезонных изменениях бактериопланктона в водах оз. Байкал // Микробиология. — 1961. — Т. 30, № 1. — С. 113–117.
- Козырева Л.П., Дагурова О.П., Земская Т.И.** Биоразнообразие водных экосистем. Микроорганизмы // Биоразнообразие Байкальской Сибири. — Новосибирск: Наука, 1999.
- Кузнецов А.П., Стрижов В.П., Кузин В.С.** Новое в природе Байкала: Сообщество, основанное на бактериальном хемосинтезе // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1991. — № 5. — С. 766–772.
- Кузнецов С.И.** Сравнительная характеристика биомассы бактерий и фитопланктона в поверхностном слое воды Среднего Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1951. — Т. 13. — С. 217–224.

- Кузнецов С.И.** Микробиологическая характеристика вод и грунтов Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1957. — Т. 15. — С. 388–396.
- Лаптева Н.А.** Экологические особенности распределения бактерий рода *Caulobacter* в пресных водоемах // Микробиология. — 1987. — Т. 56, № 4. — С. 677–683.
- Максимова Э.А., Максимов В.Н.** Микробиология вод Байкала. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1989. — С. 168.
- Манакова Е.Н., Беликов С.И., Земская Т.И. и др.** Исследование видового разнообразия бактерий бактериальных матов из б. Фролиха методом анализа первичных структур гена 16S рРНК // Материалы Второй Верещагинской байкальской конференции. — Иркутск, 5–10 октября 1995. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 1995. — С. 128.
- Мессинева М.А.** Биохимические исследования глубоководных осадков Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1957. — Т. 15. — С. 119.
- Микробиологические исследования XX века. Ч. I: Итоги изучения Байкало-Ангаро-Енисейской экосистемы / Т.П. Виноградова, Е.В. Кербер, В.В. Дрюккер и др.** — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2004. — 93 с.
- Младова Т.А.** О качественном составе бактериопланктона // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. — 1971. — Т. 12(32). — С. 196–201.
- Намсараев Б.Б., Дулов Л.Е., Земская Т.И., Карabanов Е.Б.** Геохимическая деятельность сульфатредуцирующих бактерий в донных осадках озера Байкал // Микробиология. — 1995. — Т. 64, № 2. — С. 405–410.
- Намсараев Б.Б., Дулов Л.Е., Дубинина Г.А. и др.** Участие бактерий в процессах синтеза и деструкции органического вещества в микробных матах озера Байкал // Микробиология. — 1994. — Т. 63, № 2. — С. 344–351.
- Намсараев Б.Б., Земская Т.И.** Микробиологические процессы круговорота углерода в донных осадках озера Байкал. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2000. — 160 с.
- Нечаева Н.Б., Салимовская-Родина А.Г.** Микробиологический анализ донных отложений Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1935. — Т. 6. — С. 5–14.
- Нечесов И.А.** О распространении микроорганизмов в глубинных горизонтах донных отложений озера Байкал // Биология микроорганизмов и их использование в народном хозяйстве. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1990. — С. 102–108.
- Никитин В.М.** Закономерности количественного распределения бактериофитопланктона и бактериопланктона Байкала // Микроорганизмы в экосистемах озер и водохранилищ. — Новосибирск: Наука, 1976. — С. 23–33.
- Павлова О.Н., Дрюккер В.В.** Особенности распространения бактерий рода *Pseudomonas* в озере Байкал // Сиб. экол. журн. — 2003. — № 3. — С. 267–272.
- Парфенова В.В.** Микробиологические процессы круговорота фосфора в озере Байкал: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Алма-Ата, 1984. — 20 с.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И.** Экология микроорганизмов пресных водоемов. — Л.: Наука, 1974. — 196 с.
- Романова А.П.** Сезонная динамика бактериопланктона, его горизонтальное и вертикальное распределение в южной части Байкала // Изв. СО АН СССР. — 1958. — № 7. — С. 114–124.
- Спиглазов Л.П.** Агрегированный бактериопланктон озера Байкал: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1983. — 16 с.
- Суслова М.Ю.** Распределение и разнообразие спорообразующих бактерий рода *Bacillus* в водных экосистемах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Улан-Удэ, 2007. — 22 с.
- Штевнева А.И., Судакова Н.Д.** Скорость потребления кислорода бактериопланктоном в Южном Байкале // Микробиология. — 1981. — Т. 50, № 5. — С. 907–911.

- Яснитский В.Н., Бланков Б., Гортиков В.** Отчет о работах Байкальской биологической станции при Иркутском биолого-географическом институте за 1926–1927 гг. — Иркутск, 1927. — Т. 3, вып. 23. — С. 30.
- Bergey's Manual of Systematic Bacteriology.** Second Edition / ed. G.M. Garrity. — Springer. Printed in the United States of America, 2005.
- Drucker V.V., Panasyuk E.Yu.** Potentially pathogenic in a microbial community of Lake Baikal // *Hydrobiologia*. — 2006. — Vol. 568(1). — P. 267–271.
- Zo Bell C.E.** *Marine Microbiology*. — N.Y., 1946. — 233 p.

6.2. ФЛОРА

6.2.1. МИКРОВОДОРОСЛИ И РОДСТВЕННЫЕ ИМ ОРГАНИЗМЫ

Водоросли, так же как бактерии и простейшие, интересны тем, что стоят у истоков жизни на планете. В водной среде они являются основой пищевой сети, служат индикаторами качества воды, и их изучение важно и для науки, и для практики.

Многие водоросли состоят только из одной клетки; часто они формируют колонии, объединяясь при помощи слизи или специальных образований. В ряде таксономических систем они делятся на прокариотические, не содержащие настоящего ядра, и эукариотические — с оформленным, окруженным оболочкой ядром.

Прокариотическим строением клетки обладают синезеленые водоросли, другие их названия — цианобактерии, или цианопрокариоты. Известно, что многие ископаемые формы синезеленых водорослей по морфологическим признакам очень близки современным и легко узнаются по определителям.

По палеонтологическим данным, эукариотические организмы появились в составе земной биосферы по меньшей мере 2,0–2,2 млрд л. н., а предположительно — даже около 3 млрд л. н. [Проблемы..., 2009]. Согласно очень популярной в настоящее время среди биологов идее *симбиогенеза*, становление эукариотической клетки шло от более простых организмов путем *фагоцитоза* — способности к захвату в качестве пищи других организмов. Непереварившиеся проглоченные бактерии, вступив в симбиоз с хищником, преобразовались в его органеллы. Так, вероятно, появились митохондрии, пластиды, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, отсутствующие у прокариотических клеток. Симбиоз гетеротрофной эукариотической клетки с цианобактериями (синезелеными водорослями) привел к образованию хлоропластов и появлению растений, использующих автотрофный способ питания. В дальнейшем в процессе эволюции возникали вторичные, третичные и последующие эндосимбиозы, которые усложнили организацию клетки и положили начало разнообразию растительного мира. Впервые гипотезу эндосимбиотического происхождения эукариотической клетки выдвинул К.С. Мережковский в своей работе «Растения, рассматриваемые как симбиотический комплекс», вышедшей в Женеве в 1920 г. В настоящее время эта идея активно разрабатывается Л. Маргелис [1983]. Благодаря усовершенствованию методов исследования и обогащению знаний о водорослях, в представления об их классификации регулярно вносят-

ся коррективы. Пересматриваются объемы таксономических единиц, изменяются наименования. В данном разделе основное внимание уделено планктонной альгофлоре, или водорослям толщи вод Байкала. Бентосные и симбиотические микроводоросли озера изучены значительно меньше, чем планктонные. Статус видов указывается по системе, принятой альгологами известной украинской школы [Топачевский, Масюк, 1984; Водоросли..., 1989] с небольшими от нее отклонениями, и не преследуется цель отразить все предлагаемые современные преобразования¹. В водной толще Байкала зарегистрировано около 200 видов планктонных водорослей. Согласно указанной выше системе, они принадлежат двум царствам и восьми отделам и распределяются следующим образом:

Царство Прокариотические водоросли

Отдел Синезеленые водоросли

Царство Эукариотические водоросли

Отдел Эвгленовые водоросли

Отдел Динофитовые водоросли

Отдел Криптофитовые водоросли

Отдел Золотистые водоросли

Отдел Диатомовые водоросли

Отдел Желтозеленые водоросли

Отдел Зеленые водоросли

Из всех известных в планктоне водорослей массового развития с численностью более 100 тыс. кл. на 1 л воды достигают лишь 15–18 видов, или примерно десятая часть их общего числа. Если наибольшее флористическое разнообразие характерно для зеленых водорослей, то по числу массовых видов на первое место выходят диатомовые, а за ними — золотистые водоросли. Число массовых представителей из других отделов обычно не превышает 2 видов, но некоторые из них способны вызывать «цветение» воды. Водоросли двух отделов — эвгленовые и желтозеленые — бедны по составу и малочисленны в Байкале.

**6.2.1.1. Синезеленые водоросли (Cyanophyta):
цианобактерии, или цианопрокариоты**

Синезеленые водоросли относятся к прокариотным организмам, но в отличие от бактерий обладают способностью к *оксигенному фотосинтезу*, т.е. выделяют в процессе фотосинтеза кислород. Они не имеют типичных хлоропластов, но их клетки, как и клетки других водорослей, содержат пластинчатые мембранные структуры — *тилакоиды*, с которыми связаны ассимиляционные пиг-

¹ В научной литературе часто можно встретить выражение — «Этот вид ранее указывали в водоеме, но нами он не найден». В результате не понятно — вид встречался и исчез или же он был ранее неправильно определен. Чтобы избежать двойственного толкования, мы приводим оригинальные микрофотографии не только доминантных, но и некоторых редких и новых для флоры Байкала водорослей. Они могут свидетельствовать о происходящих изменениях в экосистеме озера, отражать воздействие на нее климатических и антропогенных факторов.

менты, в основном *хлорофилл а*, *каротиноиды* (каротин, ксантофилл) и *фикобилипротеиды* (аллофикоцианин, фикоциан, фикоэритрин).

Настоящее ядро, окруженное мембраной, у синезеленых отсутствует. Носитель генетической информации — *дезоксирибонуклеиновая кислота* (ДНК) — располагается обычно в центре клетки в виде мелких гранул или фибрилл, образуя ядерную область.

Процесс синтеза белка осуществляется с участием *рибосом*. Они представляют собой рибонуклеопротеидные частицы, включающие рибонуклеиновую кислоту (рибосомальную РНК) и белки.

Синезеленые водоросли обычно содержат *газовые вакуоли* (псевдовакуоли). Их число в клетке различно: от одной до многих. В световом микроскопе они выглядят как темные или даже черные тельца, обычно неправильной формы. Эти тельца состоят из многочисленных газовых пузырьков, имеющих проницаемую для газов белковую стенку, а выявить их можно при помощи электронной микроскопии. При повышении давления в среде газовые пузырьки сплюсываются (коллапсируют) и водоросли опускаются в глубинные слои воды.

Размножаются синезеленые вегетативно, делением клеток надвое. У ряда представителей известно также множественное размножение, при котором внутри материнской оболочки формируются вследствие последовательного или одновременного деления протопластов чрезвычайно мелкие клетки — нанноциты. Колониальные виды могут делиться путем распада колоний на части. Имеются специализированные клетки размножения — эндо- и экзоспоры. У многих представителей образуются акинеты, которые выполняют не только функцию переживания неблагоприятных условий, но и размножения. Типичный половой процесс не выявлен, но обнаружены парасексуальные процессы (аналоги полового), когда происходит частичное объединение геномов разных клеток.

Отдел синезеленых водорослей разделяют на 3 класса — хроококковые, хамесифоновые и гормогониевые. В планктоне Байкала найдено более 30 видов синезеленых водорослей из классов хроококковые и гормогониевые. Хамесифоновые водоросли ведут, как правило, прикрепленный образ жизни. Они обитают на камнях, подводных растениях, на затопленных предметах и пока в планктоне Байкала не обнаружены.

Хроококковые водоросли объединяют как одноклеточные, так и колониальные виды. Их клетки чаще шаровидные или эллипсоидные, реже цилиндрические, разнообразно согнутые, веретеновидные или другой формы. Колонии обычно слизистые, с беспорядочным расположением клеток, изредка нитевидные.

Гормогониевые водоросли состоят исключительно из колониальных видов. Обязательной формой их строения является *трихом*, или нить. Многие гормогониевые водоросли образуют *акинеты* и *гетероцисты*. При образовании гетероцист содержимое вегетативной клетки обесцвечивается, становится гомогенным, оболочка приобретает двухконтурный вид, а на полюсах возникают поры и полярные структуры — пробки. В гетероцистах в аэробных условиях фикси-

руется атмосферный азот. Гетероцисты способствуют фрагментации трихомов, т.е. могут выполнять функцию размножения. Формирование акинет сопровождается накоплением запасного вещества в клетке.

Массовые **хроококковые** водоросли в Байкале характеризуются мелкими размерами клеток — не более 2 мкм в диаметре. По размерным характеристикам они классифицируются как пикопланктон. В гидробиологической литературе как самый многочисленный пикопланктонный вид часто указывается синехоцистис озерный (*Synechocystis limnetica* Porovsk.). Это одноклеточная шаровидная водоросль, при делении может образовывать двух- и четырехклеточные колонии (рис. 6.2, а). При использовании световой микроскопии трудно идентифицировать этот вид из-за мелких размеров, сложен и количественный учет, а роль его в фитопланктоне часто завышается за счет других видов, имеющих сходные размеры клетки. Так, молекулярно-генетический анализ, проведенный И.В. Тихоновой, О.И. Белых и др. [2006], подтвердил наличие в составе байкальского пикопланктона наряду с *Synechocystis* представителей других родов, в том числе и *Synochococcus*.

В число массовых водорослей с очень мелкими клетками входит и колониальный малоизученный вид — цианодикцион планктонный (*Cyanodictyon planctonicum* Meyer) (рис. 6.2, б). Его очень мелкие клетки (около 1 мкм в диаметре) с помощью тонкой слизи объединены в цепочки. В Южном Байкале этот вид встречается часто в августе — сентябре, а пик численности приходится обычно на первую декаду октября и может составлять сотни тысяч клеток в литре воды. Из **гормогониевых** водорослей анабена Леммермана (*Anabaena lemmermannii* P. Richt.) может вызывать «цветение» воды в теплую безветренную погоду, которая на Байкале обычно наблюдается в начале августа. Ее размножение начинается с прибрежных прогретых участков и иногда охватывает удаленные от берега районы над глубоководной зоной. Трихомы этой водоросли с помощью едва заметной слизи объединяются в колонии, форма ко-

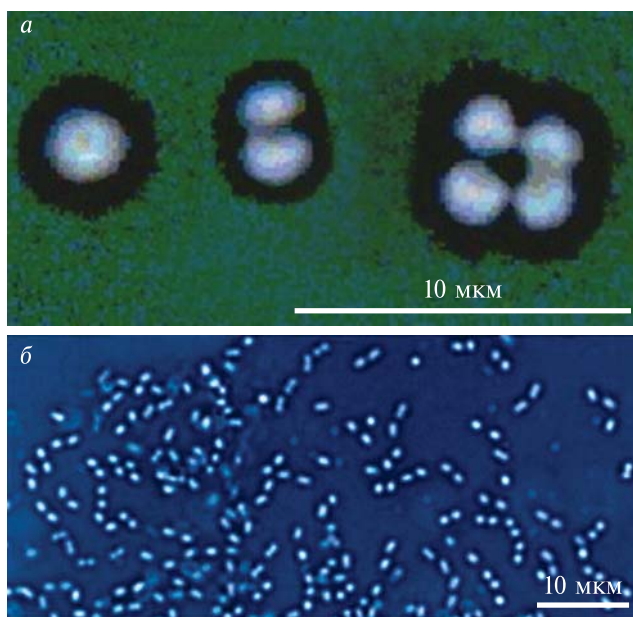


Рис. 6.2. *Synechocystis limnetica*: световая микроскопия — четко видна слизистая обертка вокруг клеток (а) и *Cyanodictyon planctonicum*: взрослая колония (б) (фото Г.И. Кобановой).



Рис. 6.3. *Anabaena lemmermannii*, молодой спиралевидный трихом, в котором начинается формирование акинет (а). Вокруг трихома видна слизистая обертка (фото Г.И. Кобановой).

торых близка к шаровидной. Обычно трихомы разнообразно изогнутые, но некоторые из них могут иметь спиралевидную форму (рис. 6.3). В молодых колониях они состоят в основном из коричневатых вегетативных клеток. Форма клеток меняется от шаровидных до удлиненных и несколько искривленных. По мере роста и «созревания» клетки в колониях превращаются в гетероцисты и крупные акинеты. Акинеты накапливают запасные вещества, вырабатывают толстую оболочку и приобретают сине-зеленый оттенок. Гетероциста размещается, как правило, между двумя акинетами, но в конце вегетационного периода

да в центре колоний наблюдаются сплошные скопления акинет. Крупные клубкообразные колонии (рис. 6.4) напоминают частички манной крупы. Это широко распространенный в зоне умеренного климата планктонный вид. В хорошо прогреваемых западных водоемах, например в днепропетровских водохранилищах, он развивается с весны до осени. В водах Байкала, прогреваемых только в верхних слоях, «цветение» воды наблюдается всего несколько дней. Краткость штилевых периодов и малый запас биогенных элементов в водах озера ограничивают продолжительность вегетации.

Наряду с анабеной Леммермана, в мелководных заливах и сорах Байкала может достигать высокой численности близкородственная ей анабена цветения воды

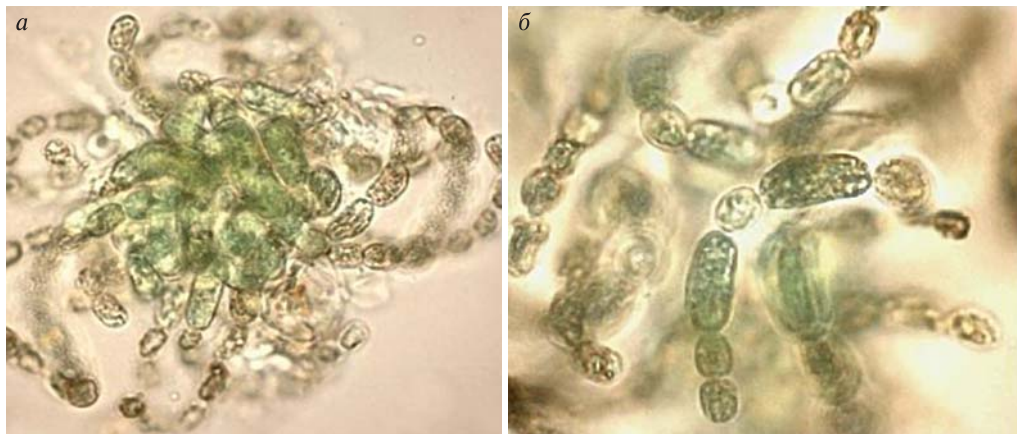


Рис. 6.4. *Anabaena lemmermannii*, живая водоросль (фото Г.И. Кобановой).
а — общий вид колонии; б — часть этой же разрушенной колонии на большем увеличении.



Рис. 6.5. *Anabaena flos-aquae* (фото Г.И. Кобановой).

1, 2 — одна живая нить, меняющая форму в процессе микрофотографирования; 3 — нить с акинетой (а) и гетероцистой (z), вегетативные клетки (v) находятся в стадии активного деления.

(*Anabaena flos-aquae*), также имеющая спиралевидную форму трихома (рис. 6.5), и крупноклеточная анабена Шереметьевой (*Anabaena scheremetievi*) с прямыми трихомами (рис. 6.6). В открытых водах озера эти виды встречаются редко.

Изучение видового состава синезеленых продолжается. Недавно из Южной котловины Байкала описана новая разновидность гормогониевой водоросли — спирулина наименьшая байкалия (*Spirulina minima* var. *baicalia* Kobanova, 2006). Она имеет одиночные бледно-сине-зеленые трихомы 0,9–1,1 мкм шириной, 1,5–14,5 мкм длиной, спирально закрученные, содержащие до пяти оборотов. Диаметр оборота спирали 2,1–3,3 мкм, расстояние между оборотами 3,0–3,9 мкм. В клетках имеются крупные гранулы — по одной или две рядом (рис. 6.7). Эта водоросль достигает высокого развития в зимне-весенний период с максимумом в марте (более 100 тыс. кл./л), однако встречается и в другие сезоны года.

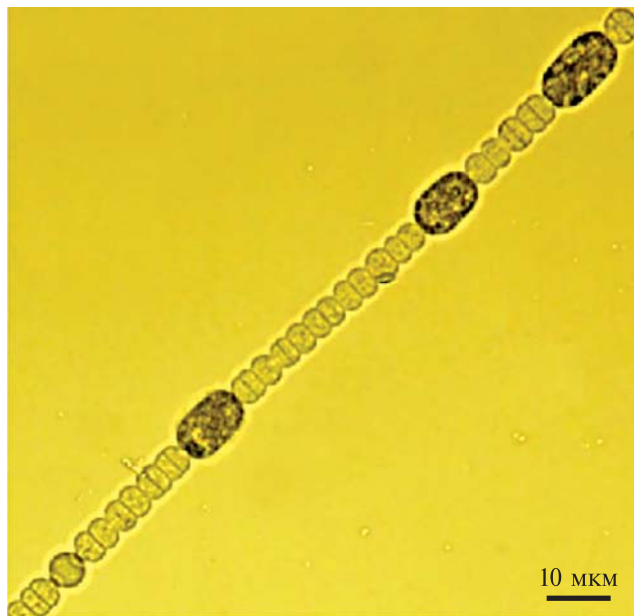


Рис. 6.6. Нить *Anabaena scheremetievi*. Содержит молодые овальные акинеты и округлую гетероцисту (фото Г.И. Кобановой).

Практическое значение синезеленых водорос-

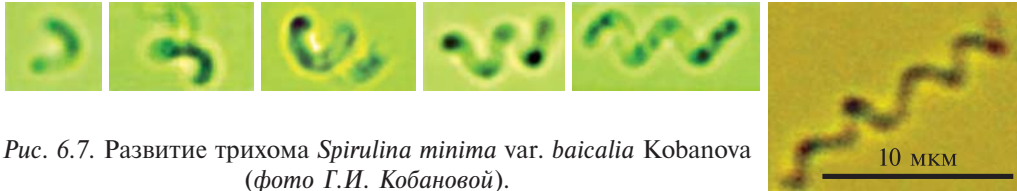


Рис. 6.7. Развитие трихома *Spirulina minima* var. *baicalia* Kobanova (фото Г.И. Кобановой).

лей заключается в том, что некоторые из них во время массового «цветения» выделяют во внешнюю среду вещество микроцистин, ядовитое для человека и животных. Однако специально проведенный генетический анализ показал, что виды, развивающиеся в Байкале, Иркутском и Братском водохранилищах, не содержат генов синтеза микроцистина [Тихонова и др., 2006]. Только в Усть-Илимском водохранилище выявлены цианобактерии *Microcystis aeruginosa*, которые являются потенциально токсичными.

6.2.1.2. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta)

Диатомовые водоросли отличаются от других отделов наличием у них прочной клеточной оболочки. Основу оболочки составляет прозрачный панцирь из оксида кремния (SiO_2), покрытый с обеих сторон слоем органического вещества [Водоросли..., 1989]².

Панцири диатомовых чрезвычайно разнообразны по форме, но большинство их состоит из двух половинок. Строение панциря отражено в термине «диатомовый», произошедшего от *diatomos* (греч.), что означает разделенный пополам. У наиболее просто устроенных панцирей половинки бывают цельные и представляют собой две *створки*, смыкающиеся краями. При этом один край заходит под другой. Такие панцири бывают у сферических форм, а их створки имеют вид полусфер. Они могут быть и у цилиндрических панцирей и напоминать два соединенных краями стакана (виды аулакозейра, мелозира). У таких форм четко различается *лицевая часть створки*, соответ-

² После гибели диатомовых водорослей кремнеземные панцири и их фрагменты скапливаются в донных отложениях. На их способности к длительному (в течение многих миллионов лет) сохранению основан метод биостратиграфии — диатомовый анализ. Состав ископаемых диатомовых отражает климатические изменения, происходившие на Земле катастрофы. Исследования диатомовых комплексов в донных отложениях Байкала способствуют получению более углубленных знаний об изменениях климата в прошлом и дают возможность строить более точные прогнозы на будущее (см. 1.9, 5.2).

На планете известны мощные слои диатомитов — горных пород, возникших в результате преобразования диатомовых илов. Их основу составляют остатки диатомовых водорослей, когда-то бурно развивавшихся в древних морях и океанах. Это ценный материал для промышленности и сельского хозяйства. Он находит применение как экологически чистый фильтрующий материал в химии, медицине и пищевой отрасли, используется как шлифовальный и изоляционный материал, для производства легкого кирпича, является идеальным наполнителем всем известного динамита. Обнаженные с поверхности пласты диатомитов имеются в Греции, а не так давно диатомиты обнаружены в Сибири.

ствующая основанию, и *загиб створки* — ее длинный отогнутый край, представляющий собой боковую поверхность. Дополнительные элементы панциря — *поясковые ободки* — у таких видов появляются во время деления клетки. Поясковые ободки разнообразны по размерам, а также по форме, которая может различаться даже у одного вида, их число непостоянно. Существует много видов, у которых *загиб створки* короткий, и каждая створка стыкуется с поясковым ободком. В этом случае половинки панциря становятся «сборными», а его боковую поверхность составляют в основном поясковые ободки. Такое строение характерно, например, для видов рода *циклотелла* (*Cyclotella*), панцири которых по форме напоминают чашку Петри. У некоторых видов створки волнистые (рис. 6.8). Каждая створка соединена с соответствующим поясковым ободком и образует «сборную» половинку панциря. Видно, что одна половинка полностью заходит внутрь другой. Наружная половинка панциря называется *эпитека*, а внутренняя — *гипотека*. Эта терминология применима и к створкам, которые непосредственно стыкуются своими краями.

Большинство панцирей диатомовых водорослей напоминают шкатулки или коробки с равновеликой по высоте крышкой. Створки у них самые разнообразные — от прямоугольных до гитаровидных, седловидных и других затейливых форм, но все они геометрически правильные.

При определении вида всегда исследуют форму панциря сбоку или со стороны пояса — *вид с пояса*, и форму со стороны створки — *лицевая часть створки*, или *вид со створки*.

Симметрия лицевой части створки служит основой деления отдела на классы. Виды, характеризующиеся радиальной симметрией створок, объединяют в *класс центрические* (*Centricae*), а двухсторонней — в *класс пеннатные* (*Pennatae*).

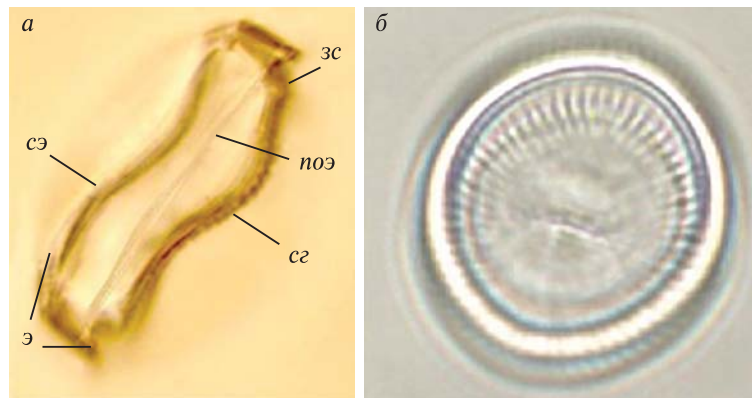


Рис. 6.8. Панцирь *Cyclotella* (фото Г.И. Кобановой).

а — вид с пояса; *б* — вид со створки; *э* — эпитека; *сэ* — створка эпитеки; *пояэ* — поясковый ободок эпитеки; *сг* — створка гипотеки; *зс* — загиб створки.

Стенки панцирей пронизаны многочисленными отверстиями — *перфорациями*, через которые клетка общается с внешней средой. Перфорации создают неповторимый, своеобразный узор и в сочетании с разнообразными выростами, выпуклостями, изгибами самих створок придают панцирю самые оригинальные формы. Образованная ими структура строго постоянна в пределах вида и является основой классификации. Структура створки с наружной и внутренней стороны различна и исследуется с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

Цитоплазма расположена в клетке *париетально* (пристеночно), а у пениатных форм имеет центральное соединение в виде мостика, в котором находится ядро. В клетке имеется одна или несколько вакуолей с клеточным соком.

Хлоропласты, находящиеся в цитоплазме, разнообразны по форме, но чаще бывают зернистые или пластинчатые, некоторые с пиреноидами. В отдельных систематических группах они, как правило, однотипные. Их пигменты — хлорофиллы *a*, *c*, каротин, бурый фукоксантин, придающий живым водорослям желто-коричневые оттенки, и несколько других ксантофиллов. Цвет хлоропласта свидетельствует о жизненном состоянии водоросли. У погибших клеток бурые пигменты вымываются водой и сохраняется только зеленый пигмент хлоропластов.

Вегетативное размножение клетки сопровождается ее ростом. Объем протопласта увеличивается, створки расходятся, а роль защитного слоя выполняет *поясок*, составленный плотно сомкнутыми *поясковыми ободками*. Иногда поясок выглядит как муфта, объединяющая створки. При достижении определенного размера клетка делится. При этом каждая дочерняя особь получает одну материнскую створку, а в зоне роста происходит формирование двух новых смежных створок, по одной для каждой дочерней.

Принято считать, что при вегетативном размножении, когда дочерние клетки получают по одной материнской створке, а вторую формируют заново, эти вновь сформированные створки всегда будут гипотеками по отношению к материнским створкам. При этом размеры вновь сформированных створок будут всегда меньше материнских, вследствие чего клетка мельчает. Но такое измельчение клеток в действительности не всегда выражено, и у некоторых диатомовых его практически нет [Комарницкий и др., 1975]. Заметному снижению размера клетки после ряда делений противопоставляется их увеличение вследствие полового процесса, сопровождающегося образованием крупной *ауксоспоры* — инициальной клетки. Однако оплодотворение имеет место и у обычных по размерам клеток. Ему предшествует редукционное деление ядра. В результате оогамного полового процесса образуется зигота, которая быстро растет, а затем вырабатывает кремнеземные створки, превращаясь в ауккоспору. Образование ауккоспор может происходить и в результате автогамии. Считается, что у диатомовых водорослей отсутствует множественное бесполое деление. Однако ряд фактов, полученных в последние годы, ставит под сомнение это заключение.

Таксономическая принадлежность диатомовых водорослей устанавливается по структуре панцирей. При этом содержимое панцирей удаляют, а затем их заключают в среды с высоким показателем светового преломления с целью лучшего выявления структуры. Но некоторые байкальские планктонные водорос-

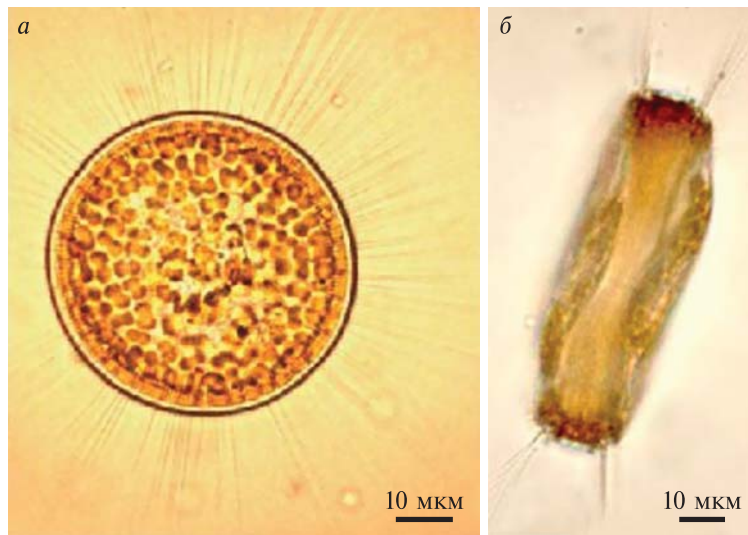


Рис. 6.9. *Cyclotella baicalensis* (фото Г.И. Кобановой).

Одна живая клетка показана с лицевой части створки (а) и со стороны пояска (б).

ли имеют особенности, по которым можно установить принадлежность вида по живой клетке.

В Байкале выявлено свыше 50 планктонных диатомовых водорослей. Их своеобразие определяют эндемичные виды, все они из класса центрические³. Остановимся на наиболее характерных для Байкала видах.

Из видов рода *Cyclotella* отмечают два эндемика: циклотелла байкальская — *Cyclotella baicalensis* (рис. 6.9) и циклотелла маленькая — *Cyclotella minuta* (рис. 6.10). Их клетки короткоцилиндрические. Они имеют многочисленные желто-бурые хлоропласты, располагающиеся у стенок панциря. Отличительные особенности циклотеллы байкальской, по которым ее можно определить в прижизненном состоянии, — крупные размеры и многочисленные щетинки, расходящиеся от краев створок подобно солнечным лучам. Они служат для объединения клеток в колонии (рыхлые короткие цепочки) и поддержания их во взвешенном состоянии. Щетинки очень хрупки и теряются при хранении материала. Крупноклеточная *Cyclotella baicalensis* не является массовым видом. Она обычно развивается в зимне-весенний подледный период; ее максимум ограничивается несколькими десятками тысяч клеток на литр воды. Но в случае дождливого лета, в условиях низкой освещенности и интенсивного волнового перемешивания, она может в заметном количестве вегетировать в пелагиали Байкала и в летний период.

³ В настоящее время эндемизм центрических диатомей Байкала оспаривается вследствие обнаружения их в других озерах Байкальской рифтовой зоны, в частности в оз. Хубсугул. Однако в Хубсугуле эти виды не являются массовыми, их встречаемость там носит случайный характер и не позволяет считать их истинными обитателями монгольского озера.



Рис. 6.10. Живые клетки *Cyclotella minuta* (фото Г.И. Кобановой).

Вид: а — со створки; б — с пояска.

Второй вид — *Cyclotella minuta* в отличие от циклотеллы байкальской имеет, как правило, маленькие размеры, а щетинки бывают не у всех клеток, и их число мало — не более 10. Особенность этого вида заключается в асимметрии створок. Они как бы сдавлены с боков (рис. 6.10). В открытом Байкале *Cyclotella minuta* может встречаться вместе с *Cyclotella baicalensis*. Однако максимум ее обилия в Южном Байкале приходится на осен-

ний период (октябрь — ноябрь), который обычно не превышает 100 тыс. кл./л.

По-видимому, к эндемикам относятся и колониальные нитчатые диатомеи, среди которых наиболее известны холодолюбивые *аулакозейра байкальская* (*Aulacoseira baicalensis*) и *а. Скворцова* (*A. skvortzowii*). Иногда весной, когда озеро еще покрыто льдом, виды аулакозейра дают высокие «урожаи». Такие годы, согласно старому наименованию указанного рода, называют «мелозирными»⁴. Форма и размеры клеток этих видов существенно меняются в течение жизненного цикла. Жизнь новому «поколению» дает инициальная клетка — ауксоспора, которая является результатом полового процесса.

Aulacoseira baicalensis встречается по всей акватории озера, в том числе и в крупных заливах. Общее представление о морфологическом разнообразии популяции на внутривидовом уровне можно составить по рисункам 6.11–6.14. Ее первые живые нити появляются еще зимой (январь), когда на Байкале происходит становление ледового покрова. В это время встречаются «проростающие» длинностворчатые клетки с толстостенными панцирями. Они формируют новые нитчатые колонии из короткостворчатых вегетативных клеток с нежными панцирями (рис. 6.11). Молодые вегетативные клетки по структуре и размерам практически совпадают с *Aulacoseira islandica*, за которую и принимали *A. baicalensis* первые исследователи альгофлоры Байкала. Как видно, желто-бурые, округлые хлоропласты вегетативных клеток немногочисленны (рис. 6.11, 6.12), но толстостенная клетка, производящая их, всегда заполнена множеством хлоропластов (рис. 6.11, а).

Массовое развитие *Aulacoseira baicalensis* происходит в марте — апреле подо льдом. В конце марта — начале апреля появляются ауксоспоры (рис. 6.12, а). Их формируют узкие нити, которые называют «нити с критическими размерами клеток». Считают, что они уменьшились до «критических размеров» в результате многократного вегетативного деления. Ауксоспоры

⁴ Ранее байкальские виды *Aulacoseira* относили к роду *Melosira*. Подробнее об «урожайных», или «мелозирных» годах см. 6.5.1.4.

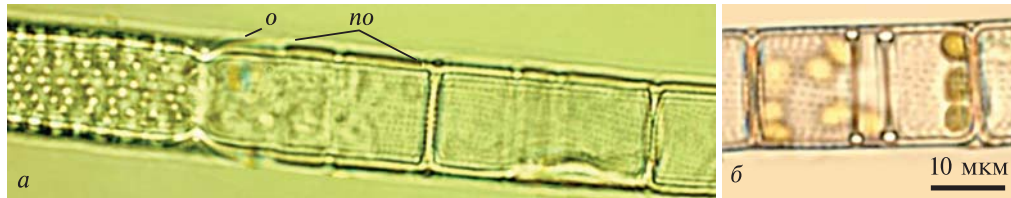
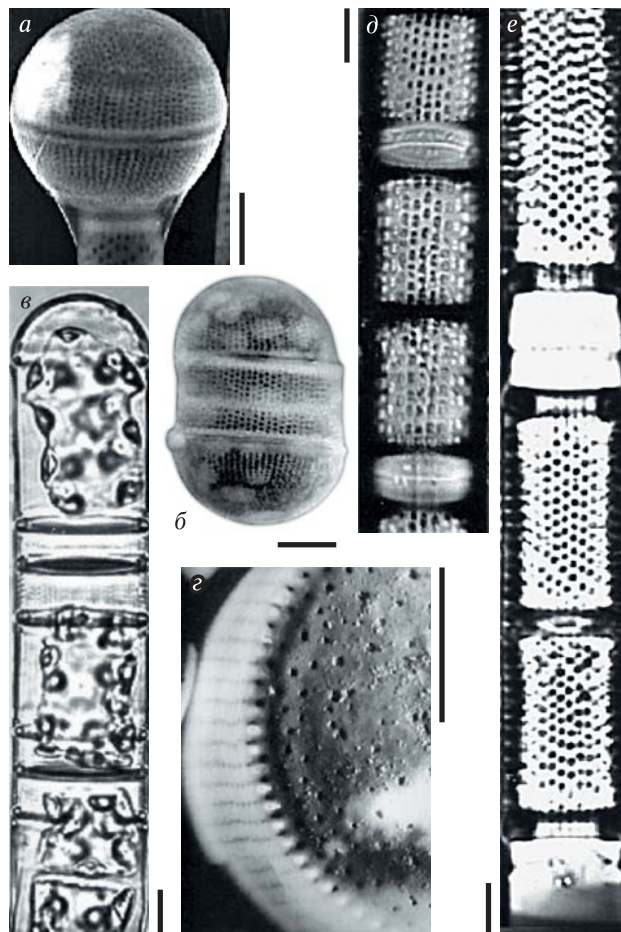


Рис. 6.11. *Aulacoseira baicalensis* (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

a — крупная толстостенная клетка сформировала молодую вегетативную нить из коротких тонкостенных клеток со слаборазличимой структурой панциря; *б* — живая вегетативная нить; *о* — отогнутый край материнской створки, с которым стыкуются поясковые ободки (*no*) молодых вегетативных клеток.

Рис. 6.12. *Aulacoseira baicalensis* (*a, б, г* — фото Г.И. Кобановой и В.А. Уманец, *в, д, е* — Г.И. Кобановой).

a — формирование ауксоспоры (СЭМ); *б* — ауккоспора после первого вегетативного деления, видны округлые хлоропласты (СЭМ); *в* — образование вегетативной нити из ауккоспоры (световая микроскопия — СМ); *г* — лицевая часть створки, образовавшейся в результате первого деления ауккоспоры (СЭМ); *д* — нить, содержащая вегетативные клетки (СМ); *е* — нить, содержащая покоящиеся клетки с длинными створками (СМ). Масштабная линейка — 10 мкм.



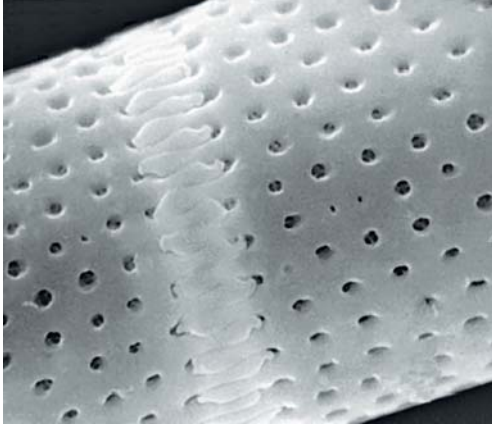


Рис. 6.13. *Aulacoseira baicalensis*: ультраструктура двух смежных створок покоящейся клетки (СЭМ) (фото Г.И. Кобановой и В.А. Уманец).

Створки соединены длинными соединительными шипами. Ареолы образуют прямые ряды. На створках видны 3 мелкие поры — внешние отверстия выростов, расположенных на внутренних сторонах створок.

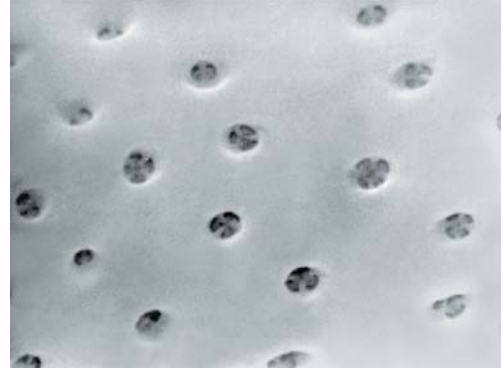


Рис. 6.14. *Aulacoseira baicalensis*, фрагмент створки покоящейся клетки (СЭМ) (фото Г.И. Кобановой и В.А. Уманец).

Видно строение ареол.

немногочисленны, их доля в популяции составляет около 2 %. Они начинают «прорастать» сразу, не проходя стадии покоя (рис. 6.12, б). Первые клетки, образовавшиеся в результате деления ауксоспоры, существенно отличаются от «обычных» вегетативных. Они имеют широкие и короткие створки (рис. 6.12, б–г), но последующие — более длинные (рис. 6.12, в). После вскрытия льда, которое происходит в мае, и последующего прогревания вод вегетативные клетки начинают активно формировать толстостенные длинностворчатые клетки (рис. 6.12, д, е), а сами исчезают из планктона или встречаются в виде пустых панцирей; т.е. жизнь вегетативных клеток не продолжается в течение многих лет, как ранее считали, а ограничивается холодным сезоном. Вновь сформированные нити из длинных крупных клеток постепенно опускаются в глубинные слои воды (рис. 6.12, е). Эти длинностворчатые и толстопанцирные клетки иногда называют «зимующими», очевидно, правильнее их называть «покоящимися». Они предназначены для переживания неблагоприятных условий, а повышающаяся температура воды для холодноводных организмов, активно развивающихся в зимне-весенний период подо льдом, — один из таких факторов. Ультраструктура покоящейся клетки показана на рис. 6.13, 6.14.

Численность *Aulacoseira baicalensis* в Южном Байкале в 50–60-е гг. прошлого века могла достигать нескольких сотен тысяч клеток на литр (до 600 тыс. кл./л); в последующие годы ее максимумы были заметно ниже (подробнее см. 6.5.1.4).

В конце 90-х годов прошлого века вид, известный ранее в Байкале как *Aulacoseira islandica*, некоторыми авторами был признан новым для науки —

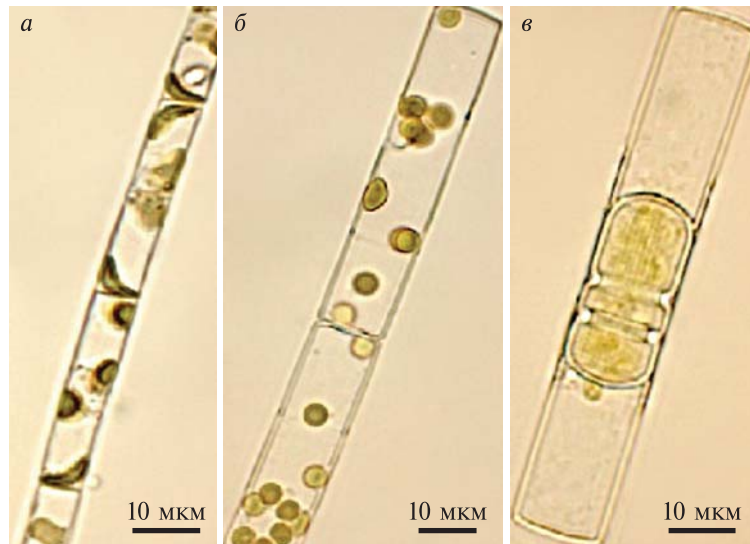


Рис. 6.15. *Aulacoseira skvortzowii* (фото Г.И. Кобановой).

а, б — вегетативные нити в разных жизненных стадиях; в — нить со спорой (СМ).

A. skvortzowii. К такому заключению одновременно пришли альгологи НИИ биологии при Иркутском государственном университете и американские исследователи, которые первыми составили полное описание вида, присвоив ему имя известного исследователя байкальских диатомовых водорослей Б.В. Скворцова (рис. 6.15). Особенность вида — наличие покоящейся споры и очень тонкие стенки вегетативных клеток, структуру которых с трудом удастся выявить методами электронной микроскопии из-за их разрушения в процессе подготовки препарата. Ареолы⁵ у этого вида образуют сдвоенные ряды. Это один из основных доминантов в пелагиали Южного и Среднего Байкала. В зимне-весенний подледный период его максимальная численность может быть выше 1 млн кл./л. Высокого развития вид достигает на Селенгинском мелководье, а также в крупных заливах озера, в которых наряду с весенним пиком развития может показывать менее выраженный осенний.

В Среднем Байкале, в Малом Море и крупных заливах озера обильно развивается другой нитчатый эндемик — *стефанодискус Мейера* — *Stephanodiscus meyerii* (рис. 6.16). Он характеризуется мелкими клетками с нежными тонкими панцирями. Вид может достигать обильного развития и в пелагиали Южного Байкала (свыше 2 млн кл./л), но редко, а причины вспышек развития непонятны. Первоначально этот вид в Байкале определяли как *Melosira binderana*.

⁵ Ареолы — регулярно повторяющиеся отверстия в стенках створок панциря, прикрытые с наружной или с внутренней стороны (либо с обеих сторон) велумом.

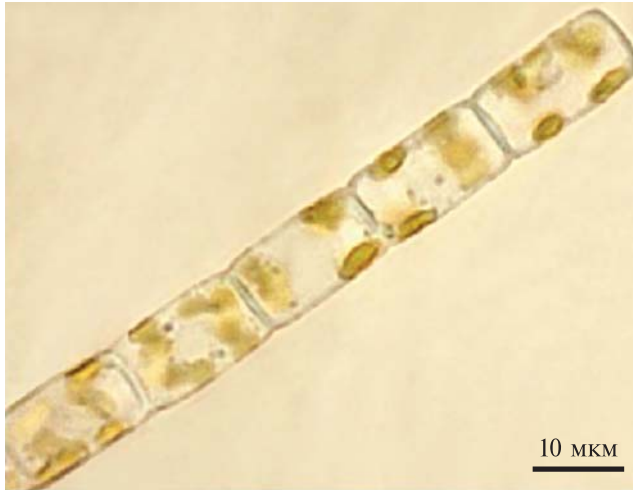


Рис. 6.16. Живая нить *Stephanodiscus meyerii* (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

Из видов рода мелозира в Байкале обитает *Melosira varians* (рис. 6.17). Характерная черта мелозире варианс (означает изменчивая), по которой ее можно определить в живом состоянии, — это форма хлоропластов, имеющих округлые очертания и лопастные выросты. Это обитатель мелководной прибрежной зоны Байкала, заливов и солов. В пелагиали озера можно встретить лишь случайные пустые панцири, вынесенные из мелководий.

Melosira varians является индикатором сапробности

воды или показателем ее загрязнения органическими веществами и продуктами их распада. Это бета-мезосапробный вид. Наличие его может указывать на бета-мезосапробные условия в водоеме, т.е. присутствие аммиака, а также продуктов его окисления — азотной и азотистой кислот — и незначительное содержание сероводорода. Но кислорода в таком водоеме еще много, и минерализация идет за счет полного окисления органического вещества.

Из пеннатных диатомей в планктоне Байкала массового развития достигает синедра игольчатая с разновидностями (*Synedra acus*). Особенность вида заключается в способности образовывать веерообразные колонии (рис. 6.18). Можно отметить некоторое увеличение роли этого вида в пелагиали Южного Байкала в последние годы. Другой вид этого рода — *Synedra ulna* var. *danica* — может в некоторые годы играть существенную роль в биомассе фитопланктона благодаря крупным клеткам. Иногда в летне-осенний период в пелагиали Байкала также становится заметным развитие *Asterionella formosa*.

Дно прибрежных акваторий населяют бентос-



Рис. 6.17. *Melosira varians*, живая нить. Залив Провал, 24.07.2010 г. (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

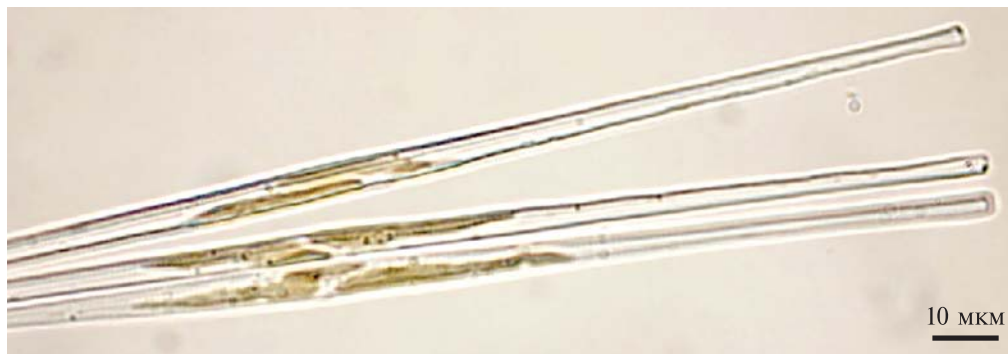


Рис. 6.18. *Synedra acus* образовала веерообразную колонию (живая колония, СМ) (фото Г.И. Кобановой).

ные диатомеи, представленные, как правило, пеннатыми видами (см. 6.2.2). В Байкале разнообразие пеннатных диатомей намного выше, чем центрических, выявлено несколько сотен видов, однако флора донных диатомовых изучена еще недостаточно.

6.2.1.3. Динофитовые водоросли (Dinophyta)

Динофитовые водоросли — чрезвычайно интересная группа, находящаяся на стыке животного и растительного мира. Это преимущественно одноклеточные организмы с монадным (жгутиковым) типом строения. В типичном случае у них имеются 2 жгутика, «вложенные» в 2 борозды на клеточном покрове. Последний у более примитивных форм представлен тонким нежным белковым перипластом⁶. У более организованных форм монада покрыта *текой*, или панцирем. Поперечная борозда (или пояс) охватывает всю клетку и делит ее на верхнюю и нижнюю части — эпивальву и гиповальву. Продольная борозда расположена на брюшной стороне клетки. Ее длина различна; иногда она может ограничиваться только гиповальвой.

Динофитовые водоросли обычно называют организмами мезокариотического типа: их ядерный аппарат имеет ряд уникальных особенностей (отсутствие белков-гистонов в хромосомах, ядрышковых организаторов, непрерывный синтез ДНК и др.). В настоящее время одни авторы считают, что их правильнее рассматривать как дегенерировавшие эукариоты, другие — как эукариоты с уникальной организацией, являющиеся базовой группой для всех остальных протист⁷.

Хлоропласты присутствуют не у всех представителей, они разнообразной формы, обычно многочисленны. Ассимиляционные пигменты — *хлорофиллы а*

⁶ Перипласт — плотный поверхностный протоплазматический слой у некоторых типов клеток, не обособленный от цитоплазмы, хотя и соответствующий клеточной оболочке; может быть сравнительно мягким или более твердым, гладким или со скульптурными утолщениями.

⁷ В настоящее время одноклеточные эукариотные организмы выделяют в особое царство Protista, независимо от типа питания (автотрофного или гетеротрофного) (подробнее см. 6.3.1).

и с, а также каротиноиды (β - и γ -каротин и ксантофиллы — диадноксантин, фукоксантин, диатоксантин, диноксантин, перидинин и др.). Наряду с автотрофным типом питания часть видов характеризуется полностью гетеротрофным питанием или же миксотрофным (смешанным). Среди гетеротрофов имеются формы с осмотротрофным и голозойным типом питания.

Пиреноиды⁸ отмечаются редко. Обычно они расположены по одному в центре хлоропласта и окаймлены крахмальными скорлупками.

Стигма («глазок») отмечается не у всех видов, но у некоторых она имеет очень сложное строение — чашеобразное, с линзовидным телом, чем напоминает глаз высших животных.

Известно вегетативное размножение — делением клеток в подвижном состоянии, и бесполое — зоо- и апланоспорами. Половое размножение выявлено у немногих видов. Оно связано с половым процессом в виде хологамии (или гологамии), когда сливаются 2 целые подвижные, лишённые клеточных оболочек вегетативные клетки. Иногда при делении вегетативной клетки образуются несколько подобных ей гамет. Сливаться (копулировать) могут морфологически одинаковые гаметы — изогамия, или несколько отличающиеся по размерам и форме гаметы — гетерогамия (анизогамия). Для многих видов известны толсто-стенные покоящиеся цисты.

В планктоне Байкала из динофитовых водорослей доминируют два крупных беспанцирных представителя, которые были описаны Н.Л. Антиповой как эндемичные виды рода *Gymnodinium*. Первый вид — *Gymnodinium coeruleum* и второй — *G. baicalense* с внутривидовой разновидностью (var. *minor*). Довольно долго эти виды не были известны, поскольку при фиксации формалином в пробах они разрушаются. Описание появилось в середине 50-х годов прошлого столетия [Антипова, 1955]. Для проведения таксономических исследований, выявления морфологии клеток необходим живой материал, но активная подвижность клеток и быстрое их разрушение в препарате осложняют эти работы. Длительный период для них было известно только вегетативное размножение, а жизненный цикл и внутривидовую изменчивость не удавалось проследить. В настоящее время по этим видам получены новые данные, которые меняют сложившиеся о них представления. Так, исследованиями в прижизненном состоянии установлено, что описание *G. baicalense* проведено по утерявшей подвижность клетке и не отражает ее исходную форму, которая на самом деле довольно близка *G. coeruleum* (рис. 6.19, а, б). У этих видов отмечена заостренная гиповальва — нижняя часть клетки. Также недавно впервые удалось получить электронные микрофотографии *G. baicalense* (рис. 6.20). В свою очередь, видовая самостоятельность *G. coeruleum* сейчас не подтверждается. Остановимся детальнее на характеристике этих таксонов.

У вида, описанного как *G. coeruleum*, хлоропласты отсутствуют, клетки бесцветные или с голубоватым оттенком (цвет отражен в названии). Он обладает

⁸ Пиреноиды — белковые тельца, функционально и пространственно тесно связанные с хлоропластом. Состоят в основном из фермента рибулезодифосфаткарбоксилазы, обычно окружены крахмальными зёрнами.

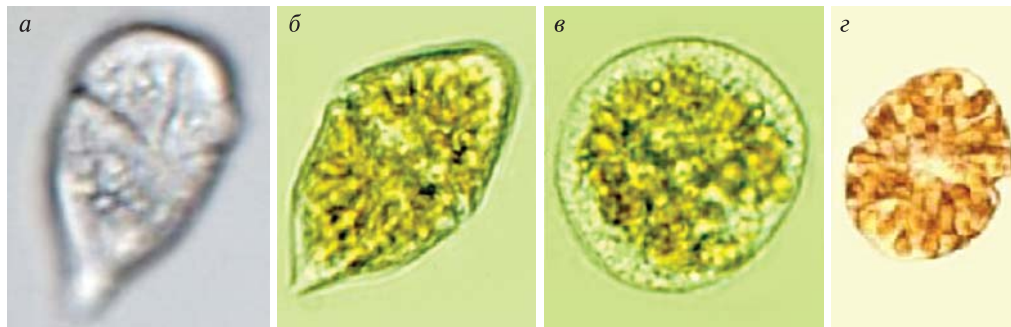


Рис. 6.19. Живые динофитовые оз. Байкал (фото Г.И. Кобановой).

a — бесцветный *Gymnodinium coeruleum*, вид с брюшной стороны; *б* — *G. baicalense* с многочисленными хлоропластами; *в* — он же, изменивший свою форму при нагревании препарата в момент исследования; *г* — *G. baicalense* var. *minor*.

эластичной клеточной оболочкой, способной к растяжению, и характеризуется голозойным типом питания, совершаемого путем захвата разнообразных водорослей, в том числе «родственных» — *G. baicalense*; также крупных диатомовых водорослей можно обнаружить внутри его клетки. К растениям этот вид относят только по традиции. В Байкале он развивается круглогодично, предпочитает верхние слои воды, хотя часто встречается и на больших глубинах (до 500 м). Максимальная численность — несколько десятков тысяч клеток в литре воды — обычно наблюдается в августе. Сейчас установлено, что *G. coeruleum* не является эндемиком Байкала. Он найден в водоемах не только Байкальского региона, но и Беларуси, резко различающихся по трофическому уровню; т.е. он является широко распространенным видом и характеризуется высокой степенью толерантности. Описывая этот вид, Н.Л. Антипова [1955] в качестве родственного рассматривала *G. helveticum* Penard, но из-за его розовой цитоплазмы и неполного морфологического соответствия отождествить с ним не решалась. Исследования популяции, проведенные в Научно-исследовательском институте биологии ИГУ Г.И. Кобановой [2004], позволили обнаружить у «*Gymnodinium coeruleum*» бесполое размножение путем образова-

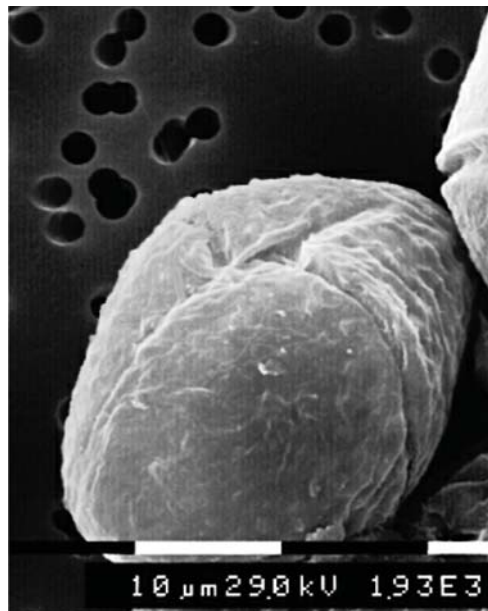


Рис. 6.20. *Gymnodinium baicalense* (СЭМ) (фото Н.В. Анненковой).

Видны продольная и поперечная борозды.

ния нескольких зооспор внутри материнской оболочки, которую они покидают через разрыв в области продольной борозды. В прижизненном состоянии удалось выявить дополнительные формы, в том числе морфологически соответствующие упомянутому *G. helveticum*. Таким образом, эти виды различаются только по цвету. Недавно японские ученые перевели *G. helveticum* в другой род и присвоили ему новую комбинацию — *Gyrodinium helveticum* (Penard) Takano et Horiguchi. Коллектив сотрудников Лимнологического института, используя молекулярный анализ, выявил полное (100 %) генетическое сходство между *Gymnodinium coeruleum* из Байкала и *Gyrodinium helveticum* из японского оз. Шикотсу [Анненкова и др., 2009]. На основании этого предлагается считать *Gymnodinium coeruleum* синонимом *Gyrodinium helveticum*. Очевидно, для байкальской формы будет наиболее подходящей комбинация *Gyrodinium helveticum* f. *coeruleum*, что подчеркивает цветовую особенность этой разновидности.

Для второго вида — *Gymnodinium baicalense* — характерен автотрофный тип питания. Многочисленные желто-бурые удлинённые хлоропласты расположены в клетке радиально. В Байкале вид вызывает «цветение» воды в подледный период весной. «Цветение» начинается в прибрежной части и при интенсивном развитии вида может продвинуться в открытую пелагическую зону. Благодаря крупным размерам и высокой численности вид может обуславливать высокую биомассу — до 100 мг на 1 л воды [Кожова, 1959]. Он светолюбивый и в массе сосредоточивается у самой кромки льда, в местах прохождения станковых щелей, а также может жить в самой ледовой толще, довольствуясь малыми объемами межкристаллической воды. Скопления гимнодиниума в весеннем льду могут иметь вид желтых или буроватых «ампул», а непосредственно подо льдом они иногда образуют сплошной слой толщиной до 3 см.

По существующим представлениям, *Gymnodinium baicalense* помимо типичной формы включает мелкую разновидность — *minor* (см. рис. 6.19, з). Прижизненные исследования [Кобанова, 2009] обнаружили чрезвычайное разнообразие морфологических форм, которые можно принять за самостоятельные виды, но плавные переходы между ними позволяют расценить их как жизненные стадии одного вида. В пользу такого вывода свидетельствует генетическая однородность популяции [Анненкова и др., 2009]. Прижизненные исследования природной популяции также показали, что первоначальное описание вида проведено по стадии, находящейся в процессе формирования покоящейся цисты, которая утратила подвижность и не полностью отражает форму активной вегетативной клетки. Обычные вегетативные клетки во время микроскопирования при нагревании препарата от электрической лампочки мгновенно разрушаются (см. рис. 6.19, в), а клетки, находящиеся в стадии формирования покоящейся цисты, удивительно устойчивые (см. рис. 6.21, а). Эти цистообразующие клетки могут сохраняться до полного высыхания водного препарата, и за это время (10–12 ч) может произойти формирование цисты (см. рис. 6.21, б, в). Циста образуется эндогенно (внутри материнской оболочки) путем сжатия протопласта и выработки собственной толстой клеточной оболочки. Время ее формирования не превышает 12 ч. Внутреннее строение цистообразующей клетки мало от-

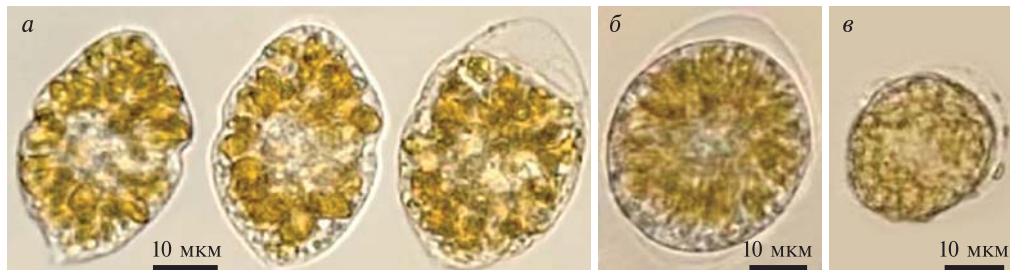


Рис. 6.21. Образование покоящейся цисты у *Gymnodinium baicalense* (фото Г.И. Кобановой). Две клетки показаны в разные моменты формирования цисты. Время наблюдения за первой клеткой (а) составило 2,5 ч, а за второй (б) — 10 ч; препарат был оставлен на ночь, и за это время сформировалась циста (в).

личается от активной вегетативной клетки. Она имеет обычные для вида хлоропласты и является ли результатом полового процесса — пока не совсем понятно. Надо полагать, что именно такую стадию жизненного цикла — начальную фазу цистообразования — удалось отобразить Н.В. Анненковой методом электронной микроскопии (рис. 6.20). В популяции обнаружены также временные цисты (рис. 6.22), представляющие собой вегетативные клетки, покрытые толстым слоем слизи для защиты от неблагоприятных условий.

Кроме того, в популяции обнаружен изогамный половой процесс. Найдены копулирующие особи на ранней стадии слияния, а также на более поздней — стадии планозиготы, для которой характерно наличие 2 продольных, параллельных друг другу жгутов (рис. 6.23). Копулирующие особи отличаются от вегетативных клеток по форме и имеют меньшие размеры. Неожиданным оказалось то, что при полном их слиянии образование цисты не наблюдалось. Полностью слившиеся клетки приобретали темный цвет и содержали массу мелких клеточек двух видов, которые на уровне световой микроскопии можно расценить как генеративные крупные женские и мелкие мужские микрогаметы (рис. 6.24). В одной пробе можно было найти все стадии развития микрогамет: контактирующие между собой микрогаметы, клетки, соответствующие по строению зиготе, в которой на определенной стадии появляется желтый пигмент (рис. 6.25), и однотипные по размеру (около 5 мкм в диаметре) почти шаровид-

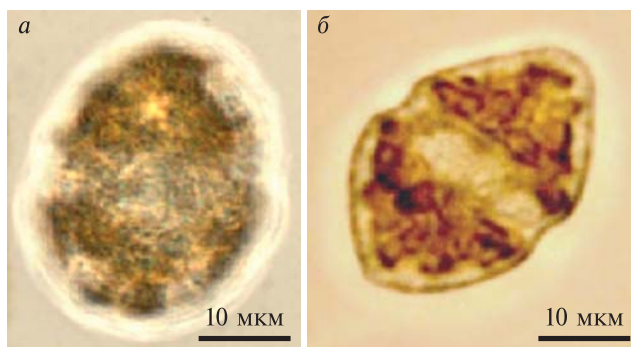


Рис. 6.22. Временные цисты у *Gymnodinium baicalense* (фото Г.И. Кобановой). Фокус: а — на слоистую слизистую оболочку, б — на внутреннее строение.

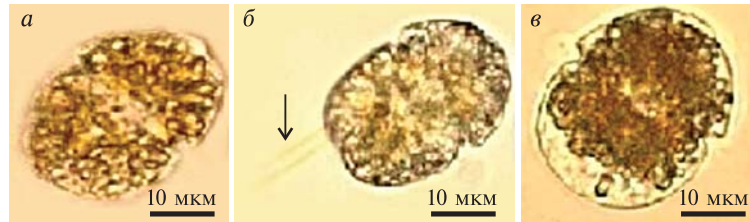


Рис. 6.23. Половой процесс у *Gymnodinium baicalense* (фото Г.И. Кобановой).
а — 2 сливающиеся подвижные гаметы; б — планозигота с 2 жгутиками (стрелка); в — слившиеся особи — «зрелая» планозигота.

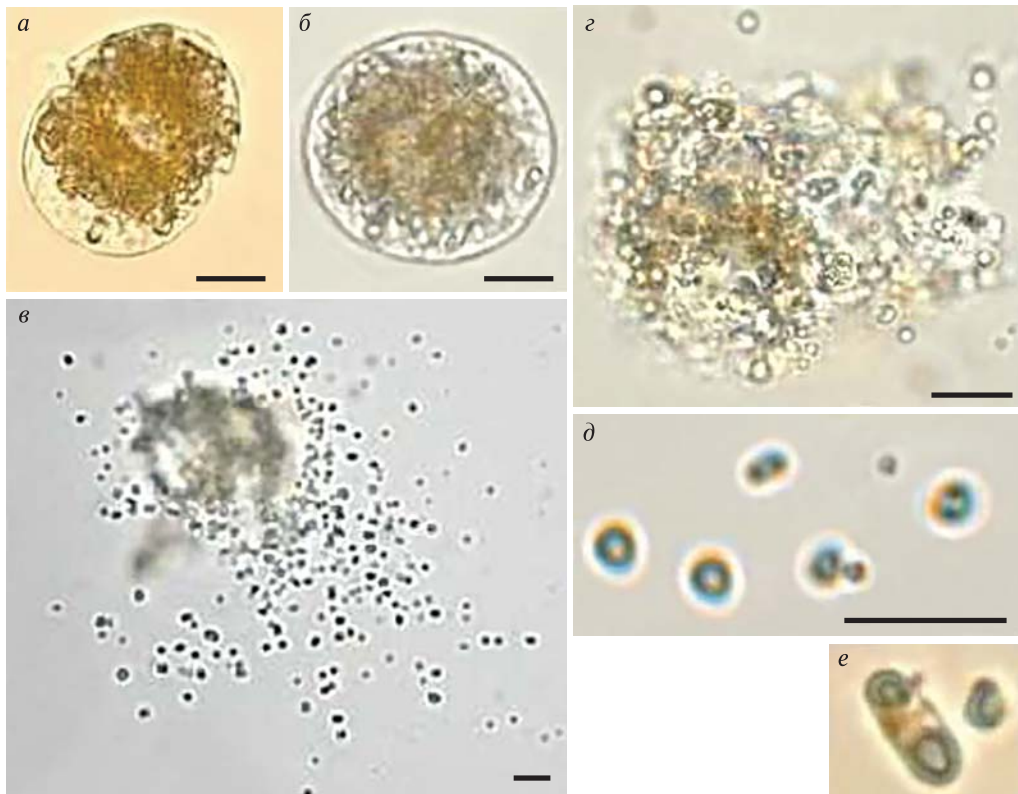


Рис. 6.24. Половой процесс у *Gymnodinium baicalense* (фото Г.И. Кобановой).
а — «зрелая» планозигота; б, в — ее разрушение, показан один объект; в, г — выброс генеративных клеток; ядро не обнаруживается (г); д — женские генеративные клетки (округлые) и мужские (мелкие, заостренные) на большем увеличении; е — формирование яйцеклеток.
Масштабная линейка — 10 мкм.

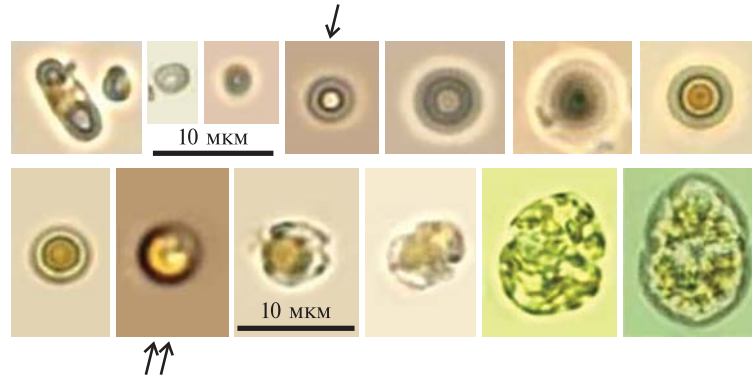


Рис. 6.25. Яйцеклетка *Gymnodinium baicalense* и ее развитие после оплодотворения (фото Г.И. Кобановой).

Стрелка — появление желтого пигмента в клетке; двойная стрелка — развитие гленодиниоподобной клетки.

ные клетки с одним желтым, относительно крупным хлоропластом. Клетки с такой формой характерны для рода *Glenodinium*. Растущие клетки приобретают черты, свойственные этому роду. Хлоропласты в растущих клетках еще мало-численны и не имеют радиального расположения. По мере роста клеток появляются особи, соответствующие *varietету* *G. baicalense* var. *minor*. Очевидно, что эта разновидность — лишь стадия в жизненном цикле *G. baicalense*. На данном этапе исследования можно предположить, что в копуляцию вступают молодые особи, появившиеся из микрогамет.

Имеющиеся материалы, безусловно, не являются исчерпывающими. Пока неизвестно, сколько особей образуется при прорастании цист и какую форму они имеют при этом. Это задачи дальнейших исследований.

Морфологически и экологически *Gymnodinium baicalense* очень близок пресноводному представителю *G. wigrense* из польского оз. Вигры, который описан Волошинской в 1925 г.

По результатам молекулярно-генетического анализа, *G. baicalense* обнаруживает наибольшее родство с морским видом из арктических льдов в районе архипелага Шпицберген [Анненкова, 2010]. В этой

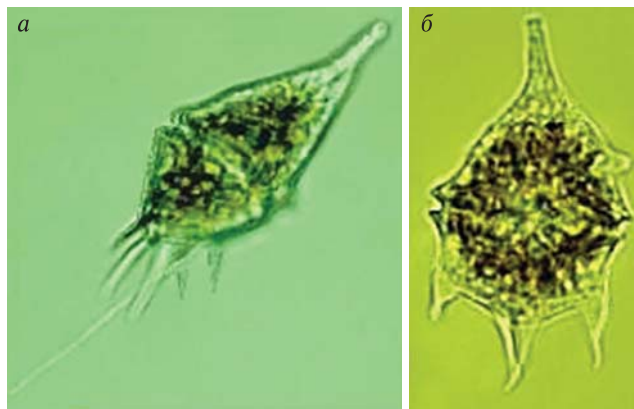


Рис. 6.26. Живой *Peridinium baicalense* в движении (фото Г.И. Кобановой).

Вид: а — сбоку, длинный продольный жгут виден позади клетки; б — со спинной стороны.

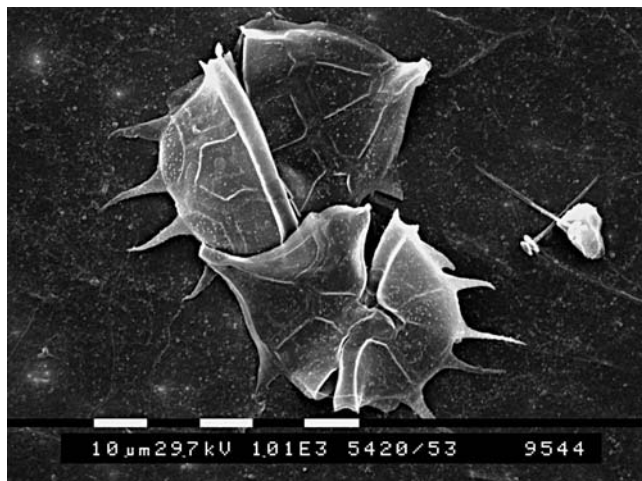


Рис. 6.27. *Peridinium baicalense*, строение панциря (СЭМ) (фото Н.В. Анненковой).

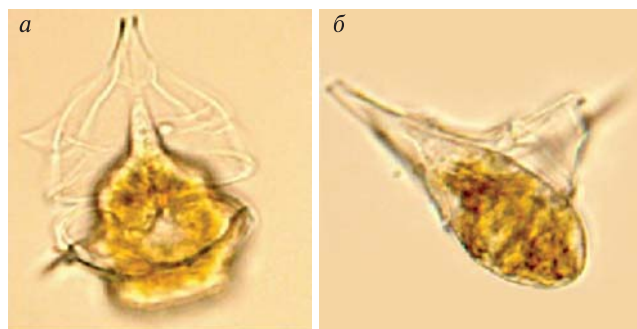


Рис. 6.28. *Peridinium baicalense*. Прижизненные наблюдения во время линьки. Выход монады из панциря (фото Г.И. Кобановой).

a — вид с брюшной стороны, *б* — вид сбоку.

этого вида и при этом с малым содержанием или полным отсутствием планктонных диатомей могут датировать окончание периодов ледниковий. Это связано с тем, что динофитовые склонны к массовому развитию именно в талой воде, тогда как для развития планктонных диатомовых во время оледенений могут складываться неблагоприятные условия (повышение мутности воды, см. гл. 5).

Из планктонных динофитовых, имеющих панцири, в Байкале имеется несколько видов. Из них заслуживают внимания 2 крупноклеточных вида: *Peridi-*

⁹ В связи с этим интересен факт, что Н.А. Бондаренко определила *Gymnodinium baicalense* var. *minor* из весеннего фитопланктона ледниково-тектонического оз. Орон в бассейне р. Витим. — Прим. ред.

связи можно напомнить о способности байкальского вида к массовому размножению в малых межкристаллических пространствах ледовой толщи.

Учитывая данные натуральных, прижизненных лабораторных и молекулярно-генетических исследований, можно предположить, что возникновение вида *G. baicalense* связано с одним из плейстоценовых оледенений (возможно, с последним из них), а переход его из морских вод в пресные произошел весьма недавно через опресненный лед⁹. Проникновение могло идти со стороны Северного Ледовитого океана, поэтому данные организмы могут быть отнесены к неолимническому элементу в биоте Байкала (см. 7.2). Обнаружение покоящейся цисты у этого вида, способной сохраняться в донных отложениях, может найти практическое применение в палеолимнологических исследованиях. Прослойки в донных отложениях с наличием цист



Рис. 6.29. Гиповальва панциря *Peridinium baicalense*, вид с брюшной стороны (фото Г.И. Кобановой).



Рис. 6.30. *Ceratium hirundinella*, вид с брюшной стороны (фото Г.И. Кобановой).

nium baicalense и *Ceratium hirundinella*, принадлежащих к группе перидиниевых водорослей.

Вид *Peridinium baicalense* (рис. 6.26, 6.27) — эндемик озера. В некоторые годы в прибрежной части Южного Байкала массовое развитие этого вида под льдом в марте вызывает «цветение» воды. В открытой части Байкала он также встречается в зимне-весенний период, но здесь его численность мала; как правило, это единичные особи. Для *P. baicalense* характерна «линька» — способность сбрасывать панцирь (рис. 6.28, 6.29).

Крупный теплолюбивый вид *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Bergh (рис. 6.30) обитает в мелководных и прогреваемых участках озера. Часто его можно встретить в заливах. В глубоководной части открытого Байкала можно найти лишь единичные, случайные экземпляры в августе — сентябре, когда воды озера наиболее прогреты. В конце вегетационного сезона он образует покоящиеся цисты, они довольно быстро опускаются на дно и здесь переживают неблагоприятные для вида условия.

6.2.1.4. Золотистые водоросли (Chrysophyta)

Это очень древняя группа, остатки которой найдены в отложениях кембрия. Она объединяет одноклеточные и колониальные организмы.

Среди золотистых водорослей преобладает монадный (жгутиковый) тип структуры тела. Многие представители лишены клеточной оболочки и покрыты только плазматической мембраной (*плазмалеммой*). У некоторых

водорослей снаружи от плазмалеммы располагается панцирь. Панцирь может состоять из очень мелких, тонких кремнистых скорлупок, которые часто имеют выросты в виде шипов, иголок или щетинок. Морфология скорлупок имеет важное таксономическое значение и исследуется методом электронной микроскопии. Значительное число видов имеет прочный клеточный покров, который отстает от протопласта и образует домик. Таксономическая принадлежность таких видов устанавливается в основном по структуре домика.

Жгутиков обычно 2 (но бывает и больше), иногда один жгут редуцирован. Жгутики различаются по длине и строению, но бывают и одинаковыми.

Некоторые виды наряду с 2 жгутиками имеют *гаптонему* — жгутикоподобную органеллу различной длины. Она может служить для прикрепления клетки к субстрату и для выполнения трофических функций. В настоящее время эту группу золотистых водорослей выделяют в самостоятельный отдел *Нартophyta* [Ботаника..., 2007].

Стигма является частью хлоропласта и расположена на его переднем крае. Форма, размеры и размещение стигмы используются как систематические признаки.

Хлоропласты имеют различную форму, в клетке их 1 или 2, иногда они содержат пиреноиды. Пигменты — хлорофиллы *a* и *c*, а также каротиноиды — β -каротин и ксантофилы. Продукты ассимиляции — внепластидные масла, хризоломинарин.

При вегетативном размножении клетка делится на 2 дочерние. Домик в делении клетки не участвует. Бесполое размножение сопровождается образованием подвижных зооспор, амебоидов, а также неподвижных апланоспор и цист. Часть цист может образовываться в результате полового процесса, который все еще недостаточно изучен.

Набор пигментов и состав продуктов ассимиляции, способность к образованию цист, наличие кремнезема в клеточных стенках ряда видов сближают золотистые с диатомовыми и желтозелеными водорослями.

Золотистые водоросли распространены в водоемах разного трофического типа, но предпочитают олиготрофные. Большинство их — типичные планктеры, и только цисты переживают неблагоприятные условия на дне водоема.

В Байкале золотистые водоросли долгое время считались немногочисленной группой. К концу 70-х годов прошлого столетия было выявлено только 12 видов, из них треть приходилась на колониальные виды рода *Dinobryon*, у которых клетки заключены в плотные бокаловидные домики (рис. 6.31). К числу пелагических видов открытого Байкала относили только *D. cylindricum*, а 3 других представителя (*D. sertularia*, *D. sociale*, *D. divergens*) находили лишь в мелководных районах озера.

В последние 20 лет зарегистрированы более высокие показатели численности видов рода динобрион, и можно заметить, что ареал их распространения расширяется. Так, в 2010 г. *D. cylindricum* (рис. 6.31, *a–в*) вызвал «цвете-

ние» воды в прибрежной части у пос. Большие Коты в весенний период и в большом количестве (более 200 тыс. кл./л) развивался на пелагической станции (точка № 1). Другой вид — *D. sertularia* — К.И. Мейер находил в 30-е годы лишь в Посольском соре, вблизи устья р. Солзан и у прол. Ольхонские Ворота. Этот вид является обычным представителем прудов, мелководных озер и предпочитает эвтрофные водоемы. Г.И. Кобанова обнаружила *D. sertularia* (рис. 6.31, д–ж) у берега пос. Большие Коты ранней весной подо льдом в 2004 г., а в марте 2010 г. — на пелагической станции Южного Байкала (около 5 тыс. кл./л). В 90-е годы в число массовых видов открытой части Южного Байкала вошел *D. sociale* с внутривидовым таксоном — var. *stipitatum* (рис. 6.32). Максимальная численность приходится на период наиболее прогретых вод (август) и может превышать 100 тыс. кл./л.

В конце 90-х годов [Kozhova, Kobanova, 1999] на глубоководной станции Южного Байкала был обнаружен еще один вид — одноклеточный *D. elegantissimum* (рис. 6.33), который известен как обитатель прудов и луж. В Байкале этот вид имеет чрезвычайно изящные домики, их волнистые стенки очень тонкие, и поэтому вид легко может быть пропущен при обработке проб.



Рис. 6.31. Виды рода *Dinobryon* (фото Г.И. Кобановой). а–в — *D. cylindricum* — живая колония (а), формирование цисты (б), пустой домик (в); г — *D. divergens* var. *schauinslandii*; д–ж — *D. sertularia* (СМ). Масштабная линейка — 10 мкм.

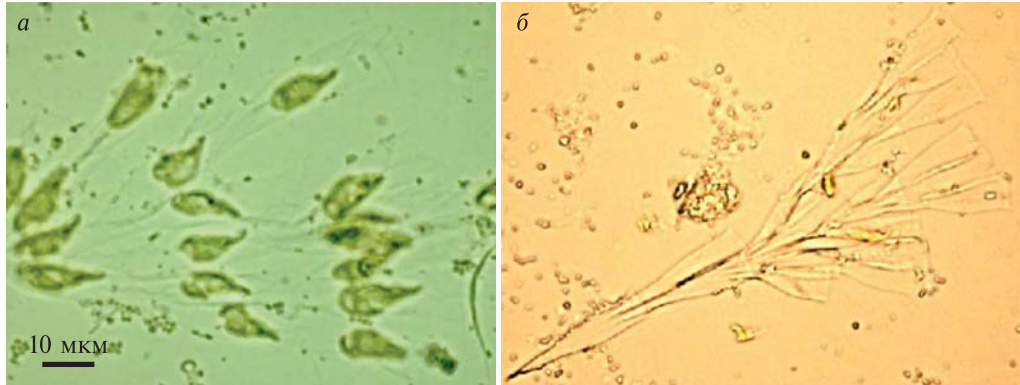


Рис. 6.32. *Dinobryon sociale* var. *stipitatum* — живая колония в начале августа (а) и погибшая в начале октября (б) (фото Г.И. Кобановой).

Развитие динобрион совпадает с массовой вегетацией колониальной синезеленой водоросли с размерами клеток около 1 мкм (СМ).

D. divergens и его разновидность *D. divergens* var. *schauinslandii* (см. рис. 6.31, з) в настоящее время найдены только в мелководных районах летом и в небольшом количестве. В районе Байкальска можно встретить *Dinobryon bavaricum* Imh.

Сложные для исследования мелкоклеточные жгутиковые водоросли, у которых отсутствуют плотные клеточные покровы, были обнаружены в Байкале только в начале 80-х годов прошлого столетия. В это время формалин, используемый для фиксации фитопланктона, был заменен более мягким йодным раствором, который позволяет сохранить в пробах фитопланктона многие нежные формы. Среди новых представителей был обнаружен массовый вид с диаметром клеток 5–7 мкм, имеющий 2 хлоропласта и 2 равных жгута. Он был первоначально определен как *Chrisidalis* sp. [Kozhova, Izmest'eva, 1998]. Его массовое развитие (несколько сотен тысяч клеток в литре воды) отмечали в разные сезоны — весной подо льдом, летом и осенью. Исследования, проведенные в 2003 г. с использованием более совершенного микроскопа, позволили выявить у многих клеток, ранее принимаемых за *Chrisidalis* sp., дополнительный жгутоподобный органоид — гаптонему — и установить ошибочность их идентификации [Кобанова и др., 2006]. В действительности такие водоросли принадлежат роду *Chrysochromulina*. С использованием световой микроскопии многие исследованные клетки по морфологии вполне идентичны *Ch. parva* (рис. 6.34). Возможно, в Байкале обитают несколько видов этого рода.

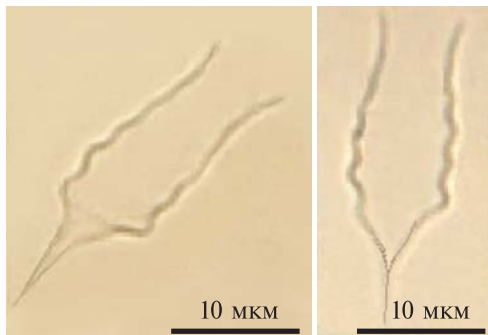


Рис. 6.33. Домики *Dinobryon elegantissimum* (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

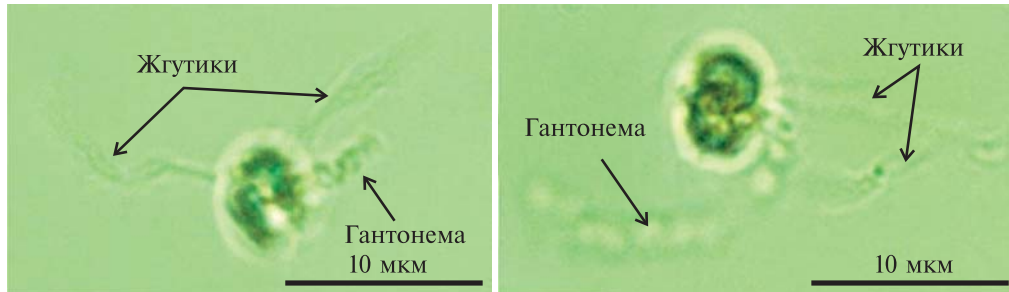


Рис. 6.34. *Chrysochromulina parva* (фото Г.И. Кобановой).
Видны 2 равных жгута и гантонома, свернутая в спираль (СМ).

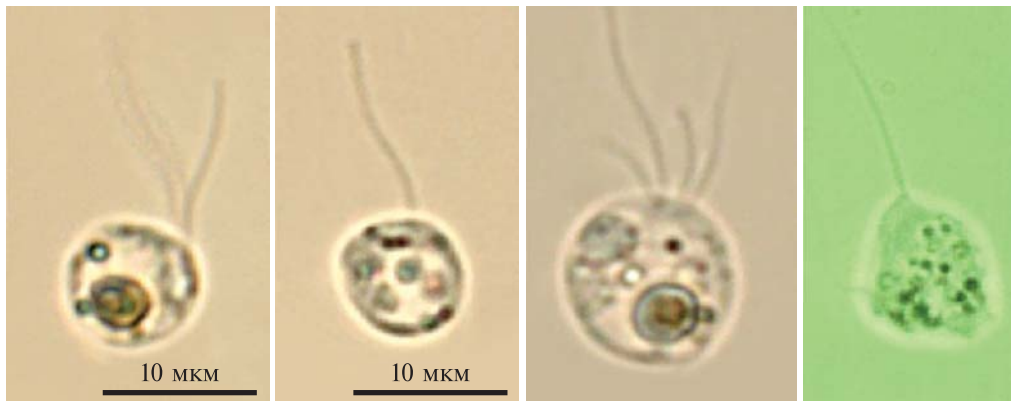


Рис. 6.35. Бесцветные жгутиконосцы — обитатели Байкала (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

Трудно судить об экологии этих сложно определяемых видов, но надо отметить, что некоторые из них выносят высокие антропогенные нагрузки. Массовое развитие хризохромулины, не определенной до вида, зарегистрировано в водах р. Рейн (Германия), которая испытывает мощное антропогенное воздействие.

Кроме автотрофных мелкоклеточных жгутиконосцев, в озере были найдены бесцветные организмы, у которых отсутствуют хлоропласты. Они разнообразны и сравнительно многочисленны в Байкале. Преобладают мелкоклеточные виды, но они изучены недостаточно из-за трудоемкости и необходимости их исследования в прижизненном состоянии. При проведении камеральной обработки проб планктона их обычно объединяют в группу бесцветных жгутиковых (рис. 6.35). Они достигают наиболее высоких количественных показателей, как правило, в августе, когда воды наиболее прогреты¹⁰. Весной подо льдом в пелагиали озера довольно часто встречаются

¹⁰ Группа «бесцветные жгутиконосцы» объединяет организмы различной таксономической принадлежности. О представителях, обладающих кинетопластом (Kinetoplastida), см. 6.3.1.

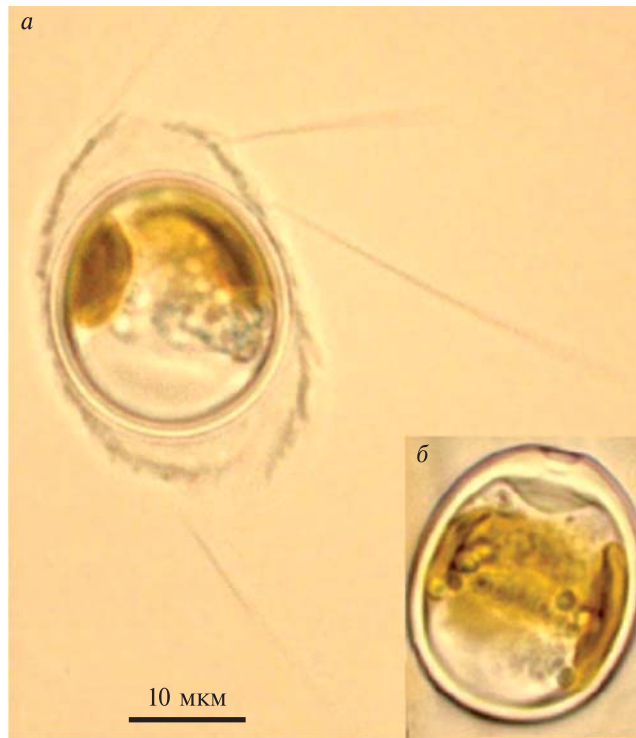


Рис. 6.36. Цисты *Mallomonas vannigera* (фото Г.И. Кобановой).
а — в материнском панцире; б — свободная циста (СМ).

виды рода *Mallomonas*, среди них наиболее крупный *M. vannigera*. Его массовое развитие наблюдается в прибрежной полосе Южного Байкала. Клетки малломонаса имеют плотный пектиновый перипласт, на котором черепицеобразно располагаются овальные кремневые чешуйки с прикрепленными к ним длинными тонкими кремневыми иглами. Внутри своей клетки этот вид формирует обратнояйцевидную эндогенную цисту (рис. 6.36).

Новые для Байкала виды из родов *Kephyrion*, *Pseudokephyrion* и *Chrysococcus* найдены в Южном Байкале. Все эти одноклеточные водоросли имеют домики. Размножаются делением на 2 особи внутри домика. Цисты образуются за пределами домика.

В пелагиали зарегистрированы единичные экземпляры этих видов, но в прибрежной части их количество более высокое (рис. 6.37).

Из видов рода *Chrysococcus* в пелагиали Южного Байкала обнаружен вид, который соответствует по структуре домика *Ch. biporus* Skuja, но отличается от него короткой длиной жгута (рис. 6.38). Он встречается в июле — августе на точке № 1 (пос. Большие Коты) единично и значительно чаще у берега. В зим-

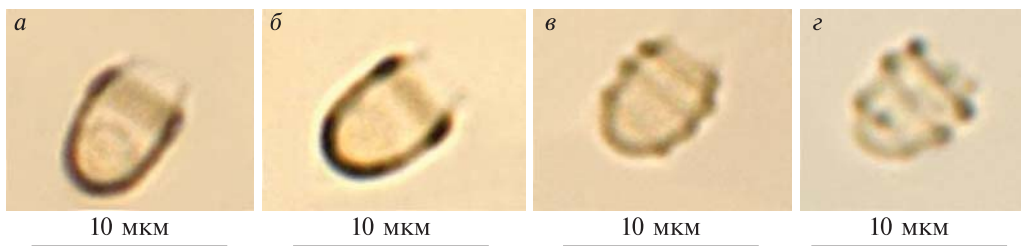


Рис. 6.37. *Pseudokephyrion gracile* (а, б) и *Kephyrion spirale* (в, з) (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

не-весенний период подо льдом часто встречается *Chrysococcus* sp., морфология которого не соответствует известным видам¹¹. Его клетки довольно мелкие — около 10 мкм в диаметре, а хлоропласты имеют золотистый оттенок (рис. 6.39). Домтики золотистых водорослей из рода *Chrysococcus* имеют большое сходство с домиками представителей рода трахеломонас из отдела эвгленовые водоросли и часто их путают. Отличить эти водоросли можно по цвету хлоропластов, у эвгленовых они зеленые, а у золотистых преобладают желтые оттенки. Из колониальных видов в летний период встречается *Uroglenopsis skujae* Matvien. Этот нежный вид разрушается во время консервирования проб.

Полученные дополнительные данные позволяют сделать вывод о том, что золотистые водоросли в Байкале характеризуются сравнительно высоким флористическим разнообразием. В настоящее время выявлено около 40 видов. Их мелкоклеточные представители составляют основу численности фитопланктона верхнего 50-метрового слоя воды в период наиболее прогретых вод, и, вероятно, в это время они являются основным и ценным кормовым объектом для зоопланктона, который, согласно М.М. Кожову и другим авторам, в августе достигает максимального развития.

6.2.1.5. Желтозеленые водоросли (Xanthophyta)

В имеющихся флористических списках по водорослям Байкала отсутствуют представители видов желтозеленых. Лишь в одной из работ А.П. Скабичевского [1978] без наименований указывается 3 вида, которые зарегистрированы

¹¹ Предполагается, что этот вид — новый для науки (species novus).

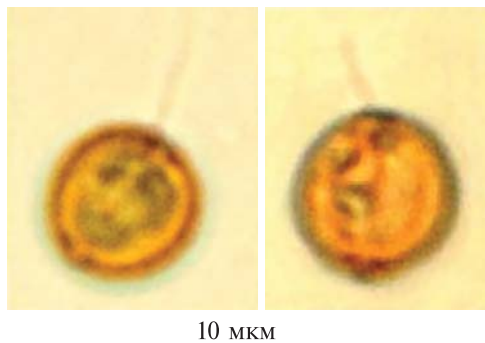


Рис. 6.38. *Chrysococcus biporus* Skuja (?) (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

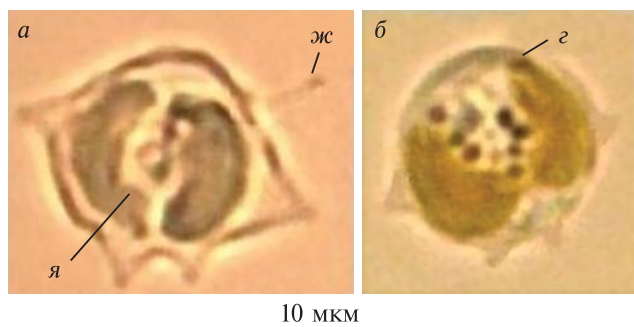


Рис. 6.39. *Chrysococcus* sp. (фото Г.И. Кобановой).

a — фиксированная клетка, видно ядро (*я*) и жгут (*ж*); *б* — живая особь, фокус на внутреннее строение клетки, хорошо виден красный глазок (*г*) (СМ).

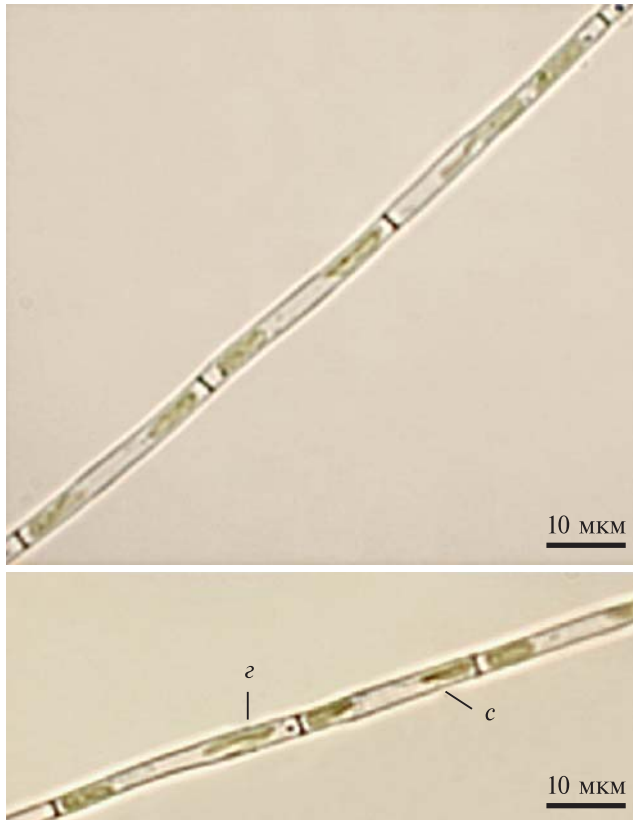


Рис. 6.40. *Tribonema angustissimum* (24.11.2008 г., точка № 1): фрагменты одной живой нити, состоящей из 21 клетки (фото Г.И. Кобановой).

z — граница смыкания асимметричных створок; c — слизистая обертка вокруг нити.

лениии клетки дочерние особи приобретают одну материнскую створку, а другую формируют заново. Считают, что вегетативное деление клетки начинается с образования полого цилиндра под оболочкой в районе смыкания створок материнской клетки, в котором вслед за делением ядра образуется поперечная перегородка, а его вид в продольном оптическом сечении приобретает Н-образную форму (рис. 6.42). Так возникает основа 2 новых смежных створок.

¹² Морфологические характеристики этой нитчатки практически полностью соответствуют диагнозу указанного вида. Ее нити довольно длинные, одиночные, клетки длинно-цилиндрические, у поперечных перегородок иногда слегка перешнурованные. Оболочка очень тонкая. Хлоропласты небольшие, неправильно желобковидные, продольно расположенные, чаще их 2, но в молодых клетках по 1. Соотношение длины клеток к их ширине укладывается в рамки диагноза — длина в 8–10 раз больше ширины, но размеры самих клеток больше — их длина составляет 20–38 мкм, а ширина — 2,4–3,3 мкм (в описании длина до 16 мкм, ширина до 2 мкм).

в устьях рек и мелководных сорах. Долгое время считали, что желтозеленые водоросли не характерны для открытой части озера.

В 2006 г. Г.И. Кобанова в пелагиали Южного Байкала впервые обнаружила нитчатую желтозеленую водоросль из рода *Tribonema* и зарегистрировала ее как *T. angustissimum* Pasch. (рис. 6.40–6.42)¹². Численность *Tr. angustissimum* на стационарной станции (точка № 1) у пос. Большие Коты не превышает 10 тыс. кл./л, но в настоящее время она регулярно обнаруживается в подледном планктоне в марте — июне и в летне-осенний период (август — октябрь).

Клеточная оболочка у видов рода *Tribonema*, подобно диатомовым водорослям, состоит из 2 створок. Основу ее составляет пектин, с примесью целлюлозы или гемицеллюлозы. При вегетативном де-

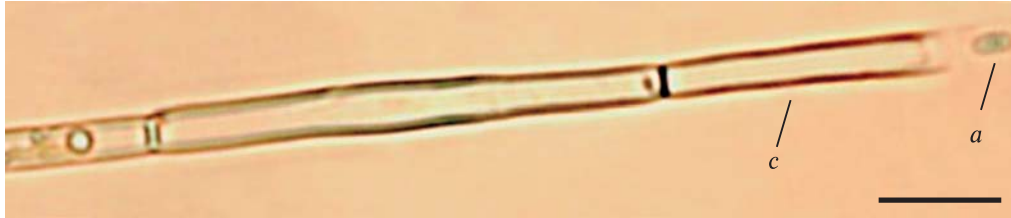


Рис. 6.41. *Tribonema angustissimum* (фото Г.И. Кобановой).

c — створка распавшейся клетки; a — генеративная клетка, покидающая створку, но еще сохранившая с ней связь с помощью слизи.

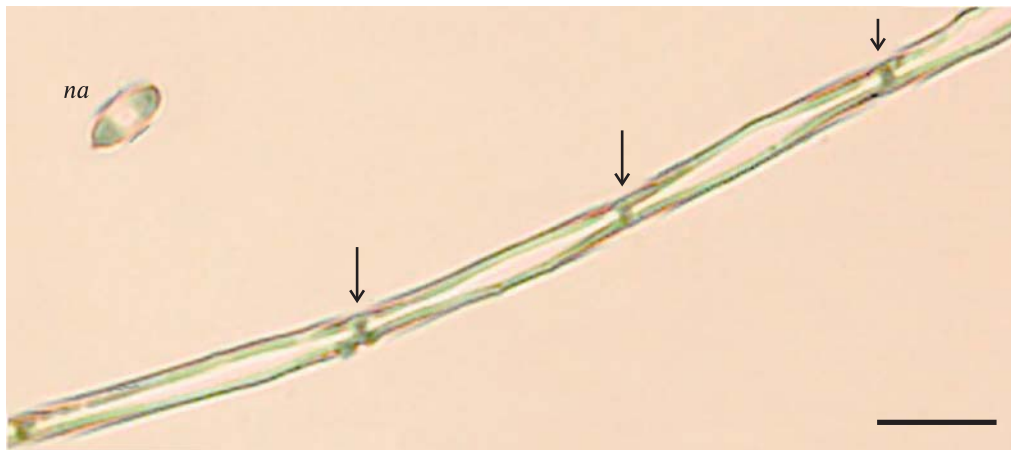


Рис. 6.42. *Tribonema angustissimum*: подсушенная нить из пробы за 29.10.2009 г. (фото Г.И. Кобановой).

Видны H-образные молодые створки двух смежных клеток; na — развитие генеративной клетки, видны зачатки створок.

Кроме вегетативного деления для трибонемы известно бесполое размножение путем образования особых клеток (зооспор, апланоспор). Виды этого рода могут размножаться фрагментацией нитей, для них известны акинеты и цисты, которые также могут осуществлять функцию размножения. В начале развития генеративные клетки обычно прикрепляются к субстрату, а затем образующиеся нити переходят в свободноплавающее состояние.

В целом из нитчатых форм желтозеленых водорослей наиболее распространены виды рода *Tribonema*. В частности, они широко представлены в озерах Большеземельской тундры.

Внешне по форме и размерам клеток *T. angustissimum* очень походит на диатомовую водоросль *Aulacoseira granulata* var. *angustissima* (O. Müll.) Simonsen, за которую (иногда случалось) ее и принимали при камеральной обработке байкальских планктонных проб.

Из желтозеленых водорослей в Байкале зарегистрирован также новый род — *Dioxys*, включающий новый для озера вид *D. biverruca* Pasch. Эта водоросль, ведущая прикрепленный образ жизни, найдена в подледный период в марте 2009 г. в прибрежной зоне у пос. Большие Коты в виде единичных экземпляров.

Таким образом, можно сказать, что видовое богатство желтозеленых водорослей Байкала изучено еще недостаточно.

6.2.1.6. Зеленые водоросли (Chlorophyta)

Это наиболее обширная группа водорослей по видовому составу. В ней представлены одноклеточные, колониальные (в том числе ценобиальные¹³), многоклеточные и неклеточные виды, неподвижные и активно подвижные, прикрепленные и свободноплавающие, а также все типы структур — от монадного до паренхиматозного, исключая тканевый и амeboидный типы.

Клетки зеленых водорослей чрезвычайно разнообразны по форме. Среди них имеются голые, лишенные обособленной оболочки формы, но подавляющее их большинство характеризуется наличием клеточной оболочки. Клеточные оболочки обычно цельные, но встречаются и составные. Внутренний слой оболочки состоит в основном из целлюлозы, а наружный — из пектина. На поверхности оболочки у многих представителей имеются разнообразные выросты, многочисленные щетинки и другие образования, способствующие парению водоросли в толще воды и выполняющие защитную функцию.

Количество ядер в клетках зеленых водорослей, принадлежащих к разным таксономическим группам, меняется в широких пределах и составляет от одного до нескольких сотен. У этой группы водорослей выявлено большое разнообразие картин митоза.

Хлоропласты разнообразны по форме, их количество также различно — от одного до нескольких сотен в клетке. Обычно они содержат погруженные пиреноиды. Полагают, что пиреноид является ферментативным центром, продуцирующим энзимы, которые, в свою очередь, способствуют выработке крахмала из глюкозы. Крахмал — основной продукт ассимиляции зеленых водорослей и чаще всего он концентрируется вокруг пиреноида, образуя светопреломляющую обкладку. У многих представителей помимо крахмала образуются масла.

Хлоропласты обычно окрашены в разнообразные оттенки зеленого цвета. Пигменты — хлорофиллы *a* и *b*, различные каротины и их окисленные производные — ксантофилы: лютеин, неоксантин, виолаксантин, зеаксантин, антераксантин и др. По составу фотосинтетических пигментов зеленые водоросли близки к высшим растениям. В неблагоприятных условиях, в том числе при недостатке биогенных элементов, соотношение основных групп пигментов в вегетативных клетках некоторых зеленых водорослей (например, *Chlamydomonas*) изменяется в пользу каротиноидов, и клетки приобретают оранжево-красную окраску.

¹³ Ценобиальные формы (ценобии) — это колонии, которые характеризуются постоянным числом клеток для каждого вида.

Для подвижных, монадных, форм характерно наличие жгутиков, сократительных вакуолей и стигмы — глазка, который является частью хлоропласта и не имеет видимой связи со жгутиками.

Размножение вегетативное, собственно бесполое и половое. У одноклеточных водорослей вегетативное размножение сопровождается образованием 2 дочерних особей. Многоклеточные формы размножаются фрагментацией таллома. У многих известны покоящиеся стадии — акинеты, а у некоторых видов найдены цисты, которые сохраняют жизнь виду в неблагоприятных условиях и одновременно выполняют функцию размножения.

В планктоне Байкала обитают зеленые водоросли, представлены преимущественно классами *собственно зеленые водоросли* (Chlorophyceae) и *конъюгаты* (Conjugatophyceae). Из собственно зеленых водорослей заслуживают внимания два порядка — хлорококковые (Chlorococcales) и улотрихальные (Ulotrichales).

Водоросли порядка *хлорококковые* распространены повсеместно. Они переносят широкие изменения рН среды, наряду с фотоавтотрофным типом питания имеют гетеротрофный и при обильном развитии являются показателями большого количества органических веществ в водоеме. Многие из них способны к смене биотопа; клетки могут выделять липкую слизь на одном из полюсов и временно прикрепляться к субстрату, в том числе и на дне водоема.

Вегетативное деление клетки, в котором принимает участие материнская клеточная оболочка, у хлорококковых водорослей отсутствует. Размножение осуществляется преимущественно бесполом путем; при этом протопласт клетки (*спорангий*) делится на части, из которых формируются специализированные клетки — *споры*. Спорангии у хлорококковых водорослей не отличаются от обычных вегетативных клеток. Споры бывают двух основных типов: подвижные — *зооспоры* (или малоподвижные — *гемизооспоры*) и неподвижные — *апланоспоры*. Активно подвижные зооспоры имеют монадную структуру и характеризуются наличием жгутиков, пульсирующих вакуолей и часто имеют стигму. Гемизооспоры не содержат жгутов и по структуре близки клеткам амебоидного типа. Число подвижных зооспор в клетках разных видов может достигать до нескольких десятков и даже сотен. Неподвижные апланоспоры образуются в клетке в меньшем количестве — чаще по 2–8 и реже по 16, 32, 64. Апланоспоры, приобретающие форму вегетативной клетки еще внутри материнской, называются *автоспорами* (рис. 6.43, в). У ценобиальных форм клетки бесполого размножения могут образовывать ценобий еще внутри спорангия (например, у *Scenedesmus*) или сразу после выхода из него (*Pediastrum*).

Половое размножение выявлено пока у немногих видов. Половой процесс происходит в основном в виде изогамии, иногда — гетерогамии и оогамии.

В планктоне Байкала хлорококковые водоросли характеризуются довольно большим видовым разнообразием; известно более 50 видов.

В глубоководных районах озера они, как правило, редки и малочисленны, многие можно отнести к случайным видам, вынесенным из соров и заливов. Массового развития в пелагиали обычно достигает только вид из рода *Monora-*

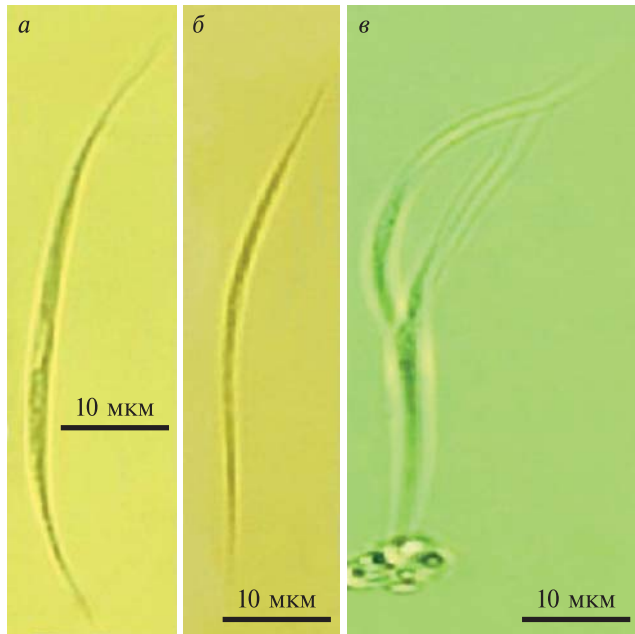


Рис. 6.43. *Monoraphidium pseudomirabile* (фото Г.И. Кобановой).
 Vegetативная клетка: а — взрослая; б — молодая; в — бесполое размножение.

phidium — *M. pseudomirabile* (Korschik.) Hindák et Zagorenko (рис. 6.43, а, б)¹⁴. В наиболее теплый период (август — начало сентября) его максимальная численность в Южном Байкале может достигать 200–500 тыс. кл./л, а в 2000-е годы зарегистрированы более высокие показатели численности.

Хлорококковые водоросли более разнообразны и более многочисленны в мелководных прогреваемых районах Байкала, в приустьевых участках, в заливах и особенно в сорах, отличающихся от открытой глубоководной части более высоким содержанием биогенных элементов. Здесь число видов, достигающих массового развития, выше,

чем в пелагиали; чаще встречаются представители других родов.

Вид рода педиаструм — *Pediastrum boryanum* (рис. 6.44) — характерен для приустьевых участков и мелководий озера. Его ценобий имеет форму круглой пластинки и состоит из одного слоя клеток, обычно плотно сросшихся боковыми сторонами. Клетки отчетливо дифференцированы на наружные и внутренние и по отношению к центру ценобия образуют концентрические кольца. Краевые клетки имеют выемку и снабжены отростками, которые несут хрупкие длинные щетинки, теряющиеся при фиксации. Встреченные нами в Байкале ценобии состояли из 8, 16 и 32 кл. В западных водоемах число клеток в ценобии может достигать 512.

Из видов рода сценедесмус на мелководьях и особенно в изолированных от Байкала прибрежных водоемах можно встретить *Scenedesmus arcuatus*, *S. falcatius*, *S. quadricauda* (рис. 6.45).

¹⁴ Комбинация *Monoraphidium pseudomirabile* предложена Гиндак и Загоренко [Hindák, Zagorenko, 1992] и произведена от вида *Ankistrodesmus pseudomirabilis* Korschik. Надо отметить, что П.М. Царенко [1990] иначе расценивает *A. pseudomirabilis* и включает его в синоним *Monoraphidium arcuatum*. Клетки *M. pseudomirabile* дуговидные или узковеретеновидные, равномерно суженные к концам. Концы клеток тонко заостренные. Оболочка тонкая, гладкая. Хлоропласт пристенный, выстилает весь периметр клетки, часто с центральным вырезом на выпуклой стороне. Размножение автоспорами. Ширина клеток 0,8–2,0 мкм, расстояние между концами 35–65 мкм.

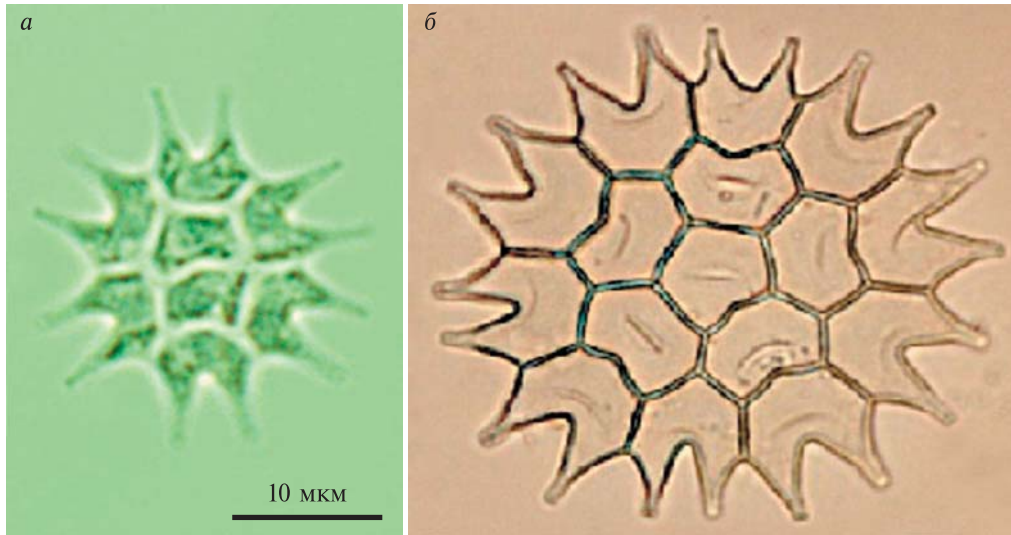


Рис. 6.44. *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh (фото Г.И. Кобановой).

a — молодой живой ценобий; *б* — ценобий после выхода зооспор из каждой клетки через разрыв в оболочке.

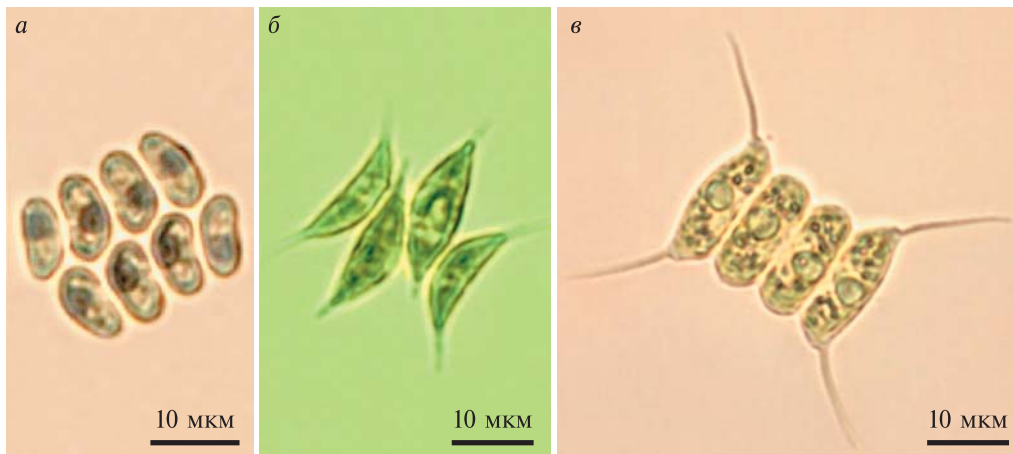


Рис. 6.45. Виды рода *Scenedesmus* (фото Г.И. Кобановой).

a — *Scenedesmus arcuatus* (Lemm.) Lemm.; *б* — *Scenedesmus falcatus* Chodat; *в* — *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb.

В результате исследований фитопланктона Южного Байкала в 2009 г. Г.И. Кобановой впервые зарегистрированы новые для озера хлорококковые водоросли. Они были найдены в прибрежной полосе у пос. Большие Коты во второй половине лета в небольшом количестве и показаны на рис. 6.46–6.48.

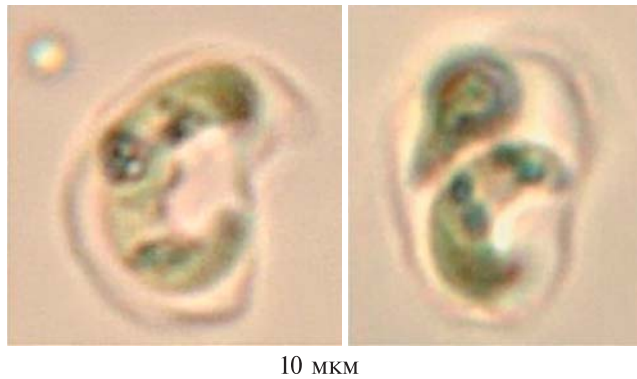


Рис. 6.46. *Nephrochlamys willeana*. Одна живая колония показана с разных сторон (фото Г.И. Кобановой).

Вид *Nephrochlamys willeana* (Printz) Korschikoff (рис. 6.46) впервые описан из водоемов Норвегии. В Байкале форма и размеры материнской оболочки, в которой находятся 2 клетки, вполне соответствуют указанному виду¹⁵.

Другой новый для озера вид — *Tetraedron caudatum* (Corda) Hansgirg (рис. 6.47). Это наиболее изменчивый и широко распространенный вид. Клетки у него пятиугольные, звездообразные, плоские, с более или менее вогнутыми сторонами и округленными

лопастями, с шипами различной длины. Оболочка гладкая. Хлоропласт постенный, выстилает всю клетку, с одним пиреноидом. Размеры клетки составляют 10 мкм в диаметре, шипы 5 мкм длиной, т.е. соответствуют нижнему размерному диапазону, указанному в диагнозе. Вид впервые зарегистрирован в прибрежной полосе Южного Байкала в августе 2009 г. у пос. Большие Коты, единично.

Tetrastrum staurogeniaeforme (Schroed.) Lemm. (рис. 6.48) — широко распространенный вид, зарегистрирован в конце июля 2009 г. у пос. Большие Коты в прибрежной полосе¹⁶.

Порядок улотрихальные (Ulotrichales) представлен в Байкале небольшим числом планктонных видов, и принадлежат они к 2 родам — *Koliella* и *Elakatothrix*¹⁷. Виды рода *Koliella* в Байкале до 80-х гг. прошедшего столетия, по-видимому, учитывали совместно с видами рода *Ankistrodesmus* (в настоящее время это

¹⁵ Клетки в диагнозе характеризуются как «луновидные, иногда дуговидно изогнутые, с симметричными, широко округленными концами и широкой вырезкой между ними» [Царенко, 1990]. В Байкале они плоские, в виде полукольца с симметричными клювовидно заостренными концами, диаметр полукольца 7,5 мкм, высота — 2,5 мкм. Клетки, похожие на байкальские, показаны на рисунках *Nephrochlamys allanthoidea* Korschikoff, который, на наш взгляд, очень близок *N. willeana*, у которого форму клетки в некоторых ее положениях (рис. 6.46, а–в) легко можно принять за луновидную. Возможно, при первичном описании этого вида допущена неточность.

¹⁶ Ценобии ромбовидные, плоские, с очень маленьким прямоугольным отверстием в месте соединения 4 клеток, со слизью. Клетки округло-треугольные или трапециевидные, с выпуклой, широкоокруглой внешней стороной, крестообразно расположенные, плотно сросшиеся внутренними сторонами. Оболочка гладкая, с шипами на внешней стороне клетки. Хлоропласт пристенный, с пиреноидом. Ценобии 5 × 6 мкм, клетка 2,5 мкм в диаметре, т.е. размеры вида в Байкале, как и у предыдущего вида, соответствуют нижнему размерному диапазону в диагнозе.

¹⁷ В литературе дополнительно указывается еще один род порядка Ulotrichales — *Binuclearia* — с наиболее характерным для Малого Моря видом *B. lauterbornii*.

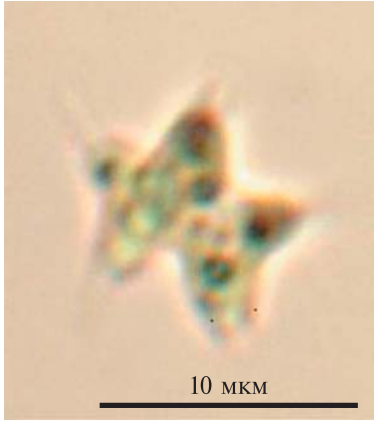


Рис. 6.47. *Tetraedron caudatum*. Живая клетка из пробы за 09.08.2009 г. у берега пос. Большие Коты (фото Г.И. Кобановой).

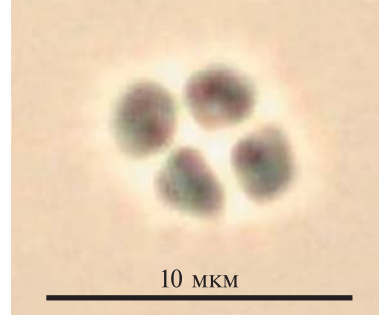


Рис. 6.48. *Tetrastrum staurogeniaeforme* (фото Г.И. Кобановой).

род *Monoraphidium*), имеющими сходные размеры и форму. Наиболее детально динамика их развития изучена в Южном Байкале. Остановимся на двух формах *Koliella longiseta* — типовой *Koliella longiseta* f. *longiseta* и спирально завитой — *Koliella longiseta* f. *variabilis*. Эти формы хорошо отличаются по размерным и экологическим характеристикам. Их учет в Байкале ведется с 1979 г. Вначале была обнаружена спиралевидная форма [Загоренко, Кобанова, 1982] (рис. 6.49).

Этот вид достигает массового развития (более 200 тыс. кл./л, а иногда до 500–600 тыс. кл./л) в подледный весенний период, как правило, в марте — ап-

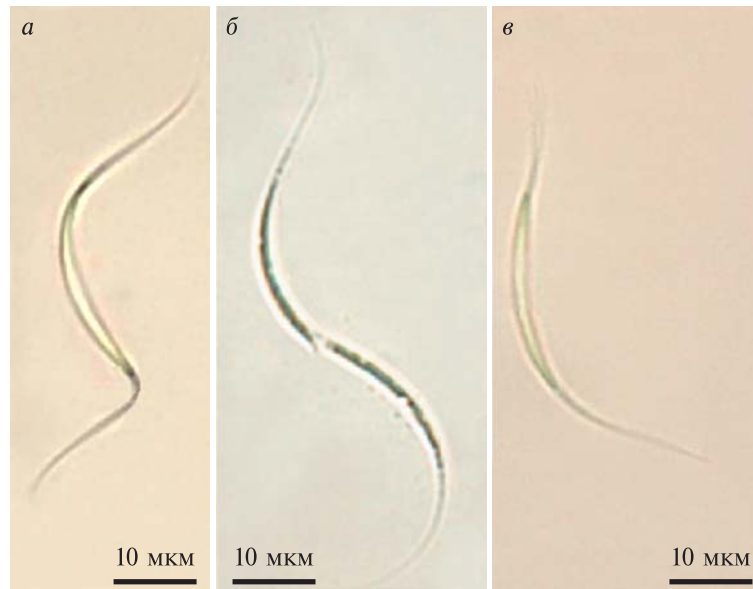


Рис. 6.49. *Koliella longiseta* f. *variabilis* Nygaard (фото Г.И. Кобановой).

Клетка: а — взрослая, б — в стадии деления, в — молодая асимметричная.

реле. Внешне он очень похож на *Ankistrodesmus pseudomirabilis* var. *spiralis* (теперь монарафидиум). Он полностью совпадает с ним по форме и размерам, но отличается способом размножения и формой хлоропласта. Основной тип размножения у *Koliella* — вегетативный, путем деления клетки в поперечном направлении с участием материнской оболочки, а у монарафидиум дочерние клетки — автоспоры — формируются внутри материнской клетки и вырабатывают собственную клеточную оболочку. Хлоропласт у *Koliella*

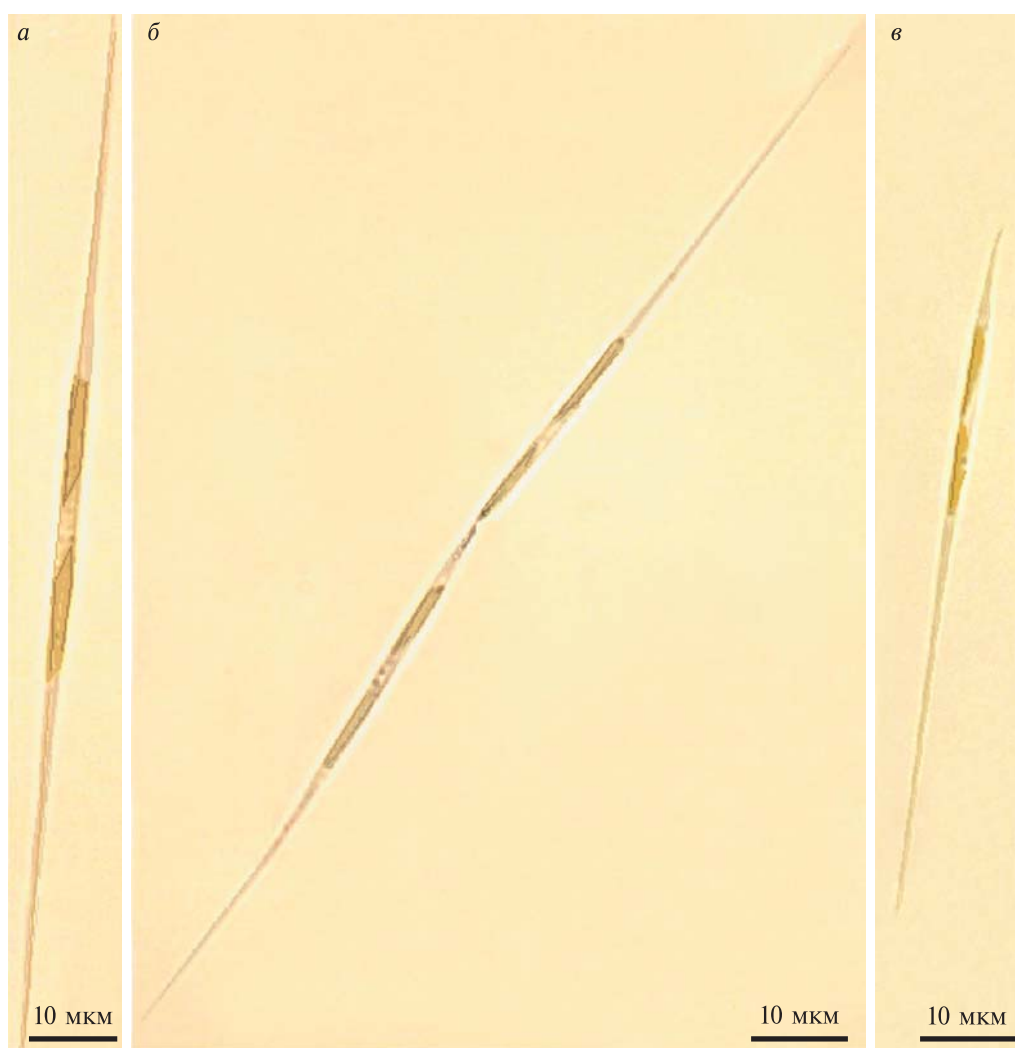


Рис. 6.50. *Koliella longiseta* (Vischer) Hind (фото Г.И. Кобановой).

Клетка: а — взрослая, б — в стадии вегетативного деления, в — молодая после деления.

longiseta f. variabilis занимает не всю клетку, а лишь среднюю часть, оставляя «пустые» концы.

Клетки типовой формы *Koliella longiseta f. longiseta* отличаются от формы *variabilis* прежде всего крупными размерами (рис. 6.50). Они одиночные или после деления соединены по 2, веретеновидные или веретеновидно-цилиндрические, без слизи, свободноплавающие. Хлоропласт пристенный, без пиреноида, в виде согнутой пластинки и занимает среднюю часть клетки.

Для вида известно бесполое размножение. Одна голая двужгутиковая зооспора образуется в клетке и выходит через боковой разрыв в оболочке: из нее впоследствии образуется маленькая игловидная клетка. Кроме того, у этого вида А.А. Коршиков выявил половой процесс в форме оогамии. Сперматозоиды похожи на зооспоры, женские клетки похожи на обычные вегетативные. Зигота выходит через боковое отверстие в оболочке и прикрепляется к ней снаружи в виде округлой клетки, окруженной плотной оболочкой.

Этот вид обычно встречается в подледный весенний период. В 2007 г. на пелагической станции в Южном Байкале были зарегистрированы необычно длинные клетки — до 220 мкм длиной, а их максимальная численность составила 7 тыс. кл./л.

Надо полагать, что эта водоросль раньше в Байкале не развивалась, поскольку ее трудно не заметить благодаря крупным размерам. В целом вид характеризуется как широко распространенный и предпочитает слегка загрязненные, стоячие воды прудов и луж; встречается он и в небольших речках [Коршиков, 1954].

В мелководной прибрежной части Байкала, в его заливах и сорах, в летний период часто встречаются представители порядка *вольвоксовые* (Volvocales). Характерным является широко распространенный вид из рода *Pandorina* — *P. morum* (рис. 6.51). В открытой части озера этот вид редок, можно найти только случайные колонии (ценобии). Они имеют почти шаровидную или эллипсоидную форму. В периферической части располагается обычно 16 кл., кото-



Рис. 6.51. *Pandorina morum* (фото Г.И. Кобановой).

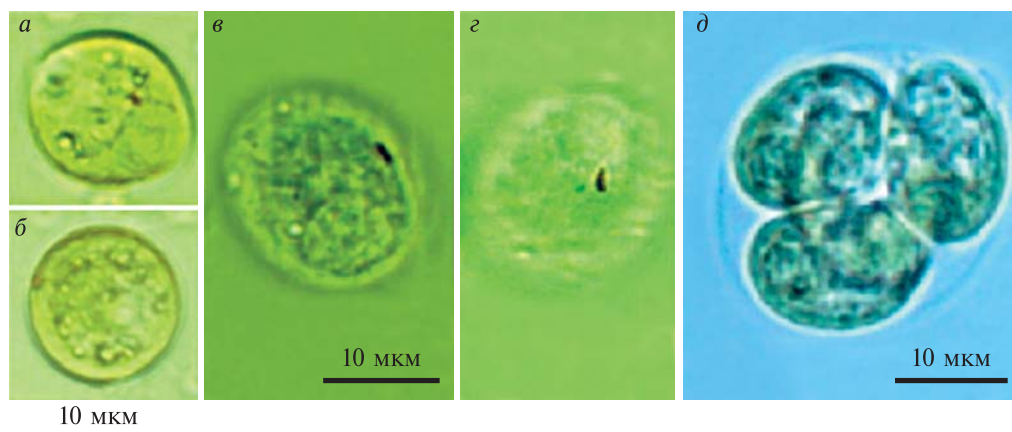


Рис. 6.52. *Chlamydomonas komma*. Живая особь (фото Г.И. Кобановой).
а — вид спереди; б — вид с заднего конца клетки; в — фокус на внутреннее строение клетки; г — фокус на глазок; д — четыре зооспоры в материнской оболочке (бесполое размножение).



Рис. 6.53. Живой *Closterium* из зал. Провал (24 июля 2010 г.). Рядом овальный ценобий *Oocystis* (фото Г.И. Кобановой).

рые от взаимного давления приобретают граненую форму. Каждая клетка содержит один базальный пиреноид.

Интересной находкой в Байкале является вид рода *Chlamydomonas*, основные морфологические характеристики которого вполне соответствуют *Ch. komma* (рис. 6.52). Этот крупный представитель отличается от других своеобразной

формой стигмы, имеющей вид перевернутой запятой¹⁸. Этот обитатель луж морского берега Латвии был зарегистрирован в живой пробе, отобранной непосредственно у кромки льда на стационарной пелагической станции у пос. Большие Коты в первой декаде марта 2006 г.

Представители класса конъюгаты (Conjugatorphyceae) в открытых водах Байкала крайне редки, встречаются в виде случайных находок. В мелководных районах можно найти виды родов *Cosmarium*, *Closterium*, *Staurastrum*. Они не дают массового развития. Но их клетки, как правило, крупные и обуславливают довольно значительную биомассу. В качестве примера можно привести вид из рода *Closterium* (рис. 6.53).

6.2.1.7. Криптофитовые (Cryptophyta) и эвгленовые (Euglenophyta) водоросли

Из представителей других отделов в Байкале обитают криптофитовые и эвгленовые водоросли. Это преимущественно одноклеточные организмы с монадным типом структуры.

Среди криптофитовых водорослей в Байкале отмечают 7 видов. Они разрушаются при консервировании проб формалином и в Байкале обнаружены в 70-е годы прошлого столетия. Из них массового развития достигает вид *Rhodomonas pusilla* (рис. 6.54). Раньше его принимали за *Chroomonas acuta*, который имеет сходные размеры и форму, но отличается набором пигментов, придающих жи-



Рис. 6.54. *Rhodomonas pusilla* (Wachm.) Javor. Фиксирован раствором Утермеля (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

¹⁸ Клетки округло-яйцевидные, реже эллипсоидные, 15,0–21,5 мкм длиной, 12–15 мкм шириной. Оболочка хорошо заметная, спереди образует притупленный носик. Хлоропласт чашевидный, гладкий, с сильно утолщенной задней частью. Пиреноид один, шаровидный, крупный, располагается в задней части хлоропласта. Глазок большой, находится в средней части клетки или чуть сдвинут назад в виде перевернутой запятой. Пульсирующих вакуолей 2, спереди в месте прикрепления жгутов.

вой клетке золотистый оттенок, в то время как хлоропласт *Chroomonas acuta* имеет сине-зеленый цвет. Вид характеризуется круглогодичной вегетацией. Его максимальное развитие приходится на летний период, обычно на август, когда воды озера наиболее прогреты. Можно уловить тенденцию роста численности родомонас в последнее десятилетие; в этот период чаще регистрируются годы с численностью вида около 1 млн, а в конце июля 2011 г. она достигает небывало высокого значения — 3 млн кл./л. Несколько видов рода *Cryptomonas* вегетируют в Байкале. Из них преобладает *C. gracilis* Skuja. Другие виды криптомонас в открытом Байкале редки и малочисленны, но в заливах они могут входить в число массовых с преобладанием *Cryptomonas reflexa*.

Эвгленовые водоросли в Байкале представлены несколькими видами родов *Trachelomonas* и *Euglena*. Они, как правило, малочисленны и встречаются только в изолированных мелководных районах, в том числе в зал. Провал.

Как следует из сказанного, видовой состав планктонных водорослей Байкала в последние годы значительно пополнился новыми видами. Среди них отмечаются новые для озера таксоны, новые для его глубоководной части и, скорее всего, новые для науки. Возможно, часть вновь обнаруженных видов, например некоторые зеленые водоросли, следует отнести к видам-вселенцам. Пока их популяции не образуют высокой численности, обнаруживаются они не каждый год, но неизвестно, как они будут развиваться в будущем. На современном этапе очевидно лишь то, что происходит увеличение биоразнообразия планктонного сообщества Байкала в целом. Причины этого еще следует уточнять. Очевидно, одной из них является усовершенствование методики исследования. Но не исключено, что повышение среднегодовых температур воды в связи с изменением климата сказывается на увеличении таксономического разнообразия планктона и способствует проникновению в глубоководную открытую часть озера широко распространенных видов. Известно также, что видовое разнообразие водорослей повышается и на ранних стадиях эвтрофирования водной экосистемы.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие специфические черты характерны для синезеленых водорослей?
 2. Какую роль играют гетероцисты в жизни синезеленых водорослей?
 3. Какие виды синезеленых водорослей имеют массовое развитие в Байкале?
 4. Каким образом устанавливается таксономическая принадлежность диатомовых водорослей?
 5. Какие отделы водорослей имеют наибольшее число массовых видов в Байкале?
 6. Имеются ли эндемики среди динофитовых водорослей?
 7. Какая динофитовая водоросль обнаруживает родство с морским видом и какова ее роль в планктоне Байкала?
 8. Какие новые водоросли обнаружены в планктоне Байкала в начале третьего тысячелетия?
 9. О чем может свидетельствовать обнаружение новых видов водорослей в экосистеме?
 10. У какой группы водорослей отсутствует вегетативное деление клетки?
-

6.2.2. БЕНТОСНЫЕ И ПЕРИФИТОННЫЕ ВОДОРОСЛИ-МИКРОФИТЫ

Основу гидробиологических исследований на Байкале, в том числе и альгологических, заложили польские ученые. Первые сведения о водорослях, среди которых отмечались донные представители, опубликованы в конце XIX в. и выполнены по материалам, собранным в прибрежной зоне озера.

Как известно, микроскопические водоросли делятся на две основные группы — обитатели дна (микрофитобентос) и обитатели толщи воды (фитопланктон). В мелководных водоемах в результате перемешивания водных масс в толщу воды постоянно вовлекаются обитатели дна, и многие из них учитываются в пробах фитопланктона как виды, активно фотосинтезирующие. Это применимо к литоральной зоне и мелководьям Байкала. В глубоководной зоне озера донные водоросли немногочисленны и встречаются обычно в периоды интенсивного ветрового волнения. Наиболее частые штормы наблюдаются во второй половине августа и сентябре, высота волн достигает 4,0–4,5 м. В это время вегетационный период ряда водорослей микрофитобентоса завершается, и в толщу пелагических вод выносятся, как правило, мертвые диатомеи, представленные пустыми створками. От бентосных или донных группировок водорослей отделяют виды перифитона. Под перифитоном понимают сообщество микробиоты, которое существует в прикрепленном к субстрату состоянии. Наличие твердого субстрата любого происхождения (подводные части судов, гидротехнических сооружений, растений и т.д.) — главное условие для развития перифитона. Некоторые водоросли можно отнести как к перифитону, так и к микрофитобентосу в зависимости от того, какой субстрат они заселяют.

Сообщества микрофитобентоса в Байкале обычно представлены диатомовыми и синезелеными водорослями. Из синезеленых водорослей часто встречаются безгетероцистные гормогониевые виды (рис. 6.55).

Диатомеи среди водорослей микрофитобентоса Байкала играют основную роль. Они относятся к наиболее изученным организмам донных сообществ. Всего в Байкале отмечают около 700 таксонов диатомовых водорослей рангом ниже рода. Из них число планктонных представителей не превышает 50 видов, а ос-



Рис. 6.55. Гормогониевая синезеленая водоросль — представитель микрофитобентоса (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

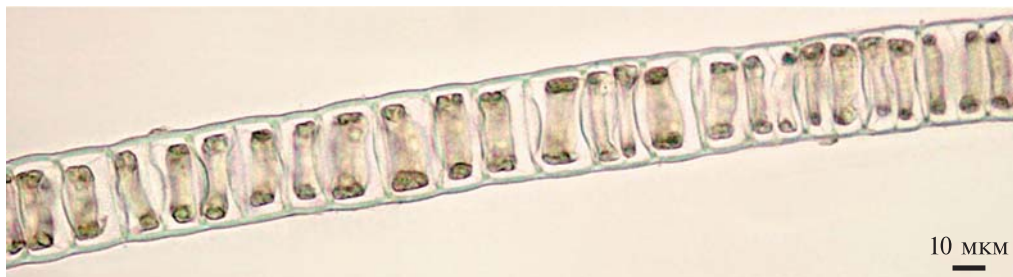


Рис. 6.56. Нить *Ulothrix zonata* (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

тальные являются обитателями бентосных и перифитонных сообществ. Диатомовые заселяют различные биотопы, скальные поверхности, камни, песчаный и илистый грунт, обрастают затопленные предметы. Они поселяются на различной растительности, образуя сообщества перифитонных микроорганизмов.

Они могут обитать на крупных водорослях, на болотно-водных растениях, которые хорошо развиты в мелководных, защищенных участках озера — сорах (лиманах), в устьях рек, закрытых заливах. Многие из них ведут прикрепленный образ жизни, другие имеют на створках шов и способны к слабому перемещению по субстрату, встречаются свободноживущие неподвижные формы. Характер обрастания субстратов зависит от экологических условий; в свою очередь, водоросли микрофитобентоса при массовом развитии активно участвуют в процессах самоочищения водной среды.

Многие бентосные диатомеи чувствительны к изменениям, происходящим в окружающей среде под влиянием различных факторов, в том числе и антропогенных, и служат индикаторными видами качества вод. Среди них имеются водоросли, способные к гетеротрофной форме питания. Их массовое развитие может указывать на высокое содержание органических веществ в экосистеме. По сравнению с планктонными организмами, которые легко могут заноситься в исследуемый пункт из других мест обитания, население бентоса более надежно отражает экологическое состояние среды. Бентосные организмы тесно взаимодействуют с другими компонентами экосистемы, служат пищей для многих беспозвоночных животных и мелких рыб.

В Байкале донная растительность занимает литоральную и sublиторальную зоны (см. 6.7). Особенностью байкальской литорали являются сильные прибои, характеризующиеся большой ударной силой, и откатно-накатные течения. Водоросли — обитатели литорали — выработали способность прочного прикрепления к каменистому субстрату и особый тип строения таллома, у одних очень гибкого, у других низкого, обтекаемого. Растительность литорали располагается правильными поясами¹⁹.

Первый пояс составляет *Ulothrix* (рис. 6.56). Он, начиная от уреза воды, занимает полосу до 1 м, иногда больше. Этот пояс охватывает весь периметр Байкала

¹⁹ О вертикальном распределении фитобентоса подробнее см. 6.6.



Рис. 6.57. Два разновеликих панциря *Hannaea arcus* (СМ) (фото Г.И. Кобановой).

и прерывается только против устьев рек и на участках с песчаным грунтом. На *Ulothrix zonata* поселяются многочисленные диатомовые микроводоросли, среди которых часто можно найти *Hannaea arcus* (рис. 6.57).

Второй пояс составляют *Tetraspora* — *Didymosphenia*. Он примыкает к первому и распространяется до глубин 2,0–2,5 м. Второй пояс не везде выражен четко. В одних местах сильнее развита пеннатная диатомея *Didymosphenia geminata* (рис. 6.58), в других — колонии зеленой водоросли *Tetraspora*.

Третий пояс, слагаемый *Draparnaldioides* — *Cladophora*, простирается до глубин 12–20 м. Он является наиболее продуктивным. Здесь разнообразные диатомовые обильно обрастают камни и в большом количестве поселяются на массовых зеленых водорослях, особенно *Cladophora*, а также на *Draparnaldioides*, которые являются наиболее крупными и самыми оригинальными водорослями Байкала.

Нижний предел распространения микрофитобентоса — глубины 115–120 м.

Наиболее детально микрофитобентос исследован в Южной котловине Байкала [Ижболдина, 1990; Кожова, Ижболдина, 1994; Помазкина и др., 2008]. Получены данные по составу доминантных видов, сезонной и межгодовой динамике, а также их количественные характеристики на разных биотопах.



Рис. 6.58. Живая *Didymosphenia geminata* (СМ) — один из основных пеннатных представителей бентосных диатомовых водорослей (фото Г.И. Кобановой).

a — многоклеточная колония; *б* — одиночная клетка на большем увеличении, видна структура панциря.

Большинство диатомовых микрофитобентоса Байкала являются видами-космополитами.

В литоральной зоне Южного Байкала минимальная численность диатомового микрофитобентоса наблюдается в зимние месяцы. В мае, когда береговая зона освобождается ото льда, она увеличивается, наибольшие ее значения регистрируются в июне; возможно, это связано с максимальной освещенностью, приходящейся на этот месяц. В июне у уреза воды может доминировать *Cymbella ventricosa*. В прибойной зоне сообщество диатомовых водорослей наименее устойчиво. Максимальное развитие диатомей наблюдается на валунах и других крупных камнях, пески и илы — наименее пригодный субстрат для их обитания.

Резкий спад численности диатомовых происходит к началу сентября. В это время наблюдается активное выедание микрофитобентоса донными животными и, как правило, происходит истощение биогенных элементов.

Обеднение видового состава донных диатомей отмечено в загрязненных биотопах у г. Байкальска. Но количественные показатели микрофитобентоса здесь по сравнению с чистыми участками возрасали. Кроме того, здесь отмечаются отсутствие макрофитов и сильное заиление дна.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какой растительный пояс наиболее продуктивен в Байкале?
2. Каково значение микрофитобентоса в природе и жизни человека?

6.2.3. Донные водоросли — мейо- и макрофиты

Донные (бентосные) виды водорослей формируют либо колонии, либо *талломы* (многоклеточные организмы, не имеющие дифференциации клеток на ткани и органы), заметные невооруженным глазом.

Оригинальность донной флоры Байкала и в то же время отсутствие в ней реликтовых форм впервые отметил В.Ч. Дорогостайский [1906]. Он подчеркнул важную роль в фитоценозах зеленых и диатомовых водорослей.

Таблица 6.2
Распределение донных водорослей Байкала (мейо- и макрофитов) по таксономическим группам

Отдел	Класс	Порядок	Подпорядок	Семейство	Род	Вид	Разно- видность
Cyanophyta	2	4	3	8	15	43 (1)	7
Chrysophyta	2	3	—	3	3	4 (1)	—
Bacillariophyta	1	1	1	1	2	5 (2)	—
Rhodophyta	1	1	—	1	1	2	—
Chlorophyta	4	6	3	11	21 (5)	55 (24)	16 (12)
Charophyta	1	1	—	2	2	5	—
Всего...	11	16	7	26	44 (5)	114 (28)	23 (12)

Примечание. В скобках указано число эндемичных родов, видов и разновидностей.

Специфичность донной флоры озера первым установил К.И. Мейер [1930]. Он описал целый ряд эндемичных видов, составил список всех обнаруженных в Байкале водорослей с указанием их ареала. Позднее А.П. Скабичевским [1931] описан эндемичный род *Gemtiphora* и несколько эндемичных видов семейства Cladophoraceae, сделано уточнение систематического положения ряда водорослей.

В результате исследований фитобентоса, проведенных с начала прошлого столетия, в Байкале обнаружено 137 видов и разновидностей водорослей, относящихся к 6 отделам низших растений (табл. 6.2)²⁰. Наиболее разнообразно представлены зеленые и синезеленые водоросли. Последние в течение года являются постоянными компонентами донных фитоценозов литорали, а в зимний период могут играть в них доминирующую роль. К наиболее широко распространенным и массовым видам относятся представители синезеленых из родов *Stratonostoc*, *Calothrix*, *Tolypothrix*. Гигантские шаровидные колонии диаметром до 5–8 см образуют вид *Sphaeronostoc pruniforme* (рис. 6.59), обильно встречающийся в заливах и сорах, в прол. Ольхонские Ворота.



Рис. 6.59. Колонии *Sphaeronostoc pruniforme* из дражного улова в Чивыркуйском заливе (фото В.В. Тахтеева).



Рис. 6.60. *Draparnaldioides goroschankinii* f. *plumosa*, общий вид таллома. Высота кустика 10 см (фото с гербария Л.А. Ижболдиной).

²⁰ Краткая характеристика большей части отделов приведена в 6.2.1. Для более подробного знакомства с морфологическим строением различных отделов водорослей отсылаем читателей к любому пособию по альгологии или систематике низших растений.

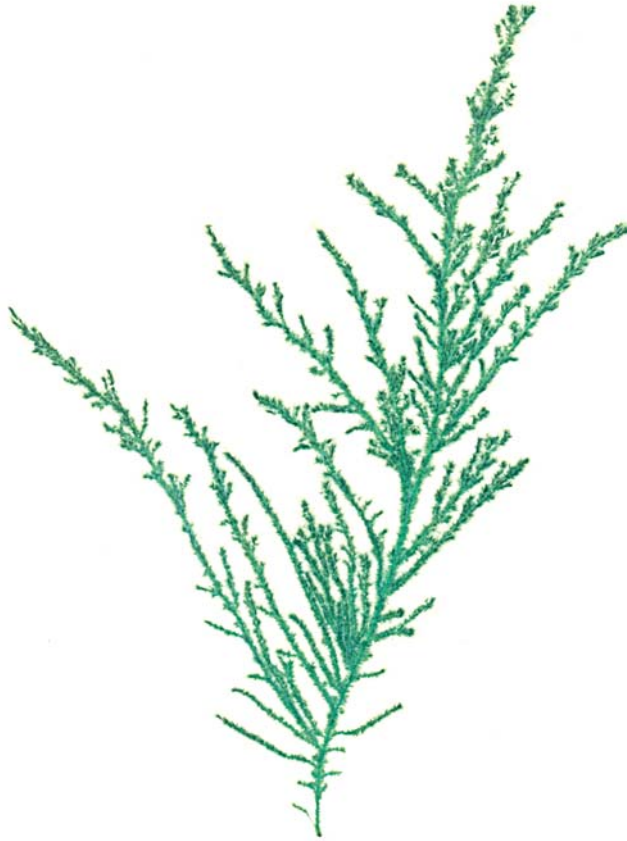


Рис. 6.61. *Draparnaldioides arnoldii*, общий вид таллома. Высота кустика 12 см (фото с гербария Л.А. Изболдиной).

А.П. Скабичевского, становление этого рода в Байкале шло по линии *Stigeoclonium* → *Ireksokonia* → *Draparnaldioides*. Его отличительными чертами от широко распространенного рода *Draparnaldia* являются большой (до 20–30 см) размер таллома, наличие мощного ризоидного или слизистого чехла, защищающего водоросли от волнового воздействия, и сетчато-продырявленный хлоропласт, занимающий всю высоту клетки. У большинства видов *Draparnaldioides* есть целый ряд морфологических форм. Очевидно, автономный процесс видообразования данной группы флоры Байкала продолжается и в наши дни.

Из неэндемичных, но массовых видов зеленых водорослей можно упомянуть улотрикс поясной (*Ulothrix zonata*) (рис. 6.64) и тетраспору цилиндрическую (*Tetrasoppra cylindrica* var. *bullosa*) (рис. 6.65). Первый вид обильно обрас-

Золотистых, красных, диатомовых (образующих крупные колонии) водорослей в составе фитобентоса Байкала немного. Это сезонные виды литоральной зоны. Красные водоросли, представленные 2 видами рода *Batrachospermum*, встречаются крайне редко²¹.

Среди зеленых водорослей, представленных в Байкале 55 видами и 16 разновидностями, ярко выражен эндемизм. Известно 5 эндемичных родов: *Ireksokonia*, *Muxonemopsis*, *Draparnaldioides*, *Gemmiphora* и *Chaetocradiella*. Особый интерес представляют 9 видов рода *Draparnaldioides*, имеющих короткий период вегетации и доминирующих в весенне-осенний период в зоне литорали, на глубинах от 2,5–3,0 до 6–10 м. Это водоросли с кустиковидными талломами (рис. 6.60–6.63). По мнению К.И. Мейера и

²¹ Несмотря на название, их талломы имеют желтоватую, буроватую или голубовато-зеленую окраску.



Рис. 6.62. *Draparnaldioides arnoldii*, фрагменты ветвей (увеличено) (фото О.А. Тимошкина с гербария Л.А. Ижболдиной).



Рис. 6.63. *Draparnaldioides baicalensis*, молодой таллом, внешний вид (фото О.А. Тимошкина с гербария Л.А. Ижболдиной).

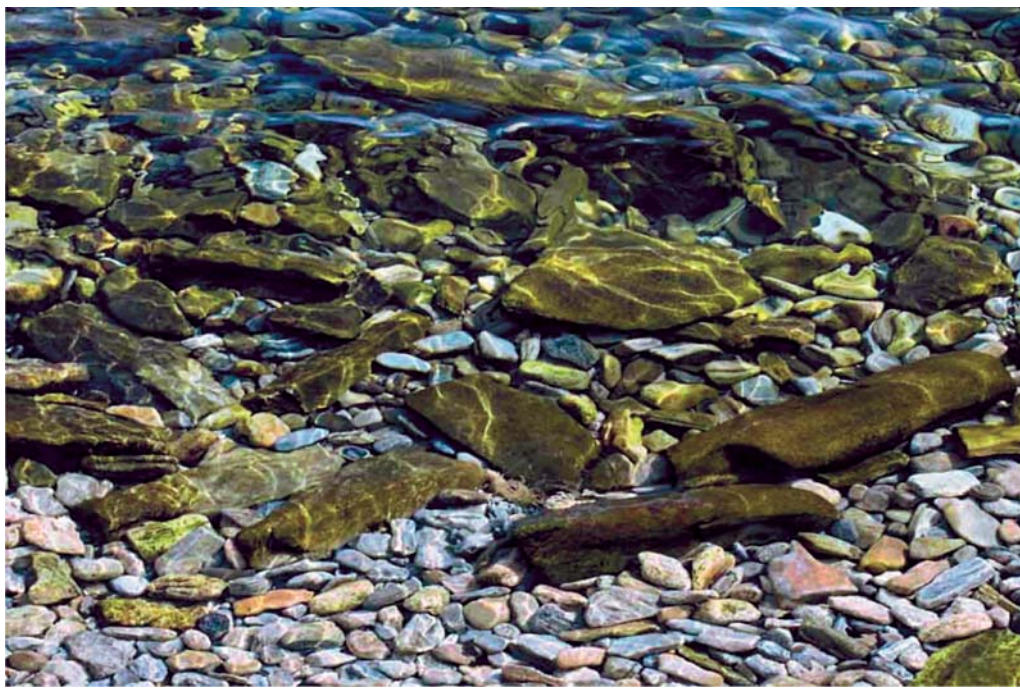


Рис. 6.64. *Ulothrix zonata* на камнях в зоне прибоя (фото Е.С. и Г.И. Курлович).

тает валуны и скалы в прибойной зоне (0–1,5 м). Здесь распространена жизненная форма *U. zonata*, не отрывающаяся от каменистого грунта при мощных ударах штормовых волн. Второй вид образует колонии в виде светло-зеленых длинных трубок, прикрепленных к камням тонкой ножкой, наиболее обильные на глубинах 1,0–2,5 м (рис. 6.66).

Харовые водоросли (Charophyta) представлены в Байкале крупными (10–60 см высотой) кустистыми видами родов *Nitella* и *Chara*; развиваются они преимущественно в защищенных от ветров бухтах и сорах.

Сделаны первые шаги в изучении процесса размножения бентосных, в том числе эндемичных, видов. В.Н. Яснитский отметил наличие морфологической и физиологической дифференцировки полов у 4 видов *Draparnaldioides*. А.П. Скабичевский [1937], изучавший половой процесс у *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa*, показал, что вид является строго раздельнополым организмом с физиологической дифференцировкой полов. Морфологическая дифференцировка между гаметамии противоположных полов отсутствует.

Изучение процесса размножения у эндемичных видов сем. Cladophoraceae еще ждет своих исследователей.

Выделяют три основных экологических и биогеографических комплекса видов водорослей: *космополитно-палеарктический*, *байкало-сибирский* и *эндемичный байкальский*. В состав первого комплекса входят водоросли, широко



Рис. 6.65. *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa*, внешний вид таллома (фото с гербария Л.А. Ижболдиной).



Рис. 6.66. Заросли колоний *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa* на валунах в литорали Байкала (фото В.А. Гомбрайха).

распространенные в разных водоемах Палеарктики, в том числе в водоемах как с пресной, так и с солоноватой и даже соленой водой и в горячих источниках (см. 6.8). Это синезеленые водоросли родов *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*, зеленые водоросли родов *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*, *Cladophora* (вид *S. fracta*). Обычно эти виды развиты в мелководных заливах и бухтах Байкала среди зарослей высших водных растений. Некоторые встреченные в озере зеленые водоросли (представители родов *Chaetophora*, *Cladophora*, *Spirogyra*) могут расти в солоноватых и соленых водоемах. В горячих источниках доминируют синезеленые водоросли (*Phormidium*, *Oscillatoria*).

В состав второго комплекса входят палеарктические виды, широко распространенные в крупных проточных озерах и быстрых реках Сибири. Это синезеленые водоросли родов *Stratonostoc*, *Calothrix*, *Tolypothrix*, *Schizothrix*, зеленые

водоросли родов *Ulothrix*, *Stigeoclonium*, *Cladophora* (вид *C. glomerata*), золотистая водоросль *Hydrurus foetidus* и др. Эти виды живут вдоль открытых прибрежий озера и в горных реках, впадающих в него.

Особый интерес представляют водоросли эндемичного байкальского комплекса. Всего в озере обнаружено 40 эндемичных видов и разновидностей. Особенно ярко эндемизм выражен у зеленых водорослей семейств Chaetophoraceae и Cladophoraceae. Виды первого семейства доминируют в фитоценозах литорали в весенне-осенний период. Кладофоровые водоросли (виды родов *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Chaetocradiella*) играют важную роль в жизни данных сообществ в течение всего года.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие водоросли наиболее разнообразно представлены в макрофитобентосе Байкала?
2. Среди водорослей какого отдела наиболее ярко выражен эндемизм?

6.2.4. ПОДВОДНЫЕ ЛИШАЙНИКИ

Долгое время лишайники были загадкой для ученых — до 70-х годов XIX в. их относили к самостоятельному отделу зеленых споровых растений, затем стали рассматривать как составную часть отдела мохообразных. Только в XX в. лишайники стали относить к царству грибов, выделив их из царства растений. Природа лишайникового организма и в наше время широко обсуждается в научной и популярной литературе, однако еще многое остается неясным, поэтому общепринятого понимания термина «лишайник» до сих пор нет. Наиболее полно современный взгляд на проблему выражает определение: «Лишайник — это комплексный организм, состоящий из гриба — микобионта и фотосинтезирующего партнера — фотобионта. Фотобионтом лишайника обычно является зеленая водоросль или цианобактерия, у подавляющего большинства лишайников микобионт — сумчатый гриб, составляющий основу тела лишайника — таллома». В зависимости от строения и расположения в нем фотобионта таллом может быть гомемерным (однородным) либо гетеромерным (с выраженными слоями) (рис. 6.67, 6.68). Кроме того, различают три основных морфологических типа талломов: накипной (в виде корочки), листоватый (в виде уплощенной пластинки) и кустистый (миниатюрный разветвленный кустик).

Размножение лишайников происходит покомпонентно (водоросль — самостоятельно, гриб — самостоятельно) или за счет фрагментации (механическое отделение фрагментов) таллома. Фотобионт размножается обычным делением клетки пополам, для микобионта характерно спорообразование. Половые споры формируются в особых плодовых телах — апотециях или перитециях (рис. 6.69), а бесполое споры — в пикнидиях.

Лихенофлора (*lichenes* — лишайник) Байкальской Сибири — совокупность всех видов лишайников, изучена не в полной мере, но сведения о ее системати-

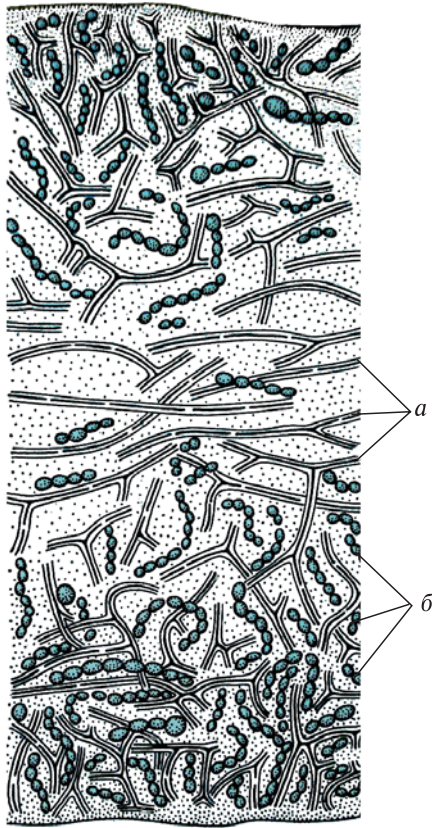


Рис. 6.67. Гомемерный таллом лишайника с однородным строением [Жизнь растений, 1977].

a — гифы гриба, *б* — цепочки фотобионта *Nostoc*.

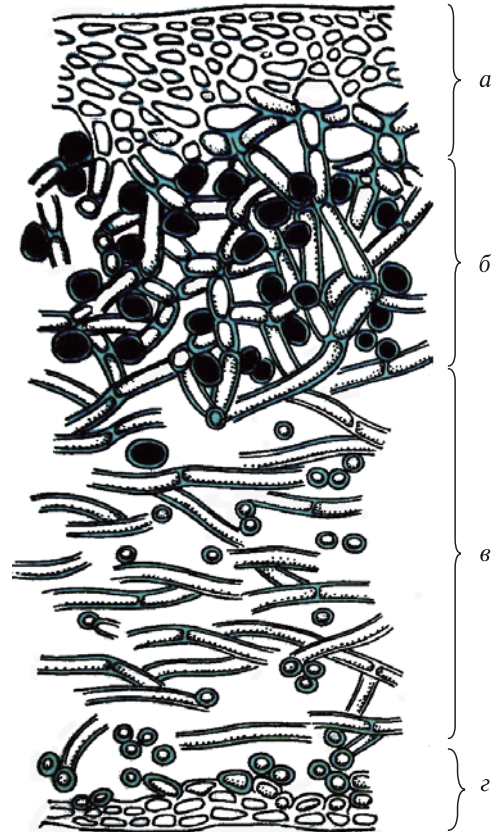


Рис. 6.68. Гетеромерный таллом лишайника с выраженными слоями в строении [Жизнь растений, 1977].

a — верхний коровый слой, *б* — водорослевый слой, *в* — сердцевина, *г* — нижний коровый слой.

ческом составе, источниках и путях становления имеются. О подводных лишайниках существуют лишь отрывочные сведения. Первые упоминания о них в отечественной лихенологической литературе содержатся в трудах ученых Ботанического института РАН (г. Санкт-Петербург) А.А. Еленкина, В.П. Савича и М.М. Голлербаха.

А.А. Еленкиным [1922] описан новый для науки вид *Collema ramenskii* Elenk., впервые собранный Л.Г. Раменским в Карелии. Вскоре *Collema ramenskii* (рис. 6.70) был найден В.Н. Яснитским в Байкале на глубине 4 м в зал. Мухор и на глубине 8 м в бух. Загли — это первые сборы подводных лишайников в нашем регионе. Байкальские образцы подробно изучены М.М. Голлербахом [1928], что нашло отражение в его статье, детально иллюстрирующей особенности строения таллома этого лишайника. Впоследствии изучение подводной лихенофлоры

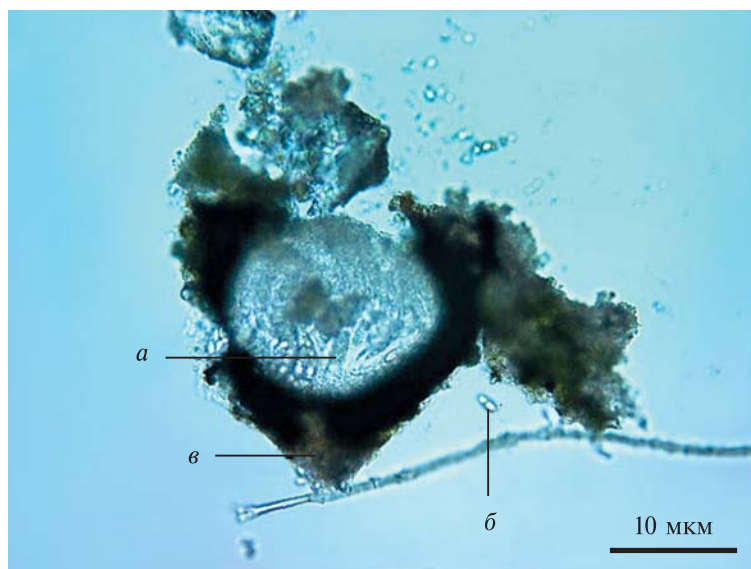


Рис. 6.69. Перитеций лишайника *Verrucaria* (фото А.В. Лишты).
а — сумка со спорами, б — высвободившаяся спора, в — выводное отверстие перитеция.



Рис. 6.70. Внешний вид таллома *Collema ramenskii* (фото А.В. Лишты).

происходило главным образом при выявлении видового состава крупных природных территорий Байкальской Сибири и носило фрагментарный характер. Первые комплексные исследования подводных лишайников Байкала проведены сотрудниками Лимнологического института СО РАН Н.Н. Куликовой, А.Н. Сутуриным, С.М. Бойко и др. [2008] и касались не только видового разнообразия и экологических особенностей, но и химического состава лишайниковых слоевищ. Впервые исследовалась геохимическая роль лишайников в озере.

В ходе изучения лишайнофлоры Байкальского региона установлено, что среди всех выявленных видов лишайников с водоемами в той или иной степени связаны 72 вида, из которых 16 обнаружены ниже уровня воды, а остальные только выдерживают затопление, погибая в случае длительного нахождения под водой. Определяющим критерием выделения подводных лишайников служит их обязательное обитание в подводных условиях, а в случае высокой прозрачности и чистоты воды — произрастание на глубине свыше 1 м.

В настоящее время истинно подводных лишайников в Байкале выявлено всего 6 видов, относящихся к 3 родам: *Collema ramenskii* Elenk., *Staurothele fissa* (Taylor) Zwackh, *S. frustulenta* Vain., *Verrucaria aethiobola* Wahlenb., *V. hydrella* Ach. и *V. papillosa* Ach.

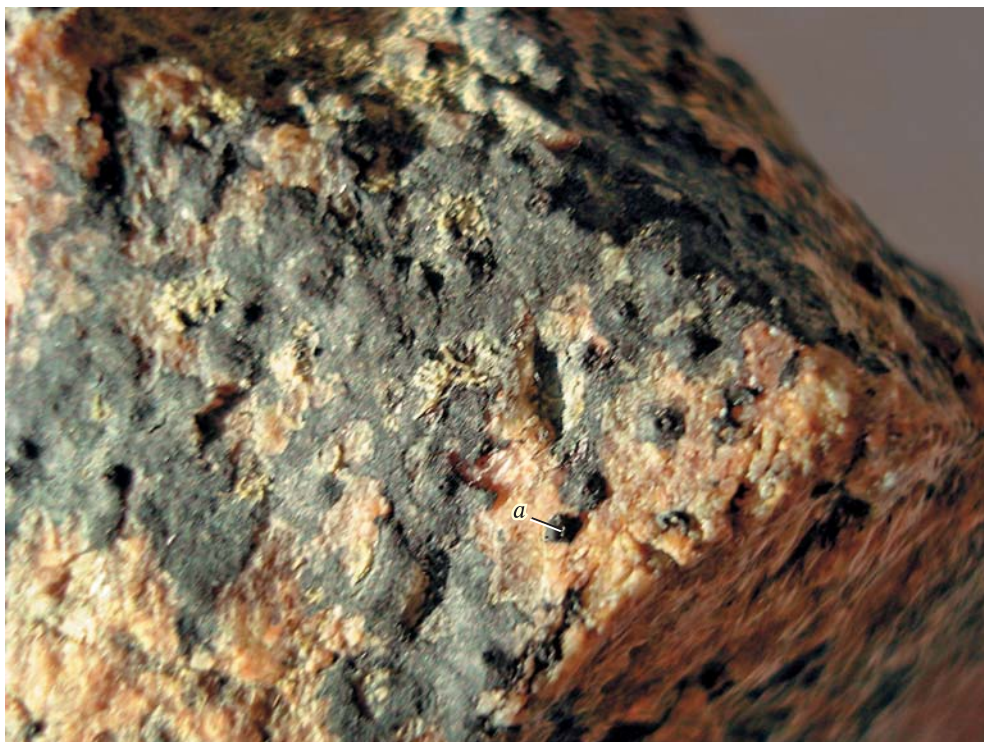


Рис. 6.71. Таллом лишайника *Verrucaria* (фото А.В. Лушты).
а — перитеций.

Collema ramenskii имеет листоватое кожисто-пластинчатое слоевище, глубоко изрезанное на узкие ветвящиеся лопасти, что придает таллосу курчавый облик (рис. 6.70). Живое слоевище зеленовато-оливкового цвета, в сухом состоянии сероватое или коричневатое. В качестве фотобионта лишайника выступает цианобактерия рода *Nostoc*, образующая внутри слоевища цепочки клеток. Плодовые тела неизвестны. Обитает на камнях, реже на заиленных грунтах во многих бухтах и заливах Байкала: бухтах Загли, Харин-Ирги — на глубине 8–9 м, в зал. Мухор и Куркутской бухте — на глубине 3–4 м, в Тутской бухте и на Ушканьих островах — на глубине до метра.

Лишайники рода *Verrucaria* (рис. 6.71) имеют накипное слоевище, которое развивается на поверхности субстрата или внутри него, цельное или трещиноватое, толстое или тонкое, часто с хорошо развитым подслоевищем (переплетение гифов гриба без водорослей), заметным в виде каймы по периметру слоевища. Плодовые тела — перитеции, от полностью погруженных в слоевище до сидячих, в виде приподнятых над слоевищем мелких бугорков с выводным отверстием на верхушке. Споры одноклеточные. Встречаются на глубинах до 15 м.

Представителей рода *Staurothele* (рис. 6.72) отличает также накипное слоевище, развивающееся внутри субстрата или на его поверхности, гладкое, боро-



Рис. 6.72. Таллом лишайника *Staurothele* (фото А.В. Лештвы).
а — перитеций.

давчатое или бугорчатое, цельное или трещиноватое, с более или менее заметным подслоевищем. Перитеции сидячие или погруженные в слоевище, шаровидные, с точковидным выводным отверстием. Внутри перитеция всегда имеются бледно-зеленые гемениальные²² водоросли, иногда сгруппированные в тяжи из эллипсоидных, палочковидных или кубических клеток. Эти водоросли расположены между сумок со спорами. Споры муральные (продольно- и поперечно-многоклеточные), от бесцветных до темно-коричневых. Произрастают на глубине до 1,5 м.

Роль подводных лишайников в Байкале еще очень слабо изучена, тем не менее выявлено, что лишайники, поселяясь на камнях, способствуют их активному разрушению, подготавливают их для поселения других организмов. Установлено изменение показателей рН в слое воды, прилегающем к таллому, что является следствием процессов дыхания и фотосинтеза. Талломы лишайников способны накапливать химические элементы, освобождающиеся в результате разрушения горных пород. Именно этот факт особенно важен для различных групп живых организмов, обитающих в слабоминерализованных водах Байкала.

Группа подводных лишайников практически не изучена в Байкале. Возможно, дальнейшие исследования позволят значительно полнее выявить видовой состав и роль лишайников в экосистеме Байкала.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Почему лишайники называют комплексными организмами?
2. В чем разница между гомемерным и гетеромерным талломами?
3. Какими морфологическими типами представлены талломы лишайников?
4. Что является определяющим критерием выделения подводных лишайников?
5. Представители какого рода лишайников встречаются в Байкале на наибольших глубинах?

6.2.5. ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО ПРИБРЕЖНО-СОРОВОЙ ЗОНЫ

Высшие водные растения, или гидрофиты, — это мохообразные и сосудистые растения, полностью или большей своей частью погруженные в воду.

В оз. Байкал и его прибрежно-соровой зоне (т.е. зоне малых глубин, слабого волнения и значительной степени прогрева воды), как и в других пресноводных водоемах, кроме водорослей встречаются также и высшие водные растения. Среди них имеются представители цветковых растений, плаунообразных и мохообразных. Некоторые цветковые растения и мхи обладают широкой экологической валентностью: кроме наземных форм в определенных условиях они способны образовывать и водные. Их также относят к водным растениям. Многие исследователи, основываясь на различиях и сходстве водных растений

²² Гемений (*hemium*) — слой плодового тела, содержащий сумки со спорами.

по морфологическим и эколого-биологическим признакам, объединяют водные растения в несколько групп: погруженные в воду (элодеиды), плавающие (нимфеиды) и возвышающиеся над водой (линеиды). Эти группы высших водных растений подразделяются на эколого-биологические подгруппы в соответствии с расположением вегетативных и генеративных побегов в водной и воздушной среде, а также характером связи с грунтом.

1. *Растения, полностью погруженные в воду:*

а) прикрепленные и укореняющиеся (большинство видов мхов, полушник щетинистый, элодея канадская, сусаки — зонтичный и ситниковый, занникеллия ползучая, каулиния гибкая, наяда большая, лютики — простертый и укореняющийся, монция родниковая, тиллея водяная, повойнички — водноперечный, лопатчатолистный и трехтычинковый, шильник водяной);

б) неприкрепленные, или неукореняющиеся (риччия плавающая, роголистник погруженный, ряска трехдольная).

2. *Растения с погруженными листьями и с надводными генеративными органами:*

а) укореняющиеся (большинство видов рдестов, шелковники — завитой, укореняющийся, Кауфмана и волосистый, урути — колосистая, мутовчатая и сибирская);

б) неукореняющиеся (пузырчатки — малая, обыкновенная и средняя).

3. *Растения с плавающими на поверхности воды листьями (имеются также и погруженные) и с надводными генеративными органами:*

а) укореняющиеся (ежеголовники — всплывший, злаковидный, плавающий, северный и узколистый, стрелолист плавающий, кувшинки — четырехугольная и чисто-белая; кубышки — желтая и малая, рдесты — плавающий и альпийский, лютики — плавающий и Гмелина, такла плавающая, персикария (горец) земноводная, нимфейник щитолистный);

б) неукореняющиеся, свободно плавающие на поверхности воды (риччиокарпос плавающий, многокоренник обыкновенный, ряски — маленькая и туриносная).

В отличие от наземных у водных растений имеется ряд морфологических и анатомических приспособлений к жизни в воде. В связи с особым строением тонких оболочек клеток покровных тканей, погруженные органы растений могут поглощать воду и растворенные в ней вещества всей своей поверхностью. Так как фотосинтез в подводных листьях осуществляется при ослабленном освещении и поступлении углекислого газа из воды, в этих условиях предпочтительнее иметь тонкие и сильно расчлененные листья, что увеличивает поверхность соприкосновения с водной средой. Благодаря этой особенности, хлорофиллоносные клетки могут получать большее количество света. Тонкие подводные листья имеют кубышки, кувшинки, элодея и водные мхи. Рассеченность листьев на нитевидные дольки характерна для шелковников, урутей, роголистника и пузырчаток.

У всех водных растений очень сильно развита воздухоносная ткань — аэренхима. Образована она системой межклетников и хорошо выражена в стеб-

лях, черешках, корнях и корневищах. У водных растений отсутствует или слабо развита механическая ткань. Стебли и листья многих растений мягкие, гибкие и могут легко перемещаться течением. Некоторым водным растениям (например, ежеголовникам, рдестам — альпийскому, плавающему, злаковому, стрелолистам) свойственна гетерофиллия, т.е. наличие на одном побеге листьев разной формы, которые развиваются в разных средах: водной, воздушной или на границе между ними. Благодаря способности водных растений поглощать воду с растворенными в ней веществами всей поверхностью, у некоторых из них слабо развита корневая система. У отдельных видов она исчезает совсем или служит лишь для прикрепления растения к грунту. В то же время для многих прибрежно-водных растений характерны дополнительные корни, которые образуются в узлах побегов под водой. У водных растений вегетативное размножение преобладает над семенным. Некоторые виды, например ряски, элодея, размножаются исключительно вегетативным путем (фрагментами растений).

Развитие растений на том или ином участке озера во многом зависит от геоморфологических особенностей. В первую очередь сказывается асимметричное строение берегов от уреза воды до дна: восточное побережье Байкала более пологое, чем западное. Это проявляется в формировании шельфа²³, который гораздо более развит по восточной стороне озера. Хотя шельф занимает всего 3 % от площади Байкала, его роль для экосистемы озера очень велика. На восточном побережье он распространен в основном в районе дельты р. Селенга, а также в Баргузинском и Чивыркуйском заливах. Шельф в виде узкой, почти сплошной полосы тянется вдоль побережья от зал. Провал до северной оконечности Байкала и отсутствует только на отрезке между мысами Нижнее и Верхнее Изголовье п-ова Святой Нос. Именно к этим участкам и приурочено большинство высших водных растений озера. Особенно массовое их развитие наблюдается в заливах Провал и Чивыркуйский. На Селенгинском мелководье и в Баргузинском заливе, которые более открыты ветрам, водные растения встречаются значительно реже. По западному побережью гидрофиты распространены преимущественно в южной части прол. Малое Море. Наиболее развиты они в мелководном зал. Мухор.

В заливах и бухтах высшие водные растения обычно распространяются до глубины 4–5 м. В связи с высокой прозрачностью байкальской воды, некоторые гидрофиты иногда отмечены на глубине 30 м и более на заиленных, реже чистых песках. Это виды из родов *Fontinalis*, *Leptodictyum*, *Potamogeton* (см. рис. 6.73), *Elo-dea*, *Batrachium* (см. рис. 6.74), *Lemna* (см. рис. 6.76), *Myriophyllum* (см. рис. 6.75).

Вдоль открытых побережий, где преобладает сильное волнение, каменистые грунты и низкая температура воды в летний период, водные растения встречаются спорадически, в основном на песчаных грунтах с подветренной стороны некоторых мысов, на глубине 4–20 м. В отличие от низшей донной растительности поясность высших водных растений в Байкале не выражена вследствие регулярного волнения в прибрежной зоне.

²³ В строго геоморфологическом смысле необходимо говорить о мелководной платформе; она не соответствует шельфу морских водоемов. — Прим. ред.

В обособленных участках акватории озера (заливы, соры, губы, бухты) волнение сказывается в меньшей степени. Здесь распространены разнообразные грунты. Температура воды в летний период обычно выше, чем в условиях открытого Байкала. Высшие водные растения гораздо чаще встречаются на таких участках, а их видовой состав значительно богаче, чем вдоль открытых побережий озера.

Так же слабо проявляется ветровое воздействие и волнение в приустьевых участках некоторых рек, особенно в нижних частях дельт рек Селенга и Верхняя Ангара. На мелководных участках, расположенных перед впадением рек в Байкал, встречаются преимущественно песчаные грунты и отмечается влияние речных вод. Здесь высшие водные растения обильно развиваются, их видовой состав довольно разнообразен, особенно в дельтах рек Селенга и Верхняя Ангара. В этих условиях обнаружены такие редкие представители, как 3 вида повойничка, тиллея водяная, наяда большая, полушник щетинистый.

Мелководные соры и прибрежные водоемы, связанные протоками с Байкалом, практически изолированы от прямого влияния озера. Это в основном мезотрофные и эвтрофные водоемы с илистыми или песчано-илистыми грунтами. Вода в них достаточно хорошо прогревается в летний период. Высшие водные растения в таких условиях широко распространены и представлены большим количеством видов.

В настоящее время во флоре Байкала и его прибрежно-соровой зоны выявлено 85 видов и 1 разновидность высших водных растений, принадлежащих к 40 родам и 28 семействам [Азовский, Чепинога, 2007]. Среди них мохообразных растений — 18 видов и 1 разновидность, плауновидных — 1 и цветковых — 66 видов (табл. 6.3). По видовому составу доминируют семейства Potamogetonaceae (17 видов), Amblystegiaceae (12), Ranunculaceae (9), Sparganiaceae (6), Lemnaceae и Nymphaeaceae (по 4 вида). Семейства Elatinaceae, Haloragaceae, Lenticulariaceae представлены 3 видами каждое, Fontinalaceae — 2 видами и 1 разновидностью. В 4 семействах (Ricciaceae, Najadaceae, Butomaceae, Callitrichaceae) зарегистрировано по 2 вида, 14 семействах (Meesiaceae, Brachytheciaceae, Isoëtaceae, Zannichelliaceae, Alismataceae, Hydrocharitaceae, Polygonaceae, Ceratophyllaceae, Portulacaceae, Brassicaceae, Crassulaceae, Hippuridaceae, Menyanthaceae, Scrophulariaceae) — по 1 виду. Среди родов по видовому разнообразию выделяются *Potamogeton* (17 видов), *Sparganium* (6), *Batrachium* и *Ranunculus* (по 4 вида). Роды *Calliergon*, *Lemna*, *Elatine*, *Myriophyllum*, *Utricularia* представлены 3 видами каждый. В роде *Fontinalis* отмечены 2 вида и 1 разновидность. Остальные 30 родов являются 1- или 2-видовыми.

Флора гидрофитов Байкала и его прибрежно-соровой зоны в основном представлена многолетними растениями (74 вида и 1 разновидность). Типично однолетних отмечено всего 5 видов; растения с однолетним, а иногда и с 2-летним циклом развития составляют 6 видов.

По экобиоморфам высшие водные растения озера и его прибрежно-соровой зоны распределяются следующим образом: погруженные укореняющиеся и прикреплённые растения — 58 видов и 1 разновидность, погруженные укореняю-

Таблица 6.3
 Распределение гидрофитов оз. Байкал по систематическим группам

Отдел	Класс	Семейство	Число родов	Число видов и разновидностей
Bryophyta	Marchantiopsida	Ricciaceae	2	2
	Bryopsida	Amblystegiaceae	7	12
		Brachyteciaceae	1	1
		Fontinalaceae	1	3
	Meesiaceae	1	1	
Lycopodiophyta	Isoëtopsida	Isoëtaceae	1	1
Magnoliophyta	Magnoliopsida, или Dicotyledones	Nymphaeaceae	2	4
		Ceratophyllaceae	1	1
		Ranunculaceae	3	9
		Portulacaceae	1	1
		Polygonaceae	1	1
		Elatinaceae	1	3
		Brassicaceae	1	1
		Crassulaceae	1	1
		Haloragaceae	1	3
		Menyanthaceae	1	1
		Scrophulariaceae	1	1
		Lentibulariaceae	1	3
		Hippuridaceae	1	1
	Callitrichaceae	1	2	
	Liliopsida, или Monocotyledones	Butomaceae	1	2
		Hydrocharitaceae	1	1
		Alismataceae	1	1
		Potamogetonaceae	1	17
		Zannichelliaceae	1	1
		Najadaceae	2	2
Lemnaceae		2	4	
Sparganiaceae	1	6		

щиеся растения с плавающими листьями — 17, неукореняющиеся плавающие в толще воды — 6, неукореняющиеся плавающие на поверхности воды — 4 вида.

Во флоре Байкала и его прибрежно-соровой зоны преобладают в основном голарктические (34 вида), космополитные или почти космополитные (25) и евразийские виды (17) растений. Типично байкальские представители в озере не обнаружены, но выявлено довольно много редких для Центральной Сибири высших водных растений. Это полушник щетинистый (*Isoëtes setacea*), рдест Маака (*Potamogeton maackianus*), рдест крупноплодный (*P. macrocarpus*), каулиния гибкая (*Caulinia flexilis*), наяда большая (*Najas major*), шильник водяной (*Subularia aquatica*), тиллея водяная (*Tillaea aquatica*), повойничек водноперечный (*Elatine hydropiper*), повойничек лопатчатолистный (*E. spathulata*), повойничек трехтычинковый (*E. triandra*). Из произрастающих в озере 86 видов и разновидностей гидрофитов 12 видов включены в Красную книгу Иркутской области и Красную книгу Республики Бурятия. Это болотоцветник щитолистный, дзаникеллия ползучая, каулиния гибкая, кувшинки — четырехугольная и чисто-бе-

лая, кубышки — желтая и малая, повойничек водноперечный, полушник щетинистый, рдест Маака, тиллея водяная, шилолистник (шилльник) водяной.

Одной из особенностей флоры гидрофитов Байкала является редкое присутствие мхов на литорали. Однако их видовой состав может быть относительно разнообразен. Они встречаются преимущественно в бухтах, заливах и сорах, а также в приустьевых участках рек. Вдоль открытого побережья озера отмечены в основном виды рода *Fontinalis*. Почти все выявленные мохообразные относятся к листостебельным мхам, лишь 2 вида принадлежат к печеночникам. Мохообразные отличаются от других высших растений наиболее примитивным строением, особенно представители печеночных мхов. Так, произрастающая в зал. Мухор риччия плавающая (*Riccia fluitans*) не имеет деления на стебли и листья, хаотично разрастается, образуя при этом слоевище (таллом) с веточками шириной до 1 мм, обычно на концах вильчаторазделенными. У листостебельных мхов тело расчленено на стебли и листья, корни отсутствуют. К грунту прикрепляются ризоидами — выростами эпидермиса. Мохообразные размножаются бесполом, половым и вегетативными способами.

Приведем краткую характеристику единственного представителя плауновидных — полушника щетинистого, а также наиболее распространенных в Байкале цветковых растений.

Род полушник — один из древнейших среди плаунообразных. Представлен в настоящее время несколькими видами. В Байкале (сор Верхнеангарский, или Северобайкальский, озеро на мысе Малый Солонцовый) встречается только полушник щетинистый (*Isoetes setacea*). Это небольшое многолетнее водное растение в виде пучка часто дуговидно изогнутых темно-зеленых шиловидных листьев, отходящих от короткого корневища. В пазухах наружных и средних листьев находятся овальные спороносные мешочки, где развиваются беловатые споры. Это растение занесено в Красную книгу РСФСР.

Среди гидрофитов озера и его прибрежно-соровой зоны наибольшим разнообразием видов и широким распространением выделяются рдесты (*Potamogeton*). Это многолетние травянистые растения с ползучими корневищами и облиственными стеблями. Листья очередные, снабженные влагалищами или пазушными прилистниками, все погружены в воду или частично плавают на поверхности воды. Форма их пластинок — от узколинейных до яйцевидно-продолговатых. Обоеполые «сидячие» цветки собраны в плотные цилиндрические колосовидные или прерывистые соцветия на цветоносах, возвышающихся над поверхностью воды. Околоцветник состоит из 4 свободных, почти округлых сегментов. Плодики — костянки с коротким носиком. Из представителей семейства рдестовых наиболее распространен рдест пронзеннолистный (рис. 6.73). Он встречается не только в сорах, бухтах и заливах Байкала, но также вдоль открытого побережья на глубине от 0,5 до 15 м. От других видов это растение отличается стеблеобъемлющими яйцевидными листьями.

Иногда в конце лета на мелководных участках Байкала можно встретить своеобразные многолетние растения с колючими головками, напоминающими «ежа». Это так называемые ежеголовники (*Sparganium*). У них обычно простой



Рис. 6.73. Рдест пронзеннолистный — *Potamogeton perfoliatus* [Популярный атлас..., 2001].

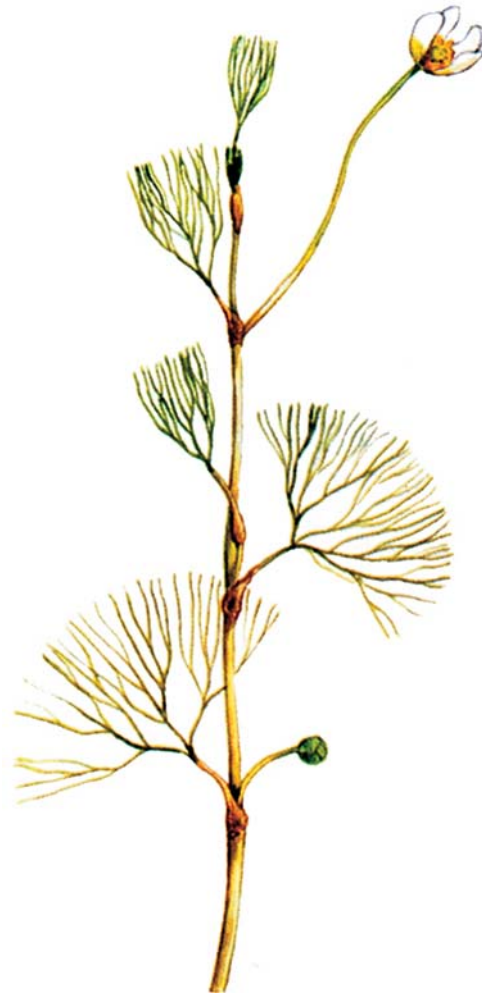


Рис. 6.74. Шелковник расходящийся — *Batrachium divaricatum* [Популярный атлас..., 2001].

прямостоячий или плавающий стебель с очередными линейными листьями, переходящими в стеблеобъемлющие основания. Однополые цветки собраны в шаровидной формы головки (соцветия), расположенные на верхушке стебля, причем верхние соцветия (одно, реже несколько) мужские, нижние — женские. При созревании плоды разрастаются, отвердевают и головка делается колючей, действительно напоминающей ежа, откуда и пошло русское название растения. Из 6 видов, встречающихся по берегам Байкала, наиболее распространен ежеголовник всплывающий. Виды семейства ежеголовниковых представляют опреде-

ленный интерес благодаря своему приспособлению к внешней среде. В частности, в зависимости от глубины произрастания, скорости течения воды и других факторов у них развиваются погруженные, плавающие или воздушные листья.

В бухтах, заливах и сорах Байкала часто встречаются также шелковники (*Batrachium*), или водные лютики (рис. 6.74). Это многолетние растения с длинными стеблями и погруженными в воду очередными или мутовчатыми листьями, рассеченными на множество нитевидных долей. Одиночные цветки расположены на длинных, поднимающихся над водой цветоножках. Чашечка состоит из 3–4 чашелистиков, венчик — из 5 белых лепестков. Плод — многолистовка. Из 4 видов водных лютиков в Байкале наиболее обычен шелковник волосистый.

Среди гидрофитов Байкала одним из наиболее распространенных растений является уруть (*Myriophyllum*). В озере отмечено 3 вида, из которых чаще других встречаются урути — сибирская и колосистая (рис. 6.75). Это многолетние корневищные растения с прямыми, ветвистыми, погруженными в воду стеблями,

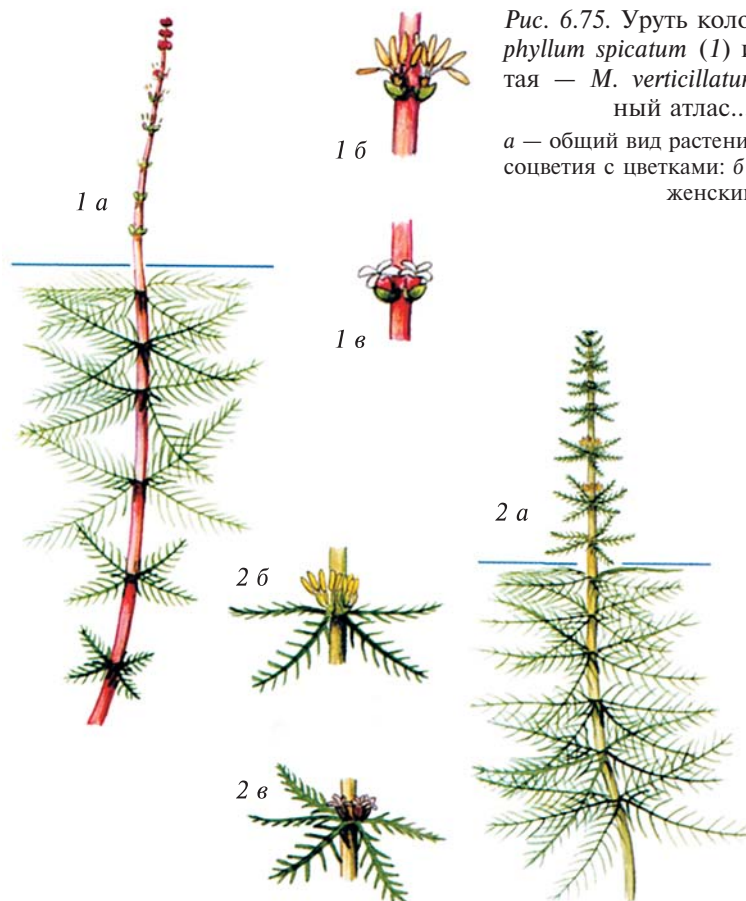


Рис. 6.75. Уруть колосистая — *Myriophyllum spicatum* (1) и уруть мутовчатая — *M. verticillatum* (2) [Популярный атлас..., 2001].

a — общий вид растения; *б, в* — фрагмент соцветия с цветками: *б* — мужскими; *в* — женскими.

на которых расположены мутовчатые листья, перисто рассеченные на нитевидные супротивные доли. Мелкие бело-розовые 4-членные цветки собраны в верхушечные прерывисто-колосистые соцветия, поднимающиеся над водой. При основании каждого цветка имеется 1 или 3 прицветника. Плод сухой, распадается на 4 орешка.

В некоторых бухтах и сорах Байкала внимание привлекают растения с плавающими на поверхности воды крупными белыми (кувшинки) или желтыми (кубышки) цветками, в большей степени из-за их красоты. Это многолетние травы с сильно развитыми ползучими корневищами. У растений имеются два типа листьев — подводные и плавающие. Весной развиваются подводные листья сердцевидной формы, нежные, почти прозрачные, светло-зеленые. Позже образуются плавающие листья — округло-овальной формы с сердцевидным вырезом, более жесткие, сверху блестящие, темно-зеленые. Плавающие листья расположены на длинных черешках (их длина зависит от глубины водоема). Одиночные цветки кувшинки (*Nymphaea*) и кубышки (*Nuphar*) находятся на концах длинных безлистных побегов. Для кувшинок характерно, что цветки раскрываются в хорошую погоду в одно и то же время — рано утром, а закрываются с наступлением темноты или в дождливую погоду. У закрывающегося цветка цветоножка укорачивается, и он погружается в воду. В естественных условиях кувшинки и кубышки растут на глубине до 2,5–3,0 м. В глубоких местах у растений формируются только подводные листья, которые довольно быстро погибают вследствие неблагоприятных условий произрастания. При пересыхании водоемов кувшинки могут продолжать свое развитие на влажной земле (давать листья, цвести и плодоносить), причем у наземной формы листья очень жесткие, сверху коричнево-красные, значительно меньшего размера.

В прибрежно-соровой зоне Байкала отмечено 2 вида кувшинок (*Nymphaea candida* и *N. tetragona*), которые хорошо различаются между собой размерами листьев и цветка, а особенно строением последнего. Второй из названных видов — кувшинка четырехугольная — имеет в сравнении с первым более мелкие листья и цветки, лепестки которых резко отличаются от тычинок. В то же время у кувшинки чисто-белой (*N. candida*) наблюдается плавный переход многочисленных внутренних лепестков венчика в тычинки. Плод у кувшинок представляет собой многосемянную округло-конической формы коробочку, созревающую в толще воды.

В Байкале достоверно выявлен 1 вид кубышки (*Nuphar pumila*). Кроме того, по литературным сведениям, для соров Посольский, Черкалов и зал. Провал приводится также кубышка желтая, которая отличается более крупными размерами листьев и цветков. Однако при подробных исследованиях растительности дельты р. Селенга в 70-х годах прошлого столетия этот вид не обнаружен. Скорее всего, эти указания относятся к кубышке малой, рассматриваемой ранее в качестве разновидности кубышки желтой (*N. lutea* var. *pumila* Timm). Плод у растений — гладкая многосемянная коробочка, по форме действительно похожая на кубышку, созревает на поверхности воды. Размножаются кувшинки и кубышки семенами и корневищами.

В некоторых местах Байкала, в частности в сорах Верхнеангарском, Черкалов, дельте р. Селенга, заливах Мухор и Чивыркуйском, изредка встречаются водные растения с плавающими на поверхности воды овальными, в основании сердцевидными, листьями, которые сверху темно-зеленые, а снизу — с фиолетовым оттенком. Это нимфейник (болотоцветник) щитолистный (*Nymphoides peltata*). У него ползучее членистое корневище, стебли длинные, достигают поверхности воды. Крупные обоеполые желтые цветки в зонтиковидном пучке расположены в пазухах листьев. Венчик глубоко рассечен на бахромчатые по краю 5 лопастей. Распускаясь, цветки поднимаются вверх на вытягивающихся цветоножках. Плод — яйцевидная коробочка. Семена плоские, широкоокаймленные, по краю реснитчатые.

Часто на дне бухт, заливов и в толще воды Байкала встречается растение, представляющее собой скопления небольших, ланцетной формы светло-зеленых полупрозрачных пластинок, обычно с 3 дольками. Это ряска трехдольная (*Lemna trisulca*) (рис. 6.76). У нее, как и у других видов семейства рясковых, плоская пластинка, от нижней поверхности которой отходит нитевидный простой корешок, представляет собой видоизмененный безлистный стебель. Роль корешка чисто механическая — содействовать равновесию пластинки. Листья у ряски недоразвиты и представлены крохотными чешуйками. У края пластинки имеются 1–2 кармашка, в которых развиваются дочерние растения. В этих же кармашках очень редко образуются сильно упрощенные однополые цветки из пестика или тычинки, без признаков околоцветника. Отмечается редкое цветение этих растений, что характерно для всех представителей семейства рясковых. В период цветения ряска трехдольная всплывает на поверхность воды. На Байкале кроме этого растения в закрытых от ветров и волнения местах встречаются еще 3 вида из семейства рясковых: ряска — малая и турионосная, а также многокоренник обыкновенный (рис. 6.76). Первые 2 вида растений представляют собой плавающие на поверхности воды

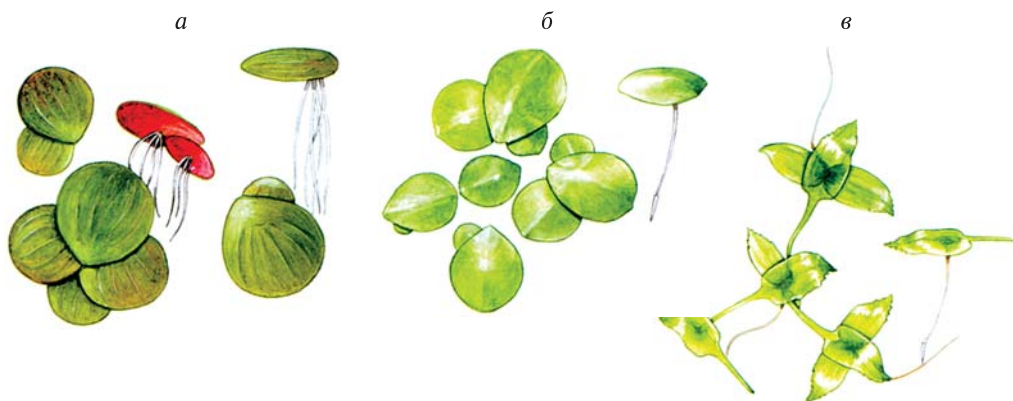


Рис. 6.76. Многокоренник обыкновенный — *Spirodela polyrhiza* (а), ряска малая — *Lemna minor* (б), р. тройчатая — *L. trisulca* (в) [Популярный атлас..., 2001].

округло-яйцевидные плоские зеленые пластинки с тонким одиночным корешком. Многокоренник по развитию и морфологическим характеристикам внешне похож на ряску малую и туриносную. Он также плавает на поверхности воды, но встречается значительно реже. Этот вид легко отличается более крупными размерами, красновато-лиловым цветом нижней поверхности пластинки, наличием целого пучка корешков и 2 едва заметных пленчатых листочков у основания пластинки.

В благоприятных условиях ряски энергично размножаются вегетативным путем (ветвлением растения). От плоских листовидных пластинок, представляющих собой стебли, обычно ошибочно принимаемые за листья, сбоку начинают расти такие же подобные пластинки. Со временем дочерние экземпляры отделяются от материнской особи и начинают вести самостоятельную жизнь, давая начало новым растениям.

При массовом разрастании ряски выделяют большое количество кислорода и являются хорошим очистителем воды. Из-за высокого содержания белка ряски представляют собой ценный питательный корм для некоторых животных (ондатра, нутрия, выдра) и водоплавающих птиц.

Виды семейства рясковых имеют огромное значение в природе, так как они очищают воду и выделяют огромное количество кислорода. Также они отличаются значительным содержанием белка — могут соперничать только с бобовыми. Маленькие, внешне невзрачные растения представляют собой ценный питательный корм для некоторых животных и птиц [Петров, 1981].

Часто в бухтах и заливах Байкала можно наблюдать широко раскинувшиеся на поверхности воды продолговатые, кожистые, сверху с блестящим восковым налетом листья, среди которых возвышаются колоски нежно-розовых мелких цветков. Это горец земноводный (*Persicaria amphibia*) (рис. 6.77). У него ползучее корневище, способное давать большое количество побегов. Стебли длинные, внутри полые, темно-зеленые. Кроме длинночерешковых плавающих листьев, у персикарии имеются также полупрозрачные подводные листья на коротких черешках. Характерной особенностью растения является наличие при основании листа перепончатой трубки (называемой «раструбом»), которая охватывает нижнюю часть междоузлия. Кроме водной формы, персикария образует также и назем-



Рис. 6.77. Горец земноводный — *Persicaria amphibia* [Популярный атлас..., 2001].

ную. В цветках той и другой формы больших различий в строении не наблюдается, незначительно они выражены только в строении листьев. У наземной формы листья узколанцетные, морщинистые, с зазубренными краями, покрытые волосками. У водной формы отмечены различия в устройстве листа, облегчающие испарение воды. У наземной формы, наоборот, наблюдается ряд приспособлений для затруднения испарения; это малая поверхность и волосистой покров. Плод у персикарии представляет собой двояковыпуклый черно-бурый орешек, заключенный в разросшиеся листочки околоцветника.

В глухих, закрытых от волнения, эвтрофированных местах на небольшой глубине иногда в массе встречается плотоядное растение — пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris*). Это бескорневое растение, свободно плавающее в толще воды или находящееся на дне водоема. Для нее характерны тонкие ветвящиеся побеги с простыми, сложно расчлененными на тонкие доли листьями, на которых заметны небольшие овальные пузырьки с открывающимися внутрь клапанами, представляющие собой своеобразные аппараты для ловли мелких беспозвоночных животных. Благодаря этому, пузырчатка получает азотистые вещества, которых иногда недостаточно в водной среде. В водоемах она особенно заметна во время своего цветения, когда ее цветоносные побеги высотой до 20 см поднимаются над поверхностью воды. Довольно крупные желтые цветки на небольших цветоножках собраны в малоцветковую кисть. Всего в прибрежно-соровой зоне Байкала отмечено 3 вида пузырчаток.

Говоря о водных растениях Байкала, нельзя не упомянуть элодею канадскую (*Elodea canadensis*). В настоящее время ее можно встретить во многих бухтах и заливах Байкала, а еще в начале 70-х гг. прошлого столетия элодея отсутствовала в озере. В конце XIX в. пестичные экземпляры элодеи были занесены в Европу из Северной Америки. Дальше она широко распространилась вплоть до Сибири. В результате деятельности человека это многолетнее двудомное растение появилось и в Байкале. Ветвящиеся побеги элодеи полностью погружены в воду. Продолговатые листья расположены в мутовках по 3–4. В пазухах верхних листьев иногда развиваются маленькие одиночные пестичные цветки на длинных цветоножках. Чашечка состоит из 3 сросшихся чашелистиков, венчик — из 3 свободных розовых лепестков. Ввиду отсутствия тычиночных цветков на Байкале, как и в других местах Евразии, плоды не развиваются. Особенностью элодеи является ее интенсивное вегетативное размножение, за что она получила название «водяной чумы». Неразвитые корни элодеи слабо укореняются, поэтому растения часто отрываются от грунта. Разламывающиеся на части стебли попадают в рыболовные сети, наматываются на винты судов и потом могут легко переноситься из одного водоема в другой. Попав в Байкал, элодея уже во многих местах доминирует над коренной растительностью. Вследствие этого в отдельных сорах и заливах озера заросли элодеи затрудняют рыбную ловлю и обильно обрастают нерестилища ценных рыб Байкала.

Сравнивая оз. Байкал с самыми крупными европейскими озерами той же бореальной зоны — Онежским, Ладожским и Чудско-Псковским, можно отме-

тить, что на мелководьях Байкала, как и в перечисленных озерах, встречаются высшие водные растения всех основных жизненных форм: воздушно-водные (линеиды), с плавающими листьями на поверхности воды (нимфеиды), погруженные в воду либо целиком, либо с генеративными органами над зеркалом воды (элодеиды). Однако оз. Байкал отличается рядом особенностей как по соотношению площадей, занятых растениями каждой из групп, так и по господствующим видам в каждой группе.

Если на мелководьях крупных европейских озер России от побережья к центральной части водоема прослеживается чередование следующих растительных поясов: линеиды — нимфеиды — элодеиды, то в заливах и сорах, широко открытых в оз. Байкал, пояс линеидов практически отсутствует (единичные пятна воздушно-водных растений нельзя расценивать как пояс), а пояс нимфеидов несомкнут и крайне изрежен. Развитие получают элодеиды. Причиной этого можно считать значительную динамичность водных масс, так как берег в этих участках слабо изрезан, часто обрывист, не имеет мелких бухточек. В силу горного обрамления озера и своеобразного климата болотная и луговая растительность на его берегах в большинстве заливов и соров отсутствует, формируясь в основном в придельтовых пространствах. Это также отличает Байкал от европейских озер, расположенных на равнинной местности.

Представители растений всех трех поясов обильно встречаются в сорах, отчлененных от Байкала, и в озерах дельты рек Селенга и Верхняя Ангара. Для этих районов характерна мозаичность в распределении сообществ нимфеидов и элодеидов, а линеиды (в случае их присутствия) занимают чаще прибрежные местообитания.

В отличие от Онежского и Ладожского озер, где доминирующей формой являются линеиды, основная площадь заливов и соров Байкала занята элодеидами [Паутова, 1973], которые преобладают и в Чудско-Псковском озере. В последнем господствующим видом среди подводной растительности является рдест пронзеннолистный, со значительным участием рдеста блестящего и с меньшим других видов, на Онежском преобладает рдест пронзеннолистный и шелковник Жилибера, на Ладожском — рдест пронзеннолистный и элодея канадская. На Байкале, в широко открытых в озеро сорах и заливах, постоянно доминирует рдест пронзеннолистный, несколько менее распространена ряска трехдольная. С нарастанием изолированности сора (залива) от озера участие рдеста и ряски уменьшается, в изобилии появляются избегающие волнения растения: нимфеиды и ряд других видов из группы элодеидов, при этом резко увеличивается обилие всех видов и сомкнутость сообществ.

В заключение следует еще раз отметить, что богатый видовой состав флоры высших водных растений характерен для прибрежно-соровой зоны Байкала. В основном гидрофиты приурочены к закрытым от волнения заливам, губам, бухтам, мелководным сорам, прибрежным водоемам, связанным протоками с Байкалом, и к приустьевым участкам некоторых рек, особенно Селенга и Верхняя Ангара. В то же время вдоль открытых побережий озера они не отличаются видовым разнообразием и встречаются сравнительно редко. По сравнению с

флорой низших донных растений Байкала, где велика роль эндемиков, флора высших водных представлена преимущественно широкораспространенными видами.

Несмотря на то, что площадь, занимаемая гидрофитами в озере, очень мала по сравнению с его общей площадью, их роль в экосистеме Байкала огромна. Они продуцируют органическое вещество, участвуют в процессах формирования качества воды, создают особую среду обитания для других гидробионтов.

Необходимо отметить, что высшие водные растения в процессе своей жизнедеятельности способны аккумулировать из воды и донных отложений не только биогенные элементы, но и токсичные вещества. Химический состав растений позволяет объективно судить о состоянии экосистемы водоемов в условиях техногенной нагрузки. В последние десятилетия начинает возрастать интерес к водным растениям как объектам биогеохимической индикации и биомониторинга загрязнения водных экосистем [Бурдин, Золотухина, 1998; Лычагина, Касимов, Лычагин, 1998; Куриленко и др., 2002; Куриленко, Осмоловская, 2006]. Кроме того, в отличие от подвижных гидробионтов (зоопланктон, рыбы) высшие водные растения, являющиеся показателями состояния окружающей среды в конкретном локальном месте водоема, дают возможность точно определить границы распространения загрязнения и выявить его источник.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие группы высших водных растений обитают в озере Байкал? Назовите их основных представителей.
2. Какие условия необходимы для произрастания высших водных растений?
3. Укажите основные морфофизиологические особенности высших водных растений.
4. Есть ли среди высших водных растений в озере Байкал эндемичные виды?
5. Какую роль играют высшие водные растения в экосистеме озера Байкал?

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Влагалище — нижняя расширенная часть листа, охватывающая стебель своими краями.

Кисть — соцветие с удлинённой главной осью, где цветки сидят по одному на заметных цветоножках.

Колос — соцветие, в котором на удлинённой главной оси расположены сидячие цветки.

Коробочка — сухой одногнездный или многогнездный плод различной формы, вскрывающийся зубчиками, продольными трещинами, дырочками или крышечкой.

Костянка — плод с сочной или кожистой наружной частью стенки и деревянистыми внутренними слоями, образующими косточку.

Лист влагалищный — имеющий влагалище.

Лист сидячий — не имеет черешка или влагалища, прикреплен к стеблю непосредственно основанием листовой пластинки.

Лист черешковый — имеющий черешок.

- Листовка** — сухой одногнездный плод, не разделенный внутри перегородкой и вскрывающийся лишь с одной стороны по шву.
- Листья мутовчатые** — находятся в узлах по 3 и более.
- Листья очередные** — расположены в узлах стебля по одному.
- Прицветники** — мелкие листья на цветоножке.
- Прилистники** — выросты у основания листа, имеющие вид мелких листочков или чешуек.
- Орешек** — сухой односемянный невскрывающийся плод.
- Растения двудомные** — на одних экземплярах развиваются исключительно мужские (тычиночные) цветки, а на других — исключительно женские (пестичные).
- Раструб** — трубчатое или воронковидное образование, возникающее в результате срастания прилистников.
- Соцветие** — разветвленный побег, ветви которого несут цветки.
- Цветки одиночные** — расположены по одному на верхушке побега (верхушечные) или в пазухе листа (пазушные).
- Цветок сидячий** — не имеет цветоножки и располагается непосредственно на оси соцветия.
- Цветоножка** — боковой побег, несущий цветок (т.е. развивающийся в пазухе кроющего листа цветка).
- Цветонос** — безлистный участок побега, несущий цветок или соцветие.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Азовский М.Г., Чепинога В.В. Высшие водные растения озера Байкал. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2007. — 157 с.
- Анненкова Н.В. Генетическое разнообразие планктонных и ассоциированных с губками динофлагеллят озера Байкал: автореф. ... дис. канд. биол. наук. — Новосибирск, 2010. — 17 с.
- Анненкова Н.В., Белых О.И., Деникина Н.Н., Беликов С.И. Идентификация представителей динофлагеллят озера Байкал на основе молекулярно-генетических данных // Докл. АН. — 2009. — Т. 426, № 4. — С. 559–562.
- Антипова Н.Л. Новые виды рода *Gymnodinium* Stein (Gymnodiniaceae) из оз. Байкал // Докл. АН СССР. — 1955. — Т. 103, № 2. — С. 325–328.
- Бондаренко Н.А. Экология и таксономическое разнообразие планктонных водорослей в озерах горных областей Восточной Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Борок, 2009. — 46 с.
- Ботаника: Курс альгологии и микологии: учебник / под ред. Ю.Т. Дьякова. — М.: Изд-во МГУ, 2007. — 559 с.
- Бурдин К.С., Золотухина Е.Ю. Тяжелые металлы в водных растениях (аккумуляция и токсичность). — М.: Диалог МГУ, 1998. — 202 с.
- Водоросли: справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др. — Киев: Наук. думка, 1989. — 608 с.
- Голлербах М.М. Некоторые дополнения к анатомии подводного лишайника *Collema* (?) *ramenskii* Elenk. // Изв. Главн. бот. сада. — 1928. — Т. 27. — С. 306–313.
- Диатомовые водоросли СССР. — Л.: Наука, 1988. — Т. 2, вып. 1: Ископаемые и современные. — 116 с.
- Дорогостайский В.Ч. Материалы для альгологии оз. Байкал и его бассейна // Изв. Рос. сиб. отд. Императорского Рус. геогр. об-ва. — Казань, 1906. — Т. 35, № 3. — С. 1–44.

- Еленкин А.А.** О связи между синезеленой водорослью *Nostoc zatterstedtii* Aresch. и глубоководным лишайником *Collema* (?) *ramenskii mihii* nov. sp. // Бот. материалы Ин-та споровых растений Главн. бот. сада РСФСР. — 1922. — Т. 1, вып. 3. — С. 35–46.
- Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С.** Диатомовые водоросли. — М.: Сов. наука, 1951. — 618 с. — (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 4).
- Загоренко Г.Ф., Кобанова Г.И.** О представителе рода *Koliella* (Ulothrichaceae) из оз. Байкал // Ботан. журн. — 1982. — Т. 67, № 7. — С. 990–992.
- Жизнь растений:** В 6 т. — М.: Просвещение, 1977.
- Ижболдина Л.А.** Мейо- и макрофитобентос оз. Байкал. — Иркутск, 1990. — 176 с.
- Ижболдина Л.А.** Атлас и определитель водорослей бентоса и перифитона озера Байкал (мейо- и макрофиты) с краткими очерками по их экологии. — Новосибирск: Наука-Центр, 2007. — 248 с.
- Кобанова Г.И.** Некоторые новые данные к морфологии и биологии *Gymnodinium coeruleum* Ant. (Dinophyta) // Экосистемы и природные ресурсы горных стран. — Новосибирск: Наука, 2004. — С. 94–101.
- Кобанова Г.И.** О морфологии и жизненном цикле *Gymnodinium baicalense* Ant. (Dinophyceae) из озера Байкал // Сиб. экол. журн. — 2009. — Т. 16, № 6. — С. 899–905.
- Кобанова Г.И., Измestьева Л.Р., Кращук Л.С.** Фитопланктон Байкала в период позднего лета // Изв. Самар. НЦ РАН. — 2006. — Т. 8, № 3. — С. 197–204.
- Кожова О.М.** О подледном «цветении» озера Байкал // Ботан. журн. — 1959. — Т. 44, № 7. — С. 1001–1004.
- Кожова О.М., Ижболдина Л.А.** Фитоценозы р. Большие Коты (приток Байкала, Россия) // Альгология. — 1994. — Т. 4, № 3. — С. 84–87.
- Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А.** Ботаника (систематика растений). — М.: Просвещение, 1975. — 608 с.
- Коршиков О.А.** Визначник прісноводних водорослей УРСР. — Київ: Наук. думка, 1953. — 439 с.
- Куликова Н.Н., Сутурин А.Н., Бойко С.М., Лиштва А.В. и др.** Первые сведения о разнообразии, экологии и химическом составе водных и околводных лишайников (Lichenes) каменистой литорали озера Байкал // Сиб. экол. журн. — 2008. — Т. 15, № 3. — С. 399–406.
- Куриленко В.В., Осмоловская Н.Г.** Эколого-биогеохимическая роль макрофитов в водных экосистемах урбанизированных территорий (на примере малых водоемов Санкт-Петербурга) // Экология. — 2006. — № 3. — С. 163–167.
- Куриленко В.В., Осмоловская Н.Г., Новиков А.Н.** Биогеохимическая индикация загрязнений // Водные объекты Санкт-Петербурга / под ред. С.А. Кондратьева, Г.Т. Фрумина. — СПб.: Символ, 2002. — С. 141–147.
- Лишайники** // Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1977. — Т. 3. — С. 378–470.
- Лиштва А.В.** Лихенология: учебно-метод. пособие. — Иркутск, 2007. — 121 с.
- Лычагина Н.Ю., Касимов Н.С., Лычагин М.Ю.** Биогеохимия макрофитов дельты Волги. — М., 1998. — 84 с. — (Геоэкология Прикаспия; Вып. 4).
- Маргелис Л.** Роль симбиоза в эволюции клетки. — М.: Мир, 1983. — 352 с.
- Мейер К.И.** Введение во флору водорослей оз. Байкала // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1930. — Т. 39, вып. 3/4.
- Михеева Т.М.** Альгофлора Беларуси: таксономический каталог. — Минск: Изд-во БГУ, 1999. — 396 с.
- Паутова В.Н.** Высшая водная растительность на мелководьях озера Байкал // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. — Листвничное-на-Байкале, 1973. — Т. 1. — С. 142–144.

- Петров В.В.** Растительный мир нашей Родины. — М.: Просвещение, 1981. — 180 с.
- Помазкина Г.В., Родионова Е.В., Мушникова О.Ю.** Микрофитобентос Южного Байкала // Альгология. — 2008. — Т. 18, № 2. — С. 160–172.
- Популярный атлас флоры и фауны озер Прибайкалья** / под ред. О.А. Тимошкина. — Иркутск, 2001. — 208 с.
- Проблемы происхождения жизни** / под ред. А.Ю. Розанова, А.В. Лопатина, В.Н. Снытникова. — М.: ПИН РАН, 2009. — 258 с.
- Поповская Г.И., Генкал С.И., Лихошвай Е.В.** Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: атлас-определитель. — Новосибирск: Наука, 2002. — 619 с.
- Савич В.П.** Подводные лишайники // Труды Первого Всероссийского гидрологического съезда в Ленинграде 7–14 мая 1924 г. — Л., 1925. — С. 532–533.
- Седова Т.В.** Кариология водорослей. — СПб.: Наука, 1996. — 386 с.
- Седова Т.В.** Основы цитологии водорослей. — Л.: Наука, 1977. — 170 с.
- Скабичевский А.П.** О новых зеленых водорослях из оз. Байкал // Изв. БГНИИ при Иркут. ун-те. — Иркутск, 1931. — Т. 5, вып. 4. — С. 69–76.
- Скабичевский А.П.** К вопросу о половом процессе у *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa* // Ботан. журн. — 1937. — Т. 22, № 6. — С. 546–553.
- Скабичевский А.П.** Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР: Систематика, экология, распространение. — М.: Изд-во МГУ, 1960. — 351 с.
- Скабичевский А.П.** Флора и растительность // Проблемы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1978. — С. 146–157. — (Тр. Лимнол. ин-та; Т. 16 (36)).
- Тихонова И.В., Белых О.И., Помазкина Г.В., Гладких А.С.** Анализ цианобактерий озера Байкал и Усть-Илимского водохранилища на наличие гена синтеза микроцистина // Докл. АН. — 2006. — Т. 409, № 3. — С. 1–3.
- Топачевский А.В., Масюк Н.П.** Пресноводные водоросли Украинской ССР. — Киев: Вища шк., 1984. — 334 с.
- Царенко П.М.** Краткий определитель хлорококковых водорослей УССР. — Киев: Наук. думка, 1990. — 208 с.
- Edlund M.B., Stoermer E.F., Taylor C.M.** *Aulacoseira skvortzowii* sp. nov. (Bacillariophyta), a poorly understood diatom from Lake Baikal, Russia // J. of Phycology. — 1996. — Vol. 32. — P. 165–175.
- Hindák F., Zagorerenko G.F.** Contribution to the knowledge of the species composition of summer phytoplankton of Lake Hövsgöl, Mongolia // Folia Geobot. — Phytotax, Praha, 1992. — Vol. 27. — P. 419–439.
- Kozhova O.M., Kobanova G.I.** On the presence of the dweller of ponds *Dinobryon elegantissimum* (Korsch.) Bourr. (Chrysophyta) in the pelagic zone of Lake Baikal (Russia) // Algologia. — 1999. — Vol. 9, N 2. — P. 61–62.
- Lake Baikal: Evolution and Biodiversity** / eds O.M. Kozhova, L.R. Izmet'eva. — Leiden: Backuys Publishers, 1998. — 334 p.
- Sigee D.C.** The dinoflagellate chromosome // Adv. Bot. Res. — 1986. — Vol. 12. — P. 205–264.
- Watson W.** The Bryophytes and Lichens of fresh water // J. of Ecology. — 1919. — Vol. 7. — P. 71–83.

6.3. ФАУНА

Животные Байкала отличаются систематическим разнообразием, жизненными циклами и экологией. Байкал — это не просто лаборатория, в которой проводятся исследования, ставятся эксперименты, совершаются открытия, позволяющие понять процессы, происходящие в масштабах всей биосферы нашей планеты.

В настоящее время Байкал — один из наиболее детально изученных в биологическом отношении водоемов мира, но предстоит изучить еще очень многое. Следует подчеркнуть, что среди одноклеточных и многоклеточных организмов, живущих в Байкале, имеется большое количество как свободноживущих, так и комменсалов и паразитов. Это свидетельствует о значительном многообразии форм взаимоотношений между организмами, которые сформировались в озере.

6.3.1. ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (PROTISTA)

Согласно современным данным, в Байкале известно 546 видов одноклеточных, среди которых 187 эндемиков (34,2 %). Разнообразные амёбы (включая раковинные диффлюгии, арцеллы), инфузории распространены в прибрежно-соровой зоне и открытом Байкале, в пелагиали и различных грунтах. Значительным количеством видов отличаются свободноживущие инфузории (*Ciliophora*) [Оболкина, 2001], а также слизистые споровики — паразиты рыб (*Myxozoea*) [Пронина, Пронин, 2001]. В рыбах Байкала паразитируют 103 вида и подвида простейших. С.С. Шульман с соавт. [1997], давая зоогеографическую оценку фауны Байкала, отмечали, что, несмотря на сравнительную бедность миксоспоридий, присутствие здесь «5 эндемичных видов (*Myxidium perniciosum*, *M. omuli*, *Myxobilatus paragasterostei*, *M. baicalensis*, *Myxobolus talievi*), которые составляют 19,2 % от всей фауны миксоспоридий, подтверждает правомочность выделения Байкала в самостоятельную подобласть».

Кинетопласты (надкласс *Kinetoplasta*) являются бесцветными жгутиконосцами, принадлежащими к подтипу *Euglenozoa*, типу *Discicristata*. В надкласс входят 2 класса — *Bodonea*, *Tripanosomatidea* [Хаусман и др., 2010]. В мировой фауне известно около 800 видов, среди которых есть как свободноживущие, так и эндобионтные комменсалы и опасные паразиты. Характерный признак группы — кинетопласт. Это не самостоятельная органелла, а участок митохондрии, которая отличается уникально большим количеством кинетопластной ДНК (кДНК)²⁴ (рис. 6.78, 6.79).

Свободноживущие жгутиконосцы бывают одиночными, колониальными, свободноплавающими и прикрепленными к грунту. Они многочисленны и широко распространены в богатых органическими веществами и загрязненных водоемах. Питаются бактериями. Одноядерные клетки несут на переднем конце тела жгутиковый резервуар первично с 2 жгутиками, 1 из которых может быть редуцирован.

Данные по аминокислотной последовательности цитохромов *b* и *c*, а также последовательности нуклеотидов гена 18S рРНК свидетельствуют, что кинетопласты должны были отделиться от их сестринской группы эвгленовых более миллиарда лет назад [Хаусман и др., 2010]. Многие бодониды и моноксенные

²⁴ Кинетопластная ДНК представляет собой скопление кольцевых молекул ДНК, которое морфологически связано с основаниями жгутиков через мембраны митохондрии.

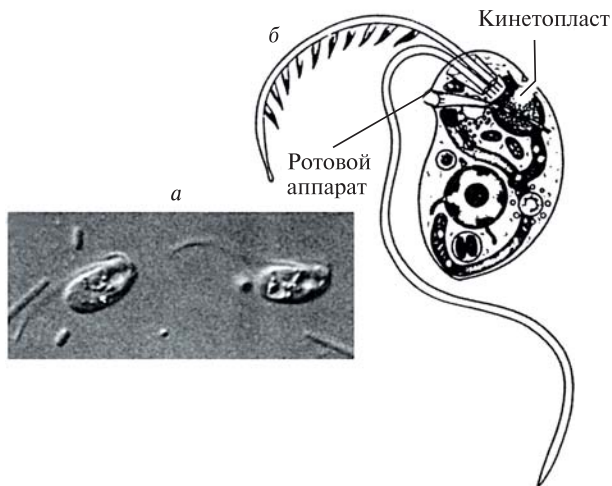


Рис. 6.78. Бесцветные жгутиконосцы [по: Хаусман и др., 2010].

a — *Bodo saltans*, прижизненный снимок, длина 15 мкм; *б* — схема организации кинетопластид *Bodonea*.



Рис. 6.79. Строение Trypanosomatidea на примере *Tripanosoma congolense* [по: Хаусман и др., 2010].

(однохозяйинные) трипаносомы имеют бактериальных симбионтов, которые обеспечивают их питательными веществами, такими как гемин²⁵.

В Байкале известно 14 видов свободноживущих бесцветных жгутиконосцев, относящихся к 10 родам (*Bodo*, *Pleuromonas*, *Rhynchomonas*, *Phyllomitus*, *Cercomonas*, *Thaumatomonas*, *Vicosoeca*, *Cyathomonas*, *Spumella*, *Paraphysomonas*) (рис. 6.80). Типичный представитель *Bodo saltans*, размером всего около 15 мкм, легко идентифицируется под микроскопом по танцующе-прыгающему способу движения. *Rhynchomonas nasuta*, длина тела 6 мкм, отличается хоботкообразным отростком клетки [Таничев, 1995; Таничев, Бондаренко, 2001]. Только один вид — *Cercomonas crassicauda* — найден в глубоководной зоне озера [Тахтеев и др., 1993].

Тканевые экто- и эндопаразиты относятся к родам *Tripanosoma*, *Ichthyobodo*, *Cryptobia* и *Costia*. Криптобии и трипаносомы имеют только 1 жгутик, который в нескольких точках прикрепляется к поверхности клетки, образуя ундулирующую мембрану. Она способствует плавательным движениям в вязкой среде (кровь, слизь, пищеварительный сок). Они особенно вредят в рыбных хозяйствах при подращивании молоди (особенно лососевых и сиговых)

²⁵ Химическое производное гемоглобина, которое образуется в результате удаления белковой части молекулы, окисления атома железа и его соединения с кислотой (например, с хлористо-водородной) с образованием соли. Комплексные соединения металлов, производные порфиринов, к числу которых относятся гемин, билирубин и хлорофилл, широко встречаются в природе, составляя красящие вещества крови и растений. В 1930 г. Х. Фишер был удостоен Нобелевской премии «за исследования строения гемина и хлорофилла, особенно за синтез гемина».

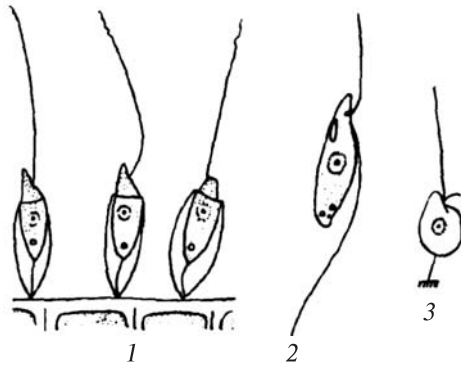


Рис. 6.80. Свободноживущие кинетопластыды из оз. Байкал [по: Таничев, 1995].
1 — *Bicosoeca lacustris*; 2 — *Bodo saltans*; 3 — *Spumella termo*.

в условиях больших плотностей посадки, плохом водообмене, загрязненности воды органическими веществами. Диагноз (ихтиободоз, криптобиоз, костииоз) ставят по результатам паразитологического обследования рыб [Ихтиопатология, 2003].

Размножаются кинетопластыды продольным делением, реже — почкованием или шизогонией. Для ряда представителей характерен сложный цикл развития, связанный со сменой хозяев. Распространение паразитов происходит в основном через укусы кровососущих животных (мухи рода *Glossina*, клопы некоторых видов, слепни, блохи, для водных организмов — пиявки).

В Байкале трипаносомы и криптобии впервые обнаружены у рыб В.Е. Заикой [1965]. В настоящее время известны 6 видов *Tripanosoma* и 3 вида и 3 подвида *Cryptobia* [Хамнуева, Пронин, 2004] (рис. 6.81). Криптобии представлены исключительно эндемичными видами и подвидами, среди трипаносом эндемики не обнаружены. Установлена приуроченность трипаносом к рыбам сибирского комплекса, а криптобий — к байкальскому фаунистическому комплексу рыб. Установление причин этих явлений требует проведения специальных исследований.

Дипломонадовые (класс Diplomonadea) — входят в тип Tetramastigota. В мире известно около 100 видов отряда Diplomonadida. Свободноживущие обитают в сильно загрязненных пресных водоемах, эндозойные комменсалы или исключительно паразитические формы встречаются у беспозвоночных и позвоночных животных. Патогенные для человека и животных формы прикрепляются в определенных участках кишечного эпителия, где они нарушают процессы всасывания веществ. При массовом размножении, которое возможно в случае снижения иммунитета (при синдроме приобретенного иммунодефицита — СПИД), способны вызывать кровавую диарею.

В Байкале известны 2 представителя отряда Diplomonadida: *Hexamita truttae* (Syn.: *Octomitus truttae*) и *Spironucleus barhanus* (комменсал)²⁶. Гексамита — кишечный паразит рыб. Поражает их желчный пузырь и кишечник. В кишечнике хозяина паразит выходит из цисты и в дальнейшем локализуется в переднем отделе кишечника и в желчном пузыре, вызывая вначале раздражение, а затем и воспаление слизистой оболочки этих органов. В полости кишечника и желчного пузыря гексамиты размножаются прямым делением надвое. Затем часть из них инцистируется и выделяется с экскрементами в

²⁶ Спиرونуклеус выделен и определен с использованием молекулярно-генетических методов [Белькова и др., 2007].

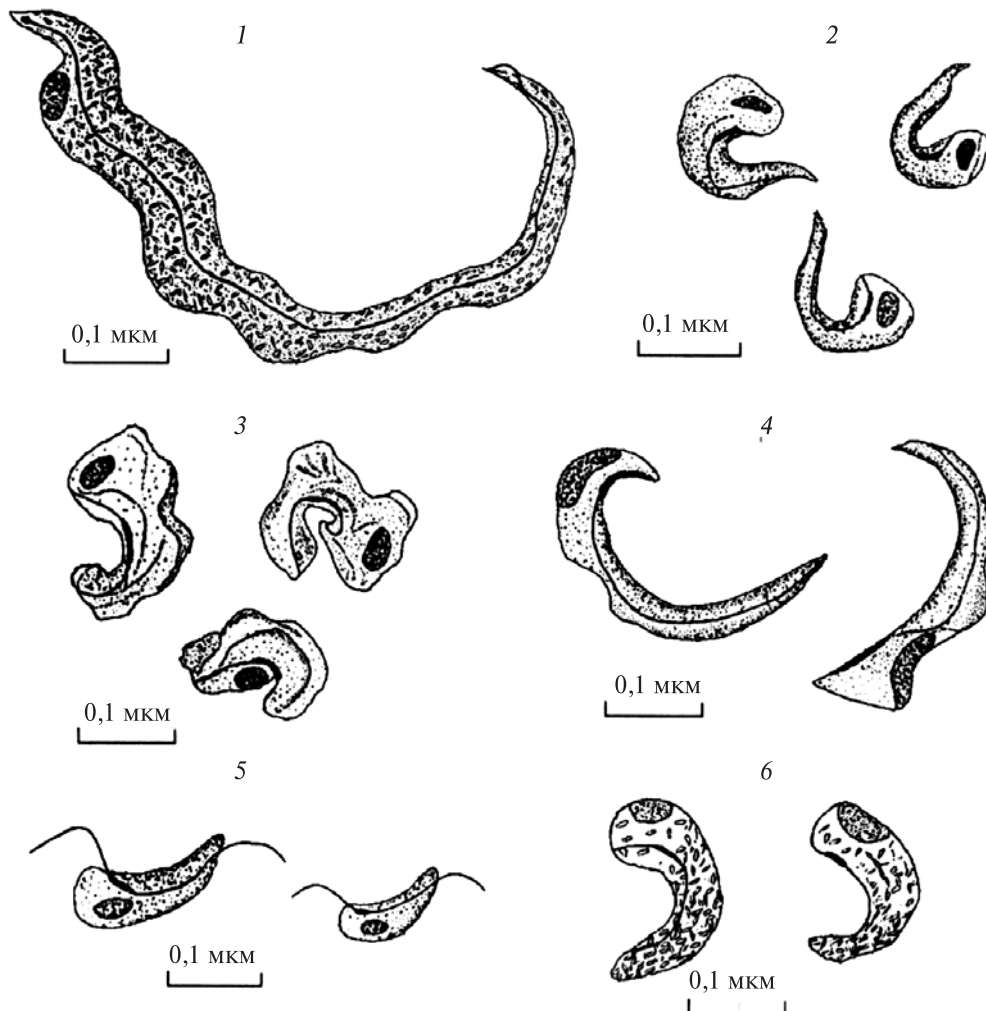


Рис. 6.81. Кинетопластиды рыб из оз. Байкал [по: Хамнуева, Пронин, 2004].
 1 — *Tripanosoma magna*; 2 — *Criptobia cotti*; 3 — *C. zaikai*; 4 — *C. lomakini baicalensis*; 5 — *C. litoralis litoralis*; 6 — *C. litoralis percae*.

воду, что создает потенциальную опасность заражения других рыб (рис. 6.82). Вызывает тяжелое заболевание лососевых рыб в условиях рыбоводных хозяйств [Бауер и др., 1977]. Широко распространен в водоемах Сибири и Северной Европы. В Байкале отмечен в желчном пузыре жирной широколобки — *Bathrachocottus nikolskii*, пестрокрылой широколобки — *B. multiradiatus*, желтокрылой широколобки — *Comephorus grewingkii*, плоской широколобки — *Limnocottus bergianus*, налима — *Lota lota*, байкальского хариуса — *Thymallus*

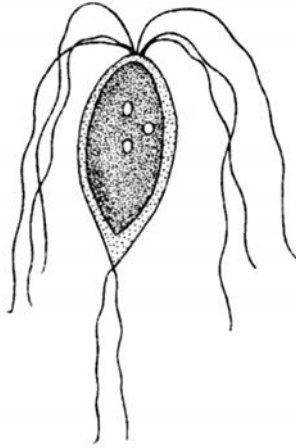


Рис. 6.82. Возбудитель гексомитоза рыб *Hexamita truttae*.

baicalensis и в кишечнике омуля — *Coregonus migratorius*, сига — *C. lavaretus* и желтокрылой широколобки — *Cottocomephorus grewingkii*.

Необходим постоянный мониторинг состояния зараженности рыб дипломонадами в целях профилактики заболеваний в аквариальных условиях, при рыборазведении (как при подращивании молоди, так и при товарном производстве рыб в аквакультуре).

Грегарины (класс Gregarina) относятся к типу Alveolata. Согласно современным данным, в этом монофилетическом типе объединяются три совершенно не похожие с позиций традиционной систематики группы (Dinoflagellata, Apicomplexa и Ciliophora). Предполагаемым предком этих групп был двужгутиковый одноклеточный организм, имевший пелликулярную систему вакуолей (альвеол), жгутики были гетероконтными и частично с мастигонемами подобно современным динофлагеллятам.

Жил этот организм ~900 млн л. н. С цитологической точки зрения этот сценарий очень сомнителен — в данный тип объединены группы с абсолютно различной организацией. Динофлагелляты, инфузории, Apicomplexa — гаплоидные организмы, при этом облигатные эндопаразиты, которые проходят через стадию споры. В настоящее время к ним относятся не менее 2500 видов, среди которых большое количество патогенных для человека и животных. Характеризуются двух- и трехфазным чередованием поколений. Заражение осуществляется, как правило, веретеновидными спорозоидами, длина которых колеблется от 2 до 20 мкм (рис. 6.83). Спорозоид находится в ооцисте, посредством которой происходит заражение нового хозяина. Типичный апикальный комплекс спорозоидов состоит из трех компонентов: конический коноид из винтообразных свернутых микротрубочек с 2 коноидальными кольцами в его передней части; центр сборки микротрубочек; 2 роптрии — секреторные органеллы, выводные протоки которых ведут через полярное кольцо и коноид к переднему концу тела. Апикальный комплекс облегчает процесс проникновения паразита в хозяина. Жизненный цикл Apicomplexa в обобщенном виде представляет собой процесс многократного деления гамонтов, дифференцирующихся в гаметы, которые объединяются в зиготы (гамогония). В случае двухфазного чередования поколений из зигот вновь появляются многочисленные спорозоиды. Систематический состав Apicomplexa является дискуссионным, обычно его делят на 3 класса: Gregarina, Coccidia, Naematozoa. В мировой фауне известно 1465 видов. Отличительной особенностью этих организмов является способность мужских и женских гамонтов совершать многократные деления, благодаря чему образуется большое число гамет. Тело гамонта обычно расчленено на два отдела — протомерит и дейтоме-

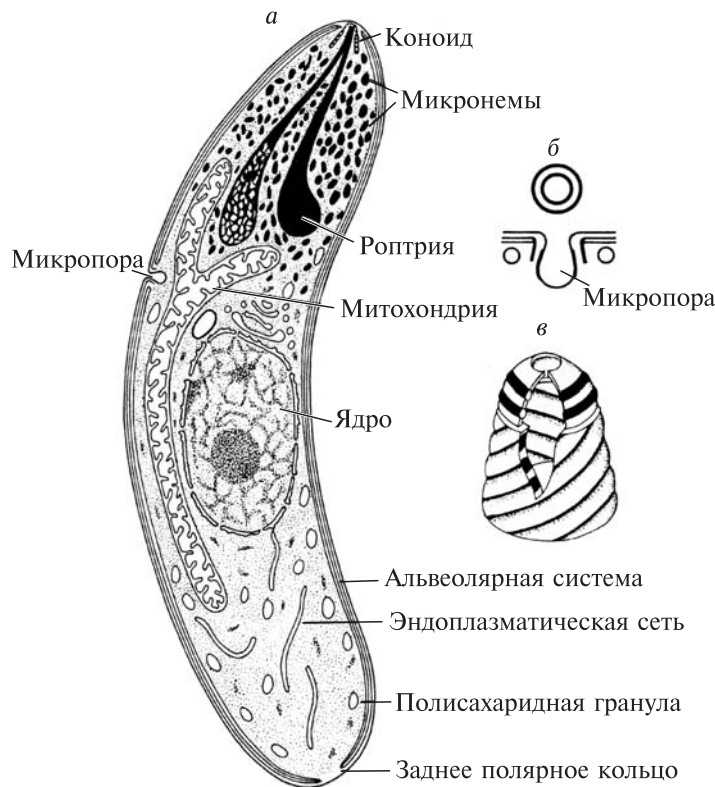


Рис. 6.83. Схема организации Apicomplexa.

a — схема: строения спорозонта, длина 10 мкм; *б* — схема строения микропоры на поперечном разрезе вверху и продольном, внизу; *в* — коноид с коноидальными кольцами [по: Scholtysek и Mehlhorn, 1970].

рит. Обычно протомерит несет на переднем конце особый вырост эпимерит (рис. 6.84). Грегарины характеризуются своеобразным «реактивным» способом передвижения — путем выделения из заднего конца тела слизи, «толкающей» животное вперед.

В классе Gregarinae выделяют три группы (Archi-, Eu- и Neogregarinida) (раньше этим группам придавали ранг отряда). Они отличаются по ряду морфологических признаков: наличию или отсутствию гамонтоцист, специфике подразделения клетки трофонта на отделы и строении эпимерита. Архи- и неогрегарины в отличие от эугрегаринов имеют шизогонию (множественное деление) и развиваются в клетке.

Грегарины, кроме ранних стадий развития, живут как внеклеточные паразиты в кишечнике и полостях тела аннелидов, артропод, моллюсков, иглокожих и оболочников. Более всего они заражают членистоногих. Патогенное значение установлено для небольшого числа видов.

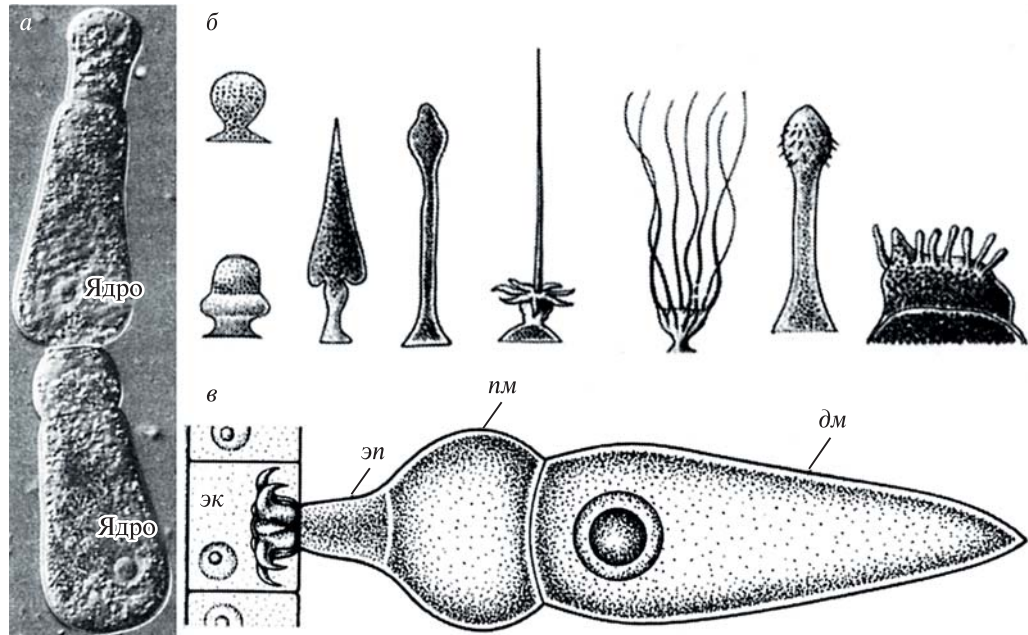


Рис. 6.84. Строение грегарин [по: Хаусман и др., 2010].

а — пара гамонтов, сформировавших сизигий, ув. 85; б — разновидности эпимерита; в — строение грегарины: эпимерит (эп), протомерит (пм), дейтомерит (дм) и закоривание грегарины в эпителиальной клетке посредством эпимерита.

В Байкале известно всего 7 видов этого класса. Все они представители Eugregarinida. В основном это паразиты Amphipoda, и только *Pileocephalus astaurovi* отмечен у эндемичного ручейника *Protobaicalina spinosa* (табл. 6.4, рис. 6.85).

Таблица 6.4

Видовой состав грегарин и их хозяев в оз. Байкал

Вид грегарин	Хозяева	Литература
<i>Rotundula baicalensis</i>	<i>Pallasea brandtii brandtii</i> , <i>P. cancellus cancellus</i> , <i>P. cancelloides</i> , <i>Eulimnogammarus viridis</i> , <i>E. lividus lividus</i> , <i>E. cruentus</i> , <i>E. czerskii</i>	[Цветков, 1928], [Крицкая, 2000]
<i>R. dybowskii</i>	<i>Brandtia latissima lata</i> , <i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Pallasea cancellus cancellus</i> , <i>P. kesslerii</i> , <i>P. viridis</i>	[Липа, 1968]
<i>R. godlewskii</i>	<i>Brandtia latissima lata</i> , <i>Pallasea kesslerii</i> , <i>P. viridis</i>	[Липа, 1968]
<i>Heliospora acanthogammarum</i>	<i>Acanthogammarus godlewskii godlewskii</i> , <i>A. brevispinus</i> , <i>Pallasea cancellus cancellus</i> , <i>P. cancelloides</i> , <i>Eulimnogammarus cruentus</i> , <i>E. viridis</i>	[Цветков, 1928], [Крицкая, 2000]
<i>Cephaloidophora poltevi</i>	<i>Baicalogammarus pullus</i> , <i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Micruropus vortex vortex</i>	[Липа, 1968]
<i>C. gershensoni</i>	<i>Gmelinoides fasciatus</i>	[Липа, 1968]
<i>Pileocephalus astaurovi</i>	<i>Protobaicalina spinosa</i> (Trichoptera)	[Липа, 1967]

В Байкале эта группа организмов относится к малоизученным. Предварительные результаты показывают зараженность грегарины амфипод только олиготрофных районов озера [Крицкая, 2000].

Кокцидии (класс Sarcocystea) — в большинстве случаев — внутриклеточные паразиты. Жизненный цикл кокцидий существенно отличается от грегариин. Макрогамонты не проходят фазу деления, а развиваются прямо в ооциты. В типичном случае из микрогамонтов выходят сразу трехжутиковые микрогаметы. Зигота преобразуется в зигоцисту и во время спорогонии делится на 4–32 (или более) споробласта, которые обычно покрыты собственной оболочкой (спороциста) и после митотических делений дают по 2–8 (и более) спорозоитов (рис. 6.86). Питание паразитов осуществляется посредством осмоса — пиноцитоза или через цитостом. Они способны вызвать тяжелое заболевание — кокцидиозный энтерит.

В Байкале известны представители отряда Eimeriida, которые представлены родами *Eimeria* и *Goussia* (табл. 6.5, рис. 6.87). Отличительной особенностью представителей рода *Eimeria* является наличие на одном конце споры так называемого тела Штида²⁷, а у видов рода *Goussia* его нет. У байкальских эндемичных рыб эти виды не отмечены.

²⁷ Спорозоиды заключены в капсулу — спороцисту, которая имеет отверстие, заткнутое своеобразной пробочкой. Это так называемое Штидовское тело, тельце Штида, тело Штида. Все вместе взятые спороцисты заключены в общую оболочку. Ее называют экзоциста. Попадая в кишечник хозяев, внешние оболочки и тельца Штида лизируются под действием ферментов кишечника, среди которых на первом месте находится трипсин, и спорозоиды оказываются в подходящих условиях для того чтобы превращаться постепенно в трофонт.

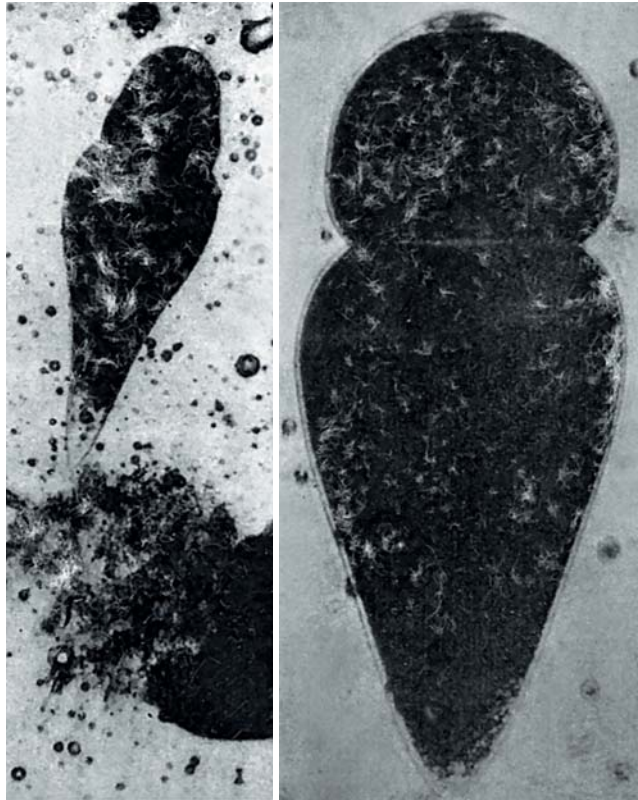


Рис. 6.85. Грегарины *Pileocephalus astaurovi* — паразит эндемичного ручейника *Protobaicalina spinosa* [по: Lira, 1967].

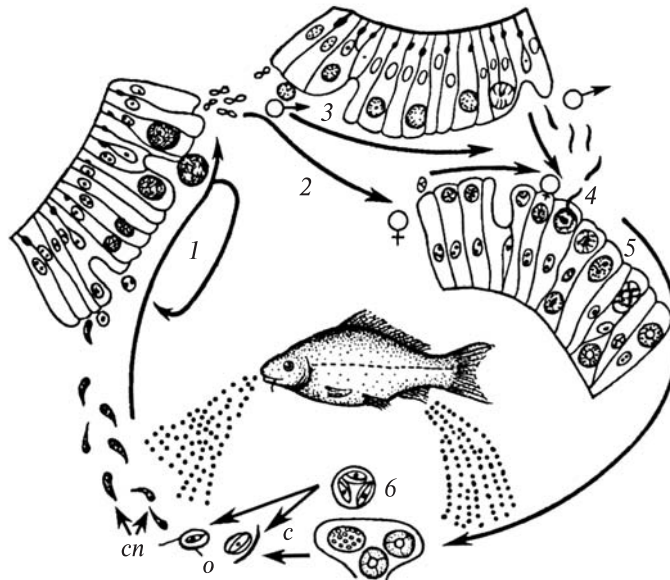


Рис. 6.86. Цикл развития кокцидий.

1 — шизогония; 2 — образование макрогаметы; 3 — образование микрогаметы; 4 — оплодотворение; 5 — образование ооцисты и спор; 6 — ооциста; о — остаточное тело; с — споры; сп — спорозоиты.

Таблица 6.5

Видовой состав кокцидий и их хозяев в озере Байкал

Виды эймерий	Виды хозяев	Локализация
<i>Goussia carpelli</i>	<i>Phoxinus phoxinus</i> — голяян	Стенка кишечника и желчного пузыря
<i>G. leucisci</i>	<i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> — елец	» желчного пузыря, почки
<i>Eimeria esoci</i>	<i>Esox lucius</i> — щука	» желудка, печени
<i>E. percae</i>	<i>Perca fluviatilis</i> — окунь	» » »

Инфузории (Ciliophora) — наиболее известные гетеротрофные одноклеточные. В мировой фауне известно около 8 000 видов. Все они имеют общий план строения и одинаковый способ размножения: 1) наличие коротких и обычно многочисленных ресничек; 2) специфическая структура кортекса; 3) ядерный дуализм и 4) особая гамонтогамия (конъюгация) при половом процессе.

Благодаря кортексу (корковый слой, кортикальная плазма), инфузории отличаются постоянством формы. При общей толщине 1–4 мкм он состоит из двух основных компонентов: пелликулы²⁸ и корешковых структур ресничек,

²⁸ К пелликуле принадлежит клеточная мембрана с перилеммой, покрывающей ее в некоторых случаях. Рядом с ресничками находятся углубления (парасомальные мешочки), служащие для пиноцитоза. Под плазмолеммой находится система уплощенных вакуолей (альвеол). Они, подобно мозаике, сходятся друг с другом, часто образуя видоспецифичный узор.

Рис. 6.87. Ооцисты кокцидий.
 а — *Goussia carpelli*; б — *Eimeria esoci*.

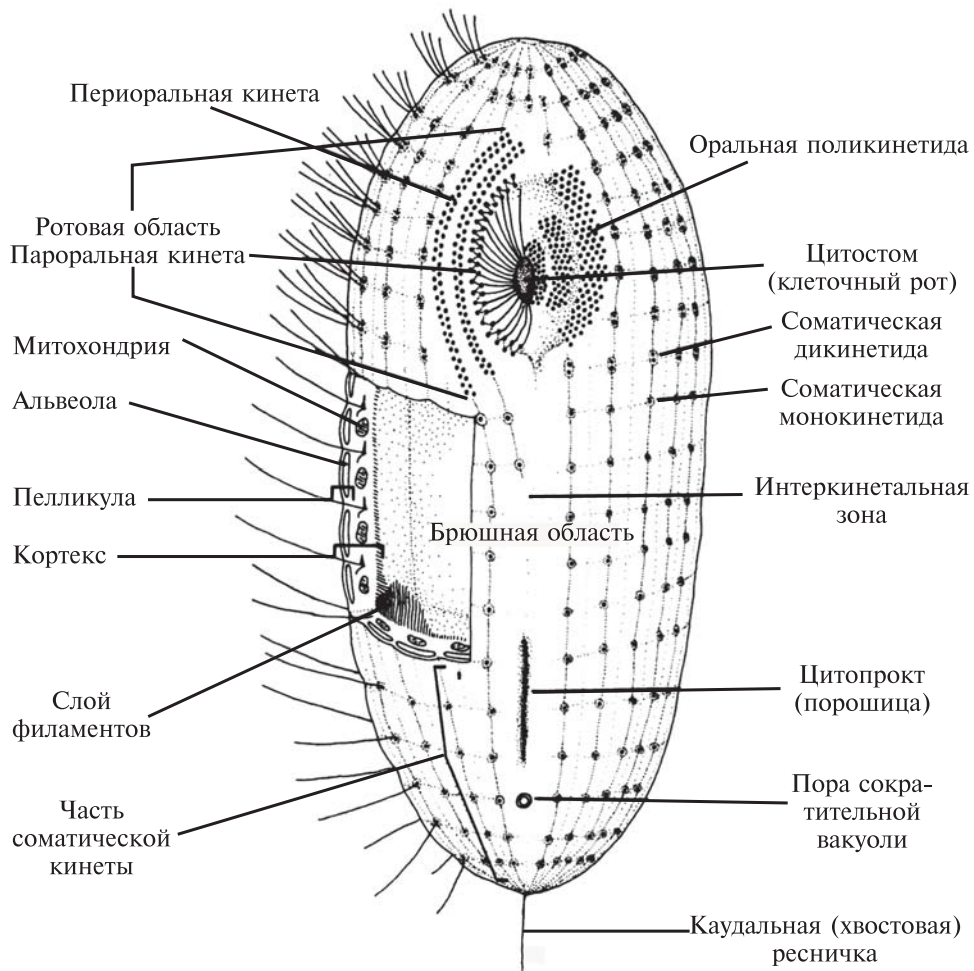
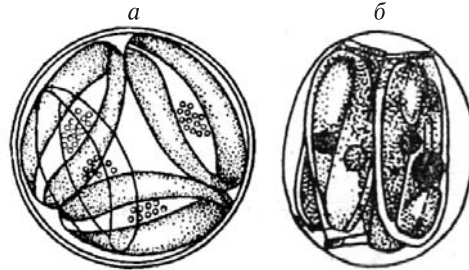


Рис. 6.88. Схема строения поверхностных структур Ciliophora [по: Lee et al., 1985].

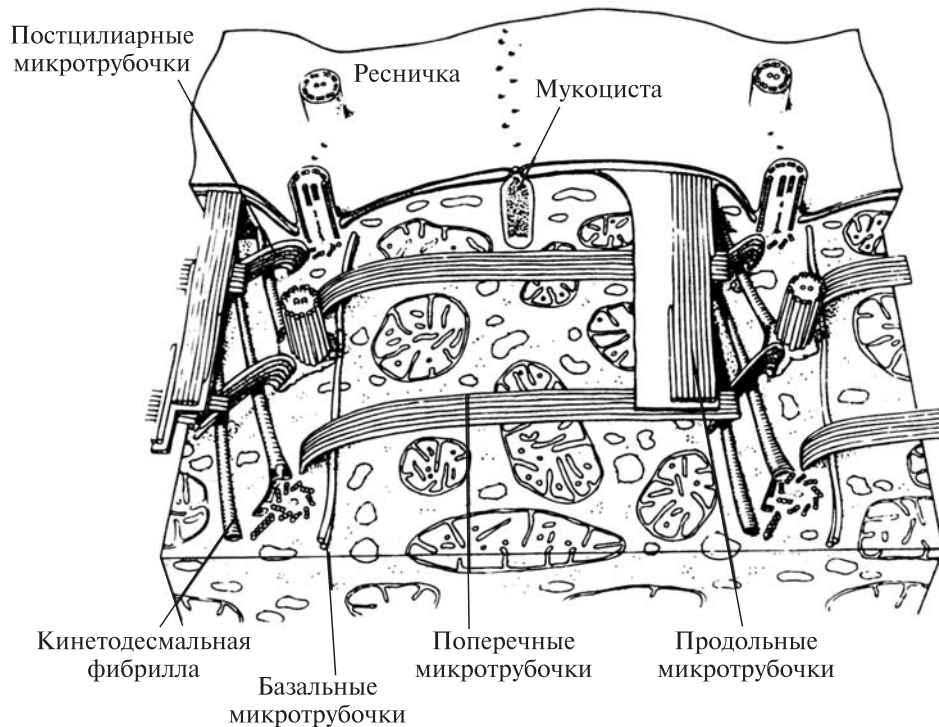


Рис. 6.89. *Tetrachytena* sp. Корешковые структуры на базальных тельцах [по: Alen, 1969].

которые образуют так называемую инфрацилиатуру. В ней могут быть и другие элементы (рис. 6.88, 6.89)²⁹.

Байкал характеризуется богатой фауной инфузорий, из которых большинство имеет широкое распространение. Их можно разделить на 3 основные группы: свободноживущие инфузории, комменсальные (в основном обитатели амфипод) и паразитические (рис. 6.90). Начнем характеристику группы со свободноживущих представителей этой группы.

Исследования инфузорий Байкала связаны с именами Б.А. Сварчевского, Л.Л. Россолимо, Е.М. Хейсина, Н.С. Гаевской, А.В. Янковского, Л.А. Оболкиной, Н.В. Потапской. Фундаментальной сводкой была монография Н.С. Гаевской [Gajewskaja, 1933], после чего этой группой долгое время никто не занимался. Как установила Н.С. Гаевская, около 30 видов инфузорий можно считать типичными

²⁹ В современной систематике группы за основу принята структура инфрацилиатуры. Важными признаками являются ультраструктурные характеристики кортекса, стоматогенез и другие морфологические особенности, жизненный цикл и данные молекулярной биологии. Поскольку ультраструктурные и молекулярные исследования выполнены для небольшого числа видов, ученые допускают изменения в систематике этой группы. В целом у инфузорий отчетливо выделяется 8 таксонов, которые согласно современной систематике объединяют в 3 группы: Postciliodesmatophora, Rhabdophora и Cyrtophora.

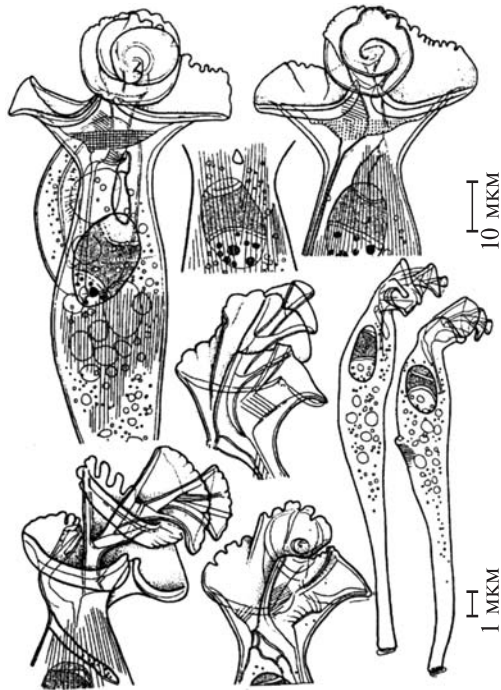


Рис. 6.90. Комменсальная байкальская инфузория *Cavichona multifida* с *Eulimnogammarus cyaneus* [Янковский, 1973].

для открытой пелагиали Байкала (рис. 6.91). Наибольшая их часть питается планктонными водорослями, а сосущие инфузории поселяются на клетках последних (рис. 6.91). Массовое развитие инфузорий происходит как во время вегетации фитопланктона, так и во время отмирания водорослей и развития бактерий. Многим планктонным инфузориям свойственно смешанное (миксотрофное) питание, имеются также специализированные бактериофаги и хищники. Съеденные ими водоросли нередко не перевариваются в клетке, а сохраняют жизнеспособность, продолжая фотосинтезировать. Кроме того, в цитоплазме инфузорий отмечаются и отдельные хлоропласты, явно «уворованные» у водорослей и включенные в жизнедеятельность клетки. В результате, по данным Л.А. Оболкиной [2003], около 10 % автотрофной биомассы планктона Байкала создается инфузориями, а в отдельные периоды года — даже до 30–40 %.

Планктонные инфузории Байкала являются сравнительно крупными организмами (40–350 мкм) [Оболкина, 1995]. Обитают они в основном в верхнем 50-метровом слое воды. Их эндемизм неоднократно оспаривался. Тем не менее Л.А. Оболкина [2003] считает, что не менее 16 видов пелагических инфузорий Байкала являются эндемиками. Особенно большое количество планктонных инфузорий отмечено в составе ледовых (криофильных) сообществ (см. 6.5.3).

Однако самое интересное ждало исследователей инфузорий Байкала на его дне. В песках Байкала обнаружен богатый цилиопсаммон — совокупность инфузорий, населяющих интерстициальные пространства между песчинками [Оболкина, 1995]. В его составе были представители семейства Colepidae самой разнообразной фор-

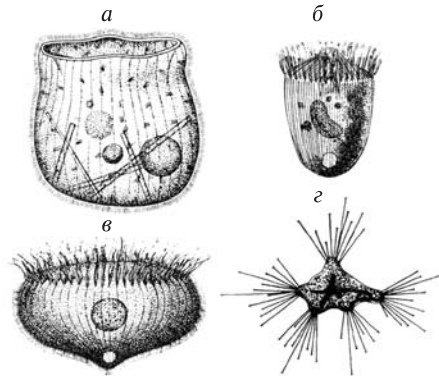


Рис. 6.91. Свободноживущие инфузории [по: Оболкина, 1995].

a — *Spathidiosus bursa*; *б* — *Monodinium balbiani*; *в* — *Cicolotrichium humilis*; *г* — *Trichophia epistylidis*.

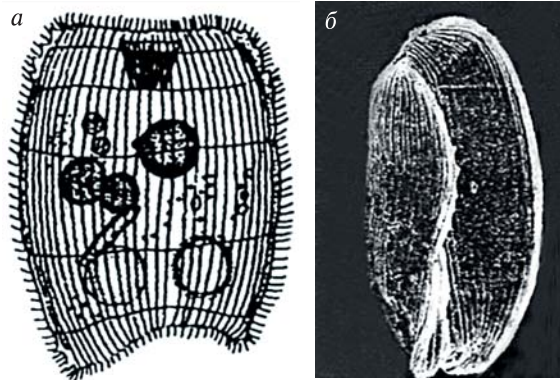


Рис. 6.92. Бентосная инфузория *Alexandria arcuata* [по: Оболкина, 1995].
 а — ресничный аппарат, внутреннее строение; б — фото внешнего вида.

мы. При крупных размерах тела (длиной до 0,2 мм и более) его форма нередко уплощена, как у *Alexandria arcuata* (рис. 6.92). Некоторые представители имеют своеобразный «хвост» — суженный сзади конец тела (виды родов *Tiarinella*, *Macrocoleps*). Хорошо заметен параллелизм в развитии инфузорий цилиопсаммона Байкала и оз. Танганьинка, а также морей. Л.А. Оболкиной описано пока только 4 новых для науки рода из состава байкальского цилиопсаммона, однако в его состав, предположительно, входит не менее 100 видов инфузорий.

Общее разнообразие свободноживущих инфузорий Байкала оценить довольно трудно из-за сложности их определения; однако, по мнению Л.А. Оболкиной [2001], их никак не менее 200 видов.

Большую группу образуют паразитические инфузории. В рыбах Байкала обнаружено 30 видов. Это представители родов *Apiosoma*, *Capriniana*, *Epistilis*, *Ichthyophthirius*, *Paratrachodina*, *Trichodina*, *Trichodinella*, *Tetrachimena*, *Tripartiella*. Инфузория *Ichthyophthirius multifiliis* вызывает заболевание ихтиофтириоз, которое может приводить к гибели рыб как в естественных водоемах, так и при искусственном содержании и подращивании.

Микроспоридии — Microsporea — это класс мелких одноклеточных организмов без жгутиков. Согласно современной систематике, они относятся к типу Opisthokonta, подтипу Fungi — грибы, инфратипу Eumicota, или классические грибы (аскомицеты и базидиомицеты). Микроспоридии имеют самый маленький из всех известных ядерный геном, но плотность генов в нем очень высока. Филогенетический анализ генов некоторых белков показал принадлежность микроспоридий к грибам, поэтому их считают не примитивными эукариотами, а эволюционно продвинутыми и специализированными грибами³⁰.

Микроспоридии — внутриклеточные паразиты, диаметр их спор варьирует от 1 до 20 мкм. Обычно их трофонты лежат в цитоплазме клетки хозяина, но иногда внутри паразитофорной вакуоли. Споры микроспоридий имеют прочную оболочку, одноядерный и двуядерный зародыши (спороплазму) и спирально свернутую стрекательную нить. Всего в мировой фауне известно 1200 видов в составе 144 родов. Хозяевами микроспоридий являются как одноклеточные организмы (Aricomplexa, Ciliophora), так и многоклеточные (микроспоридии, кишечнополостные, плоские черви, нематоды, мшанки, колчатые черви, моллюски, членистоногие и позвоночные). Более всего они поражают членистоногих и костистых рыб. Среди

³⁰ Раньше микроспоридии входили в состав полифилетического таксона Spozozoa.

Таблица 6.6

Состав микроспоридий и их хозяев в оз. Байкал

Вид микроспоридий	Хозяин	Локализация
<i>Nosema kozhovi</i>	<i>Brandtia latissima lata</i> — байкальская амфипода	Эпителий кишечника и другие ткани
<i>Glugea anomala</i>	<i>Cyphocottus megalops</i> — горбатая широколобка	Клетки подкожной и межмышечной соединительной ткани и мезентерия
<i>G. fennica</i>	<i>Lota lota</i> — налим	Подкожная соединительная ткань в основании плавников

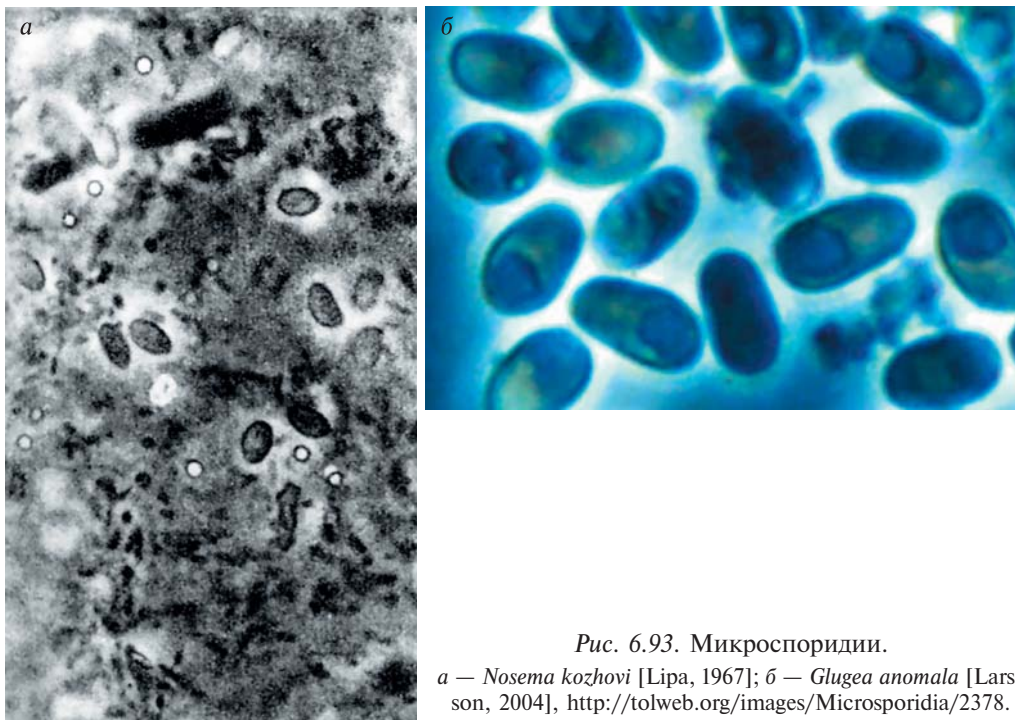


Рис. 6.93. Микроспоридии.

a — *Nosema kozhovi* [Lipa, 1967]; *б* — *Glugea anomala* [Larson, 2004], <http://tolweb.org/images/Microsporidia/2378>.

млекопитающих они отмечены у грызунов, хищников и некоторых приматов, в том числе у человека. Отмечено, что микроспоридии не поражают растения.

Согласно современным данным, в Байкале известно 3 вида микроспоридий [Пронин, 2001] (табл. 6.6, рис. 6.93).

Эта группа в Байкале является малоизученной³¹.

Микспоридии, или слизистые споровики (**Мухозоа**), — представители паразитического типа, характерной чертой которого является многоклеточное

³¹ В семенниках пелагической байкальской амфиподы *Macrohectopus branickii* (Dyb.) обнаружены паразитические простейшие, вероятно, относящиеся к типу Microsporidia. Паразитирование простейших вызывает нарушение спермиогенеза и деформацию сперматид. Это, несомненно, снижает фертильность самцов и может привести к паразитарной кастрации части самцов в популяции [Салемаа и др., 2002].

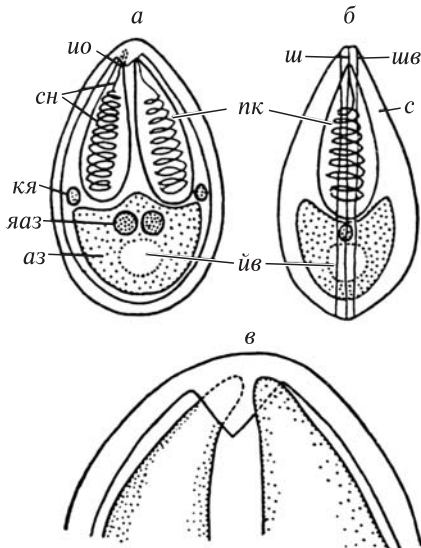


Рис. 6.94. Схема строения споры Мухозоа [Шульман, 1962].

a — в плоскости шва; *б* — в плоскости, перпендикулярной шву; *в* — передний конец споры; *аз* — амёбидный зародыш; *йв* — йодофильная вакуоль; *ио* — интеркапсулярный отросток; *кя* — капсулогенные ядра; *нк* — полярная капсула; *с* — створка; *сн* — полярная нить; *ш* — шов; *шв* — шовный валик; *шк* — ядро амёбидного зародыша.

строение как вегетативных форм, так и спор (рис. 6.94). До середины 1980-х годов их относили к одноклеточным. В результате применения электронного микроскопа установлено, что плазмодии Мухозоа не являются одноклеточными. В их цитоплазме идентифицированы генеративные и вегетативные клетки [Шульман, 1966; Успенская, 1984, 2008; Шульман и др., 1997]. Известно около 1200 видов.

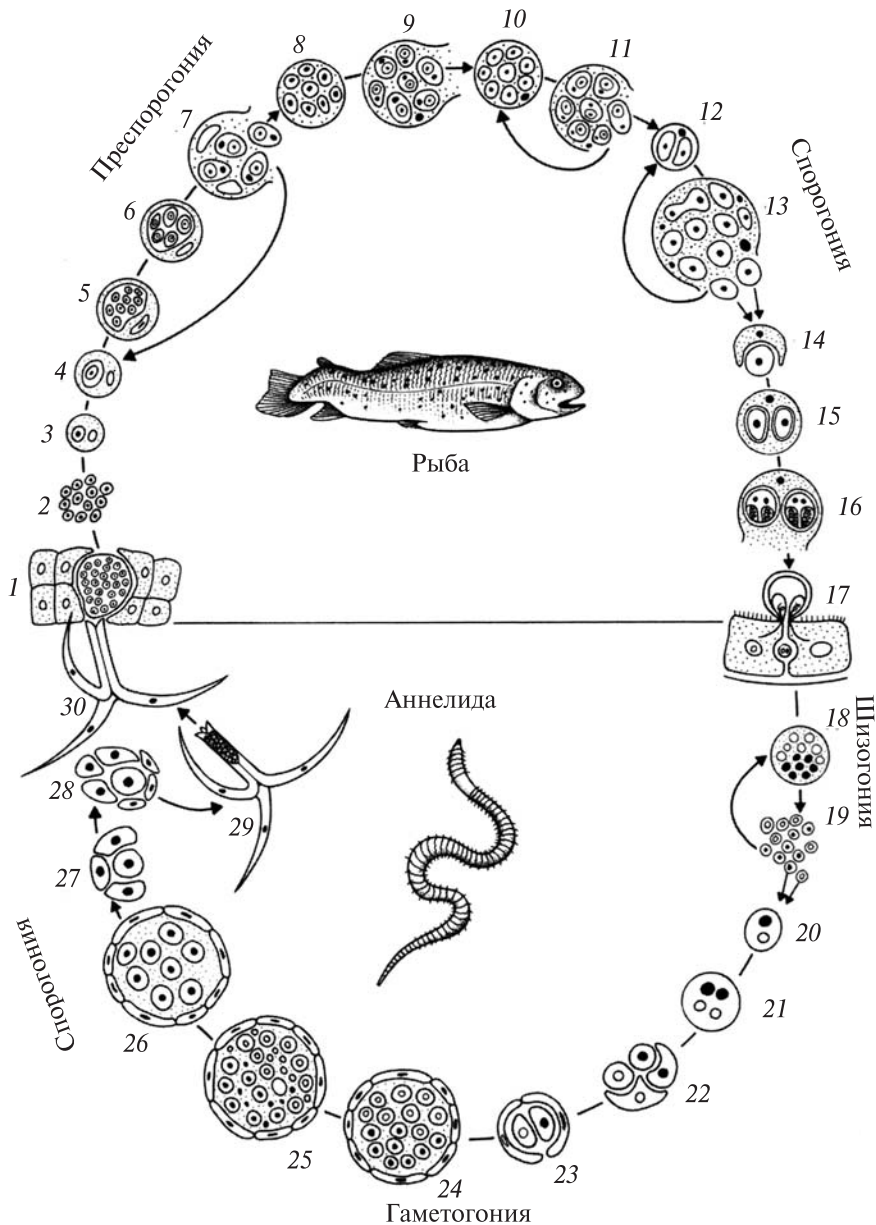
После открытия двуххозяинного и двухфазного циклов у *Mухosoma cerebralis* [Wolf, Markiw, 1984] многим исследователям удалось экспериментально подтвердить существование такого цикла почти у 30 видов миксоспоридий (рис. 6.95). Развитие миксоспоридий характеризуется некоторыми вариациями, но в обобщенном виде его можно представить так. Споры попадают в организм хозяина (с водой, пищей или грунтом). В них содержится по 1 двуядерному или по 2 одноядерных амёбидных зародыша (спороплазмы). После слияния клеток или ядер (автогамии), которое может проходить внутри споры или после выхода из нее, гаплоидный зародыш развивается в многоядерный диплоидный или полиплоидный плазмодий. Эти стадии размножаются почкованием и путем плазмо-

томии и чаще всего обнаруживаются в желчном, мочевом пузыре, мышцах, хрящевой ткани рыб и беспозвоночных.

Фауна миксоспоридий Байкала представлена 45 видами. Все они относятся к классу Мухоспореа, отряду *Bivalvalida* и 3 подотрядам — *Bipolarina* (с семейст-

Рис. 6.95. Обобщенная схема жизненного цикла миксоспоридий [по: Хаусман и др., 2010]. 1–16 — развитие микроспоридий в рыбе; 17–30 — развитие актиноспоридий в аннелиде. 1 — прикрепление актиноспоры к эпидермису рыбы и внедрение спороплазмы в хозяина; 2 — деление спороплазмы путем эндогении; 3–13 — преспорогония: бесполое размножение клетки; 14–16 — споруляция с формированием многоклеточных спор в плазмодиях; 17 — полностью сформированные микроспоры выходят из рыбы, и их заглатывают аннелиды; 18–20 — шизогония в кишечном эпителии кольчатого червя. Сформировавшиеся клетки двуядерны; каждая несет одно α - и одно β -ядро; позже, в конце гамогонии, эти ядра попадут в комплементарные гаметы; 21–26 — гамогония, внутренние клетки в панспорочитах претерпевают три митотических и одно мейотическое деление; 24–25 — получившиеся гаметы сливаются, и внутри панспорочисты образуется 8 зигот; 27–29 — спорогония. Формируются многоклеточные споры, которые состоят из 3 клеток-створок, 3 полярных капсул и спороплазмы. Набухшие споры (29) выделяются с фекалиями червя, оказываются взвешенными в воде и заражают рыбу (30); жизненный цикл, таким образом, замыкается.

вом Мухидиidae, представленном родами *Muxidium* и *Zschokella*), Eusporina (с 3 семействами: Ceratomyxidae с родом *Leptothecha*, Sphaerosporidae с родами *Sphaerospora*, *Chloromyxum*, *Caudomyxum* и Мухобилатidae с родом *Muxobilatus*), Platysporina (с 2 семействами: Мухоболidae, которое представлено родами *Hoferellus*, *Muxobolus*, *Henneguya*, *Thelohanellus*, и сем. Мухосоматidae с родом *Muxosoma*) (рис. 6.96).



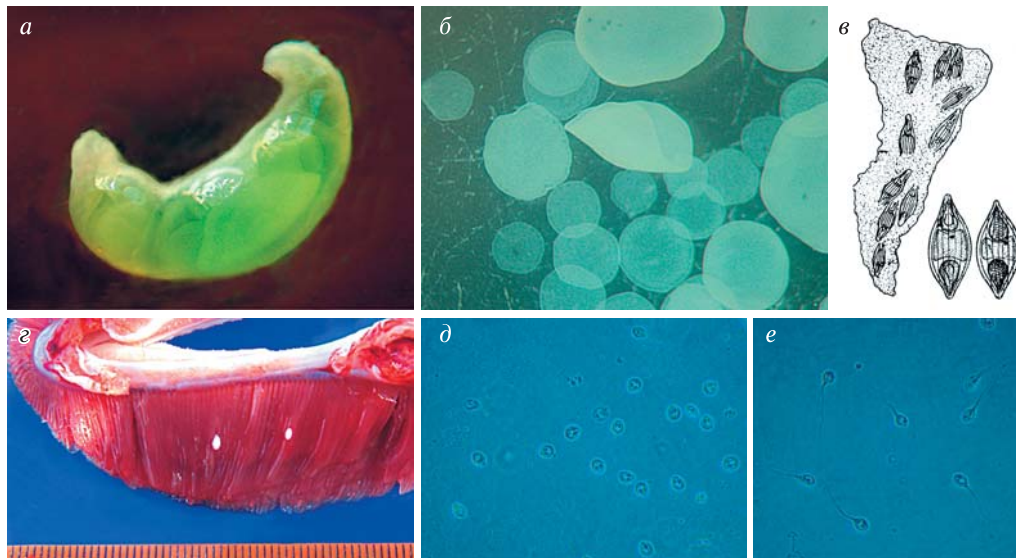


Рис. 6.96. Микоспоридии рыб оз. Байкал.

a — *Muxidium perniciosum*: желчный пузырь каменной широколобки с плазмодиями; *b* — плазмодии, выделенные из желчного пузыря; *c* — споры *Muxidium perniciosum*; *d* — *Henneguya lobosa* (плазмодии на жабрах щуки); *e* — *Muxobolus muelleri* (споры); *e* — *Henneguya zchokkei* (споры).

Эндемичных видов 10. *Muxidium omuli* — специфичный паразит байкальского омуля, другие 7 видов — специфичные паразиты рогатковидных рыб:

Видовой состав эндемичных микоспоридий и их хозяев рыб оз. Байкал

Вид паразитов	Хозяева
<i>Muxidium perniciosum</i>	Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae
<i>M. omuli</i>	Омуль
<i>Muxobilatus paragasterostei</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>M. baicalensis</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>Muxobolus spatulatus</i>	Cottidae
<i>M. talievi</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>M. korjakovi</i>	Comephoridae
<i>Henneguya bayerii</i>	Comephoridae
<i>Leptotheca subsphaerica</i> *	Омуль, хариус
<i>Sphaerospora rota</i> *	Ленок, шиповка, елец

Микоспоридии — паразиты морских и пресноводных рыб³². Многие из них являются возбудителями заболеваний рыб, особенно в условиях искусственного содержания и разведения (прудовые хозяйства, бассейны, аквариумы).

³² Сначала микоспоридий нашли в рыбах, позднее — в амфибиях и рептилиях [Успенская, 2008]. В этой же работе со ссылкой на ряд публикаций Успенская сообщает о находках, похожих на микоспоридий организмов в головном мозге у крота — *Talpa europea* [Friedrich et al., 2000], в желчном пузыре уток [Lowenstine et al., 2002]. Важно отметить, что появляются сведения о том, что микоспоридиозы переходят в разряд оппортунистических заболеваний человека [Lebbad, Willcox, 1998; Moncada et al., 2001; Hessen, Zamzame, 2004].

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Сколько видов одноклеточных животных живут в Байкале?
2. Какие группы одноклеточных доминируют в Байкале?
3. В каких группах больше всего эндемичных таксонов?
4. Дайте характеристику кинетопластидам, дипломонадовым, грегариам, кокцидиям, инфузориям, микроспоридиям и миксоспоридиям.
5. Какие одноклеточные организмы могут вызывать болезни гидробионтов?

6.3.2. ГУБКИ (SPONGIA, PORIFERA)

Губки — одни из наиболее древних организмов нашей планеты. Возраст самых древних спикул губок датируется ~600 млн лет.

Губки — сидячие примитивные многоклеточные животные, имеющие, тем не менее, выраженную (хотя и неустойчивую) дифференциацию клеток на ткани. В мире известно около 5000 видов губок [Буруковский, 2010], большинство из которых — морские животные. В настоящее время места обитания губок весьма разнообразны — от морских мелководных водоемов до глубочайших океанских впадин, а также пресноводные водоемы на всех континентах, кроме Антарктиды.

Губки в оз. Байкал поселяются на твердых субстратах (валунах, скалах; в глубоководной зоне в случае отсутствия скальных грунтов — на железомарганцевых конкрециях и затопленных предметах), где, как правило, формируют колонии разного размера. Отдельных особей в байкальских колониях различить невозможно, и можно лишь формально подсчитать их количество по числу оскулумов — хорошо заметных выводных отверстий. Для губок характерно наличие скелета из особых иголок — спикул (рис. 6.97), которые образуют в теле губки спаянные пучки. Все байкальские представители относятся к классу кремне-роговых губок (*Demospongia*), и соответственно их спикулы образованы диоксидом кремния (SiO_2). Благодаря тому, что скелет губок состоит из химически стойкого соединения, их спикулы являются одними из немного-

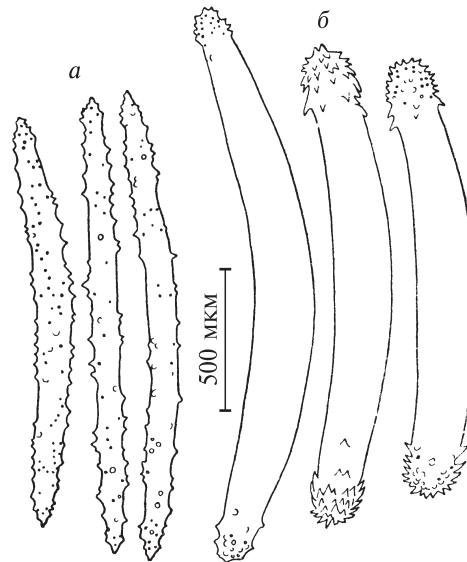


Рис. 6.97. Спикулы (скелетные иглы) различных видов губок (рис. П.Д. Резвого по монографии М.М. Кожова [1962]).
а — *Lubomirskia baicalensis*; б — *Baikalospongia bacillifera*.



Рис. 6.98. Байкальская губка *Lubomirskia baicalensis*, ветвистая форма (фото С.И. Дидоренко).

численных зоологических остатков, прекрасно сохраняющихся в донных отложениях озера. Исследование ископаемых спикул на Байкале — важная часть палеолимнологических реконструкций.

Первый вид байкальских губок описал в 1771 г. знаменитый немецкий исследователь П.С. Паллас. Это наиболее известный байкальский вид *Lubomirskia baicalensis*, имеющий не только корковидные, но и

ветвистые колонии (рис. 6.98), которые в полосе глубин 9–25 м могут достигать высоты 1,5 м и более. Тенденция к образованию ветвистых колоний, причем нечеткая, известна, помимо названного вида, лишь у одного байкальского представителя — *Baikalospongia fungiformis*.

Все прочие виды представлены лишь «корковидными» формами; точнее, имеют вид разнообразных наростов на поверхностях камней и других твердых предметов.

После классической работы П.Д. Резвого [1936] новая ревизия системы байкальских губок проведена С.М. Ефремовой [2001]. По ее мнению, современная байкальская фауна представлена 18 видами и 1 подвидом губок. На самом деле 2 вида встречены только в лагунных озерах, отделенных от Байкала пляжными косами, и потому число обитающих в Байкале видов, по сути, равно 16 (с одним подвидом).

Распределение видов по родам выглядит следующим образом: 4 вида принадлежат роду *Lubomirskia*; 5 видов и 1 подвид — роду *Baikalospongia*; 2 вида — роду *Swartschewskia*, столько же — недавно описанному роду *Rezinkovia*. Все они (14 таксонов в общей сложности) относятся к эндемичному для Байкала семейству *Lubomirskiidae*. Кроме того, в современном Байкале, в его прибрежно-соровой зоне, обнаружены представители широко распространенного пресноводного семейства *Spongillidae*: *Trochospongilla* sp., *Ephydatia mülleri*, *E. fluviatilis* [Ефремова, 2001]. В то же время в палеонтологической летописи Байкала отмечены этапы, когда вследствие изменения гидрологического режима и, возможно, глубин озера начинали преобладать *Spongillidae*, в настоящее время избегающие открытого Байкала. Как выяснилось в последнее время, точно не определенный вид *Trochospongilla* sp. достаточно обычен в открытом Байкале [Семитуркина и др., 2009].

По способу питания губки — фильтраторы. За 17–24 с они пропускают через себя объем воды, равный объему тела. Содержащиеся внутри губки клетки со жгутиками и «липкими» цитоплазматическими воротничками — хоаноциты — улавливают мелкие пищевые объекты (бактерии, водоросли) (рис. 6.99).

Как же происходит фильтрация воды через тело губки? Стенка их тела пронизана многочисленными каналами водоносной системы. Вода в эту систему поступает через внутриклеточные поры во внешнем покрове. Далее она попадает в жгутиковые камеры — расширения, выстланные хоаноцитами. Последние движениями своих жгутиков создают направленный ток воды (рис. 6.99), а их воротнички улавливают содержащиеся в воде водоросли и бактерии. Вода выводится через специальные широкие отверстия — оскулюмы, или устья. Пищеварение происходит внутриклеточно. При этом, как показало мечение радиоактивными изотопами [Буруковский, 2010], через 24 ч меченый отфильтрованный материал обнаруживается во внутренних клетках тела губки — археоцитах, а затем — в эндопинакоцитах, т.е. хоаноциты сами пищу не переваривают, они ее только улавливают и передают другим клеткам.

Причудливые «аллеи» из ветвистых губок *Lubomirskia baicalensis* являются одним из характерных подводных ландшафтов озера в литоральной и сублиторальной зонах (о зональности дна см. 6.7). Были проведены специальные исследования по установлению темпов роста колоний этого вида [Гомбрайх, 1988]. Оказалось, что растут они в высоту очень медленно: от 0,2 до 3,5 см в год. Разные ветви губки дают за год различный прирост. При этом в толщину ветви могут практически не увеличиваться (надетое на ветвь кольцо свободно снималось с нее через год). Таким образом, формирование величественных ветвистых

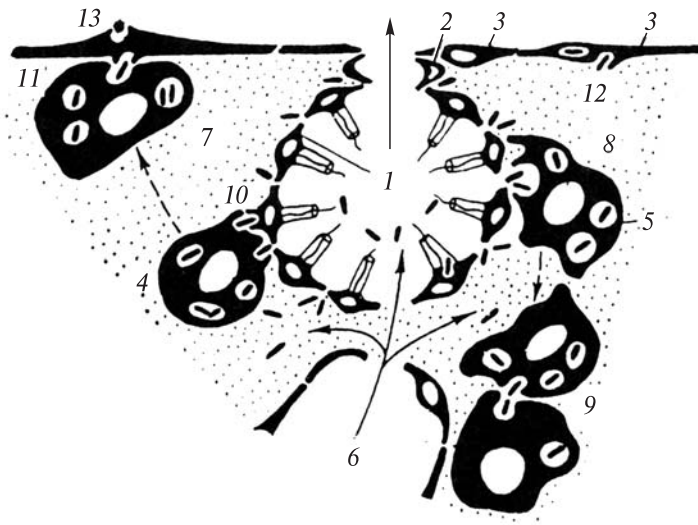


Рис. 6.99. Схема поглощения пищевых частиц у пресноводной губки *Ephydatia* (по В.В. Малахову).

1 — хоаноциты; 2 — пороциты; 3 — эндопинакоциты; 4 — археоциты; 5 — полость выводного канала; 6 — полость вводного канала; 7 — толща мезохила; 8 — археоцит, заглатывающий бактерий в промежутках между хоаноцитами; 9 — передача пищи от одного археоцита другому; 10 — передача пищевых частиц от хоаноцита к археоциту; 11 — передача пищевых частиц пинакоцитом из толщи мезохила; 13 — выведение непереваренных остатков. Сплошные стрелки показывают токи воды, пунктирные — перемещение клеток (по Р.Н. Буруковскому).

колоний занимает длительное время, и потому губки не должны становиться предметом массовой добычи на сувениры. Актуален вопрос об их охране.

Другой массовый в озере вид — *Baikalospongia bacillifera* (рис. 6.100, а) — образует на камнях массивные корковые наросты темно-зеленого цвета. Уникальные формы губок рода *Baikalospongia* отмечены в истоке р. Ангара. Это корковидные образования разного размера, вообще не прикрепленные к субстрату.

Крайне редко встречаются представители рода *Rezinkovia* (рис. 6.100, б). Внешне они похожи на кораллы, образуют своеобразные наросты голубовато-белого цвета. Эти губки избегают прямых солнечных лучей и потому обитают в своеобразных труднодоступных биотопах: в скальных нишах, пещерах, на поверхностях с отрицательным уклоном.

Губки вида *Swartschewskaia papyracea* (рис. 6.100, в) — организмы округлой формы и желтовато-белого цвета, встречаются на сравнительно больших глубинах — до 80 м, по данным С.М. Ефремовой [2001]; однако в траловых сборах вблизи Ушканьих островов они имелись и с больших глубин, где обитают на железомарганцевых конкрециях. Единственное оскулярное отверстие свидетельствует о том, что это одиночные, неколониальные, животные.

Обильно обрастая поверхность камней, губки являются средообразующим видом (эдификатором). В соседстве с губкой могут обитать далеко не все животные. Однако имеется набор организмов, предпочитающих жить именно на губке или по соседству с ней. Таким образом, губка формирует консорцию — сообщество с очень тесными и устойчивыми биоценотическими связями (рис. 6.101).

Часть видов из состава консорции являются облигатными (обязательными) симбионтами губок. Прежде всего, это водоросли, развивающиеся внутри коло-

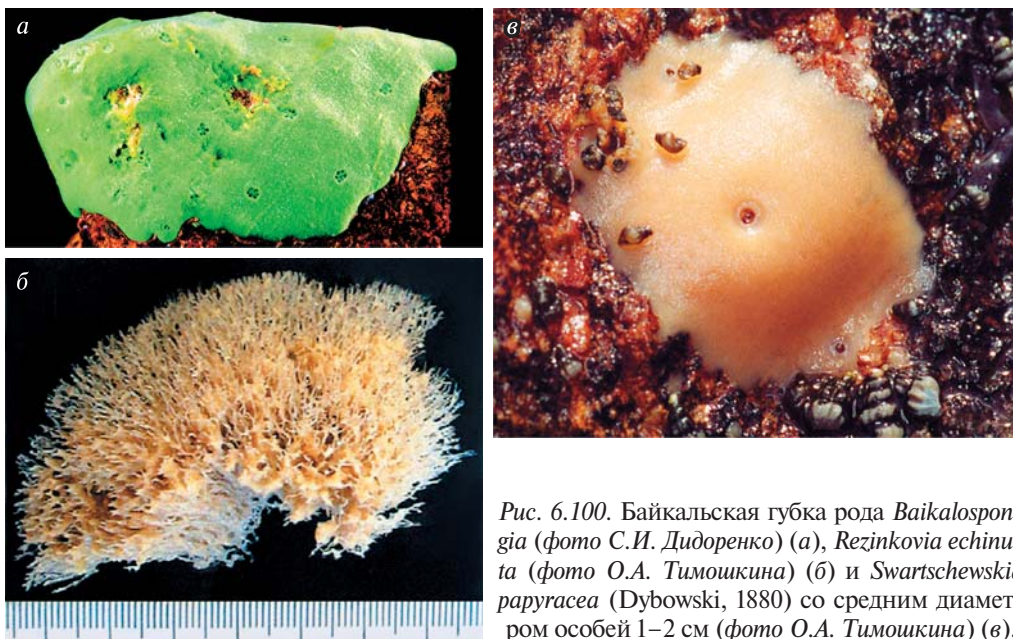


Рис. 6.100. Байкальская губка рода *Baikalospongia* (фото С.И. Дидоренко) (а), *Rezinkovia echinata* (фото О.А. Тимошкина) (б) и *Swartschewskaia papyracea* (Dybowski, 1880) со средним диаметром особей 1–2 см (фото О.А. Тимошкина) (в).

нии. Традиционно считается, что это зоохлорелла (*Zoochlorella conductris*). Однако последние исследования показывают, что число видов-эндосимбионтов, обитающих в теле губки, значительно больше. В частности, в них обнаружены другие виды водорослей, бактерии, дрожжи, динофлагелляты [Анненкова, 2010; Глызина и др., 2010]. Колонии, обитающие на больших глубинах, лишены симбиотических водорослей и потому имеют белую, желтоватую или сероватую окраску.

Из других организмов облигатным симбионтом губок является амфипод брандия паразитическая — *Brandtia (Dorogostajskia) parasitica*. Эти ярко раскрашенные вооруженные рачки (рис. 6.102) цепко прикрепляются к поверхности губки и не встречаются вне ее. В экспериментальных условиях их ближайший путь оказывался лишь до фрагментов губки, которые они затем уже не покидали, несмотря на вариацию условий опыта [Тимофеев, 2000]. Свое название эти животные получили незаслуженно: анализ пищевого спектра рачков показал, что они лишь собирают пищевые объекты, скапливающиеся на поверхности колонии, — водоросли, мелкие животные и др. [Механикова, 2001].

В то же время другой вид амфипод — *Eulimnogammarus violaceus* — действительно ведет полупаразитический образ жизни. Обладая мощными

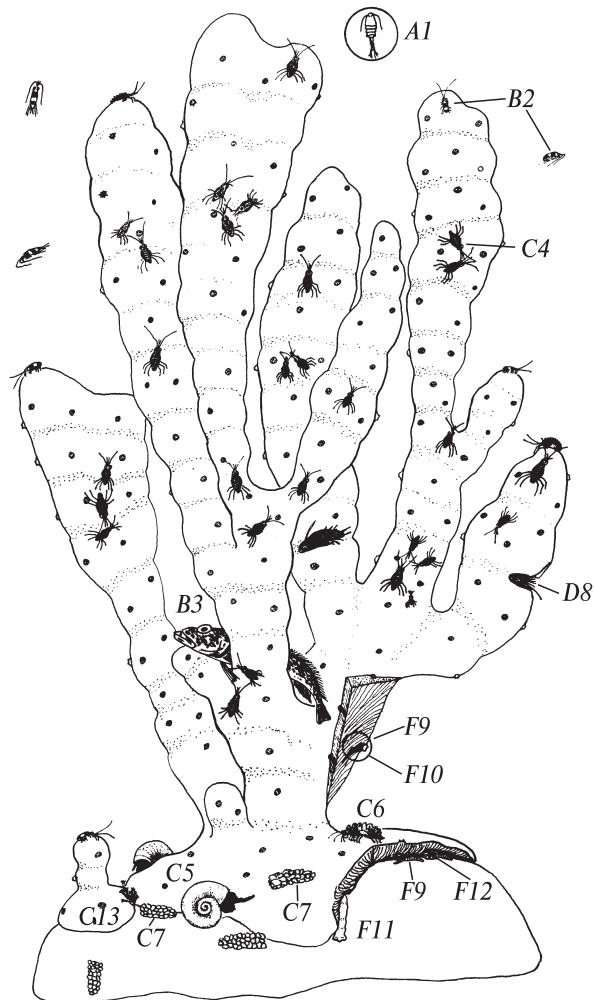


Рис. 6.101. Состав консорции губки *Lubomirskia baicalensis* [Kamaltynov et al., 1993].

A — планктон: 1 — циклоп *Cyclops kolensis*. B — нектобентос: 2 — амфипода *Poekilogammarus erinaceus*, 3 — коттоидная рыба *Procottus jeittelesi*. C — эпифауна: 4 — амфипода *Brandtia parasitica*, 5 — моллюск *Megalovalvata demersa*, 6 — амфипода *Brandtia latissima*, 7 — личинки ручейников. D — эпиинфауна: 8 — амфипода *Eulimnogammarus violaceus*. E — инфауна: 9 — олигохета *Nais* sp., 10 — циклоп *Acanthocyclops spongicola*. F — под основанием губки: 11 — турбеллярии, 12 — олигохета *Lamprodrylus nigrescens*. G — вокруг основания губки: 13 — полихета *Manayunkia baicalensis* (?).



Рис. 6.102. Облигатный симбионт колоний губок *Lubomirskia baicalensis* — бокоплав *Brandtia parasitica* (фото С.И. Дидоренко).

ротовыми конечностями, эти рачки выгрызают фрагменты на поверхности губки и формируют в ней дупла, в которых и живут (см. рис. 6.101, объект D8).

Специфика консорции губки связана, по-видимому, с тем, что губки содержат свойственный только им набор жирных кислот, которые могут использоваться их симбионтами. Возможно, губки выделяют во внешнюю среду вещества, отпугивающие от них определенную часть животных, а также химически влияющие на извлечение определенных веществ из занимаемого ими субстрата.

Вопрос о происхождении байкальских губок долгое время был дискуссионным. На первых этапах речь шла о поисках их возможных «морских корней»; в дальнейшем — лишь о том, какое пресноводное семейство стало исходным для другого: *Lubomirskiidae* для *Spongillidae* или наоборот. На основе совокупности эмбриологических, цитологических и генетических данных в настоящее время специалисты пришли к мнению, что спонгиллиды являются предками любомирскиид. Губки байкальского семейства *Lubomirskiidae* вообще не образуют геммул (покоящихся почек), обычных для семейства *Spongillidae*. Способность к образованию геммул была утрачена в ходе эволюции губок в Байкале. Следует отметить, что у встреченных в озере спонгиллид геммулы либо также отсутствуют (*Trochospongilla*), либо ярко выражена тенденция к их редукции (виды рода *Ephydatia*).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. В каких биотопах обитают байкальские губки?
2. Какое значение имеют губки для исследования истории озера?
3. Какие организмы обитают совместно с губками?

6.3.3. КНИДАРИИ, СТРЕКАЮЩИЕ (CNIDARIA)

В мировой фауне описано около 8500 видов книдарий. В основном это морские организмы (все Anthozoa — коралловые полипы, Cubozoa — кубомедузы и Scyphozoa — сцифоидные медузы). Это также относится и к большинству Hydrozoa. Последние объединяют около 2600 морских и пресноводных видов.

Гидры — одни из самых известных представителей пресноводной фауны беспозвоночных (рис. 6.103, а, б). В мировой фауне известно 27 видов пресноводных

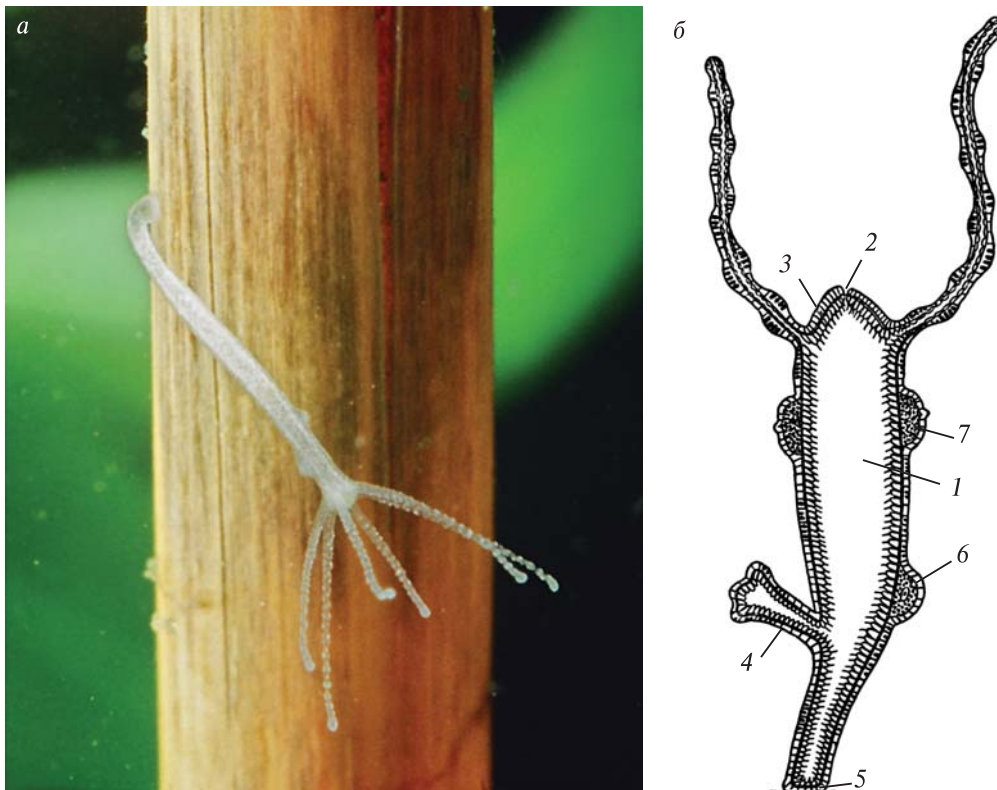


Рис. 6.103. *Hydra* (по В.А. Догелю).

а — внешний вид (фото С.И. Дидоренко); б — строение гидры (продольный разрез): 1 — гастральная полость, 2 — ротовое отверстие, 3 — ротовой конус, 4 — почка, 5 — подошва, 6 — яйцеклетка, 7 — мужские гонады.

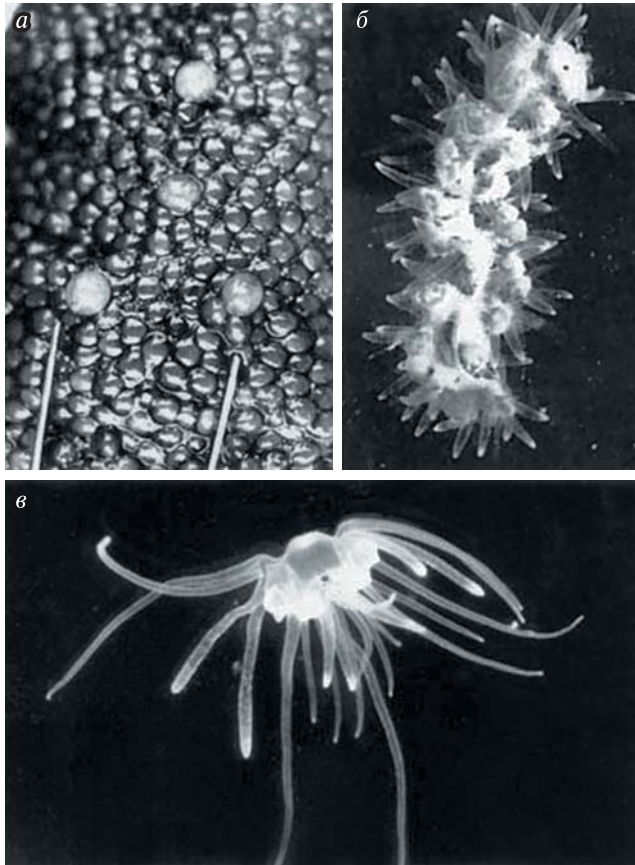


Рис. 6.104. Четыре зараженные икринки *Polypodium hydri-forme* среди нормальной зрелой икры стерляди, ув. 3 (а); столон после выхода из ооцита в воду, ув. 6 (б). Свободноживущий полиподий с 24 щупальцами. Ув. 15 (в) [Райкова и др., 2000].

гидр, относящихся к семейству Hydridae. В России их 6 видов. Считается, что видовой состав гидр России и сопредельных стран изучен не в полной мере. Долгое время всех гидр относили к одному роду *Hydra*. Б.А. Анохин обосновал наличие 3 самостоятельных родов: *Hydra*, *Pelmatohydra* и *Chlorohydra*.

Все они представляют собой самостоятельную aberrантную группу, преобразованную долгой, преимущественно регрессивной, эволюцией. В результате последней были утрачены многие характерные для морских гидроидов черты. Считается, что это связано с приспособлением к обитанию в пресных водах: произошла редукция полового процесса, гонады стали формироваться прямо на стенке полипа; исчезли внешние скелетные образования, что обеспечило значительную подвижность этих животных и тем самым дало

им возможность распространяться в водоеме. Единственное хитиноидное образование сохранилось у эмбриона гидры. Появление аборальной поры на базальном диске позволило гидрам быстро прикрепляться к субстрату и открепляться от него.

Гидры — очень подвижные животные, что связано с отсутствием у них скелетных структур, значительным развитием эпителиально-мышечных тканей и наличием нервной системы со скоплением нервных клеток в области подошвы и гипостома (конусовидный выступ, в центре которого находится ротовое отверстие).

В Байкале гидры представлены 3 видами, 2 из которых относятся к роду *Pelmatohydra*: широко распространенная *P. oligactis*, эндемичная для Байкала *P. baicalensis* и *Hydra circumcincta* [Степаньянц, Анохин, 2001; Анохин,

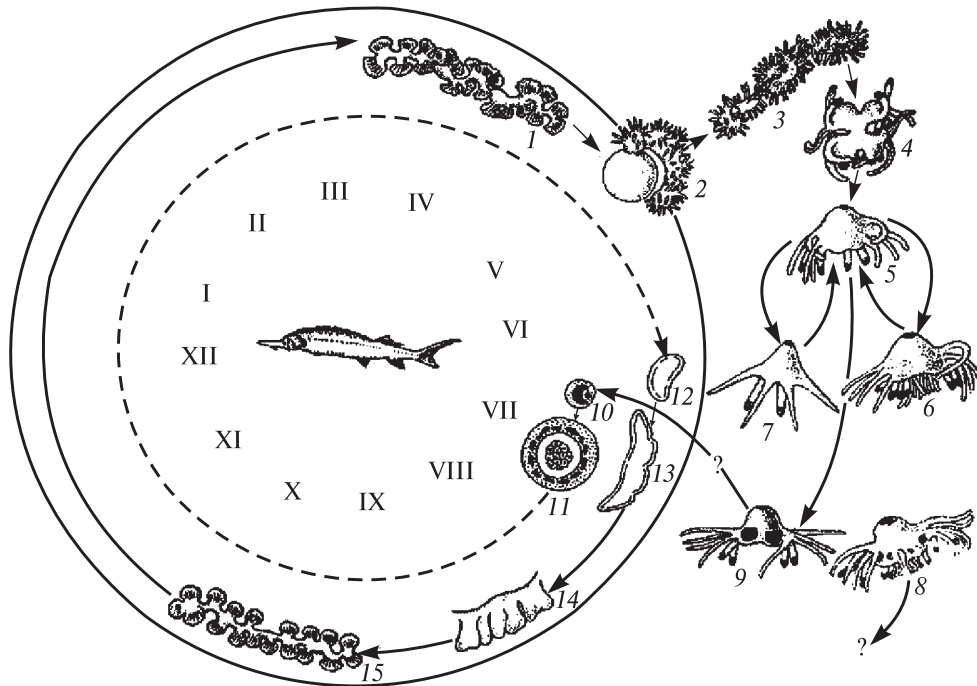


Рис. 6.105. Жизненный цикл *Polydium hydriforme*.

Паразитические стадии — внутри круга, свободноживущие — снаружи. Римскими цифрами обозначены месяцы года, арабскими — стадии развития: 1 — зрелый столон с внутренними щупальцами в яйце перед икротетанием, 2 — выход из яйца stolона с наружными щупальцами во время икротетания, 3 — свободный столон в воде, 4 — фрагмент stolона, 5 — особь с 12 щупальцами, 6 — особь с 24 щупальцами, 7 — особь с 6 щупальцами, 8 — полипоид с 24 щупальцами и 4 «женскими» гонадами, роль которых неизвестна, 9 — особь с 4 «мужскими» гонадами (способ заражения ооцита неизвестен), 10 — двуждерная паразитическая клетка в молодом ооците, 11 — морула, окруженная трофамнионом, 12 — планула (трофамнион здесь и далее не показан), 13 — почкующаяся планула, 14 — столон без щупалец, 15 — столон с внутренними щупальцами.

2004]³³. Это бентосные виды, питающиеся в основном мелкими ракообразными. Встречаются в литорали и сублиторали Байкала, но редко; мы имели возможность наблюдать относительно высокую плотность гидр в истоке р. Ангара.

Из класса Hydrozoa в Байкале у осетра отмечен специфичный паразит *Polydium hydriforme*³⁴. Его жизненный цикл включает как паразитические, так и свободноживущие фазы развития (рис. 6.104, 6.105). До сих пор не

³³ Б.А. Анохин [2004] в деталях изучил кариотипы байкальских гидр, у которых $2n = 30$. *Pelmatohydra oligactis* (26–28 M + 2–4 SM; FN = 60); *P. baicalensis* $2n = 30$ (30 M/SM; FN = 60); *Hydra circumcincta* (26 M/SM + 4 A; FN = 56).

³⁴ В 1871 г. академик Ф.В. Овсянников обнаружил необычного паразита внутри икринок стерляди. После вылупления в воде он приобретает вид гидроидного полипа. Открытие внутриклеточного паразита (не одноклеточного, а многоклеточного) стало настоящей сенсацией. В 1885 г. профессор М.М. Усов дал описание этого необычного животного, подтвердил его систематическую принадлежность к кишечнополостным и назвал по сходству с гидрой и по манере передвижения *Polydium hydriforme*.

решен вопрос с систематическим положением полиподиумов из осетровых рыб Каспия, Амура, Арала и сибирских рек, а также Северной Америки.

Вне Байкала фауна кишечнорастных практически не изучена. В конце жаркого лета 2007 г. в одном из искусственных водоемов под пос. Смоленщина в Иркутском районе обнаружены пресноводные медузы *Craspedacusta sowerbyi* (Limnomedusae, сем. Olindiidae), явно успевшие достигнуть медузоидной стадии благодаря высокой сумме температур (больше 25 °С). Вид, несомненно, завезенный в наш регион; даже в самых теплых участках Байкала он не отмечен (данные И.В. Арова).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. К какой группе животных относятся гидры Байкала?
2. Сколько видов гидр живет в Байкале?
3. Какими организмами питаются гидры?
4. Что Вы знаете о паразите осетровых рыб — гидроидном полипе *Polypodium hydriforme*?

6.3.4. СВОБОДНОЖИВУЩИЕ РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ — ТУРБЕЛЛЯРИИ (PLATHELMINTHES, TURBELLARIA)

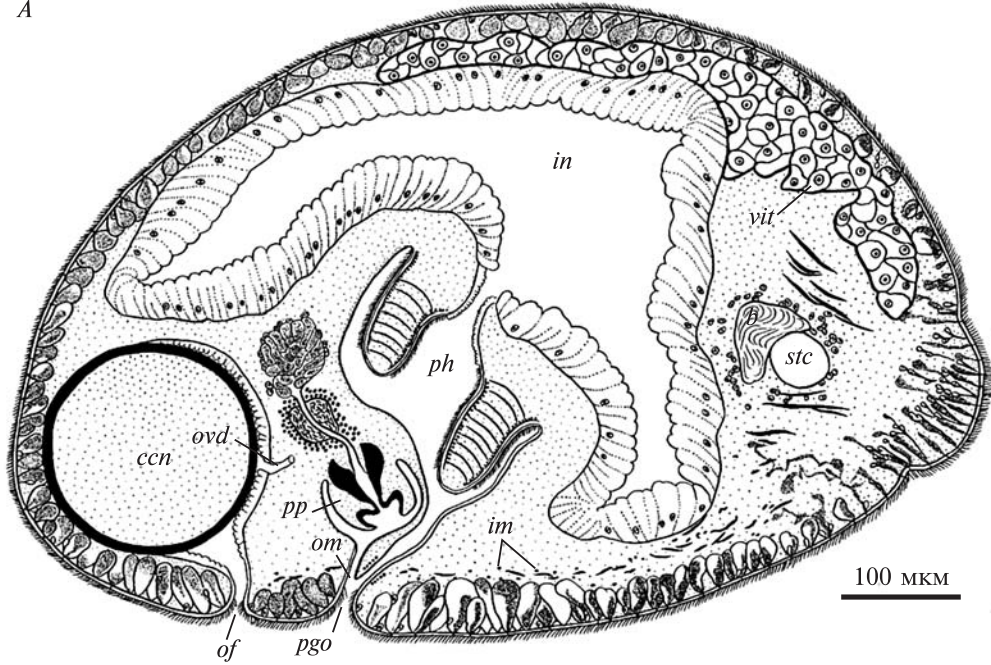
Эндемичные букеты видов Turbellaria — явление, весьма необычное для пресноводных экосистем. Большинство озер Земли (включая некоторые из древних) заселены широко распространенными видами турбеллярий. Байкал является «рекордсменом» среди озер по разнообразию обитателей [Тимошкин, 1994; Тимошкин, 2001; Timoshkin, 1997]. В списке фауны по числу видов и подвидов турбеллярии, «опережая» такие многочисленные группы, как моллюски, коловратки, остракоды и др., занимают 4-е место после инфузорий (более 400), амфипод (350), олигохет (204–208); на их долю приходится 7,3 % от общего числа видов фауны Байкала. Разнообразие байкальских турбеллярий поразительно. В озере живут представители 9 отрядов и подотрядов, 12 семейств и подсемейств, 42 родов; 193 видов и подвидов. Из них 72,5 % родов и 99,5 % видов — эндемичны [Порфирьева, 1977; Порфирьева, Тимошкин, 1989; Тимошкин, Наумова, Новикова, 2001; Тимошкин, 2005]. В Байкале представлены все пресноводные отряды Turbellaria. Продолжаются находки байкальских турбеллярий, строение которых настолько необычно, что ученым приходится устанавливать для них новые виды и рода. Недавно была открыта и охарактеризована фауна эндемичных просериат, представленная в озере 5 новыми видами и 2 родами [Тимошкин, Лухнев, Зайцева, 2010; Лухнев, Тимошкин, Зайцева, 2011]. Еще более удивительная зоогеографическая находка была сделана в Байкале в 2007 г.: был найден первый пресноводный представитель типично морской фауны турбеллярий-калипторинхий с расщепленным хоботком (подотряд Schizorhynchoidea)

[Тимошкин, 2009, 2011]. Форма тела турбеллярий весьма различна: она может быть каплевидной, овальной, лепестковидной, нитевидной. Тело многих турбеллярий дорсовентрально уплощено и у подавляющего большинства червей покрыто равномерным ресничным эпителием. Длина тела половозрелых червей также существенно различается: от долей миллиметра (далиеллоиды, тифлопаноиды) до 1–1,5 м (наземные планарии). Мелкие представители плоских червей могут свободно плавать (как правило, в зарослях растительности), крупные обитают на дне. Морские поликлады имеют планктонную мюллеровскую личинку. Как правило, черви — гермафродиты (редко — раздельнополые), размножаются половым путем, откладывают коконы. Многие представители Macrostomida (Microstomidae) и Catenulida в течение большей части жизненного цикла размножаются бесполом (вегетативным) путем, образуя целые цепочки, состоящие из молодых червей, прикрепленных к материнской особи. При этом у одной «мегаособи» может быть несколько ртов (подчас — более 10), несколько головных нервных ганглиев, несколько пар ресничных ямок. Половые органы у этих червей появляются на короткое время, незадолго до наступления неблагоприятных условий внешней среды, перед откладкой коконов (рис. 6.106).

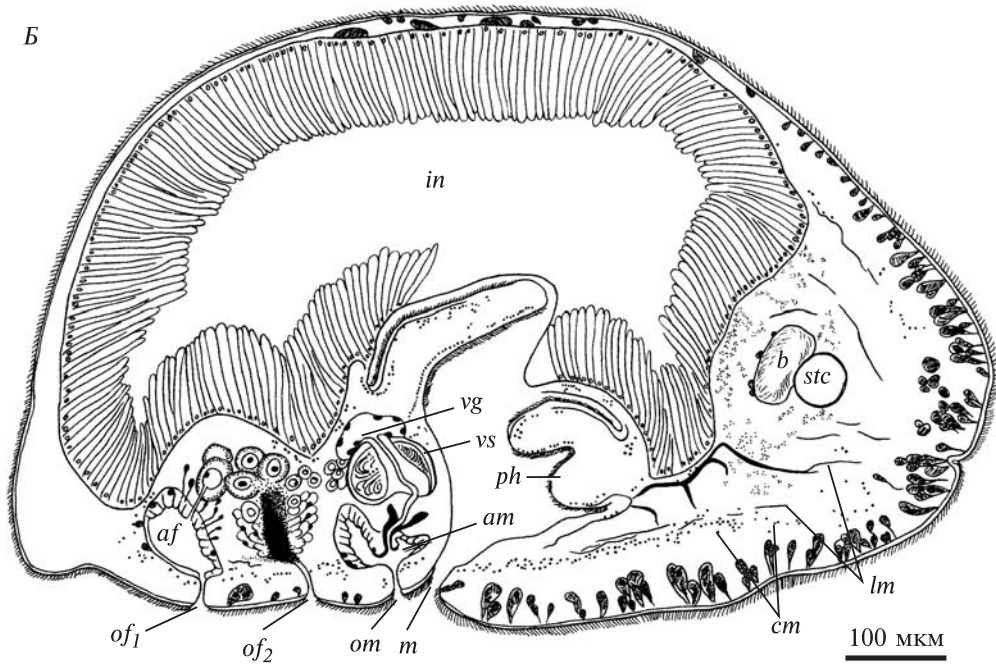
Байкальские турбеллярии могут быть занесены и в «морфологическую книгу рекордов»: среди них много карликовых видов, длина половозрелых особей которых не превышает 0,4–0,7 мм; здесь также обитают самые крупные пресноводные представители калипторинхий [*Diplosiphon baikalensis* (Rubzov, 1929) — длиной 7 мм в сокращенном состоянии], трикладид [*Baikaloplana valida* (Korotneff, 1912) — 200 мм в сокращенном и более 400 мм — в ползущем состоянии (рис. 6.107)], пролецитофор (*Baikalarctia gulo* Fridman, 1927 — более 40 мм в сокращенном состоянии), просериат. Весьма разнообразна окраска спинной стороны червей (особенно — мелководных планарий-трикладид, предназначение которой совершенно не понятно, если учесть, что днем они сидят неподвижно на нижней стороне камней, охотятся ночью, различать цвета не могут). Такого таксономического и морфологического разнообразия свободноживущих ресничных червей нет ни в одном другом пресном водоеме мира.

Экология байкальских турбеллярий, включая их жизненные циклы, практически не изучена. Но даже то немногое, что известно, ставит их в особое положение. Выяснено, что черви встречаются до максимальных глубин озера. Обнаружено несколько глубоководных видов планарий, калипторинхий, просериат, специализированных к обитанию на больших глубинах. Очевидно, в разных группах турбеллярий освоение глубин происходило неоднократно и не одновременно: об этом свидетельствует разная степень редукции глаз и депигментации тела, свойственные обитателям больших глубин (от полного их отсутствия у глубоководных планарий-бделлоцефал и римацефалюсов до нормальных — у калипторинхий и некоторых трикладид).

А



Б



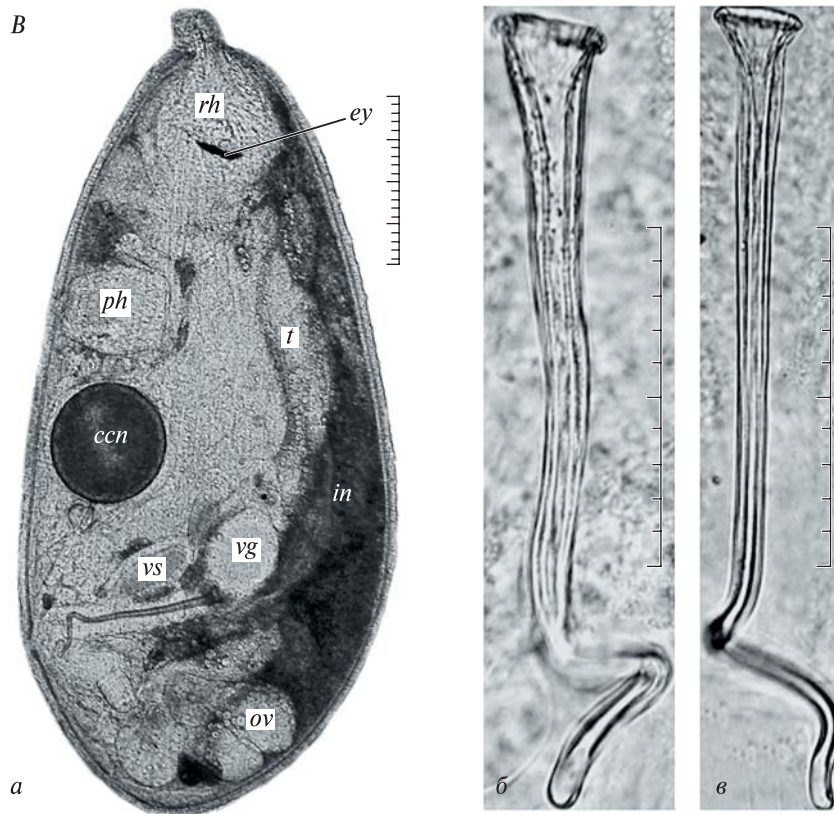


Рис. 6.106. Представитель эндемичных просериат *Combinostoma muzhinayensis* Timoshkin et Lukhnev, 2011: схематическое изображение медиального сагиттального среза; семенники и яичники не показаны; длина тела около 800 мкм; основной диагностический признак рода — соединение ротовой трубки и полового отверстия (так называемая комбинатность) (А); схема строения *Baikalotomesostoma stomi* Timoshkin et Lukhnev, 2010, основанная на серии сагиттальных гистологических срезов особи-голотипа: семенники и желточники не показаны; основным диагностическим признаком рода является образование второго женского полового отверстия (*of 2*) (Б) и один из эндемичных видов рода *Opisthocystis* — *O. igori* Timoshkin, Zaytseva et Gutsol 2009: внешний боковой вид слегка придавленной особи (а) и форма стилета (б, в); цена наименьшего деления масштабной линейки 10 мкм; в Байкале род насчитывает более 30 эндемичных видов, в то время как во всей Палеарктике известен всего лишь 1 вид; такое обилие эндемичных видов одного рода обычно характерно для так называемого «взрывного» видообразования (В).

am — мужской атриум, *b* — мозг, *csn* — кокон, *cm* — кольцевые мышечные волокна, *dej* — семяизвергательный канал, *em* — наружные мышечные волокна, *ep* — эпителий, *fg* — фронтальные железы, *g* — железы, *im* — внутренние мышечные волокна, *in* — кишечник, *ist* — внутренний стилет, *lm* — продольные мышечные волокна, *m* — ротовое отверстие, *of* — женское половое отверстие, *om* — мужское половое отверстие, *ovd* — овоцителлодукт, *pgo* — генитооральная пора, *ph* — глотка, *pht* — ротовая трубка, *pp* — папилла пениса, *stc* — статоцист, *vg* — гранулярный пузырек, *vit* — желточники, *vs* — семенной пузырек.

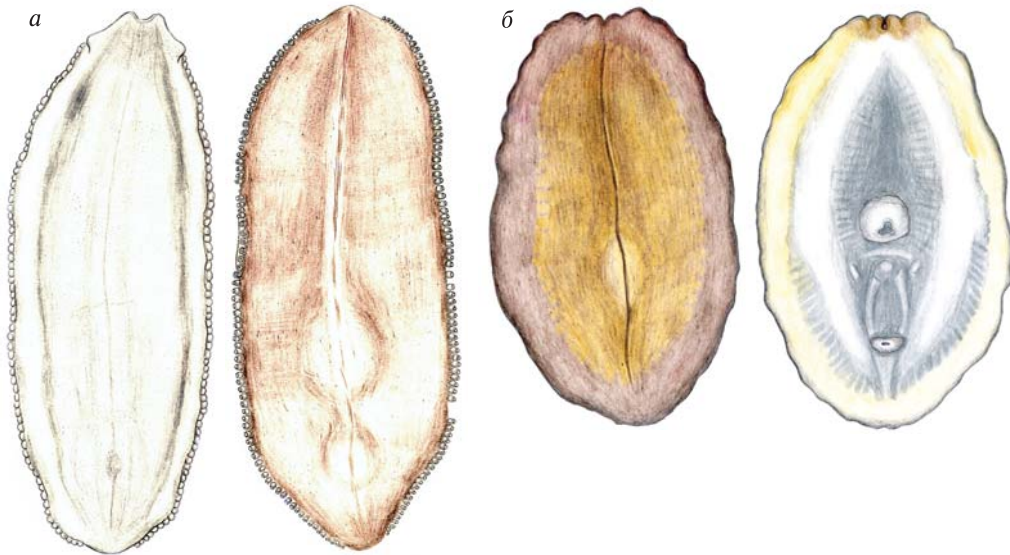


Рис. 6.107. Самые крупные пресноводные планарии планеты из рода *Baikaloplanana* (а): практически лишенная окраски *B. valida bathybia* Timoshkin et Porfirieva, 1989 и коричневая *B. valida valida* (Korotneff, 1912): внешний вид со спины; длина червей в фиксированном состоянии около 15 см, округлые образования по бокам — присоски, а также представители эндемичных планарий-гигантов *Sorocelis hepatizon* (Grube, 1872) (б): внешний вид тела со спинной (слева) и брюшной (справа) сторон; длина червей в фиксированном состоянии 7–8 см; трехветвистый кишечник просвечивает сквозь покровы тела (желтоватый со спины и серый — с брюшной стороны); на брюшной стороне видны органы: шелевидное образование на переднем конце — присоска; два белых симметричных образования — ползательные валики (приспособления для передвижения по илистому грунту); округлое образование в центре брюшной стороны — высунувшаяся глотка; половое отверстие расположено ближе к заднему концу тела.

Недавно было выяснено, что продолжительность жизни мелководных планарий-байкалобий (длина тела половозрелых червей составляет около 20 мм) может составлять минимум 2 года, а 20-сантиметровых планарий-гигантов — не менее 20 лет (!) [Zaytseva, Mizandrontsev, Timoshkin, 2006].

По новейшим данным (Тимошкин, Шевелева, Зайцева, ориг.), численность микротурбеллярий отрядов калипторинхий, макростомид и других в сообществах песчаных пляжей и каменистой литорали Байкала может быть сопоставима с таковой нематод (!); при этом черви могут быть одной из доминирующих групп мейзообентоса. Мелководные планарии-байкалобии в период массового размножения являются доминирующей группой зообентоса на глубине около 0,5 м. В 2006 г. в озере впервые были обнаружены криофильные турбеллярии: несколько представителей рода *Baicalellia* (подотряд *Dalyelloidea*) обнаружены в лужицах талой воды на поверхности льда, а также в обрастаниях ледовых водорослей с нижней стороны льда. Подавляющее большинство чер-

вей (даже самые мелкие) — хищники, некоторые из них употребляют в пищу фитобентос. Сами черви чрезвычайно редко могут быть найдены в пищевых комках рыб; но коконы байкальских планарий в некоторые сезоны могут быть одним из наиболее многочисленных видов пищи байкальского хариуса [Кузнецов, Дзюба, 1999].

По происхождению, большая часть фауны имеет пресноводные корни. Представители турбеллярий-далиеллоид (род *Baicalellia*), еще не изученных просериат и калипторинхий-шизоринхид явно связаны с морскими предками (что пока совершенно не поддается объяснению). Материалы автора позволяют предполагать, что к настоящему времени описано не более 2/3 от реального числа видов *Turbellaria* Байкала. Несомненно, байкальские турбеллярии могут служить модельной группой для изучения вопросов происхождения и эволюции фауны Байкала вообще. Столь многочисленную, разнообразную и глубоко эндемичную фауну *Turbellaria*, обитающую в пресном озере, с полным правом можно отнести к числу уникальных биологических феноменов, достойных всестороннего изучения.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какова доля эндемичных таксонов в группе *Turbellaria*?
2. В каких биотопах (местообитаниях) можно найти турбеллярий?
3. Где обитает самая крупная в мире пресноводная планария, каковы ее размеры и научное название?

6.3.5. АСПИДОБОТРИИ (ASPIDOBOTHRII)

Класс Аспидоботрии (*Aspidobothrii*)³⁵ объединяет в своем составе около 30 видов сравнительно мелких червей (редко более 5 мм). В основном это паразиты морских и пресноводных брюхоногих и двустворчатых моллюсков, ракообразных рыб и черепах. Отличительной особенностью взрослых особей является очень крупная вентрокаудальная присоска. Она начинает формироваться на заднем конце тела и в ходе постларвального развития разрастается и занимает всю брюшную поверхность тела животного (у некоторых видов до переднего конца). Присоска подразделена на многочисленные прикрепительные (или

³⁵ Аспидоботрии относятся к типу Plathelminthes (в англоязычной литературе Platyhelminthes) — плоские черви. Из более чем 13 000 ныне живущих видов плоских червей свободноживущие формы составляют около четверти — это ресничные черви турбеллярии «*Turbellaria*» — парафилетическая группа, от которой произошли паразитические таксоны, в частности *Neodermata*. Группа *Neodermata* объединяет всех паразитических плоских червей, у которых при переходе к паразитическому образу жизни утрачен исходный эпидермис и сформирован новый синцитиальный покров — неодермис. К *Neodermata* относятся *Digenea*, *Aspidobothrii*, *Monogenea* и *Cestoda*. Последние 2 класса относятся к группе *Sericothelmintha*. Под этим названием объединяют всех представителей *Neodermata*, у личинок которых имеется особый придаток (церкомер), расположенный в задней части тела и несущий характерные крючья.

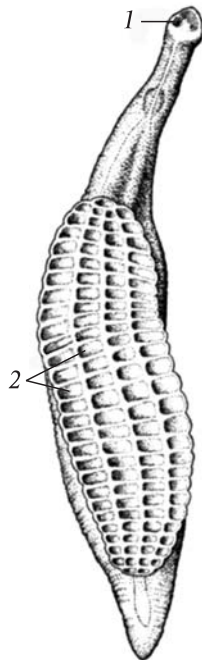


Рис. 6.108. Взрослая особь *Aspidogaster conchicola* (длина тела 3,1 мм).

1 — ротовое отверстие, 2 — присоска.

присасывательные) ямки (50–100 и более 100), расположенные правильными продольными рядами (рис. 6.108).

Развитие червей всегда проходит без смены поколений, а у некоторых и без смены хозяев. Специфичность к одному хозяину в большинстве случаев низкая, поэтому, например, *Aspidogaster conchicola* способен паразитировать в двустворчатых моллюсках семейств Unionidae, Mutelidae, Sphaeriidae, Corbiculidae, а также в переднежаберных брюхоногих моллюсках. Ресничные личинки хорошо плавают, а нересничные ползают подобно пиявкам. Личинки попадают в хозяина (моллюска) пассивно, вместе с током воды (в процессе питания или дыхания моллюска) и локализуются в перикарде, почке или мантийной полости.

Многие виды достигают половой зрелости уже в первом хозяине, другим же видам требуется смена хозяев, причем окончательным хозяином обязательно должно быть позвоночное животное (рыба или черепаха). Факультативное включение второго хозяина было подтверждено для всех видов. При поедании позвоночными животными зараженного моллюска паразиты обитают в кишечнике, в желчном пузыре, в желчном протоке, ректальных железах.

В Байкале известен один вид — *Aspidogaster conchicola*. Отмечен в кишечнике сазана — *Cyprinus carpio haematopterus* и перикарде беззубки — *Colletopterum ponderosum sedakovi* [Дугаров, 2001]. Аспидогастер отмечен в Чивыркуйском заливе, Истоминском соре Байкала, а также в оз. Гусиное.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие морфологические особенности отличают аспидоботрий?
2. Какие организмы участвуют в жизненном цикле *Aspidogaster conchicola*?

6.3.6. ТРЕМАТОДЫ (TREMATODA), или дигенетические сосальщики (Digenea)³⁶

В мировой фауне дигенетические сосальщики представляют собой самую многочисленную группу паразитических плоских червей (около 7200 видов).

В большинстве случаев первым промежуточным хозяином этих паразитов является брюхоногий моллюск, окончательными хозяевами — позвоночные животные, в том числе домашние животные и человек. Жизненный цикл пара-

³⁶ Названы так по наличию двух присосок на теле (ротовой и брюшной).

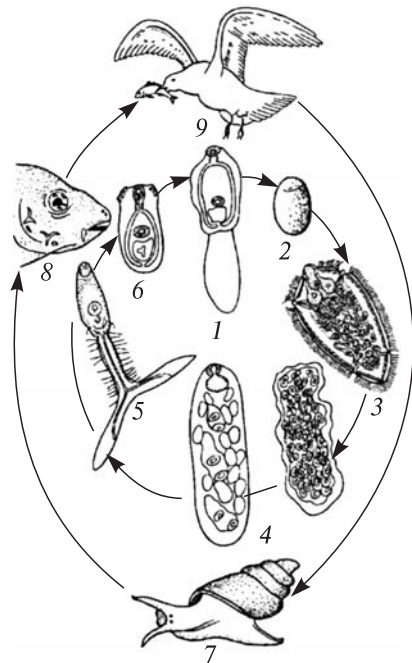


Рис. 6.109. Цикл развития трематод рода *Diplostomum* [Ихтиопатология, 2003].

1 — взрослый паразит; 2 — яйцо; 3 — мирацидий; 4 — спороцисты и реди; 5 — церкарий; 6 — метацеркарий; 7 — первый промежуточный хозяин (моллюск) семейства Lymneidae; 8 — второй промежуточный хозяин (рыбы); 9 — окончательный хозяин.



Рис. 6.110. Представители трематодофауны рыб оз. Байкал.

a — *Vucephalus polymorphus*, длина тела 2,3 мм; б — *Azygia lucii*, длина тела 4 мм; в — *Allocreadium isoporum*, длина тела 4 мм; z — *Phyllodistomum folium*, длина тела 3,2 мм; д — *Bunodera luciopercae*, длина тела 2 мм.

зита может усложняться включением второго промежуточного хозяина. Фазы развития дигеней отличаются между собой по образу жизни, морфологии и физиологии. Среди них выделяются свободноживущие мирацидии, паразитические — спороциста и реди, свободноплавающая церкария и паразитические — метацеркария и марита (рис. 6.109).

В Байкале отмечено 88 видов этой группы, относящихся к 46 родам, 23 семействам и 7 отрядам [Некрасов и др., 2001].

У рыб оз. Байкал отмечено 29 видов дигеней (2 не идентифицированы), из них 9 видов заканчивают свое развитие в байкальских рыбах, которые являются для них дефинитивными хозяевами; остальные 18 видов используют рыб в качестве вторых промежуточных хозяев, а завершают свой жизненный цикл в рыбоядных птицах (рис. 6.110). Большинство видов, которые заканчивают свое развитие в рыбах, в качестве промежуточных хозяев используют моллюсков —

двустворчатых и брюхоногих. К ним относятся, например, трематоды рода *Diplostomum*, которые паразитируют в стекловидном теле и хрусталике глаза рыб и могут вызывать болезни глаз, разрушая хрусталик, что приводит к слепоте рыб. Заболевание называется диплостомозом. Большинство видов (59) — паразиты околотовных птиц, развивающиеся через брюхоногих моллюсков *Gastropoda* и других беспозвоночных, 2 вида — паразиты ондатры.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Сколько видов дигенетических сосальщиков живут в Байкале?
2. Какой жизненный цикл для них характерен?

6.3.7. МОНОГЕНЕИ (MONOGENEA)

Плоские черви в основном эктопаразиты, хозяевами которых являются рыбы; незначительное число видов являются паразитами амфибий, рептилий и водных млекопитающих (всего около 2000 видов) (рис. 6.111).

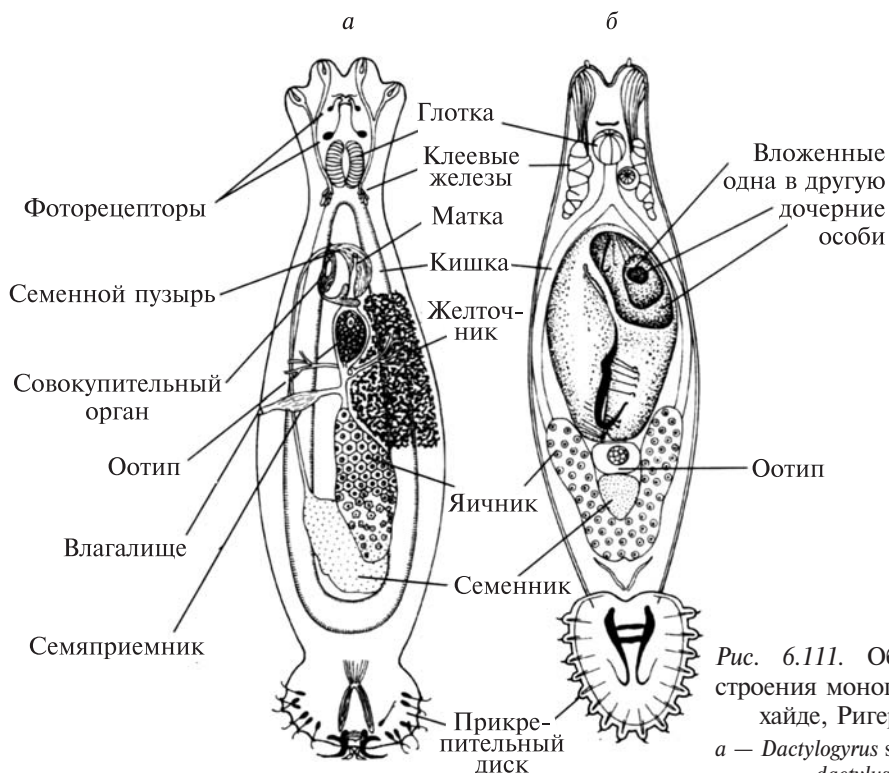


Рис. 6.111. Общий план строения моногеней [Вестхайде, Ригер, 2008].
a — *Dactylogyrus* sp.; *б* — *Gyrodactylus* sp.

Для моногеней характерен прямой жизненный цикл, без участия промежуточных хозяев. Среди них выделяют яйцекладущих (*Dactylogiridae*, *Tetraonchidae*, *Diclybothriidae*, *Diplozooidae*, *Silurodiscoididae*) и живородящих (*Gyrodactylidae*).

Фауна моногеней Байкала представлена 53 видами, из них аборигенная фауна состоит из 42 видов: 16 дактилогирид (*Dactylogyridae*), 19 гиродактилид (*Gyrodactylidae*), 10 тетраонхид (*Tetraonchidae*), по 1 виду диклиботриид (*Diclybothriidae*), диплозоид (*Diplozooidae*), 6 силуродискоидид (*Silurodiscoididae*). Эндемичны 4 вида: *Dactylogyrus colonus*, *Gyrodactylus baicalensis*, *G. bychowskianus*, *G. comephori* — паразиты рогатковидных рыб (рис. 6.112–6.114).

В Байкале моногенеи отмечены практически у всех рыб, за исключением окуня и омуля.



Рис. 6.112. Эндемичные моногенеи — паразиты рыб оз. Байкал.
 а — *Gyrodactylus comephori* на грудном плавнике большой голомянки; б — *G. bychowskianus* на жабрах жирной широколобки.

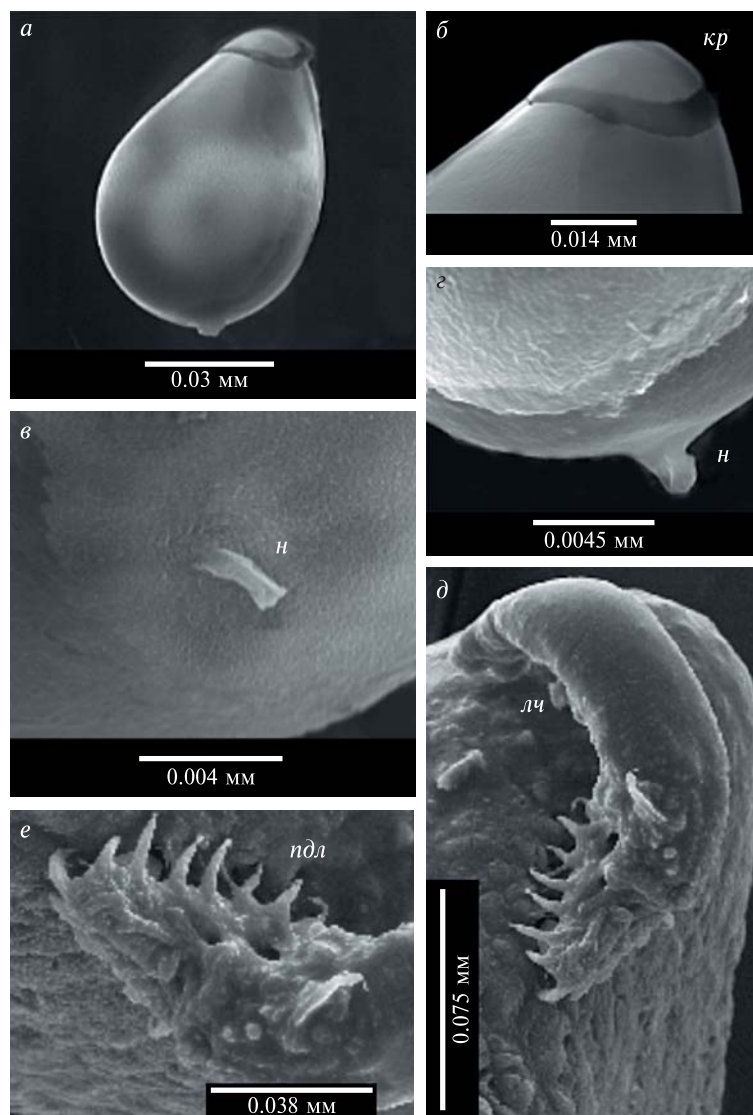


Рис. 6.113. Яйцо и личинка представителей семейства Tetraonchidae.
а — яйцо; б — крышечка (кр); в, г — ножка яйца (н); д — личинка (лч); е — прикрепительный диск личинки (пдл).

Моногенетические сосальщики могут быть причиной болезней рыб. Особенно большой вред они наносят при подращивании молоди рыб и при большой плотности посадки в условиях рыбоводных хозяйств. По возбудителям выделяют такие заболевания рыб, как дактилогироз (возбудители —

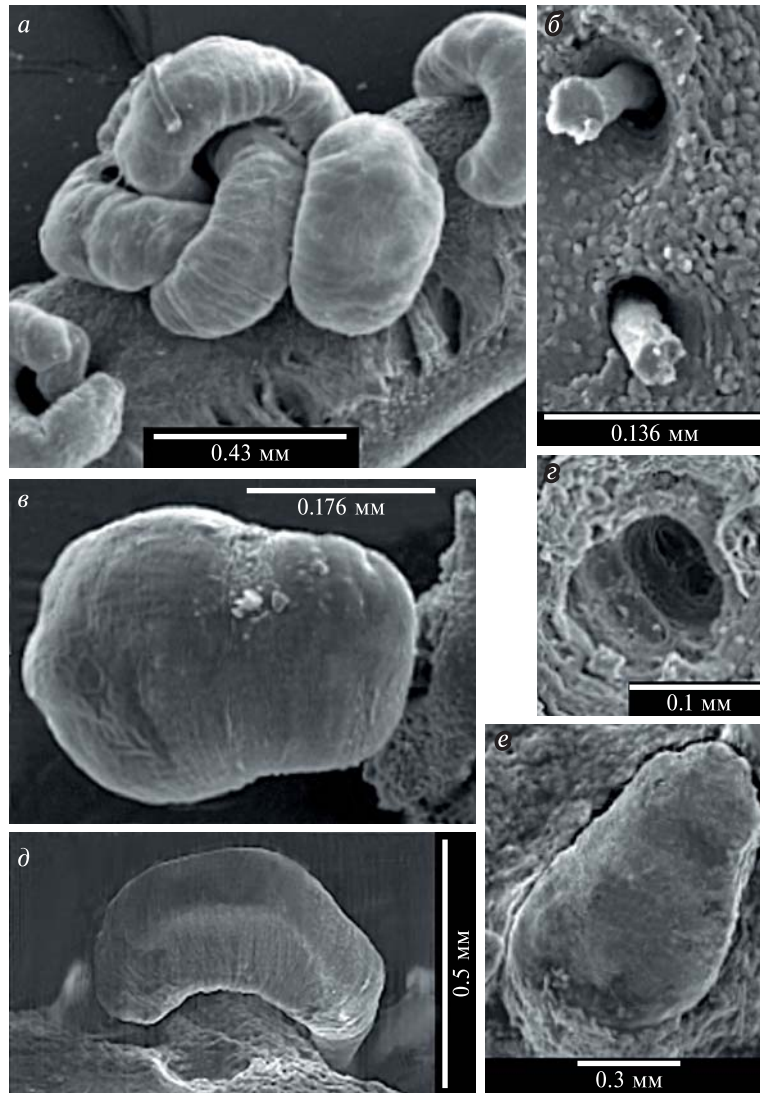


Рис. 6.114. Представители рода *Tetraonchus* [Русинек Е.В., Русинек О.Т., 2010].
 а — скопление тетраонхид на жаберном лепестке хариуса; б — шейки тетраонхид; в — одиночная особь; з — отверстие в эпителии хозяина; д — отпечаток в эпителии хозяина под одиночной особью; е — одиночная особь, которая обросла тканями хозяина.

моногенеи рода *Dactylogyrus*), гиродактилез (*Gyrodactylus*), дискотилез (*Discocotyle*), тетраонхоз (*Tetraonchus*) рыб и др. Необходимо проводить мониторинг этой группы паразитов и следить за состоянием популяций паразитов и их хозяев рыб.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Сколько видов моногеней известно в Байкале?
2. Моногенеи — свободноживущие организмы или паразитические?
3. Сколько известно видов эндемичных моногеней?
4. Каков жизненный цикл у моногенетических сосальщиков?
5. Какие болезни могут вызывать моногенеи?

6.3.8. ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ (CESTODA)

Класс объединяет около 3500 видов паразитических плоских червей, хозяевами которых являются главным образом позвоночные животные и человек.

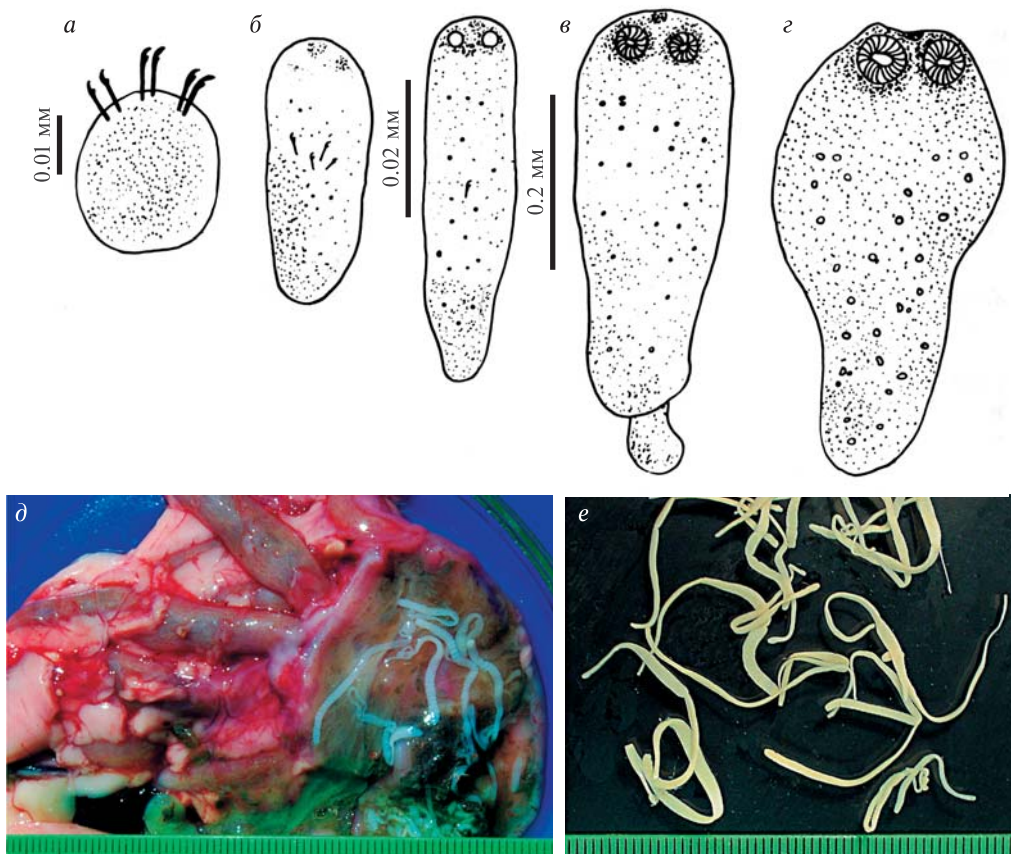


Рис. 6.115. Фазы развития *Proteocephalus thymalli*.

a–d — в *Cyclops kolensis*: *a* — онкосфера, *б* — процеркоид, *в* — процеркоид с церкомером, *г* — 21-дневный процеркоид по экспериментальным данным [Русинек, 1989]; *д, е* — взрослые половозрелые черви из кишечника хариуса.

Их тело уплощено, вытянуто в длину и в большинстве случаев разделено на многочисленные членики — проглоттиды.

Для цестод характерен сложный жизненный цикл с одной или двумя личиночными стадиями. Паразитические фазы развития чередуются со свободноживущими (рис. 6.115).

В Байкале отмечено 54 вида цестод, 20 из них — паразиты рыб (13 заканчивают свое развитие в рыбах (рис. 6.116), 34 — паразиты птиц, в том числе 7 — птиц, для которых рыбы являются вторыми промежуточными хозяевами) [Пронин, Санжиева, 2001; Русинек, 2007]. Все они относятся к 30 родам, 11 семействам и 5 отрядам. Эндемичные таксоны не выявлены.

Среди цестод много патогенных для человека видов. Ленточные черви рода *Diphyllobothrium* — *D. latum* (широкий лентец) и *D. dendriticum* (чаечный или узкий лентец) вызывают у человека заболевание — дифиллоботриоз.

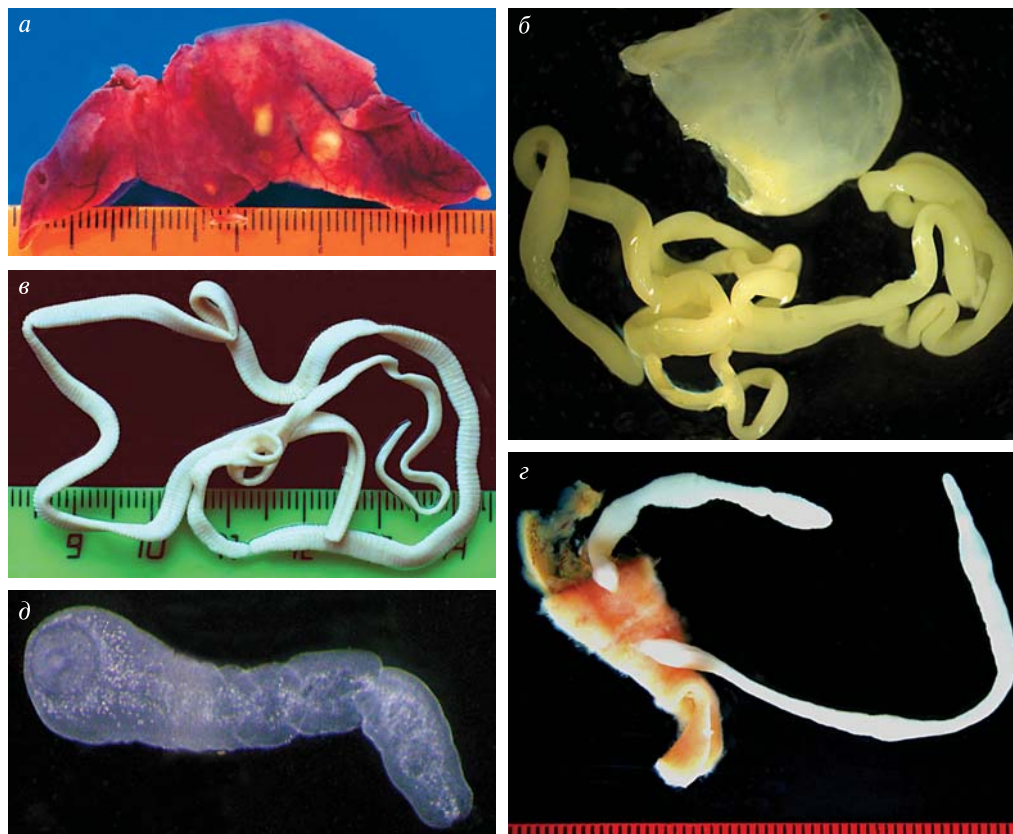


Рис. 6.116. Некоторые представители ленточных червей — паразитов рыб из оз. Байкал. а — цисты *Triaenophorus nodulosus*: с плероцеркоидами в печени окуня; б — выделенные из цисты плероцеркоиды; в — *Eubothrium crassum*; г — *Khawia rossitensis* в кишечнике амурского сазана; д — *Nippoaenia mogurndae* — паразит кишечника ротана головешки.

В Байкале, Иркутском и Братском водохранилищах у лососевидных рыб (омуль, сиг, хариус, ленок, таймень) отмечен *D. dendriticum*. У рыб он локализуется в полости тела, на стенках желудка, в ткани желудка, на органах (печень, почки, гонады). Плероцеркоиды находятся в цистах белого и молочного цвета (рис. 6.117).

Diphyllobothrium dendriticum — паразит чайковых птиц и млекопитающих, в Байкале развивается с участием планктонных ракообразных, которыми питаются рыбы планктофаги и молодь других рыб (голомянки, желтокрылка, длиннокрылка); кроме того, этот вид паразитирует в лососевидных рыбах, которые могут получать его не только через зоопланктон, но и от молоди рыб, которыми лососевидные рыбы периодически питаются. На Байкале это только один патогенный для человека паразит. У человека чаечный лентец может находиться не более 2 мес. Нерпа является абортивным хозяином *D. dendriticum*. Лентец попадает к ней после поедания рыбы, но половой зрелости не достигает.

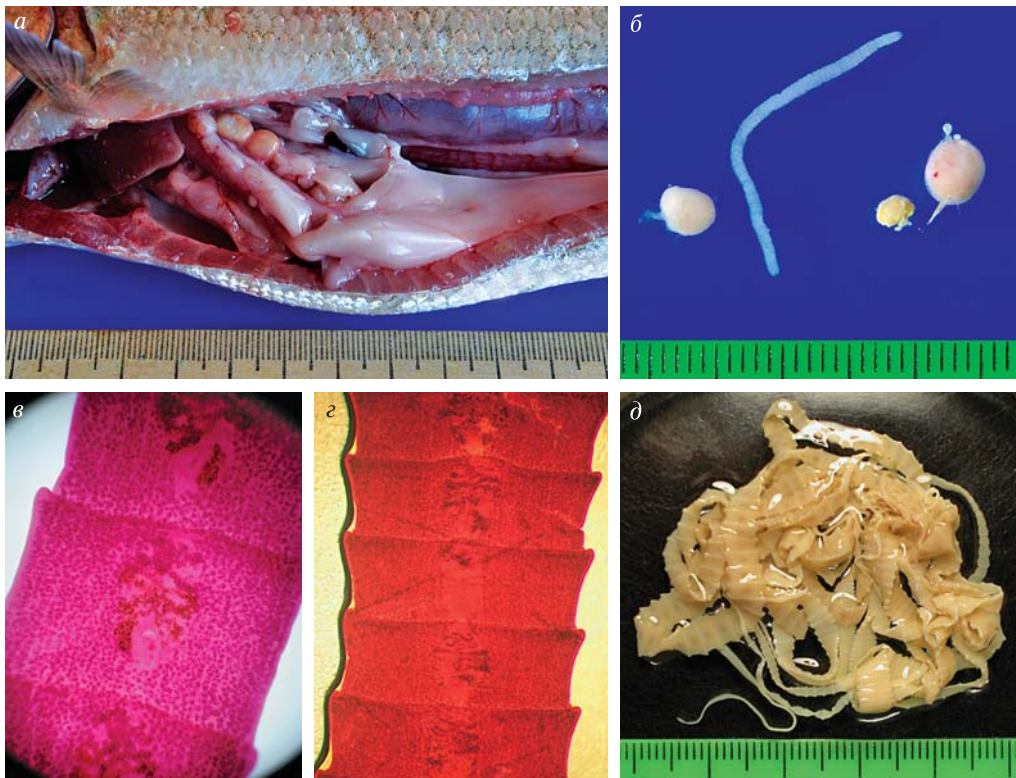


Рис. 6.117. Чаечный лентец *Diphyllobothrium dendriticum*.

a — цисты с плероцеркоидами в полости тела омуля; *b* — цисты и выделенные из них плероцеркоиды; *в, г* — головка и половозрелые членики с яйцами взрослого червя из серебристой чайки (препараты окрашены кармином), *д* — половозрелый паразит, выделенный из серебристой чайки.

Среди рыб возможны заболевания лигулезом и диграммосом, которые вызываются плероцеркоидами цестоды *Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta*. Этот паразит отмечен у карповых рыб (семейство Cyprinidae). В полости тела между органами можно встретить крупных червей белого и молочного цвета (рис. 6.118).

Amphilinida. Амфилиниды — монозоичные (нерасчлененные) плоские черви с длиной тела 1–20 см, паразитируют в полости тела позвоночных. Известно около 10 видов (один вид — в черепахе). В Байкале обитает один вид — *Amphilina foliacea* (рис. 6.119). Это специфичный паразит осетровых рыб, широко распространенный в Палеарктике. Его хозяевами являются осетр, стерлядь, белуга, севрюга, зарегистрирован также у сибирского и атлантического осетров. Взрослые черви обычно локализируются в полости тела между внутренними органами. У самок рыб он обычно встречается между лопастями яичника и в икре. Также молодые стадии можно обнаружить в тканях печени, плавательном пузыре и других органах [Дубинина, 1982].

Полный жизненный цикл амфилинид изучен М.Н. Дубининой [1982] на примере *Amphilina foliacea*. Установлено, что личинка развивается в амфиподах (рис. 6.120).

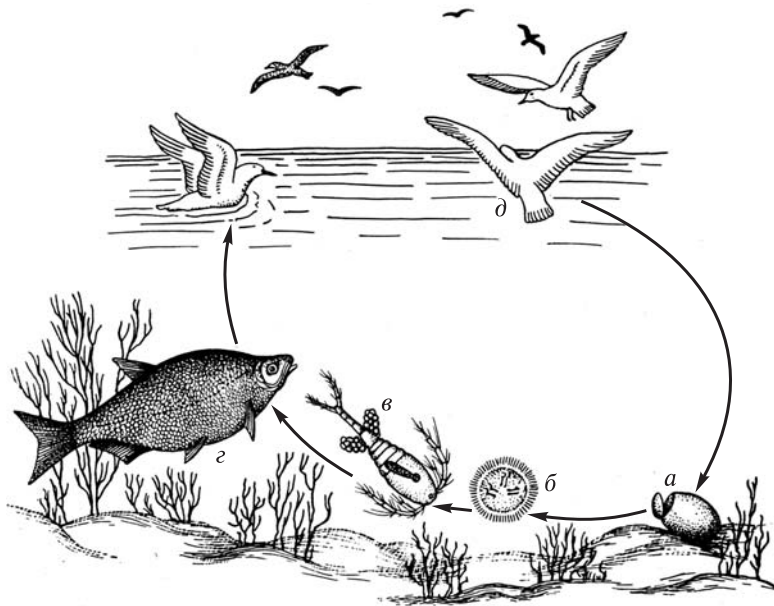


Рис. 6.118. Схема цикла развития *Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta* [Дубинина, 1953].

а — яйцо; б — свободноплавающий корацидий; в — процеркоид в полости тела циклопа; г — плероцеркоид в полости тела карповой рыбы; д — взрослый паразит в кишечнике рыбоядной птицы (чайка).

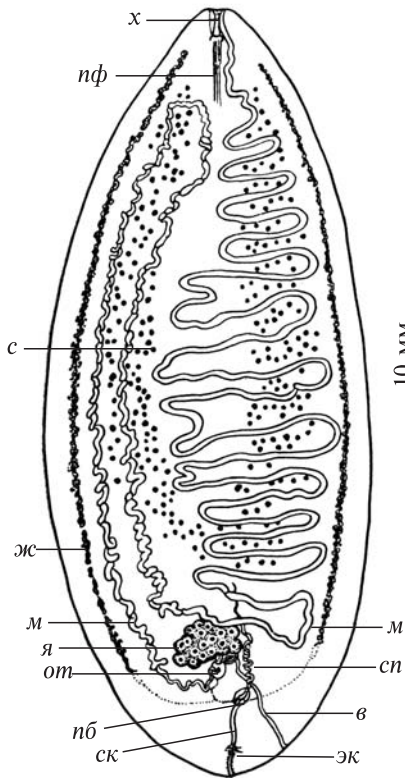


Рис. 6.119. *Amphilina foliacea*. Длина тела варьирует от 28 до 65 мм. Общий вид с брюшной стороны [Дубинина, 1962].

в — вагина; ж — желточные железы; м — матка; от — оотип (тельце Мелиса); нб — пропульсаторный бульбус; нф — протоки фронтальных желез; с — семенники; ск — семяизвергательный канал; сп — семяпровод; х — хоботок; эк — эмбриональные крючья; я — яичник.

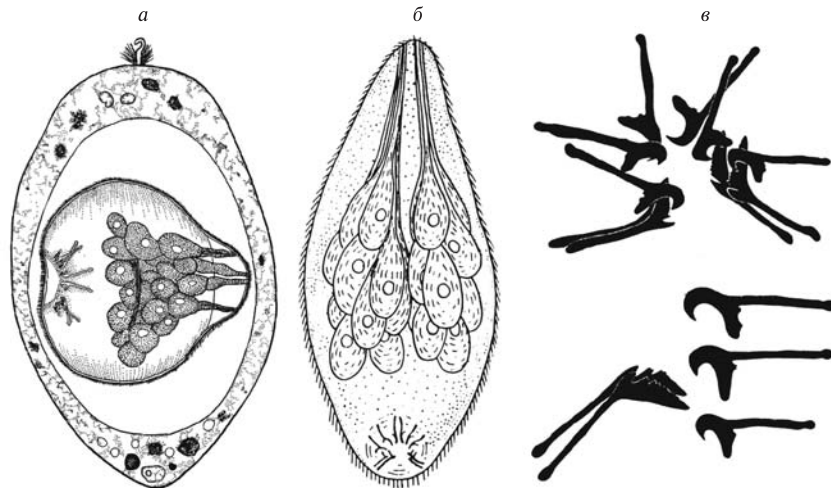


Рис. 6.120. *Amphilina foliacea*.

а — яйцо (размер 260–330 × 130–216 мкм); б — личинка ликофора (110–135 × 120–145 мкм); в — эмбриональные крючья (размер от 23 до 29 мкм).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Сколько видов леточных червей (цестод) живет в Байкале?
2. Какой образ жизни ведут ленточные черви (свободноживущий или паразитический)?
3. Какие болезни могут вызывать цестоды у рыб и человека?
4. Кто такие амфилины?
5. Сколько амфилин известно в фауне Байкала?
6. Какой жизненный цикл имеют амфилины?

6.3.9. СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ (NEMATODA)

Все нематоды (свободноживущие и паразитические) относятся к одному типу *Nemathelminthes* — первичнополостные черви, немателминты.

Нематоды — круглые в сечении несегментированные черви, обычно небольшие по размерам. Концы тела обычно заострены. Одной из особенностей группы является невозможность увеличивать или уменьшать длину тела, и потому черви способны совершать только изгибания («восьмеркообразные» движения). Полость тела, в которой лежат внутренние органы, не имеет выстилки собственным эпителием и носит название первичной. Тело покрыто сложной устроенной кутикулой, обычно гладкое на вид. Определение видов очень сложное, так как в большинстве случаев проводится по срезам внутренних органов, и потому нематоды (особенно свободноживущие) чаще всего остаются неопределенными. Нематоды населяют почвы, гниющие растительные остатки, грунты самых разнообразных водоемов, являются паразитами растений и животных, вредителями сельского хозяйства.

В природе огромное количество этих мелких, нередко микроскопических червей сосредоточено в почвах, грунтах водоемов. К примеру, подсчитано, что в Байкале в районе Байкало-Ленского заповедника на глубинах от 1,5 до 100 м (илистые и песчаные грунты) численность нематод составляет от 1500 до 50 500 экз./м² и более; это группа, относящаяся к мейобентосу, биомасса их низка и не превышает 170 мг/м² [Тахтеев и др., 2000]. В районе пос. Большие Коты на глубинах 0–5 м нематоды присутствуют на всех станциях, достигая в отдельные сезоны численности 20–50 тыс. экз./м² [Окунева, 1989]. Даже в олиготрофных условиях глубоководной зоны Байкала нематоды являются самой массовой группой мейозообентоса и составляют в среднем около 550 экз./м² [Тахтеев и др., 1993]. Нам не доводилось обрабатывать ни одной пробы со дна Байкала, в которой не встречались бы нематоды.

В настоящий момент из Байкала описано 57 видов нематод, относящихся к 23 родам, 11 семействам и 7 отрядам [Шошин, 2009]. Эндемичными являются 47 видов (84 %). Большим количеством эндемичных таксонов представлено семейство *Tobriliidae*: 4 рода и 25 видов (рис. 6.121). Большинство описанных видов семейства *Tobriliidae* являются в основном представителями палеоолигоценского комплекса организмов (см. гл. 7). Отмечается, что из-за трудности обработки ждут описания еще сотни новых байкальских видов.

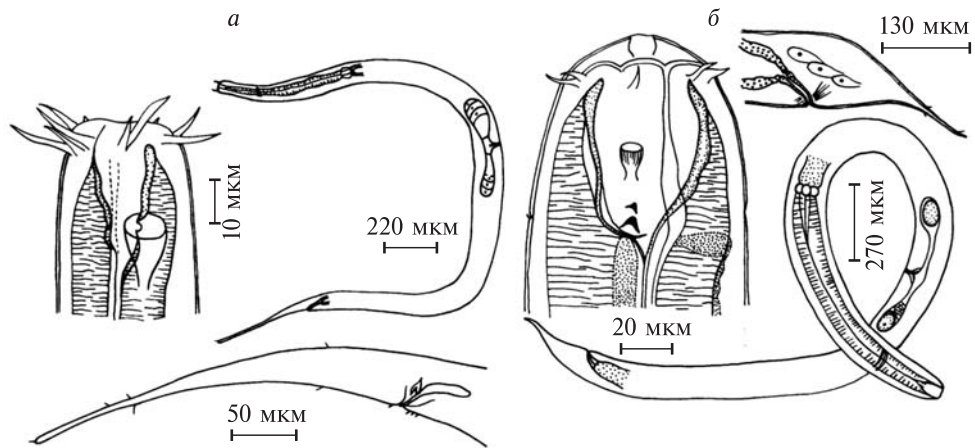


Рис. 6.121. Эндемичные свободноживущие нематоды семейства Tobrilidae Байкала [Цалолихин, 1980].
 а — *Tobrilus bekmanae* (голова и хвост самца; самка); б — *Baicalobrilus brevis* (голова, общий вид и хвост самки).

Подчеркивая, что вселение предковых элементов в Байкал происходило не из моря, а из каких-то других, опресненных, водоемов, С.Я. Цалолихин и А.В. Шошин [1989] предложили на примере свободноживущих нематод подразделить обитателей Байкала на археобайкальских, телобайкальских и необайкальских — согласно времени их вселения в озеро.

Фауна нематод водоемов, окружающих Байкал, изучена еще слабее. Например, горячие источники региона с температурами до 31 °С (возможно, и более), по мнению С.Я. Цалолихина, населяет специфический вид *Dorylaimus stagnalis*.

Свободноживущие нематоды, с учетом их высокого обилия, играют в Байкале большую биоценотическую роль, и потому их фауна еще ждет своих исследователей.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. К какому типу организмов относятся свободноживущие нематоды?
2. Сколько видов свободноживущих нематод отмечено в Байкале?
3. Какова роль свободноживущих нематод в экосистеме Байкала?

6.3.10. ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ

Относятся к классу круглых червей *Nematoda* — нематоды. Фауна паразитических нематод рыб Байкала представлена 13 видами (рис. 6.122). В качестве промежуточных хозяев нематоды используют сравнительно широкий круг беспозвоночных животных. В личинках насекомых и олигохетах, например, развивается *Raphidascaris acus*, в амфиподах — *Cystidicola farionis*, в веслоногих ракообразных — *Philonema sibirica*, *Philometra rischta*.

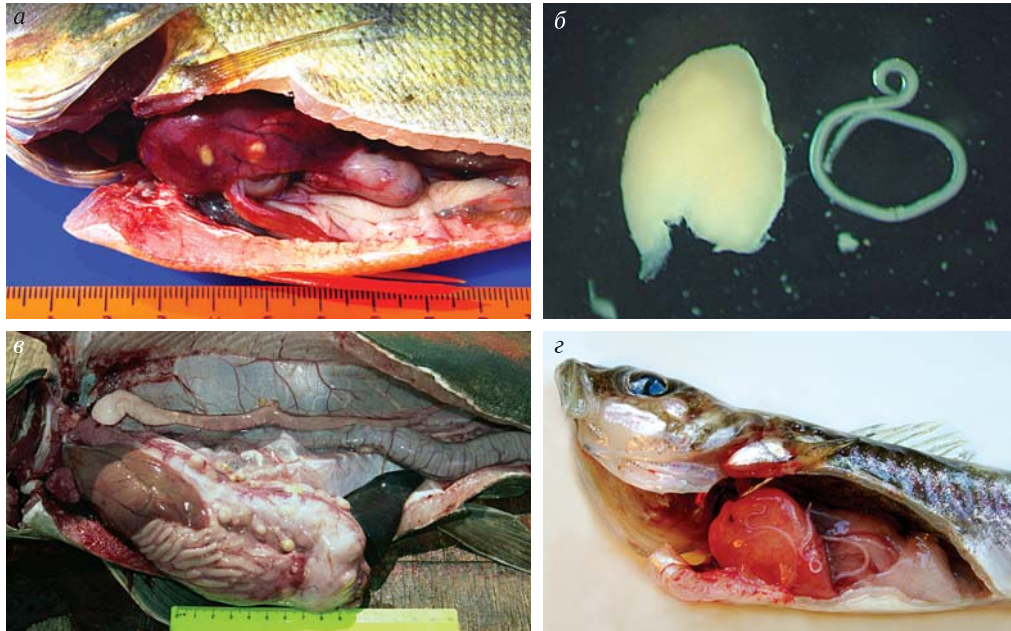


Рис. 6.122. Паразитические нематоды рыб из оз. Байкал.
 а — цисты *Raphidascaris acus* в печени окуня; б — выделенный из цисты паразит; в — *Cystidicola farionis*; г — *Contracaecum osculatum baicalensis*.

У байкальского тюленя известно 3 вида нематод: *Contracaecum osculatum baicalensis* (паразит пищеварительной системы), вызывающий язвенный контрацекоз, *Parafilaroides krascheninnikovi* и *Otostrongylus circumlitus* (паразиты легких). Их жизненные циклы до сих пор не изучены.

Паразитические нематоды могут быть причиной болезней гидробионтов.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Сколько видов паразитических нематод отмечено в Байкале?
2. Какие виды нематод паразитируют у байкальского тюленя?

6.3.11. КОЛОВРАТКИ (ROTIFERA, ИЛИ ROTATORIA)

В настоящее время коловратки рассматриваются как самостоятельный тип Rotifera³⁷. По современным представлениям, он делится на три класса: Seiso-

³⁷ Прежние представления о близости коловраток к круглым червям, а тем более их включении в этот тип в качестве класса, оказались неверными. По ряду признаков коловратки близки к скребням, внешне на них совершенно не похожим. Обе эти родственные группы животных провизорно помещают в одну надтиповую структуру под названием Gnathifera вместе с множеством мелких типов, ставших известными или хорошо изученными лишь в последние десятилетия. Филогенетически все они представляют собой линии развития плоских червей, но находятся на разных конструктивных уровнях.

nidea — очень немногочисленные эктопаразиты морских ракообразных; Vdeloidea — исключительно пресноводные и почвенные животные, многие из которых замечательны своей способностью к анабиозу; Monogononta — самая прогрессивная группа повсеместно распространенных коловраток. Последние молекулярно-биологические данные свидетельствуют о полифилетичности коловраток; возможно, Vdeloidea ближе не к другим коловраткам, а к скребням.

Коловратки относятся к одним из самых мелких многоклеточных животных, их размеры колеблются от 0,04 до 2,5 мм. Тело делится на голову, туловище и постклоакальный отдел — ногу, заканчивающуюся 1–2 пальцами (рис. 6.123). Туловище и нога часто состоят из псевдочлеников, способных телескопически втягиваться. Нога хорошо развита у донных форм, у пелагиче-

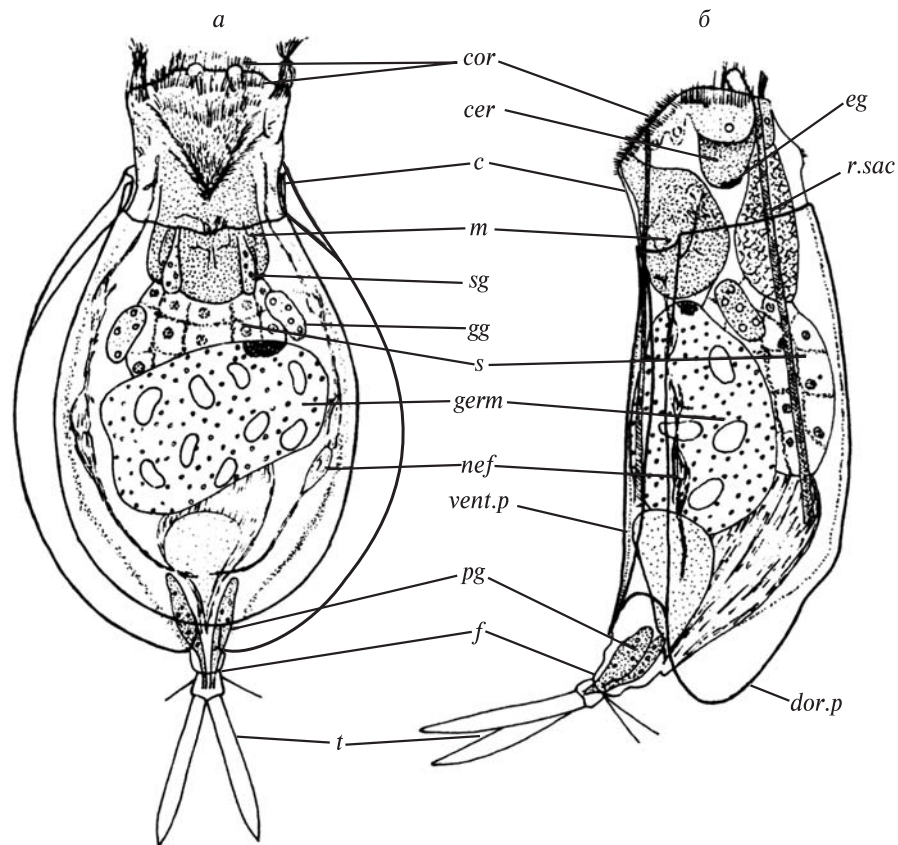


Рис. 6.123. Строение коловратки на примере *Euchlanis dilatata* [Атлас..., 1995].

a — вентрально; *б* — сбоку; *cor* — корона, *cer* — церебральный ганглий, *eg* — глазное пятно, *r.sac* — ретроцеребральный мешок, *c* — голова, *m* — мастакс, *sg* — слюнные железы, *s* — желудок, *gg* — желудочные железы, *germ* — гермовителлярיום, *nef* — протонефридий, *vent.p* — брюшная пластинка, *dor.p* — спинная пластинка, *pg* — ножные железы, *f* — нога, *t* — пальцы.

ских же часто редуцируется. Ткани коловраток характеризуются постоянством ядерного состава, что исключает возможность регенерации. К наиболее характерным чертам их строения относятся особенности покровов и пищеварительной системы. В гиподерме развивается эндокутикула, основу которой составляют филаменты актиноподобных белков, а не коллаген, как у нематод. На голове же покровы представлены эпидермисом, несущим реснички — *коловоращательный аппарат*. Он выполняет как локомоторные функции, так и трофические. Реснички колеблются с частотой 8–27 Гц, создавая ток воды и обеспечивая спиральное поступательное движение коловраток и подгон и сепарацию пищевых частиц.

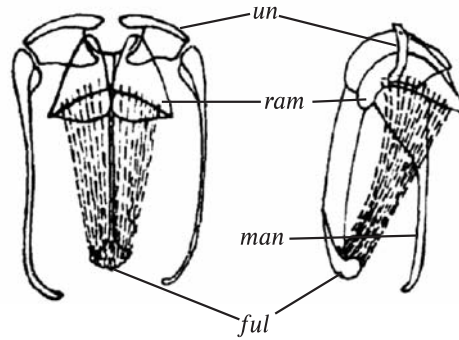


Рис. 6.124. Строение виргатного мастакса планктонной коловратки.

un — ункусы; *man* — манубрии; *ram* — рамусы; *ful* — фулькрум.

Ротовое отверстие у большинства коловраток (исключая *Vdelloidea*) находится внутри ресничного поля. Глоточная трубка коловраток расширяется в мускульное образование — *мастакс*, в котором помещается челюстной аппарат (рис. 6.124). Он состоит из парных наборов склеритов: в центре помещаются рамусы, сочлененные с помощью непарного фулькрума (они служат опорой или наковальней); над ними располагаются ункусы с большим или меньшим количеством зубов; манубрии находятся по бокам и подвижно сочленены с ункусами. Движение склеритов осуществляется пучковой мускулатурой. Сами склериты имеют мукополисахаридную основу и инкрустируются углекислым кальцием и тремолитом (асбестом).

Коловратки образуют клональные или клонально-панмиктические популяции. Облигатный партеногенез характерен для *Vdelloidea*, у остальных коловраток наблюдается чередование партеногенеза в благоприятный сезон и перекрестного оплодотворения перед наступлением неблагоприятных условий. При этом самки производят миктические яйца с гаплоидным набором хромосом, которые могут быть оплодотворены. Если эти яйца не оплодотворяются, из них вылупляются самцы, отличающиеся крайней редукцией всех систем органов. Когда эти самцы копулируют с самками родительского поколения, несущими миктические яйца, формируются диплоидные покоящиеся яйца.

В Байкале отмечено 23 семейства, 43 рода и 214 видов и подвидов коловраток, 14 % которых — эндемики или субэндемики видового или подвидового ранга; описан один эндемичный род *Inflatana* [Аннотированный список..., 2001] (рис. 6.125). В основном это представители различных семейств *Monogononta*; небольшое количество видов *Vdelloidea* отмечено в прибрежно-соровой зоне и в донных сообществах.



Рис. 6.125. Коловратка *Inflatana pomazkovae*, эндемичный бентосный род и вид, обитает на скальных грунтах (фото Е.П. Тереза).

июня и достигает максимума в августе — сентябре; среднегодовая плотность ее населения от 0,1 до 57,0 тыс. экз./м². В состав обеих групп входят в основном виды сибирского комплекса. Зимне-весенняя группа состоит из эндемичных и субэндемичных видов: *Notholca grandis*, *N. intermedia*, *Synchaeta pachypoda* (рис. 6.127). Она начинает развиваться в подледный период, достигает пика численности в мае (0,3–102,0 тыс. экз./м²) и выпадает из состава зоопланктона в июне.

Для многолетней динамики планктонных коловраток характерны колебания разной периодичности. К специфичным факторам, определяющим характер флюктуации зимне-весенней группы, относятся колебания численности водоросли *Aulacoseira baicalensis*. В немелозирные годы численность коловраток этой группы уменьшается. Наибольшего значения в пелагиали коловратки достигают в сентябре; при численности 5–10 тыс. экз./м² они могут составлять 13–39 % всего зоопланктона. Однако в общей биомассе их зна-

Многолетние исследования пелагиали оз. Байкал позволили получить сравнительно полную картину роториоценоза и его динамики. К облигатным пелагобионтам относится 89 видов и подвидов коловраток преимущественно из семейств Synchaetidae и Brachionidae. По особенностям сезонной динамики и коррелятивным связям между видами установлены три сезонные группы: круглогодичные, летне-осенние и зимне-весенние [Атлас..., 1995]. Особенно четко выделяется круглогодичная группа, в состав которой во все сезоны входит системобразующий комплекс: *Keratella quadrata*, *Kellicottia longispina*, *Filinia terminalis* и, в меньшей степени, *Keratella cochlearis* (рис. 6.126). Максимальной численности эти виды достигают в августе — сентябре, при среднегодовой плотности населения 4–450 тыс. экз./м² в слое 0–250 м. Виды рода *Keratella* в открытом Байкале отличаются большими размерами тела и отсутствием цикломорфоза и рассматриваются как эндемичные подвиды. Летне-осенняя группа, включающая большое количество видов, начинает развиваться в конце

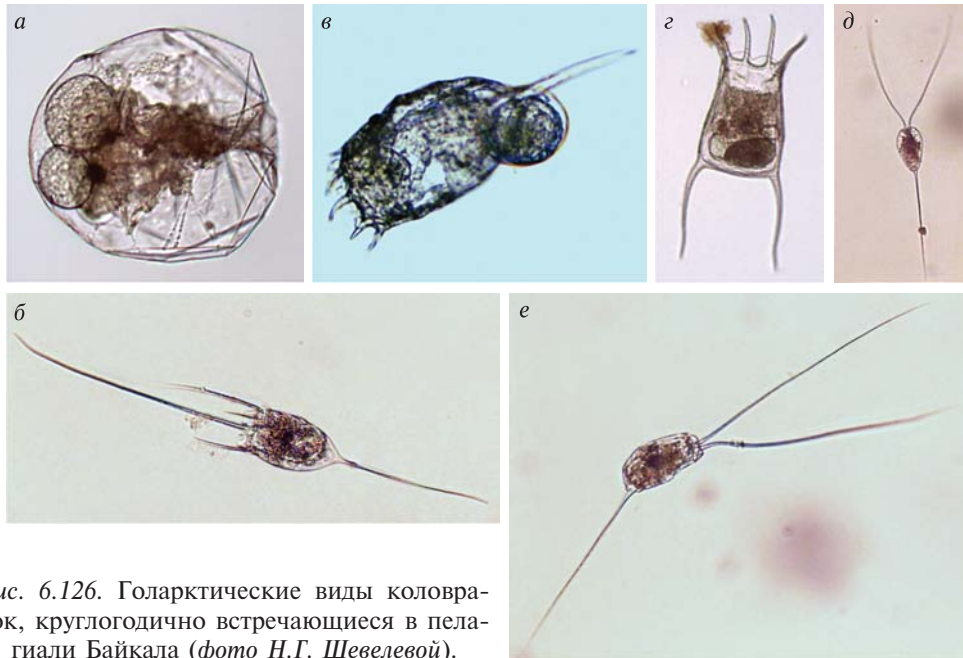


Рис. 6.126. Голарктические виды коловраток, круглогодично встречающиеся в пелагиали Байкала (фото Н.Г. Шевелевой).

a — *Asplanchna priodonta*; *б* — *Kellicottia longispina*; *в* — *Keratella cochlearis*; *г* — *Keratella quadrata*; *д, е* — *Filinia terminalis*.

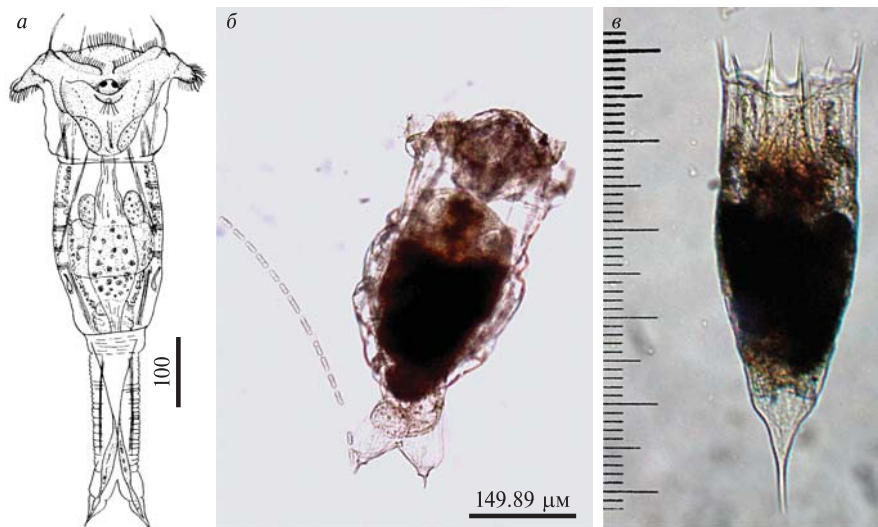


Рис. 6.127. Эндемичные пелагические коловратки из состава зимне-весеннего подледного комплекса.

a — *Synchaeta pachypoda* (рис. Л.А. Кутиковой и Г.Л. Васильевой); *б* — близко родственный вид *Synchaeta pachypoida* (фото Н.Г. Шевелевой); *в* — *Notholca grandis* (фото Е.П. Тереза).

чение всего около 1 %. Большинство коловраток пелагиали — неизбирательные сестонофаги-седиментаторы, потребляющие микроагрегаты детрита, бактерио- и фитопланктон мелких фракций. Однако виды рода *Notholca* способны потреблять крупных диатомей, а коловратки семейств *Asplanchnidae* (*Asplanchna priodonta*) и *Synchaetidae* (*Synchaeta pachypoda*) — всеядные макрофаги или хищники.

Бентосные коловратки изучены гораздо хуже. Всего в донных сообществах отмечено 93 вида коловраток. По своим размерным характеристикам они относятся к микро- и мейобентосу. Сообщества коловраток на твердых и мягких грунтах существенно различаются. По немногим имеющимся данным, на каменистых грунтах на глубине до 3 м развивается маловидовой ротаториоценоз с доминированием бделлоидных коловраток *Philodina* spp. Однако плотность населения коловраток достигает 16 тыс. экз./м², а их значимость в общей численности мейобентоса доходит до 27 %. На песчаной литорали сообщество коловраток многовидовое, на одном только участке в районе пади Жилище (бух. Большие Коты) обнаружено 77 видов. Особое значение на этом участке имеют эндемичные виды рода *Notholca* (*N. baicalensis*, *N. rectospina*, *N. intermedia*, которая встречается здесь и летом в отличие от пелагиали). Большое количество байкальских *Notholca* относится к планктобентосу, что необычно для этого пелагического рода. Аналогичная ситуация наблюдается в морях, где ряд видов ассоциирован с макрофитами. В псаммолиторальных сообществах встречается множество сибирских и эндемичных видов семейств *Dicranophoridae*, *Notommatidae* и ряда других, многие из которых еще не описаны. Аналогичные сообщества с доминированием *Notholca kozhovi* складываются и в интерстициали песчаных пляжей. Среди бентосных коловраток отмечены как седиментаторы-микрофаги, так и макрофаги со смешанным питанием и чистые хищники. Они способны использовать разные трофические ресурсы, и их роль в трансформации вещества и энергии в донных сообществах может быть значительна.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. В чем отличие кутикулы нематод и коловраток?
 2. Каковы особенности строения и химического состава челюстного аппарата коловраток? У каких червей еще имеются челюсти в глотке?
 3. Почему коловратки в благоприятный сезон размножаются с помощью партеногенеза и только перед наступлением неблагоприятных условий переходят к перекрестному оплодотворению?
 4. Чем питаются планктонные коловратки и каким способом?
 5. Почему эндемичные и субэндемичные коловратки живут в пелагиали озера в зимне-весенний период?
 6. Каковы примерные размеры коловраток?
-

6.3.12. ПОЛИХЕТЫ, ИЛИ МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ (POLYCHAETA)

В мировой фауне известно около 10 000 видов многощетинковых червей — полихет (*Polychaeta*)³⁸, имеющих весьма разнообразное строение. Но главное их отличие от других кольчатых червей — отсутствие пояса (*clitellum*).

Полихеты — в основном свободноживущие, почти полностью морские кольчатые черви. Голова несет лопасть — простомииум — с рядом щупалец, хвостовой отдел тела слитный и называется пигидием.

Полихеты подразделяются на бродячих (обычно способных свободно ползать или плавать) и сидячих. Последние всю свою жизнь проводят в трубке, выставляя наружу лишь передний конец тела с ловчими и дыхательными щупальцами.

В Байкале на глубинах от 0,8 до 30–80 м (изредка глубже; максимальная отметка по этикеткам 1340 м) обитают полихеты рода *Manayunkia* из семейства Sabellidae (рис. 6.128). Первоначально их описали как 2 разных вида, затем свели в 1, и под одним названием — *Manayunkia baicalensis* — они фигурировали несколько десятилетий. Последняя ревизия [Ситникова и др., 1997] показала, что в Байкале полихет как минимум 3 вида (рис. 6.129), и все они различаются



Рис. 6.128. Внешний вид полихеты рода манаюнкия (*Manayunkia* sp.), сидящей в трубке (фото С.И. Дидоренко).

³⁸ Полихеты, олигохеты, пиявки, а также ракообразные относятся к группе сегментированных животных Articulata. Для полихет характерны: согласованное расчленение тела на исходно равноценные (гомомонные) сегменты или метамеры, сходная анатомия этих сегментов и нервная система в виде двойной цепочки.

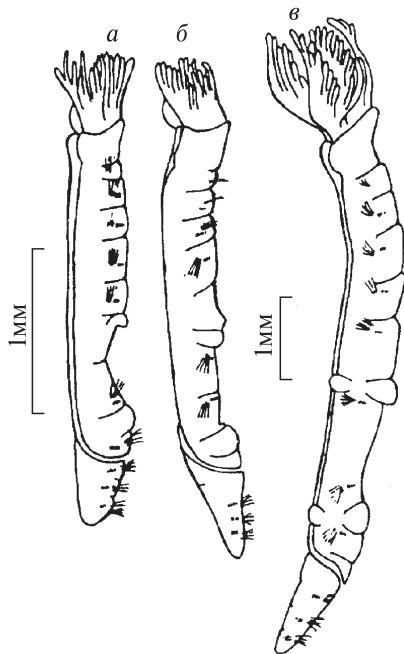


Рис. 6.129. Разные виды байкальских полихет (рис. Т.Я. Ситниковой).
 а — *Manayunkia zenkewitschii*; б — *M. baicalensis*; в — *M. godlewskii*.

морфологически и экологически. «Классический» вид *M. baicalensis* населяет песчаные грунты; вид *M. zenkewitschii* предпочитает каменистые субстраты, встречается в оскулах губок; *M. godlewskii* обитает на илистых грунтах.

Все байкальские полихеты — мелкие сидячие виды. Очень часто они сидят на мягких грунтах плотными группами и улавливаются дночерпателями в огромных количествах. В то же время совсем рядом может не оказаться ни одного экземпляра.

Наружу из трубочки выставляется лофофор — венчик щупалец, служащих как для дыхания, так и для улавливания пищи. В средней части тела между двумя валиками находится выводковая камера: в отличие от морских полихет у байкальских видов развитие прямое, без образования свободноплавающей личинки трохофоры. Из яиц выходят сразу молодые червячки.

Особое значение имеет вопрос о происхождении полихет в Байкале. Ведь они постоянно «дают повод» говорить о морских корнях байкальских организмов.

Ближайшие родственники байкальских видов, принадлежащие к этому же роду, обитают в солоноватых водах, в основном вдоль берегов северных и восточных морей, а также в Каспийском озере-море. *Manayunkia* из Байкала через Ангару добралась до низовьев Енисея, где и живет. Кроме того, представители этого рода (ранее они все определялись как *Manayunkia baicalensis*, но это нуждается в проверке) встречены в оз. Леприндо, а также в водоемах бассейна р. Зeya и Гыда и в водоемах бассейна р. Колыма. Таким образом, манаюнкия выходит за пределы бассейна Байкала, встречается в бассейне Амура и других дальневосточных рек. По-видимому, манаюнкия не возникла в Байкале, а широко обитала на территории Восточной Сибири еще до его формирования. Байкальские виды могут вести свое происхождение из дериватов океана Тетис и иметь соответственно мезолимническое происхождение (см. гл. 7).

Ранее М.М. Кожовым (1942) и А.А. Томиловым (1954) сообщалось об обитании «*Manayunkia baicalensis*» в оз. Орон (бассейн р. Витим). Однако неоднократные экспедиции на это озеро, предпринятые относительно недавно, не выявили там ни одного экземпляра этого животного [Биота..., 2006].

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Каковы основные морфологические черты полихет?
2. Где обитают полихеты?
3. Сколько видов полихет известно в Байкале?
4. Где живут ближайшие родственники байкальских полихет?

6.3.13. МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ, ОЛИГОХЕТЫ (OLIGOSOMAETA)

Малощетинковые черви (олигохеты) — в основном пресноводные и почвенные организмы. Это одна из самых богатых видами групп байкальской фауны и одна из самых массовых в составе зообентоса. Олигохеты — черви с цилиндрическим сегментированным телом, состоящим от 3–5 до нескольких сотен сегментов, снабженных пучками щетинок или голых. Длина тела байкальских видов варьирует от десятых долей миллиметра до 10–15 см (рис. 6.130).

Знания о таксономическом составе олигохет Байкала пополнялись трудами плеяды систематиков — В. Михаэльсена, В.В. Изосимова, Н.Л. Сокольской, О.В. Чекановской, а в последние десятилетия — В.П. Семерного, Л.Н. Снимщиковой, Т.В. Акиншиной. Из озера известны 197 видов и 8 подвидов олигохет, относящиеся к 6 семействам и 41 роду [Семерной, 2004]. Уровень эндемизма превышает 80 % — 165 видов; из них 15 — явно байкальского происхождения, но расселились в р. Ангаре и Ангарских водохранилищах. 17 родов и 1 подрод представлены в Байкале только эндемичными видами. Учитывая, что во всей Палеарктической области насчитывается около 300 видов водных малощетинковых червей, можно считать Байкал крупнейшим центром их эндемичного видообразования.

Кроме того, в составе олигохет традиционно рассматривается обособленная группа с неопределенным положением среди кольчатых червей — семейство Aelosomatidae³⁹. Некоторые исследователи [Семерной, 2004] относят ее к классу полихет (подкласс Arhanoneura). Впрочем, как и олигохеты, элосоматиды населяют пресные водоемы различных типов и в морях почти не известны. В Байкале эта группа мелких червей представлена 4 видами, обитающими в интерстициали и в обрастаниях камней; из них 2 вида — космополиты и 2 — эндемики озера (рис. 6.131).

Нужно отметить, что фауна байкальских олигохет и их распространение изучены недостаточно полно: до сих пор многие виды известны лишь по единичным находкам и в дальнейшем могут быть встречены как в самых различных участках Байкала, так и за его пределами. Их эндемизм можно считать условным. Помимо Байкала, некоторые виды (*Nais bekmanae*, *Haber hubsugulensis*) известны из монгольского оз. Хубсугул. Учитывая направление стока вод из Хубсугула в

³⁹ Эта группа вообще не относится к поясковым кольчатым червям (Clitellata); животные откладывают яйца не в коконах, а поодиночке, однако чаще размножаются бесполом путем.



Рис. 6.130. Олигохета *Naplotaxis gordioides*. Длина тела свыше 10 см (по О.В. Чекановской).

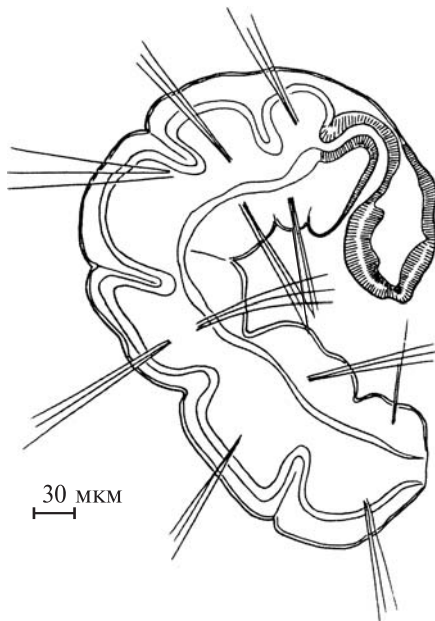


Рис. 6.131. Кольчатый червь *Aeolosoma arenicola* из интерстициали песчаного пляжа на о. Ольхон, общий вид [по: Семерной, 2004].



Рис. 6.132. Олигохета сем. Lumbriculidae. Вид живого червя (фото С.И. Дидоренко).

бассейн Селенги и далее в Байкал, можно допустить, что они произошли в Хубсугуле. Однако недавно вид *Nais bekmanaе* был обнаружен в роднике в бассейне р. Олха (приток Иркуты), что позволяет предположить возможность миграций червей по интерстициальным водам против течения рек.

Водоёмы и водотоки бассейна Байкала населены космополитными и палеарктическими видами, редко проникающими в открытые участки, но заходящими в прибрежно-соро-

вую зону озера (трубочник *Tubifex tubifex*).

Большой зоогеографический интерес представляет обнаружение в ряде участков Байкала вида *Rhyacodrilus stephensoni*, ранее известного только из горных озёр Тибета. Л.Н. Снимщикова и Т.В. Акиншина считают, что данный вид является одним из немногих древнейших (возможно, мезозойских) реликтов в составе байкальской фауны, тогда как основная ее часть сформировалась недавно (см. гл. 7).

Реликтовое происхождение, но более позднее по времени (третичный период), имеют в озере представители семейства Lumbriculidae (рис. 6.132). На это указывает разобщенный современный ареал семейства: вне Байкала виды люмбрикулид населяют холодноводные водоёмы (горные озера, ключи) на протяжении от Альп до Японии. В.П. Семерной [2004] также полагает, что хо-

лодолюбивые виды Lumbriculidae и Tubificidae, принадлежавшие к современным родам, могли осваивать древний Байкал уже в палеогене — неогене. Прибрежная фауна олигохет, населяющая верхнюю часть литорали, имеет, по его мнению, недавнее (голоценовое) происхождение, связанное с отступлением ледников. Современная фауна этих семейств имеет в Байкале автохтонный генезис.

Из семейства Tubificidae очень интересен род *Baikalodrilus* («панцирные олигохеты»), насчитывающий в Байкале 25 эндемичных видов и подвидов. Это черви оригинального внешнего облика (рис. 6.133); их тело покрыто кутикулярным панцирем либо эпидермальными сосочками. Яйцевые коконы этих животных (скорее всего, вида *B. inflatus*) в 60-х гг. прошлого века были ошибочно описаны как «байкальские» фораминиферы. Вне Байкала представители рода отмечены в Ангарских водохранилищах и в оз. Таймыр⁴⁰. Недавно И.А. Кайгородова сообщила о находке *Baikalodrilus inflatus* в ледниково-тектоническом оз. Орон в бассейне р. Витим.

Олигохеты населяют все глубины Байкала, начиная встречаться уже в интерстициали береговых пляжей. В полосе прибоя массовыми видами являются *Mesenchytraeus bungei* и *Propappus volki*. Скопления первого вида, хорошо различимые невооруженным глазом, можно обнаружить, поднимая валуны и гальку в зоне прибоя с подстилающего их песка. Второй вид предпочитает песчано-гравийные грунты.

В абиссальной зоне олигохеты выходят на первое место по количественному обилию в макрозообентосе или доминируют совместно с амфиподами. В то же время абиссаль Байкала не имеет специфичной для нее фауны олигохет; почти все виды, встречающиеся глубже 250 м, являются эврибатными. На ма-

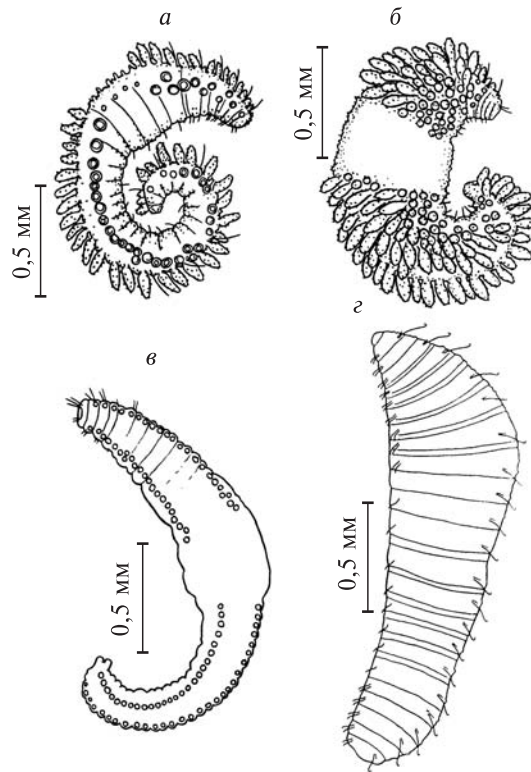


Рис. 6.133. Панцирные олигохеты — представители рода *Baikalodrilus* (по Л.Н. Снимщиковой и Т. Тимму).

a — *B. cristatus*; *б* — *B. digitatus*; *в* — *B. werestschagini*; *г* — *B. phreodriloides*.

⁴⁰ Находка в этом озере явно реликтовая; подобно амфиподам рода *Eulimnogammarus*, она может быть связана с существовавшим прежде стоком из Байкала в бассейн Лены (см. гл. 4).

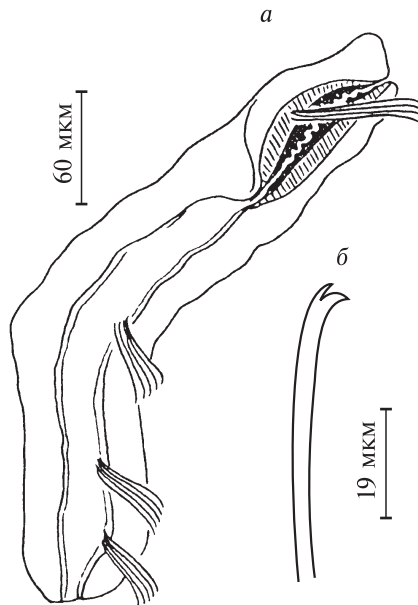


Рис. 6.134. Хищная олигохета *Chaetogaster crocodilus*, эндемик Байкала.
а — общий вид червя; б — строение щетинки [по: Семерной, 2004].

лых глубинах пока не встречены лишь *Nais abissalis*, *Lamprodrilus bythius*, *L. inflatus*.

Большинство олигохет являются детритофагами. Их экологическая роль аналогична роли дождевых червей в почве: олигохеты могут проникать в толщу грунта на 10–25 см, способствуя деструкции и минерализации органических веществ, их более полному окислению, улучшению кислородного режима в верхних слоях донных осадков. Стенки ходов червей в плотных слоях донных отложений инкрустируются минеральными веществами (вивианит и др.), и ходы в результате могут сохраняться в ископаемом состоянии. Олигохеты встречаются не только в окисленном, но и в восстановленном слое донных отложений, в связи с чем можно предполагать наличие у них анаэробного метаболизма.

Часть байкальских видов — хищники, некоторые из них — очень мелкие, например представители рода *Chaetogaster*. Они обладают мощной мускулистой глоткой; у вида *Ch. crocodilus* полость глотки даже снабжена хитиноидной зубчатой выстилкой (рис. 6.134). Мощная мускулистая глотка свойственна и части видов рода *Amphichaeta* (рис. 6.135), которые сами по себе очень мелкие (длина тела 0,6–5,0 мм). У крупного хищного вида *Agriodrilus vermivorus* глотка и пище-



Рис. 6.135. Олигохета *Amphichaeta magna*, эндемик Байкала. Общий вид червя [по: Семерной, 2004].

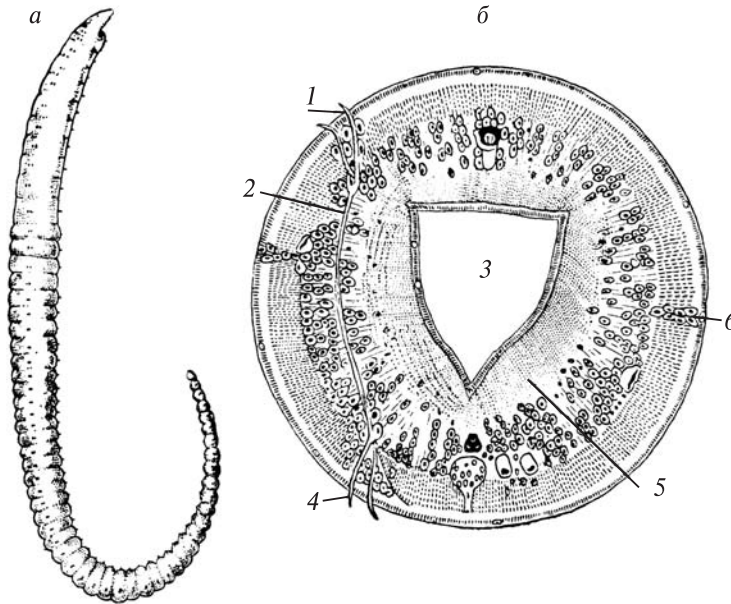


Рис. 6.136. Хищная олигохета *Agriodrilus vermivorus*, эндемик Байкала.

a — червь целиком (длина тела более 8 см); *б* — поперечный разрез в области пищевода: 1 — спинные щетинки, 2 — мышца, соединяющая спинные и брюшные щетинки, 3 — пищевод, 4 — брюшные щетинки, 5 — утолщенный перитонеальный эпителий, 6 — боковая линия [по: Михаэльсен, 1926].

вод слиты в общий отдел, выстланный кутикулой и также имеющий мощную мускулатуру (рис. 6.136). Этот червь способен заглатывать целиком мелких олигохет; его видовое название в переводе с латинского — «червеед».

Сами олигохеты служат одним из основных компонентов в питании байкальских рыб, амфипод, турбеллярий, пиявок. В пробах зообентоса из оз. Байкал многие олигохеты представлены лишь фрагментами, причем, по наблюдению В.П. Семерного, у видов родов *Rhyacodrilus*, *Isochaetides*, *Tubifex* и *Stylodrilus* резко преобладают передние концы тела. Это можно объяснить тем, что задние концы, оставляемые червями над поверхностью грунта для дыхания, поедаются хищниками. По мнению этого автора, пресс хищников играл одну из ведущих ролей в формировании эндемичной фауны байкальских олигохет, ограничивая проникновение в озеро палеарктических форм и стимулируя возникновение видов, обитающих в толще грунта, а также карликовых, способных укрываться между его частицами.

6.3.14. ПИЯВКИ (HIRUDINEA)

Пиявки — класс беспозвоночных животных, относящихся к типу кольчатых червей Annelida. В мировой фауне известно около 300 видов пиявок, 1/5 часть которых живут в солоноватых и морских водоемах. Питаются кровью

животных; часть видов — хищники, поедающие беспозвоночных. Размер тела в среднем составляет от нескольких миллиметров до 15 см. Все пиявки (кроме *Acanthobdella*) имеют переднюю и заднюю присоски в виде мускулистых железистых прикрепительных дисков. Для пиявок характерен особый способ передвижения «пиявочный шаг»: передняя и задняя присоски попеременно приподнимаются и прикрепляются, в то время как все тело при помощи сокращения кольцевой мускулатуры вытягивается и потом сильно укорачивается в результате сокращения продольной мускулатуры (рис. 6.137, 6.138).

Тело пиявок разделено на сегменты, или сомиты, число которых постоянно и равно 34 (только у *Acanthobdella peledina* их 30). В каждом сомите выделяют кольца, число которых имеет диагностическое значение при видовой идентификации. Пиявки — гермафродиты. Развитие происходит в коконе на дне водоема или на водной растительности.

В Байкале отмечено 18 видов пиявок, 7 из которых — эндемичные. Они относятся к подклассам Hirudiniones и Archihirudinea. Большинство из них являются

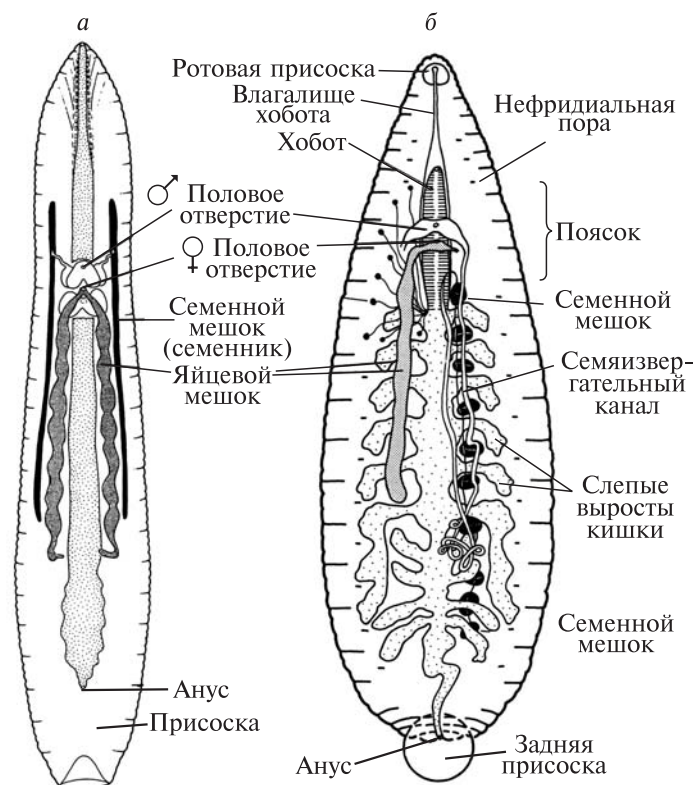


Рис. 6.137. Пищеварительная и половая системы пиявки.

a — *Acanthobdella peledina* (*Acanthobdellida*) [по: Purschke, Westheide, Rohde и Brinkhurst, 1993];
б — *Clossiphonia complanata* (*Euhirudinea*, *Rhynchobdelliformes*) [по: Harding и Moore 1927].

представителями отрядов Rhynchobdellea (17) и Acanthobdellea (1). Все они — паразиты беспозвоночных, рыб и птиц [Русинек, 2004] (рис. 6.139).

Паразитические пиявки рыб оз. Байкал представлены 11 видами (*Hemiclepsis marginata*, *Paratorix baicalensis*, *Baicaloclepsis grubei*, *Baicallobdella torquata*, *B. cottidarum*, *Codonobdella truncata*, *Baicabdella zelenskiji*, *Acipenseroxbdella volgensis*, *Cystobranchus mammilatus*, *Pescicola geometra*, *Acanthobdella peledina*). Все они являются паразитами не только рыб, но и некоторых беспозвоночных, например гаммарид и моллюсков. Велика их роль как переносчиков заболеваний рыб. Так, известно, что посредством пиявок между рыбами осуществляется перенос одноклеточных паразитов из рода *Tripanosoma* (см. 6.3.1).

Из названных представителей пиявок особый научный интерес представляет *Acanthobdella peledina*, относящаяся к так называемым древним (шетинконосным) пиявкам. В курсах зоологии ее обычно представляли как некий «промежуточный этап» между олигохетами и настоящими пиявками. В Байкальском регионе акантобделла населяет только холодноводные горные олиготрофные водоемы, являясь специфичным паразитом сиговых, лососевых и хариусовых рыб. Имеется лишь несколько мест обнаружения этого животного в регионе. По своему происхождению — это явный арктический реликт (см. 6.8.2). Ввиду особой научной ценности этого животного, оно было включено в Красные книги Республики Бурятия [2005] и Иркутской области [2010], а также предложено к занесению в Красный список Международного союза охраны природы.

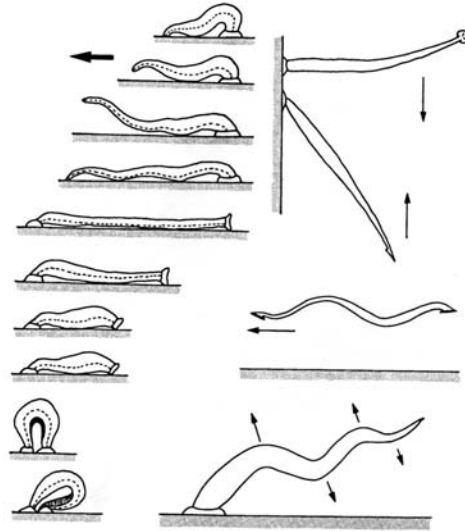


Рис. 6.138. Движение пиявки.



Рис. 6.139. Байкальские пиявки *Baicalobdella cottidarum* (а), *Codonobdella truncata* (б).

6.3.15. СКРЕБНИ (ACANTHOCEPHALES)

Скребни принадлежат к типу Acanthocephales. Это исключительно паразитические организмы, в половозрелом состоянии обитающие в кишечнике позвоночных животных (водных и наземных). Промежуточными хозяевами являются ракообразные: Amphipoda, Copepoda, Isopoda, Ostracoda (рис. 6.140). Часто в их жизненном цикле участвуют резервуарные (или паратенические) хозяева, в которых паразит накапливается, но не развивается. В мировой фауне известно около 1100 видов. Размеры скребней варьируют от 2 мм до 70 см;

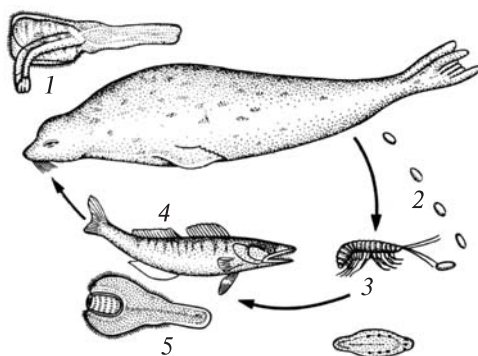


Рис. 6.140. Схема жизненного цикла скребни *Corynosoma strumosum* [Гинецинская, Добровольский, 1978].

1 — половозрелый скребень в кишечнике тюленя; 2 — яйца во внешней среде; 3 — промежуточный хозяин *Monoporeia affinis*; 4 — резервуарный хозяин — рыба; 5 — инцистированная акантелла.

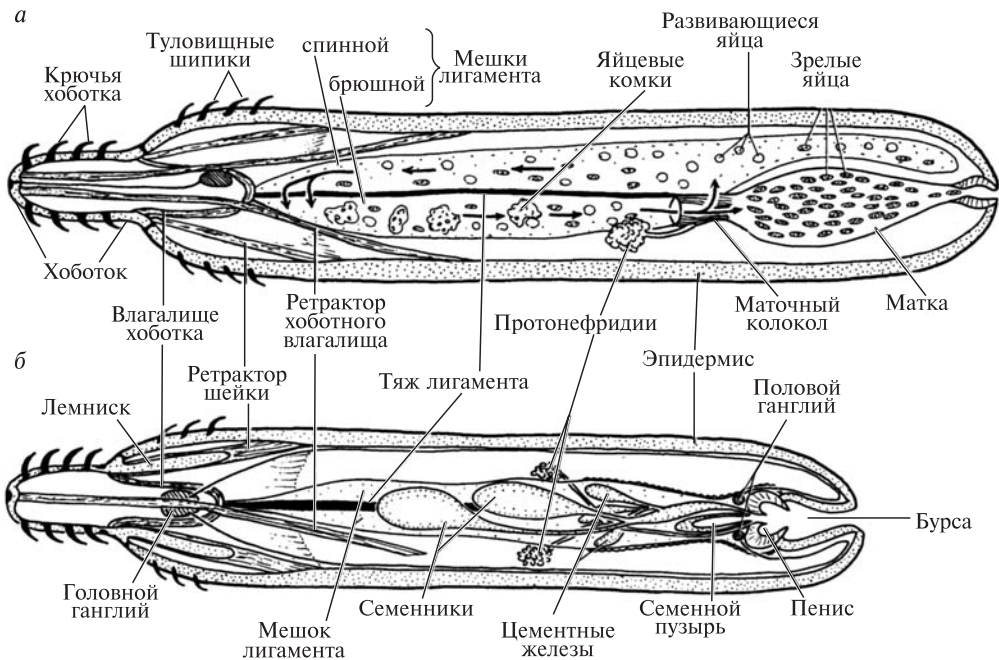


Рис. 6.141. Схема строения скребня [Зоология..., 2008].
а — самка; б — самец.

обычный размер не превышает нескольких сантиметров; самки всегда крупнее самцов. В последнее время скребней стали использовать в качестве индикаторов для определения свинца в воде: скребни накапливают свинец гораздо интенсивнее, чем их хозяева — рыбы.

Тело скребней разделено на хоботок, шейку и туловище. Хоботок способен втягиваться в тело и выдвигаться вперед. Он несет крючья, служащие для закрепления в стенке кишечника хозяина (отсюда происходит латинское название группы — буквально «колючеголовые»). Пищеварительная система отсутствует, и питание осуществляется осмотически (рис. 6.141).

Скребни рыб оз. Байкал представлены 7 видами с 1 эндемичным подвигом. *Echinorhynchus salmonis baicalensis*

отмечен у рогатковидных рыб, сига, омуля, щуки, окуня [Догель, Боголепова, 1957; Балданова, Пронин, 2001] (рис. 6.142).

Большинство видов скребней являются специфичными паразитами рыб отряда Salmoniformes (лососевидные), и только *Neoechinorhynchus rutili* специфичен для рыб семейства Cyprinidae, а *Echinorhynchus borealis* — паразит широкого круга рыб (Cyprinidae, Coregonidae, Siluridae — карповые, сиговые, сомовые и др.).

Промежуточными хозяевами голарктического вида *Neoechinorhynchus rutili* являются рачки Ostracoda [Schmidt, 1985], но в Байкале их видовой состав пока не установлен.

Промежуточными хозяевами палеарктического скребня *Echinorhynchus borealis* являются гаммариды: *Micruropus possolskii*, *M. ciliodorsalis*, *Gmelinoides fasciatus*, *Eulimnogammarus verrucosus*, *E. cyanoides*, *Pallasea cancelloides*, *P. cancellus*, *Acanthogammarus victorii*. Скребни *Echinorhynchus salmonis* распространены в Голарктике и отмечены у широкого круга рыб; к промежуточным хозяевам этих паразитов относятся следующие виды гаммарид: *Micruropus possolskii*, *M. ciliodorsalis*, *Gmelinoides fasciatus*, *Eulimnogammarus cyanoides*. *Echinorhynchus truttae* широко распространен у лососевидных рыб (*Coregonus* — сиг, *Salvelinus* — арктический голец, *Thymallus* — хариус). В Байкале его промежуточный хозяин — *Micruropus possolskii* [Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001].

Скребни вызывают заболевания рыб, называемые акантоцефалезами. Половозрелые черви, локализуясь в кишечнике и пилорических придатках рыб, причиняют им значительный ущерб. Глубоко внедряясь в стенку кишечника,

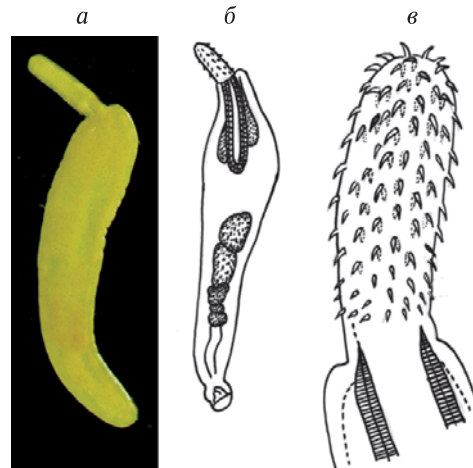


Рис. 6.142. Скребни оз. Байкал.

a — *Echinorhynchus borealis* — паразит кишечника многих видов рыб; *б, в* — *E. salmonis* — паразит кишечника лососевидных рыб: *б* — общий вид, *в* — передний конец тела.

скребни вызывают его воспаление, которое в некоторых случаях приводит к прободениям. Деформация стенки кишечника, геморрагии, острая анемия являются обычными последствиями заражения рыб скребнями.

6.3.16. ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (COPEPODA)

К веслоногим ракообразным относятся каланиды, циклопы и гарпактициды. Большое морфологическое и экологическое разнообразие веслоногих связано с тем, что одни из них освоили пелагиаль, другие — бенталь и интерстициаль морских и пресных вод. Однако у всех таксонов, входящих в группу веслоногих, имеется ряд сходных черт в строении: один науплиальный глазок, плавательные ноги построены по одному типу; в постэмбриональном развитии они проходят сложный метаморфоз, в течение которого развиваются шесть несегментированных стадий (науплиусы) и шесть сегментированных (копеподиты). Шестая копеподитная стадия — это половозрелые особи, которые не линяют и не растут; чаще всего по ним определяют видовую принадлежность организма. Систематика и филогения этой группы разработаны еще недостаточно. Нет общепринятой системы свободноживущих веслоногих. Одни авторы считают эту группу самостоятельным классом Copepoda; другие относят их к классу ракообразных — Crustacea — в качестве отряда Copepoda; третьи — к классу Maxillopoda.

6.3.16.1. Каланиды (Calaniformes, или Calanoida)

Каланиды — исключительно планктонные веслоногие рачки. Известно около 1200 морских и 420 пресноводных видов каланид. Размеры их колеблются от 0,7 до 5–6 мм. Тело состоит из ясно разграниченных отделов:

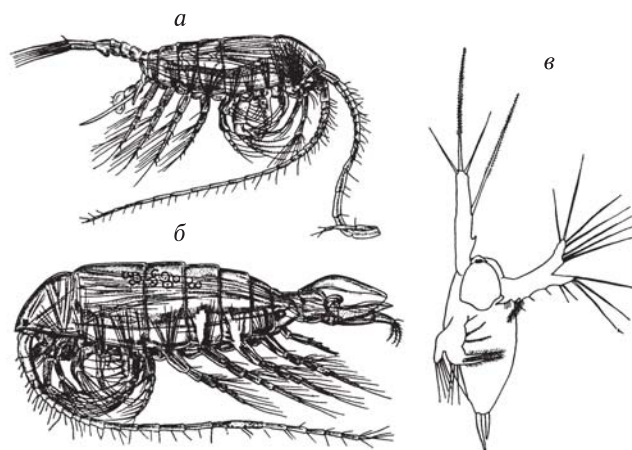


Рис. 6.143. *Epischura baicalensis*.

a — самец (по Г. Сарсу); *б* — самка (по Г. Сарсу); *в* — науплиус (по Э.Л. Афанасьевой) [Кожов, 1962].

большой головогруди (цефалоторакс) и укороченного узкого брюшка (абдомен). Антеннулы очень длинные, иногда превосходят длину тела рачка, вторые антенны короткие, двуветвистые. Четыре пары грудных ног — двуветвистые, с большим количеством щетинок, пятая пара — рудиментарная. Яйцевой мешок один. Строение антеннул и пятой пары ног является важным таксономическим признаком.

В оз. Байкал обнаружены 6 видов, 5 родов и

2 семейства Calaniformes, из них 5 видов имеют широкое распространение в Палеарктике. Из широко распространенных видов заметную в зоопланктоне Байкала роль играют только *Heteroscope appendiculata* и *Eudiaptomus graciloides*. Они развиваются в основном в позднелетнее и раннеосеннее время в прибрежно-соровой зоне (например, в заливах Малого моря); в открытой пелагиали озера они малочисленны. Остальные палеарктические виды (представители родов *Neurodiaptomus*, *Acanthodiaptomus*) редки даже в хорошо прогреваемых заливах Байкала.

Однако ведущая роль в пелагиали озера принадлежит рачку *Epischura baicalensis* (рис. 6.143, 6.144). Традиционно он считается эндемиком Байкала. Тем не менее с водами озера через Ангару он попадает в Иркутское, Братское и Усть-Илимское водохранилища. Как отметили О.М. Кожова и Н.И. Башарова (1984), эпишура в глубокой приплотинной части Братского водохранилища успешно размножается, и ее популяция там постоянно увеличивается.



Рис. 6.144. *Epischura baicalensis* (фото С.И. Дидоренко).

В пелагиали Байкала эпишура живет круглый год и населяет всю толщу воды, составляя до 80 % численности и 70 % биомассы зоопланктона. Основная зона обитания рачка — верхний 250-метровый слой воды. Это зона, где рачок совершает сезонные и суточные вертикальные миграции. Суточные миграции заключаются в ежедневном ночном подъеме скоплений эпишуры в верхний 5-метровый слой воды и утреннем опускании вглубь (в летне-осенний период — в зону температурного скачка). В зимнее время значительная часть популяции эпишуры находится глубже 250 м (около 40 % общей численности). В случае массового развития подо льдом водорослей рода *Aulacoseira* (высокопродуктивные по фитопланктону годы) рачок избегает обильных скоплений фитопланктона. В то же время его науплиусы могут в массе присутствовать в капиллярах весеннего разрушающегося льда и входить в состав ледового криофильного комплекса. Отмечены интересные факты массового присутствия эпишуры в дневное время прямо у уреза воды Байкала: в марте в месте выхода Котельниковского термального источника на литорали озера и в июле в бух. Большие Коты (очевидно, после штормового сгона поверхностного слоя воды). Когда наступает период весенней (июнь) и осенней (октябрь) гомотермии, эпишура распределяется почти равномерно по всей водной толще [Афанасьева, 1977].

В прибрежно-соровой зоне Байкала эпишура обитает только в зимне-весенний период. С повышением температуры воды до 10 °С она исчезает из закрытых заливов и соров.

В течение года эпишура дает два поколения: зимне-весеннее и летнее, каждое из которых живет до года. Развитие особей летнего поколения приходится на холодный период года; они дольше проходят метаморфоз и имеют несколько более мелкие размеры, чем рачки зимне-весеннего поколения. В разные сезоны в планктоне оз. Байкал обнаруживаются все возрастные группы эпишуры; очевидно, это обусловлено двумя упомянутыми поколениями и порционным выбросом яиц самками (по 7–60 яиц в яйцевом мешке). Абсолютная плодовитость самок составляет в среднем 200 яиц. Их яйцевые мешки легко разрушаются, и яйца с развивающимися эмбрионами свободно плавают в воде.

С эпишурой байкальской связан упорно циркулирующий околонуточный миф о том, что она «очищает» байкальскую воду и является едва ли не ведущей причиной ее высокого качества. Эпишура — действительно фильтратор по типу питания, ее ротовые придатки имеют сложно организованный фильтрующий аппарат из оперенных щетинок (рис. 6.145). Однако питается эпишура в основном планктонными водорослями и микроорганизмами, что неоднократно установлено исследованиями со световым и электронным микроскопами [Кожова, 1953; Зайцев, 1993; Стом и др., 1993]. В ходе экспериментов выявлено, что несъедобные частицы (диспергированная в воде тушь) ею отвергаются. Как установила Е.Ю. Наумова [Наумова и др., 2001], фильтровальный аппарат рачка настолько совершенен, что позволяет извлекать даже пикопланктонные водоросли и цианобактерии, видимые лишь под электронным микроскопом. Говорить об «очистке» байкальской воды эпишурой можно лишь в том смысле, что она, поедая часть фито- и бактериопланктона, делает воду более прозрачной.

Эпишура играет большую роль в круговороте вещества и энергии в Байкале. За год она использует около 30 % первичной продукции озера, а сама составляет основу пищи омуля, бычка-желтокрылки, молоди голомянок, макрогектопуса. Темп продукционного процесса эпишуры в пелагиали озера очень высокий. Так, по данным Э.Л. Афанасьевой [1995], ее годовая продукция в слое воды 250 м в 1961–1993 гг. составляла около 6 млн т. Планктонные рыбы и хищные беспозвоночные используют в пищу до 1,1 млн т эпишуры в год, или 28 % ее годовой продукции. Эти данные свидетельствуют о напряженных трофических отношениях в водной толще Байкала.

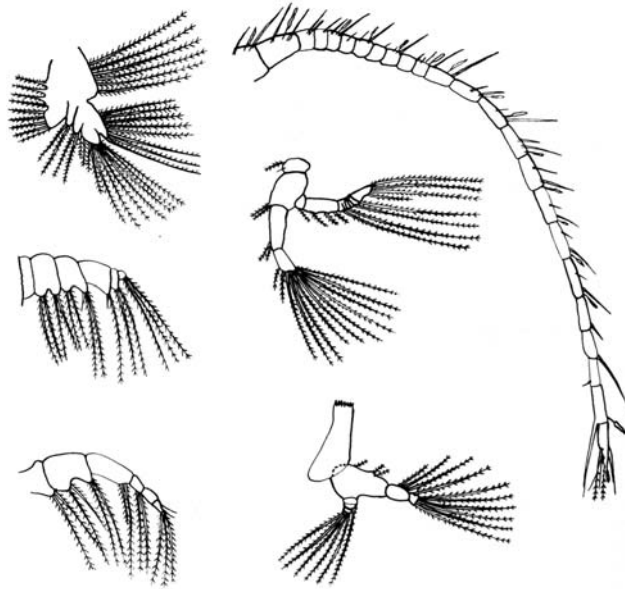


Рис. 6.145. Ротовые конечности *Epischura baicalensis* (по Э.Л. Афанасьевой, М.М. Подтяжкиной).

В целом род *Epischura* имеет азиатское и североамериканское распространение. Первоначально он описан из Великих американских озер (вид *Epischura lacustris*). В дальнейшем был найден на Дальнем Востоке (в России и Китае) — в оз. Ханка и других мелководных озерах бассейна р. Амур, где виды *Epischura* (*E. chankensis*, *E. smirnovi*, *E. udylenis*) играют доминирующую роль в зоопланктоне. В настоящее время известны 4 азиатских вида этого рода (от Байкала до Дальнего Востока) и 4 североамериканских. Часть из них (*E. baicalensis*, *E. lacustris*, отчасти *E. nevadensis*) населяет только холодные глубоководные озера; другая часть (дальневосточные виды; из американских — *E. massachusettsensis*) встречается в озерах мелководных и хорошо прогреваемых. По данным И.В. Арова, точно не определенный вид *Epischura* встречен в одном из термальных источников Монголии. Описанное распространение рода позволяет предполагать, что его расселение происходило во время понижения уровня океана и существования Берингии — сухопутного «моста» между Азией и Северной Америкой.

6.3.16.2. Циклопы (Cyclopoida)

Рачки имеют длину тела 0,3–2,0 мм, иногда до 8,0 мм. Антеннулы, голова и грудь у них значительно короче, чем у каланид. Отложенные самкой яйца склеиваются в 2 яйцевых мешка. Циклопы живут в морях и в пресных водах, в которых известно свыше 250 видов.

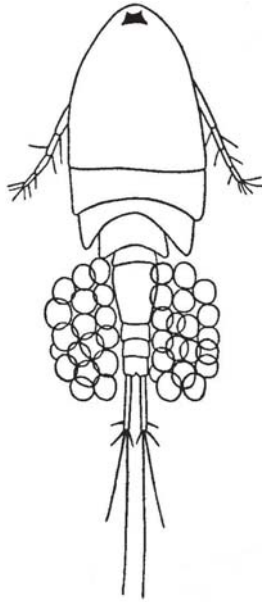


Рис. 6.146. Донный циклоп *Acanthocyclops konstantini* (по Г.Ф. Мазеповой).

В Байкале известно 43 вида и подвида циклопов, 8 родов, 1 семейство и 2 подсемейства; из них 20 видов и 4 подвида — эндемики [Мазепова, 1978]. Большая часть циклопов — обитатели дна и придонного слоя воды, а также зарослей макрофитов. Это в основном хищники, их добыча — мелкие беспозвоночные животные. Вместе с тем имеются и растительноядные виды. Наиболее разнообразным и богатым эндемичным родом является *Acanthocyclops* (17 видов и подвигов, или 80 %). Эндемичные виды живут в основном в открытых районах Байкала. Палеарктических видов и подвигов в озере отмечено 19 (43 % всей фауны циклопов). Они живут в сорах, заливах; в открытом Байкале встречаются редко, в основном летом.

Донные циклопы встречаются в Байкале начиная с уреза воды и до максимальных глубин. Наибольшее разнообразие и обилие наблюдается в литорали и сублиторали до глубины 50 м. В этом интервале глубин встречаются все известные виды; с нарастанием глубины до 400–500 м разнообразие резко снижается до 5–6 видов. В абиссальной зоне постоянно встречается нектобентический вид *Acanthocyclops talievi*. Одни виды являются обитателями твердых грунтов, например *Acanthocyclops konstantini* — массовый вид на камнях литорали (рис. 6.146). Другие виды предпочитают песчаные грунты разной степени заиления, а также илистые грунты. Наконец, на губках родов *Lubomirskia* и *Baicalospongia* живет специфический вид *Acanthocyclops spongicola*.

В верхнем слое пелагиали открытого Байкала (до глубины 50 м) круглогодично обитает *Cyclops kolensis*; он также повсеместно встречается в прибрежно-соровой зоне озера. Вид принадлежит к байкало-сибирскому комплексу, поскольку встречается и в других водоемах на большей части Палеарктики. Однако не все исследователи уверены в том, что байкальские и палеарктические особи принадлежат к одному виду. Максимум развития *C. kolensis* в Байкале приходится на август — октябрь. В разные годы его доля в общей биомассе зоопланктона составляет от 25 до 80–90 %. Некоторые авторы полагали, что развитие этого циклопа в поверхностных слоях водной толщи в период их максимального прогрева свидетельствует об его сравнительной термофильности. Однако в водоемах вне Байкала *C. kolensis* обычно развивается в зимнее время года и исчезает летом. В прибрежно-соровой зоне Байкала наблюдается то же самое: в период максимального прогрева воды *Cyclops kolensis* выпадает из состава зоопланктона [Мазепова, 1995]. По мнению известного специалиста по планктонным ракообразным В.М. Рылова [1948], вселение вида в Байкал произошло в ледниковое время.

Биология *Cyclops kolensis* — размножение, индивидуальное развитие, распределение по озеру, вертикальные миграции, количественная и годовая дина-

мика — хорошо изучена Г.Ф. Мазеповой [1963]. По пикам численности взрослых самок выявлено три поколения. Зимой и весной численность взрослых рачков и копеподитных стадий незначительная. Первый максимум наступает в мае — июне; к этому периоду созревают рачки первой генерации. Второй подъем численности охватывает период с июня по октябрь — это особи второй и третьей генераций, созревание которых происходит в августе и в конце сентября — начале октября, а также потомство первой генерации, которое к этому времени становится взрослым. Рост науплиусов зимой протекает медленно. Продолжительность жизни рачков (у самок) 4–7 мес, средняя суммарная плодовитость — 350 яиц. Наибольшая биомасса циклопов отмечается в открытом Байкале в июне, затем в августе — октябре. В наиболее урожайные годы она достигала 36–37 г/м² в слое 0–250 м.

Способ питания пелагических циклопов — активный. Пищей науплиусов и рачков первых копеподитных стадий являются инфузории, бактерии. Позднее *C. kolensis* переходит на более крупную пищу — это науплиусы и копеподиты эпишуры, диатомовые водоросли. Замечено, что в урожайные годы с массовым размножением диатомей *Aulacoseira* резко вырастает численность и биомасса *C. kolensis*, однако это происходит не в марте — апреле, а в августе [Евстафьев и др., 2010]. По-видимому, всплески численности циклопов связаны также с массовым размножением инфузорий — жертв рачка, ассоциированных с планктонными водорослями.

Помимо этого вида, в теплый период года в пелагиали прибрежно-соровой зоны Байкала высокой численности могут достигать космополитные виды циклопов: *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti* и *M. crassus*.

Циклопы служат пищей для многих планктонных и бентосных рыб и беспозвоночных животных. Нужно отметить также важную роль циклопов в распространении некоторых паразитарных болезней. Вне Байкала они являются промежуточными хозяевами такого опасного паразита человека, как широкий лентец (в регионах, где имеется этот вид), процеркоиды которого развиваются в теле рачка. В Байкале циклопы также вовлечены в паразитарные системы и являются первыми промежуточными хозяевами патогенного для человека вида — чаечного лентеца — *Diphyllobothrium dendriticum*.

6.3.16.3. Паразитические веслоногие ракообразные

Паразитические ракообразные Байкала (за исключением паразитических амфипод) представлены 17 видами и 1 подвидом, в том числе 2 эндемичными видами и 1 подвидом [Пронин и др., 2004; Русинек, 2007].

Видовой состав паразитических ракообразных и их хозяев из оз. Байкал

Вид паразита	Хозяева
<i>Ergasilus briani</i>	Щука, плотва, елец, язь, обыкновенный карась, обыкновенный голянь
<i>E. sieboldi</i>	Омуль, хариус, щука, язь, елец, плотва, обыкновенный карась, амурский сазан, амурский сом, налим, окунь
<i>Paraergasilus rylovi</i>	Сибирский осетр, щука, язь, елец, обыкновенный карась, налим, окунь

Вид паразита	Хозяева
<i>Achteres percarum</i>	Окунь
<i>Tracheliastes polycolpus</i>	Елец, плотва
<i>Basanisthes briani</i>	Ленок
<i>B. woskoboynikovi</i>	Таймень
<i>Salmincola thymalli</i>	Сибирский хариус
<i>S. extumescens</i>	Омуль, сиг
<i>S. extensus</i>	» »
<i>S. strigatus</i>	»
<i>S. cottidarum</i>	Бычки-подкаменщики: песчаная, каменная, большеголовая, красная, шершавая, плоская, желтокрылая широколобки, большая и малая голомянки
<i>S. salmonus</i>	Таймень
<i>S. lotae</i>	Налим
<i>Coregonicola baicalensis</i>	Плоская широколобка
<i>Lerneia elegans</i>	Щука, окунь, плотва, серебряный карась
<i>Caligus lacustris</i>	Амурский сазан



Рис. 6.147. Паразитические ракообразные рыб Байкала. а — *Salmincola thymalli* на жабрах хариуса; б — *Salmincola extumescens* в жаберной полости байкальского омуля; в — *Basanisthes briani* на жаберной крышке ленка.

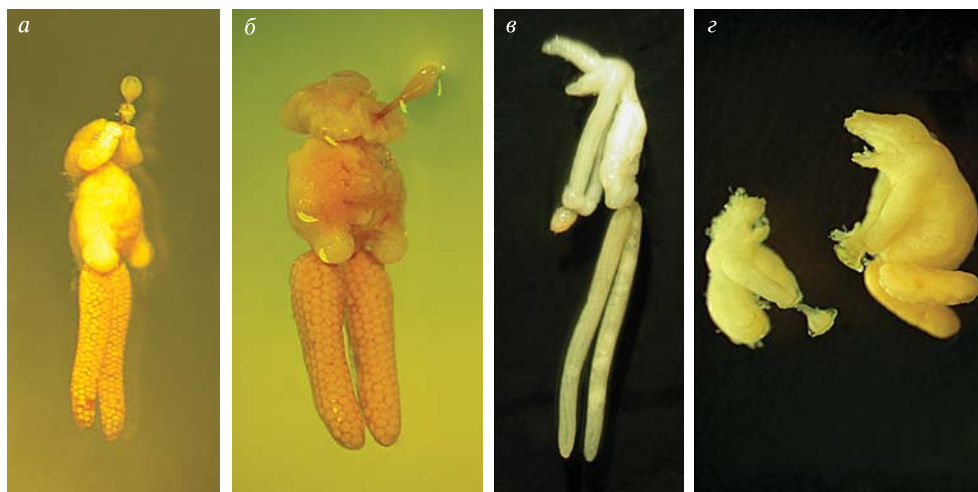


Рис. 6.148. Паразитические ракообразные рыб Байкала. а — *Basanisthes briani* — паразит ленка; б — *Basanisthes woskoboynikovi* — паразит тайменя; в — *Tracheliastes polycolpus* с ельца; г — *Salmincola cottidarum* — паразит рогатковидных рыб.

Они прикрепляются к жабрам, часто встречаются на внутренней стороне жаберной крышки, плавниках и коже, в носовых ямках рыб (рис. 6.147, 6.148). Паразитические ракообразные отличаются от свободноживущих тем, что у них редуцируются членики и их тело представляет собой по форме нерасчлененный мешок или имеет червеобразную и грушевидную форму.

Размножение половое: развитие идет с метаморфозом, членистоногие раздельнополые и у них имеет место половой диморфизм (самки отличаются от самцов).

Для эндемичных видов хозяев характерны эндемичные виды веслоногих [Бурдуковская, 2006].

Здоровью человека они не представляют опасности, а у рыб могут вызывать такие заболевания, как эргазилез, лернеоз (возбудители — рачки *Ergasilus sieboldi* и *E. briani*, *Lernaea cyprinacea*) и др. (рис. 6.149).

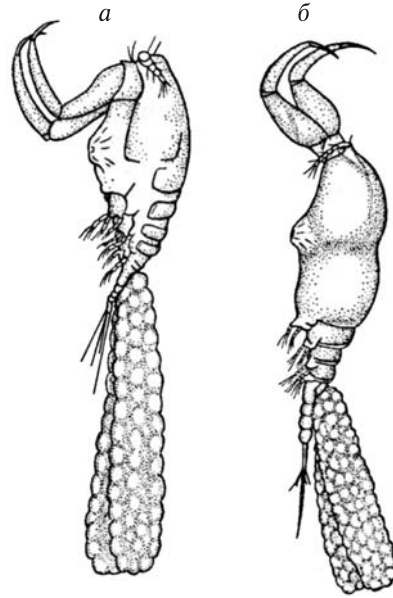


Рис. 6.149. Самки паразитических рачков *Ergasilus sieboldi* (а) и *Er. briani* (б) с яйцевыми мешками.

6.3.16.4. Гарпактициды (Harpacticoida)

Гарпактициды — представители еще одного отряда в составе подкласса Соперода (веслоногие рачки), класса Maxillopoda, типа Arthropoda. Известно несколько тысяч видов гарпактицид, широко распространенных в морях, пресных водах различного типа и в подземных водоемах. Это свободноживущие мейобентосные животные размером 0,4–1,0 мм. В их систематике большое значение имеют строение и вооружение конечностей, фуркальных ветвей, генитального сегмента.

Как и эпишура, в постэмбриональном развитии гарпактициды проходят сложное преобразование (метаморфоз), в процессе которого личинка (сначала науплий, затем копеподит), неоднократно линяя, приобретает черты взрослого рачка. Половозрелые особи не линяют.

В настоящее время для Байкала, включая его прибрежно-соровые участки, известно 89 видов и подвидов гарпактицид из 11 родов и 3 семейств [Окунева, 1989; Аннотированный список..., 2001]. В открытых районах Байкала гарпактициды выделяются среди фауны других водоемов исключительным богатством видов. В них обитает 70 видов и 1 подвид эндемичных гарпактицид, относящиеся к 2 семействам, 8 родам. Из них 1 род и 4 подрода эндемичны; остальные 17 видов и разновидностей — палеарктические, в распространении ограничены прибрежно-соровыми участками; известен также 1 вид — космополит.

Наибольшим видовым разнообразием характеризуется семейство Canthocamptidae, объединяющее 9 родов. Очень богата и оригинальна фауна родов *Bryocamptus* (25 видов) и *Moraria* (30 видов) (рис. 6.150). При этом только в эндемичном подроде *Baicalomoraria* отмечается 26 эндемичных видов. Остальные роды в семействе включают от 1 до 8 видов. Эндемичным для Байкала является род *Morariopsis*, включающий 3 вида.

Байкальские гарпактициды сем. Canthocamptidae в озере вошли в состав очага интенсивного эндемичного видообразования. Большое видовое разнообразие родов *Moraria* и *Bryocamptus* связано с тем, что в Байкале предки современных видов получили широкую возможность освоения различных биотопов. Кроме того, гарпактициды озера имеют родство с фауной примитивных форм Северной Америки, Восточной Азии, например *Attheyella* (*Ryloviella*) *baicalensis*, *Bryocamptus incertus*, а также подроды *Brehmiella*, *Moraria*, *Limocamptus*.

Из семейства Harpacticidae в Байкале обитает лишь один вид — *Harpacticella inopinata* (рис. 6.151). Она заселила все районы озера: заливы, Малое Море, бухты, соры, обитает в реках Ангара и Енисей, в Иркутском и Братском водохранилищах. Вид живет на каменистых грунтах с макрофитами (на которых бывает очень обилен), на песчаных и илистых грунтах от уреза воды до 20 м; в незначительном количестве обнаруживается и на глубинах до 260 м, в ночное время может совершать суточные вертикальные миграции в пелагиаль.

Пресноводные виды семейства Harpacticidae (род *Harpacticella*) живут далеко друг от друга: в Амуре в устье Большого Невера (*H. amurensis*), в оз. Чилка в Индии (*H. lacustris*) и в оз. Таи-фу в Китае (*H. paradoxa*). Такой разобщенный ареал указывает на значительную древность рода. Сравнение же морфологических признаков у этих видов с байкальской *H. inopinata* не обнаружило близких родственных связей. Возможно, в древнем Байкале этот род был значительно богаче, чем в настоящее время. По-видимому, в связи с появлением больших глубин, примитивные формы гарпактицид вымерли, дав начало виду *Harpacti-*

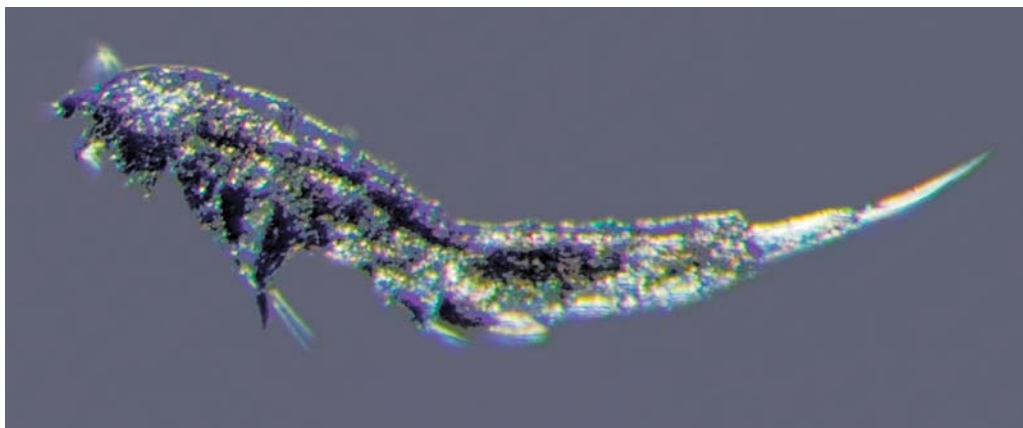


Рис. 6.150. Байкальская гарпактицида *Moraria* (*Baicalomoraria*) *longicauda* (фото С.И. Дударенко).



Рис. 6.151. Субэндемичная гарпактицида *Harpacticella inopinata* (фото С.И. Дидоренко).

cella inopinata, который может быть остатком верхнетретичной пресноводной фауны Северной Азии.

Гарпактициды в оз. Байкал являются доминирующей группой в мейобентосе. Они занимают все биотопы озера — каменистые, скальные площадки, чистый и заиленный песок, ил, детрит, ими населены заросли макрофитов. По жизненным формам это литофилы, псаммофилы, пелофилы, детритофилы. В литоральной зоне они могут достигать огромной численности — более 500 тыс. экз./м². В период массовой вегетации бентосных макрофитов (*Ulothrix zonata*) на глубине до 1,5 м создаются благоприятные условия для размножения *H. inopinata*, появляется огромное количество молоди этого вида, плотность рачков достигает 2,4 млн экз./м².

По мере увеличения глубины видовое разнообразие и плотность гарпактицид уменьшается — в литорали их насчитывается 35–50 видов, в зоне глубин 50–100 м — 20–25, а на глубинах 100–300 м — 15 видов. Впрочем, встречаются эти животные до максимальных глубин. Развиваясь в большом количестве, они играют существенную роль в круговороте органического вещества в Байкале и являются важным трофическим звеном в экосистеме.

Несмотря на многолетний период исследования байкальских гарпактицид, ревизия фауны этой оригинальной группы далеко не завершена, не изучена фауна других озер, рек, водохранилищ, пещерных водоемов и подземных вод Байкальского региона, которые таят много загадок.

Например, фауна гарпактицид горных водоемов Байкальского региона (500–1500 м н.у.м.) оказалась также очень разнообразной, она представлена 14 видами и подвидами, 8 родами и 2 семействами — *Canthocamptidae* и *Cletodidae*. В первом семействе наибольший интерес представляет *Attheyella nordenskjoldi*

(см. 6.8.2), которая обитает в арктической зоне Европы и Азии, доходит до Берингова пролива. В Байкальском регионе она обнаружена на Становом и Витимском нагорьях, в водоемах Байкальского хребта, в горных источниках на хр. Хамар-Дабан, в холодноводном Ермаковском минеральном источнике в бассейне р. Киренга, в источниках возле р. Олха (бассейн Иркуты). Вид обнаружен также в холодноводных истоках горных рек западного побережья Южного Байкала: Черная, Жилище, Большие и Малые Коты, Сенная. Эти речки текут по падям, длина которых составляет 5–8 км от Байкала до Приморского водораздела. Температура воды во всех зарегистрированных местах обитания этого вида даже в летний период не поднимается выше 4–5 °С. Копеподитные стадии этого рачка скатываются по течению притоков в Байкал, но дальнейшего развития в нем не получают. Очевидно, в Байкальском регионе *A. nordenskjoldi* является арктическим реликтом плейстоценового времени, а типичными рефугиями этого вида служат холодные источники, изливающиеся из глубоких водоносных горизонтов.

В прибрежно-соровой зоне Байкала, а также в приустьевых участках впадающих в него притоков не отмечено эндемичных видов. Там встречаются палеарктические виды, которые только осваивают Байкал — *Moraria duthiei*, *M. schmeili*. В сорах и глубоко врезанных заливах озера обитают *Maraenobiotus insignipes insignipes*, *M. insignipes alpinus*, *Epaetophanes richardi*. Вид *Attheyella crassa*, в частности, широко представлен в лагунном оз. Кадильном на западном побережье Байкала, а *A. dogieli* — в зал. Мухор Малого Моря.

В семействе Cletodidae обнаружен галофильный вид *Cletocamptus retrogressus*, отмеченный в трех минеральных источниках (Ключевской, Ульканский, Непский) в бассейнах рек Киренга и Нижняя Тунгуска. Семейство Cletodidae в основном морское, включает 25 родов, а в континентальных водоемах встречаются только 4 рода. Род *Cletocamptus* характерен для соленых озер.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Сколько стадий в ходе метаморфоза проходят веслоногие ракообразные?
2. Какой способ питания характерен для эпишуры байкальской?
3. В какой период года в пелагиали Байкала могут в массе развиваться циклопы?
4. Какой образ жизни ведут байкальские гарпактициды?
5. Чем паразитические ракообразные отличаются от свободноживущих?
6. Какие заболевания рыб могут вызывать паразитические ракообразные?

6.3.17. ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CLADOCERA)

Под этим названием рассматриваются 11 семейств, относящихся вместе с некоторыми другими низшими ракообразными к отряду Diplostraca (класс Branchiopoda). Обычно их объединяют в 4 довольно независимые группы, статус которых варьирует от подотряда до инфраотряда: Stenopoda, Anomopoda, Onychopoda, Harporoda. Несмотря на то что единой обособленной группы вет-

вистоусые не представляют, название *Cladocera* настолько прочно вошло в гидробиологическую практику, что отказываться от него не приходится.

Тело этих рачков компактное, достигает в длину 0,2–6,0 мм (до 18 мм у некоторых хищников), делится на голову и туловище (рис. 6.152). У представителей *Stenopoda* и *Anomopoda* все туловище вместе с грудными конечностями покрыто сжатым с боков карапаксом (раковинкой), образующим фильтрационную камеру. Грудные ножки листовидные, с большим количеством щетинок, приспособлены к фильтрации, а не к движению рачков. Конечная часть туловища, называемая постабдоменом, подогнута вниз и несет вооружение из коготков и зубчиков, служащих для очистки фильтрационного аппарата ножек и карапакса. Строение постабдомена используется в систематике ветвистоусых. Двигательную функцию выполняют придатки головы — сильно развитые и, за редким исключением, двуветвистые антенны 2. Антеннулы одноветвистые, тонкие и короткие, несут щетинки (эстетаски) и служат сенсорными органами. Имеются пластинчатые мандибулы, нижние челюсти претерпевают редукцию. Глаза сложные, сидячие, у большинства дополняются науплиальным глазком.

Хищники, относящиеся к *Anomopoda* и *Stenopoda*, отличаются редукцией карапакса, расчлененными грудными ножками с крепкими щетинками для захвата добычи и хорошо развитыми глазами.

Большинство ветвистоусых ракообразных, как и коловратки, относятся к клонально-панмиктическим животным, для которых характерны чередование партеногенеза (при благоприятных условиях) и в конце вегетативного сезона — перекрестного оплодотворения (при неблагоприятных условиях). Яйцеводы самок открываются в карапакс, его дорсальная часть превращается в выводковую камеру, где проходят развитие эмбрионы. У хищных форм от карапакса остает-

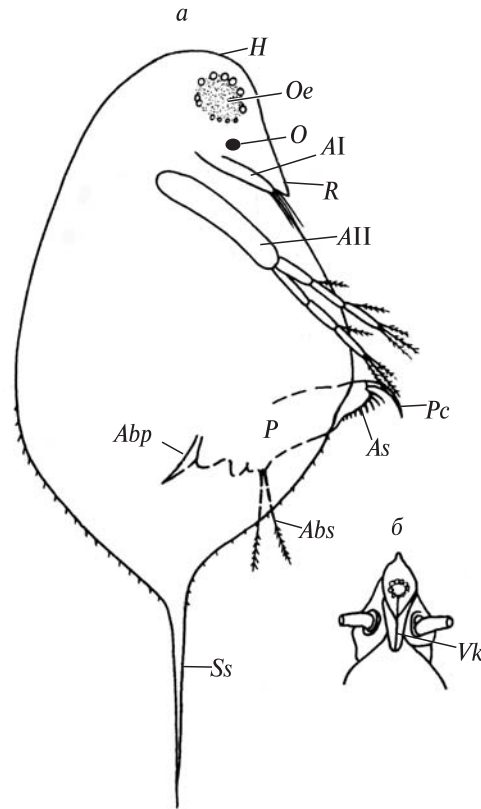


Рис. 6.152. Внешнее строение дафнии.

a — латерально: *H* — шлем, *Oe* — глаз, *O* — глазок, *R* — рострум, *AI* — антеннула, *AII* — антенна, *P* — постабдомен, *Pc* — постабдоминальный коготок, *As* — анальные зубчики, *Abp* — абдоминальные выросты, *Abs* — абдоминальные щетинки, *Ss* — хвостовая игла; *б* — шлем спереди (вентрально): *Vk* — вентральный киль.

ся только выводковая камера. Развитие прямое, самка выметывает рачков, отличающихся только маленькими размерами. Исключение составляет хищная *Leptodora kindtii*, у которой отрождаются личинки метанауплиусы. При наступлении неблагоприятных условий (понижении температуры) в популяции появляются диплоидные самцы, самки начинают производить миктические гаплоидные яйца. После оплодотворения эти яйца покрываются толстой оболочкой и служат для переживания неблагоприятного периода и расселения рачков. У рода *Daphnia* покоящиеся яйца остаются в выводковой камере, формирующей мощную оболочку седловидной формы — эфиппиум. Пустые эфиппиумы нередко встречаются в бентосных пробах.

Для планктонных ветвистоусых очень характерно явление цикломорфоза, заключающееся в изменении размеров тела, пропорций карапакса и его выростов в зависимости от температуры и плотности воды. В Байкале это явление можно наблюдать в прибрежно-соровой зоне и заливах.

В настоящее время в озере отмечены представители всех 4 таксономических групп, указанных выше. Общее число видов достигло 58 (из которых 8 — эндемики или субэндемики); они принадлежат к 30 родам из 9 семейств [Аннотированный список..., 2001].

Пелагический комплекс ветвистоусых Байкала состоит из широко распространенных рачков; в открытой части озера сравнительно постоянно встречаются всего 4 вида. Наибольшее значение имеют *Daphnia galeata* и *Bosmina longirostris*, существенно уступают им в количественном развитии *D. hyalina* и *B. longispina* [Атлас..., 1995]. В открытой пелагиали эти рачки встречаются с конца июля — августа по декабрь, достигая пика численности в сентябре — октябре. Суммарная плотность населения рачков редко превышает 90 тыс. экз./м² в слое 0–50 м, глубже они практически не встречаются. Однако далеко не всегда клadoцеры достигают такой численности, бывают годы, когда даже в самые теплые периоды они встречаются в небольших количествах или единично. Таким образом, функциональное значение этих рачков в байкальском планктоне невелико.

Более разнообразны и количественно значимы ветвистоусые в планктоне заливов и прибрежно-соровой зоны, где на их состав оказывают влияние сток крупных притоков и различия в гидрохимическом и термическом режимах. При сохранении тех же доминантов и общей тенденции в сезонной динамике численность их резко увеличивается. Так, на Селенгинском мелководье в сентябре она доходила до 5,7 тыс. экз./м² (60 % биомассы всего планктона), а в Посольском соре плотность популяции только *Daphnia galeata* составляла 349 тыс. экз./м². Пелагические клadoцеры — довольно активные и тонкие фильтраторы, потребляющие как фитопланктон, так и бактерии и дрожжи. Хищные клadoцеры поедают мелких пелагических беспозвоночных (коловраток, инфузорий, мелких рачков и др.). Сравнительно крупные дафнии и некоторые другие ветвистоусые охотно потребляются личинками и молодь различных рыб и специализированными планктофагами. Таким образом, в

прибрежно-соровой зоне и в заливах кладоцеры могут быть важным звеном трофических сетей.

Значительно больше видов (37) отмечено в мейобентосе и в зарослях макрофитов. В основном это представители сибирского комплекса, встречающиеся в заливах и мелководных бухтах; многие, видимо, выносятся речным стоком. Для открытой литорали характерны 8 видов байкальского комплекса, из которых 5 принадлежат эндемичному роду *Kozhovia* (рис. 6.153), а остальные относятся к широко распространенным родам



Рис. 6.153. Донный ветвистоусый рачок *Kozhovia baicalensis* — эндемик Байкала (фото Н.Г. Шевелевой).

(*Chydorus baicalensis*, *Alona labrosa*, *A. setosocaudata*). Многие из них отмечены за пределами озера, они расселяются по рекам Ангара и Енисей, где обитают и выше впадения Ангары. Большой численности кладоцеры в мейобентосе не достигают, их биология и функциональная роль в Байкале остаются неизученными.

6.3.18. ОСТРАКОДЫ, РАКУШКОВЫЕ РАКИ (OSTRACODA)

Остракоды — подкласс класса ракообразных (Crustacea); по мнению некоторых исследователей — самостоятельный класс. Размеры остракод колеблются у морских представителей от 0,2 до 23,0 мм, у пресноводных — от 0,5 до 2,0 мм. Известно около 2000 видов, широко распространенных в морях, пресных водоемах. Остракоды ведут плавающий, ползающий и роющий образ жизни. Тело укорочено и заключено в двустворчатую раковину, очень похожую на раковину двустворчатых моллюсков, у них также имеется мощный мускул-замыкатель. Большинство ракушковых — раздельнополые животные, некоторым свойствен партеногенез. Развитие протекает с метаморфозом, из яйца развивается личинка с маленькой раковинкой. Насчитывается восемь личиночных стадий; при их смене раковина меняется на более крупную; девятая стадия — взрослые рачки.

Группа подробно исследована и ревизована Г.Ф. Мазеповой [1990]. В настоящее время для оз. Байкал и его прибрежно-соровой зоны приводится 171 вид и подвид остракод, 11 родов, 4 семейства и 1 отряд Podocoripida. Открытый Байкал характеризуется исключительным богатством эндемичных видов (132 вида и 20 подвидов, относящихся к 2 семействам и 4 родам, один из

которых — также эндемичен) и только 18 видов и 1 подвид — палеарктические, обитают в прибрежно-соровой зоне озера. Среди байкальских остракод семейства Candonidae по богатству видов выделяется род *Candona* (58 видов и 5 подвидов); эти рачки имеют удлинненно-овальную, почковидную раковину белого цвета или прозрачную. Эндемизм их составляет 84 %. Некоторые байкальские виды напоминают ряд пещерных кандонин Закавказья, Болгарии, Румынии. Представители эндемичного рода *Baicalocandona* (11 видов и 3 подвида) немногочисленны. Интересен род *Pseudocandona* (27 видов и 3 подвида); его представители имеют высокую трапециевидную раковину с сетчатой или ямчатой скульптурой (рис. 6.154), иногда с полыми выступами на боковых поверхностях створок (рис. 6.155); степень эндемизма видов составляет 100 %. Род известен также из подземных вод Западной Европы.

Семейство Cytheridae — морское, и только род *Cytherissa* в его составе — пресноводный. В Байкале обнаружено 45 видов и 10 подвида этого рода, эндемизм достигает 98 %. Как правило, у них крупные раковины, которые в большинстве случаев окрашены в коричневый цвет, имеют гладкую или сетчатую поверхность створок.

По своим признакам Ostracoda Байкала тесно связаны с древними примитивными третичными пресноводными ракушковыми рачками, с возрастом

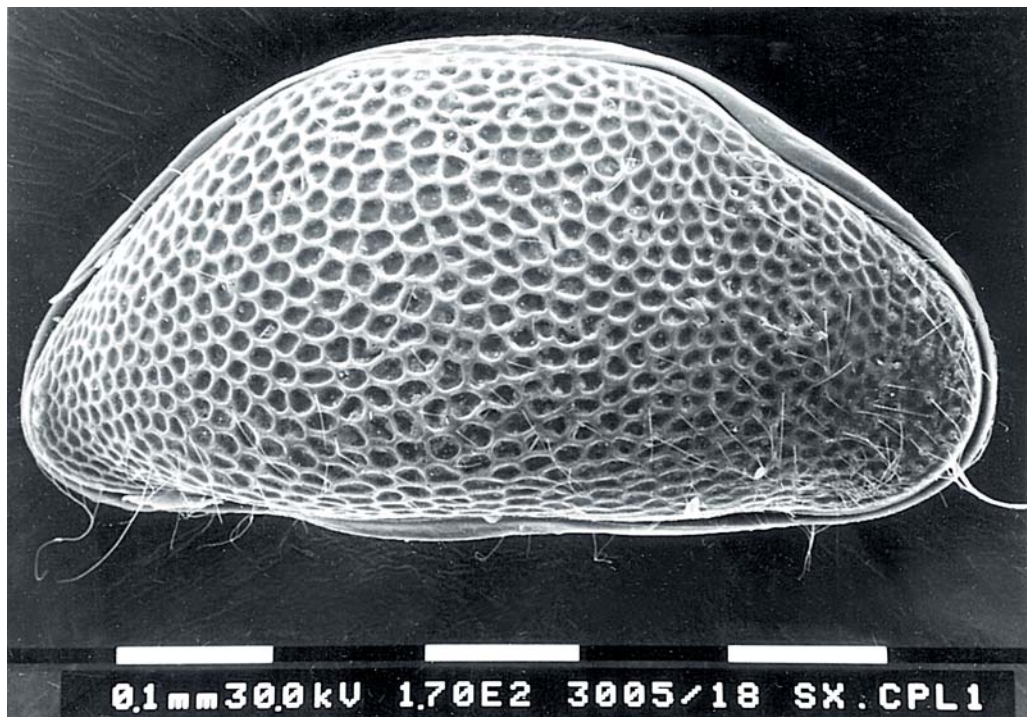


Рис. 6.154. Байкальский эндемичный ракушковый рачок *Pseudocandona saxatilis*, самец, вид сбоку. Сканирующая электронная микроскопия (фото И.Н. Носковой, Е.В. Лихошвай).

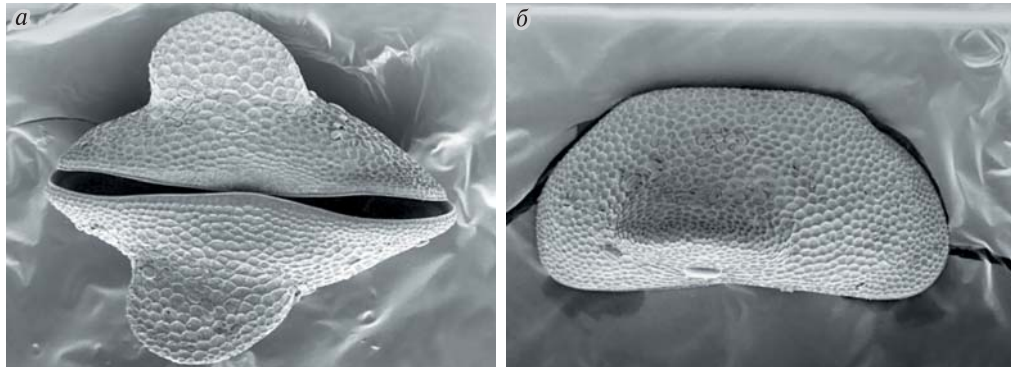


Рис. 6.155. Байкальский эндемичный ракушковый рачок *Pseudocandona gajewskajae*, самец (фото И.Н. Носковой, К. Мартенса).

а — вид с брюшной стороны; б — вид сбоку. Сканирующая электронная микроскопия.

древнее плиоценового. Представители подсемейства Candoninae считаются третичными реликтами, а Cytheridae, по-видимому, относятся к мезолимническому элементу (см. 7.2).

В горных водоемах Байкальского региона — в Байкало-Ленском заповеднике (70–1200 м над ур. м.), в Байкальском биосферном заповеднике (хр. Хамар-Дабан, высота 1300–1500 м над ур. м.) и в минеральных источниках в бассейне рек Киренга, Верхняя Ангара и Нижняя Тунгуска обнаружено 12 палеарктических видов. В районе рек Большие и Малые Коты, а также Черная, Сенная, там, где в 50–60-е гг. прошлого столетия проводились дражные работы по промывке золота, в результате сформировались небольшие озера, в которых в летнее время образуются большие скопления вида *Cyclocypris ovum*. Это мелкие рачки (0,43–0,53 мм), они убикисты, встречаются в самых разнообразных водоемах. Некоторые палеарктические виды (*Cyclocypris brevisetosa*, *Eucypris pigra*) недавно впервые отмечены для водоемов Восточной Сибири, хотя имеют широкое распространение по всем северным областям Евразии. В разливах минерального источника у пос. Ключи (Предбайкальская впадина) обнаружены виды *Cyprinotus salinus* и *Plyocypris biplicata*; первый из них — типичный галофил, второй населяет как солоноватые, так и пресные водоемы.

Ракушковые рачки открытых участков Байкала — это донные мейобентосные животные, они населяют все типы грунтов: каменистые, песчаные, илистые и обитают на всех глубинах, включая максимальные. На каменистых грунтах с макрофитами и песчаных обитают в основном кандонины, на заиленных грунтах — цитериды. В зоне прибоя остракоды отсутствуют или единичны, постоянно встречаются лишь с глубины 1,5–2,0 м. Обильны ракушковые до глубины 50 м, их численность в литорали достигает 20–50 тыс. экз./м²; в абиссали резко снижается не только видовое разнообразие (10–12 видов), но и количественное обилие (в среднем 93 экз./м²). Мелководье у архипелага Ушканьи острова является очагом локального эндемизма этих рачков.

Остракоды являются важным звеном в пищевых цепях; они питаются одноклеточными растениями и животными, детритом, перерабатывают донные осадки и служат пищей молоди донных рыб, гаммарид, моллюсков, кольчатых червей, ручейников. Раковины ракушковых рачков обычно хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и используются геологами как руководящие формы при разработке нефтеносных и газовых месторождений, а также при палеонтологических исследованиях. Однако для донных отложений Байкала остатки остракод не характерны. В донных осадках оз. Хубсугул ископаемые остатки остракод имеются. Их изучение, в частности, позволило сделать вывод о повышении минерализации воды Хубсугула в холодные климатические эпохи плейстоцена [Побережная, 2008].

6.3.19. БАТИНЕЛЛИДЫ (BATHYNELLACEA)

Это отдельный отряд высших ракообразных (Malacostraca); объединяет около 180 примитивно организованных представителей. Делится на 2 семейства — Bathynellidae и Parabathynellidae, из которых в Байкальском регионе известно только первое. Батинеллиды очень мелкие организмы, тело удлиненное, червеобразное, у взрослых животных обычно не более 1,5–2 мм. Имеется слитная голова с двумя парами усиков; глаза отсутствуют. Грудной отдел тела включает 8 приблизительно одинаковых по длине сегментов, брюшной отдел — 5 сегментов, 6-й сегмент слит с тельсоном (анальной лопастью). Определение до вида часто затруднительно, поскольку используются очень тонкие признаки.

Все батинеллиды — обитатели подземных вод, обнаруживаются при обследовании водоносных горизонтов, в колодцах, ключах, пещерных водоемах, в интерстициали песчано-гравийных грунтов по долинам рек и ручьев. Находки рачков в реках обусловлены их выносом из грунтовых вод.

Байкал — единственный открытый (не подземный) водоем, в котором обитают батинеллиды. Из него А.Я. Базикаловой описаны 2 эндемичных вида: батинелла байкальская (*Bathynella baicalensis*) и байкалобатинелла крупная (*Baicalobathynella magna*). Это действительно самый крупный из всех известных представителей отряда, с длиной тела до 5,4 мм (рис. 6.156).

В озере батинеллиды населяют верхние горизонты осадков (гравия, песка, ила) от зоны заплеска волн до максимальных глубин. Обитая в толще грунта, они участвуют в биотрансформации органических веществ донных отложений.

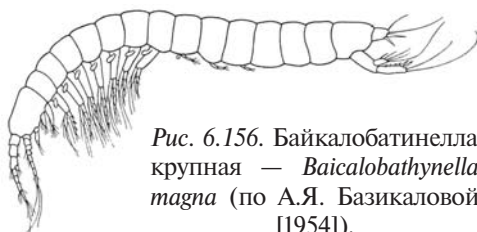


Рис. 6.156. Байкалобатинелла крупная — *Baicalobathynella magna* (по А.Я. Базикаловой [1954]).

Очевидно, их существование в Байкале возможно благодаря гидрологическим условиям, сходным с подземной гидросферой: стабильности температурного и химического режима, сравнительно небольшому размаху или даже отсутствию (в глубоководной зоне) их сезонных колебаний.

Вид *Baicalobathynella magna* неоднократно отмечен также в верхнем течении речек — притоков южной части озера (Черная, Большие Коты, Сенная) и в расположенных рядом с ними шурфах, заполненных водой. Точно не определенные до вида батинеллиды встречены в нижнем течении других притоков Байкала — Голоустная, Баргузин; в бассейне верхнего течения Ангары; в горной реке Белый Иркут (Восточный Саян, северный склон хр. Мунку-Сардык). По-видимому, разнообразие видов батинеллид в регионе больше, чем известно сейчас. Однако их фауна по-прежнему слабо исследована не только в Восточной Сибири, но и в Центральной Азии в целом. Ближайшие находки батинеллид вне Байкальского региона известны из грунтовых вод у оз. Иссык-Куль (Киргизия); там обитает эндемичный род *Tianschanobathynella* (тянь-шаньская батинелла). Рачки, обнаруженные в Белом Иркуте, предположительно относятся к этому же роду.

Центром возникновения батинеллид считается Восточная Азия, откуда они широко расселились по подземным водам мира еще во времена существования единого континента Пангеи. На это указывает их распространение на различных материках, разделенных непреодолимыми для стигобионтных организмов преградами. В Байкал батинеллиды явно проникли из подземных вод. Два вида, описанные как эндемики озера, возможно, возникли не в нем самом, а в разнообразных подземных гидрологических условиях в Байкальском регионе и изоляции разных речных бассейнов горными хребтами.

6.3.20. ИЗОПОДЫ, ИЛИ РАВНОНОГИЕ РАКИ (ISOPODA)

Изоподы — один из отрядов высших ракообразных. Это животные мелкого или среднего размера, с уплощенным телом, разделенным на голову (без головного щита), грудь и брюшко. Грудь снабжена конечностями примерно одинакового строения, отчего и произошло другое название отряда — равноногие. Последние сегменты брюшка сливаются и образуют единую пластинку — плеотельсон, под которой находится последняя пара конечностей (уроподы).

Известно около 8400 видов различных изопод, из которых большинство — морские; около 3500 видов образуют подотряд *Oniscoidea*, освоивший сушу (наземные мокрицы) [Буруковский, 2010]. Многие виды — паразиты рыб, ракообразных и других животных. В пресных водах, в том числе и в Байкале, а также в подземных водах получил развитие подотряд *Asellota* — водяные ослики.

В Байкале обитают 6 видов осликов семейства *Asellidae*, причем один из них открыт, но пока научно не описан. 4 вида составляют род *Baicalasellus* и 2 вида — род *Mesoasellus* [Натяганова, 2001, 2009]. Все ослики имеют мелкие размеры и в пробах байкальского зообентоса занимают очень скромное место. В основном это мелководные виды [Бирштейн, 1951], обитатели полосы глубин до 15–40 м. Живут среди камней, в том числе рядом с колониями губок. Виды *Baicaloasellus angarensis* (рис. 6.157) и *B. baicalensis* встречаются,



Рис. 6.157. Водяной ослик *Baicalosellus angarensis*; длина тела до 7 мм (фото С.И. Дидоренко).

помимо мелководий Байкала, в истоковом участке Ангары. Единственный глубоководный вид — *Mesoasellus dybowskii* (рис. 6.158) — обитает на илистых грунтах на глубинах от 80 до 1000 м. Питаются ослики детритом.

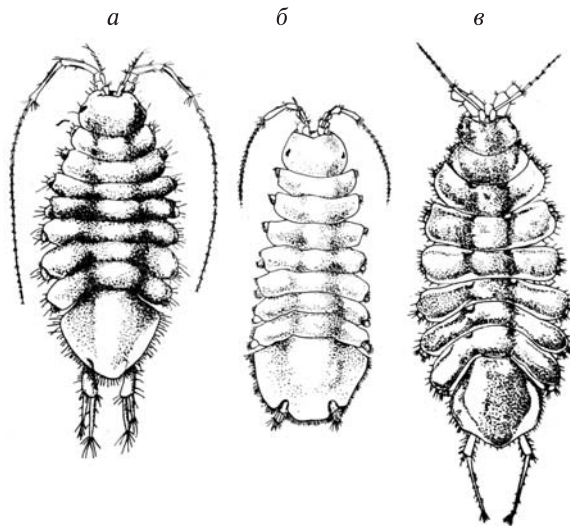


Рис. 6.158. Водяные ослики *Baicalosellus baicalensis* (а), *B. angarensis* (б) и *Mesoasellus dybowskii* (в) (рис. Я.А. Бирштейна).

Для байкальских изопод описан своеобразный эволюционный парадокс: при огромном разнообразии байкальской фауны амфипод равноногие ракообразные в озере представлены бедно. Почему не произошло в нем такого бурного развития этой группы, какое имело место в морях?

Была предпринята попытка объяснить этот феномен с генетических позиций: изоподы обладают эволюционно консервативным геномом, тогда как амфиподы — лабильным (см. гл. 7); компьютерное моделирование кариотипических изменений также показало, что данный эволюционный пара-

докс может быть обусловлен разным масштабом хромосомных перестроек [Натяганова, Букин, 2009]. В отличие от амфипод, у разных видов изопод выявлены существенные различия в наборах хромосом.

Оба байкальских рода произошли независимо друг от друга [Натяганова, 2009]. Род *Baicalasellus*, возможно, имеет североамериканские корни.

Вне Байкала в континентальных водоемах Восточной Сибири изоподы не обитают. Исключение составляет ослик — *Asellus epimeralis* — из оз. Баунт (система Ципо-Ципиканских озер в бассейне р. Витим). Однако эта находка не проливает свет на генезис байкальской фауны изопод: Я.А. Бирштейн [1951], описавший этот вид, считал, что «нет никаких оснований сблизать *Asellus epimeralis* с байкальскими водяными осликами», и относил его к древним элементам общесибирской фауны, не освоившей Байкал и вымершей на обширных пространствах Сибири.

6.3.21. АМФИПОДЫ, ИЛИ БОКОПЛАВЫ (AMPHIRODA)

Это один из процветающих отрядов высших ракообразных (Malacostraca), объединяющий свыше 6400 морских, пресноводных, подземных и даже наземных видов. В Байкале он представлен подотрядом гаммарид (Gammaridea).

Разнообразие амфипод в Байкале не имеет аналогов ни в одном континентальном водоеме мира — более 350 видов и подвидов (свыше 10 % всего видового разнообразия байкальской фауны), объединяемых в 6 семейств и 41 род [Тхатеев, 2000]⁴¹. Это 4,3 % всей мировой фауны амфипод и более 45 % пресноводных видов и подвидов (без учета подземных). Группа является целиком автохтонной, все виды произошли именно в Байкале и предшествовавших ему водоемах.

Тело амфипод (рис. 6.159) состоит из цельной головы и сегментированных отделов: грудного (7 сегментов) и брюшного (6 сегментов). Голова имеет пару сложных глаз, две пары усиков (антенн) и ротовые придатки из четырех пар видоизмененных конечностей. Сегменты тела снабжены конечностями разного устройства и назначения (отсюда еще одно название отряда — разноногие). Первые две пары грудных ножек — хватательные (гнатоподы), заканчиваются ладонями с подвижным цепким коготком. Следующие пять пар — переоподы, служат для ходьбы или цепляния. С внутренней стороны грудных конечностей в полузакрытой полости располагаются жабры в виде плоских лепестков, а у самок также специальные пластинки — оостегиты, образующие выводковую камеру (марсупий). В нем отложенные яйца вынашиваются до выхода молодых рачков. Первые три пары брюшных конечностей (плеоподы) — двуветвистые, с обильными перистыми щетинками, служат для плавания, а в состоянии покоя — для нагнетания свежей, обогащенной кислородом воды в жаберную полость. Последние три пары брюшных ножек называют

⁴¹ Вопрос о числе семейств амфипод, населяющих оз. Байкал, находится в стадии дискуссии. Однако это число может измениться лишь в сторону увеличения.

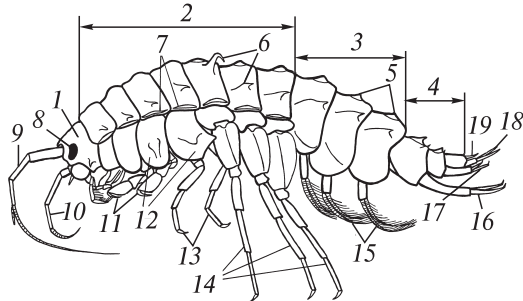


Рис. 6.159. Внешнее строение бокоплава на примере байкальского вида *Pallasea cancellus* [по: Тахтеев, 1993].

1 — голова, 2 — мезосома, 3 — метасома, 4 — уросома, 5 — срединный ряд возвышений (в данном случае в виде килей), 6 — боковой ряд возвышений (в данном случае в виде зубцов), 7 — краевой ряд возвышений (в данном случае в виде валиков), 8 — глаз, 9 — верхняя антенна, 10 — нижняя антенна, 11 — гнатоподы (конечности 1–2-й пар), 12 — коксальные пластинки, 13 — переоподы 3-й и 4-й пар, 14 — переоподы 5–7-й пар, 15 — плеоподы, 16 — уropод 1-й пары, 17 — уropод 2-й пары, 18 — уropод 3-й пары, 19 — тельсон.

текстура вооружения оригинальна у каждого вида, но часто обнаруживает удивительное сходство у байкальских и океанических представителей амфипод. Прижизненная окраска рачков также крайне разнообразна, позволяет легко определять многие виды сразу после поимки или по подводным фотографиям и видеозаписям.

Экологическое разнообразие байкальских амфипод не менее поразительно, чем таксономическое. Они населяют все глубины озера от линии уреза воды до глубоководного ложа и все типы субстратов: скалы, гальку, гравий, пески, илы и др. Разнообразие образа жизни отражено в большом богатстве их жизненных форм (рис. 6.163). Примечательно, что многие жизненные формы независимо развились у амфипод в Байкале и в разных частях Мирового океана; это нектобентические гиганты, обитатели пелагиали, глубоководные стервятники, зарывающиеся обитатели илов и др.

Во всех участках Байкала, где имеется каменистый пляж, можно встретить один из наиболее массовых видов — еулимногаммарус голубой — *Eulimnogammarus caucaneus* (рис. 6.164). Он обитает лишь в узкой прибрежной полосе — от уреза воды до глубины 5 м, образуя протяженные «ленточные» популяции. Прерываемые естественными преградами, они представляют большой интерес для генетиков при исследованиях процессов пространственной генетической дифференциации вида [Mashiko et al., 2000].

уроподами; первая и вторая из них — прыгательные, третья — рулевые, сверху прикрыты тельсоном (анальной пластинкой). Уropоды 3-й пары у активно плавающих видов хорошо развиты, у малоподвижных — более или менее редуцированы.

Размеры байкальских амфипод сильно варьируют: длина тела без антенн и конечностей от 1,5–2,0 мм у карликовых форм (некоторые виды рода *Micruropus*) до 6–9 см у гигантских (глубоководный *Acanthogammarus grewingkii*). Покров тела (кутикула) может быть совершенно гладким (рис. 6.160, а, б) либо с разнообразным вооружением: от слабовыраженных бугорков и валиков (рис. 6.161) до мощных килей и острых длинных зубцов (рис. 6.162). Элементы вооружения разных сегментов складываются в ряды: срединные, боковые, краевые. Архи-



Рис. 6.160. *Eulimnogammarus parvexii* — ярко раскрашенный литофильный бокоплав, обитающий на каменистом подводном склоне (а) и *E. verrucosus* — один из наиболее массовых литофильных видов прибрежной зоны Байкала (б) (фото С.И. Дидоренко).



Рис. 6.161. Слабовооруженный малоподвижный литофильный рачок *Brandtia latissima* (фото С.И. Дидоренко).



Рис. 6.162. *Acanthogammarus victorii* — мелководный нектобентический вооруженный гигант (фото С.И. Дидоренко).

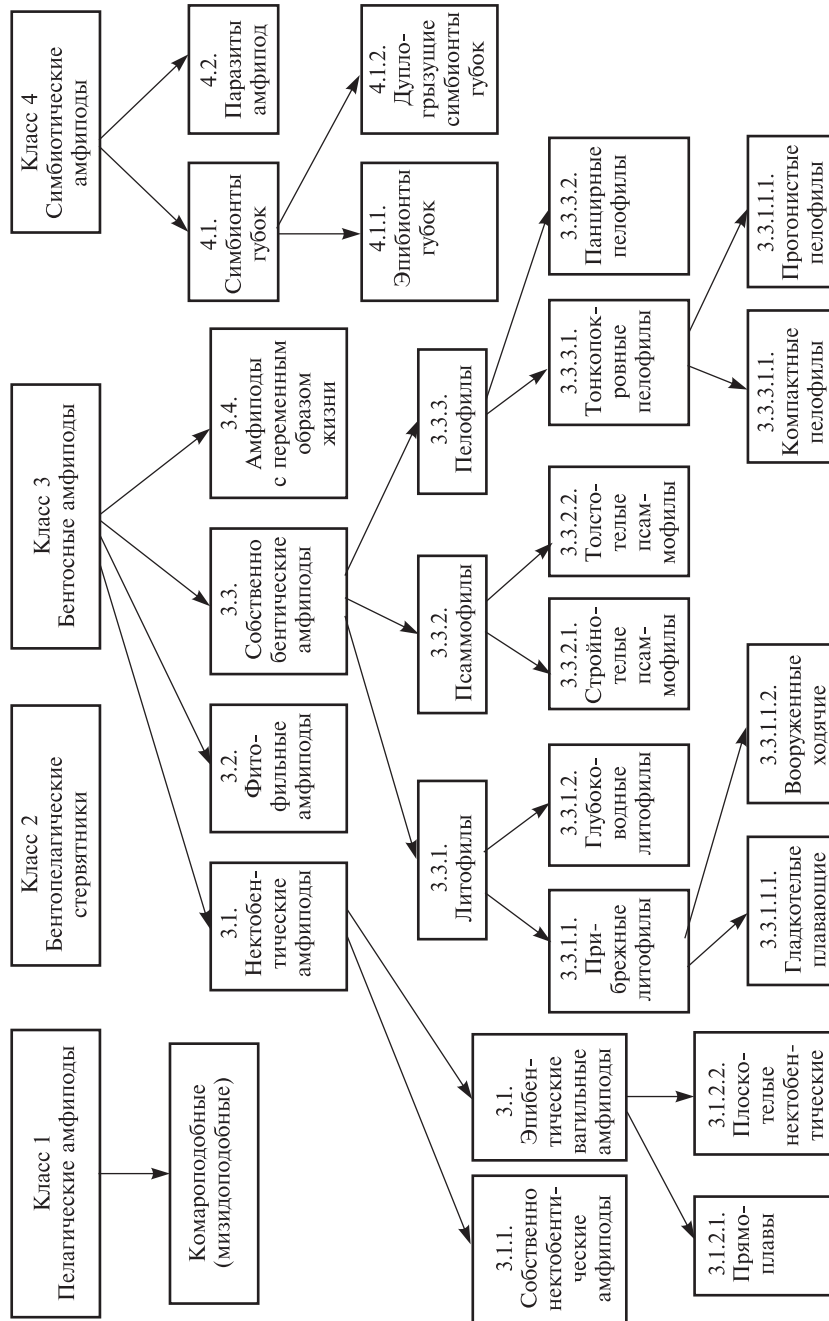


Рис. 6.163. Экологическая классификация (система жизненных форм) амфипод оз. Байкал (по В.В. Тахтеву).



Рис. 6.164. *Eulimnogammarus cyaneus* — обитатель уреза воды, образующий «ленточные» популяции (фото С.И. Дидоренко).

Водную толщу озера населяет макрогектопус Браницкого — *Macrohectopus branickii* — рачок со стройным изящным телом (рис. 6.165). Это единственный полностью пелагический вид амфипод, известный в пресноводных водоемах. Однако в прибрежной зоне Байкала в ночное время наблюдается массовое всплытие в пелагиаль многих типично донных видов (суточные вертикальные миграции).

Представляет интерес также наличие в Байкале группы паразитических амфипод, объединяемых в эндемичное семейство Pachyschesidae (рис. 6.166). Они населяют выводковые камеры и жаберные полости других, более крупных, видов бокоплавов и питаются яйцами своих хозяев. После ревизии этой группы, проведенной В.В. Тахтеевым, она насчитывает 16 видов, большинство из которых специфично к своим хозяевам на уровне вида (табл. 6.6). Животные характеризуются цепким прикрепительным аппаратом из конечностей, большим содержанием липидов в теле самки и карликовостью самцов. Сложившиеся паразитарные системы между амфиподами разных семейств — одна из уникальных черт экосистемы Байкала; в морях и океанах в качестве подобных паразитов чаще всего выступают равноногие ракообразные (изоподы).

В Байкале встречаются и другие крайне оригинальные жизненные формы. Так, мелководный литофил *Hyaallelopsis variabilis* все время удерживает перепо-



Рис. 6.165. *Macrohectopus branickii* — единственный в озере пелагический вид амфипод (фото С.И. Дидоренко).

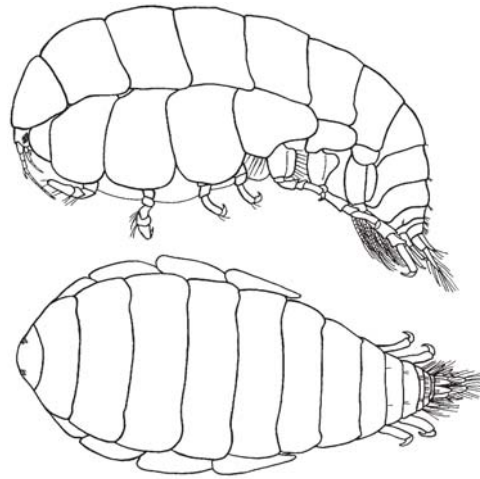


Рис. 6.166. *Pachyschesis bumammus* — специфический паразит нектобентического гиганта *Parapallasea lagowskii*. Самка, вид сбоку и сверху. Длина тела до 7,5 мм (по В.В. Тахтееву [2000]).

дами и носит с собой камешки, превышающие по массе самого рачка. Потеряв их, животное ведет себя неуклюже, часто переворачивается при ходьбе и стремится вновь обрести свою ношу. Из-за этой особенности рачок получил образное название «байкальский сизиф» [Натяганова, 2005].

Пищевая специализация у байкальских видов развита слабо: большинство из них всеядны, питаются детритом, водорослями, олигохетами и другими мелкими животными. Лишь некоторые из них предпочитают определенный вид пищи; это привлекае-

мые падалью стервятники (виды родов *Ommatogammarus*, *Polyacanthisca*) (рис. 6.167), упомянутые паразиты-яйцееды семейства *Pachyschesiidae*.

Сроки размножения различаются у разных видов: у одних оно происходит в весенне-летний период, у других — в осенне-зимний, у третьих — круглогодично. Индивидуальная разовая плодовитость сильно варьирует: от 1–2 яиц в кладке у карликовых видов до 1878 у гигантского *Acanthogammarus grewingkii*.

Таблица 6.6

Паразито-хозяйинная специфичность видов рода *Pachyschesis* [Тахтеев, 2000]

Вид паразита	Вид хозяина	Локализация
<i>Pachyschesis bergi</i> Bazikalova	<i>Parapallasea lagowskii</i>	М
<i>P. indiscretus</i> Tachteew	<i>Parapallasea puzyllii nigra</i>	ЖБ, М
	<i>Acanthogammarus godlewskii</i>	ЖБ, М
	<i>A. lappaceus</i>	ЖБ, М
	<i>Carinurus obscurus</i>	ЖБ, М
<i>P. branchialis</i> (Dybowsky)	<i>Parapallasea borowskii</i>	ЖБ, М
<i>P. cucuschonok</i> Tachteew	<i>Abyssogammarus sarmatus echinatus</i>	М
	<i>Abyssogammarus sarmatus sarmatus</i>	
<i>P. crassus</i> (Sowinsky)	<i>Paragarjajewia petersii</i>	М
<i>P. bumammus</i> Tachteew	<i>Parapallasea lagowskii</i>	ЖБ
<i>P. sideljowae</i> Tachteew	<i>Garjajewia cabanisii cabanisii</i>	М
<i>Pachyschesis</i> sp. (aff. <i>sideljowae</i>)	<i>Carinogammarus wagii</i>	М
<i>P. pinguiculus</i> Tachteew	<i>Ceratogammarus cornutus</i>	М
<i>P. vorax</i> Tachteew	<i>Abyssogammarus sarmatus sarmatus</i>	М
<i>P. lamakini</i> Tachteew	<i>Garjajewia cabanisii cabanisii</i>	ЖБ, М
	<i>G. dogieli</i>	ЖБ
	<i>Plesiogammarus zienkoviczii</i>	ЖБ
<i>P. bazikalovae</i> Karaman	<i>Garjajewia cabanisii cabanisii</i>	ЖБ
<i>P. acanthogammarii</i> Tachteew	<i>Acanthogammarus grewingkii</i>	М, ЖБ*
<i>P. karabanowi</i> Tachteew	<i>Acanthogammarus reichertii</i>	М
<i>P. inquilinus</i> Tachteew	<i>Garjajewia sarsi</i>	М
<i>P. punctiommatu</i> s Tachteew	<i>Plesiogammarus zienkoviczii</i>	М
<i>P. rarus</i> Tachteew	<i>Ceratogammarus dybowskii</i>	М

Примечание. М — марсупиум самок, ЖБ — жаберная полость. Жирными горизонтальными линиями разделены группы родственных видов *Pachyschesis*.

* Только молодые особи паразита.

Ввиду огромного разнообразия и высокого уровня эндемизма байкальские амфиподы — объект пристального внимания эволюционистов. Попытки выяснить их родственные связи, происхождение и пути эволюции в Байкале предпринимались неоднократно на протяжении ряда десятилетий. Свои мнения по этому вопросу высказывали В.Ч. Дорогостайский, А.Я. Базикалова, Д.Н. Талиев, Г.Ю. Верещагин, В.В. Тахтеев, Р.М. Камалтынов, О.Б. Огарков; из зарубежных исследователей — Р. Вяйноля (Финляндия), К.С. Макдоналд с сотрудниками (США) и др. Сложность заключается в том, что палеонтологические находки амфипод очень малочисленны, самые ранние из них относятся только к палеогену, а представители байкальского комплекса в ископаемом состоянии вообще неизвестны, поэтому все эволюционные сценарии выстраивались по косвенным данным. Учитывалось распространение современных видов в Байкале и за его пределами, их экологическое разнообразие, строение хромосомного аппарата, результаты иммунохимических реакций, анализ состава белков и нуклеотидных последовательностей ДНК и др.



Рис. 6.167. *Ommatogammarus flavus* — глубоководный специализированный бентапелагический стервятник (фото С.И. Дидоренко).

Около 40 мелководных байкальских видов расселились вниз по течению Ангары и Енисея (отдельные виды — до его устья), образовали в речных условиях особые подвиды, виды и даже эндемичный род (*Fluviogammarus*). Однако после строительства каскада ГЭС, образования водохранилищ и смены гидрологического режима с речного на озерный разнообразие амфипод в Ангаре значительно уменьшилось. Ее истоковый участок, на котором сохранилось быстрое течение, стал рефугиумом (убежищем) для фауны речных эндемиков. Вверх по течению рек — притоков Байкала — эндемичные амфиподы практически не проникают, их единичные находки отмечены на удалении 1–2 км от озера. Исключение — гмелиноидес полосатый (*Gmelinoides fasciatus*), байкальский вид, расселившийся в реках, озерах, холодных и термальных источниках на десятки километров вверх по течению крупнейших притоков Байкала — Селенги, Верхней Ангары, Кичеры, Баргузина, Турки; в приустьевых участках более мелких притоков. Этот вид искусственно вселен в ряд озер и водохранилищ Азиатской и Европейской частей России. В них он стал массовым видом и в настоящее время активно расширяет свой ареал, достигнув на востоке бассейна р. Амур (Забайкальский край), а на западе — опресненного Финского залива Балтийского моря.

При огромном разнообразии в Байкале, за его пределами практически по всему югу Восточной Сибири фауна амфипод удивительно однообразна. Помимо упомянутого *G. fasciatus*, она представлена широко распространенным

видом *Gammarus lacustris*, населяющим разнообразные озерные водоемы (альпийские, ледниковые, карстовые и термокарстовые, пойменные; по составу воды — пресные и солоноватые), в том числе мелкие соровые и лагунные озера на побережье Байкала, а также некоторые минеральные источники Байкальского региона. Порой встречается в крупных реках: на участках со слабым течением, в протоках и старицах. Из других видов известны пока лишь гаммарус дабанский (*Gammarus dabanus*) — эндемик горных водотоков хр. Хамар-Дабан и обнаруженные в холодных источниках в окрестностях Иркутска подземные амфиподы *Stygobromus anastasiae*. Однажды подземный бокоплав был пойман Е.А. Коряковым в истоке Ангары, куда наверняка попал из грунтовых вод.

В свое время А.Я. Базикалова [1940] допускала отдаленные родственные связи байкальского эндемичного комплекса амфипод с аналогичным каспийским на основании морфологического сходства ряда представителей того и другого. Однако сходство во внешней морфологии (особенно по общему габитусу тела и его кутикулярному вооружению) может развиваться параллельно. Так, байкальские вооруженные виды рода *Acanthogammarus* по форме и расположению кутикулярных выростов сходны с видами морского рода *Epimeria*, обитающими на континентальном подводном склоне Антарктиды, а также с эндемичными видами рода *Hyalella*, населяющими южно-американское горное оз. Титикака. Подобных примеров параллельного сходства, никак не связанного с родством, можно привести немало.

В своем капитальном труде по байкальским амфиподам А.Я. Базикалова [1945] пришла к выводу о происхождении предковых форм и байкальских, и каспийских амфипод из неких дериватов моря (остаточных водоемов), которые в той или иной степени опреснялись.

Разные авторы сходятся во мнении, что байкальских бокоплавов следует относить к мезолимническому комплексу организмов (см. гл. 7), происходящему из мезозойских озерных систем Центральной Азии. Предполагается, что предковых форм амфипод было как минимум несколько и вселялись они в развивающийся Байкал в разное время. Первоначально видообразование могло происходить лишь на мелководье, поскольку в условиях теплого климата большие глубины озера могли быть заражены сероводородом и безжизненны. Вероятно, первыми колонизовали древний Байкал предки современных видов рода *Micruropus*. Молекулярно-генетические исследования [Огарков, 1999; Macdonald et al., 2005] выявили значительную обособленность этого рода от остальной фауны байкальских амфипод. В его составе до сих пор могут сохраняться реликты третичного времени; так, к ним может относиться микропупус посольский (*Micruropus possolskii*), отличающийся сравнительной термофильностью и населяющий хорошо прогреваемые участки прибрежно-соровой зоны. Кроме того, третичным реликтом, скорее всего, является *Gmelinoides fasciatus*. М.А. Тимофеевым и др. экспериментально доказана его термофильность в сравнении с другими байкальскими видами, а также обособленность от них по составу белков теплового шока (БТШ).

Большинство же современных байкальских видов — холодолюбивые (холодноводно-стенотермные); их происхождение необходимо увязывать с плиоцен-плейстоценовым похолоданием вод Байкала. На физиологическом уровне у них шла выработка адаптаций к обитанию в условиях богатого кислородом, но холодноводного водоема; например, снижалась сумма температур, необходимая для эмбрионального развития яиц и для полового созревания молодых рачков, увеличивалась продолжительность их жизни. Так, рассчитанная по размерным кривым состава популяций продолжительность жизни у мелководных видов рода *Eulimnogammarus* составляет от 3 до 5 лет и более [Говорухина, 2005], а у глубоководного *Acanthogammarus grewingkii* — даже до 9 лет [Базикалова, 1954]. Наряду с этим происходила дифференциация мелководных видов по сезону размножения, а у глубоководных — переход к сильно растянутому или круглогодичному размножению.

Фауна глубоководных и паразитических амфипод, так же как и пелагический *Macrohectopus branickii*, эволюционно молода. Она наглядно демонстрирует, что для эволюции животных не требуются (как это часто полагают) очень длительные периоды времени. Указанные группы, эндемичные на уровне родов и даже семейств, возникли в Байкале только после формирования в нем насыщенной кислородом абиссальной зоны с глубинами свыше 250–500 м. Это произошло, скорее всего, в плейстоцене, в пределах последних 500–800 тыс. лет. Видимо, именно плейстоценовые похолодания, сопровождавшиеся резким снижением продуктивности экосистемы Байкала, привели к возникновению в условиях дефицита пищи серии карликовых видов и родов амфипод. В то же время хорошее насыщение байкальской воды кислородом, как предполагается, стало предпосылкой для возникновения гигантских видов [Chapelle, Peck, 1999].

В качестве интересного эволюционного явления отмечен поразительный хромосомный изоморфизм байкальских амфипод: из 32 видов и подвидов, у которых был исследован хромосомный набор, у 31 число хромосом в гаплоидном наборе оказалось равным 26, и только у 1 вида — 32 [Salemaa, Kamalypov, 1994].

В пределах современного Байкала выделяются несколько «очагов» особенно интенсивного локального видообразования; в частности, это архипелаг Ушканьих островов, прилегающая часть подводного Академического хребта, прол. Ольхонские Ворота, мелководье возле дельты Селенги. Они характеризуются локально-эндемичными видами, что позволило подразделить Байкал на зоогеографические провинции [Дорогостайский, 1923]. К числу локальных эндемиков относится, в частности, крайне редко встречающийся вид гаммаросфера островная (*Gammarosphaera insularis*) — сворачивающийся в шарик обитатель каменистых грунтов на гребне Академического хребта вблизи Большого Ушканьего острова (рис. 6.168). Очевидно, особое значение в видообразовании амфипод имеют участки с необычными геологическими условиями дна: подводные возвышенности и скальные обнажения, россыпи железомарганцевых



Рис. 6.168. *Gammarosphaera insularis* — очень редкий вид, локальный эндемик района Ушканьих островов (фото Н.А. Полякова).

го вида *Paragarjajewia petersii* находится в пределах 9–28 экз./100 м², самого крупного байкальского вида *Acanthogammarus grewingkii* — 2–4 экз./100 м²; в других районах озера эти показатели еще ниже.

Тем не менее амфиподы являются основным компонентом питания рыб как байкало-сибирского комплекса (омуль, хариусы и др.), так и байкальского эндемичного (коттоидные рыбы). Среди бентосных видов рыб (широколобок) наблюдается дифференциация по потребляемым видам бокоплавов, что снижает межвидовую конкуренцию рыб при их совместном обитании [Матвеев и др., 2002]. При этом не подтверждается расхожая гипотеза о защитной роли вооружения тела амфипод: колючие виды и их молодь поедаются рыбами не менее, а часто более интенсивно, чем рачки с гладким телом. Благодаря своим размерам гигантские виды (см. рис. 6.162, 6.169) часто становятся конечными звеньями в пищевых цепочках. Хорошо известны факты поедания ими погибшей рыбы, в том числе попавшей в рыболовные сети. Пелагические рыбы в массе питаются

конкреций, кавернозные глины, места выхода подводных термальных источников и др.

Амфиподы — одна из наиболее многочисленных групп байкальского зообентоса от уреза воды до максимальных глубин. Их численность в литоральной зоне достигает сотен и тысяч экз./м², биомасса — до 20 г/м², иногда более. На илах абиссальной зоны численность рачков составляет десятки, иногда сотни экз./м², биомасса снижается до десятых долей грамма на 1 м²; но и при этом амфиподы остаются одной из преобладающих групп донной фауны. У гигантских видов, ведущих придонно-нектобентический образ жизни, плотность населения несравненно ниже, чем у типично донных амфипод. Так, в Селенгинском районе расчетная плотность населения придонно-



Рис. 6.169. *Acanthogammarus reichertii* — один из глубоководных гигантских видов амфипод. Длина тела до 6 см (фото С.И. Дидоренко).

макрогектопусом — единственным крупным видом беспозвоночных в водной толще Байкала. Сам он обладает хорошо развитым фильтрующим ротовым аппаратом; самки питаются эпишурой и другими мелкими планктонными животными, т.е. принадлежат к консументам (потребителям) второго порядка; однако его молодь и карликовые самцы питаются фитопланктоном. Совершая ежедневные протяженные вертикальные миграции, макрогектопус является живым «транспортёром» веществ и энергии из верхних водных слоев в более глубокие.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Охарактеризуйте основные морфологические особенности ракообразных из отряда амфипод.
2. Какой образ жизни ведут в Байкале различные представители амфипод?
3. Чем интересны амфиподы, образующие узкие «ленточные» популяции возле уреза воды?
4. Что вы можете рассказать о происхождении и эволюции амфипод в Байкале?
5. Какова роль амфипод в пищевых сетях оз. Байкал?
6. Какой район Байкала можно назвать «очагом» локального эндемизма амфипод?
7. Играет ли, на ваш взгляд, какую-то защитную роль кутикулярное «вооружение» амфипод?

6.3.22. НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

В Байкале насекомые имеют весьма специфическое распределение по биотопам. Эндемичные веснянки и ручейники живут на каменистой литорали озера. Вместе с ними обитают хирономиды, заселившие все районы Байкала. Другие насекомые встречаются только в заливах, бухтах, дельтах притоков.

6.3.22.1. Ногохвостки (Collembola)

По берегам Байкала и его заливов встречаются мелкие первичнобескрылые насекомые — ногохвостки (Collembola). Разные авторы отряд ногохвосток относят к подклассу или к классу Entognatha. Эти мелкие насекомые (1–2 мм),



Рис. 6.170. Представители отряда ногохвостки (Collembola) (с сайта <http://www.biosci.missouri.edu/carrel/photos/Arthropods/Collembola.htm>).

реже крупные (5–10 мм) имеют удлиненное или шаровидное тело, хорошо развитые антенны (4–6 члеников) и ноги, ротовой аппарат грызущего типа или видоизмененный, колюще-сосущий (рис. 6.170). Глаза либо отсутствуют, либо представлены рядами изолированных омматидиев. У большинства Collembola имеется вентральный прыгательный орган — прыгательная вилка.

Ногохвостки имеют широкое распространение — от арктических островов до Антарктиды [Козлов, 1997]. Представители отряда в большом количестве встречаются в самых разнообразных влажных местообитаниях, в том числе в заплесковой зоне Байкала, в верхнем слое грунта (5–10 см, реже глубже), где их численность может достигать нескольких тысяч. Здесь они находят богатую

пищу: гифы и споры грибов, водоросли, бактерии, разлагающиеся остатки растений и животных. Отряд Collembola в регионе не изучен.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. В каких биотопах встречаются ногохвостки?
2. Какой своеобразный придаток имеют эти насекомые?

6.3.22.2. Поденки (Ephemeroptera)

Очень древние насекомые. У имаго поденок тело удлиненное, с мягкими покровами; пара фасеточных глаз и 3 простых глазка; антенны щетинковидные; ротовые органы редуцированы; крылья сетчатые, задняя пара короче передней или крылья совсем отсутствуют; ноги обычно хорошо развиты; брюшко с парой церков и непарным парацерком, у многих видов с длинными хвостовыми нитями. Атрофия ротового аппарата сопровождается у имаго сменой функции кишечника на аэростатическую — кишечник наполнен воздухом, поступление которого происходит через рот и регулируется мускулатурой пищевода.

Личинки (нимфы) населяют самые разнообразные стоячие и проточные водоемы. Их облик в общем сходен с обликом взрослых поденок. Ротовой аппарат грызущего типа или модифицирован. Зачатки задних крыльев не менее чем вдвое меньше зачатков передних крыльев либо отсутствуют. На 1–7-м сегментах брюшка имеется по паре свободно причлененных жабр. Из закончившей развитие личинки вначале выходит первая, неполовозрелая, крылатая стадия — субимаго, которая после линьки превращается в половозрелую стадию — имаго. Жизнь последней продолжается очень короткое время. Лет имаго нередко имеет характер массового роения.

Несмотря на то что в притоках Байкала поденки (около 50 видов) являются одной из доминирующих групп бентоса, в заливы озера они проникают редко [Клюге, 2009]. В маленьких заросших заливчиках и бухточках Чивыркуйского залива встречаются *Caenis horaria* и *Ephemera orientalis* (рис. 6.171).



Рис. 6.171. Подёнка *Ephemera orientalis* (фото М.П. Тунова, Т.М. Туновой).

a — личинка; *б* — субимаго, самец; *в* — имаго, самец.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какими особенностями развития отличаются поденки?
2. Какие места обитания характерны для поденок в бассейне оз. Байкал?

6.3.22.3. Стрекозы (Odonata)

Стрекозы — средних или крупных размеров насекомые, подразделяются на 2 подотряда: равнокрылые стрекозы (*Zygoptera*) — обычно небольшие, с поперечной головой и одинаковыми крыльями; разнокрылые стрекозы (*Anisoptera*) — более крупные, с огромными, часто соприкасающимися глазами и более широкими у основания задними крыльями. Взрослые насекомые и личинки ведут хищный образ жизни. Личинки из разных подотрядов по внешнему виду сильно различаются. Тело равнокрылых стрекоз тонкое и длинное, на конце с 3 жаберными пластинками, у разнокрылых стрекоз массивное и относительно широкое. У всех личинок стрекоз нижняя губа представляет собой хватательный орган, называемый маской, который служит для захвата добычи — от мелких ветвистоусых ракообразных до мальков рыб.

В России известно около 150 видов стрекоз, в притоках Байкала встречаются 47 видов стрекоз из 18 родов и 9 семейств [Бельшев, 1973, 1974]. В мелких болотистых заливчиках и прибреговых водоемах оз. Байкал среди растительности на мелководье можно увидеть личинок стрекоз, а с середины июня до первых осенних заморозков над водой летают взрослые насекомые. Чаще других на северо-восточном побережье встречаются *Libellula quadrimaculata* (рис. 6.172), *Cordulia aenea*, *Sympetrum flaveolum*, а местами — *Aeschna crenata*. Из реликтовых теплолюбивых видов известен *Orthetrum albistylum* (см. 6.8.2).



Рис. 6.172. Стрекоза *Libellula quadrimaculata* L. (с сайта http://www.hlasek.com/libellula_quadrimaculata_2452.htm).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какой тип питания присущ стрекозам?
2. Какие биотопы заселяют стрекозы?

6.3.22.4. Веснянки (Plecoptera)

Отряд Plecoptera включает около 2000 видов. Веснянки — амфибиотические насекомые, яйца и личинки (нимфы) развиваются в воде, а взрослые насекомые держатся на берегу близ воды. Личинки веснянок — типичные реофилы, обитающие в водотоках преимущественно горных местностей. Лишь отдельные виды в результате длительной эволюции приспособились к жизни в озерах.

Тело веснянки, как у имаго, так и у нимфы, удлинненное (от 5 до 50 мм), часто уплощенное, с двумя длинными многочлениковыми церками на конце брюшка; голова с грызущим ротовым аппаратом, часто редуцированным или слабосклеротизированным; антенны длинные, состоят из многих члеников; сложные глаза и простые глазки хорошо выражены. Имаго имеют 2 пары длинных крыльев со сходным жилкованием. У некоторых видов крылья укорочены или отсутствуют.

В прибрежье открытого Байкала обитают веснянки эндемичного рода *Baikaloperla Zaprekina-Dulkeit et Zhilzova*, 1973 [Запекина-Дулькейт, Жильцова, 1973; Жильцова, Запекина-Дулькейт, 1977а, б]. В настоящее время известны 2 вида — *Baikaloperla elongata* и *B. kozhovi* (рис. 6.173), весьма своеобразных по своим экологическим, биологическим и морфологическим особенностям. *B. kozhovi* — мелкое насекомое (5–7 мм), *B. elongata* — круп-



Рис. 6.173. Эндемичная веснянка *Baikaloperla kozhovi* — взрослое насекомое, самка (фото Т.Я. Ситниковой).

нее (9–12 мм). Оба вида полностью бескрылые, им свойственно яйцеживорождение. Ранней весной из трещин во льду появляются нимфы веснянок, которые в чрезвычайно короткие сроки превращаются во взрослых насекомых. Их можно обнаружить под камнями, лежащими на песке выше прибойной зоны озера, до середины июня. Развитие и формирование зародышей в яйцах происходят в полости тела самки. К моменту окончания развития личинок внутри яиц самки уходят в воду, где и происходит процесс вылупления личинок из яиц. После откладки яиц самка не выходит на берег, погибая в воде, а отродившиеся личинки активно ползают по дну. Биология эндемичных веснянок Байкала изучена мало.

Из притоков Байкала известно 45 видов веснянок [Запекина-Дулькейт, 1975; Жильцова, 2009]. Преобладают виды с восточно-палеарктическим типом ареала. Наиболее широко в бассейне распространены *Capnia lepnevae*, *C. nigra*, *Capniella nodosa*, *Pictetiella asiatica*, *Alloperla mediata*, *Suwallia teleckojensis*. Некоторые виды проникают в заливы, глухие бухточки и соры озера. Так, в Посольском соре среди водной растительности встречается восточно-палеарктический вид *Paragnetina flavotinctata*.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие насекомые населяют литораль открытого Байкала?
 2. Где разнообразнее фауна веснянок: в оз. Байкал или в его притоках?
 3. Чем интересны эндемичные веснянки оз. Байкал?
-

6.3.22.5. Ручейники (Trichoptera)

Фауна ручейников (отряд Trichoptera) Байкала насчитывает 55 видов, 24 рода, 9 семейств, из которых 15 видов являются эндемичными. Своеобразие фауны заключается в наличии двух несмешиваемых комплексов: литораль открытого Байкала населена личинками эндемичных ручейников, не зарегистрированных в других водоемах, глубокие заливы и дельты крупных притоков — широко распространенными видами сибирской фауны.

Имаго ручейников (длина тела 1,5–43,0 мм) похожи на бабочек, их тело и крылья покрыты волосками. Ротовой аппарат развит слабо; антенны длинные, многочлениковые; глаза большие, сложные; ноги длинные, особенно средняя и задняя пары. Личинки разнообразны по внешнему облику и образу жизни. Голова сильно склеротизирована, антенны находятся впереди от глаз и имеют вид миниатюрных бугорков, ротовой аппарат грызущего типа, грудь состоит из 3 сегментов, несущих ноги, брюшко — из 9 сегментов, на последнем сегменте имеется пара брюшных (анальных) ног с коготками, часто на брюшке имеются жабры. Личинкам большинства семейств свойственна строительная деятельность. Они сооружают переносные домики разнообразной формы, ис-

пользуя песчинки, камешки, раковинки моллюсков, частицы детрита и другие материалы, плетут ловчие сети и галереи.

Эндемичные ручейники озера принадлежат к семейству Apataniidae и представлены 15 видами из 7 родов и 2 триб. Наибольшее видовое разнообразие отмечено на Ушканьих островах, в Чивыркуйском и Лиственничном заливах, в Малом Море. Широко распространены и многочисленны виды: *Baicalina bellicosa*, *Thamastes dipterus*, *Baicalinella foliata* и *Baicalodes ovalis*.

Ручейники большую часть своей жизни проводят в воде, питаясь обрастаниями камней (бактериями, микроводорослями, грибами). В условиях Байкала их развитие от яйца до куколки длится 2–3 года. От выхода из яйца до окукливания личинка проходит пять–шесть личиночных возрастов. Продолжительный жизненный цикл приводит к одновременному существованию в популяции особей четырех поколений [Непокрытых, Рожкова, 2008]. Вылетевшие из воды взрослые насекомые живут от нескольких дней до 2–3 нед.

Первые взрослые насекомые появляются на льду в апреле. Основной лет ручейников происходит в июне и может носить грандиозный характер. В это время насекомые покрывают все прибрежные предметы (рис. 6.174). В узкой



Рис. 6.174. Эндемичные ручейники между камнями на берегу Байкала (фото Н.А. Рожковой).

полосе каменистого побережья Байкала концентрируется огромное число взрослых ручейников, которые спариваются, откладывают яйца и погибают. Как личинки и куколки, так и имаго ручейников являются ценным пищевым объектом для многих рыб, птиц, медведей, пресмыкающихся, грызунов и других животных.

Ручейники являются одной из доминирующих групп зообентоса каменистой литорали озера в зоне глубин 0–20 м, глубже встречаются редко. Средняя численность этих насекомых в разных частях Байкала находится в пределах 662–3399 экз./м², биомасса — 4,1–23,2 г/м². На мягких грунтах эти показатели незначительны.

В заливах, сорах, дельтах притоков зарегистрировано 39 видов ручейников из 9 семейств: Hydroptilidae (1 вид), Polycentropodidae (5), Psychomyiidae (1), Pnyganeidae (7), Brachycentridae (2), Limnephilidae (7), Apataniidae (1), Molanniidae (5), Leptoceridae (10 видов) [Рожкова, 2004].

Из притоков Байкала известно около 120 видов из 17 семейств [Рожкова, 2009].

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какова особенность распространения ручейников в Байкале?
2. Как долго длится жизненный цикл эндемичных ручейников в Байкале?
3. Когда появляются первые взрослые ручейники на берегу Байкала?
4. Какова роль водных стадий ручейников в биоценозах оз. Байкал?

6.3.22.6. Вши (Anoplura)

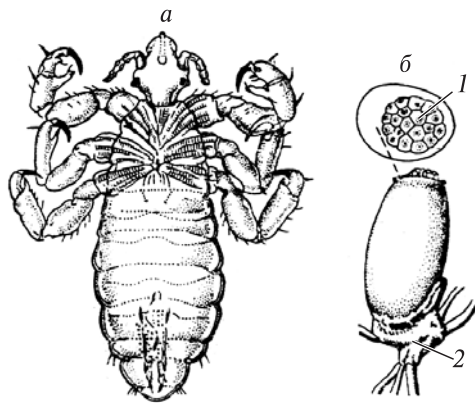


Рис. 6.175. Строение платяной вши [Гинецинская, Добровольский, 1978].

a — платяная вошь; *б* — яйцо: 1 — крышечка, 2 — секрет клеевых желез.

Вши — исключительно паразитические организмы. Это кровососущие насекомые, паразитирующие исключительно на млекопитающих. В мировой фауне известно около 300 видов вшей (рис. 6.175). Для вшей характерен половой диморфизм: самцы обычно меньше самок и задний конец их брюшка закруглен, а у самок раздвоен. В Байкале известен один вид — паразит байкальского тюленя *Echinophthirius horridus baicalensis* (семейство Echinophthiridae) — эндемичный подвид. Впервые был найден в 1928 г. Л. Фройндом и описан в ранге подвида М.Я. Ассом [1935]. Echinophthiridae, или колючие вши, обитают только на морских и пресноводных млекопитаю-

ших, например таких, как тюлени, на которых обычно паразитирует *Echinophthirius horridus*, или тюленья вошь. У таких морских вшей туловище в виде шара, поверхность плотно покрыта шипиками, из-за которых семейство и было названо колючими вшами. На байкальской нерпе вши живут в волосяном покрове, имеют на спине своеобразные чешуйки, которые задерживают определенное количество воздуха. Развитие *Echinophthirius horridus baicalensis* имеет годовой цикл. В феврале — марте (в период рождения детенышей нерпы) самки вшей откладывают яйца. Максимальная зараженность отмечалась в апреле — мае [Данилов, 1990]. Местом локализации вшей является поверхность тела тюленей (голова, спина, основание ласт). Вши могут выполнять роль переносчиков различных болезней.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие организмы Байкала являются хозяевами вшей?
2. Какие места локализации характерны для вшей тюленей?

6.3.22.7. Полужесткокрылые, клопы (Heteroptera)

В вершинах заливов оз. Байкал с хорошо прогреваемой водой на поверхностной пленке и влажных берегах встречаются клопы водомерки (Gerromorpha), а в толще воды — собственно водные клопы (Nepomorpha). В регионе известны представители родов *Nepa*, *Callicorixa*, *Sigara*, *Saldula* (рис. 6.176).

У водных клопов вся жизнь проходит в водоемах. Водомерки в большинстве своем зимуют во взрослой стадии на суше, а весной возвращаются в водоем. Собственно водные клопы зимуют в воде. Клопы дышат атмосферным воздухом, время от времени всплывая к поверхности для пополнения его запаса. Виды, живущие на дне, приспособились дышать кислородом воды. Практически все водные клопы — хищники, питаются личинками и куколками насекомых, икрой и мальками рыб и лишь немногие — водорослями.

Внешне клопы очень разнообразны, так, гладыши имеют плавательные задние ноги и обтекаемое тело с вы-



Рис. 6.176. Клоп из семейства Corixidae — Гребляки (с сайта <http://ftp.ipv6.funet.fi/pub/sci/bio/life/insecta/heteroptera/nepomorpha/corixidae/arctocorisa/index.html>).

пуклой верхней стороной, плавают на спине, водяные скорпионы — крупные насекомые с сильно удлинённым либо уплощённым телом, а водомерки отличаются длинным тонким палочковидным телом. Ротовые органы колюще-сосущего типа, в виде хоботка; крыльев — две пары — сверху более жесткие надкрылья, снизу перепончатые собственно крылья. Надкрылья состоят из трех основных частей: вершинной — прозрачной перепоночки и двух кожистых частей, разделенных косым швом (клавус и более крупный — кориум). У большинства водомерок надкрылья — кожистые, не разделены на части. Личинки похожи на взрослых, но у них не развиты надкрылья и крылья.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие признаки отличают клопов от жуков?
2. Какие стадии занимают клопы в водоеме?

6.3.22.8. Жуки, жесткокрылые (Coleoptera)

Водные жуки — одна из наиболее многообразных групп водных насекомых. В России известно около 700 видов. Они встречаются в пресных водоемах всех типов, в том числе и подземных. Тело взрослых насекомых обычно с сильно склеротизованными покровами. Ротовые органы грызущего типа; антенны хорошо развиты; сложные глаза обычно хорошо выражены. Передние крылья (надкрылья) прикреплены к бокам среднеспинки, сильно хитинизированные, в состоянии покоя сложены на верхней стороне тела и закрывают сверху большую часть груди и брюшко. Задние крылья, прикрепленные к заднеспинке, перепончатые, прозрачные, с темными жилками, служат для полета. Личинки всегда с хорошо развитой головой, которая значительно сильнее хитинизированна, чем покровы тела, с ротовыми органами грызущего типа, с антеннами и грудными ногами, но без брюшных конечностей. Куколки обычно мягкие, светлые, с прижатыми к телу имагинальными придатками, не срастающимися с телом.

В водах открытого Байкала эта группа насекомых совершенно не представлена. В прибрежно-соровой зоне (заливах, бухтах, губах) и в предустьевых участках притоков Байкала, а также в прибрежных озерах, болотах, в дельтах Селенги и Верхней Ангары встречаются водные листоеды (семейство Chrysomelidae, подсемейство Donaciinae, более 15 видов и подвидов) (рис. 6.178). По данным Л.Н. Дубешко [2009], это палеарктические виды Donaciinae: *Macrolea appendiculata*, *Donacia aquatica*, *D. fennica*, *D. ochroleuca*, *Plateumaris roscida*, *P. sericea sibirica*, *P. weisei* и др. В зарослях осоки, манника, тростника и других растений в большом количестве живут водные жуки: *Dytiscus marginalis marginalis* (рис. 6.177), *Ilybius fuliginosus*, *Donacia fennica*, *D. clavipes glabrata* и др. [Томилова, 1958]. Взрослые насекомые питаются растениями-гидрофитами (рдестом, урутью, зостерой и др.); личинки живут в воде на корнях тех же растений, которыми питаются имаго. Установлено, что Байкал служит для водных листоедов зоогеографическим барьером: виды

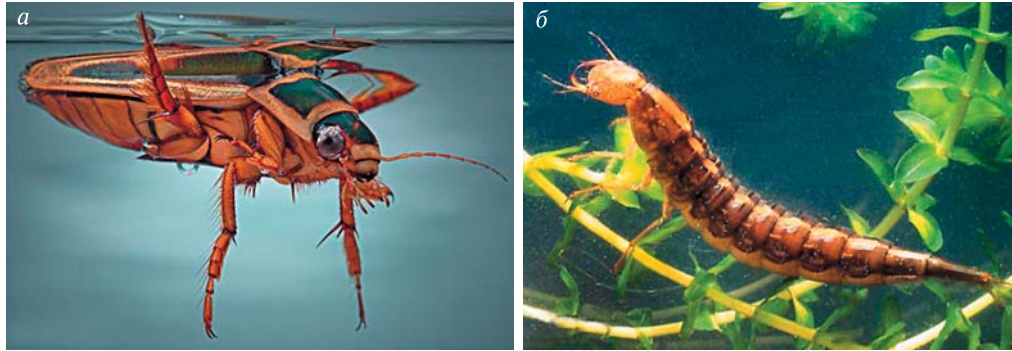


Рис. 6.177. Жук *Dytiscus marginalis marginalis* L.

a — имаго; *б* — личинка (с сайтов: *a* — <http://entomologiajalapa.wordpress.com>;
б — http://www.hlasek.com/dytiscus_marginalis_6241.htm).

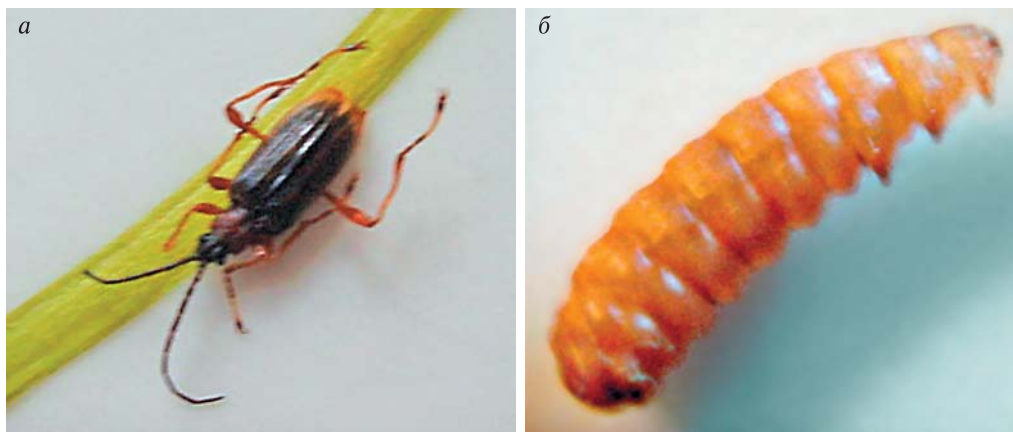


Рис. 6.178. Водный листоед *Macroplea mutica*.

a — имаго; *б* — личинка (фото Л.Н. Дубешко).

западного побережья, как правило, не переходят на восточное и наоборот [Дубешко, 2009].

Другие водные жесткокрылые в Байкальском регионе изучены недостаточно. В мелких стоячих водоемах обитают десятки широко распространенных видов из семейств плавунцов (Dytiscidae) и водолюбов (Hydrophilidae). Из числа последних в разливах термальных вод Аллинского источника (Баргузинская котловина) при температурах 26–32 °С в массе встречен болотолуб крошечный — *Laccobius minutus*. Однако водные жуки населяют не только хорошо прогреваемые водоемы. Их присутствие отмечено в лужах от тающих снежников в подгольцовом поясе хр. Хамар-Дабан, а также в холодноводных источниках Прибайкалья с круглогодичными температурами 4–5 °С. Водолюб *Crenitis apicalis* обитает под камнями в холодных таящих ручьях и горных притоках

Байкала. Температурный барьер на пути проникновения таких видов в Байкал не стоит, и их отсутствие в озере требует другого объяснения.

Необходимо также отметить уникальный пример байкальского эндемизма среди типично наземных жуков. Это единственная жужелица (*Nebria baicalica*, семейство Carabidae), связанная непосредственно с берегами Байкала, описанная В.Г. Шиленковым в 1999 г. Вид занимает узкую экологическую нишу на крупных галечниках вдоль берегов Байкала. Возможно, его предковая форма обитала по берегам рек на гальке, но во время оледенений перешла к обитанию на берегах Байкала, где обособилась в отдельный вид.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие водные жуки живут в Байкале?
2. Какой образ жизни ведут водные жуки, чем питаются?

6.3.22.9. Хирономиды (Diptera, Chironomidae)

Хирономиды — комары-звонцы из семейства длинноусых двукрылых насекомых — распространены всемирно. У хирономид отсутствует колюще-сосущий ротовой аппарат, поэтому они безобидны в отличие от кровососущих комаров (Culicidae). Взрослые насекомые практически не питаются, живут лишь несколько дней. Роятся обычно самцы над поверхностью воды или почвы, а самки прячутся в траве или кустах и влетают в рой для оплодотворения. После спаривания самки откладывают яйца (кладки) в прибрежье водоемов. Кладки имеют разнообразную форму: шнуровидную, овальную или другую, толстый слой слизи защищает яйца от каких-либо повреждений. Большинство видов хирономид проходит полное развитие или метаморфоз (яйцо → личинка → куколка → комар) (рис. 6.179). Наиболее продолжительна жизнь у личинок: от нескольких недель до 2 лет.

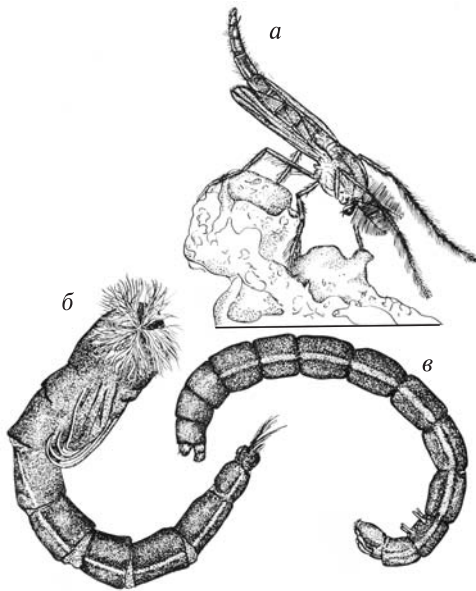


Рис. 6.179. Имаго (а), куколка (б), личинка (в) комара-звонца (мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae)) [Систематика..., 1980].

В водных экосистемах личинки хирономид играют важную роль в трансформации органического вещества, служат кормом для рыб и беспозвоночных животных.

В составе мировой фауны хирономид насчитывается не менее 5000 видов из 11 подсемейств [Макарченко Е.А., Макарченко М.А., 1999], в Прибайкалье — около 300. Встречаются личинки хирономид в глубоководных и мелководных озерах, временных водоемах, болотах, в реках, ручьях, в минеральных, термальных и холодноводных источниках, родниках. В Байкале состав фауны хирономид богаче, чем других амфибиотических насекомых — ручейников, веснянок. Здесь обитает 166 видов и личиночных форм из 5 подсемейств: Tanypodinae (11), Prodiamesinae (2), Diamesinae (10), Orthoclaadiinae (59), Chironominae (84) [Кравцова, 2010б]. В основном это виды, широко распространенные в Палеарктике, Голарктике. По сравнению с другими беспозвоночными животными — моллюсками, боклопками, червями, эндемиков среди хирономид Байкала значительно меньше — не более 10 % от общего числа видов. Принадлежат они преимущественно роду *Sergentia*. Личинки этого рода нередко встречаются на глубинах, не свойственных для большинства насекомых, от 370 до 1580 м [Линевич, 1981]⁴². До сих пор неизвестно, завершается ли развитие глубоководных личинок вылетом комаров.

Распределение личинок хирономид в Байкале неравномерно. Особенно многочисленны они и разнообразны по составу на глубинах от 0 до 5 м. Это зона активного волнового воздействия, хорошей освещенности, насыщенности воды кислородом и ее прогрева в летний период. За счет поступления вод из многочисленных притоков Байкала происходит снос не только терригенного материала, но и беспозвоночных животных, так называемый биосток, или дрейф. В связи с этим в прибрежной зоне озера можно найти виды, живущие в водотоках. Всего в Прибайкалье 111 видов из 300 обитают как в водотоках, так и в озерах, на долю озерно-речного (лимнореофильного) комплекса хирономид в Байкале приходится до 37 % от общего числа видов. За пределами литорали (глубины более 20 м) популяции хирономид крайне разрежены, а видовой состав обеднен (рис. 6.180).

В Байкале β -разнообразие хирономид по показателю Шеннона⁴³, учитывающему не только число видов, но и их количество (экземпляров на 1 м² дна)

⁴² Отдельные личинки отловлены на максимальных глубинах озера, однако материал был утрачен.

⁴³ Индекс, характеризующий видовое богатство и количественное обилие видов, заимствованный из теории информации и широко используемый в гидробиологии.

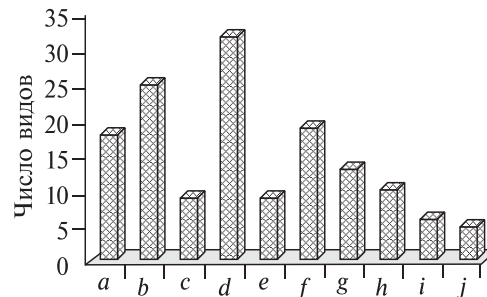


Рис. 6.180. Число видов хирономид на разных участках дна оз. Байкал и рек Похаби-ха, Слюдянка, Безымянная [по: Кравцова, 2005].

Участки, расположенные в реках: a — верхний, в — средний, с — в черте города и населенных пунктов, d — в устье; в оз. Байкал на каменистых грунтах на глубинах, м: e — 0–1,5, f — 1,5–2,5, g — 2,5–3,5 (до 5 м) и на рыхлых донных отложениях на глубинах, м: h — 5–20, i — 20–50, j — 50–100 (до 165).

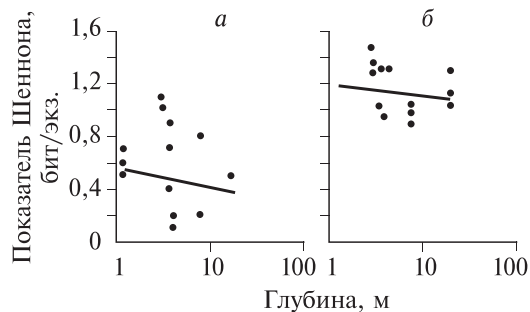


Рис. 6.181. Зависимость β -разнообразия личинок хирономид по показателю Шеннона от глубины в разных местностях Южного Байкала [по: Кравцова, 2010а].

a — у м. Березовый, *б* — в бух. Большие Коты.

вый и в бух. Большие Коты в зоне глубин до 20 м выделено 12 фаций. У м. Березовый на дне расположены следующие фации: валуны, погруженные в песок и щебень (1,2 м); коренные породы, покрытые валунно-песчано-галечным материалом (3,2 м); валунно-щебнистый материал, отдельные участки выхода коренных пород (3,8 м); коренные породы, покрытые валунно-щебнистым материалом (4,1 м); выходы коренных пород, покрытые одиночными валунами и пятнами песка (7,9 м); коренные породы, выступы и ступени с наносами мелкого песка, щебня, обломков (18 м).

В бух. Большие Коты (15 км к северо-западу от м. Березовый) расположены фации: валуны (1,3 м); валуны, погруженные в песчано-гравийно-галечный материал (3,0 м); валуны в ярусной упаковке, погруженные в песчано-гравийно-галечный материал (4,1 м); пески с отдельными валунами (5,7 м); заиленный склон с щебнем, галькой, неокатанными обломками пород (18,5 м). Изменение количественных

снижается с увеличением глубины и ослаблением гидродинамического воздействия на дно (рис. 6.181).

Ведущими абиотическими факторами в пространственном распределении личинок хирономид Байкала являются придонные течения, глубина и характер донных отложений. Взаимодействуя в комплексе, они формируют мозаику фаций и соответственно накладывают отпечаток на состав и особенности распределения личинок хирономид. Дно на разных глубинах прибрежной зоны Байкала крайне неоднородно по составу отложений. Например, в местностях у м. Березо-

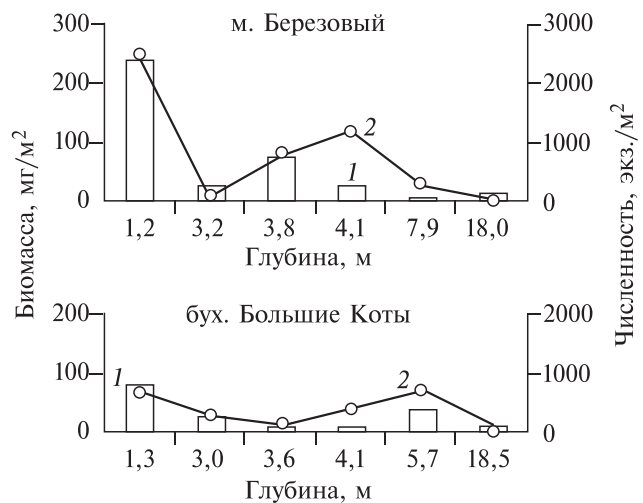


Рис. 6.182. Зависимость биомассы (1) и численности (2) личинок хирономид от состава донных отложений на разных глубинах Южного Байкала у м. Березовый и в бух. Большие Коты [по: Кравцова, 2010а].

показателей (биомассы и численности) личинок хирономид в зависимости от фациальной неоднородности дна Байкала показано на рис. 6.182.

От периферии к центру оз. Байкал происходит замещение гидродинамических процессов на седиментационные. На небольших глубинах до 5 м в зоне интенсивной гидро-, литодинамики концентрируются личинки подсемейства *Orthocladinae*, требовательные к высокому содержанию кислорода, перемешиваемости вод. В глубоководной зоне, в областях аккумуляции тонких наносов (мелкий песок, пелит), а также в понижениях рельефа на мелководье, где аккумулируется алеврит разной размерности, преобладают типичные лимнофилы подсемейства *Chironominae* — обитатели стоячих вод. С увеличением расстояния от берега и нарастанием глубины сообщества хирономид с доминированием того или иного вида постепенно сменяют друг друга (рис. 6.183).

В Байкале таксоценозы (сообщества видов одной таксономической группы) личинок хирономид с доминированием по биомассе разных видов характеризуются несложной структурой. Показатель видового α -разнообразия Шеннона невысок и может достигать максимум до 2 бит на 1 мг массы особи. Чаше всего в них наблюдаются высокая концентрация доминирования одного вида и низкая выравненность (табл. 6.7).

Сезонные флуктуации количественных показателей (биомассы и численности) личинок хирономид в Байкале, как правило, определяются составом до-

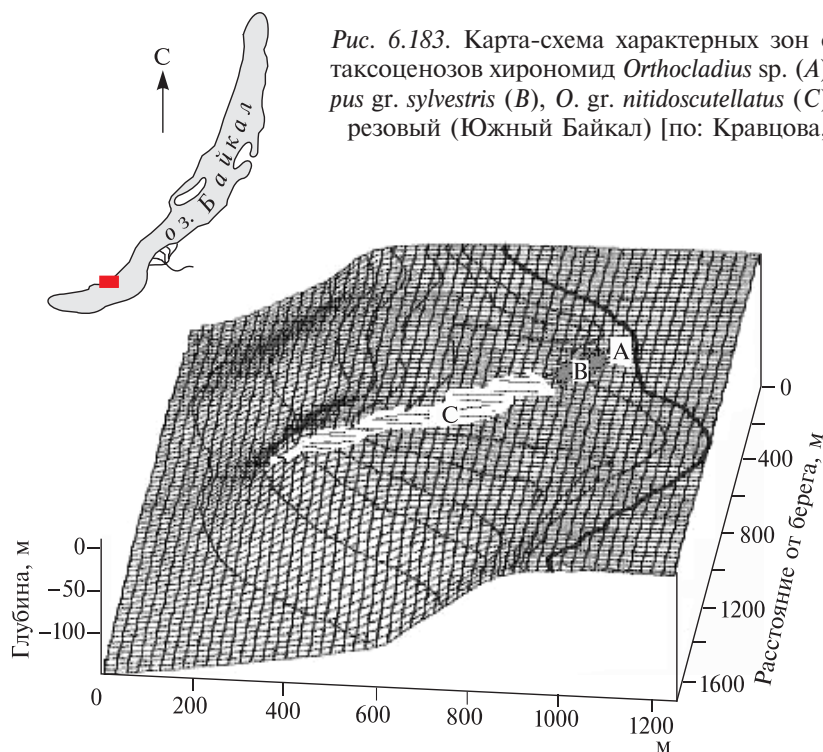


Рис. 6.183. Карта-схема характерных зон обитания таксоценозов хирономид *Orthocladius* sp. (A), *Cricotopus* gr. *sylvestris* (B), *O.* gr. *nitidoscutellatus* (C) у м. Березовый (Южный Байкал) [по: Кравцова, 2010а].

Таблица 6.7

Характеристика таксоценозов хирономид в бух. Большие Коты Южного Байкала [по: Kravtsova, 2007]

Таксоценоз	Число таксонов	$B \pm t$		H , бит/мг	C	e	n
		мг/м ²	%				
<i>Orthocladius</i> gr. <i>thienemanni</i>	6	28 ± 9	52	1,9	0,35	0,72	4
<i>O.</i> gr. <i>olivaceus</i>	4	10 ± 5	68	1,4	0,50	0,70	5
<i>O. frigidus</i>	6	12 ± 11	40	2,1	0,27	0,82	3
<i>Cricotopus bicinctus</i>	6	183 ± 176	84	0,9	0,71	0,37	2
<i>Paratanytarsus baicalensis</i>	6	13 ± 3	82	1,1	0,67	0,42	11
<i>Sergentia baicalensis</i>	13	93 ± 22	87	0,9	0,76	0,24	28
<i>S. nebulosa</i>	3	68 ± 41	83	0,7	0,72	0,44	2
<i>Sergentia</i> sp.	5	130 ± 56	85	0,8	0,74	0,33	5

Примечание. B — биомасса; t — ошибка средней; % — доля доминирующего вида в общей биомассе таксоценоза хирономид; H — индекс Шеннона; C — индекс Симпсона; e — индекс Пиелу; n — число проб.

минирующих видов, особенностями их биологии, миграционной активностью. Максимум количественных показателей личинок хирономид на фации крупнообломочного материала (неокатанных обломках пород, валунах) у западного борта Южной котловины Байкала приходится на март и май (рис. 6.184), а у восточного — на июль.

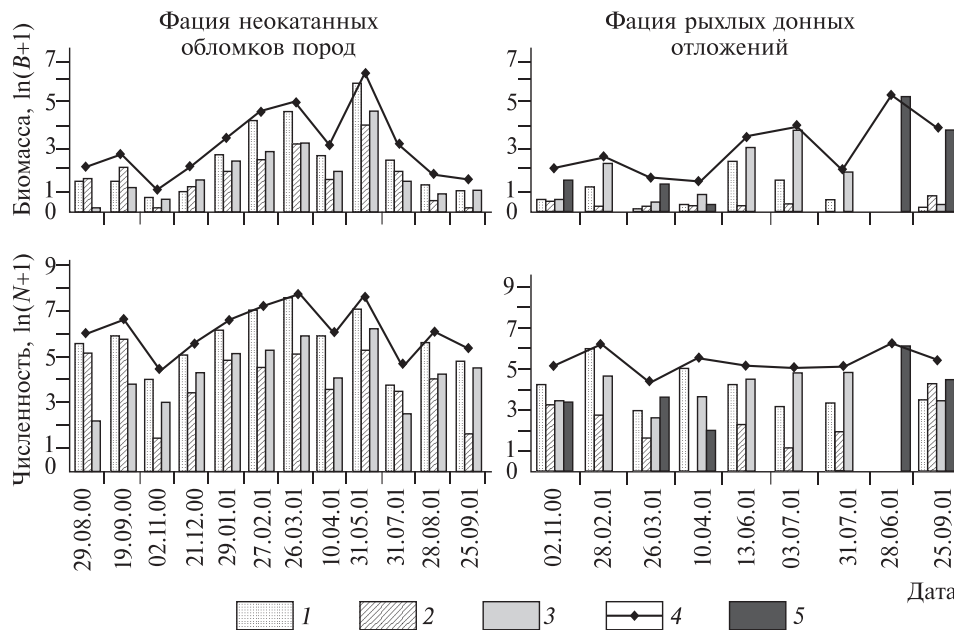


Рис. 6.184. Сезонные изменения количественных показателей таксоценоза личинок хирономид и доминирующих видов на разных фациях у м. Березовый (Южный Байкал, 2000–2001 гг.) [по: Кравцова, 2010б].

1 — *Orthocladius nitidoscutellatus*; 2 — *Paratanytarsus baicalensis*; 3 — *Orthocladius* sp.; 4 — *Sergentia baicalensis*; 5 — общая численность, экз./м².

На фациях крупнообломочного материала многочисленны личинки рода *Orthocladius*, размеры которых не превышают 5–6 мм, а продолжительность их жизни составляет не более года. На фациях рыхлых донных отложений обитают немногочисленные, но более крупные личинки рода *Sergentia* — типичные обитатели песчаных, песчано-илистых и илистых грунтов глубоководной зоны Байкала. Развиваются они значительно медленнее, их продолжительность жизни составляет не менее 2 лет. Размеры зрелых личинок *S. baicalensis*, *S. flavo-dentata* могут достигать 14 мм и значительно превышать (более чем в 2 раза) размеры представителей рода *Orthocladius*. Обитая на рыхлых донных отложениях, они в меньшем своем числе зачастую создают бóльшую биомассу по сравнению с ортокладидами, и как следствие мы наблюдаем на разных фациях в одни и те же месяцы различия в количественных показателях таксоценоза (см. рис. 6.184). К августу на дне Байкала популяции многих видов хирономид становятся разреженными из-за вылета имаго, что также отражается на показателях их общего обилия в донных биоценозах. Немаловажную роль в сезонных изменениях таксоценоза личинок хирономид играет их миграционная активность. Миграции могут быть вызваны неравномерным прогреванием мелководья и глубоководной зоны Байкала, поиском подходящего субстрата, регуляцией численности популяций личинок хирономид в случае перенаселенности биотопа.

В Байкале, как и в других водоемах, фауна хирономид дифференцирована по глубинам, благодаря биологическим особенностям видов и их адаптационным способностям, выработанным в ходе эволюции. По мнению А.А. Линевиц [1963], часть байкальских хирономид произошла от реофильных видов, обитателей текучих водоемов — это преимущественно обитатели литорали (*Neozavrelia minuta*, *Orthocladius gregarius*), имеющие слабовыраженные признаки эндемизма; другая часть является потомками лимнофилов — обитателей глубоководных олиготрофных озер; они образуют эндемичный подрод *Baicalosergentia*, включающий 14 видов.

Байкальские литоральные виды откладывают прикрепленные к субстрату кладки на мелководье у берега (для развития им необходимы высокие температуры), а типичные холодолюбивые лимнофилы рода *Sergentia* сбрасывают кладки на поверхность воды, и они свободно погружаются на дно на разных глубинах [Линевиц, 1981]. Применение молекулярно-генетических методов в исследованиях фауны хирономид позволило установить монофилетичность (единство происхождения) современных байкальских эндемиков рода *Sergentia* и время существования их предковых форм — 25,7 млн лет [Pарouchева et al., 2003]. В то же время размах внутривидового генетического полиморфизма, выявленный у байкальских видов рода *Paratanytarsus*, может свидетельствовать о каких-то процессах недавнего видообразования [Kravtsova et al., 2010].

Богатство видами и широкое распространение хирономид, как в Байкале, так и в других водоемах, свидетельствуют о большой экологической значимости этой группы амфибиотических насекомых.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. К какому отряду относятся комары-звонцы?
2. Сколько видов хирономид обитает в Байкале, и когда появились предки эндемичного подрода *Baicalosergentia*?
3. Какие факторы среды влияют на пространственное распределение личинок хирономид в Байкале?

6.3.22.10. Прочие двукрылые (Diptera)

Кроме хирономид из отряда двукрылых (Diptera) в приустьевых участках притоков можно встретить личинок комаров долгоножек (Tipulidae), настоящих комаров (Culicidae), комаров-болотниц (Limoniidae), сетчатокрылых комаров (Blephariceridae), мошек (Simuliidae), мокрецов (Ceratopogonidae), слепней (Tabanidae) и др. (рис. 6.185, 6.186). Diptera — крупный отряд, описано более 80 тыс. видов. Типичные взрослые формы с парой перепончатых крыльев; голова очень подвижная; ротовые органы в виде хоботка, приспособлены для сосания или слизывания; грудь большая, образована из сильно развитой среднегруди и тесно слившихся с ней маленьких передне-

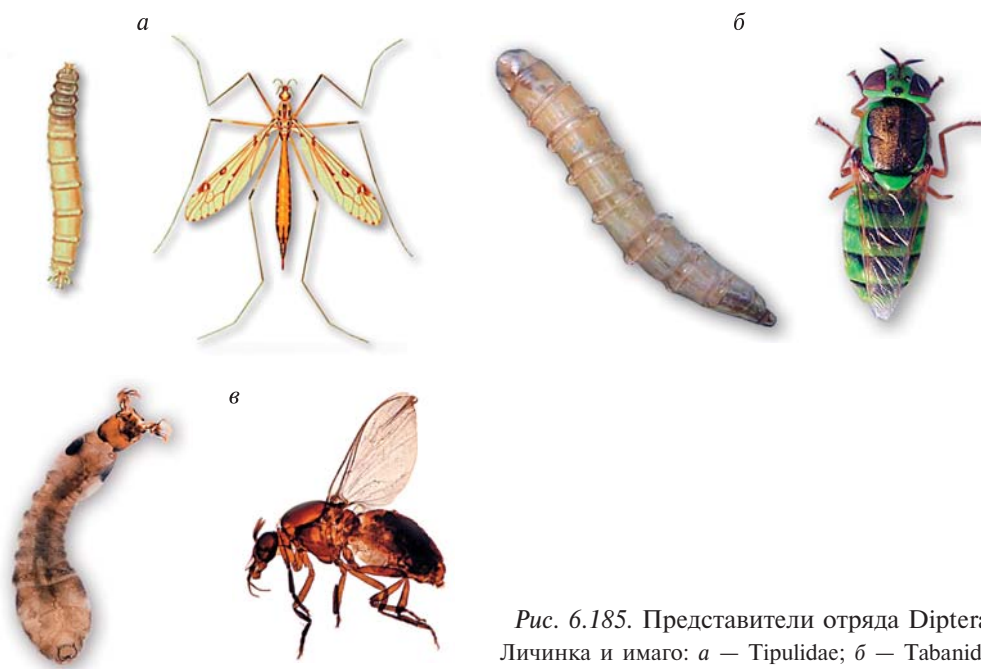


Рис. 6.185. Представители отряда Diptera.
Личинка и имаго: а — Tipulidae; б — Tabanidae;
в — Simuliidae.



Рис. 6.186. Личинки сем. Vlephariceridae.
а — дорсально, б — вентрально.

и заднегруди. Личинки безногие, часть — с редуцированной головой, куколка нередко в ложнококонце. Годичный цикл нередко отличается быстрой сменой поколений, многие виды имеют в году 3–4 поколения, некоторые — даже до 6–10 поколений и более.

6.3.23. ПАУКООБРАЗНЫЕ (ARACHNIDA)

Клещи (Acariformes) — отдельный отряд класса Arachnida в типе членистоногих (Arthropoda). Известно около 20 тыс. видов клещей. Длина их тела от 0,05 до 13 мм. Клещи распространены очень широко, заселяют почву, лесную подстилку, мох, пресные и морские водоемы; имеют серьезное практическое значение как паразиты человека, домашних животных и культурных растений, переносчики тяжелых заболеваний.

Обитающие в водоемах представители относятся к следующим группам: Hydrachnidia (пресноводные — гидрахнидии, или гидрахнеллы), Halacaridae (морские) и Oribatida (панцирные). Клещи раздельнополы, у них часто выражен половой диморфизм, нередок партеногенез. Гидрахнеллы проходят сложный цикл развития; так, у клещей-гидрахнидий имеются три покоящихся стадии — предличинка, протонимфа, тритонимфа, и три активных стадии — личинка, дейтонимфа и имаго. Известно, что личинки пресноводных клещей паразитируют на насекомых, дейтонимфы и имаго — свободноживущие стадии, питающиеся планктонными ракообразными, остракодами, личинками и яйцами насекомых. Смена возрастов сопровождается линьками. У личинок имеется три пары ног, у большинства нимф и взрослых клещей — четыре пары (рис. 6.187).

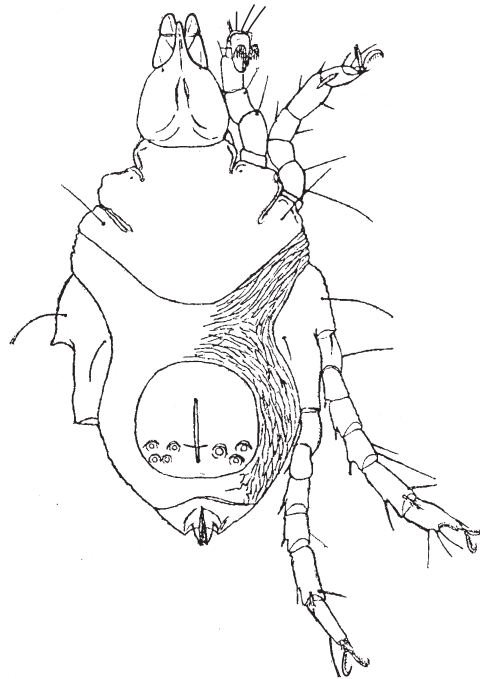


Рис. 6.187. Нимфа II стадии водного клеща из рода *Soldanellonyx*, вид с брюшной стороны. Показаны конечности только левой стороны тела (рис. И.И. Соколова).

Фауна клещей в Байкале включает 7 видов и подвидов, относящихся к 4 родам когорты Prostigmata [Аннотированный список..., 2004], 3 семействам, 1 отряду; среди них 2 вида — эндемики, один из которых принадлежит к эндемичному роду *Pseudosoldanellonux* — *P. lohmannelloides*; другой эндемик — *Cerberothrombium vermiforme*. Интересно отметить, что стенотермный холодолюбивый вид *Parasoldanellonux baicalensis* (рис. 6.188) обнаружен в Северном Байкале, в районе прол. Ольхонские Ворота, р. Солзан (Южный Байкал), и в то же время — в оз. Хубсугул. В Байкале также обитают виды, которые широко распространены в сорах и притоках озера.

В своей работе по клещам Сибири И.И. Соколов [Sokolov, 1930] привел 91 вид, в том числе уникальную находку из горячего ключа Хакусы на северном побережье Байкала — *Thermacarus thermobius*. В последующем этот вид найден только в индийском штате Кашмир. Получается, что два известных местообитания разделены высочайшей горной системой мира — Гималаями. Таким образом, происхождение этого вида и возможный механизм его расселения остаются неясными. Очевидно, вид является термофильным реликтом в фауне Прибайкалья.

И.И. Соколов отметил также присутствие вида *Pionacercus leuckarti* в Байкале у пос. Маритуй.

Однако в Байкале до сих пор не обнаружено ни одного представителя водных клещей из группы Hydrachnidia, хотя гидрахнидии — самая многочисленная

группа ярко окрашенных клещей, обитающих в различных водоемах, термальных источниках и подземных водах, в том числе и в лагунном оз. Кадильное на побережье Байкала, что является большой экологической загадкой. Возможно, тщательное исследование позволит выявить в будущем эту группу в Байкале.

Недавно Г.Л. Окуневой впервые для Восточной Сибири идентифицированы клещи из подотряда Oribatida (вид *Hydrozetes lacustris*), встреченные в термальном источнике Верхняя Заимка по долине р. Верхняя Ангара.

Клещи, обнаруженные в различных районах Байкала, обитают на глу-



Рис. 6.188. Водный клещ *Parasoldanellonux baicalensis*. Северный Байкал, бух. Богучанская. Известен только из Байкала и Хубсугула (фото С.И. Дидоренко).

бинах от 0 м до максимальных, на каменистых грунтах с водорослями, на песчаных и песчано-илистых грунтах с детритом, на глубоководных илах. В разные сезоны года в районе Больших Котов на глубинах от 0 до 5 м обилие водных клещей колебалось от полного отсутствия до 270 экз./м² [Продуктивность..., 1974]. Максимальное обилие клещей достигает 2000 экз./м². Байкальские клещи — преимущественно хищники, они питаются мелкими рачками, личинками насекомых, тихоходками, но также и водорослями.

Пауки (Araneae). Как отмечается в классических монографиях о Байкале М.М. Кожова [1962, 1972], в глухих участках глубоко вдающихся в берег заливов, а также в сорах обитает обычный для Палеарктики водный паук-серебрянка *Argyroneta aquatica*. Паук строит под водой колокол из паутины, в котором запасает воздух для дыхания и подкарауливает своих жертв — мелких членистоногих. Данный вид полностью отсутствует не только в открытом Байкале, но и во внешних участках заливов.

6.3.24. ТИХОХОДКИ (TARDIGRADA)

Тихоходки — тип беспозвоночных животных, включающий 3 класса: Heterotardigrada, Mesotardigrada и Eutardigrada. Тихоходки обладают рядом черт кольчатых червей и членистоногих животных. Известно более 600 видов этих организмов размером от 0,1 до 1,2 мм. Тихоходки обитают в морях, пресных водах, среди мхов, лишайников, в почве.

Фауна тихоходок Байкала представлена классом Eutardigrada и состоит из 10 видов и 1 подвида, относящихся к 6 родам, 3 семействам и 1 отряду Parachela [Аннотированный список..., 2004]. Таксономическое положение части из них до конца не установлено; фауна тихоходок Байкала и окружающих его водоемов, родников и подземных вод нуждается в специальном исследовании. Эндемитами Байкала являются *Amphibolus markevichi* Biserov, *Isohyp-sibius granulifer baicalensis*, вид сбоку и сверху (фото С.И. Дидоренко) и *Isohyp-sibius irregibilis* Biserov и



Рис. 6.189. Байкальская эндемичная тихоходка *Isohyp-sibius granulifer baicalensis*, вид сбоку и сверху (фото С.И. Дидоренко).



Рис. 6.190. Яйцевые кладки тихоходок (фото С.И. Дидоренко).

глубоко в интерстициальную зону. Весной они пробуждаются от оцепенения и начинают активно питаться. В кишечнике тихоходок обнаружено много бактерий, микроскопических грибов и водорослей, детрита, простейших и даже панцирей коловраток. Сами тихоходки составляют значительную часть рациона плоских, круглых и кольчатых червей, моллюсков, ракообразных, личинок ручейников и клещей.

6.3.25. БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ (GASTROPODA)

Гастроподы, или улитки, — класс моллюсков, включающий около 110 000 видов с различным образом жизни. Самые крупные представители брюхоногих — морские виды. В Байкале из-за недостатка в воде минеральных солей они не достигают больших размеров, и поэтому самые крупные представители

I. granulifer baicalensis Ramazzotti. Последний подвиd имеет яркую коричневую окраску и крупные размеры — 0,76 мм (рис. 6.189).

В Байкале тихоходки имеют широкое распространение; это бентосные животные, живут на глубинах от 0 до 40 м, единично встречаются до 190 м. Плотность поселения тихоходок значительно варьирует и зависит от количества органического вещества на дне и обилия макрофитов. Наибольшая численность отмечена на каменистых и песчаных грунтах — до 30–40 тыс. экз./м² и более. Огромное количество тихоходок обнаружено среди макрофитов — *Ulothrix*, *Didymosphenia*, *Cladophora*. Они медленно передвигаются по макрофитам при помощи небольших бугорчатых ножек. В июле — августе происходит массовая откладка яиц в личинные шкурки по 10–60 шт. (рис. 6.190). Плотность кладок тихоходок нередко достигает 12 тыс. экз./м².

Отмечено, что байкальские тихоходки зимой в зоне прибойя могут подвергаться длительному вмерзанию в грунт или уходят

группы (условные «гиганты») не превышают 6 см, а «карлики» — 2–6 мм [Ситникова, Шимараев, 2001]. Тело брюхоногих покрыто спирально завитой или колпачковидной раковиной. В типичных случаях тело делится на голову, внутренностный мешок и ногу. Голова несет ротовое отверстие, глаза и органы осязания — щупальца. Основание висцерального мешка окружено кожной складкой — мантией, края которой прилегают к нижнему краю раковины и участвуют в ее образовании. Между мантией и внутренностным мешком остается полость, в которой лежит мантийный комплекс органов, в том числе и органы дыхания. Легко различаются первичноводные моллюски — дышащие жабрами; у них устье раковины прикрыто крышечкой. У вторичноводных форм вместо жабры развито легкое. Впрочем, не всем легочным моллюскам для дыхания необходимо подниматься к поверхности: у многих из них легкое заполнено водой и служит в качестве вторичной жабры (байкальские легочные виды). Пищеварительная система брюхоногого моллюска состоит из ротовой полости, глотки с радулой (теркой), пищевода, желудка, крупной пищеварительной железы («печени»), средней и задней кишки (рис. 6.191). На границе ротовой полости и глотки развиты кутикулярные челюсти. Вентральная стенка глотки образует «язык» (одонтофор), служащий опорой для радулы. У некоторых форм передний отдел желудка образует слепой вырост (цекум), в котором живут симбиотические бактерии. Кровеносная система лакунарная. Нервная система диффузно-узлового типа. Из органов чувств кроме глаз и пары щупалец у улиток развиты органы равновесия —статоцисты. Они находятся вблизи педальных ганглиев и представляют собой пузырьки, стенки которых выстланы чувствительными клетками, а полость содержит жидкость, в которой плавают зернышки карбоната кальция. Давление, которое зернышки оказывают на тот или иной участок стенки пузырька при различных положениях улитки, позволяет ей ориентироваться в пространстве. Улиткам присущ также орган химического чувства — осфрадий, лежащий у основания жабры (или перед дыхательным отверстием у пульмонат). Он воспринимает изменения осмотического давления, ионного состава среды и содержания в ней кислорода, а также позволяет определять уровень содержания в воде взвешенных частиц. У некоторых байкальских улиток осфрадий неразличим. По мнению Т.Я. Ситниковой (устн. сообщ.), его заменяет мантийное щупальце, располагающееся рядом с жаброй. Органом выделения служит непарная почка, с одной стороны она открывается в перикардий, а с другой — в мантийную полость.

Среди улиток встречаются как раздельнополые виды, так и гермафродиты. У последних строение полового аппарата наиболее сложно. Гонада всегда одна. Оплодотворение у большинства брюхоногих внутреннее. Самооплодотворение бывает крайне редко из-за неравномерности развития протоков и желез в онтогенезе моллюска и созревания мужских и женских половых продуктов [Березкина, Старобогатов, 1988]. У байкальских легочных моллюсков случаи самооплодотворения неизвестны. Развитие гастропод осуществляется через стадию личинки либо прямое, т.е. из яйцевых оболочек выходит маленький моллюск с еще неполным числом оборотов раковины. Живородящие формы среди брю-

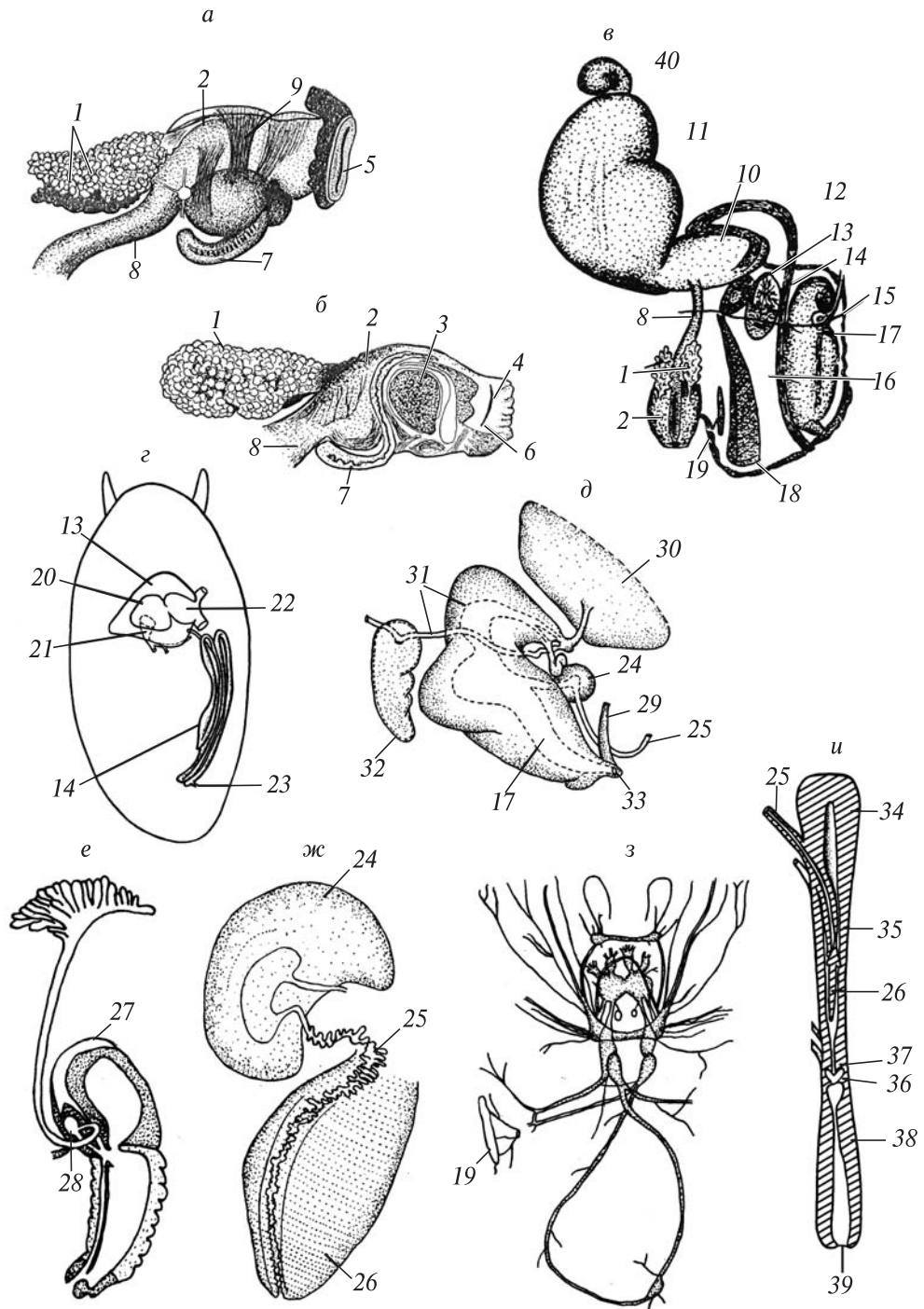


Таблица 6.8
**Число видов брюхоногих моллюсков, населяющих наиболее известные
из существующих древних озер Земли [Nishino, Watanabe, 2000; West et al., 2003;
Kijashko, 2006; Sitnikova et al., 2006; Strong et al., 2008; Wilke, 2009]**

Озеро	Регион	Общее число видов гастропод	Число эндемичных видов гастропод
Танганьика	Центральная Африка	83	65
Виктория	Восточная Африка	28	13
Малави	Центрально-Восточная Африка	28	16
Бива	Япония	38	19-27
Охрид	Македония, Албания	73	65
Каспий	Евразия	128	67
Хубсугул	Монголия	13	1
Титикака	Южная Америка	24	15
Байкал	Восточная Сибирь	150	117

хоногих — не редкость, но в Байкале таких видов нет. Все байкальские улитки — яйцекладущие, с прямым развитием [Ситникова и др., 2009]. Они прикрепляют свои кладки в углубления твердого субстрата (галька, валуны, подводные скалы), на гладкие поверхности камней, пустые домики ручейников, песчинки, затопленную древесину и раковины других улиток. В Байкале эмбрионы созревают значительно медленнее, чем в обычных водоемах Сибири. Продолжительность эмбрионального развития зависит от температуры придонного слоя воды. Растут моллюски медленно, одни виды становятся половозрелыми через год, другие — только к 4 годам жизни. Продолжительность жизни варьирует у разных видов от 2,0–2,5 до 8 лет [Широкая, 2005; Максимова и др., 2007; Shirokaya, 2003; Maximova, Sitnikova, 2006].

В настоящее время в Байкале (без притоков и прибрежных водоемов) насчитывается около 150 видов гастропод, из которых 117 видов — эндемики (79 %). В прибрежно-соровую зону, а иногда и в открытый Байкал проникают широкораспространенные палеарктические виды (*Lymnaea auricularia*, *L. inter-cisa*, *Anisus stroemi*, *A. borealis* и др.). Для сравнения в табл. 6.8 приведены све-

Рис. 6.191. Детали анатомии байкальских гастропод.

a, б — буккальный отдел *Benedictia baicalensis* сбоку: *a* — внешний вид; *б* — в разрезе; *в* — самка *B. baicalensis* на вскрытии (дорсально); *г* — сердце и выделительная система *Acroloxus lacustris* (дорсально); *д* — центральная часть половой системы *A. lacustris* (дорсально); *е, ж* — половые органы *B. baicalensis* (*е* — самка, *ж* — самец); *з* — нервная система *Kobeltocochlea martensiana*; *и* — копулятивный аппарат *A. lacustris* (схема). *а-в, ж* — по Т. Sitnikova [1995]; *г-д, и* — по В. Hubendick [1962]; *е, з* — по М.М. Кожову [1950]. *1* — слюнные железы; *2* — буккальная масса; *3* — одонтофор; *4* — челюсти; *5* — ротовое отверстие; *6* — ротовая полость; *7* — мешок радулы; *8* — пищевод; *9* — мускулы; *10* — желудок; *11* — пищеварительная железа («печень»); *12* — кишечник; *13* — перикардий; *14* — почка; *15* — граница мантийной полости; *16* — мантийная полость; *17* — яйцевод; *18* — жабра; *19* — осфрадий; *20* — желудочек; *21* — аорта; *22* — предсердие; *23* — выделительное отверстие; *24* — простата; *25* — семяпровод; *26* — пенис; *27* — бурса; *28* — семяприемник; *29* — проток семяприемника; *30* — белковая железа; *31* — гермафродитный проток; *32* — семенные пузырьки; *33* — женское половое отверстие; *34* — железистый придаток мешка пениса (флагеллум); *35* — мешок пениса; *36* — велюм; *37* — саркобеллум; *38* — препуциум; *39* — мужское половое отверстие; *40* — гонада.



Рис. 6.192. Моллюск сем. Baicaliidae *Parabaicalia oviformis* (байкалия яйцевидная), обитатель песчаных грунтов на глубинах от 3–4 до 120 м (фото С.И. Дидоренко).



Рис. 6.193. Моллюск сем. Baicaliidae *Teratobaicalia ciliata*, обитатель каменистой литорали Байкала на глубинах от 2 до 15 м (фото С.И. Дидоренко).

дения о числе видов гастропод, населяющих наиболее известные из существующих древних озер Земли. Среди них Байкал занимает первое место.

Байкальские брюхоногие моллюски образовали несколько эндемичных групп. Из жаберных форм — это эндемичные семейства Baicaliidae (рис. 6.192–6.195), Benedictiidae (рис. 6.196, 6.197) и часть семейства Valvatidae (рис. 6.198). Из легочных форм эндемичные виды возникли в составе родов *Anisus*, *Choanomphalus* и в пределах семейства Acroloxidae (рис. 6.199). Нужно отметить, что до недавнего времени огромное семейство Baicaliidae содержало всего 2 рода и лишь относительно недавно было поделено на серию родов [Ситникова, 1991].

Для брюхоногих моллюсков характерны различные способы потребления пищи. Представители семейств Valvatidae, Baicaliidae и Vithyniidae являются фильтраторами, причем механизмы фильтрации у них различны: вальватиды активно собирают пищу с поверхности субстрата длинным ростромом, окруженным ресничками, а байкалииды и битинии пропускают пищевые частицы вместе с водой через мантийную полость, обволакивают их слизью, а затем заглатывают слезовой шнур [Ситникова, 2004]. Моллюски семейства Benedictiidae, а также все легочные (Acroloxidae, Planorbidae, Lymnaeidae и Physidae) «пасутся на субстрате»: у них имеется специальная хитиновая мембрана с рядами зубчиков — радула (рис. 6.200), которой они соскребают бактериально-водорослевый налет с субстрата. Строение радулы имеет таксономическое значение.

Основная пища гастропод в Байкале — диатомовые водоросли и растительный детрит; также в их желудках встречаются цианобактерии, спикулы

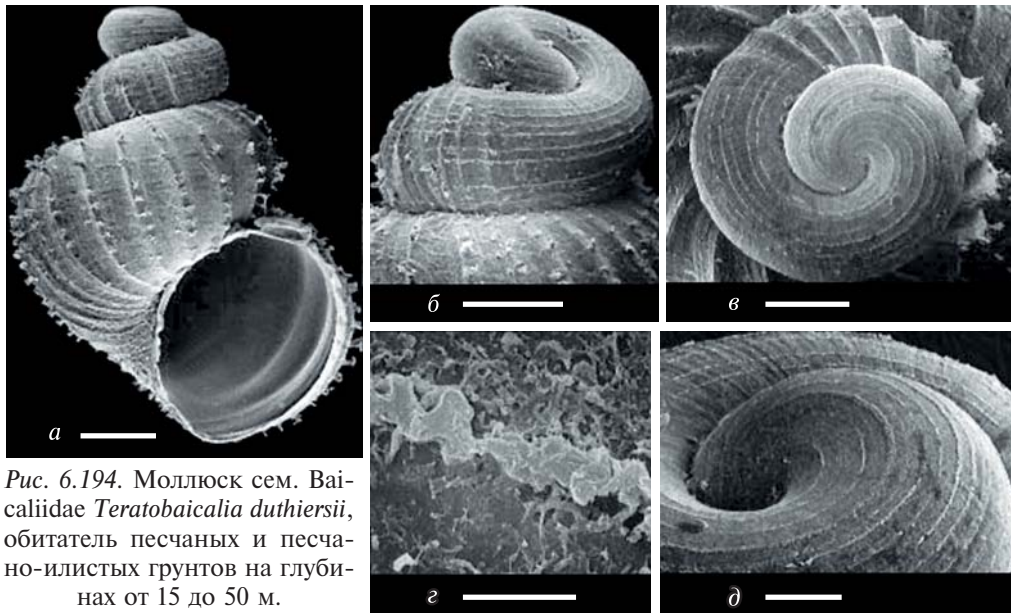


Рис. 6.194. Моллюск сем. Baicaliidae *Teratobaicalia duthiersii*, обитатель песчаных и песчано-илистых грунтов на глубинах от 15 до 50 м. Масштабная линейка, мкм: а — 500, в, с — 200, d — 10, e — 100 (фото Т.Я. Ситниковой, П. Рёнсторфа, Ф. Риделя).

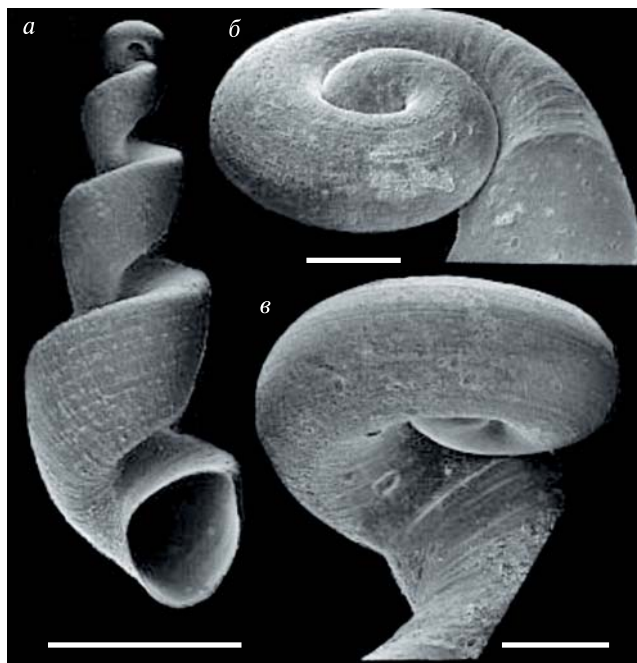


Рис. 6.195. Моллюск сем. Baicaliidae со штопоровидной формой раковинки *Liobaicalia stida*, вид, зарывающийся в песок на глубинах от 15 до 300 м.

a — телеоконх; *б* и *с* — протоконх сверху и сбоку. Масштабная линейка: *a* — 2 мм, *б*, *с* — 200 мкм (фото Т.Я. Ситниковой, П. Рёнсторфа, Ф. Риделя).



Рис. 6.196. Моллюск сем. Benedictiidae *Benedictia baicalensis* — массовый вид песчаных и каменистых грунтов на глубинах от 1,5 до 100 м (фото С.И. Дидоренко).



Рис. 6.197. «Гигантский» моллюск сем. *Benedictiidae* *Benedictia* gr. *fragilis* — один из крупнейших байкальских видов, наиболее часто встречается в селенгинском придельтовом районе (фото С.И. Дидоренко).



Рис. 6.198. Байкальский моллюск сем. *Valvatidae* *Megalovalvata piligera* (затворка ребристая) — обитатель песчаных грунтов на глубинах от 5 до 40 м (фото С.И. Дидоренко).

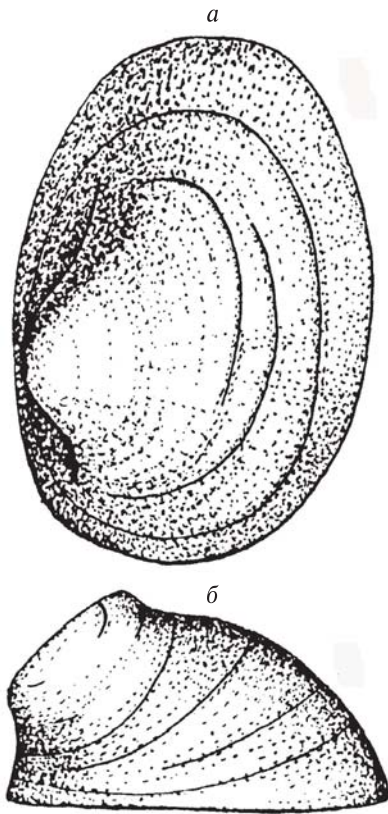


Рис. 6.199. Байкальский легочный моллюск сем. Ascoloxidae с колпачковидной формой раковин *Pseudanacylestrum frolikhae* — обитатель галечно-гравийного грунта. Вид сверху (а) и сбоку (б). Масштабная линейка — 1 мм (рис. Т.Я. Ситниковой).

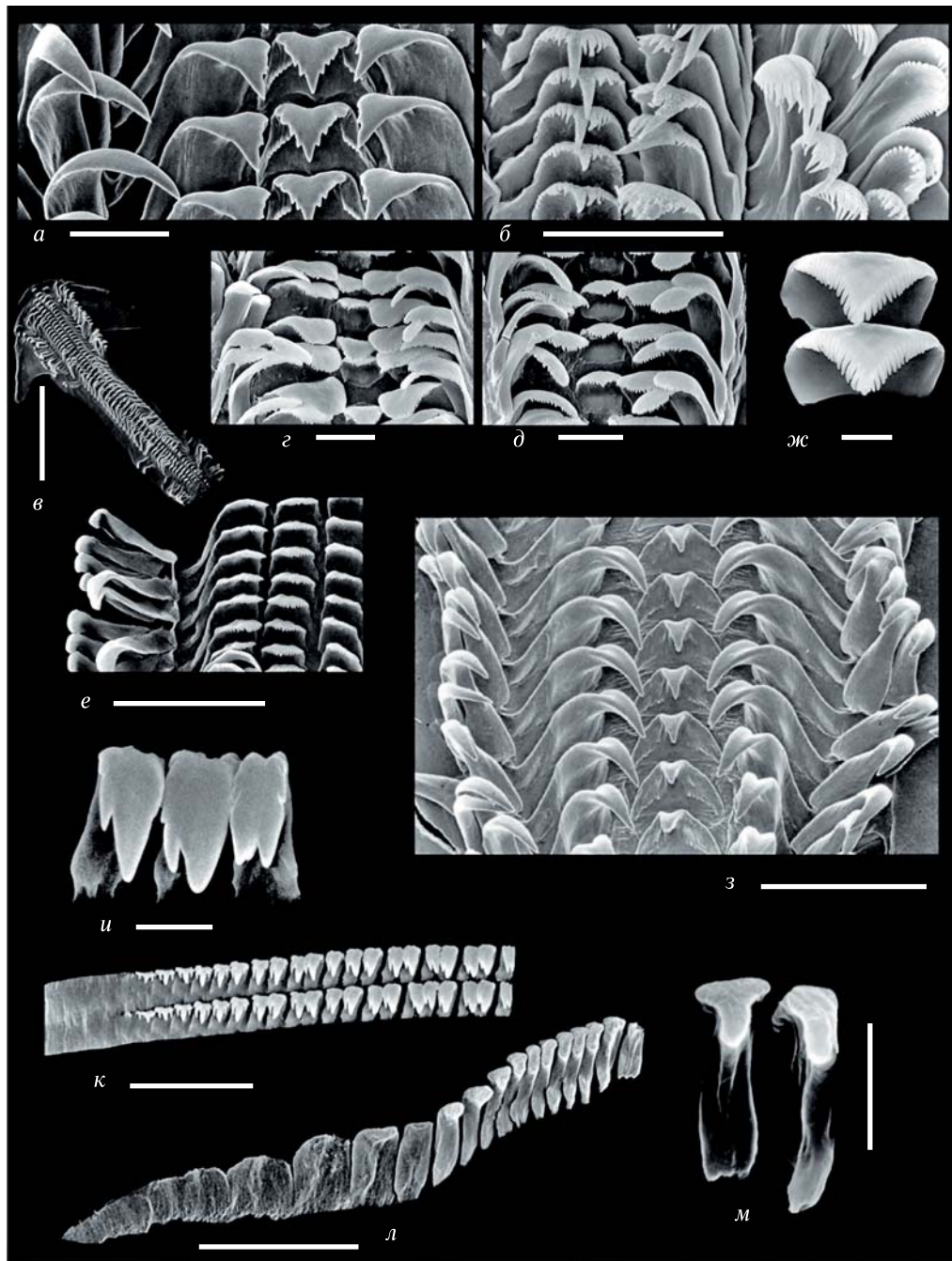
представителей рода *Teratobaikalia* (см. рис. 6.193, 6.194). Имеет место экзотическая форма и самой раковины, у которой размыкаются обороты — у вида *Liobaicalia stiedae* (см. рис. 6.195).

губок, зеленые водоросли (в том числе симбиотические), цисты золотистых водорослей, инфузории, коловратки, дрожжи и пыльца. Бенедикции и хоаномфалюсы поедают также трупы рыб и мелких беспозвоночных [Roepstorff et al., 2003; Shirokaya, 2003]. Исследование особенностей строения радулы, пищевого комка желудка, а также соотношений стабильных изотопов углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в тканях моллюсков выявило наличие у них пищевого преферендума. Например, для байкалиид, населяющих скальные грунты каньонов, основной пищей служат планктонные диатомовые водоросли, но при этом у моллюсков существуют достоверные межвидовые различия в изотопном составе [Sitnikova et al., 2012]. Половозрелые особи литоральных видов акролоксид потребляют преимущественно бентосных диатомовых, тогда как их молодь питается цианобактериями и фитопланктоном [Shirokaya, 2003]. Единственный абиссальный вид акролоксид *Pseudanacylestrum frolikhae* является бактериофагом (Sitnikova et al., неопубликованные данные).

Раковина гастропод может иметь поперечные либо продольные ребра, что позволяет проводить морфологические параллели между многими байкальскими и небайкальскими моллюсками. Иногда на раковине присутствуют даже такие экзотические образования, как ломкие волоски, что можно четко видеть на примере пред-

Рис. 6.200. Радулы байкальских гастропод [по: Roepstorff et al., 2003].

а — *Benedictia baicalensis*; б — *Megalovalvata demersa*; в, е — *Liobaicalia stiedae*; г — *Maackia costata*; д — *M. herderiana*; ж — *M. bythinopsis*; з — *B. fragilis*; и, к — *Choanomphalus amauronius*; л, м — *Baicalancylus kobelti*. а, б, г-е, з — фрагменты радулы; в — радула целиком; ж — центральные зубы; и, м — центральный зуб и первые латеральные; к — половина двух рядов радулы; л — половина 1-го ряда радулы. Масштаб, мкм: а — 100, б, е, к — 50, в — 200, г, д, л — 20, ж — 10, з — 0,5, и — 2, м — 5.



Основная зона обитания моллюсков — литораль вне зоны наиболее активного волнения. Нередко создается впечатление, что в глубоководной зоне гастропод вообще нет. Но это справедливо только для ровного ложа озерной котловины. На твердых грунтах в глубоководной зоне моллюски найдены. Изучая распределение в озере гастропод — «карликов» и «гигантов», Т.Я. Ситникова и М.Н. Шимараев [2001] пришли к следующему заключению: виды-«гиганты» обитают на мягких грунтах присклоновых участков Байкала, где повышена минерализация воды и постоянно имеется пища, поставляемая подводными течениями. Таков, например, участок напротив дельты Селенги, постоянно снабжаемый рекой обильным количеством органического вещества. Именно здесь чаще встречаются «гигантские» виды рода *Benedictia* из группы *fragilis* (см. рис. 6.197). «Карликовые» виды населяют подводные возвышенности. Там низки скорости осадконакопления, а подводные течения лишь в определенные периоды года поставляют пищевые ресурсы в виде детрита и фитопланктона. Таким районом является, в частности, подводный Академический хребет; только здесь найден карликовый эндемичный представитель бенедектиид *Yaroslaviella eximia* (рис. 6.201).

Моллюски — одни из немногих байкальских животных, для которых сохранились палеонтологические остатки. На приподнятой террасе у подножия Хамар-Дабана (район Танхой) обнаружены ископаемые *Baicaliidae* и *Benedictiidae* [Попова, 1981]. Они обитали в предшествовавших Байкалу озерах, были похожи на современные виды, но морфологически полностью им не соответствуют. Иными словами, это были близкие современным, но не тождественные им моллюски. Как интересную особенность можно отметить, что среди ископаемых форм встречены представители рода *Liobaicalia* со штопоровидными оборотами раковины. Самая древняя находка байкалиид была сделана на территории Монголии (см. гл. 7). «Байкалииды» из исчезнувших горных озер Алтая оказались принадлежащими к другому семейству [Riedel et al., 2001].

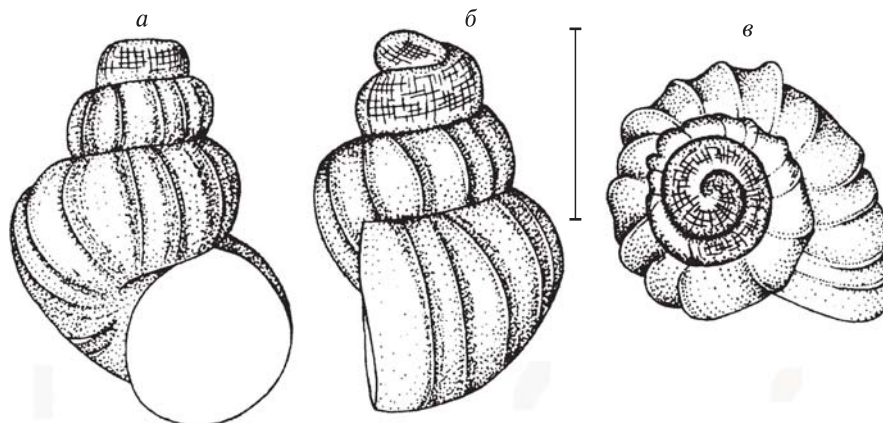


Рис. 6.201. Карликовый моллюск сем. *Benedictiidae* *Yaroslaviella eximia*, обитает на подводном Академическом хребте. Масштабная линейка: 1 мм (рис. Т.Я. Ситниковой).
а — вид раковины со стороны устья, б — с обратной стороны, в — вид раковины сверху.

Родственные связи моллюсков помогает устанавливать не только палеонтология. Когда молодая улитка только начинает расти, у нее образуются первые обороты раковины, имеющие совершенно иную скульптуру (а часто и строение), чем у взрослых форм. Такие «эмбриональные» обороты носят название *протоконх*. Его изучение нередко позволяет сблизить те или иные виды друг с другом. Так, на фотографиях можно видеть, что протоконх имеет совершенно иную структуру у различных представителей байкалиид — у *Liobaicalia stiedae* (см. рис. 6.195) и *Teratobaicalia duthiersii* (см. рис. 6.194).

Брюхоногие моллюски являются пищей некоторых видов рыб [Толмачева, 2008; Толмачева и др., 2008] и водоплавающих птиц, а также служат естественными индикаторами загрязнения среды. Выявлено, что в местах антропогенного воздействия (например, в районе сброса промышленных стоков БЦБК) появляются улитки с уродливой раковиной и возрастает уровень аббераций хромосом [Островская, Побережный, 1981; Островская и др., 1983, 1984; Ситникова и др., 1997]. Поедая трупы рыб, детрит и бактерий, улитки участвуют в самоочищении водоема.

В последние годы выяснилась еще одна важная роль гастропод в экосистеме Байкала: в их геноме выявлена морбилливирусная последовательность, которая при экспериментальном заражении хорьков вызывала у них заболевание чумой плотоядных [Кондратов и др., 2003]. Сделано заключение о том, что инфекционное заболевание, вызвавшее в конце 80-х годов прошлого столетия массовую гибель байкальской нерпы, циркулирует в экосистеме озера и «укрывается» в беспозвоночных (в частности, в брюхоногих моллюсках).

Несмотря на большое количество публикаций, посвященных гастроподам Байкала, на сегодняшний день остаются невыясненными многие вопросы, связанные с их образом жизни, распространением, происхождением и формированием фауны. Очень мало известно об особенностях миграции гастропод, о жизненных циклах и спектрах питания. У некоторых групп легочных улиток не изучена структура кариотипа.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие семейства гастропод являются эндемичными для Байкала?
2. Что такое протоконх? Имеет ли он таксономическое значение?
3. Какие способы потребления пищи характерны для байкальских гастропод?
4. Характерно ли для байкальских моллюсков живорождение? Если да, то для каких групп?
5. Известны ли палеонтологические остатки гастропод «байкальского» комплекса?

6.3.26. ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ (BIVALVIA)

Представители класса двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*) в фауне Байкала составляют пятую часть (36 видов, или 19 %) от числа видов всей малакофауны Байкала (184 вида). Примерно в таком же соотношении представлен обобщенный современный состав классов двустворчатых (20 000 видов) и брюхоногих моллюсков (110 000 видов) [Буруковский, 2010].

Двустворчатые моллюски — билатерально-симметричные животные, тело которых заключено в раковину, состоящую из левой и правой створок. Створки образованы тремя слоями: наружным (периостракум) — состоит из рогоподобного органического вещества — конхиолина; средним (призматическим) — состоит из призматических кристаллов карбоната кальция (извести); внутренним (перламутровым) — из пластинчатых кристаллов карбоната кальция. Створки, которые бывают, как правило, симметричными, охватывают тело с боков и связаны на спинной стороне эластичной перемычкой — лигаментом. Форма раковины разнообразная, симметричные створки в основном округлые, овальные и клиновидные. Наружная поверхность створок бывает гладкой, покрытой линиями нарастания или более грубыми бороздами и ребрышками. Как правило, выделяются несколько глубоких борозд, различающихся окраской периостракума. Это линии остановки роста, или «годовые кольца», однако по бороздам нельзя судить о возрасте моллюска, так как их рост может остановиться и по другим причинам (рис. 6.202, а).

Изнутри спинной край створки утолщен (замочная площадка) и несет особые выросты — зубы, образующие в своей совокупности замок. У байкальских двустворчатых моллюсков замок гетеродонтный, он состоит из трех групп зубов: располагающихся под макушкой кардинальных, а также у переднего и заднего концов спинного края — передних и задних латеральных. Смыкание створок осуществляется одним или двумя мускулами-замыкателями, прикрепленными концами к створкам. Параллельно краю створки проходит мантийная линия, вдоль которой к раковине прикрепляется край мантии со своей мускулатурой. Ближе к переднему концу створки края мантии образуют большое отверстие для ноги, при помощи которой моллюски передвигаются, прикрепляясь к субстрату. Путем частичного срастания заднего края мантии образуются два отверстия для сифонов (вводное и выводное).

Двустворки, являясь фильтраторами, участвуют в процессах самоочищения вод. Пропуская через себя воду при помощи сифонов, двустворчатые моллюски отфильтровывают взвешенные частицы, которые употребляют в пищу. Ротовые лопасти, примыкающие ко рту на переднем конце тела, при помощи ресничек транспортируют пищевые частицы в желудок и кишку, где они сортируются, перевариваются, а ненужные, крупные частицы

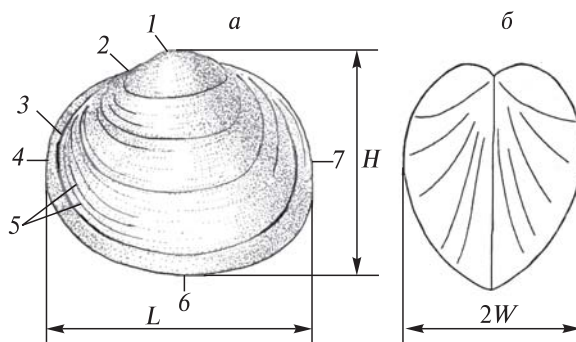


Рис. 6.202. Схема строения (а) и измерений (б) раковин двустворчатых моллюсков [по: Слугина и др., 1994].

1 — макушка; 2 — лигамент; 3 — линия остановки роста (годовые кольца); 4 — задний край; 5 — линии роста; 6 — брюшной край; 7 — передний край.

Основные промеры раковины: L — длина, H — высота, W — выпуклость створки.

выбрасываются в мантийную полость, а затем — наружу. В мантийной полости расположены по две пары полужабр с каждой стороны. Большинству двустворчатых моллюсков жабры служат для дыхания, для отцеживания из воды пищевых частиц, а также для вынашивания молоди. Внутреннее строение раковины и мягкого тела моллюсков показано на рис. 6.203.

Раковины двустворчатых моллюсков характеризуются небольшим числом признаков. При определении видов этой группы используют компараторный метод — сравнение исследуемого экземпляра с типовым рисунком по кривизне фронтального сечения раковины. Общие рекомендации по определению двустворчатых моллюсков даны в работе О.А. Скарлато и др. [1990]. Типовой рисунок выполнен с типового стандартного коллекционного экземпляра. Обязательно проводятся замеры длины (L), максимальной высоты (H) и выпуклости раковины ($2W$) (см. рис. 6.202, б). При определении крупных двустворок основное внимание уделяется оценке общей формы раковины, ее выпуклости, положению наиболее выступающей точки боковой поверхности створки.

Двустворчатые моллюски встречаются по всей акватории Байкала [Слугина и др., 1994; Слугина, Старобогатов, 1999]. В результате многолетних исследований фауны двустворчатых моллюсков озера установлено, что здесь, включая соровую зону, обитает 36 видов *Bivalvia*, относящихся к 2 отрядам, 4 семействам и 12 родам. К первому отряду (*Unioniformes*) относится 1 семейство *Unionidae* с 1 родом *Colleopterum* и 4 видами, которые были недавно выделены вместо 1 подвида — *Colleopterum ponderosum sedakovi*, известного ранее (длина раковины не менее 50 мм) (рис. 6.204) [Богатов и др., 2005]. Ко второму отряду (*Luciniformes*) относятся моллюски из 3 семейств, к которым принадлежат 12 родов и 32 вида двустворок. К семейству *Sphaeriidae* относится 12 видов из 4 родов (длина раковины менее 20 мм) (рис. 6.205, 6.206), к сем. *Pisidiidae* — 3 вида одного рода (длина свыше

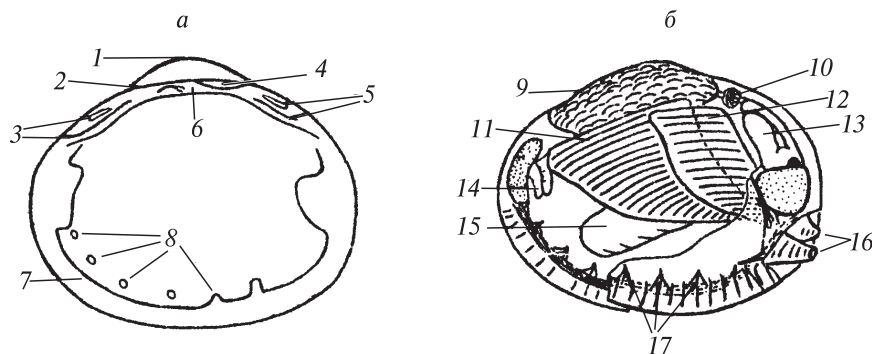


Рис. 6.203. Строение внутренней поверхности створки раковины (а) и внутренних органов двустворчатых моллюсков (б) [по: Слугина и др., 1994].

1 — макушка; 2 — кардинальный зуб; 3 — передние латеральные зубы; 4 — лигаментная ямка; 5 — задние латеральные зубы; 6 — замочная площадка; 7 — мантийная линия; 8 — отпечатки внутренних мускулов мантии; 9 — пищеварительная железа; 10 — сердце; 11 — внутренняя полужабра; 12 — наружная полужабра; 13 — нефридий; 14 — ротовые лопасти; 15 — нога; 16 — сифоны; 17 — внутренние радиальные мускулы мантийного края.

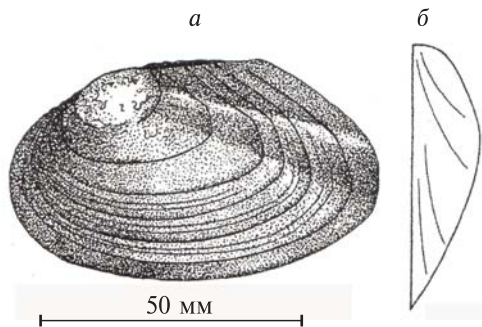


Рис. 6.204. *Colleopterum anatinum* (*C. ponderosum sedakovi*) [по: Слугина, Старобогатов, 1999].

a — раковина; *б* — кривая фронтального сечения створки.

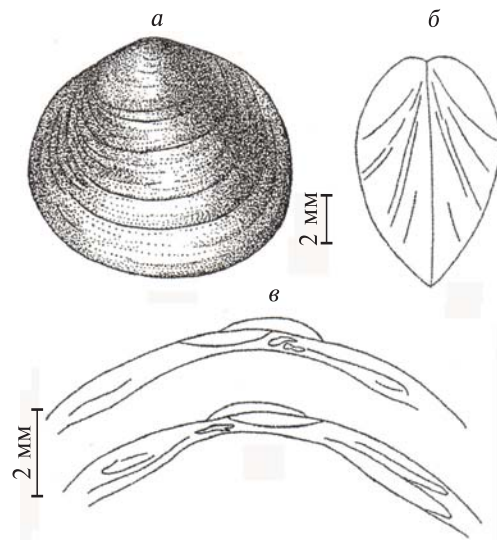


Рис. 6.205. *Sphaerium baicalense* [по: Слугина, Старобогатов, 1999].

a — раковина; *б* — кривая фронтального сечения створки; *в* — замок.

5 мм), к сем. Euglesidae — 18 видов из 7 родов (длина раковины менее 4 мм) (рис. 6.207–6.214) [Слугина, Старобогатов, 2004; Прозорова, Слугина, 2009].

Эндемичными (100%-ми эндемиками по распространению) для Байкала являются 7 видов, или 20 % всех двустворчатых моллюсков озера. Эти виды встречаются в основном в открытой части Байкала, а также в заливах с условиями, промежуточными между соровой зоной и открытым Байкалом, в крупных



Рис. 6.206. *Sphaerium baicalense* (фото О.А. Тимошкина).

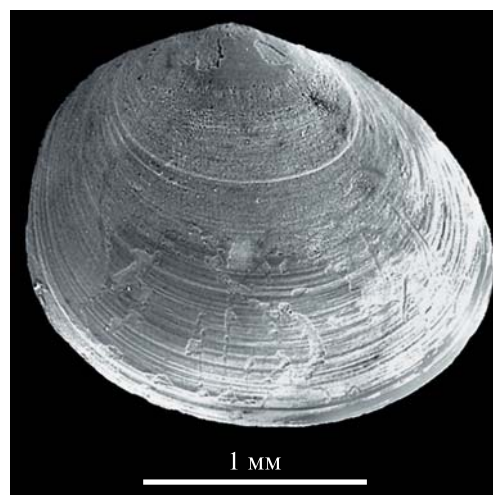


Рис. 6.207. Раковина *Euglesa granum* (SCAN) [Слугина и др., 2006].

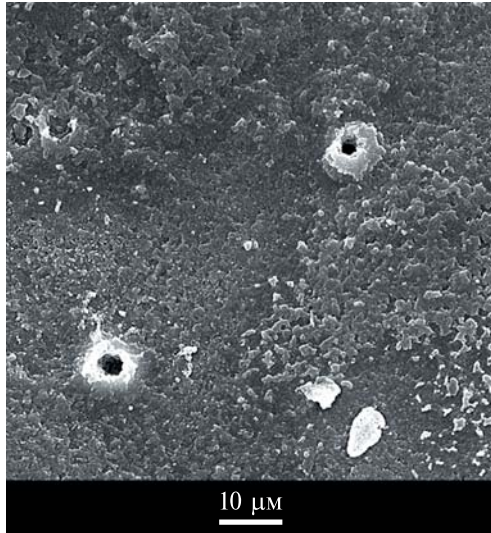


Рис. 6.208. Поры под макушкой на внутренней стороне раковины *Euglesa granum* (SCAN) [Слугина и др., 2006].



Рис. 6.209. *Euglesa granum* (фото З.В. Слугиной).

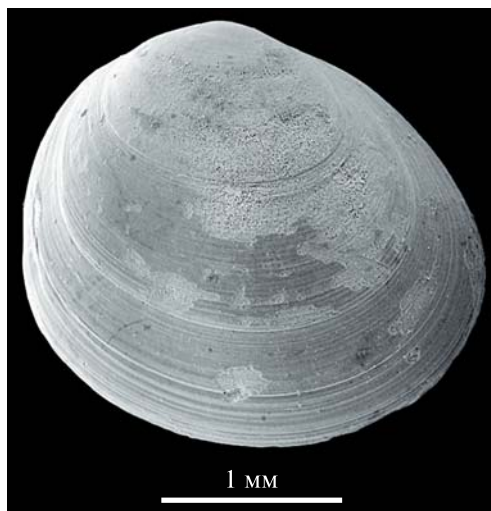


Рис. 6.210. Раковина *Euglesa korotnevi* (SCAN) [Слугина и др., 2006].

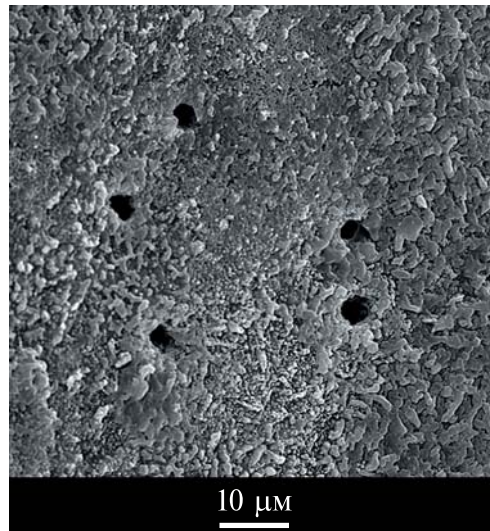


Рис. 6.211. Поры под макушкой на внутренней стороне раковины *Euglesa korotnevi* (SCAN) [Слугина и др., 2006].



Рис. 6.212. *Euglesa korotnevi* (фото З.В. Слугиной).



Рис. 6.213. Раковина *Henslowiana trigonoides* (SCAN) [Слугина и др., 2006].

заливах, таких как Провал и Богучанская губа. Двустворки открытого Байкала встречаются на глубинах 0–60 м на песчаных и илистых грунтах, а также в зарослях водорослей. Наиболее часты и обильны они на глубинах 8–20 м.

Фауна таких районов, как заливы, бухты, соры, прибрежные озера и кутовые части заливов, глубоко вдающихся в берег, состоит в основном из неэндемиков, которые представлены 11 видами. Эти виды распространены на глубинах 0–50 м на мелкой гальке, песке, илистом песке, песчанистом иле, алеврите и в зарослях водорослей. На распределение моллюсков в водоеме влияют различные факторы: оседающий сестон, различие в характере сестона, формирующегося в разных фитocenозах, придонный поток взвешенного вещества, микрорельеф дна, степень заиленности грунта, состав грунта, волновые течения.

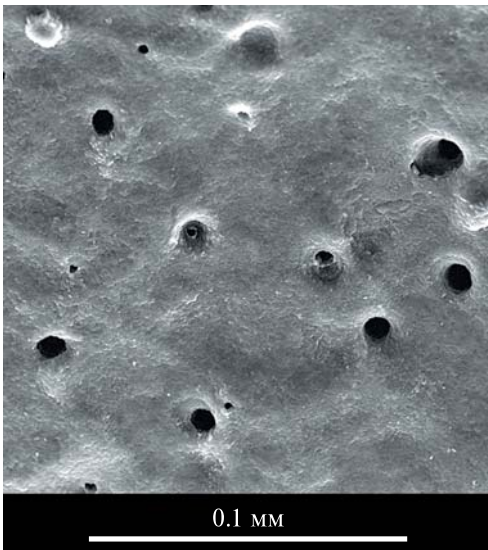


Рис. 6.214. Поры под макушкой на внутренней стороне раковины *Henslowiana trigonoides* (SCAN) [Слугина и др., 2006].

С точки зрения видового разнообразия двустворчатые моллюски Байкала занимают первое место среди древних озер Земли. В Каспийском море обнаружено 28 видов двустворок, Хубсугуле — 9, Танганьике — 15, Титикаке — 4, Охриде — 3 [Слугина, 2006]. Наличие большого количества двустворок

в Байкале связано со сравнительно полной (в отличие от других водоемов) изученностью мелких групп, таких как байкальские шаровки (семейство Sphaeriidae) и горошинки (семейства Pisidiidae и Euglesidae).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Сколько классов моллюсков известно в Байкале?
2. Из каких слоев состоит раковина двустворчатых моллюсков?
3. Какой тип замка у двустворок, из каких элементов он состоит?
4. Почему говорят, что двустворчатые моллюски рождаются «в рубашке»?
5. Какие обязательные промеры делают при определении двустворок?
6. Сколько семейств, родов и видов двустворчатых моллюсков обитает в Байкале в настоящее время?
7. Какие грунты предпочитают двустворки?
8. Какие факторы влияют на распределение двустворчатых моллюсков?
9. Почему двустворок называют природными биофильтрами?

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Аддукторы (лат.: *adductor, musculus*; англ.: *adductor*) — мускулы-замыкатели, при помощи которых осуществляется смыкание створок.

Гетеродонтный замок — замок, состоящий из трех групп зубов: располагающихся под макушкой **кардинального** (англ.: *cardinal tooth*) и передних и задних **латеральных** (англ.: *lateral teeth*) (находящихся у переднего и заднего концов спинного края).

«**Годовые кольца**» (лат.: *anulus annotinus (annualis)*; англ.: *annual rings*) — линии нарастания, выделяющиеся своей глубиной и четкостью, свидетельствующие об остановке роста раковины.

Двустворчатые моллюски (лат.: *bivalvia*; англ.: *bivalve*) — билатерально-симметричные моллюски, тело которых заключено в твердую известковую **раковину** (лат.: *concha*; англ.: *shell*), состоящую из двух **створок** (лат.: *valva*; англ.: *valve*).

Жабры (ктенидии) (англ.: *gills, stenidia*) — органы, осуществляющие функцию газообмена и фильтрации моллюсков. Ж. состоят из двух **полужабр** (англ.: *gemibranch*) — наружной и внутренней, с **жаберными лепестками** (англ.: *gill filaments*).

Замочная площадка (англ.: *hinge plate*) — утолщение спинного края створки, на котором располагаются зубы двустворчатых моллюсков.

Зубы (лат.: *dens, dentis*; англ.: *teeth*) — особые выросты на спинном крае створки, расположенные на замочной площадке, которые образуют в своей совокупности **замок** (лат.: *lamina, dentalis*; англ.: *dentition*).

Концентрическая скульптура (лат.: *concentricus sculptura*; англ.: *concentric sculpture*) — слабо-выраженные элементы рельефа наружной поверхности раковины, идущие параллельно линиям нарастания.

Лигамент (лат.: *ligamentum*; англ.: *ligament*) — эластичная связка, соединяющая створки раковины на спинной стороне.

Макушка (лат.: *apex, apicis*; англ.: *umbo*) — возвышающаяся часть спинного края створки, от которой расходятся концентрические линии нарастания.

Мантийная линия (англ.: *mantle, pallial line*) — линия, вдоль которой прикрепляется край мантии со своей мускулатурой (параллельно краю створки).

Мантия (лат.: *mantum*; англ.: *mantle*) — складка кожи, покрывающая тело моллюска.

- Мышечные отпечатки** (англ.: *scars of the muscles*) — следы на внутренней поверхности раковины, в местах прикрепления мускулов.
- Нефридии** (англ.: *nephridium*) — выделительные органы, представляющие собой протоки, соединяющие полость перикарда с мантийной полостью.
- Нога** (лат.: *pedalus*, англ.: *foot*) — мускулистый клинообразный вырост, направленный острой вершиной вперед.
- Периостракум** (англ.: *periostracum*) — наружный слой створки раковины, который состоит из рогоподобного органического вещества (конхиолина).
- Перламутровый слой** (лат.: *stratum margaritaceum*; англ.: *nacreous layer*) — внутренний слой створки раковины, который состоит из пластинчатых кристаллов извести, расположенных параллельно поверхности створок.
- Призматический (фарфоровый) слой** (лат.: *stratum prismaticum*; англ.: *prismatic layer*) — средний слой створки раковины, который состоит из призматических кристаллов извести.
- Ребра** (лат.: *costa*; англ.: *rib, costa*) — заметно выступающие, правильные концентрические возвышения на раковине.
- Сифоны** (лат.: *siphonis*; англ.: *siphons*) — образования, полученные путем частичного сращения заднего края мантийных листков, между которыми остаются два отверстия: **верхнее** — **выводное** (лат.: *ostiolum*; англ.: *anal siphon*) и **нижнее** — **вводное** (англ.: *inhalant, branchial siphon*).

6.3.27. РЫБЫ (PISCES) ОЗЕРА БАЙКАЛ И ВОДОЕМОВ ЕГО БАССЕЙНА

Основы современных знаний о разнообразии, систематике и экологии рыб Байкала и водоемов его бассейна заложены исследованиями Б.И. Дыбовского, Л.С. Берга, В.Ч. Дорогостайского, Д.Н. Талиева, А.Г. Егорова, А.Г. Скрябина, В.В. Смирнова, Ю.Е. Калашникова, П.Я. Тугариной, В.Г. Сиделевой, Г.Л. Карасева, Н.М. Пронина и др. Несмотря на то что исследования проводились более столетия, большая часть горных водоемов бассейна оставалась неизученной, что не позволяло до последнего времени осуществить детальный анализ биоразнообразия ихтиофауны этого региона в целом.

На основании результатов исследований водоемов и водотоках бассейна оз. Байкал, проведенных в последние десятилетия, в них установлено обитание 68 видов и подвидов рыб. Наибольшее разнообразие характерно для собственно Байкала, в котором обитают 56 видов и подвидов, что составляет 82,3 % от общего числа видов рыб всего бассейна. В озерах и водотоках бассейна озера установлено обитание по 30 видов (44,1 % от общего числа видов рыб в бассейне) (см. табл. 6.9)⁴⁴.

По особенностям распространения видов и степени эндемизма ихтиофауна Байкала может быть поделена на *эндемичную фауну беспузырных рогатковидных рыб* [Верещагин, 1935; Кожов, 1972; Сиделева, 2004], состоящую из 31 вида, относящуюся к 10 родам и 3 подсемействам и освоившую все глубины Байкала; относительно эндемичную фауну рыб литорали, выделяемую Г.Ю. Верещаги-

⁴⁴ Согласно последним литературным данным исследователя эндемичной ихтиофауны Байкала В.Г. Сиделевой [2004], видовое разнообразие рыб включает 61 вид и внутривидовую форму. Различия в оценке количества установленных видов связаны с указаниями этим автором [Сиделева, 1993, 2004] на обитание в озере таких видов, как европейская ряпушка, пелядь, сибирский пескарь и линь.

ным [1935] в так называемый «байкало-сибирский» экотонный комплекс, состоящий из 7 видов и подвидов, относящихся к 5 родам и 4 семействам; неэндемичную общесибирскую фауну прибрежно-соровой зоны, состоящую из 14 видов и подвидов, относящихся к 12 родам и 8 семействам, и вселенцев, 4 вида которых натурализовались в Байкале, проникнув в него в результате интродукционных работ и непреднамеренного заноса [Рыбы..., 2007].

Представители неэндемичной общесибирской фауны рыб населяют преимущественно прибрежно-соровую зону озера, нижнее равнинное течение крупных притоков, озеровидные образования в устьевых участках ряда горных речек, впадающих в Байкал, а также некоторые участки литорали. К этой группе относятся карась, елец, язь, плотва, озерный и обыкновенный гольяны, сибирский голец, сибирская щиповка, щука, сиг-пыжьян, ленок, таймень, налим и окунь (рис. 6.215).

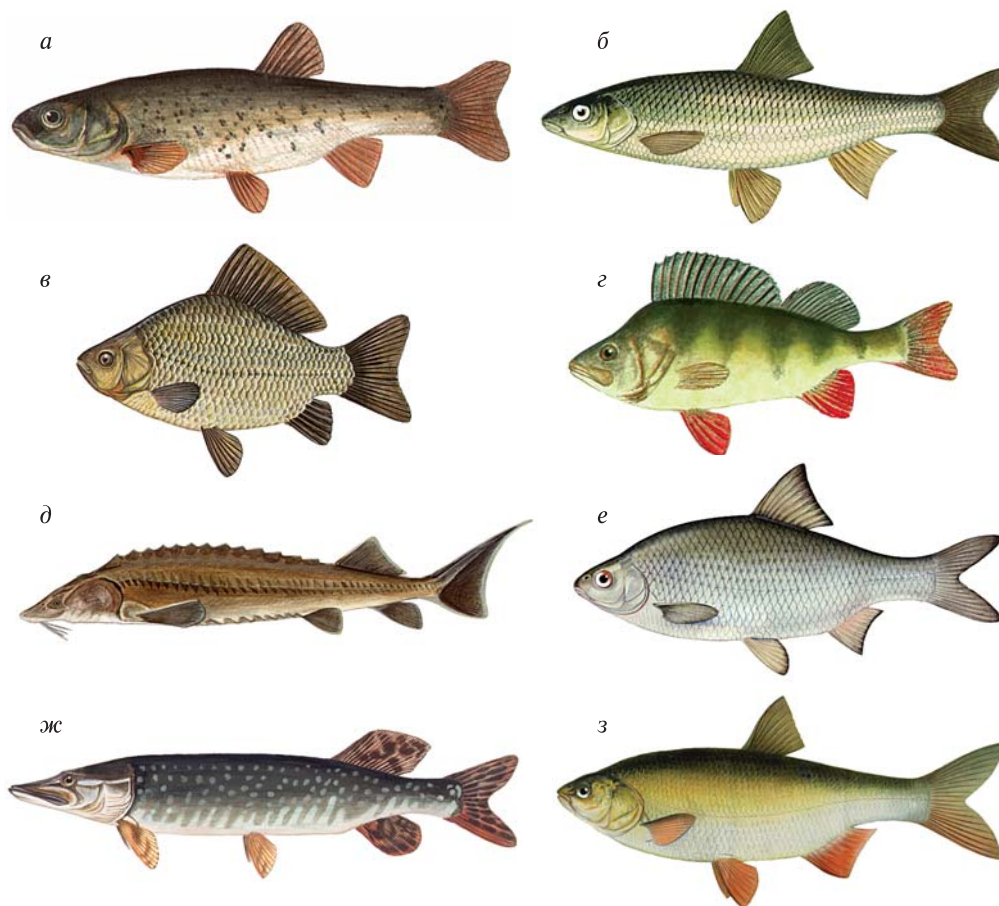


Рис. 6.215. Рыбы прибрежно-соровой зоны (рис. Д.В. Кузнецовой).

а — гольян озерный; б — елец; в — карась; г — окунь; д — осетр; е — плотва; ж — щука; з — язь.

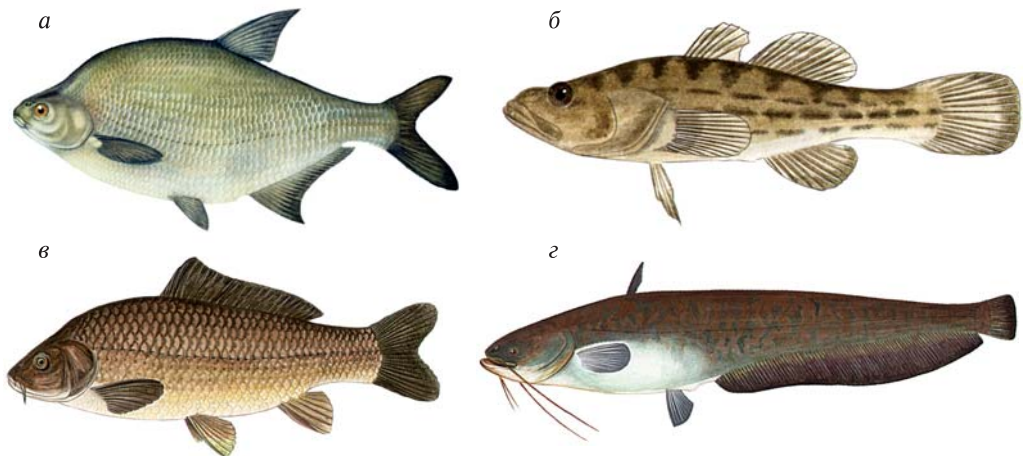


Рис. 6.216. Рыбы вселенцы (рис. Д.В. Кузнецовой).
а — лещ; б — ротан; в — сазан; г — сом.

В прибрежно-соровой зоне отмечается наибольшая численность рыб-вселенцев — амурского сазана, леща, амурского сома, головешки-ротана (рис. 6.216), периодически проникающих отсюда в открытую литораль озера.

Рыбы «байкало-сибирского» экотонного комплекса (сибирский осетр, омуль, байкальский сиг, черный и белый байкальские хариусы, песчаная и каменная широколобки) обитают в озере до глубин 250–300 м, создавая наиболее высокие концентрации в литорали озера на глубинах до 20–50 м. Вместе с тем литораль населяют ряд видов эндемичного байкальского комплекса и некоторые виды прибрежно-соровой зоны, в результате довольно длительной эволюции образовавшие «байкальские» формы, способные обитать в прибрежной зоне Байкала и характеризующиеся более высоким темпом роста.

Литораль Байкала является зоной взаимодействия эндемичной байкальской ихтиофауны с общесибирской. Это транзитная зона потока вещества и энергии как в глубоководную зону озера, так и из нее. В то же время литораль имеет важное рыбопромысловое значение, являясь местом обитания наиболее ценных в промысловом отношении видов и основным местом рыбного промысла.

Состав ихтиофауны литорали озера и склоновой области до глубин 200–300 м в современный период насчитывает 46 видов и внутривидовых форм, обитающих в этой зоне постоянно или отмеченных единично [Галиев, 1955; Базикалова, Вилисова, 1959; Скрябин, 1969; Тугарина, 1981; и др.].

К видам, постоянно населяющим литораль и составляющим основу ее ихтиофауны, относятся (в порядке убывания их значимости по численности и биомассе): песчаная и каменная широколобки, черный байкальский хариус, омуль, байкальская большеголовая широколобка, белый байкальский хариус, озёрный и озерно-речной сизи (рис. 6.217).

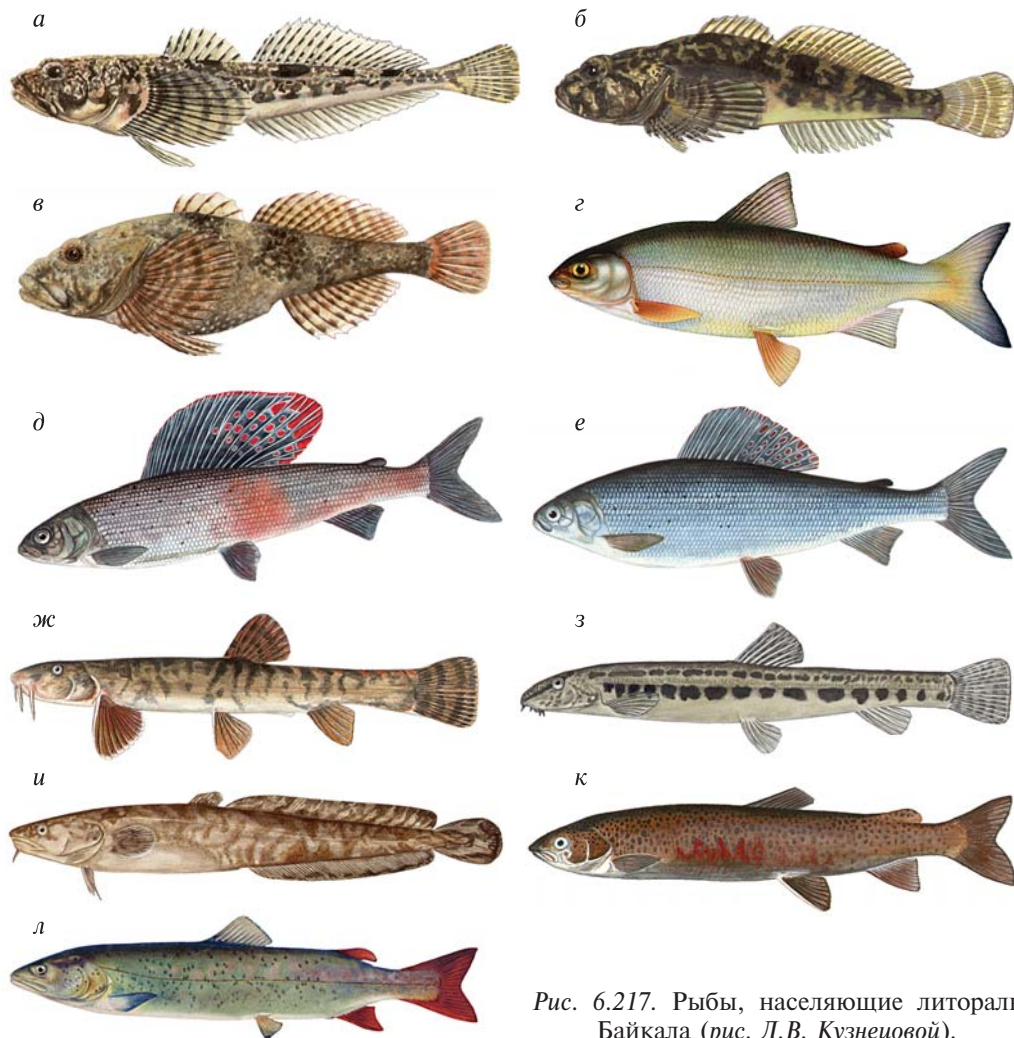


Рис. 6.217. Рыбы, населяющие литораль Байкала (рис. Д.В. Кузнецовой).

а — песчаная широколобка; б — каменная широколобка; в — большеголовая широколобка; г — сиг-пыжьян; д — черный байкальский хариус; е — белый байкальский хариус; ж — голец сибирский; з — щиповка; и — налим; к — ленок; л — таймень.

Абиссальную (глубоководную) зону озера с глубинами свыше 300 м населяют только беспузырные эндемичные рогатковидные рыбы, сформировавшие в результате длительной эволюции автохтонный голомянко-бычковый комплекс, изолированный и не смешивающийся с окружающей его фауной (рис. 6.218, 6.219). Отсутствие плавательного пузыря позволяет этим рыбам обитать на больших глубинах. По мере увеличения глубины происходит снижение как видового разнообразия, так и численности и биомассы рыб. По наблюдениям с ГАО «Мир», плотность обитания рыб на глубинах ниже 300 м очень низка и не пре-

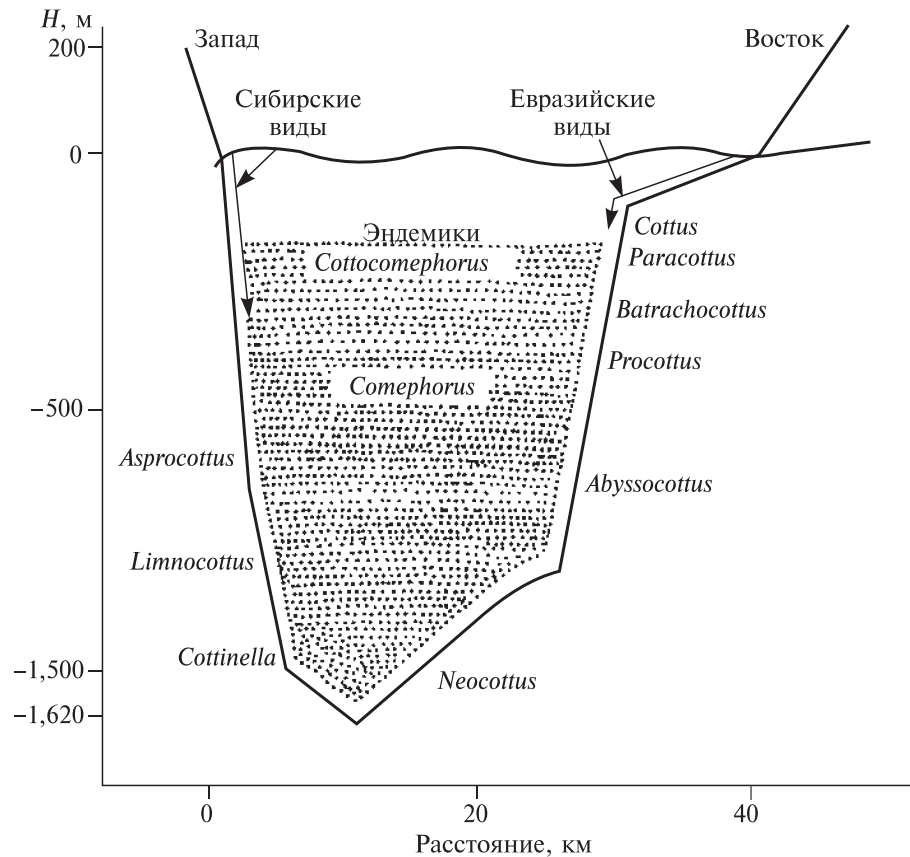


Рис. 6.218. Вертикальное распределение различных групп рыб в оз. Байкал (по В.Г. Сиделевой).

вышает 1 экз./м². Наибольшее видовое разнообразие отмечается в диапазоне глубин от 500 до 700 м, где отмечается 12–15 видов, на глубинах свыше 1000 м число видов не превышает 5–6, а на максимальных глубинах, согласно В.Г. Сиделевой [1993], встречается лишь 3–4 вида: короткоголовая широколобка (*Cottinella boulegeri*), рыхлая широколобка (*Neocottus werestschagini*), белая широколобка (*Abyssocottus gibbosus*) и малоглазая широколобка (*A. korotneffi*). Рыбы, обитающие в глубоководной зоне, подразделяются на истинно абиссальные виды, обитание которых приурочено исключительно к большим глубинам, и эврибатные виды, обитающие в широком диапазоне глубин. Для всех видов абиссальных рогатковидных рыб характерен растянутый период размножения, длящийся от 2 до 3–4 мес, что обусловлено постоянно низкой температурой воды, и охрана кладок икры самцами в течение всего периода развития. В связи с последним плодovitость рыб этой группы относительно невысока. У разных видов она изменяется от нескольких десятков до нескольких сотен икринок.

Таблица 6.9

Систематический состав ихтиофауны водоемов и водотоков бассейна оз. Байкал

Вид рыб	Зоогеографическая характеристика	Фаунистический комплекс	Оз. Байкал	Водоемы и водотоки бассейна оз. Байкал	
				озера	водотоки
1	2	3	4	5	6
Сем. Acipenseridae Bonaparte, 1832 — осетровые					
<i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869 — сибирский осетр	в.-п.	б.р.	+		+
Сем. Cyprinidae Fleming, 1822					
<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758) — обыкновенный карась	п.	б.р.	+	+	+
<i>Cyprinus carpio</i> — сазан, карп	»	п.п.		+	
<i>C. rubrofasciatus</i> La Cèpe, 1803 — амурский сазан	ю.-в.	д.в.	+	+	+
<i>Gobio gobio synocephalus</i> Dybowski, 1869 — сибирский пескарь	п.	б.р.	?	+	+
<i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) — лещ	з.-п.	п.п.	+	+	+
<i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) — язь	п.	б.р.	+	+	+
<i>L. leuciscus baicalensis</i> (Dybowski, 1874) — сибирский елец	в.-п.	б.р.	+	+	+
<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) — плотва	п.	б.р.	+	+	+
<i>Oreoleuciscus humilis</i> Warpachowski, 1889 — карликовый алтайский осман	ц.-а.	н.а.		+	+
<i>Phoxinus czekanowskii</i> Dybowski, 1869 — голянь Чекановского	в.-п.	б.п.		+	+
<i>P. lagowskii</i> Dybowski, 1869 — голянь Лаговского	»	б.п.			+
<i>P. percnurus</i> (Pallas, 1814) — озерный голянь	п.	б.р.	+	+	
<i>P. phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) — обыкновенный голянь	»	б.п.	+	+	+
<i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758) — линь	»	б.р.	?	+	
Сем. Balitoridae Swainson, 1839					
<i>Barbatula toni</i> (Dybowski, 1869) — сибирский голец	в.-п.	б.п.	+	+	+
Сем. Cobitidae Swainson, 1839					
<i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925 — сибирская щиповка	п.	б.п.	+	+	+
Сем. Siluridae Cuvier, 1816 — сомовые					
<i>Silurus asotus</i> (Linnaeus, 1758) — амурский сом	ю.-в.	д.в.	+	+	+
Сем. Esocidae Cuvier, 1817 — щуковые					
<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 — обыкновенная щука	г.	б.р.	+	+	+
Сем. Coregonidae Cope, 1872 — сиговые					
<i>Coregonus baicalensis</i> Dybowski, 1874 — байкальский сиг	э.Б.	а.п.	+		
<i>C. pidschian</i> (Gmelin, 1789) — сиг-пыжьян	в.-п.	а.п.	+		+
<i>C. migratorius</i> (Georgi, 1775) — байкальский омуль	э.б.Б.	а.п.	+	+	+

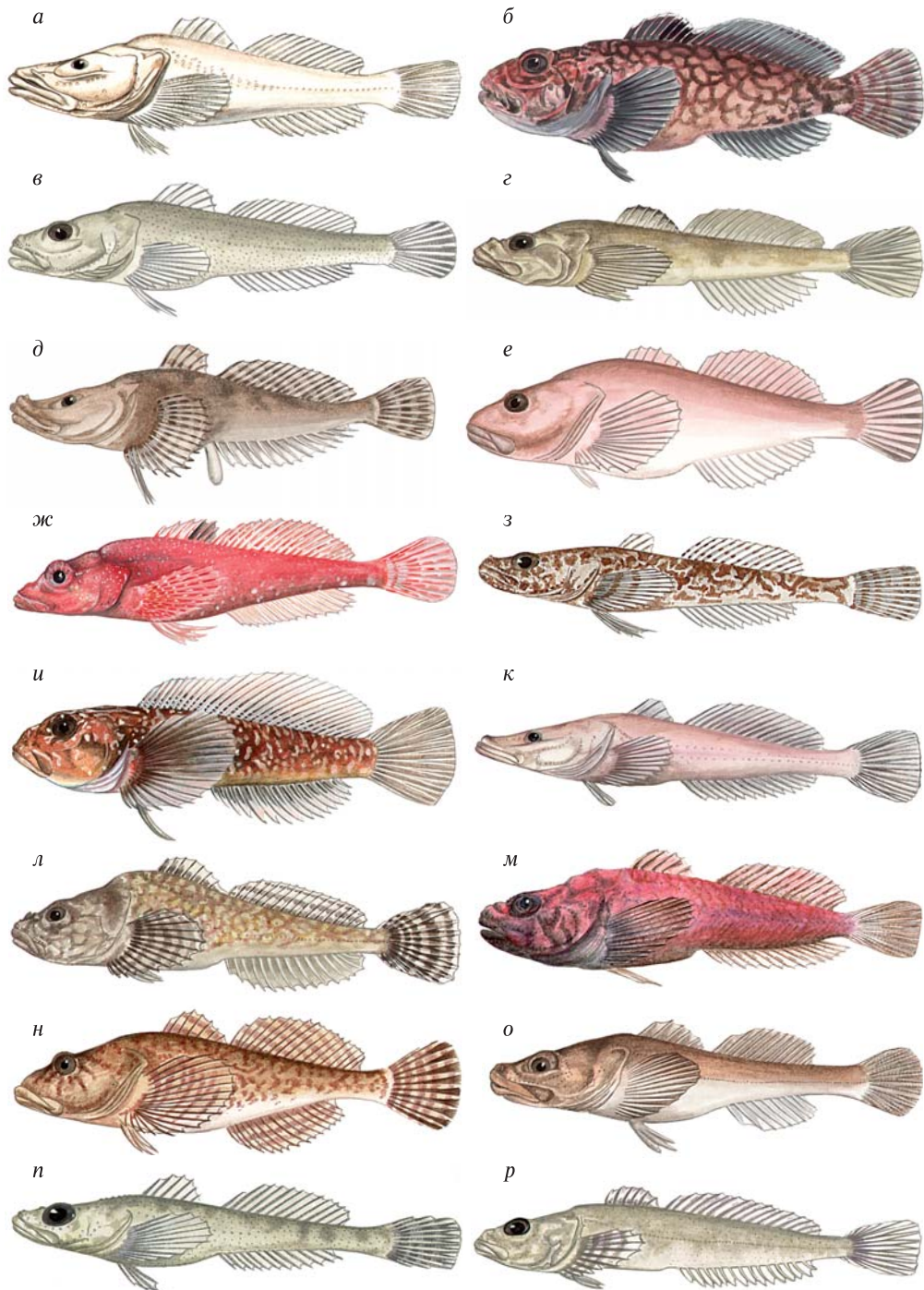
Продолжение табл. 6.9

1	2	3	4	5	6
Сем. Thymallidae Gill, 1884 — хариусовые					
<i>T. baicalensis</i> Dybowski, 1874 — черный байкальский хариус	э.б.б.	б.п.	+	+	+
<i>T. baicalolenensis</i> Matveev, Samusenok, Pronin et Telpuchovsky — байкалоленский хариус	»	»		+	+
<i>T. brevipinnis</i> Svetovidov, 1931 — белый байкальский хариус	»	»	+	+	+
<i>T. nigrescens</i> Dorogostaisky, 1923 — косоголовый хариус	»	»		+	
Сем. Salmonidae Rafinesque, 1815 — лососевые					
<i>Brachymystax lenok</i> (Pallas, 1773) — ленок	в.-п.	»	+	+	+
<i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773) — таймень	п.	»	+	+	+
<i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758) — арктический голец	г.	а.п.		+	
Сем. Lotidae Bonaparte, 1837 — налимовые					
<i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) — налим	г.	»	+	+	+
Сем. Cottidae Bonaparte, 1831 — рогатковые					
Подсем. Cottinae Bonaparte, 1831 — рогатковые					
<i>Leocottus kesslerii</i> (Dybowski, 1874) — песчаная широколобка	б.а.е.	б.п.	+	+	+
Подсем. Cottocomephorinae Taliev, 1955 — желтокрылковые					
<i>Batrachocottus baicalensis</i> (Dybowski, 1874) — байкальская большеголовая широколобка	э.б.	б.а.	+		+
<i>B. multiradiatus</i> Berg, 1907 — пестрокрылая широколобка	»	»	+		
<i>B. nikolskii</i> (Berg, 1900) — жирная широколобка	»	»	+		
<i>B. talievi</i> Sideleva, 1999 — широколобка Талиева	»	»	+		
<i>Cottocomephorus alexandrae</i> Taliev, 1935 — северобайкальская широколобка	»	»	+		
<i>C. grewingkii</i> (Dybowski, 1874) — желтокрылка	»	»	+		+
<i>C. inermis</i> (Jakowlew, 1890) — длиннокрылая широколобка	»	»	+		
<i>Paracottus knerii</i> (Dybowski, 1874) — каменная широколобка	б.а.е.	б.п.	+	+	+
Подсем. Comephorinae Gunter, 1861 — голомянковые					
<i>Comephorus baicalensis</i> (Pallas, 1776) — большая голомянка	э.б.	б.а.	+		
<i>C. dybowski</i> Kogotneff, 1905 — малая голомянка	»	»	+		
Подсем. Abyssocottinae Berg, 1907 — глубинные широколобки					
<i>Abyssocottus elochini</i> Taliev, 1955 — елохинская широколобка	э.б.	б.а.	+		
<i>A. gibbosus</i> Berg, 1906 — белая широколобка	»	»	+		

Окончание табл. 6.9

1	2	3	4	5	6
<i>A. korotneffi</i> Berg, 1906 — малоглазая широколобка	э.Б.	б.а.	+		
<i>Asprocottus abyssalis</i> Taliev et Korjakov, 1947 — глубоководная широколобка	»	»	+		
<i>A. herzensteini</i> Berg, 1906 — шершавая широколобка, широколобка Герценштейна	»	»	+		
<i>A. intermedius</i> Taliev, 1948 — полуголая широколобка	»	»	+		
<i>A. parmiferus</i> Taliev, 1955 — панцирная широколобка	»	»	+		
<i>A. platycephalus</i> Taliev, 1948 — плоскоголовая широколобка	»	»	+		
<i>A. pulcher</i> (Taliev, 1948) — острорылая широколобка	»	»	+		
<i>Cyphocottus eurystomus</i> (Taliev, 1955) — ширококрылая широколобка	э.Б.	б.а.	+		
<i>C. megalops</i> (Gratzianow, 1902) — горбатая широколобка	»	»	+		
<i>Cottinella boulegeri</i> (Berg, 1906) — короткоголовая широколобка, широколобка Буленже	»	»	+		
<i>Limnocottus bergianus</i> Taliev, 1935 — плоскоголовая широколобка	»	»	+		
<i>L. godlewskii</i> (Dybowski, 1874) — крапчатая широколобка	»	»	+		
<i>L. griseus</i> Taliev, 1948 — темная широколобка	»	»	+		
<i>L. pallidus</i> Taliev, 1948 — узкая широколобка	»	»	+		
<i>Neocottus werestschagini</i> (Taliev, 1935) — рыхлая широколобка	»	»	+		
<i>N. thermalis</i> Sideleva, 2002 — тепловодная широколобка	»	»	+		
<i>Procottus jeittelesii</i> (Dybowski, 1874) — красная широколобка	»	»	+		
<i>P. gotoi</i> Sideleva, 2001 — широколобка Гото	»	»	+		
<i>P. gurwici</i> Taliev, 1946 — карликовая широколобка	»	»	+		
<i>P. major</i> Taliev, 1944 — большая широколобка	»	»	+		
Сем. Percidae Cuvier, 1816 — окуневые					
<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 — речной окунь	п.	б.р.	+	+	+
Сем. Odontobutidae Hoese et Gill, 1993 — головешковые					
<i>Percocottus glenii</i> Dybowski, 1877 — ротан	ю.-в.	д.в.	+	+	+

Примечание. Условные обозначения: (+) — наличие вида в составе ихтиофауны; ? — наличие вида в составе ихтиофауны вызывает сомнение; г. — голарктический вид, п. — палеарктический, з.-п. — западно-палеарктический, в.-п. — восточно-палеарктический, ц.-а. — центрально-азиатский, ю.-в. — юго-восточноазиатский, б.а.е. — байкало-ангаро-енисейский, э.б.Б. — эндемик бассейна Байкала, э.Б. — эндемик Байкала, а.п. — арктический пресноводный, б.п. — бореально-предгорный, б.р. — бореально-равнинный, п.п. — понтический пресноводный, н.а. — нагорно-азиатский, д.в. — дальневосточный, б.а. — байкальский автохтонный.



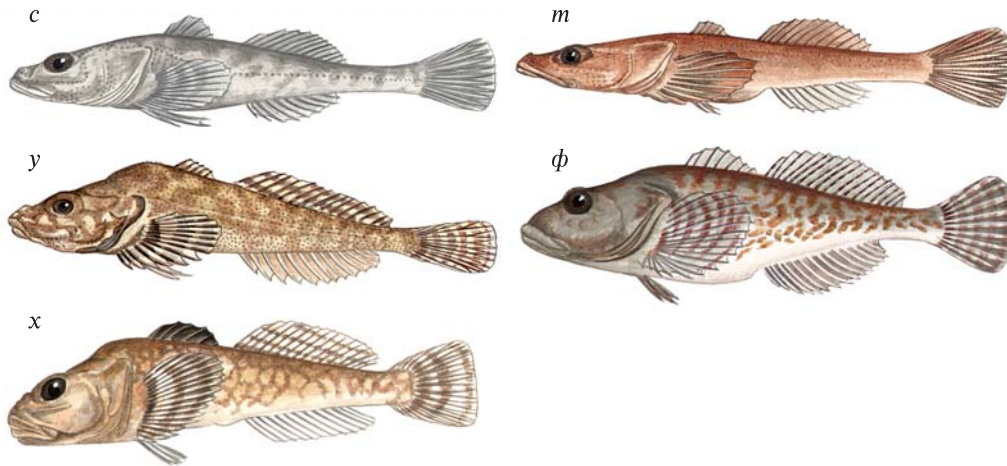


Рис. 6.219. Рыбы абиссали (рис. Д.В. Кузнецовой).

a — белая широколобка; *b* — большая широколобка; *v* — глубоководная широколобка; *г* — горбатая широколобка; *d* — елохинская широколобка; *e* — жирная широколобка; *ж* — карликовая широколобка; *з* — крапчатая широколобка; *и* — красная широколобка; *к* — малоглазая широколобка; *л* — острорылая широколобка; *м* — панцирная широколобка; *н* — пестрокрылая широколобка; *о* — плоская широколобка; *п* — плоскоголовая широколобка; *р* — полуголая широколобка; *с* — темная широколобка; *т* — узкая широколобка; *у* — шершавая широколобка; *ф* — широколобка Талиева; *х* — ширококрылая широколобка.

Ихтиоценоз пелагиали характеризуется наиболее высокой продуктивностью и образован 2 истинно пелагическими видами — большой — *Comephorus baicalensis* и малой — *C. dybowski* — голомянками, 3 видами бентопелагических рыб — желтокрылкой — *Cottocomephorus grewingkii*, северобайкальской желтокрылкой — *C. alexandrae* и длиннокрылкой — *C. inermis*, а также байкальским омулем — *Coregonus migratorius* (рис. 6.220). По данным В.Г. Сиделевой [1995], биомасса большой голомянки оценивается в 73,3–112,0 тыс. т, малой голомянки — в 61,5–103,0 тыс., желтокрылки — в 5 тыс., длиннокрылки — в 3 тыс., омуля — в 23–30 тыс. т.

В зоогеографическом отношении основу видового разнообразия ихтиофауны оз. Байкал составляют эндемичные виды (55,3 % от общего числа видов в озере). Второй и третьей по численности группами являются широко распространенные в окружающих Байкал водоемах палеарктические и восточно-палеарктические виды. Рыбы других зоогеографических единиц представлены в Байкале небольшим числом видов (табл. 6.9).

Анализ роли рыб различных фаунистических комплексов [Никольский, 1980] в формировании ихтиофауны Байкала указывает на автохтонный характер ее ядра, сформировавшегося в результате длительного приспособления предковых форм байкальских рогатковидных рыб к уникальным условиям этого водоема, их адаптивной радиации и формообразованию (см. 6.4). Рыбы байкальского автохтонного комплекса составляют более половины ихтиофауны озера и, как указывалось выше, населяют непосредственно его котловину. В формировании



Рис. 6.220. Рыбы пелагиали (рис. Д.В. Кузнецовой).

а — голомянка большая; б — голомянка малая; в — длиннокрылка, самка; г — длиннокрылка, самец; д — желтокрылка Александры, самец; е — желтокрылка Александры, самка; ж — желтокрылка, самец; з — желтокрылка, самка; и — омуль.

ихтиофауны литоральной и прибрежно-соровой зон преимущественное значение играли рыбы бореального предгорного, бореального равнинного и арктического пресноводного комплексов, по условиям своего возникновения и существования наиболее адаптированные к обитанию в данных участках озера, относительно недавно, по-видимому, проникшие в Байкал и не выработавшие адаптаций к обитанию непосредственно в озере. Рыбы других фаунистических комплексов — древнего верхнетретичного, понтического пресноводного и китайского равнинного — не относятся к аборигенной фауне и проникли в озеро в результате преднамеренной или непреднамеренной акклиматизации. Их обитание приурочено в основном к прибрежно-соровой зоне, в литорали озера они немногочисленны и отмечаются в наиболее прогреваемых ее участках.

В бассейне оз. Байкал в состав ихтиофауны озерных сообществ входят 3 вида семейства Salmonidae, 1 вид семейства Coregonidae, 4 вида семейства Thymallidae,

1 вид семейства Esocidae, 12 видов семейства Cyprinidae, 1 вид семейства Balitoridae, 1 вид семейства Cobitidae, 1 вид семейства Siluridae, 1 вид семейства Lotidae, 1 вид семейства Percidae, 1 вид семейства Odontobutidae и 2 вида семейства Cottidae; сообществ рек: 1 вид семейства Acipenseridae, 2 вида семейства Salmonidae, 2 вида семейства Coregonidae, 4 вида семейства Thymallidae, 1 вид семейства Esocidae, 11 видов семейства Cyprinidae, 1 вид семейства Balitoridae, 1 вид семейства Cobitidae, 1 вид семейства Siluridae, 1 вид семейства Lotidae, 1 вид семейства Percidae, 1 вид семейства Odontobutidae и 5 видов семейства Cottidae (см. табл. 6.9).

Озера и реки в бассейне оз. Байкал населены представителями обычной сибирской фауны, основу которой в зоогеографическом плане составляют голарктические, палеарктические и восточно-палеарктические виды рыб. Представители других зоогеографических провинций представлены единично.

Формирование аборигенной ихтиофауны озер и рек в бассейне оз. Байкал шло исключительно за счет представителей бореального предгорного, бореального равнинного и арктического пресноводного комплексов, лишь сибирский осетр и линь являются остатками древнего верхнетретичного фаунистического комплекса. Представители других фаунистических комплексов проникли в эти водоемы в результате интродукционных работ или инвазий.

Различия ихтиофаун бассейна Байкала и верхнего течения р. Лена обусловлены наличием в составе последней таких сиговых рыб, как тугун, баунтовский сиг и валец, а также ерша. Помимо эндемичных рогатковидных рыб своеобразие ихтиофауны бассейна Байкала определяется наличием в ее составе эндемиков бассейна — байкальского омуля, байкальского сига и белого байкальского хариуса, а также 3 байкало-ангаро-енисейских видов — черного байкальского хариуса, песчаной и каменной широколобок.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Сколько семейств, родов и видов рыб включает ихтиофауна оз. Байкал?
2. На какие группы может быть поделена фауна рыб в зависимости от особенностей их распределения в оз. Байкал?
3. К какому семейству относится подавляющее большинство эндемичных видов ихтиофауны оз. Байкал?
4. Перечислите виды рыб, которые были акклиматизированы в оз. Байкал и проникли туда в результате непреднамеренного заноса?

6.3.28. ВОДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (МАММАЛИА)

6.3.28.1. Нерпа, или тюлень

Байкальская нерпа (*Phoca sibirica*) (класс Mammalia — млекопитающие; отряд Pennipedia — ластоногие; семейство Phocidae — настоящие, или безухие, тюлени) — единственный представитель ластоногих млекопитающих в Байкале (рис. 6.221), эндемик озера. Первые литературные упоминания о нерпе в Байка-



Рис. 6.221. Байкальская нерпа.

ле можно найти в известном «Житии протопопа Аввакума» (XVII в.) и записках русского посланника в Китае Николая Спафария (1675). Первые научные данные о байкальской нерпе мы получили от «русских немцев», которые многие годы жили и работали в России. Академик Петербургской академии наук Иоганн Готлиб Георги (1729–1802), ученик Карла Линнея, натуралист и путешественник, изучая Байкал, дал первое биологическое описание нерпы, а также высказал гипотезы о ее происхождении в Байкале. По сведениям Георги (1772), в XVIII столетии нерпичий промысел составлял монополию казны и отдавался на откуп за 400 руб. Годовая добыча нерпы в то время доходила до 2000 шт. Профессор Иоганн Фридрих Гмелин (1748–1804) в 1788 г. дал первое научное название нерпе (*Phoca vitulina sibirica*). Самое первое описание способов охоты на байкальскую нерпу дал Петр Симон Паллас (1741–1811). Бенедикт Дыбовский (1833–1930) активно продолжил изучение байкальской нерпы. Он первый отметил отличие байкальской нерпы от ее западных «родственников», а также установил наличие крупных скоплений животных в районе Ушканьих островов. Следующими знаменитыми исследователями байкальской нерпы были Карл Риттер (1848 г.) и Д. Стахеев (1895 г.), в разные годы описавшие ее биологию и промысел. Двадцатый век ознаменовался работами замечательных ученых, внесших огромный вклад в изучение байкальской нерпы. Один из организаторов Баргузинского заповедника Зенон Сватош представил более полную информацию о промысле, основанную преимущественно на опросных данных добытчи-

ков нерпы. Сватош дал интереснейшее описание «нерповки» в дореволюционные времена. Но наиболее полные сведения о биологии и промысле нерпы приводит Т.М. Иванов (1938 г.). Этого исследователя считают классиком научной литературы по байкальской нерпе. Именно на его данные (а также на работы Дыбовского и Сватоша) опирались все последующие поколения исследователей, в том числе и известный ученый В.Д. Пастухов. Он возглавлял работы по изучению нерпы, проводимые сотрудниками ЛИНа, на протяжении 25 лет. Результаты обобщены в монографии «Нерпа Байкала» [Пастухов, 1993]. Значительный вклад в исследование вида внес Е.А. Петров [2003].

Байкальская нерпа, как и все животные отряда ластоногих, имеет веретеновидное тело, шея от туловища не отграничена. Длина тела взрослого зверя до 165 см (от конца носа до конца задних ластов). Масса от 40 до 130 кг, наибольшая — у самок. Кожа нерпы покрыта довольно плотным коротким (до 2 см) волосом, а конечности (ласты) — шерстью. Между пальцами — перепонки. Передние лапы вооружены когтями, из которых наиболее мощный — передний. Толщина жирового покрова от 1,5 до 12 см. Подкожный жировой слой предохраняет нерпу от потери тепла (термоизоляция), сглаживает влияние изменения давления воды при погружении вглубь и всплывании к поверхности, является запасом питательных веществ. Движение в водной среде осуществляется благодаря задним ластам. Скорость его под водой не превосходит 7–8 км/ч. Нерпа ныряет на глубину до 400 м, способна задерживать дыхание на 40 мин.

Из всех представителей байкальской фауны нерпа — наиболее высокоорганизованное существо. Она дышит воздухом, питается рыбой, вскармливает детенышей молоком, живет до 52–56 лет и способна производить потомство до 43–45 лет. Нерпа — типичный ихтиофаг (питающийся рыбой) [Пастухов и др., 1969; Морфофизиологические и экологические исследования..., 1982] (табл. 6.10). Но наряду с рыбной пищей в желудке нерпы отмечены и другие организмы: пелагический бокоплав макрогектопус, донные амфиподы рода *Garjajewia* и вооруженные бокоплавы рода *Acanthogammarus* [Пастухов, 1993]. Также в желудочно-кишечном тракте тюленей обнаружены песок, галька, которые, вероятнее всего, попадают в пищу при ее заглатывании. В экспериментальных условиях нерпа съедает от 3 до 5 кг рыбы в сутки. За год взрослая нерпа потребляет около тонны рыбы.

В питании нерпы омуль наряду с другими лососевидными рыбами составляет 0,2 % (годовое потребление — 1 %). Коренные жители побережий Байкала добывают нерпу и используют ее мясо в пищу, а из шкур шьют одежду.

Нерпа является конечным звеном трофической цепи пелагиали Байкала, поскольку использует продукцию, созданную всеми предыдущими звеньями (бактерио-, фито- и зоопланктоном, рыбами), и тем самым испытывает на себе проявления всех изменений, происходящих в экосистеме Байкала [Пастухов, 1967; Пастухов, Гладыш, 1981; Пастухов, Поповская, 1981, 1984].

В процессе эволюции байкальская нерпа приобрела ряд экологических, физиологических и структурно-морфологических адаптаций, отличающих ее

Таблица 6.10

Список видов рыб, отолиты которых отмечены в пищеварительном тракте нерпы [Пастухов, 1993]

Вид	Период			
	сплошного ледо- вого покрова (январь — апрель)	распада льдов (май — июнь)	летний (июль — сентябрь)	осенний (октябрь — ноябрь)
Малая голомянка — <i>Comephorus dybowskii</i>	++++	++++	++++	++++
Большая голомянка — <i>Comephorus baicalensis</i>	+++	+++	+++	+++
Длиннокрылая широколобка — <i>Cottocomephorus inermis</i>	+++	+++	+++	+++
Желтокрылая широколобка — <i>Cottocomephorus grewingkii</i>	+	++	+++	+++
Песчаная широколобка — <i>Leocottus kesslerii</i>	+	++	+++	+++
Каменная широколобка — <i>Paracottus knerii</i>	-	+	++	++
Пестрокрылая широколобка — <i>Batrachocottus multiradiatus</i>	+	+	++	++
Большеголовая широколобка — <i>Batrachocottus baicalensis</i>	-	+	++	++
Жирная широколобка — <i>Batrachocottus nikolskii</i>	-	+	+	+
Горбатая широколобка — <i>Cyphocottus megalops</i>	-	+	+	+
Короткоголовая широколобка — <i>Cottinella bou-lengeri</i>	-	+	+	+
Глубоководная широколобка — <i>Asprocottus abyssalis</i>	+	+	+	+
Плоскоголовая широколобка — <i>Asprocottus platycephalus</i>	-	+	+	+
Шершавая широколобка — <i>Asprocottus herzensteini</i>	-	+	+	+
Крапчатая широколобка — <i>Limnocottus godlewskii</i>	-	+	+	+
Плоская широколобка — <i>Limnocottus bergianus</i>	-	+	+	+
Малоглазая широколобка — <i>Abyssocottus korotneffi</i>	-	+	+	+
Большая красная широколобка — <i>Procottus major</i>	-	+	+	+
Омуль — <i>Coregonus migratorius</i>	+	+	+	+
Сиг — <i>Coregonus lavaretus</i>	-	-	-	+
Хариус — <i>Thymallus</i> sp.	-	-	+	+
Гольян — <i>Phoxinus phoxinus</i>	-	-	+	+++
Елец — <i>Leuciscus baicalensis</i>	-	-	+	+
Язь — <i>Leuciscus idus</i>	-	-	-	+
Плотва — <i>Rutilus rutilus</i>	-	-	+	+
Окунь — <i>Perca fluviatilis</i>	-	-	+	+
Налим — <i>Lota lota</i>	-	-	+	+

Примечание. (++++) — многочисленный в питании вид, (+++) — обычный, (++) — редкий, (+) — очень редкий.

от близкородственных видов. Нерпа — почти пелагическое животное, практически потерявшее связь с сушей (однако она сохранила потребность в твердом субстрате (лед) на период размножения). В летнее время животные собираются на береговых лежбищах в удалении от поселений людей.

Благополучие популяции байкальской нерпы во многом обусловлено формированием репродуктивной стратегии (устройство логовищ, особенности энергетики лактации, быстрое созревание, развитие «нырятельных» способностей щенков и др.), которая обеспечивает высокую выживаемость потомства в условиях холодного и глубоководного водоема.

В настоящее время популяция нерпы находится в состоянии динамического равновесия с основными пищевыми объектами, а ихтиопродукция пелагиали оз. Байкал может обеспечить популяцию численностью около 100 тыс. особей [Гурова, Пастухов, 1974]. Байкальская нерпа характеризуется высокой пластичностью и устойчивостью к воздействию биотических и абиотических факторов. Установлено, что нерпа — пластичное животное, которое приспосабливается к изменению ледового режима, численности кормовой базы и сравнительно благополучно переносит эпизоотии [Вспышка..., 1992; Пастухов, 1993]. По данным Е.А. Петрова [2003], в конце XX столетия численность самок нерпы составила 47 600 экз., самцов — 28 200. В 2002 г. численность всей популяции с приплодом достигла 99 тыс. особей. В современных условиях для рационального использования человеком ресурсов популяции байкальской нерпы требуется проведение постоянного мониторинга состояния численности и здоровья байкальского тюленя. Это позволит сохранить нерпу и тем самым способствовать экологическому равновесию уникальной экосистемы Байкала.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. К какому классу животных относится байкальский тюлень?
2. Сколько лет живет нерпа?
3. Какими организмами питается нерпа в Байкале?
4. Какие морфофизиологические и экологические особенности приобрела нерпа в процессе эволюции?

6.3.28.2. Ондатра

Ондатра (*Ondatra zibetica*) — представитель отряда Rodentia — грызуны, сем. Cricetidae — хомяковые (рис. 6.222).

Естественным местом обитания обыкновенной ондатры являются водоемы и болота Северной Америки, от Аляски и Лабрадора до Техаса, Аризоны и Калифорнии. Сейчас на громадных пространствах Евразии, включая почти всю территорию нашей страны, обыкновенная ондатра акклиматизирована как ценный пушной зверь⁴⁵.

На берегах Байкала она появилась в 1936 г.⁴⁶ В настоящее время известно несколько самостоятельных популяций в дельтах и устьевых участках рек Селенга, Верхняя Ангара, Кичера, Баргузин, Большая Речка, Сарма [Швецов

⁴⁵ Акклиматизация ондатры в Советском Союзе проводилась с 1928 г. В Бурятию она была завезена в 1932 г. Всесоюзным пушным объединением «Союзпушнина» в количестве 470 особей: 370 особей с Большого Соловецкого острова и 100 — из Финляндии.

⁴⁶ На Байкале интродукция ондатры началась в 1936 г. выпусками в дельте р. Селенга (107 экз.), в оз. Котокель (100 экз.), оз. Духовое (120 экз.), в 1938 г. — в дельты рек Верхняя Ангара и Кичера (202 экз.).



Рис. 6.222. Ондатра.

Длина тела 23–36 см, хвоста — 18–30 см, хвост (а) сплюснут с боков; ведет водный и полуводный образ жизни (б); норы имеют вентиляционные отверстия (в); хатка из травы или тростника (г); на берегах, заросших травой, протаптывает тропы (д); следы обычно с непрерывной бороздой от волочащегося хвоста (е) (сайт: <http://ecosystema.ru>).

и др., 1984]. На западном берегу ондатра заселила прибрежные озера и лагуны (Богучанское и Слюдянские озера, озера на мысах Болсодей, Мужинай, Большая и Малая Коса, Большое и Малое Солонцовое, Арул). Отдельные семьи встречаются в заливах побережья Малого моря. На восточном побережье Байкала, помимо дельт упомянутых рек, она обитает в озерах Арангатуй, Котокель и др.

Ондатра ведет полуводный образ жизни, хорошо плавает на поверхности и под водой. Активна в сумерки и в темноте, а также рано утром. День проводит в убежище. Строит в берегах норы с подводным входом. На низких заболоченных берегах или островах сооружает из стеблей водных растений (тростника, осоки, рогоза) хатки высотой до метра. Выход из хатки также ведет прямо в воду и снаружи не виден. После 25 дней беременности самка ондатры производит на свет 7–8 детенышей. В северных областях не бывает более двух выводков в год. В южных районах размножение почти не прерывается, и самка за год может выкормить 4–5 выводков. Примерно через месяц молодые ондатры начинают поедать растительные корма и вскоре становятся самостоятельными.

Масса взрослых особей может достигать почти 2 кг, хотя обычно около 1,5 кг. Хвост почти равен длине тела. Ушная раковина едва видна, пальцы задних лап соединены небольшой плавательной перепонкой. Под грубым остевым мехом расположен очень плотный и мягкий подшерсток.

Питается ондатра водной или околководной растительностью, иногда ест мелких беспозвоночных.

Ондатра относится к промысловым видам, имеющим ценную шкурку, которую можно добывать в большом количестве⁴⁷.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. К какому классу животных относится ондатра?
2. В результате каких процессов и когда ондатра появилась в бассейне Байкала?
3. Какой образ жизни ведет ондатра? Чем она питается?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Азовский М.Г., Чепинога В.В. Высшие водные растения озера Байкал. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2007. — 157 с.
- Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — 832 с.
- Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — С. 833–1679.
- Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2009. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 1. — 980 с.
- Анохин Б.А. Ревизия *Hydrida* (Cnidaria, Hydrozoa): Сравнительно-морфологический, кариологический и таксономический аспекты. — СПб., 2004.
- Антипова Н.Л. Новые виды рода *Gymnodinium* Stein (Gymnodiniaceae) из оз. Байкал // Докл. АН СССР. — 1955. — Т. 103, № 2. — С. 325–328.
- Асс М.Я. Эктопаразиты байкальского тюленя // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1935. — Т. 6. — С. 23–29.
- Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии) / О.А. Тимошкин, Г.Ф. Мазепова, Н.Г. Мельник и др. — Новосибирск: Наука, 1995. — 694 с.
- Афанасьева Э.Л. Биология байкальской эпишуры. — Новосибирск: Наука, 1977. — 144 с.
- Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1945. — Т. 11. — С. 1–440.
- Базикалова А.Я. Новые виды рода *Bathynella* из озера Байкал // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1954. — Т. 14. — С. 355–368.
- Базикалова А.Я. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea) // Систематика и экология ракообразных Байкала. — 1962. — С. 3–140. — (Тр. Лимнол. ин-та; Т. 2 (22), ч. 1).
- Базикалова А.Я., Вилисова И.К. // Питание бентосоядных рыб Малого моря // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1959. — Т. 17. — С. 382–497.

⁴⁷ Мясо ондатры считается вкусным, во многих местах Северной Америки зверька называют водяным кроликом и широко используют в пищу.

- Балданова Д.Р., Пронин Н.М.** Скребни (тип *Acanthoserphala*) Байкала: Морфология и экология. — Новосибирск: Наука, 2001. — 158 с.
- Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Николаева В.М., Стрелков Ю.А.** Ихтиопатология. — М.: Пищ. пром-сть, 1977. — 431 с.
- Бекман М.Ю.** О карликовых самцах у эндемиков Байкала // Докл. АН СССР. — 1958. — Т. 120, № 1. — С. 208–211.
- Бельшев Б.Ф.** Стрекозы Сибири (*Odonata*). — Новосибирск: Наука, 1973. — Т. 1, ч. 1, 2. — 620 с.
- Бельшев Б.Ф.** Стрекозы Сибири (*Odonata*). — Новосибирск: Наука, 1974. — Т. 2, ч. 3. — 350 с.
- Белькова Н.Л., Дзюба Е.В., Суханова Е.В.** Детекция представителей *Diplomonadida* (*Hexamitidae*) в лососевидных рыбах озера Байкал молекулярно-генетическим методом // IV Международная научная конференция «Биоразнообразии и роль животных в экосистемах». — Иркутск, 2007. — С. 322–324.
- Березкина Г.В., Старобогатов Я.И.** Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. ЗИН АН СССР. — 1988. — Т. 174. — С. 1–308.
- Биология** беспозвоночных Байкала (*Tendipedidae*, *Cyclopoida*). — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 135 с.
- Бириштейн Я.А.** Пресноводные ослики (*Asellota*) // Фауна СССР. Ракообразные. — М.; Л., 1951. — Т. 7, вып. 5. — 144 с.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А.** Моллюски рода *Collepteron* (*Anodontinae*, *Bivalvia*) России и сопредельных территорий // Зоол. журн. — 2005. — Т. 84, № 9. — С. 1050–1063.
- Болонев Е.М., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н.** Ротан — амурский «завоеватель» в Байкальском регионе. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2002. — 48 с.
- Бордонский Г.С., Бондаренко Н.А., Оболкина Л.А., Тимошкин О.А.** Ледовые сообщества Байкала // Природа. — 2003. — № 7. — С. 22–24.
- Буруковский Р.Н.** Зоология беспозвоночных: учебное пособие. — СПб.: Проспект науки, 2010. — 960 с.
- Верещагин Г.Ю.** Два типа биологических комплексов Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1935. — Т. 6. — С. 199–212.
- Вспышка** чумы плотоядных у байкальской нерпы (1987/88 г.) / Л.В. Баранова, А.М. Бейм, С.И. Беликов и др. — Новосибирск: Наука, 1992. — 71 с.
- Гидробиология** водоемов юга Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2006. — 199 с. — (Биоразнообразии Байкальского региона: Тр. Биол.-почв. ф-та ИГУ; Вып. 6).
- Гинецинская Т.А., Добровольский А.А.** Частная паразитология. — М.: Высш. шк., 1978. — Т. 2. — 292 с.
- Данилов С.Н.** К изучению экологии *Echinophthirius horridus baicalensis* (*Anoplura*) — эктопаразита байкальского тюленя // Биологические ресурсы и проблемы экологии Сибири: тез. докл. III регион. конф. молодых ученых. — Улан-Удэ, 1990. — С. 99.
- Динамика** зараженности животных гельминтами / Н.М. Пронин, Д.-С.Д. Жалцанова, С.В. Пронина и др. — Улан-Удэ: БНЦ СО АН СССР, 1991. — 202 с.
- Дмитриева Т.М., Остроумов В.А.** Половые феромоны и репродуктивное поведение рыб. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. — 96 с.
- Дорогостайский В.Ч.** Вертикальное и горизонтальное распределение фауны озера Байкал // Сборник трудов профессоров и преподавателей Иркутского университета. — Иркутск, 1923. — Вып. 5. — С. 103–131.
- Догель В.А., Боголепова И.И.** Паразитофауна рыб Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. — М.: Изд-во АН СССР, 1957. — Т. 15. — С. 427–464.
- Дубешко Л.Н.** Водные листоеды (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*, *Donaciinae*) Байкальского региона // Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2009. — С. 141–146.

- Дубинина М.Н.** Паразитические черви класса Amphilinida. — Л.: Наука, 1982. — 144 с.
- Дугаров Ж.Н.** Аспидогастры (Plathelminthes: Aspidogastrea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 228–229.
- Евстафьев В.К., Бондаренко Н.А., Мельник Н.Г.** Анализ многолетней динамики основных звеньев трофической сети в пелагиали озера Байкал // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. — 2010. — Т. 3, № 1. — С. 3–11.
- Егоров А.Г.** Рыбы водоемов юга Восточной Сибири (миноговые, осетровые, лососевые, сиговые, хариусовые, шуковые). — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1985. — 364 с.
- Ефремова С.М.** Губки (Rotifera) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 179–192.
- Зоология беспозвоночных.** — М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2008. — Т. 2: От артропод до иглокожих и хордовых. — 935 с.
- Жильцова Л.А.** Веснянки (Plecoptera) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — С. 856–859.
- Жильцова Л.А.** Веснянки (Plecoptera) притоков озера Байкал // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск, 2009. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 1. — С. 135–141.
- Жильцова Л.А., Запкина-Дулькейт Ю.И.** Личинка эндемичной байкальской веснянки *Baikaloperla kozhovi* Zap.-Dulk. et Zhiltz. (Plecoptera, Capniidae) // Энтотомол. обозр. — 1977а. — Т. 56, вып. 4. — С. 781–784.
- Жильцова Л.А., Запкина-Дулькейт Ю.И.** Первая находка самца рода *Baikaloperla* (Plecoptera, Capniidae) // Зоол. журн. — 1977б. — Т. 56, вып. 2. — С. 307–308.
- Запка В.Е.** Паразитофауна рыб озера Байкал. — М.: Наука, 1965. — 107 с.
- Запкина-Дулькейт Ю.И., Жильцова Л.А.** Новый род веснянок (Plecoptera) из оз. Байкал // Энтотомол. обозр. — 1973. — Т. 52, вып. 2. — С. 340–346.
- Запкина-Дулькейт Ю.И.** К фауне веснянок (Plecoptera, Insecta) рек бассейна озера Байкал // Тр. гос. заповедника «Столбы». — Красноярск, 1975. — Вып. 10. — С. 199–217.
- Исследования водных экосистем Восточной Сибири.** — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. — 126 с. — (Биоразнообразие Байкальского региона: Тр. Биол.-почв. ф-та ИГУ; Вып. 3)
- Исследования фауны водоемов Восточной Сибири:** сб. науч. тр. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2001. — 166 с.
- Ихтиопатология** / Н.А. Головина, Ю.А. Стрелков, В.Н. Воронин и др. — М.: Мир, 2003. — 448 с.
- Клюге Н.Ю.** Поденки (Ephemeroptera) бассейна озера Байкал // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2009. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 1. — С. 109–134.
- Кобанова Г.И.** О морфологии и жизненном цикле *Gymnodinium baikalense* Ant. (Dinophyta) из озера Байкал // Сиб. экол. журн. — 2009. — № 6. — С. 899–905.
- Кожов М.М.** Моллюски озера Байкал // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1936. — Т. 8. — 320 с.
- Кожов М.М.** К морфологии эндемичных моллюсков озера Байкал: Половые органы самки *Benedictiinae* (Prosobranchia, Mesogastropoda) // Изв. БГНИ при ИГУ. — 1950. — Т. 12, вып. 1. — С. 3–19.
- Кожов М.М.** Биология озера Байкал. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 316 с.
- Кожов М.М.** Очерки по байкаловедению. — Иркутск, 1972. — 254 с.
- Кожова О.М.** Питание *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) из озера Байкал // Докл. АН СССР. — 1953. — Т. 90, № 2. — С. 299–301.
- Козлова Н.И.** Еще раз о рыбах озера Байкал. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2001. — 59 с.

- Кондратов И.Г., Деникина Н.Н., Беликов С.И. и др.** Моллюски как естественный резервуар морбилливирусов // Докл. АН. — 2003. — Т. 389, № 3. — С. 421–423.
- Корнюшин А.В.** Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики. — Киев: Ин-т зоологии НАН Украины, 1996. — 176 с.
- Коряков Е.А.** Пелагические бычковые Байкала. — М.: Наука, 1972. — 156 с.
- Кравцова Л.С.** Пространственное распределение хирономид (Diptera, Chironomidae) в условиях оз. Байкал и его притоков // Евразият. энтомол. журн. — 2005. — Т. 4, № 1. — С. 81–85.
- Кравцова Л.С.** Пространственное распределение хирономид (Diptera: Chironomidae) в прибрежной зоне Южного Байкала // Гидробиол. журн. — 2010а. — Т. 46, № 5. — С. 3–15.
- Кравцова Л.С.** Сезонная динамика количественных показателей личинок хирономид (Diptera, Chironomidae) в прибрежной зоне озера Байкал // Вестн. Томск. гос. ун-та. — 2010б. — № 338. — С. 200–206.
- Кравцова Л.С., Карабанов Е.Б., Камалтынов Р.М. и др.** Макрозообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 1. Локальное разнообразие донного населения и особенности его пространственного распределения // Зоол. журн. — 2003. — Т. 82, № 3. — С. 307–317.
- Кравцова Л.С., Карабанов Е.Б., Камалтынов Р.М. и др.** Макрозообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 2. Структура сообществ макробеспозвоночных животных // Зоол. журн. — 2003. — Т. 82, № 5. — С. 547–557.
- Кравцова Л.С., Потемкина Т.Г., Механикова И.В. и др.** Пространственное распределение бентосных сообществ беспозвоночных животных в Южной котловине озера Байкал // Зоология беспозвоночных. — 2006. — Т. 3, вып. 1. — С. 65–76.
- Красная книга Иркутской области.** — Иркутск: Изд-во «Время странствий», 2010. — 480 с.
- Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды животных.** — Улан-Удэ: Информполис, 2005. — 327 с.
- Крицкая У.А.** Зараженность гаммарид (Crustacea: Amphipoda) оз. Байкал грегаридами (Sporozoa: Gregarinidae) // Проблемы общей и региональной паразитологии. — Улан-Удэ: Изд-во БГСХА, 2000. — С. 35–39.
- Кузнецов К.Д., Дзюба Е.В.** Определение видовой принадлежности обнаруженных в желудке черного хариуса коконов байкальских планарий путем сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей гена рибосомной РНК // Журн. общ. биологии. — 1999. — Т. 60 (4). — С. 445–450.
- Куликова Н.Н., Сутурин А.Н., Бойко С.М., Лиштва А.В. и др.** Первые сведения о разнообразии, экологии и химическом составе водных и околводных лишайников (Lichenes) каменистой литорали озера Байкал // Сиб. экол. журн. — 2008. — Т. 15, № 3. — С. 399–406.
- Линевич А.А.** К биологии комаров семейства Tendipedidae // Биология беспозвоночных Байкала (Tendipedidae, Cycloroda). — Иркутск, 1963. — С. 1–48.
- Линевич А.А.** Хирономиды Байкала и Прибайкалья. — Новосибирск: Наука, 1981. — 152 с.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И.** Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. — 1971. — Т. 5. — С. 7–10.
- Лукин Е.И.** О несмешиваемости байкальской и обычной палеарктической фауны пиявок // Докл. АН СССР. — 1960. — Т. 135, № 2. — С. 489–492.
- Лухнев А.Г., Тимошкин О.А., Зайцева Е.П.** *Combinostoma* — новый род эндемичных Turbellaria Otomesostomidae (Plathelminthes, Proseriata) из озера Байкал // Зоол. журн. — 2011. — Т. 90 (8). — С. 1005–1011.
- Мазепова Г.Ф.** Циклопы озера Байкал. — Новосибирск: Наука, 1978. — 144 с. — (Тр. Лимнол. ин-та; Т. 28 (49)).
- Мазепова Г.Ф.** Ракушковые рачки (Ostracoda) Байкала. — Новосибирск: Наука, 1990. — 472 с.

- Макарченко Е.А., Макарченко М.А.** Chironomidae // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под. ред. С.Я. Цаллолихина. — СПб.: ЗИН РАН, 1999. — Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые. — С. 210–296; 670–857.
- Максимова Н.В., Ситникова Т.Я., Мизандронцев И.Б.** Рост байкальской эндемичной улитки *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) (Caenogastropoda: Baicaliidae) // Зоология беспозвоночных. — 2007. — Т. 4, № 1. — С. 45–63.
- Максимова Э.А., Максимов В.Н.** Микробиология вод Байкала. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1989. — 168 с.
- Матвеев А.Н., Тахтеев В.В., Богданов Б.Э.** Питание керчаковых рыб и их пищевые взаимоотношения с амфиподами в районе Ушканьих островов (оз. Байкал) // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2002. — С. 90–100.
- Механикова И.В., Тахтеев В.В.** Суточные вертикальные миграции амфипод озера Байкал: Возможные причины и экологическое значение // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. — Иркутск: Иркут. ун-т, 2001. — С. 88–108.
- Морфология** и эволюция беспозвоночных. — Новосибирск: Наука, 1991. — 296 с.
- Морфология** и экология рыб. — Новосибирск: Наука, 1987. — 136 с.
- Морфофизиологические** и экологические исследования байкальской нерпы. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. — 151 с.
- Натяганова А.В.** Раноогие раки (Malacostraca, Isopoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1, кн. 1. — С. 558–571.
- Натяганова А.В.** Равноогие раки // Байкал: Природа и люди: энциклопед. справочник. — Улан-Удэ: ЭКОС. Изд-во БНЦ СО РАН, 2009. — С. 115–116.
- Натяганова А.В.** Уникальная экологическая адаптация байкальского эндемика *Hyalellopsis variabilis* Dug., 1930 (Crustacea, Amphipoda) // Четвертая Верещагинская байкальская конференция: тез. докл. и стенд. сообщ. — Иркутск, 2005. — С. 136–137.
- Натяганова А.В., Букин Ю.С.** Парадокс размеров таксонов. Проявление феномена в фауне озера Байкал и его возможная причина // Изв. ИГУ. Сер. биол., экол. — 2009. — Т. 2, № 2. — С. 79–82.
- Наумова Е.Ю., Ганичев А.И., Гереза Е.П. и др.** О питании *Erischura baikalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) автотрофным пикопланктоном в озере Байкал // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2004. — С. 35–42.
- Некрасов А.В., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н.** Трематоды (Plathelminthes: Trematoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 271–304.
- Непокрытых А.В., Рожкова Н.А.** Возрастная структура популяции эндемичного вида *Baicalina bellicosa* Mart. (Trichoptera) озера Байкал // Евразият. энтомол. журн. — 2008. — Т. 7, вып. 4. — С. 364–368.
- Непокрытых А.В., Рожкова Н.А.** Динамика количественных показателей популяции эндемичных ручейников (Trichoptera, Apataniidae) озера Байкал (Южный Байкал) // Вестн. Бурят. гос. с.-х. академии. — 2008. — № 3 (12). — С. 59–65.
- Никольский Г.В.** Структура вида и закономерности изменчивости рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1980. — 182 с.
- Новое** в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна: сб. науч. тр. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1987. — 147 с.
- Оболкина Л.А.** Ciliophora // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала. — Новосибирск: Наука, 1995. — С. 182–250.

- Оболкина Л.А.** Свободноживущие инфузории (Ciliophora) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 154–164.
- Оболкина Л.А.** Планктонные инфузории Байкала: экология и таксономия: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 2003. — 20 с.
- Оболкина Л.А., Бондаренко Н.А., Дорошенко Л.Ф. и др.** О находке криофильного сообщества в озере Байкал // Докл. АН. — 2000. — Т. 371, № 6. — С. 815–817.
- Огарков О.Б.** Молекулярно-биологическое исследование эволюции байкальских амфипод (Crustacea, Amphipoda): автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1999. — 16 с.
- Окунева Г.Л.** Гарпактициды озера Байкал. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1989. — 150 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под общ. ред. С.Я. Цалолыхина.** — СПб.: Наука, 1997. — Т. 3: Паукообразные, низшие насекомые. — 439 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под общ. ред. С.Я. Цалолыхина.** — СПб.: Наука, 1999. — Т. 4: Высшие насекомые. — 998 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под общ. ред. С.Я. Цалолыхина.** — СПб.: Наука, 2001. — Т. 5: Высшие насекомые. — 836 с.
- Островская Р.М., Побережный Е.С.** Исследование частоты хромосомных мутаций в некоторых популяциях байкальских моллюсков, подверженных и не подверженных воздействию промышленных стоков БЦБК // Круговорот вещества и энергии в водоемах: тез. докл. 5-го Всесоюз. лимнол. совещ. — Иркутск, 1981. — Вып. 8: Антропогенное влияние на водоемы. — С. 85–87.
- Островская Р.М., Побережный Е.С., Петренко Н.К.** Использование байкальских моллюсков как объекта цитогенетического мониторинга // Моллюски. Систематика, экология, закономерности распространения: тр. Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. — Л.: Наука, 1983. — С. 70–71.
- Островская Р.М., Побережный Е.С., Развозжаев М.С и др.** Контроль мутационного процесса в природных популяциях байкальских эндемичных моллюсков в связи с антропогенным воздействием // Тест-системы для оценки мутагенного потенциала загрязнителей окружающей среды. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1984. — С. 32–33.
- Пастухов В.Д.** Байкальская нерпа как последнее звено в продукции пелагиали озера // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. — М.: Наука, 1967. — С. 243–252.
- Пастухов В.Д.** Нерпа Байкала: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. — Новосибирск: Наука, 1993. — 272 с.
- Пастухов В.Д.** Нерпа Байкала. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1993. — 271 с.
- Пастухов В.Д., Гладыш А.П.** Нерпа как индикатор состояния рыбных ресурсов Байкала // Тез. докл. V Всесоюз. совещ. лимнологов. — Иркутск, 1981. — С. 150–152.
- Пастухов В.Д., Поповская Г.И.** Многолетние исследования фитопланктона и нерпы Байкала как основа биологического мониторинга // Тез. докл. V Всесоюз. совещ. лимнологов. — Иркутск, 1981. — С. 152–154.
- Пастухов В.Д., Поповская Г.И.** Особенности продуцирующей системы Байкала // Лимнология горных водоемов. — Ереван, 1984. — С. 233–234.
- Пастухов В.Д., Стариков Г.В., Шалашов С.А.** Возрастно-весовая характеристика голомянок и пелагических бычков, составляющих питание байкальской нерпы // Вопр. ихтиологии. — 1969. — Т. 9, вып. 6 (59). — С. 1077–1088.
- Петров Е.А.** Байкальская нерпа: Эколого-эволюционный аспект: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Улан-Удэ, 2003. — 38 с.
- Попова С.М.** Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий. — М.: Наука, 1981. — 188 с.
- Порфирьева Н.А.** Планарии озера Байкал. — Новосибирск: Наука, 1977. — 207 с.

- Продуктивность** Байкала и антропогенные изменения его природы. — Иркутск, 1974. — 320 с.
- Прозорова Л.С., Слугина З.В.** Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) бассейна озера Байкал и прилегающих территорий // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2009. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 1. — С. 189–201.
- Пронин Н.М.** Микроспоридии (*Microsporidia*) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001в. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 151–153.
- Пронин Н.М., Санжиева С.Д.** Цестоды (*Plathelminthes: Cestoda*) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 242–270.
- Пронина С.В., Пронин Н.М.** Микроспоридии (*Muxosporea*) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 130–146.
- Резвой П.Д.** Губки. Пресноводные губки // Фауна СССР. — М.; Л., 1936. — Т. 2, вып. 2: Губки. — 125 с.
- Рожкова Н.А.** Ручейники (*Trichoptera*) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — С. 864–877.
- Рожкова Н.А.** Итоги изучения фауны ручейников (*Insecta, Trichoptera*) малых водотоков Байкальской рифтовой зоны // Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2009. — С. 147–154.
- Рожкова Н.А.** Ручейники (*Trichoptera*) притоков озера Байкал // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2009. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 1. — С. 145–160.
- Рожкова Н.А., Непокрытых А.В.** Ручейники // Байкал: природа и люди: энцикл. справочник. — Иркутск, 2009. — С. 126–127.
- Русинек Е.В., Русинек О.Т.** Исследование моногеней семейства *Tetraonchidae* Vuchowsky, 1937 методом растровой микроскопии // Паразитология. — 2010. — Т. 44, № 1. — С. 52–60.
- Русинек О.Т.** Цикл развития *Proteocephalus thymalli* (*Cestoda, Proteocephalidae*) — паразита сибирского хариуса озера Байкал // Паразитология. — 1989. — Т. 23, вып. 6. — С. 518–523.
- Русинек О.Т.** Список видов пиявок (*Hirudinea*) озера Байкал // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — С. 1492–1495.
- Русинек О.Т.** Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). — М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2007. — 571 с.
- Рыбы** озера Байкал и водоемов его бассейна: учеб. пособие / сост. И.Б. Книжин, Б.Э. Богданов, А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2004. — 102 с.
- Рыбы** озера Байкал и его бассейна / Н.М. Пронин, А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок и др. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2007. — 284 с.
- Рылов В.М.** *Sycloporoidea* пресных вод. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. — 319 с.
- Салемаа Х., Тимошкин О.А., Механикова И.В.** Предварительные данные по паразитическим простейшим пелагической байкальской амфиподы *Macrohectopus branickii* (Dyb.) (*Crustacea, Amphipoda*) // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод: сб. науч. тр. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2002. — С. 46–54.
- Семерной В.П.** Олигохеты озера Байкал. — Новосибирск: Наука, 2004. — 528 с.
- Семитуркина Н.А., Ефремова С.А., Тимошкин О.А.** Степень изученности биоразнообразия и экологии спонгиофауны озера Байкал с акцентом на разнообразие. Особенности экологии и вертикальное распределение губок на полигоне у мыса Березовый // Аннотированный

- список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2009. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. — С. 891–901.
- Семитуркина Н.А., Ефремова С.М., Тимошкин О.А.** Новые сведения о биологии спонгилид (Spongia: Spongillidae) открытого Байкала // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. «Биология, экология». — 2011. — Т. 4, № 1. — С. 73–80.
- Сиделева В.Г.** Сейсмочувствительная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб (Cottoidei). — Новосибирск: Наука, 1982. — 153 с.
- Сиделева В.Г.** Эндемичная фауна оз. Байкал, ее происхождение и условия существования: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 1993. — 40 с.
- Сиделева В.Г.** Пелагические Cottoidea — коттоидные рыбы // Атлас и определитель пелагиобитов Байкала. — Новосибирск: Наука, 1995. — С. 523–540.
- Сиделева В.Г.** Рыбы // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал. — С. 1024–1050.
- Сиделева В.Г., Механикова И.В.** Пищевая специализация и эволюция керчаковых рыб (Cottoidei) озера Байкал // Экология и морфология рыб. — Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1990. — С. 144–161. — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 222).
- Сиделева В.Г., Тельпуховский А.Н.** Инвазионные виды рыб в озере Байкал и Байкальском регионе // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2004. — С. 171–186.
- Систематика** и эволюция беспозвоночных Байкала. — Новосибирск: Наука, 1984. — 159 с.
- Ситникова Т.Я.** Новая структура байкальского эндемичного семейства Baicaliidae (Mollusca, Pectinibranchia) // Морфология и эволюция беспозвоночных. — Новосибирск: Наука, 1991. — С. 281–295.
- Ситникова Т.Я.** Переднежаберные брюхоногие моллюски (Gastropoda: Prosobranchia) Байкала: Морфология, таксономия, биология и формирование фауны: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 2004. — 47 с.
- Ситникова Т.Я., Островская Р.М., Побережный Е.С., Репсторф П.** Встречаемость аномальных раковин и частота аберраций хромосом в эмбриональных клетках моллюсков *Benedictia baicalensis* (Gerstfeldt) из разных районов Байкала // Ruthenica. — 1997. — Vol. 7, N 1. — P. 31–37.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Черногоренко Е.В.** Род *Borysthenia* (Gastropoda, Valvatidae) и его таксономическое положение и видовой состав // Вестн. зоологии. — 1986. — № 1. — С. 9–14.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Широкая А.А. и др.** Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — С. 937–1002.
- Ситникова Т.Я., Шимараев М.Н.** О глубоководных «карликах» и «гигантах» среди байкальских эндемичных гастропод // Журн. общ. биологии. — 2001. — Т. 62, № 3. — С. 226–238.
- Ситникова Т.Я., Широкая А.А., Максимова Н.В.** Брюхоногие моллюски // Байкал: Природа и люди: энцикл. справочник. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2009. — С. 129–131.
- Ситникова Т.Я., Щербаков Д.Ю., Харченко В.В.** О таксономическом статусе полихет рода *Manayunkia* (Sabellidae, Fabriciinae) из Байкала // Зоол. журн. — 1997. — Т. 76, № 1. — С. 16–27.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов Н.И.** Морфология раковины и микроанатомия: Методы изучения двустворчатых моллюсков // Тр. Зоол. ин-та. — 1990. — Т. 219. — С. 4–31.
- Слугина З.В., Старобогатов Я.И.** Атлас и определитель двустворчатых моллюсков озера Байкал. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, Науч.-издат. центр ОИГГМ СО РАН, 1999. — 144 с.

- Слугина З.В., Старобогатов Я.И.** Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — С. 1003–1020.
- Слугина З.В., Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В.** Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) озера Байкал // *Ruthenica*. — 1994. — Т. 4, № 2. — С. 111–146.
- Снимщикова Л.Н.** Олигохеты Северного Байкала. — Новосибирск: Наука, 1987. — 104 с.
- Стадниченко А.П.** Прудовиковые и чашечковые (*Lymnaeidae, Acroloxidae*) Украины. — Киев: Центр учеб. лит-ры, 2004. — 327 с.
- Старобогатов Я.И.** Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. — 372 с.
- Степаньянц С.Д., Анохин Б.А.** Гидрозои (*Cnidaria: Hydrida*) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 193–194.
- Стом Д.И., Гиль Т.А., Балаян А.Э. и др.** Потребление живых и мертвых микроорганизмов эпишурой (*Epischura baicalensis* Sars) // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, № 2. — С. 34–42.
- Талиев Д.Н.** Бычки-подкаменщики Байкала (*Cottoidei*). — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — 603 с.
- Таничев А.И.** Свободноживущие бесцветные жгутиковые (*Sarcomastigophora*) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 117–121.
- Таничев А.И., Бондаренко Н.А.** Свободноживущие жгутиковые // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала. — Новосибирск: Наука, 1995. — С. 146–181.
- Тахтеев В.В.** Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. — 355 с.
- Тахтеев В.В., Снимщикова Л.Н., Окунева Г.Л. и др.** Характеристика донного населения глубинной зоны Байкала // Экология. — 1993. — № 6. — С. 60–68.
- Тахтеев В.В., Ижболдина Л.А., Помазкова Г.И. и др.** Биота некоторых термальных источников Прибайкалья и связанных с ними водоемов // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. — С. 55–100.
- Тимошкин О.А.** Происхождение и эволюция свободноживущих ресничных червей (*Turbellaria*) озера Байкал // Зоол. журн. — 1994. — Т. 73, вып. 1. — С. 35–50.
- Тимошкин О.А.** Озеро Байкал: разнообразие фауны, проблемы ее несмешиваемости и происхождения, экология и «экзотические» сообщества // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 16–73.
- Тимошкин О.А.** Состав и происхождение фауны *Turbellaria* (*Plathelminthes*) озера Байкал: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 2005. — 48 с.
- Тимошкин О.А.** Турбеллярии // Байкал: Природа и люди: энциклопед. справочник. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2009. — С. 97.
- Тимошкин О.А.** Сложившиеся тенденции и современный уровень решения проблемы: Наиболее интересные открытия в области биоразнообразия Байкала за последние годы // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна: В 2 т. — Новосибирск: Наука, 2010–2011. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 2. — С. 1423–1428.
- Тимошкин О.А., Наумова Т.В., Новикова О.А.** Ресничные черви (*Plathelminthes, Turbellaria*) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 196–227.
- Тимошкин О.А., Лухнев А.Г., Зайцева Е.П.** Первые сведения об эндемичной фауне *Turbellaria Proseriata* из озера Байкал // Зоол. журн. — 2010. — Т. 89 (9). — С. 1165–1180.

- Тимошкин О.А., Порфирьева Н.А.** Глубоководные планарии — гиганты оз. Байкал // Черви, моллюски, членистоногие: сб. науч. тр. — Новосибирск: Наука, 1989. — С. 7–23.
- Толмачева Ю.П.** Сравнительная характеристика питания трех видов Cottoidei в литорали Южного Байкала (мыс Березовый) // Вопр. ихтиологии. — 2008. — Т. 48, № 4. — С. 501–508.
- Толмачева Ю.П., Гаврилова А.В., Богданов Б.Э и др.** Сезонная динамика роста и питания большеголовой широколобки — *Batrachocottus baicalensis* (Cottidae) в районе мыса Березовый (Южный Байкал) // Вопр. ихтиологии. — 2008. — Т. 48, № 2. — С. 203–210.
- Томилова В.Н.** Материалы по фауне водных жуков Забайкалья и Прибайкалья // Изв. БГНИИ при ИГУ. — 1958. — Т. 17, вып. 1–4. — С. 167–191.
- Тугарина П.Я.** Хариусы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1981. — 281 с.
- Тугарина П.Я., Козлова Н.И.** Значение бокоплавов (Crustacea Amphipoda) в трофике некоторых лососевидных рыб озера Байкал // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2002. — С. 101–110.
- Успенская А.В.** Цитология миксоспоридий. — Л.: Наука, 1984. — 112 с.
- Успенская А.В.** История изучения жизненного и ядерного циклов миксоспоридий (Мухозоа Grasse, 1970, Мухоспореа Butschli, 1881) // Цитология. — 2008. — Т. 50, № 1. — С. 18–28.
- Хамнуева Т.Р., Пронин Н.М.** Новые виды кинетопластид (Kinetoplastida: Kinetoplastidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — С. 1255–1260.
- Хаусман К., Хюльсман Н., Радек Р.** Протистология. — М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2010. — 495 с.
- Цалолихин С.Я.** Свободноживущие нематоды Байкала. — Новосибирск: Наука, 1980. — 120 с.
- Цветков В.Н.** Два новых вида грегаринов из байкальских Gammaridae // Докл. АН СССР. — 1928. — Т. 3. — С. 47–50.
- Черви, моллюски, членистоногие:** сб. науч. тр. — Новосибирск: Наука, 1989. — 136 с.
- Швецов Ю.Г., Смирнов С.Н., Монахов Г.И.** Млекопитающие бассейна озера Байкал. — Новосибирск: Наука, 1984. — 256 с.
- Широкая А.А.** Байкальские эндемичные моллюски семейства Acroloxidae (Gastropoda: Pulmonata): Морфология, таксономия, распределение и формирование фауны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск: ИСЭ СО РАН, 2005. — 26 с.
- Шульман С.С.** Миксоспоридии фауны СССР. — Л.: Наука, 1966. — 508 с.
- Шульман С.С., Донец З.С., Ковалева А.А.** Класс миксоспоридий мировой фауны. — СПб.: Наука, 1997. — 578 с.
- Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод:** сб. науч. тр. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2002. — 116 с.
- Ancient lakes: biodiversity, ecology and evolution / eds A. Rossiter, H. Kawanabe // Advances in ecological research.** — L.: Academic press, 2000. — Vol. 31. — P. 1–624.
- Chapelle G., Peck L.S.** Polar gigantism dictated by oxygen availability // Nature. — 1999. — Vol. 399. — P. 114–115.
- Friedrich A., Ingolic E., Freitag B. et al.** A myxozoan-like parasite causing xenoma in brain of mole *Talpa europea* L., 1758 (Vertebrata, Mammalia) // Parasitology. — 2000. — Vol. 121. — P. 483–492.
- Hessen E.M., Zamzame M.L.** Myxidium sp.: a possible opportunistic parasite in immunocompromised patients in Ismaila // J. Egypt. Soc. Parasitol. — 2004. — Vol. 34. — P. 925–930.
- Hubendick B.** Studies on Acroloxus (Moll. Basomm.) // Göteborgs Kungliga Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles Handlingar, Sjätte Följden. — 1962. — Ser. B, Bd 9, N 2. — S. 1–68.

- Gajewskaja N.S.** Zur Oekologie, Morphologie und Systematik der Infusorien des Baikalsees. — Stuttgart, 1933. — 298 S. — (Bibliotheca Zoologica; Bd 32).
- Kamaltynov R.M., Chernykh V.J., Slugina Z.V., Karabanov E.B.** The consortium of the sponge *Lubomirskia baikalensis* in Lake Baikal, East Siberia // *Hydrobiologia*. — 1993. — N 271. — P. 179–189.
- Kijashko P.** Check-list for Caspian Sea molluscs // Caspian Sea Biodiversity Project under umbrella of Caspian Sea Environment Program. — 2006. — http://www.zin.ru/projects/caspdiv/caspian_molluscs.html
- Kravtsova L.S.** Chironomid communities in the littoral zone on the western coast of southern Baikal basin (structure, distribution, seasonal dynamics) // *Chironomus Newsletter on Chironomidae research*. — 2007. — N 20. — P. 21–26.
- Kravtsova L.S., Mayer O.V., Shcherbakov D.Yu.** Phylogenetic Relationships of the Baikal Endemic *Paratanytarsus baicalensis* (Tshern.) with Representatives of Genera *Paratanytarsus* Thien. et Bause and *Micropsectra* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // *Moscow Univer. Biol. Sci. Bull.* — 2010. — Vol. 65, N 4. — P. 178–181.
- Lebbad M., Wicox M.** Spores of *Henneguya salmincola* in human stool specimens // *J. Clin. Microbiol.* — 1998. — Vol. 36, N 6. — P. 1820.
- Lipa J.J.** *Pileocephalus astaurovi* sp. n., a gregarine parasite of *Baicalina spinosa* (Mart.) (Trichoptera) from Baikal Lake // *Acta Protozoologica*. — 1967. — Vol. 5, N 6. — P. 89–92.
- Lipa J.J.** Observations on gregarines of Gammaridae (Crustacea) in Baikal Lake // *Acta Protozoologica*. — 1968. — Vol. 5, N 15. — P. 257–266.
- Lowenstine L.J., Rideout B.A., Gadner M. et al.** Myxozoonosis in waterfowl: a new host record? // *Proceeding of the American Society of Zoo Veterinarians*. — 2002. — P. 123–129.
- Macdonald III K.S., Yampolsky L., DuVy J.E.** Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal // *Mol. Phylogenetics and Evolution*. — 2005. — Vol. 35. — P. 323–343.
- Martynov A.V.** Die Trichopteren Sibiriens und der angrenzenden Gebiete. 3. Subf. Apataniinae (Fam. Limnophilidae) // *Ежегод. Зоол. Музея АН.* — 1914. — Т. 19. — С. 1–87.
- Mashiko K., Kamaltynov R.M., Sherbakov D.Yu., Morino H.** Genetic separation of gammarid (*Eulimnogammarus cyaneus*) populations by localized topographic changes in ancient Lake Baikal // *Arch. Hydrobiol.* — 1997. — Vol. 139, N 3. — P. 379–387.
- Mashiko K., Kamaltynov R.M., Morino H., Sherbakov D.Yu.** Genetic differentiation among gammarid (*Eulimnogammarus cyaneus*) populations in Lake Baikal, East Siberia // *Arch. Hydrobiol.* — 2000. — Vol. 148, N 2. — P. 249–261.
- Maximova N.V., Sitnikova T.Ya.** Size, age and sex ratio in *Maackia herderiana* (Gerstfeldt, 1859) (Gastropoda: Caenogastropoda: Baicaliidae) from South Baikal Lake // *Ruthenica*. — 2006. — Vol. 16, N 1–2. — P. 97–104.
- Moncada L.I., Lopez M.C., Murcia M.L. et al.** *Myxobolus* sp. another opportunistic parasite in immunosuppressed patients // *J. Clin. Microbiol.* — 2001. — Vol. 39. — P. 1938–1940.
- Nishino M., Watanabe N.C.** Evolution and endemism in Lake Biwa, with special reference to its gastropod mollusk fauna // *Advances in Ecological Res.* — 2000. — Vol. 31. — P. 151–180.
- Papoucheva E., Proviz V., Lambkin Ch. et al.** Phylogeny of the endemic Baikalian *Sergentia* (Chironomidae, Diptera) // *Molecular Phylogen. and Evolution*. — 2003. — Vol. 29, N 1. — P. 120–125.
- Riedel F., Healy J.M., Roepstorf P., Sitnikova T.** Ecology, shell morphology, anatomy and sperm ultra-structure of the caenogastropod *Pyrgula annulata*, with a discussion of the relationship between the ‘Pyrgulidae’ and Caspian and Baikalian Rissoideans // *Limnologica*. — 2001. — Vol. 31. — P. 289–302.

- Roepstorf P., Sitnikova T.Ya., Timoshkin O.A., Pomazkina G.V.** Observations on stomach contents, food uptake and feeding strategies of endemic Baikalian gastropods // Berliner Paläobiologische Abhandlungen. — 2003. — Vol. 4. — P. 157–181.
- Salemaa H., Kamaltynov R.** Chromosomal relationships of the endemic Amphipoda (Crustacea) in the ancient lakes Ohrid and Baikal // Genetics and evolution of aquatic organisms / ed. A.R. Beaumont. — L.: Chapman & Hall, 1994. — P. 405–414.
- Shirokaya A.A.** Post-Embryonal growth and feeding of Baikal endemic limpets (Gastropoda, Pulmonata, Acroloxidae) // Berliner Paläobiologische Abhandlungen. — 2003. — Vol. 2. — P. 104–105.
- Sitnikova T.** Gastropods of the family Benedictiidae from Lake Baikal // Ruthenica. — 1995. — Vol. 5, N 1. — P. 77–90.
- Sitnikova T., Kiyashko S.I., Maximova N. et al.** Resource partitioning in endemic species of Baikal gastropods indicated by gut contents, stable isotopes and radular morphology // Hydrobiologia. — 2012. — Vol. 682, N 1. — P. 75–90.
- Sitnikova T.Ya., Goulden C.E., Robinson D.** On gastropod mollusks from Lake Hövsgöl / The geology, biodiversity and ecology of Lake Hövsgöl (Mongolia) / eds C.E. Goulden et al. — Leiden: Backhuys Publishers, 2006. — P. 233–252.
- Slugina Z.V.** Endemic Bivalvia in ancient lakes // Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 568. — P. 213–217.
- Sokolov I.** Beiträge zur Kenntnis der Hydrachnidenfauna Sibiriens // Arch. Hydrobiol. — 1930. — Bd 22. — S. 306–350.
- Strong E., Gargominy O., Ponder W.F., Bouchet Ph.** Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater // Hydrobiologia. — 2008. — Vol. 595. — P. 149–166.
- Schmidt G.D.** Development and life cycles // Biology of Acanthocephala. — Cambridge, 1985. — P. 273–306.
- The Gastropods of Lake Tanganyika: Diagnostic Key, Classification and Notes on the fauna /** K. West, E. Michel, J. Todd et al. — Occasional Publications, International Association of Theoretical and Applied Limnology, 2003. — 130 p.
- Timoshkin O.A.** Biodiversity of Baikal fauna: State-of-the-art (preliminary analysis) // New scope on boreal ecosystems in East Siberia: Proc. Internat. Workshop, Kyoto, Japan; 23–25 november 1994. — Novosibirsk: Scient. Publ. Center UIGGM SB RAS, 1997a. — P. 35–76. — (DIWPA; Vol. 2, Ser. 3).
- Timoshkin O.A.** Taxonomic revision of the relict Turbellarian group Prolecithophora Protomonotresidae from Lake Baikal (Plathelminthes): Description of *Porfirievia* n. gen., six new species of the genus and notes on the phylogeny of Baicalarctiinae // New Scope on Boreal Ecosystems in East Siberia: Proc. Intern. Workshop, Kyoto, Japan; 23–25 November 1994 / eds E. Wada et al. — Novosibirsk: Rus. Acad. Sci. Siberian Branch., 1997b. — P. 151–179. (DIWPA; Vol. 2, Ser. 3).
- Zaytseva E.P., Mizandrontsev I.B., Timoshkin O.A.** Postembryonic development and growth dynamics of *Baikalobia guttata* (Gerstfeldt, 1858) (Plathelminthes): First report on the life cycle of endemic Tricladida from Lake Baikal // Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 568 (S). — P. 239–245.
- West K., Michel E., Todd J. et al.** The Gastropods of Lake Tanganyika: Diagnostic Key, Classification and Notes on the fauna. — Occasional Publications, International Association of Theoretical and Applied Limnology, 2003. — 130 p.
- Wilke T.** Does ecology drive the evolution of endemic gastropod species in ancient Lake Ohrid? // The Malacologist: the Bulletin of the Malacological Soc. of London. — 2009. — Vol. 53.
- Wolf K., Markiw M.** Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: New discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts // Science. — 1984. — Vol. 225. — P. 1449–1452.

6.4. ОСНОВНЫЕ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ В ФАУНЕ БАЙКАЛА. РАЗЛИЧИЯ В НАСЕЛЕНИИ ОТКРЫТОГО БАЙКАЛА И ПРИБРЕЖНО-СОРОВОЙ ЗОНЫ. ПРОБЛЕМА НЕСМЕШИВАЕМОСТИ

Всех исследователей Байкала непременно удивляла резкая непохожесть населения этого озера на население окружающих водоемов. Как можно убедиться из приведенного обзора, в Байкале отсутствуют или представлены только в его прибрежно-соровой зоне либо в притоках такие группы организмов, как амебодные протисты, солнечники, планарии сем. Planariidae, личинки мошек, поденок, веснянок, стрекоз, водные жуки; многие широко распространенные виды рыб (карась, лещ, сорога и др.) также «обходят стороной» открытые участки Байкала.

Эксперименты М.Ю. Бекман по искусственному пересаживанию в Байкал широко распространенного в Сибири бокоплава *Gammarus lacustris* закончились тем, что рачки выживали в садках, но переставали размножаться. Недавно было обращено внимание на то, что другой вид этого рода — *Gammarus dabanus* — обильно населяет стекающие со склона хребта Хамар-Дабан холодноводные ручьи, но не встречается в самом Байкале.

Лишь очень немногие байкальские виды способны обитать вне озера. Это касается субэндемиков — видов, расселившихся по Ангаре и Енисею, населяющих подземные воды и холодноводные источники. Особое место занимает бокоплав *Gmelinoides fasciatus* — он способен активно мигрировать вверх по течению рек, образуя особенно плотные популяции в местах частичного охлаждения вод термальных источников.

На явление «несмешиваемости» впервые четко указала И.М. Леванидова [1948] и привела многочисленные ее примеры. В то же время имеется точка зрения, что проблема несмешиваемости надумана, это явление вызвано слишком большими различиями в условиях обитания в Байкале и окружающих водоемах, и при любой имеющейся возможности барьер несмешиваемости «взламывается» [Тимошкин, 2001].

В любом случае огромная самобытность, своеобразие животного и растительного мира Байкала очевидны, в чем могли убедиться читатели. Вопрос о вскрытии причин несмешиваемости представляет отдельную научную проблему. А пока же мы можем констатировать наличие байкальского эндемичного комплекса организмов, не встречающихся нигде, кроме этого озера.

Наука *биогеография* выявляет различия фаун и флор различных регионов нашей планеты. Для суши и водоемов биогеографические классификации по понятным причинам неодинаковы и имеют свою специфику. Точно так же не вполне совпадают подразделения для фауны (зоогеография) и флоры (фитогеография). Наивысшей биогеографической единицей является область; далее в порядке «подчинения» следуют подобласть и провинция. Критерий самостоятельной биогеографической области — наличие эндемичных таксонов ранга семейства. Именно

это мы и наблюдаем в Байкале. В нем имеются эндемичные семейства и подсемейства амфипод, брюхоногих моллюсков, рогатковидных рыб.

Исходя из этого, Л.С. Берг выделил Байкал в особую подобласть обширной Палеарктической области, а позднее Я.И. Старобогатов [1970] — в *Байкальскую зоогеографическую область*. Однако в эту небольшую по площади, но самостоятельную по статусу область все же проникают (а иногда искусственно завозятся) фаунистические элементы из других областей.

Резюмируя изложенные в предыдущих разделах материалы, попытаемся построить *биогеографическую классификацию* водной и амфибиотической фауны Байкальского региона. Трудность классификации заключается в том, что специалисты по разным таксономическим группам неодинаково подходят к анализу ареалов, при этом нередко характеристика географического распространения объединяется с экологической характеристикой (например, в ихтиологии при выделении фаунистических комплексов рыб, см. далее). Излагаемая ниже классификация отдает предпочтение первой из них, хотя полностью отказаться от экологического критерия вряд ли возможно. Так, экстразональность⁴⁸ фаун гидротерм, минеральных озер и источников не позволяет вписать их в общепринятые схемы биогеографического районирования. На данном этапе в Байкальском регионе можно выделить следующие фаунистические комплексы:

— **космополитно-голарктический**. Включает многочисленные виды, широко распространенные либо по всему миру, либо в Голарктике, занимающей значительную часть Северного полушария. Во многих водоемах Байкальской рифтовой зоны он составляет до половины таксономического разнообразия водных животных или даже более. Как правило, по своим экологическим характеристикам это широкоэврибионтные виды;

— **палеарктический**. По числу видов он также массовый, в Байкале преимущественно встречается в прибрежно-соровой зоне. Включает три подкомплекса:

2а — *транспалеарктический*. Объединяет виды, населяющие различные (однако не обязательно все) провинции Палеарктики от Западной Европы до Дальнего Востока;

2б — *западно-палеарктический*. Основной ареал относимых к нему видов находится западнее Байкала. В качестве примеров могут быть названы водные листоеды *Macroplea appendiculata*, *Donacia impressa*, *D. crassipes*, *D. semicuprea*;

2в — *восточно-палеарктический*. Основной ареал видов этого комплекса находится к северо-востоку от Байкала, а его «ядро» — часто на Дальнем Востоке. Он представлен, в частности, водным листоедом *Plateumaris roscida*, ручейниками — *Dicosmoecus obscuripennis*, *Arctopsyche palpata*, *Hagenella sibirica*, *Asynarchus amurensis*, *Rhyacophila lenae*, *Arctopsyche palpata*, *Hydatophylax variabilis*, *Limnephilus sparsus* и др., поденкой *Epeorus maculatus*. По данным Н.А. Рожковой [2009], в фауне ручейников Байкальского региона восточно-палеарктические виды, населяющие чистые и холодные горные водотоки, составляют 34 %;

⁴⁸ Экстразональное расположение — это расположение фрагментов («оазисов») какого-либо природного комплекса в пределах широтно-климатической зоны, которой он не свойствен.

3 — **байкало-сибирский**. Виды этого комплекса холодолюбивы, обычны для Байкала и нередко массово в нем представлены, однако имеют более широкое восточно-сибирское или даже транспалеарктическое распространение. К ним могут быть, в частности, отнесены циклоп *Cyclops kolensis* [Мазепова, 1963, 1995, 2004]; хирономиды *Sergentia flavodentata*, *Diamesa baicalensis*, *Neozavrelia minuta*, *Paratanytarsus baicalensis*. К примеру, считавшиеся эндемиками Байкала личинки хирономид *P. baicalensis* и *N. minuta* найдены в верховьях р. Баргузин и в горных озерах ее бассейна, значительно удаленных от озера. К этому же комплексу относится ряд видов рыб — представителей семейств осетровых, сиговых, хариусовых [Верещагин, 1935]. Обитая в Байкале, виды байкало-сибирского комплекса не связаны своим происхождением с этим озером, а лишь колонизовали его;

4 — **байкальский**. Он достаточно четко делится на два подкомплекса:

4а — *байкальский эндемичный*. Виды этого подкомплекса встречаются только в пределах самого Байкала;

4б — *байкальский субэндемичный*. Постепенно увеличивается количество видов, первоначально описанных из Байкала, но на деле его эндемиками не являющихся. Вне Байкала они имеют ограниченное распространение в Восточной Сибири и занимают места обитания, которые нередко могут быть охарактеризованы как водные рефугиумы. Обитание «байкальских» полихет (*Manayunkia* sp.) в ряде крупных озер северо-востока Байкальской рифтовой зоны известно уже давно. Ряд байкальских элементов фауны обнаружен, начиная с 90-х гг. XX в., в озерах бассейна Витима, прежде всего в оз. Орон: коловратка *Notholca intermedia*, олигохета *Baikalodrilus inflatus*, двустворчатые моллюски *Henslowiana semenkevitschi* и *Euglesa granum* [Биота..., 2006; Кайгородова, Ливенцева, 2006; Шевелева и др., 2007]. В ходе исследований последних лет коловратка *Notholca intermedia* встречена также в озерах Ильчир и Леприндо, а виды *N. grandis* и *N. lamellifera jasnovi* — в озерах Байкальского хребта. Циклоп *Diacyclops galbinus* найден в изолированном от Байкала источнике на мысе Шартла; там же — гарпактицида *Bryocamptus incertus* [Окунева, 2009]. Байкало-ангарская олигохета *Nais baicalensis* выявлена В.П. Семерным в источнике у подножия Олхинского плато. Таким образом, ряд находок сделан в холодноводных источниках, что может быть объяснено сходством условий обитания в родниках с условиями в профундали крупных озер. Отметим, что не всегда возможно четко отнести тот или иной вид к комплексу 3 или 4б. Критерием должно служить происхождение: принадлежит вид к какому-либо «букету» байкальских автохтонов или нет;

5 — **арктический реликтовый**. Из состава этого комплекса крайне интересны недавние находки в источниках гарпактицид *Attheyella nordenskjoldi* [Окунева, 2009] (см. 6.8.2). Вид был найден в ключах как на восточном, так и на западном макросклоне Байкальского хребта (на высоте 500–800 м над Байкалом), в бассейнах рек Олха и Киренга, в высокогорных водоемах хр. Хамар-Дабан до высоты 1458 м над ур. м. (в лужах талой снеговой воды и в холодноводных родниках при 2,6 °С). Рачок распространен в арктической зоне Европы и Азии вплоть до

Берингова пролива, но прежде не был отмечен южнее Карелии. Из гарпактицид в родниках и озерах Байкальского хребта обнаружен также вид *Canthocamptus glacialis*, обитающий в тундровых водоемах по побережью Северного Ледовитого океана. Также в родниках с экстремально низкой летней температурой (2–4 °С) обитают личинки арктоальпийского ручейника *Archithremma ulachensis* и кренофильная остракода *Eucypris pigra* [Биота..., 2009]. Некоторые другие виды арктоальпийских реликтов из числа пиявок, копепод и рыб упомянуты выше;

6 — **термофильный гидротермальный**. Этот комплекс подразделен на два подкомплекса:

6а — *реликтовый субтропический*. К нему относятся стрекоза *Orthetrum albistylum*, всесветно распространенная в тропиках и субтропиках (см. 6.8.2); водный клещ *Thermacarus thermobius*, описанный из Хакусского термального источника и, помимо него, найденный только в индийском штате Кашмир. Вид *O. albistylum* в стадии имаго или личинки обнаружен в нескольких средне- и высокотемпературных гидротермах БРЗ: в источниках Горячинский, Золотой Ключ, Гаргинский, Большереченский (Баргузинский заповедник), Сосновский (там же), Хакусский, Верхняя Заимка, Киронский, Дзелиндинский, Ирканинский [Гусев, 1973; Уникальные объекты..., 1990; Тахтеев и др., 2000, 2006; Плешанов и др., 2002].

6б — *эндемичный гидротермальный*. В настоящее время к нему можно отнести лишь два вида моллюсков из нескольких наземных термальных источников — *Lymnaea thermobaicalica* и не описанный на данный момент *Gyraulus* sp. n. [Тахтеев, Ситникова, 2006]. Однако можно ожидать, что ими число небайкальских эндемиков в регионе не ограничится;

7 — **галофильный реликтовый**. Точно указать его географическую «родину» невозможно; часть его представителей обитает в морях, которые районированы независимо от континентальных водоемов. Он делится на два подкомплекса:

7а — *континентального генезиса*. Объединяет первые две группы галофильных реликтов из перечисленных при классификации рефугиумов (см. 6.8.2). Возможно, ведет свое начало из засушливых регионов Центральной Азии и Южной Европы, в которых распространены засоленные водоемы (бассейны Аральского, Каспийского, Черного и Средиземного морей);

7б — *морского генезиса*. Исходя из встречаемости его элементов (фораминифера *Trochammina bati*, водоросль *Percursaria percursa*) в северной части Прибайкалья, прежде всего в Предбайкальской впадине, мы допускаем его проникновение в регион в периоды максимальных трансгрессий Северного Ледовитого океана в течение кайнозоя;

8 — **адвентивный**. Объединяет виды, вселившиеся в регион из других зоогеографических областей при участии человека. На данный момент может быть разделен на два подкомплекса:

8а — *китайский равнинный*. Происходит из Сино-Индийской зоогеографической области, в Байкальском регионе немногочислен. Он пред-

ставлен планомерно и произвольно акклиматизированными рыбами: амурским сазаном — *Cyprinus rubrofuscus*, амурским сомом — *Silurus asotus*, ротаном-головешкой — *Perccottus glenii* и в общей сложности 11 видами их аборигенных паразитов, завезенными из бассейна Амура [Русинек, 2007]. Ротан, нанесший огромный вред рыбному хозяйству региона, помимо прогреваемых мелководий прибрежно-соровой зоны Байкала, регулярно встречается в озерах и протоках дельты Селенги, обнаружен в реках Турка и Верхняя Ангара [Болонев и др., 2002; Рыбы..., 2007];

86 — *предположительно неотропического происхождения*. К таким экзотическим находкам в гидрофауне Прибайкалья можно отнести пресноводную медузу *Craspedacusta sowerbii*, отмеченную в конце необычно теплого лета 2007 г. в Шелеховском районе Иркутской обл. вблизи пос. Смоленщина, в искусственном озере на месте выработанного песчаного карьера (определение И.В. Арова). Вид явно был случайно интродуцирован человеком. В более холодные годы он, очевидно, существует лишь в полипоидной стадии.

У специалистов-ихтиологов существует еще одна, довольно устоявшаяся классификация рыб по фаунистическим комплексам, разработанная Г.В. Никольским. Она как бы объединяет географический регион происхождения вида с его экологической характеристикой.

В настоящее время считается общепризнанным, что анализ любой фауны, слагающейся из различных по происхождению и экологическим потребностям групп, необходимо начинать с выявления этих групп или элементов, фаунистических комплексов, которые являются единицами зоогеографического анализа [Штегман, 1938]. Основным признаком фаунистического комплекса является общность исторической судьбы, которая, по Г.В. Никольскому, предполагает и сходные требования к экологическим условиям. Часто установить происхождение видов довольно сложно и распределение их по фаунистическим комплексам проводится на основании взаимоотношений с окружающей средой. Действительно, в большинстве случаев (но не всегда) виды, принадлежащие к одному фаунистическому комплексу, имеют общее происхождение. Но общие экологические особенности отдельных видов не всегда являются показателями общности их исторического прошлого. Фаунистический комплекс формируется из видов, возникших в определенные сроки в данных условиях обитания, а также из видов, представляющих остатки более древнего комплекса (или комплексов), претерпевших изменения в новых условиях.

О.Н. Пугачев [1999] дает следующее определение фаунистического комплекса: это группа видов, связанных общностью исторической судьбы и (или) длительным существованием в одной географической зоне и поэтому обладающих сходными экологическими потребностями. В этой трактовке фаунистический комплекс представляет собой совокупность фаунистических элементов, ранее составлявших другие фаунистические комплексы, а также видов, появление которых связано с определенной физико-географической зоной.

В настоящее время фауна рыб оз. Байкал представлена пятью фаунистическими комплексами: бореальным равнинным, бореальным предгорным, арктическим пресноводным, байкальским и сино-индийским равнинным.

Бореальный равнинный фаунистический комплекс (окунь, щука, озерный голянь, осетр, плотва, елец, язь, карась, восточный лещ) сложился в условиях резких сезонных изменений климата и содержит в настоящее время небольшое число видов рыб, связанных в своем становлении с водоемами в равнинных участках Палеарктики. Их ареалы большей частью занимают огромные территории. Этот комплекс первоначально сформировался в Азии, затем распространился в Европу, в бассейны китайских рек и отчасти в Северную Америку. Во время четвертичного похолодания в некоторых регионах, особенно в Сибири, произошло обеднение видового состава комплекса, вследствие чего некоторые его представители встречаются только в Южной и Центральной Европе или получили амфибореальное распространение⁴⁹.

Бореальный предгорный фаунистический комплекс (ленок, таймень, хариус, речной голянь) возник, скорее всего, в неогене. Его становление связано с интенсивными горообразовательными процессами, происходящими на обширных территориях юга Евразии [Яковлев, 1964]. Реки прокладывали свои русла в горах. Эти участки имели быстрое течение, вода отличалась повышенным содержанием кислорода и невысокими температурами. Такая экологическая ниша не могла быть занята теплолюбивыми обитателями равнинных участков рек и поэтому сформировался новый фаунистический комплекс, представители которого отличались холодолюбивостью, окси- и реофильностью. Предгорная экологическая ниша в водоемах характеризуется почти полным отсутствием растительности и обедненным зоопланктоном; здесь отсутствуют планктофаги. Наибольшую роль в питании рыб играет бентос, состоящий из эпифауны; полностью отсутствуют роющие бентофаги. Большую роль в питании рыб этого комплекса играет наземная фауна (воздушные насекомые). Хищников мало, все они, кроме тайменя, лишь частично питаются рыбой.

Арктический пресноводный фаунистический комплекс (омуль, сиг, налим) сравнительно молодой, его становление происходило уже в четвертичный период. По мнению В.Н. Яковлева [1961, 1964], этот комплекс произошел от бореального предгорного и от морских вселенцев. В ряде случаев довольно сложно разделить представителей этих двух комплексов. Более холодолюбивые представители бореально-предгорного комплекса могут жить в условиях Арктики, а более реофильные арктические виды способны существовать в предгорьях. Это связано с тем, что, во-первых, во время похолоданий и оледенений ареалы этих комплексов смыкались, а, во-вторых, с генетической бли-

⁴⁹ Амфибореальное распространение организмов — разъединенное (разорванное) распространение некоторых видов, реже близких родов животных, встречающихся в умеренном поясе (Бореальная область) и на окраине Арктической области Атлантического и Тихого океанов. В морях, омывающих Северную Азию и север Северной Америки, как и в тропических и теплых, эти виды отсутствуют. Термин предложен Л.С. Бергом в 1934 г.

зостью этих комплексов. Представители арктического пресноводного комплекса отличаются холодолюбивостью, оксифильностью. Последняя особенность, а также меньшая реофильность отличают арктический пресноводный комплекс от бореального предгорного. Среди рыб преобладают бентофаги, питающиеся инфауной. Имеется значительное количество планктофагов и хищников.

Байкальский фаунистический комплекс (рогатковидные рыбы). Впадина Байкала рассматривается как центральное звено Байкальской рифтовой зоны, возникшей и развивавшейся одновременно с мировой рифтовой системой [Флоренсов, 1978]. Байкал возник в кайнозойскую эру, которая началась 65–70 млн л. н. и длится по настоящее время [Ушаков, Ясаманов, 1984; Кайнозой, 2001].

На границе эоцена-олигоцена на месте современной Южной котловины Байкала существовали отдельные озера с глубинами 100 м и более. Начало формирования глубоководных впадин и подъем горных хребтов относится приблизительно к олигоцену–миоцену. В плейстоцене осуществилось становление Байкала как единого водоема с его современными глубинами. Формирование глубинных зон в Байкале привело к появлению новых ниш для гидробионтов [Сиделева, 1982; Sideleva, 2001].

Байкальский фаунистический комплекс рыб начал формироваться в Байкале с появлением в нем предков современных рогатковидных рыб. Возможно, это происходило в плиоцене, когда существовала реальная возможность для проникновения этой группы рыб из р. Лена через р. пра-Манзурка. Большинство рыб байкальского фаунистического комплекса являются эндемиками; они приспособлены к обитанию в холодных водах Байкала (стенотермные) и требовательны к кислороду (оксифильные). Среди рыб этого комплекса отмечены бенто- и планктофаги, периодически многие из них питаются молодью, в том числе и собственной. Нерест большинства видов приходится на холодное время года [Талиев, 1955; Зубина, 1995; Богданов, 2000; Sideleva, 2001]. Учитывая биологические особенности современных байкальских рогатковидных рыб, можно предположить, что ранее они входили в состав бореального предгорного фаунистического комплекса, согласно классификации Г.В. Никольского [1953]. Вероятно, что обитание предков современных рогатковидных рыб в реках способствовало их расселению по перехватам русел в результате перестройки речной сети.

Сино-индийский равнинный фаунистический комплекс (амурский сом, сазан, ротан-головешка). Представители этого фаунистического комплекса появились в Байкале благодаря хозяйственной деятельности человека. В течение последних 70 лет в Байкале было акклиматизировано 3 вида рыб, которые были завезены сюда из бассейна р. Амур. Формирование этого комплекса связано с теплыми равнинными водоемами Китая и Индии, фауна которых испытывала взаимное влияние в процессе эволюции Сино-Индийской зоогеографической области.

Поскольку эти рыбы достаточно хорошо освоились в Байкале, в новых условиях обитания, всестороннее изучение их необходимо в связи с тем, что отсутствие конкуренции со стороны местных видов рыб может привести к широкому распространению в бассейне озера не только самих интродуцентов, но и их паразитов. Изучение этих вопросов позволит оценить складывающуюся ситуацию и, возможно, прогнозировать направленность процессов, которые будут происходить с ихтиофауной и паразитофауной оз. Байкал.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Богданов Б.Э.** Экология реофильных видов подкаменщиков (Cottidae) в водоемах байкальской рифтовой зоны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 2000. — 18 с.
- Болонев Е.М., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н.** Ротан — амурский «завоеватель» в Байкальском регионе. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2002. — 44 с.
- Верещагин Г.Ю.** Два типа биологических комплексов Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1935. — Т. 6. — С. 199–212.
- Гусев А.В.** Моногеней пресноводных рыб Индии и анализ мировой фауны группы: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1973. — 31 с.
- Зубина Л.В.** Особенности оогенеза и полового цикла экологически различных видов байкальских коттоидных рыб (Cottidae, Abyssocottidae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб., 1995. — 16 с.
- Кайнозой** Байкальской рифтовой впадины. Строение и геологическая история / В.Д. Мац, Г.Ф. Уфимцев, М.М. Мандельбаум и др. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «ГЕО», 2001. — 249 с.
- Мазепова Г.Ф.** Биология *Cyclops kolensis* Lill. в озере Байкал // Тр. Лимнол. ин-та АН СССР. — 1963. — Т. 1 (21), ч. 2. — С. 49–130.
- Мазепова Г.Ф.** Отряд Copepoda — веслоногие, подотряд Cyclopoida // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала. — Новосибирск: Наука, 1995. — С. 406–430.
- Мазепова Г.Ф.** Об эндемичных и палеарктических элементах в фауне озера Байкал // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкала, кн. 2. — С. 1501–1524.
- Никольский Г.В.** О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М.: Л., 1953.
- Плешанов А.С., Плешанова Г.И., Шаманова С.И.** Ландшафтно-климатические закономерности пространственного размещения рефугиев в Байкальском регионе // Сиб. экол. журн. — 2002. — № 5. — С. 603–610.
- Пугачев О.Н.** Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 1999. — 50 с.
- Рожкова Н.А.** Итоги изучения фауны ручейников (Insecta, Trichoptera) малых водотоков Байкальской рифтовой зоны // Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2009. — С. 147–154.
- Русинек О.Т.** Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). — М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2007. — 571 с.
- Рыбы озера Байкал и его бассейна** / Н.М. Пронин, А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок и др. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2007. — 284 с.
- Старобогатов Я.И.** Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1970. — 372 с.

- Талиев Д.Н. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955.
- Тахтеев В.В., Ижболдина Л.А., Помазкова Г.И. и др. Биота некоторых термальных источников Прибайкалья и связанных с ними водоемов // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. — С. 55–100.
- Тахтеев В.В., Ситникова Т.Я. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) термоминеральных источников и сопутствующих водоемов // Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1989. — С. 131–140.
- Тахтеев В.В., Судакова Е.А., Егорова И.Н. и др. К характеристике водных и наземных биоценозов в местах выходов термальных источников в Восточном Прибайкалье // Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2006.
- Тимошкин О.А. Озеро Байкал: разнообразие фауны, проблемы ее несмешиваемости и происхождения, экология и «экзотические» сообщества // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 16–73.
- Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала / А.С. Плешанов, Л.В. Бардунов, Т.В. Макрый и др. — Новосибирск: Наука, 1990. — 224 с.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли. — М.: Мысль, 1984. — 206 с.
- Флоренсов Н.А. История озера // Проблемы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1978.
- Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — Т. 1, вып. 2. — С. 1–156.
- Яковлев В.Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиол. — 1961. — Т. 1, вып. 2. — С. 209–220.
- Яковлев В.Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиол. — 1964. — Т. 4, вып. 1 (30). — С. 10–32.
- Sideleva V.G. List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of Cottoid fishes // Proceeding of the Zoological Institute. — SPb., 2001. — P. 45–80.

6.5. СООБЩЕСТВА ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА, ИХ СУТОЧНАЯ, СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА

6.5.1. СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОНА

Экосистема Байкала сходна с океанскими системами, кроме прочего, и тем, что основной кругооборот вещества и поток энергии проходят в толще вод, а также относительной простотой и невысоким биоразнообразием пелагического сообщества по сравнению с богатейшим, разнообразным и уникальным сообществом бентоса. Общее число видов, обитающих в пелагической части озера, сравнительно невелико, что компенсируется их высокими биомассами и значительностью геохимической роли в трансформации энергии и потоках вещества.

Исследования планктонного сообщества Байкала начались в конце XIX в. [Gutwinsky, 1890; Wislouch, 1924], с 1920-х гг. они приняли систематический характер [Яснитский, 1923, 1930, 1934], в 1940-е и 1950-е гг. широко развернулись [Кожов, 1947, 1950, 1955; Кожова, 1953, 1959а–в; Вилисова, 1954, 1959; Антипова, Кожов, 1953; Антипова, 1963а–в; Яснитский, 1957], к 1960-м гг. их главные результаты были сведены в систему [Кожов, 1962; Kozhov, 1955, 1963, 1972].

Изучение планктона приобретало все больший размах, выходили сборники трудов [Изменчивость..., 1982; Состояние..., 1982; Геологические и экологические прогнозы, 1984; Долгосрочное прогнозирование..., 1985; Приемы..., 1988; Мониторинг..., 1992; Оценка..., 1993, 1994; Методология..., 1998; Кожова, Загоренко, 1982; Проблемы..., 1995, 1998], капитальные сводки и обобщающие работы как по планктону в целом [Проблемы..., 1978, 1998; Путь..., 1987; Кожова, Бейм, 1993; Атлас..., 1995; Lake Baikal..., 1998], так и по отдельным его компонентам [Афанасьева, 1977; Мазепова, 1978; Поповская, 1987; Максимова, Максимов, 1989; Аннотированный список..., 2001; Поповская и др., 2002]. Тем не менее очень многие механизмы функционирования планктона вообще и байкальского в частности остаются загадкой и в настоящее время.

Экосистема пелагиали, как и всякая полноценная экосистема, сложена из продуцентов, редуцентов и консументов⁵⁰, образующих сообщества соответственно фитопланктона, бактериопланктона, зоопланктона и нектона. Планктон⁵¹ составляют организмы слишком мелкие, чтобы иметь возможность противостоять силам движения воды и контролировать свое положение в воде. Они парят в толще воды и переносятся ею. Растительные организмы планктона составляют фитопланктон — это главным образом одноклеточные (хотя могут быть и колониальные) микроскопические водоросли. Животные, представленные в планктоне, — зоопланктон. В эту группу входит множество простейших, коловраток, ракообразных. Кроме того, в планктоне присутствуют и бактерии, составляющие бактериопланктон:

Классификация организмов байкальского планктона по размерам

Размер	Организм
До 5 мкм	Пикопланктон (бактерии, синезеленые водоросли)
От 5 до 50 мкм	Нанопланктон (фитопланктон)
От 50 мкм до 1 мм	Микропланктон (фитопланктон, зоопланктон: простейшие, коловратки и т.п.)
От 1 до 5 мм	Мезопланктон (клароцеры, копеподы)
От 5 до 15 мм	Макропланктон (макрогектопус)

Активные пловцы, такие как рыбы, составляют нектон⁵².

6.5.1.1. Фитопланктон

Фитопланктон Байкала насчитывает более 100 видов водорослей. В разные сезоны года одновременно обычно присутствуют 10–12 видов, доминируют 2–3 вида (см. 6.2.1).

⁵⁰ Продуценты — организмы, производящие органическое вещество из неорганического, используя при этом энергию солнечного света (фототрофы) или химическую (хемотрофы); консументы — организмы, использующие для поддержания жизнедеятельности энергию, заключенную в готовых органических веществах, производимых продуцентами; редуценты — организмы, живущие за счет мертвого органического вещества продуцентов и консументов и минерализующие его до простых неорганических веществ, затем использующихся продуцентами для воспроизводства живого органического вещества.

⁵¹ От греч. *планктос* — парящий.

⁵² От греч. *нектос* — плавающий.

Пространственное распределение фитопланктона

По вертикали фитопланктон распределяется по четырем зонам:

1. Верхняя, трофогенная, зона интенсивного фотосинтеза (практически совпадает с фотической), где круглый год находится и функционирует большая часть фитопланктона. Нижняя граница этой зоны во время стратификации⁵³ «плавает» в пределах 25–50 м, а во время гомотермии⁵⁴ может достигать (если судить по вегетативному размножению водорослей) до 100 м. Эта зона освещена, и в ней отмечаются сезонные изменения температур.

2. Средняя, или промежуточная, зона, в которой, как правило, планктон практически не встречается, за исключением мелководий. Ее нижняя граница проходит на глубине около 250 м. Температура в этой зоне подвержена изменениям, хотя и не таким заметным, как в трофогенной зоне.

3. Глубоководная зона — водные массы на глубине более 250–300 м. В эту зону никогда не попадает свет, и температура здесь практически никогда не изменяется. Фитопланктон также встречается только случайно.

4. Придонная зона, в которой иногда отмечаются скопления живого планктона зимой и ранней весной.

При характеристике отдельных видов фитопланктона мы говорили, что они развиваются в летний или подледный период. Это связано с тем, что эволюционно-исторически и эколого-генетически фитопланктон, как и остальная биота озера, состоит из двух видовых комплексов — байкальского и общесибирского. Они разнесены в озере и пространственно, и по сезонам массового развития. В литоральной зоне озера развиваются распространенные не только в Евразии, но и по всей Палеарктике, помимо Байкала, водоросли *общесибирского комплекса* — *Synedra ulna*, *Synedra acus*, *Dinobryon cylindricum*, *Nitzschia acicularis*, *Asterionella formosa*, *Fragillaria crotonensis*, *Ceratium hirundinella*. Водоросли *байкальского комплекса*, напротив, приурочены к открытой глубоководной части озера. Это *Cyclotella baicalensis*, *Cyclotella minuta*, *Aulacoseira skvortzowii*, *Aulacoseira baicalensis*, *Stephanodiscus meyerii*, *Gymnodinium baicalense*, *Peridinium baicalense*.

Несмотря на то что фитопланктон литоральной зоны состоит главным образом из представителей общесибирского комплекса, в холодное время года и здесь отмечаются байкальские виды, такие как *Aulacoseira baicalensis*, *Cyclotella baicalensis*, *Aulacoseira skvortzowii*, *Stephanodiscus meyerii*. С летним прогреванием вод прибрежной зоны эти виды уступают место более космополитным формам. То же самое можно сказать и о районах впадения таких больших рек, как Селенга, Верхняя Ангара, Баргузин и Турка [Lake Baikal..., 1998; Sorokovikova et al., 2006; Genkal, Porovskaya, 2008]. В летнее время там массово развиваются синезеленые водоросли — *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gloeotrichia echinulata*, наряду с видами родов *Pediastrum*, *Asterionella*, *Dinobryon*, *Volvox*, *Eudorina*. Речные воды обо-

⁵³ Температурная стратификация (от лат. *strata* — слой) может быть *прямой* — температура воды от дна водоема к поверхности повышается, или *обратной* — температура воды от дна к поверхности снижается.

⁵⁴ Гомотермия — уравнивание температур верхних и нижних слоев озера, при котором становится возможным перемешивание всей водной толщи.

гащают байкальские биогенными элементами, поэтому в приустьевых зонах наблюдается интенсивное летнее развитие фитопланктона.

В планктоне больших заливов наблюдаются те же закономерности. Ранней весной по видовому составу он близок планктону открытого Байкала и в нем часто доминируют *Aulacoseira baicalensis*, *Aulacoseira skvortzowii*, *Stephanodiscus meyerii*, *Cyclotella baicalensis*, уступая видам общесибирского комплекса в летний период. Надо отметить, что в центральных частях наибольших заливов — Баргузинского и Чивыркуйского — *Stephanodiscus meyerii* доминирует почти всегда [Lake Baikal..., 1998].

Фитопланктон открытых частей Малого Моря представлен также главным образом байкальскими формами — *Stephanodiscus meyerii*, *Aulacoseira baicalensis*, *A. skvortzowii*, *Cyclotella baicalensis*, *C. minuta*, *Asterionella formosa*, но многочисленны и *Anabaena flos-aquae*, *Gloeotrichia* sp. В Малом Море иногда отмечается необычно раннее развитие фитопланктона подо льдом.

Сезонная динамика

Байкальские и общесибирские комплексы видов водорослей служат основой и подледного, и летнего соответственно комплексов фитопланктона. Роль разных видов водорослей (и комплексов видов) в фитопланктоне Байкала существенно меняется в ходе смены сезонов. *Aulacoseira baicalensis*, *A. skvortzowii*, *Cyclotella baicalensis*, *Stephanodiscus meyerii*, *Synedra ulna* и *S. acus*, *Gymnodinium baicalense*, *Gyrodinium helveticum* var. *coeruleum*, *Peridinium baicalense*, *Dinobryon cylindricum* — основа **подледного комплекса**, а *Monoraphidium pseudomirabile*, *Chrysochromulina parva*, *Rhodomonas pusilla*, *Dinobryon sociale*, *Cyclotella minuta*, *Asterionella formosa* и *Synechocystis limnetica* составляют **летний комплекс** и массово развиваются в летний период.

Сезонные явления в фитопланктоне озера впервые описаны А.П. Скабичевским [1929] и В.Н. Яснитским [1930], детально изучены М.М. Кожовым [1955]. Ход сезонного изменения общей биомассы фитопланктона отражается таким показателем, как содержание хлорофилла «а» (рис. 6.223).

Биологическая весна на Байкале начинается рано. Нередко уже в январе — феврале под только что сформировавшимся льдом можно встретить вегетативно размножающиеся клетки и колонии *Aulacoseira baicalensis*, *A. skvortzowii*, *Cyclotella baicalensis* и *Synedra ulna*. В последние годы появились работы, в которых отмечено, что наличие льда — необходимый фактор для массового развития крупных диатомей с нитчатыми колониями под его поверхностью [Granin et al., 2000; Semovski et al., 2000; Bondarenko et al., 2008; Jewson et al., 2008]. В марте численность водорослей существенно возрастает, появляются и начинают интенсивно размножаться перидинеи, в частности виды рода *Gymnodinium*. В апреле отмечается уже настоящая вспышка «цветения» фитопланктона подо льдом — прозрачность падает до 5–8 м, массовое развитие водорослей отмечается на глубинах до 30–40 м. В это время отмечаются высокие значения численности *Synedra acus*, *Peridinium baicalense*, *Dinobryon cylindricum*,

6.5. Сообщества пелагиали озера, их суточная, сезонная и межгодовая динамика

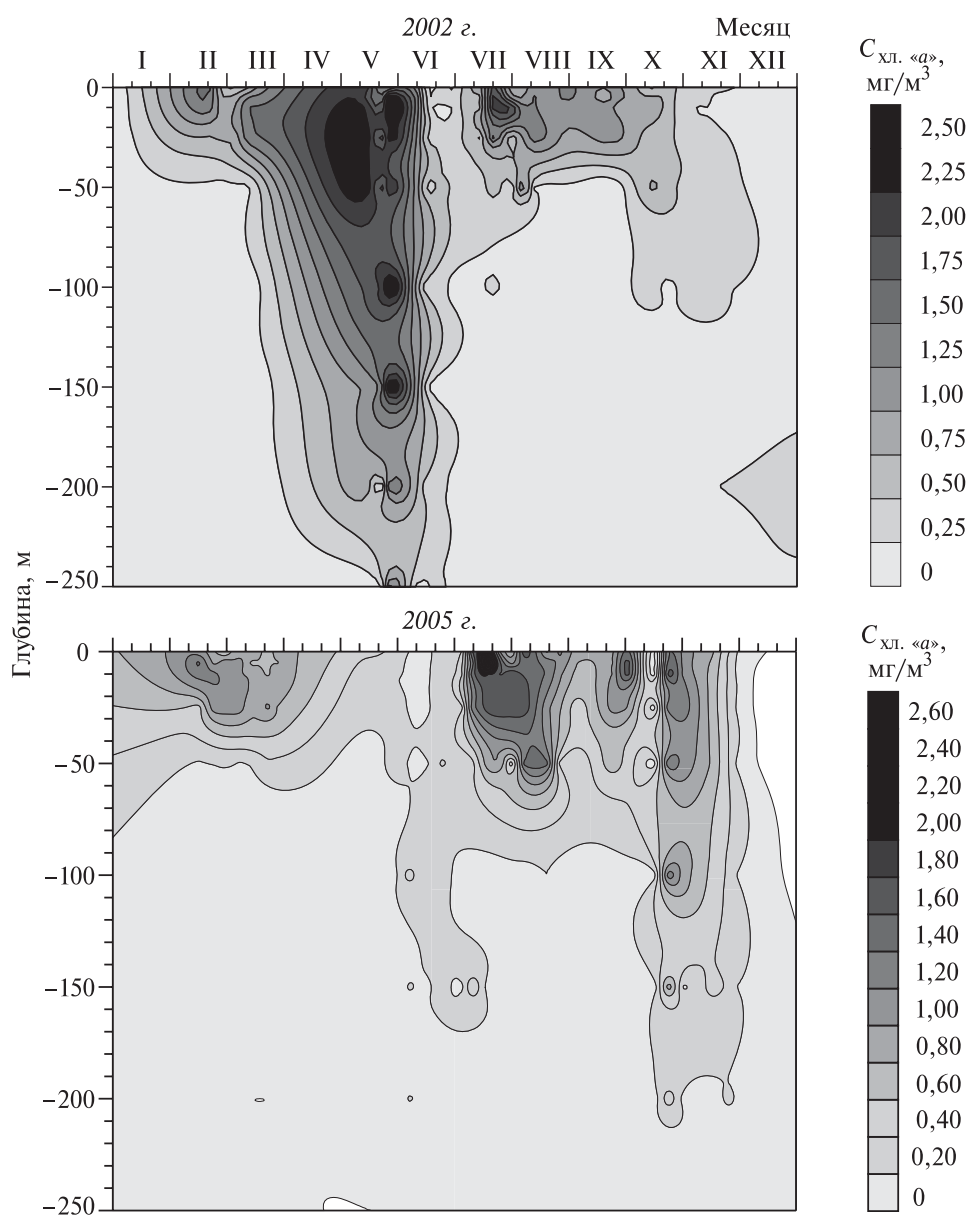


Рис. 6.223. Сезонная и вертикальная динамика хлорофилла «а» в Южном Байкале.

Stephanodiscus meyeri, а в 1970–1990 гг. — еще и *Nitzschia acicularis* [Кожова, Загоренко, 1982; Поповская и др., 1997], концентрации хлорофилла «а».

Поздняя весна на Байкале продолжается от вскрытия озера ото льда до конца июня. Биомасса и разнообразие фитопланктона в это время резко сни-

жаются. Еще отмечающиеся в верхнем слое воды диатомеи *Aulacoseira baicalensis*, *A. skvortzowii*, *Cyclotella baicalensis*, *Synedra acus* и *S. ulna* опускаются в нижние слои. Встречаются в небольших количествах *Stephanodiscus meyerii*, *Cyclotella minuta*, *Dinobryon cylindricum*. Наступление раннего лета (июль — I декада августа) начинается с появления и роста численности таких теплолюбивых общесибирских форм в фитопланктоне, как *Monoraphidium pseudomirabile*, *Chrysochromulina parva*, *Rhodomonas pusilla*, *Dinobryon sociale*.

Во время позднего лета отмечается второй пик массового развития фитопланктона, в ходе которого доминируют, как правило, *Cyclotella minuta*, *Asterionella formosa*, *Monoraphidium pseudomirabile*, *Chrysochromulina parva*, *Rhodomonas pusilla*, *Synechocystis limnetica*.

Осенью (октябрь — ноябрь) фитопланктон крайне скуден, отмечаются небольшие концентрации доминирующих форм. Еще беднее он биологической зимой (декабрь — январь).

Межгодовая динамика фитопланктона озера Байкал

Циклические процессы. Чрезвычайно высокий уровень межгодовой изменчивости биомассы всех байкальских водорослей, в частности весеннего фитопланктонного комплекса, особенно диатомовых *Aulacoseira baicalensis*, *A. skvortzowii*, *Stephanodiscus meyerii*, отмечен исследователями Байкала уже более полувека тому назад (рис. 6.224). С начала регулярных круглогодичных наблюдений высокоурожайные годы отмечались в 1943, 1946, 1950, 1953, 1957, 1960 гг. Поскольку в те годы *Aulacoseira baicalensis* и *A. skvortzowii* относились к роду *Melosira* (*M. baicalensis* и *M. islandica*) годы их интенсивного подледного развития стали называть мелозирными, или урожайными. В такие годы средневзвешенная биомасса диатомей достигает 4–6 г/м² в марте — апреле в трофогенном слое (0–25 м). В неурожайные по мелозире годы максимальная биомасса не превышает десятых долей грамма на 1 м³. В такие годы в фитопланктоне, как правило, доминируют *Cyclotella baicalensis*, *Synedra* или *Gymnodinium*. Последние, в частности *Gymnodinium baicalense*, иногда в немелозирные годы развиваются так интенсивно, что их биомасса может достигать до 0,5–1,0 г/м³ для слоя 0–50 м и даже быть больше для слоя 0–10 м.

В мелозирные годы *Aulacoseira baicalensis* интенсивно развивается в Южном и Среднем Байкале. В немелозирные годы водоросль либо вовсе не отмечается в планктоне, либо встречается в очень низких концентрациях во всех котловинах, уступая доминантную роль таким видам, как *Cyclotella baicalensis*, *Synedra* sp., *Gymnodinium baicalense*.

Циклические межгодовые колебания численности фитопланктона с большой амплитудой, отмеченные в 1950-е гг. для видов рода *Aulacoseira* (*Melosira*), оказались свойственны и другим пелагическим водорослям озера: *Cyclotella baicalensis*, *C. minuta*, *Synedra acus*, *Nitzschia acicularis*, *Gymnodinium baicalense*, *Dinobryon cylindricum* (рис. 6.225, 6.226). Следует отметить, что биомассы водорослей, принадлежащих к летнему комплексу, также подвержены сильной изменчивости (рис. 6.227–6.229).

6.5. Сообщества пелагиали озера, их суточная, сезонная и межгодовая динамика

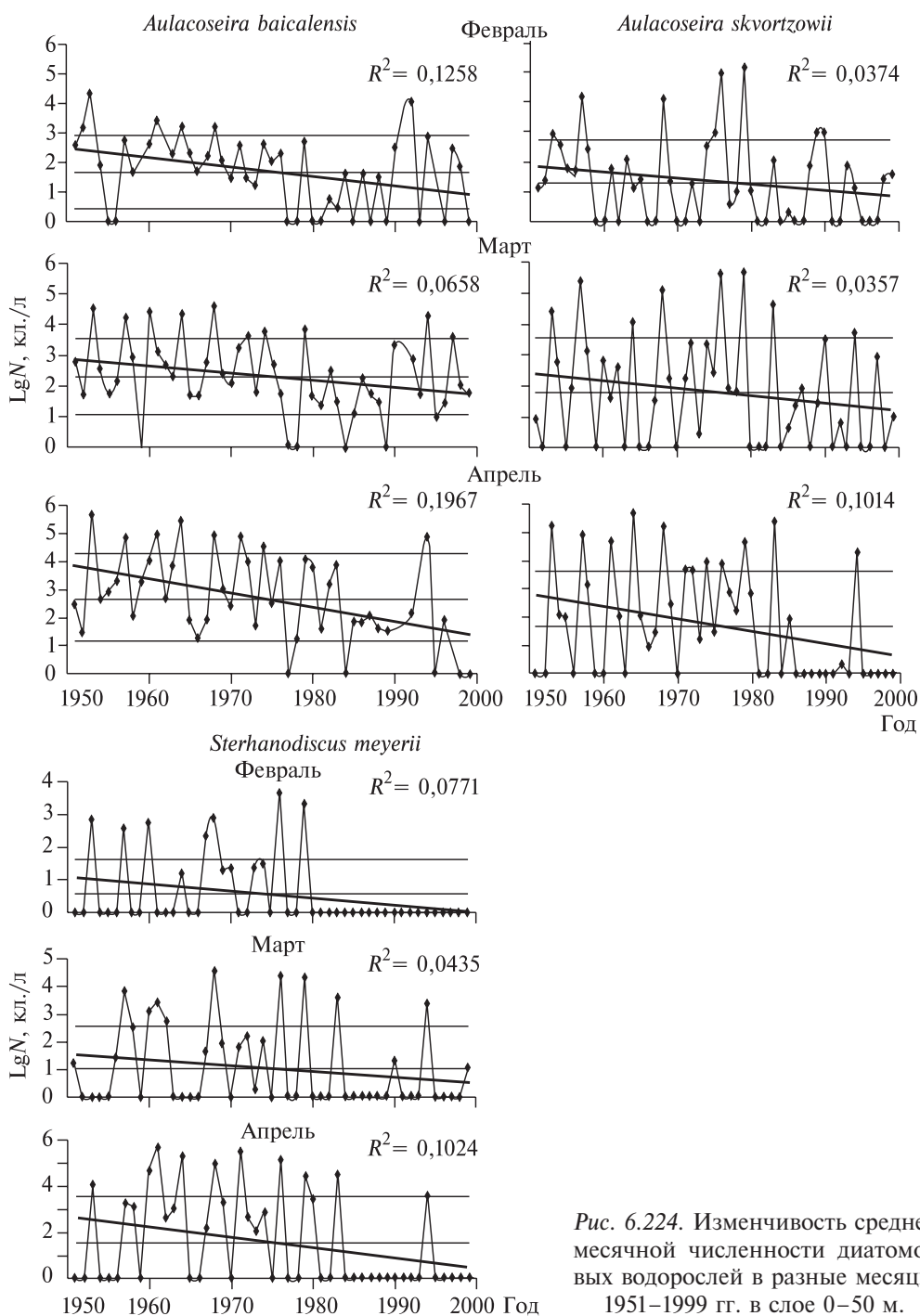


Рис. 6.224. Изменчивость средне-месячной численности диатомовых водорослей в разные месяцы 1951–1999 гг. в слое 0–50 м.

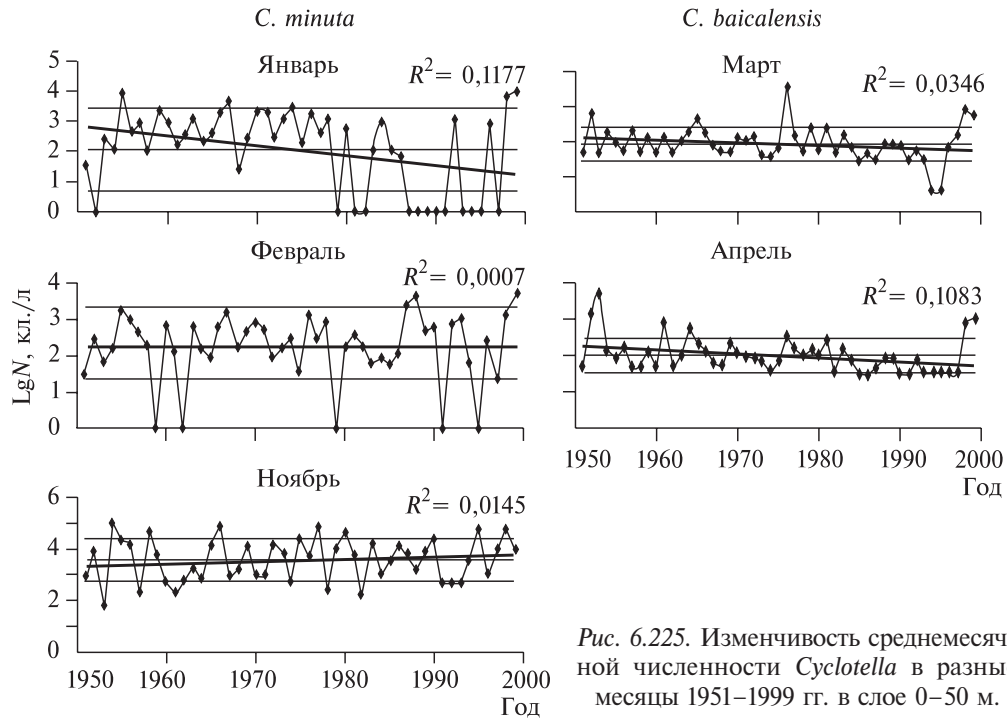


Рис. 6.225. Изменчивость среднемесячной численности *Cyclotella* в разные месяцы 1951–1999 гг. в слое 0–50 м.

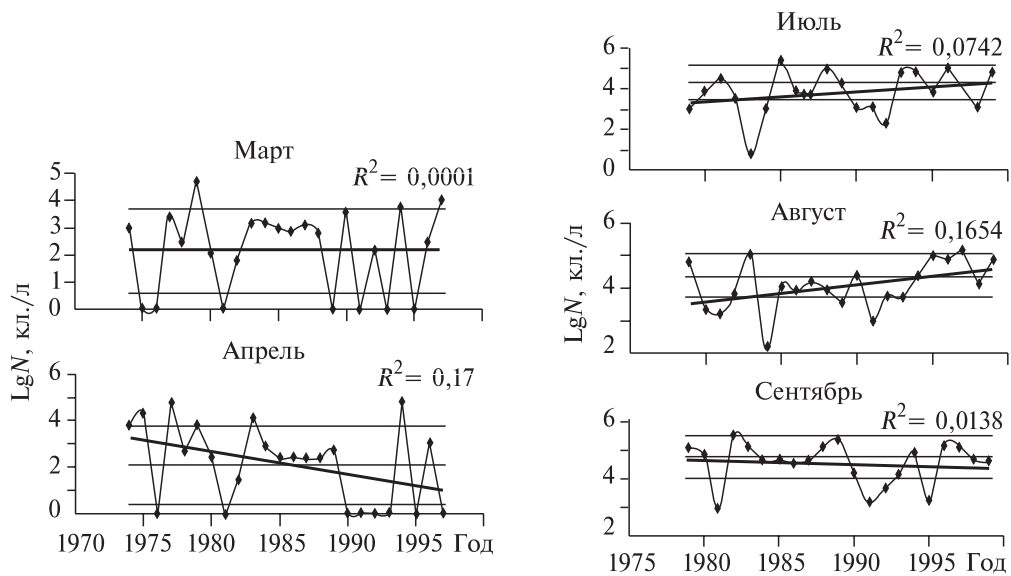


Рис. 6.226. Изменчивость среднемесячной численности *Gymnodinium baicalense* в разные месяцы 1974–1997 гг. в слое 0–50 м.

Рис. 6.227. Изменчивость среднемесячной численности *Chrysochromulina parva* в разные месяцы 1979–1999 гг. в слое 0–50 м.

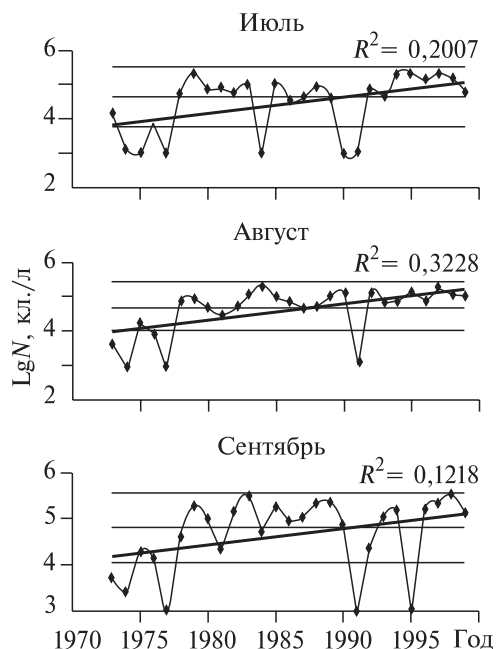


Рис. 6.228. Изменчивость среднемесячной численности *Rhodomonas pusilla* в разные месяцы 1973–1999 гг. в слое 0–50 м.

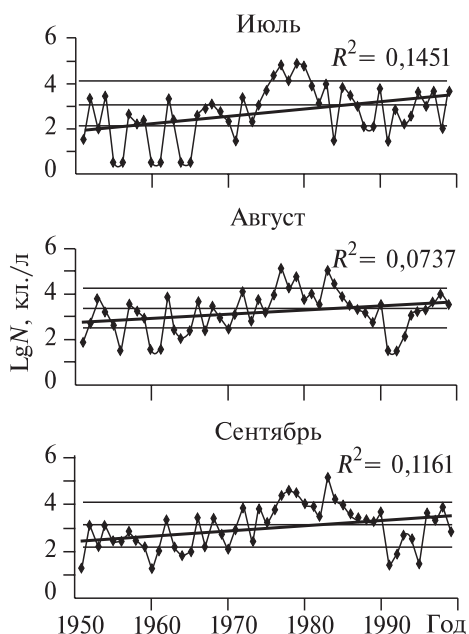


Рис. 6.229. Изменчивость среднемесячной численности *Monoraphidium pseudo-mirabile* в разные месяцы 1951–1999 гг. в слое 0–50 м.

Линейные процессы. Кроме циклических колебательных процессов в фитопланктоне Байкала, как и в других озерах, происходят и долговременные изменения (сукцессионные и эволюционные). Так, А.В. Маккэй с коллегами [Mackay et al., 1998] на основе анализа донных осадков пришли к выводу о том, что *Aulacoseira baicalensis*, *A. skvortzowii*, *Cyclotella minuta* и *Stephanodiscus meyerii* доминируют в байкальском планктоне только на протяжении последних 150 лет. Другие палеоолимологические исследования показывают, что в течение последних 1,5 тыс. лет происходили существенные изменения численности таких видов водорослей, как *Cyclotella minuta*, *Aulacoseira baicalensis*, *A. skvortzowii*, которые можно трактовать и как тренды, и как долговременные (с периодом несколько сотен лет) циклические колебания [Bangs et al., 2000]. Кроме того, обнаружено, что 3, 6 и 9 тыс. лет назад продукция фитопланктона была намного выше, чем в промежутках между этими пиками [Fietz et al., 2007], что может быть связано с климатическими изменениями.

В некоторых работах встречаются и попытки прогноза на будущее. Так, оценив влияние ряда климатических факторов на байкальские диатомеи, группа английских исследователей предсказывает резкое снижение роли *Aulacoseira baicalensis* и *Cyclotella minuta* в сообществе водорослей с одновременным выдвиганием *Stephanodiscus meyerii* в супердоминанты [Mackay et al., 2006].

По данным многолетних натуральных наблюдений, в 1970–1990-е гг. не отмечалось экстремально высоких значений биомасс *Aulacoseira baicalensis*, *A. skvortzowii*, хотя сами они в планктоне присутствовали и по временам были многочисленны. Также не отмечалось массового развития *Stephanodiscus meyerii*. Тогда же были отмечены годы с высокими значениями численности *Nitzschia acicularis* подо льдом. Такие годы даже было предложено называть «нитцшиевыми» [Поровская, 2000]. Однако в нашем столетии массовых вспышек развития *Nitzschia acicularis* больше не отмечается, в то время как мелозирные годы возобновились. Анализ результатов долговременных (1940–1990-е гг.) наблюдений фитопланктона показал, что в фитопланктоне происходит некоторая сукцессия, менее выраженная по биомассе, чем по численности, т. е. уменьшается численность крупноклеточных видов водорослей с одновременным ростом численности мелкоклеточных видов. Последние работы НИИ биологии ИГУ выявили, что с небольшим прогреванием воды в пелагиали на разных глубинах отмечается существенное увеличение биомассы летнего фитопланктона с одновременным значительным возрастанием доли мелкоклеточных видов водорослей [Fietz et al., 2005; Straškrabova et al., 2005; Hampton et al., 2008; Izmest'yeva, Silow, 2009; Moore et al., 2009; Shimaraeva et al., 2009].

6.5.1.2. Зоопланктон

В зоопланктоне пелагиали Байкала, наряду со жгутиковыми и инфузориями, постоянно присутствует всего около 30 видов ракообразных и коловраток. Основу зоопланктона составляют веслоногие рачки *Epischura baicalensis* и *Cyclops kolensis*. Кроме того, в зоопланктоне встречаются ветвистоусые рачки (*Daphnia longispina* и *Bosmina longirostris*), занимающие подчиненное положение. Среди коловраток надо отметить *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Filinia terminalis*, *Synchaeta stylata*, *S. grandis*, *Asplanchna priodonta*, *Collotheca mutabilis*, *Conochilus unicornis* и эндемичные виды *Notholca grandis*, *N. intermedia* и *Synchaeta pachypoda*. Макрозоопланктон представлен молодью и карликовыми самцами пелагического бокоплава *Macrohectopus branickii*, крупные самки этого рачка уже могут быть отнесены к нектону (см. 6.5.2). К меропланктону⁵⁵ озера относятся личинки рыб и бентосные организмы, на время всплывающие в пелагиаль (в частности, во время ночных вертикальных миграций).

Систематический состав и биология

Видом-эдификатором⁵⁶ байкальского планктона является наиболее массовый, круглогодично и ежегодно присутствующий в планктоне *Epischura baicalensis* Sars — эндемичная каланоидная копепода. Эпишура населяет всю

⁵⁵ Меропланктоном (от греч. *meros* — часть) называются организмы, проводящие в планктоне лишь часть своего жизненного цикла, в отличие от голопланктона (от греч. *holos* — целое) — постоянных планктонтов.

⁵⁶ Эдификатор (от лат. *aedificator* — строитель) — вид, играющий ведущую роль в сложении структуры и функционировании биоценоза, без которого последний не может существовать длительное время.

толщу вод озера по всей акватории. Ее численность достигает миллионов экземпляров, а биомасса — десятков грамм на 1 м² (до 90–99 % всей биомассы зоопланктона). Этот рачок питается профильтровывая воду и является основным потребителем продукции фитопланктона и бактерий, поставляя пищу следующим трофическим уровням — хищному зоопланктону (циклопы, макрогектопус, мальки рыб) и нектону. Как и все копеподы, он в своем развитии проходит две стадии — личиночную (науплиальную) и копеподитную, подразделяющиеся на отличающиеся по форме и размерам подстадии (по 6 в каждой). В течение года эпишура размножается дважды — в подледный период и летом, производя соответственно зимне-весеннее и летнее поколения, несколько отличающиеся биологически. Продолжительность жизни каждого поколения — 1 год, но рачки зимне-весеннего достигают половой зрелости за 180 сут, достигая больших размеров (1,5 мм), чем рачки летнего поколения, развивающиеся в более теплой воде быстрее (за 90 сут), но прекращающие рост при размерах 1,2 мм. В периоды размножения и массового развития науплиусов (февраль — апрель и июль — сентябрь) основное количество эпишуры скапливается в верхнем, 50-метровом, слое, между этими периодами (май — июнь) распределяется по глубине до 250 м относительно равномерно, а в зимние месяцы (декабрь — январь) сосредоточивается глубже 250 м.

Другая массовая копепода, населяющая байкальскую пелагиаль, — циклоп *Cyclops kolensis* Lill. [Мазепова, 1978]. Как и эпишура, циклоп встречается в Байкале круглогодично и повсеместно, но по глубине ограничен верхним 250-метровым слоем воды в периоды гомотермии, а между ними сосредоточивается в основном в слое 0–50 м, численность его может составлять миллионы особей, а биомасса измеряться граммами на 1 м². По типу питания циклоп — хвататель, захватывающий достаточно крупные пищевые объекты. На ранних стадиях он питается бактериями, инфузориями, мелкими водорослями; взрослея переходит на питание крупными водорослями, коловратками, науплиями как эпишуры, так и собственными. В течение года циклоп дает три поколения молоди, проходящие, как и у эпишуры, шесть науплиальных и шесть копеподитных (включая половозрелую) стадий. Сроки созревания циклопа сильно зависят от температуры и колеблются от 50 дней для поколения, развивающегося в период наибольшего прогрева воды, до 250 дней — для яиц, отложенных поздней осенью. Массовое развитие циклопа приурочено к периоду наибольшего прогревания поверхностных вод (август — сентябрь). В этот сезон его численность и биомасса в трофогенном слое могут быть сравнимы с таковыми для эпишуры, иногда и превышая их.

Кроме копепод, в пелагическом планктоне Байкала летом часто массово развиваются ветвистоусые рачки — кладоцеры, а именно представители родов дафния и босмина, преимущественно *Daphnia longispina* и *Bosmina longirostris*. Развиваются в открытой пелагиали озера они далеко не каждый год, но могут достигать численности от сотен тысяч экземпляров на 1 м²

и биомассы до десятка граммов на 1 м² (1–12 % общей биомассы зоопланктона). Привязаны исключительно к верхнему прогретому трофогенному слою до глубины 50 м, в котором их численность достигает сотен тысяч экземпляров на 1 м².

Наибольшая по числу видов и представительная по численности группа коловраток по биомассе составляет не очень большую долю биомассы (до 20–30 %) зоопланктона. Тем не менее их численность во время пиков развития (особенно летне-осенних) достигает миллионов экземпляров, а биомасса — граммов на 1 м² в слое 0–250 м. Традиционно среди планктонных коловраток различают байкальскую (эндемичные виды *Synchaeta pachypoda*, *Notholca grandis*, *Notholca intermedia*) и европейско-сибирскую (*Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Filinia terminalis*, *Synchaeta stylata*, *S. grandis*, *Asplanchna priodonta*, *Collotheca mutabilis*) группы. По времени развития в планктоне коловратки сгруппированы в три комплекса:

— развивающиеся в подледный период — зимне-весенние эндемичные байкальские виды *Synchaeta pachypoda*, *Notholca grandis*, *Notholca intermedia* и ряд других;

— встречающиеся в планктоне круглогодично (*Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Filinia terminalis*);

— наиболее многочисленная по числу видов группа, развивающихся в летне-осенний период (*Synchaeta stylata*, *S. grandis*, *Asplanchna priodonta*, *Collotheca mutabilis* и др.).

Пространственное распределение зоопланктона

В распределении зоопланктона по глубине выделяют те же зоны, что и для фитопланктона:

1) верхняя (трофогенная) — до глубины 25–50 м с меняющимися условиями температуры и освещенности;

2) средняя (промежуточная) — до глубины 250–300 м, в которой температурные условия изменяются в течение года;

3) глубоководная — с постоянными условиями;

4) придонная.

Высокая концентрация зоопланктона в верхней зоне отмечается во время подледного и летне-весеннего размножения эпишуры; в периоды гомотермии (после таяния льда и поздней осенью) зоопланктон распределяется в верхнем 250-метровом слое (рис. 6.230), в период, предшествующий его весеннему развитию, он скапливается в глубоководной зоне, а макрогектопус — в придонной зоне.

По горизонтали описанный нами комплекс пелагического планктона относительно равномерно распределен по всему озеру, только в сорах, заливах, литоральной зоне, приустьевых участках и Малом Море развивается больше теплолюбивых форм, таких как циклоп, кладоцеры, коловратки летне-осеннего комплекса.

6.5. Сообщества пелагиали озера, их суточная, сезонная и межгодовая динамика

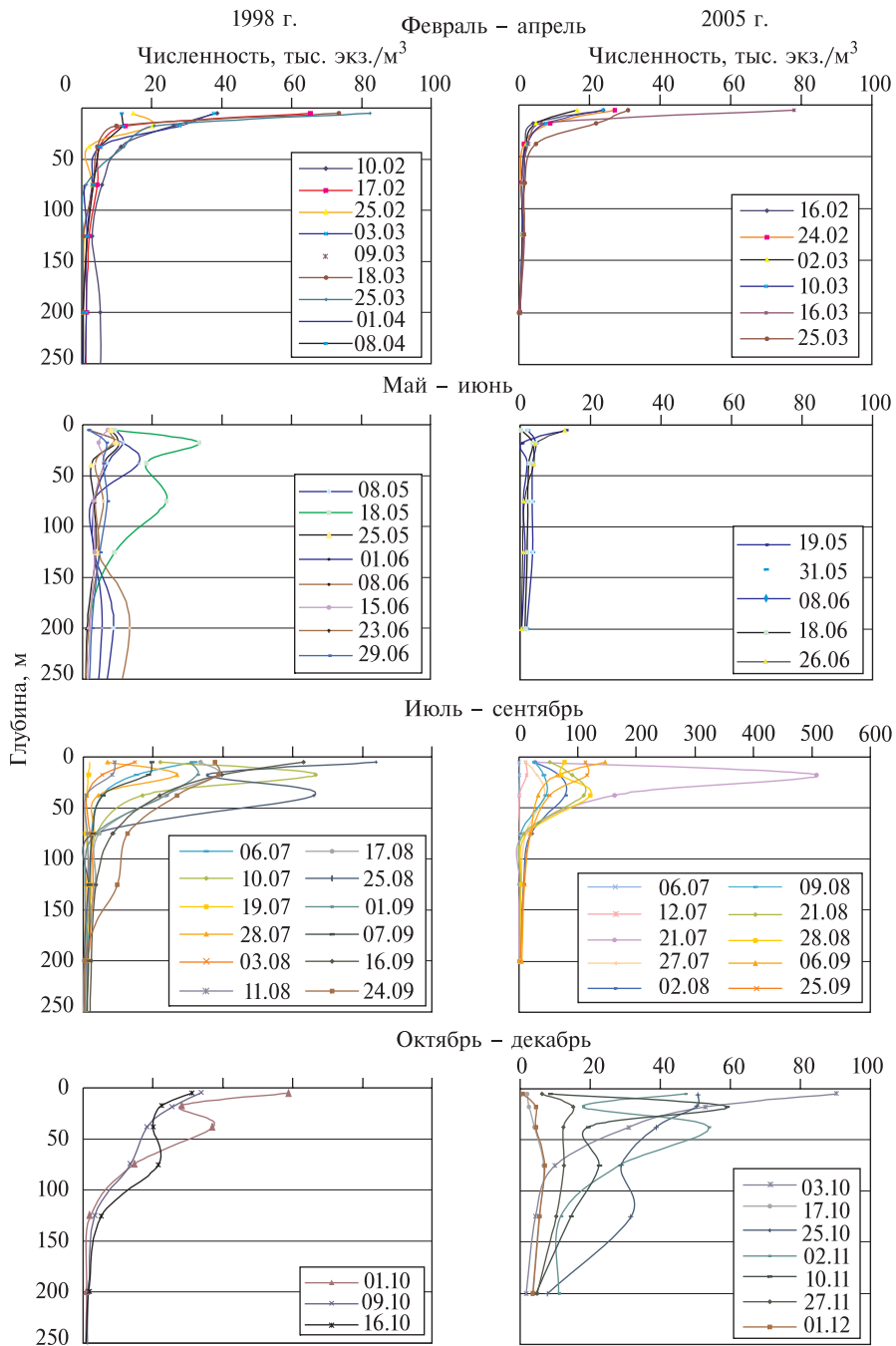


Рис. 6.230. Распределение численности зоопланктона по глубинам в разные сезоны 1998 и 2005 гг. на точке № 1, Южный Байкал.

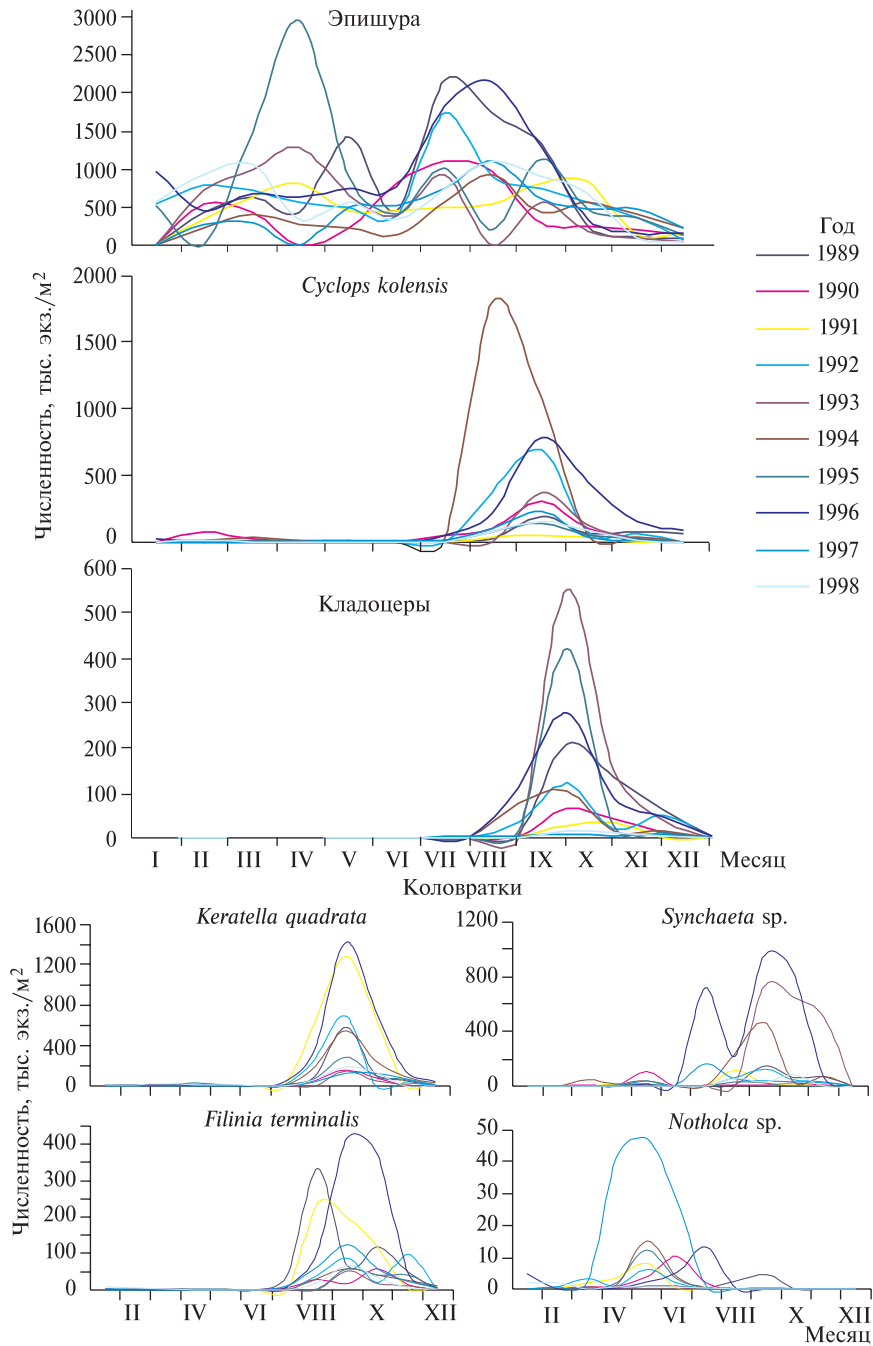


Рис. 6.231. Динамика численности планктонных коловраток и ракообразных в слое 0–50 м (1989–1998 гг.) на точке № 1, Южный Байкал.

Сезонная динамика

Как и для фитопланктона, достаточно хорошо различаются *подледный* и *летне-осенний комплексы зоопланктона*, соответствующие двум сезонным пикам развития (рис. 6.231). В обоих комплексах доминирующая роль принадлежит эпишуре. В подледном комплексе достаточно многочисленны весенние эндемичные коловратки, регистрируются круглогодичные коловратки и циклоп *Cyclops kolensis*. В летне-осеннем, или комплексе открытой воды, наряду с эпишурой многочисленны циклоп, дающий иногда массовые вспышки развития, кладоцеры, также способные развиваться в большом количестве, массово развиваются летне-осенние виды коловраток, регистрируются круглогодичные коловратки.

Весна (февраль — апрель). Подледный пик численности и биомассы зоопланктона отмечен в верхнем слое. Происходит зарождение весенней генерации эпишуры, в зоопланктоне преобладают ее науплии. Присутствуют циклопы, в некоторые годы — в значительном количестве, встречаются кладоцеры. На фоне круглогодичных коловраток развиваются (в некоторые годы массово) коловратки подледного комплекса.

Поздняя весна (май — июнь). Присутствуют эпишуря, циклопы, коловратки круглогодичного комплекса. Основная масса эпишуры рассредоточена в верхнем и среднем слоях до глубины 250 м. В некоторые годы появляются науплии летней генерации эпишуры.

Лето (июль — сентябрь). Наблюдается второй пик массового развития зоопланктона в верхнем слое. Интенсивно размножаются эпишуря, циклопы, в некоторые годы отмечаются вспышки развития кладоцер, коловраток летне-осеннего комплекса.

Осень (октябрь — ноябрь). Зоопланктон беднеет по составу, эпишуря рассредоточивается по верхнему и среднему слоям, отмечаются циклопы, коловратки круглогодичного комплекса, иногда кладоцеры и коловратки летне-осеннего комплекса.

Зима (декабрь — январь). Верхний слой крайне беден зоопланктоном, основная масса которого сосредоточена в глубоководном слое.

Межгодовая динамика

Для многолетней динамики зоопланктона, как и фитопланктона, характерно наличие межгодовых колебаний биомассы и численности (рис. 6.232). В первую очередь они определяются циклическими процессами, происходящими в популяции эпишуры (рис. 6.233). Надо сказать, что и для других компонентов зоопланктона отмечены циклические изменения количественных параметров развития в разные годы (рис. 6.234). Отмечаются и некоторые линейные изменения, например в характере межгодовой динамики эпишуры после 1970 г., тенденция снижения численности зимне-весеннего комплекса коловраток и увеличения численности летнего комплекса кладоцер.

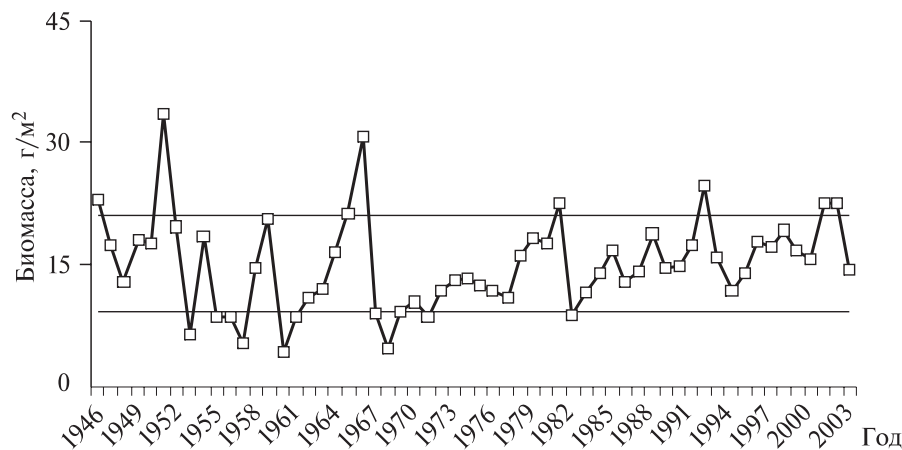


Рис. 6.232. Долговременная динамика биомассы зоопланктона в слое 0–250 м на точке № 1, Южный Байкал.

Прямыми линиями обозначены границы доверительного интервала для многолетнего среднего.

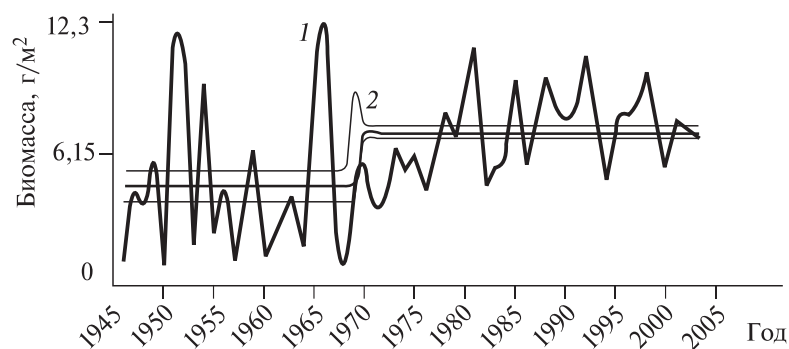


Рис. 6.233. Долговременная динамика биомассы эпишуры в слое 0–50 м на точке № 1, Южный Байкал.

1 — средняя с 1946 по 1970 г. и с 1971 по 2004 г.; 2 — границы доверительных интервалов для средних.

6.5.1.3. Бактериопланктон

Бактериопланктон — совокупность бактерий, пассивно плавающих в толще воды, обоснованно считается одним из важнейших звеньев трофической цепи в водных экосистемах, способствующих непрерывному поддержанию процесса биопродукции, а также интенсивному протеканию процессов самоочищения вод. С учетом этого знание бактериального населения водоемов и водотоков имеет большую значимость для оценки качества вод, экологического состояния бассейнов озер, рек и водохранилищ, что позволяет прогнозировать изменения их экосистем под влиянием деятельности человека и разрабатывать конкретные рекомендации по природоохранным мероприятиям.

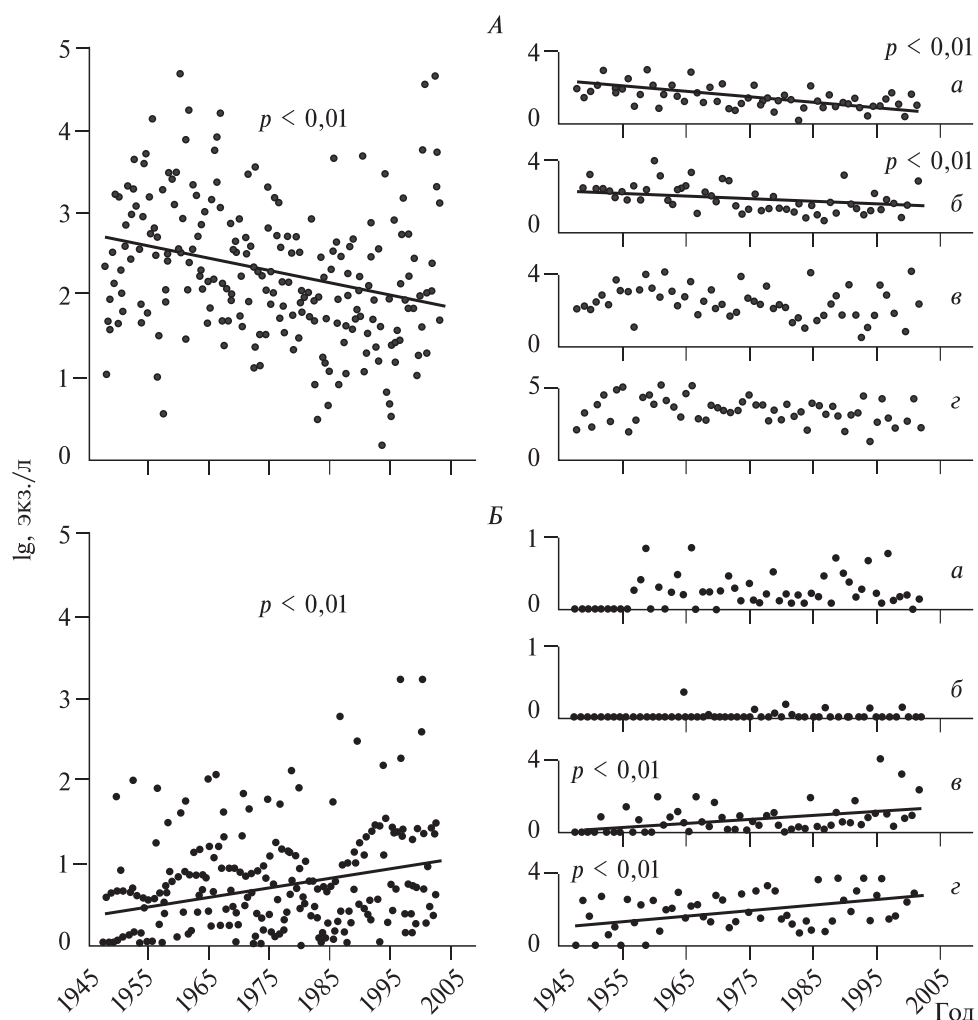


Рис. 6.234. Динамика численности зоопланктона в слое 0–50 м, Южный Байкал, ст. № 1 [Hampton et al., 2008].

а — зима (декабрь — февраль); весна (март — май); лето (июль — август); осень (сентябрь — ноябрь).
А — колоوراتки; Б — клатоцеры.

Пространственное распределение, сезонная динамика бактериопланктона

Пространственное и сезонное распределение общей численности бактерий (ОЧБ) в воде оз. Байкал имеет свои характерные закономерности. Наименьшая ОЧБ в поверхностном слое воды обычно наблюдается в зимний период — с ноября по апрель, когда количество бактерий составляет 50–350 тыс. кл./мл. Это свя-

зано в основном с низким содержанием органических веществ в воде, в первую очередь легкоусвояемых, и с ее низкой температурой в этот период (3–4 °С). Вертикальное распределение ОЧБ в зимний период характеризуется почти равномерным распределением бактерий от поверхности до максимальных глубин 1000–1600 м с колебаниями в пределах 30–150 тыс. кл./мл. В другие сезоны года вертикальное распределение ОЧБ характеризуется тем, что наибольшее содержание бактерий наблюдается в слое воды 0–250 м и составляет в среднем за многолетние наблюдения 1,96–5,50 млн кл./мл. На глубинах 100–700 м также имеют место сезонные колебания численности бактерий, связанные с двумя максимумами (весенний и летне-осенний) численности в поверхностном слое воды [Кузнецов, 1951, 1957; Романова, 1958; Кожова, Казанцева, 1961; Максимова, Максимов, 1989; и др.]. Это можно объяснить активными процессами вертикального перемешивания водных масс в Байкале, которое было установлено при изучении вертикального распределения микроорганизмов во время весеннего термобара, возникающего из-за различий в скорости прогревания мелководных прибрежных и глубоководных пелагических вод [Дрюккер и др., 1997]. В октябре — декабре в результате ветрового перемешивания вод бактерии равномерно распределены по всей толще воды. На глубинах от 700 м и ниже ОЧБ не имеет выраженных сезонных колебаний и составляет 50–150 тыс. кл./мл. Исследование численности бактерий в придонной воде показало ее увеличение до 0,5–1,5 млн кл./мл, что объясняется специфическими условиями функционирования бактериопланктона в этой части экосистемы глубоководного озера на разделе фаз вода — дно.

В годовом цикле развития бактерий закономерно наблюдаются два пика максимальной численности бактерий: весенний (подо льдом) и летне-осенний — 0,5–5,0 млн кл./мл. Обычно летне-осенний пик ОЧБ превышает весенний в 1,5–2,0 раза и следуют они за высокой численностью и последующим отмиранием водорослей в озере. Такая закономерность в сезонной динамике ОЧБ характерна как для пелагиали, так и для литорали озера. В периоды весенней и осенней гомотермии вод количество бактерий зависит от активности вертикального перемешивания вод.

В донных отложениях Байкала, которые изучались Н.Б. Нечаевой, А.Г. Салимовской-Родиной [1935], М.А. Мессиневой [1957], Т.А. Младовой [1970], Г.А. Гоманом [1973] и др., ОЧБ составляет 0,25–3,50 млрд кл./г и колеблется в зависимости от места отбора проб (литораль, пелагиаль, заливы, влияние притоков и др.), а также от литологического состава осадков (ил, песок, глина и др.). Так, в илах общая численность бактерий больше, чем в песках, а в мелководных осадках она больше, чем в глубоководных.

Следует отметить, что использование исследователями различных методик подсчета ОЧБ дает существенные различия в результатах. В частности, применявшаяся длительное время окраска фиксированных бактерий эритрозином с последующим подсчетом численности бактерий в световом микроскопе давала заниженные результаты. Использование современного метода эпифлуоресцентной микроскопии, впервые примененного на Байкале в 1993 г. [Ватанабе и др., 1994], позволило получить по всему озеру наиболее достоверные резуль-

таты ОЧБ — в поверхностном слое воды в летний период она составляла от 1,0 до 7,0 млн кл./мл. Вертикальное распределение бактерий на различных глубинах до дна, изученное этим самым надежным методом, показало закономерное снижение их численности до 0,1 млн кл./мл у дна, поэтому необходимо строго учитывать методики подсчета ОЧБ, применявшиеся разными исследователями, чтобы корректно сравнивать полученные результаты.

Зависимость численности гетеротрофов от экологических факторов

Деятельность *гетеротрофных бактерий*, потребляющих готовые органические соединения, в водных экосистемах связана с трансформацией различных органических веществ, а также с регенерацией биогенных элементов, необходимых для развития фитопланктона. Эти бактерии также являются одним из микробиологических критериев для оценки качества вод и определения активности процессов самоочищения их от загрязнения, поступающего с бассейна водоема. Для Байкала как вертикальное распределение, так и сезонная динамика этой группы бактерий характеризуются вполне определенными закономерностями.

Первые сведения о численности в байкальской воде бактерий, растущих на агаризованной питательной среде, были получены Б.А. Бланковым [Яснитский и др., 1927]. При определении численности гетеротрофных бактерий, так же как и для подсчета ОЧБ, имеет большое значение применяемый метод исследования. Длительный период времени определение количества гетеротрофов велось исследователями путем посева образцов воды на концентрированные белковые твердые питательные среды, и численность этих микроорганизмов в водах Байкала составляла от 0 до 200 кл./мл. Затем был предложен новый метод, при котором агаризованная питательная среда стала разводиться в соотношении 1 : 10. В связи с тем что содержание органических веществ в большинстве незагрязненных водоемов низкое, гетеротрофные микроорганизмы в процессе своей жизнедеятельности адаптировались к подобным концентрациям, и применение данного метода для установления численности этой группы является более обоснованным. В результате использования этого нового метода количество гетеротрофных бактерий в водах Байкала стало определяться на 1–2 порядка выше по сравнению с прежними исследованиями.

В различные сезоны года вертикальное распределение этой группы микроорганизмов характеризуется следующими показателями: в поверхностном слое воды их содержание составляет 10–2900 кл./мл, в продуктивном слое воды 5–100 м — 1900 кл./мл. Низкое содержание гетеротрофных бактерий (10–400 кл./мл) постоянно регистрируется на глубинах от 150 до 750 м, а в придонных слоях воды их численность закономерно увеличивается (до 1250 кл./мл). Это указывает на активное участие гетеротрофных микроорганизмов в процессах деструкции органического вещества в придонной области озера.

В сезонной динамике распределения численности гетеротрофных бактерий также наблюдаются определенные закономерности — период низкого содержания их в воде (зима) сменяется резким увеличением их количества (конец

зимы — подо льдом, лето — осень). Так, в декабре — марте и в июне они составляют всего 10–250 кл./мл. Резкое повышение численности гетеротрофных бактерий — до 1900 кл./мл — обычно наблюдается в конце марта — апреле после зимнего максимума развития водорослей подо льдом и последующего их отмирания. Наибольшее же их количество в поверхностном слое воды Байкала постоянно отмечается в летне-осенний период — до 2000–2900 кл./мл.

В прибрежных акваториях Байкала, где расположены населенные пункты и ведется различная хозяйственная деятельность (сельское хозяйство, животноводство, лесообработка, строительство дорог, автомобильный и железнодорожный транспорт), численность гетеротрофов постоянно увеличивается, достигая в различные сезоны года 5,0–11,0 тыс. кл./мл.

Вирусы и их роль в пищевой сети

Недавно в экосистеме оз. Байкал открыто новое трофическое звено — были найдены и начали изучаться вирусы (дословно от лат. *virus* — яд) бактерий — бактериофаги [Дрюккер, Дутова, 2003, 2006, 2009; Drucker, Dutova, 2005]. Важность их исследования заключается в том, что, как оказалось, в водных экосистемах (океаны, моря) они являются самыми распространенными биологическими организмами — численность их достигает 10^8 частиц/мл, что больше даже численности бактерий. Вирусы высокоспецифичны и в водных экосистемах способны быстро размножаться, заражать и убивать другие организмы, влиять на многие биогеохимические и экологические процессы, включая циклы дыхания и питания, регулировать численность и биоразнообразие бактерий и водорослей, осуществлять генетический перенос.

В Байкале установлено большое морфологическое разнообразие бактериофагов (рис. 6.235). Проведенная идентификация их по международной классификации позволила выделить следующие семейства: Siphoviridae (морфотипы B1, B2), которые являются доминирующими, — 59 %, Podoviridae (морфотипы C1, C2) — 11 %, Myoviridae (морфотипы A1, A2) — 6 % от общей численности изученных фагов. Особый интерес представляют редкие формы бактериофагов, которые не обнаружены в других водоемах мира: в форме «юлы», с шиповидными выростами, с вытянутой головкой поперек хвостового отростка в форме «молотка», с двумя четко дифференцированными оболочками и толстым хвостовым отростком.

При изучении размерной структуры бактериофагов установлено, что преобладают фаги с размерами 30–80 нм, частота встречаемости которых составляет 25–90 % на всех исследованных глубинах с максимальными значениями в поверхностном слое воды. Второй группой в размерном спектре представлены фаги размером больше 100 нм с частотой встречаемости до 56 %. Из общего числа изученных бактериофагов только 2–7 % численности имеют размеры меньше 30 нм, которые в большей степени представлены фагами без хвостового отростка.

Численность свободных фаговых частиц в воде Байкала в различные сезоны года изменяется от 0,01 до $0,58 \cdot 10^6$ кл./мл с максимумом в поверхностном слое воды. В вертикальном распределении бактериофагов отмечается общая за-

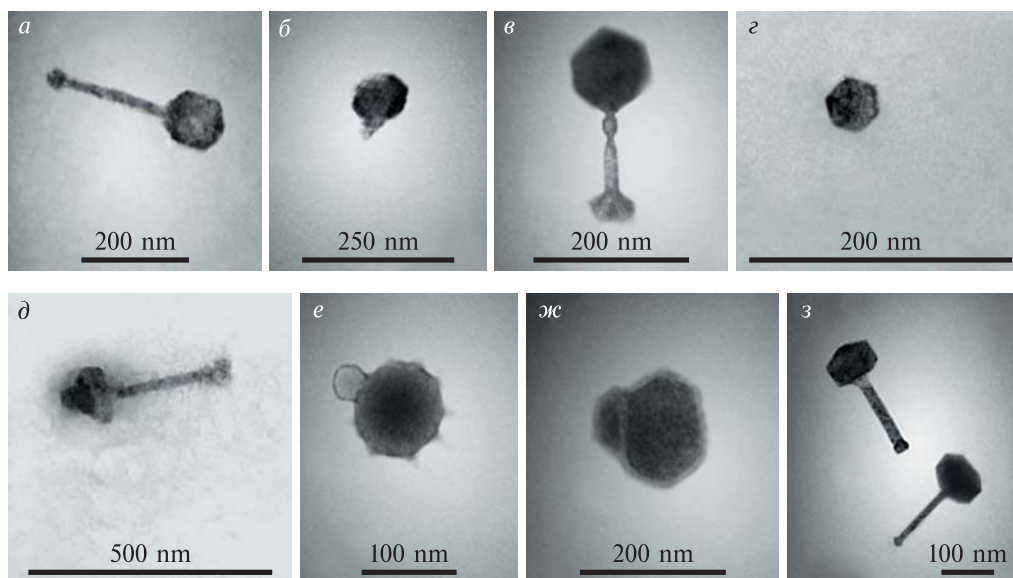


Рис. 6.235. Морфологическое разнообразие фаговых частиц озера Байкал. Семейство: а — Siphoviridae, б — Podoviridae, в — Myoviridae, г — без хвостового отростка, д — «юла», е — с шиповидными выростами, ж — с двумя оболочками и толстым хвостовым отростком, з — «молоток» (трансмиссионная электронная микроскопия) (фото В.В. Дрюккера, Н.В. Дутовой).

кономерность — снижение их количества с глубиной. В сезонной динамике наибольшая численность их установлена в весенний и летне-осенний периоды. На рис. 6.236 представлены байкальские бактериофаги, окружившие бактериальную клетку. На рис. 6.237 показано нападение байкальских бактериофагов на бактерию, результатом этого взаимодействия стал лизис бактериальной клетки. Таким образом, первые исследования бактериофагов самого древнего и глубокого озера мира позволили установить постоянное их присутствие в различные сезоны года во всей толще воды. Полученные результаты указывают на участие планктонных бактериофагов как нового трофического звена в функционировании микробной петли в экосистеме Байкала, выполняющую регулирующую роль в контроле численности и многообразия биоты озера.

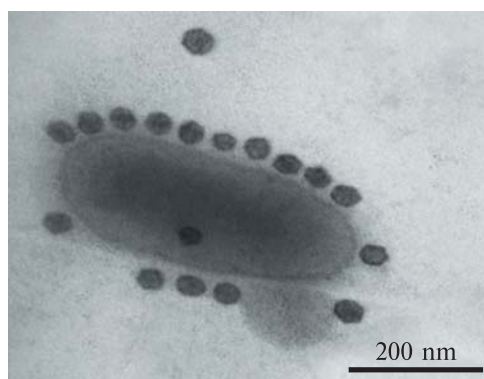


Рис. 6.236. Бактериальная клетка, окруженная бактериофагами, в пробе воды из оз. Байкал (трансмиссионная электронная микроскопия) (фото В.В. Дрюккера, Н.В. Дутовой).

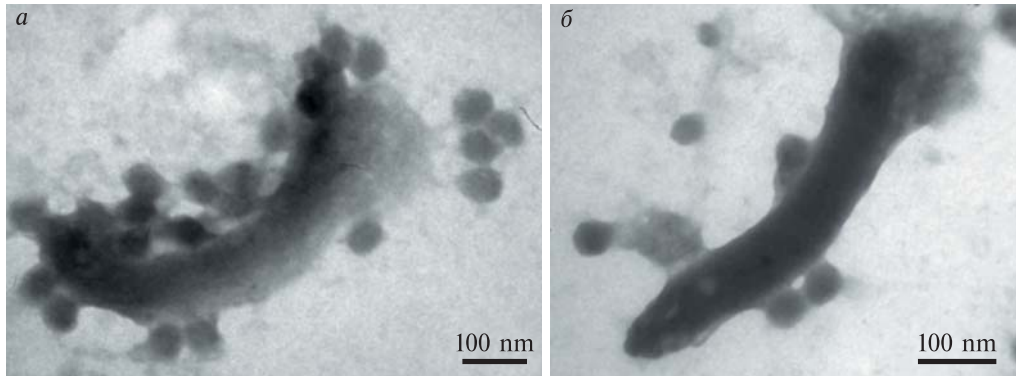


Рис. 6.237. Бактериальная клетка, подвергающаяся воздействию байкальских бактериофагов (а), с последующим лизисом бактерии (б) (трансмиссионная электронная микроскопия) (фото В.В. Дрюккера, Н.В. Дутовой).

Озеро Байкал населено разнообразными физиологическими группами микроорганизмов, которые являются важнейшим компонентом его биотической структуры. Они принимают активное участие в постоянно протекающих процессах продукции органического вещества, осуществляют деструкцию самых различных по своей природе веществ, играют важную роль в регуляции газового режима и круговороте биогенных элементов. Также микроорганизмы участвуют в процессах самоочищения озера от самых разных продуктов хозяйственной деятельности человека, попадающих с прилегающей территории, тем самым поддерживая высокое качество байкальской воды в течение длительного периода времени.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Дайте определение бактериопланктона, какова его численность в Байкале?
2. Кто из ученых и когда начали изучать бактериопланктон озера Байкал?
3. Дать определение гетерообразных бактерий.
4. Какова сезонная динамика бактериопланктона в озере?
5. Какие экологические факторы влияют на распределение и численность бактериопланктона в озере?
6. Определение бактериофагов, их роль в пищевой сети.

6.5.1.4. Циклические явления в жизни планктона

Сезонная динамика планктона

Планктон представляет собой удивительно слаженно работающий механизм, функционирующий так, чтобы максимизировать поток энергии, поддерживающий постоянный круговорот вещества в пелагиали. Фактический ход

фенологических⁵⁷ явлений в толще вод озера был впервые досконально исследован В.Н. Яснитским и систематизирован М.М. Кожовым, который предложил разделить год для биоты пелагиали озера Байкал на шесть биологических сезонов. Это деление принято байкаловедами и теперь для детальных планктологических исследований (табл. 6.11).

Главная движущая сила, определяющая чередование биологических сезонов в пелагиали Байкала, как и других озер мира, — изменение тепловой стратификации в водном теле (рис. 6.238, табл. 6.12). Байкал относится к димиктическим озерам умеренной зоны, характеризующимся двумя сезонами гомотермии (перемешивания) и наличием сезонов прямой и обратной стратификации (см. 2.4).

Биологический год начинается с биологической весны (**февраль — апрель**). Верхний слой воды (до 50 м (*эпилимнион*)) охлажден до 0–1 °С, ниже (50–250 м) лежит переходный слой, температура в котором растет с глубиной от 1 до 4 °С. Под ним простирается темная глубоководная зона с практически постоянной температурой воды. Поверхность озера скована толстым льдом, прозрачным, тем не менее, для солнечных лучей. Солнечную радиацию не задерживает и слой снега, который редко задерживается на льду, сгоняемый байкальскими ветрами. Концентрации биогенных элементов (азота, фосфора, кремния) в верхнем освещенном слое подо льдом достаточны для вегетации водорослей. Адаптированные к низким температурам воды (виды подледного комплекса), они дают вспышку массового развития — «цветение» воды подо льдом. К этому периоду обилия корма приурочен выход науплиев эпишуры весенней генерации. Сами взрослые рачки держатся на глубине около 100 м, а науплии питаются и растут в эпилимнионе. Здесь же происходят вспышка численности холодолюбивых эндемичных байкальских коловраток и первая вспышка численности круглогодичных общесибирских видов.

Фитопланктон поглощает практически все биогенные элементы из воды эпилимниона, сам частично поедается зоопланктоном, частично погружается в более глубокие слои. Зоопланктон также опускается вниз, продолжая питаться фито- и бактериопланктоном, развивающимся на выделенном водорослями и экскретированном зоопланктоном органическом веществе. Бактериопланктон интенсивно разлагает органическое вещество, произведенное фитопланктоном и большей частью переработанное зоопланктоном в форму неорганических соединений биогенных элементов. В гиполимнионе (глубинных слоях воды) за счет этого растет концентрация биогенных элементов, по мере того как она падает в эпилимнионе.

В мае — июне происходят вскрытие озера ото льда, прогрев верхних слоев воды до 2–4 °С. Температура воды по всей толще практически выравнивается (гомотермия), что делает возможным перемешивание верхних, обедненных биогенными элементами, и нижних, богатых ими, слоев воды. В это время верхний слой вод Байкала не богат планктоном.

⁵⁷ Фенология (от греч. *phaino* — появление, влияние, *logos* — учение) — наука о сезонных изменениях в живой природе.

Таблица 6.11
Биологические сезоны в открытых водах оз. Байкал [Кожов, 1962]

Показатель	Весна, период		Лето		Осень	Зима
	ранневесенний (подледный)	поздневесенний (переходный)	раннее, июль — I декада августа	позднее, август — сентябрь		
Температура воды, °С: средняя за сезон на глубине, м: 0 20 максимальная на глубине, м: 0 20	Февраль, март, апрель	Май, июнь			Октябрь — ноябрь	Декабрь — январь
	0,7 0,8 1,5 1,0	2,5 2,8 4,0 3,6	10,0 7,0 15,0 10,0	12,5 9,0 15,0 10,0	6,3 5,8 9,0 8,0	2,0 2,2 3,6 3,6
Фитопланктон	Массовая вегетация диатомей и перидиной; годовой максимум биомассы в глубоководных районах	Начало отмирания весенних форм и их погружение. Биомасса высокая; к концу периода — уменьшение	Массовое отмирание весенних форм. Появление летних форм	Массовое развитие летних форм на мелководьях	В некоторые годы осенняя вспышка размножения диатомей, но общая биомасса резко уменьшается	Бедный; годовой минимум биомассы
Зоопланктон	Массовое появление молоди эпишуры зимне-весенней генерации. Размножение макроректопуса	Период роста зимне-весенней генерации эпишуры, к концу его — начало новой вспышки размножения. Биомасса увеличивается	Массовое появление молоди летней генерации эпишуры. Появление летних форм. Годовой максимум биомассы	Период роста летней генерации эпишуры. В начале периода — годовой максимум биомассы, к концу — понижение биомассы	Понижение биомассы. Погружение половых зрелых стадий эпишуры вглубь	Бедный; годовой минимум биомассы
Вертикальное распределение зоопланктона	Наибольшая концентрация в верхних слоях (0–50 м)	Рассеивание в толще вод до глубины 200–300 м, с преобладанием в верхних слоях	Наибольшая концентрация в верхних слоях (0–50 м, особенно 0–25 м)	Наибольшая концентрация в верхних слоях (0–50 м, особенно 0–25 м)	Рассеивание в толще вод, опускание в глубокие слои	Большая часть в глубоких слоях. К концу периода — подъем

6.5. Сообщества пелагиали озера, их суточная, сезонная и межгодовая динамика

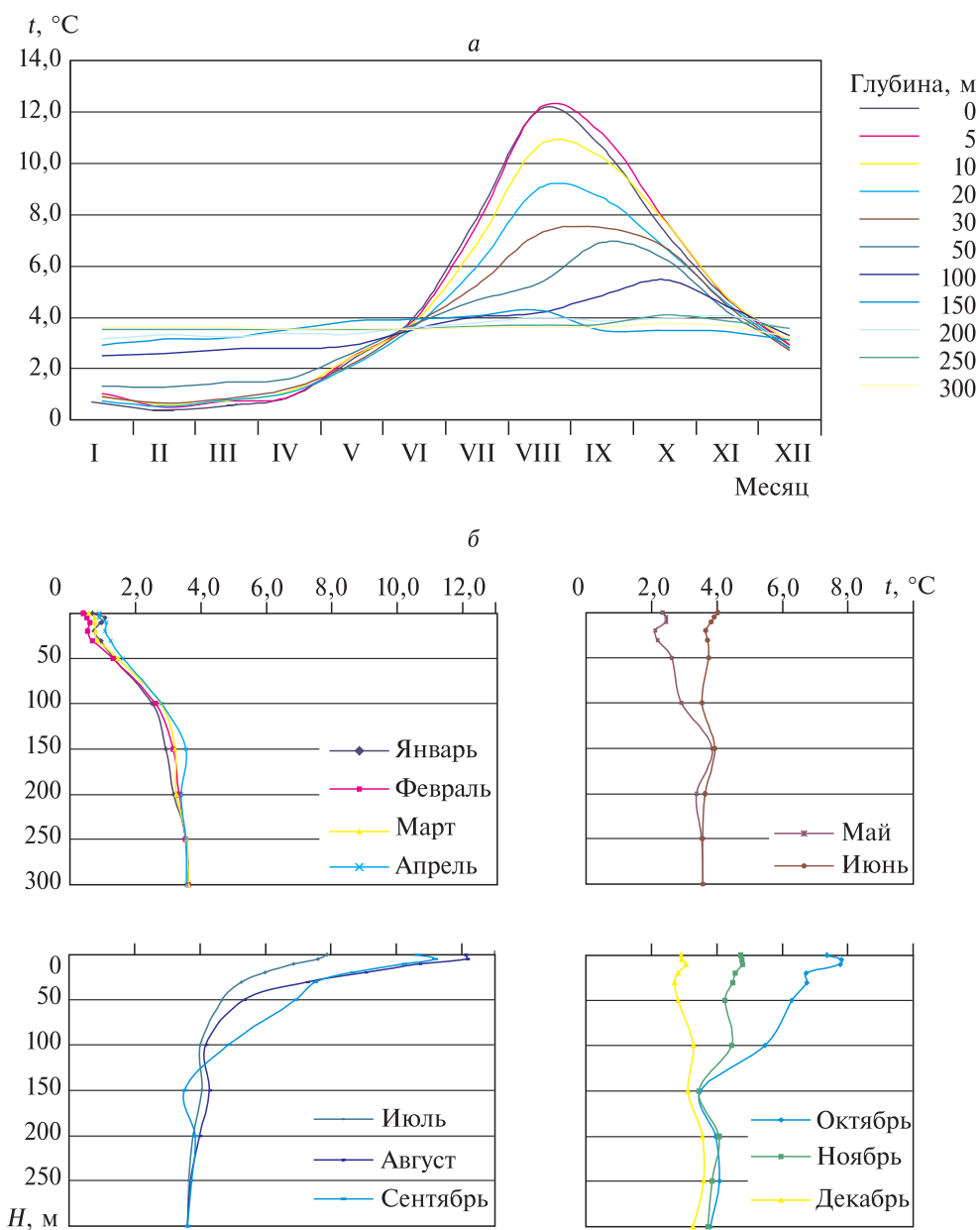


Рис. 6.238. Годовой ход температур на разных глубинах (а) и распределение температур по глубинам в разные сезоны (б). Усредненные данные за 1948–2002 г., точка № 1, Южный Байкал (по данным А.С. Казановского, НИИ биологии ИГУ).

Таблица 6.12

Сезоны по термической стратификации в открытых водах оз. Байкал

Показатель	Обратная стратификация, февраль — апрель	Весенняя гомотермия, перемешивание, май — июнь	Прямая стратификация, июль — сентябрь	Осенняя гомотермия, перемешивание, октябрь — январь
Ледовый покров	+++	+		+
Фитопланктон:				
<i>Aulacoseira baicalensis</i> , <i>A. skvortzowii</i> , <i>Stephanodiscus meyeri</i> , <i>Cyclotella baicalensis</i> , <i>Synedra ulna</i> , <i>S. acus</i> , <i>Gymnodinium baicalense</i> , <i>Peridinium baicalense</i> , <i>Dinobryon cylindricum</i>	+++	+	+	+
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i> , <i>Chrysochromulina parva</i> , <i>Rhodomonas pusilla</i> , <i>Cyclotella minuta</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Dinobryon sociale</i> , <i>Synechocystis limnetica</i>	+	+	+++	+
Зоопланктон:				
<i>Epischura baicalensis</i>	+++	+	+++	+
<i>Cyclops kolensis</i>	+	+	+++	+
<i>Synchaeta pachypoda</i> , <i>Notholca grandis</i> , <i>N. intermedia</i>	+++			
<i>Keratella quadrata</i> , <i>K. cochlearis</i> , <i>Kellicottia longispina</i> , <i>Filinia terminalis</i>	++	+	++	+
<i>Synchaeta stylata</i> , <i>S. grandis</i> , <i>Asplanchna priodonta</i> , <i>Collotheca mutabilis</i>			+++	+
Кладоцеры			+++	+

Примечание. (+) — наличие, (++) — развитие, (+++) — массовое развитие.

В июле — сентябре устанавливается прямая стратификация: температура верхних слоев эпилимниона достигает 8–15 °С, на глубине 50 м — 5–8 °С, в переходном слое — около 4 °С. Концентрация неорганических солей фосфора, азота и кремния вновь достаточна для развития фитопланктона. Теперь массово развиваются виды более теплолюбивого летне-осеннего комплекса. Второе водорослевое цветение воды предоставляет кормовую базу для появления на свет науплиев летне-осенней генерации эпишуры, дающей второй в году пик численности. Второй пик численности дают и коловратки круглогодичного комплекса. Происходит массовое развитие теплолюбивых зоопланктонтов — циклопа, кладоцер, коловраток летне-осеннего комплекса.

Как и в подледный сезон, запасы биогенных элементов в верхнем слое воды быстро истощаются, перемещаясь вместе с отмершим фитопланктоном и экскрементами зоопланктона в более глубокие слои. Но летне-осеннее развитие планктона продолжительнее подледного за счет ветрового перемешивания воды и ответственно за возобновление запасов биогенных элементов в эпилимнионе и повторное развитие фитопланктона. Тем не менее запасы биогенных элементов истощаются и на доступных ветровому перемешиванию при прямой стратификации глубинах.

6.5. Сообщества пелагиали озера, их суточная, сезонная и межгодовая динамика

В октябре — январе устанавливается осенняя гомотермия, условия освещенности ухудшаются, планктон беднеет и опускается в нижние слои воды, вновь происходит выравнивание концентраций биогенов. Поверхность озера покрывается льдом. Подготавливаются условия для повторения событий биологической весны. Пример сезонной динамики температуры, фито- и зоопланктона для одного года приведен на рис. 6.239.

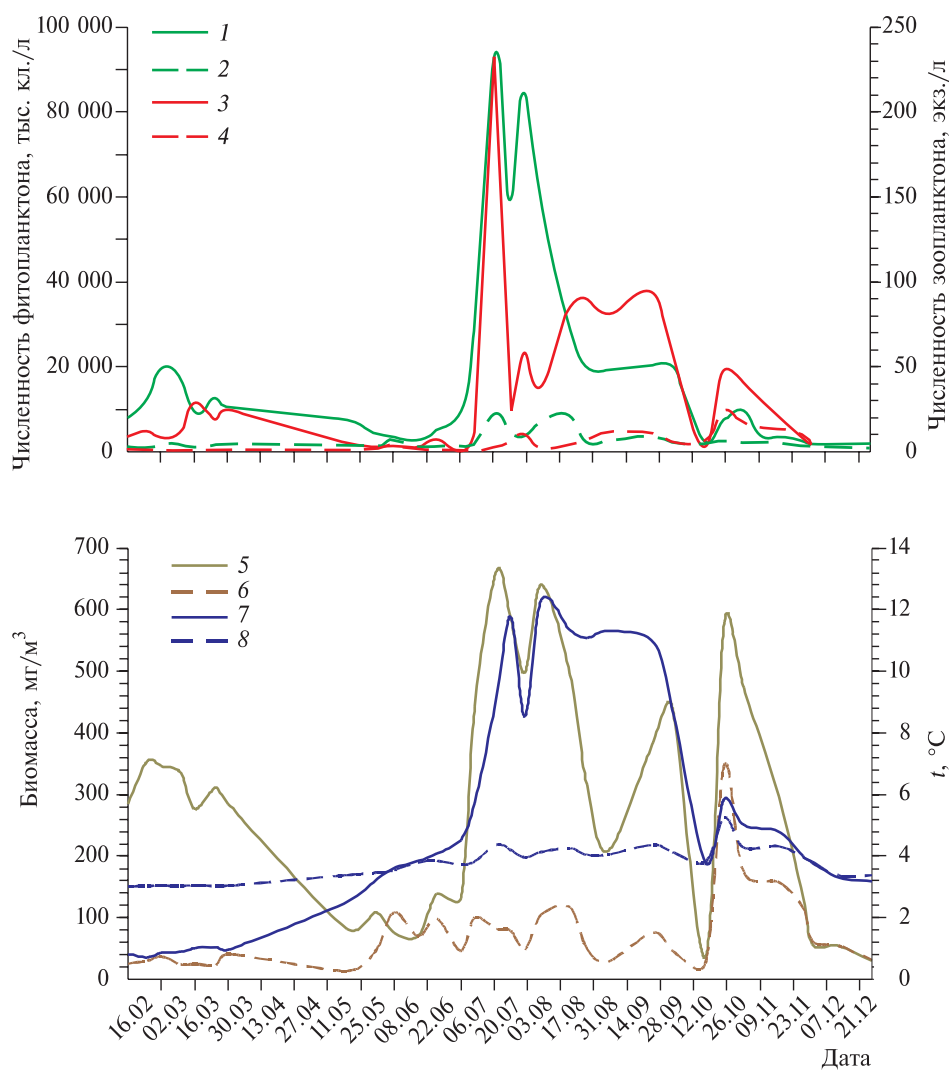


Рис. 6.239. Динамика средневзвешенной численности фито- (1, 2) и зоопланктона (3, 4), биомассы фитопланктона (5, 6) и температуры (7, 8), 2005 г., точка № 1, Южный Байкал (по данным НИИ биологии ИГУ).

Слой: 1, 3, 5, 7 — 0–50 м, 2, 4, 6, 8 — 50–250 м.

Межгодовая динамика

При рассмотрении фитопланктона (см. 6.5.1.1) отмечено, что для динамики многих видов водорослей, в первую очередь рода *Aulacoseira* (*Melosira*), характерны значительные межгодовые изменения (в 100–100 000 раз) численности и биомассы. В разделе, посвященном зоопланктону (см. 6.5.1.2), упоминалось о том, что и динамика байкальской эпишуры также характеризуется чередованием годов с чрезвычайно высокой и умеренной численностью и биомассой, отличающимися в 10–1000 раз. Для других компонентов байкальского зоопланктона также отмечены такие межгодовые колебания численности (рис. 6.240, 6.241).

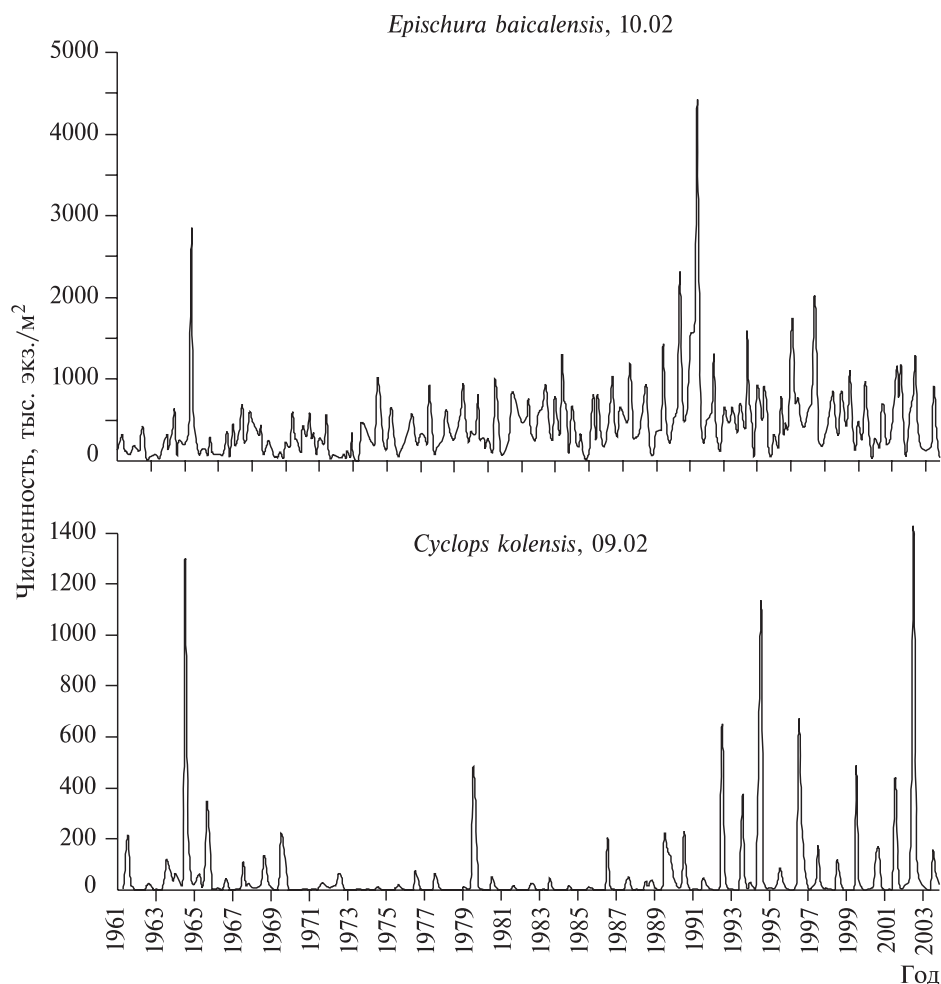


Рис. 6.240. Долговременная динамика численности эпишуры и циклопа в слое 0–50 м. Усредненные по биологическим сезонам данные, точка № 1, Южный Байкал (по данным Е.В. Пислегиной, НИИ биологии ИГУ).

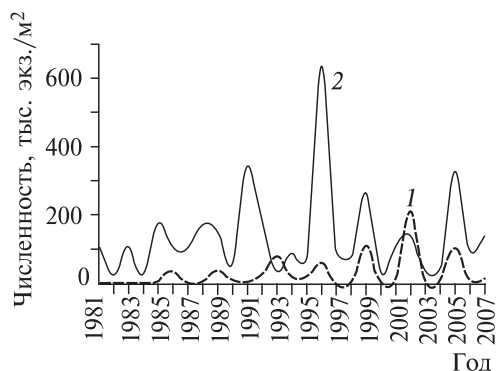


Рис. 6.241. Долговременная динамика численности клadoцeр (1) и коловраток (2) в слое 0–50 м. Усредненные по годам данные, точка № 1, Южный Байкал (по данным Е.В. Пислегина, НИИ биологии ИГУ).

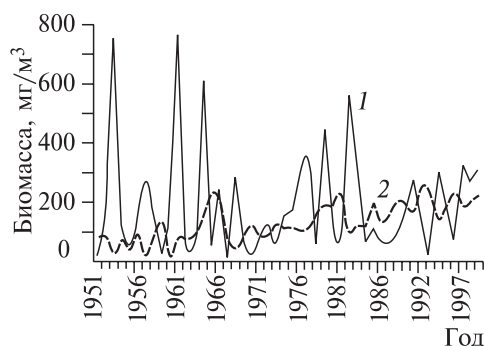


Рис. 6.242. Многолетняя динамика среднегодовой биомассы фито- и зоопланктона в слое 0–50 м, точка № 1, Южный Байкал (по данным А.В. Мокрого, НИИ биологии ИГУ).

Суммирование колебаний численности разных видов фитопланктона (в первую очередь, доминантов) и зоопланктона (главным образом эпишуры) дает нам синусоидальные кривые колебаний биомассы фито- и зоопланктона в Байкале (рис. 6.242). В этом отношении озеро не является каким-то исключением. Подобные межгодовые изменения количественных показателей планктонных видов отмечены для целого ряда других олиготрофных⁵⁸ водных экосистем.

Загадка чередования урожайных и неурожайных лет волновала байкаловедов со времени открытия этого явления. Для объяснения предлагались различные гипотезы — от влияния внешних движущих причин, например солнечной активности, до внутренних причин — особенностей жизненных циклов доминантных водорослей. Окончательное решение этой проблемы еще не найдено.

Были попытки объяснить феномен «мелозирных» лет сочетанием совокупности гидрометеорологических факторов, начиная с предыдущего лета и до календарной весны.

Другая гипотеза, поддерживаемая в настоящее время сотрудниками НИИ биологии ИГУ (и, по мнению авторов, наиболее правдоподобная), состоит в том, что всем сообществам, обладающим ограниченным запасом биогенных элементов, свойственны подобные *циклические автоколебательные процессы*. В таких сообществах происходят колебания численности их главных составляющих, вызванные внутренними причинами (взаимодействием компонентов сообщества), а амплитуды и периоды этих колебаний могут регулироваться за счет внешних факторов.

⁵⁸ Олиготрофные (от греч. *олигос* — мало, недостаточно и *трофе* — питание) водные экосистемы характеризуются низкой биологической продуктивностью, но высокой прозрачностью воды и биоразнообразием в отличие от эвтрофных с высокой продуктивностью, но низким биоразнообразием и прозрачностью воды.

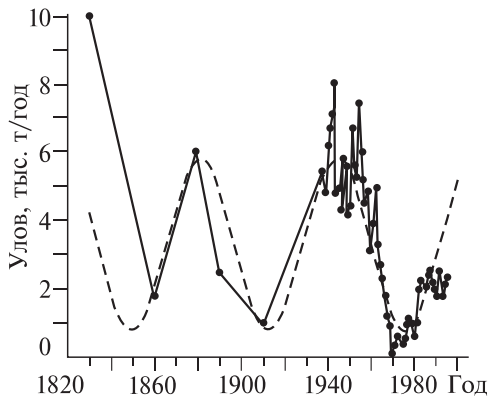


Рис. 6.243. Многолетняя динамика уловов омуля в оз. Байкал с 1830 по 1996 г. Синусоидой аппроксимированы 60-летние колебания [по: Евстафьев, Бондаренко, Мельник, 2010].

Сотрудники НИИПФ ИГУ и Лимнологического института СО РАН развивают весьма интересную гипотезу о влиянии циклов солнечной активности на колебательные процессы в экосистеме Байкала [Евстафьев, Бондаренко, Мельник, 2010]. Суть последней в том, что подледные максимумы водоросли *Aulacoseira baicalensis* происходят в среднем 1 раз в $3\frac{2}{3}$ года ($\frac{1}{3}$ цикла солнечной активности, точнее $\frac{1}{6}$, если за основу брать 22-летний цикл), иногда переходя на «сдвоенный» ритм в $7\frac{1}{3}$ года. Примерно такие же циклы обнаруживает эпишура, избегая массовых скоплений фитопланктона. Максимумы циклопа приходятся на урожайные по фитопланктону годы (наличие обилия пищи), однако также

обнаруживают более-менее выраженную цикличность в $14\frac{2}{3}$ года. Наконец, основная пелагическая промысловая рыба — омуль — *Coregonus migratorius* — обнаруживает более долгопериодные циклы, примерно соответствующие «экономическим циклам Кондратьева» — около 60 лет (рис. 6.243). Антропогенный фактор, в частности перевыловы в отдельные периоды, может лишь сглаживать эти колебания. Единственное условие — массового обилия омуля следует ожидать обязательно после очередного «мелозирного» года.

Исходя из найденной закономерности, становится возможным строить долгосрочные прогнозы уловов омуля и планировать соответствующие рыбохозяйственные мероприятия.

6.5.2. СООБЩЕСТВА НЕКТОНА

В этом разделе рассматриваются активно подвижные организмы пелагиали (толщи вод) оз. Байкал. Под **нектоном** в гидробиологии понимают совокупность обитателей водной толщи, способных к активному направленному движению и к противостоянию токам воды. Для организмов нектона характерны хорошо обтекаемая форма тела и крупные размеры, как правило, не менее 2–3 см [Константинов, 1986].

Для озерных водоемов к нектону традиционно относят пелагических рыб, а в Байкале — млекопитающих (нерпа) и представителей ракообразных — бокоплав макрогектопус (*Macrohectopus branickii*; см. рис. 6.165). Последнего в ряде публикаций относят к макропланктону. Однако, как показано далее, макрогектопусу свойственны направленные перемещения как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях. Кроме того, граница между планктоном и

нектоном достаточно условна. Так, молодь рыб — голомянок и широколобок — характеризуется незначительной подвижностью и поэтому называется ихтиопланктоном [Коряков, 1975]. У макрогектопуса, с этой точки зрения, молодь и карликовые (длиной 3–6 мм) самцы могут быть отнесены к планктону, а крупные (14–38 мм) самки — к нектону. Некоторые авторы избегают прямого упоминания жизненной формы этого рачка и ограничиваются названием «пелагический бокоплав» [Вилисова, 1962; Николаева, 1964, 1967; и др.].

Макрогектопус населяет открытые воды Байкала; в заливах (Баргузинском, Чивыркуйском) регулярно встречается только в их внешних, глубоководных, частях. В пищевой сети пелагиали он занимает одновременно два трофических уровня, поскольку питается и фито-, и зоопланктоном. В желудках макрогектопуса регулярно обнаруживаются остатки планктонных диатомовых водорослей, эпишуры, коловраток, реже — кладоцер. Возможно, он способен потреблять личинок малой голомянки. Размножается макрогектопус круглогодично, но с двумя максимумами в течение года: с марта по май и в августе — сентябре. В эти периоды возрастает его численность за счет мелких молодых особей.

По многолетним данным уловов сетью ДжОМ (Джеди, океаническая модель, диаметр входного отверстия 80–90 см), численность макрогектопуса в разных районах Байкала варьирует обычно в пределах 1–6 экз./м³. Наиболее обилен этот вид в Средней котловине озера напротив о. Ольхон, в северном створе Малого моря и во внешних участках Баргузинского и Чивыркуйского заливов — до 12,5 экз./м³ [Вилисова, 1962].

Однако эти оценки — сильно усредненные. Необходимо учитывать свойственное макрогектопусу миграционное поведение и способность к образованию очень плотных миграционных скоплений. Достаточно давно замечено, что эти скопления достигают наибольшего обилия в присклоновых участках озера. Из данных по соотношениям численности и биомассы хорошо заметно раздельное нахождение в пространстве разных размерных групп рачка в дневное и ночное время (табл. 6.13). Как было показано на основе многократных сетных ловов и с помощью гидроакустической аппаратуры, дневные скопления макрогектопуса над глубинами с отметками дна менее 100 м обычно отсутствуют; видимо, рачки обладают способностью к дистанционному восприятию дна и направлены избегать мелководных участков [Мельник и др., 1995, 2002; Melnik et al., 1993]. С наступлением ночи биомасса макрогектопуса в горизонте 0–250 м возрастает намного больше, чем численность, за счет подъема крупных самок из более глубоких слоев воды.

В ночное время скопления макрогектопуса поднимаются гораздо ближе к поверхности воды, они все равно не заходят на участки, располагающиеся над глубинами менее 100 м. Известны, однако, неоднократные исключения, когда взрослые самки макрогектопуса отмечались и отлавливались в ночное время прямо у уреза воды Байкала. Вероятно, эти факты можно объяснить штормовым стоном поверхностной воды в сторону открытого Байкала, когда в порядке компенсации к берегу поднимается холодная глубинная вода.

Таблица 6.13

Средняя численность и биомасса макрогектопуса в слое 0–250 м на профиле Листвянка — Снежная в 1953 г. по данным дневных (числитель) и ночных (знаменатель) ловов [Вилисова, 1962]

Месяц	В 1 м ³		Под 1 м ²	
	экз.	мг	экз.	мг
Январь	0,3	0,3	75	75
	—	—	—	—
Март	0,6	0,7	150	175
	2,8	4,9	600	1225
Апрель	2,2	1,2	550	300
	1,7	3,2	425	800
Май	1,4	1,1	350	275
	1,5	5,3	375	1325
Июль	0,7	1,3	175	325
	0,6	4,4	156	1100
Август — сентябрь	0,7	0,9	175	225
	2,1	17,5	525	1575
Октябрь	1,0	2,1	250	525
	1,1	6,3	270	1575
Ноябрь	0,13	0,18	25	45
	0,9	9,8	225	2450

Гораздо более непонятны неоднократно описанные факты присутствия огромного количества макрогектопуса у поверхности воды в дневное время. Такие факты наблюдались гидробиологом И.К. Вилисовой [1962], ихтиологом С.Г. Майстренко (2002, устн. сообщ.), а также И.В. Механиковой и В.В. Тахтеевым [2001].

В целом же поведение стай рачка на удивление «целесообразно»; обладая способностью к активным горизонтальным и вертикальным перемещениям (по разным данным — от 1 до 4 м/с), он избегает как выноса на мелководные участки озера, так и подъемов в верхние, хорошо освещенные солнечным светом слои воды. Животное избегает яркого света (как солнечного, так и света судовых прожекторов) из-за высокой чувствительности его зрительной системы. Экранирующие пигментные клетки его глаза рудиментарны, и яркий свет может иметь разрушительную силу.

Интересные результаты получены при эхолотировании ночных приповерхностных слоев макрогектопуса в северной части Малого Моря [Мельник и др., 2002]. Когда судно находилось в движении и не было включено дополнительное освещение на палубе, в слое воды 0–70 м отмечались два или несколько звукорассеивающих скопления (ЗРС). При движении судна к южной, более мелководной, части пролива они «выклинивались» с эхограммы: рачки как будто специально не заходили туда. Более того, когда корабль останавливался для отработки планктонной станции и на палубе включалось дополнительное освещение, ЗРС исчезали с эхограммы (рис. 6.244, а, б), что хорошо видно в ее левой части. Судя по всему, рачки в массе отходили вглубь, при этом еще поворачиваясь к исследователям тонким концом тела, слабо улавливаемым эхолотом.

Генетический изоферментный анализ, проведенный В.М. Яхненко по 10 полиморфным белковым локусам у макрогектопуса из всех трех котловин Байкала, не выявил у него дифференциации на отдельные генетически изолированные популяции. По-видимому, генетический обмен имеет место по всей населенной рачком акватории не только благодаря горизонтальным течениям, но и вследствие его высокой подвижности.

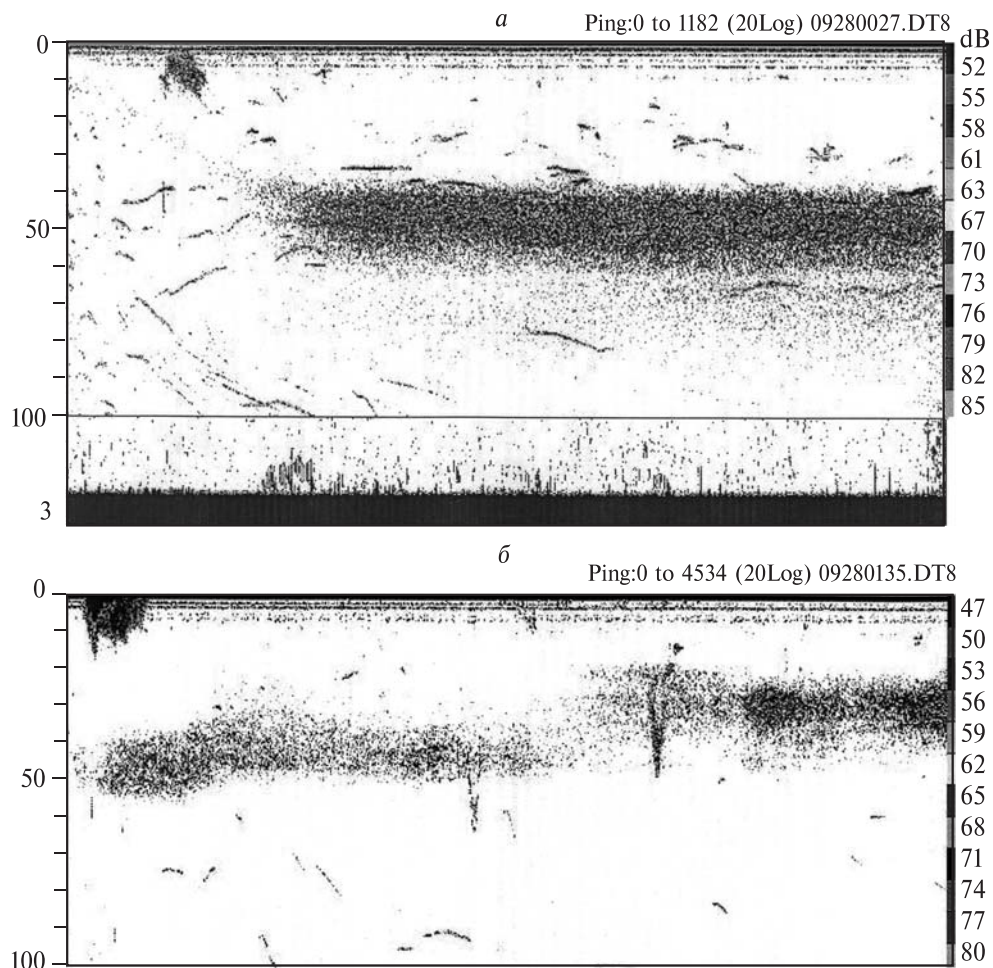


Рис. 6.244. Эхограмма распределения макрогектопуса 28 сентября 1998 г. в слое воды 0–100 м в северной части Малого моря [Мельник и др., 2002].

a — на профиле м. Саса — м. Арул (точка с координатами 53°39' с. ш., 107°58' в. д.). Время 00:27–00:47. Темная линия внизу — дно; *б* — на профиле м. Арул — м. Хобой (точка с координатами 53°44' с. ш., 107°60' в. д.). По оси Y — глубина, м. Время 01:35–02:51. В левом верхнем углу виден след от кильватерной струи корабля, в центральной части — отражение эхолотом сети ДжОМ при выполнении обловов отдельных слоев воды.

Все сказанное позволяет считать *Macrohectopus branickii* достаточно активно подвижным nektonным видом водной толщи Байкала. Его количество в озере огромно. По оценке М.Ю. Бекман и Э.Л. Афанасьевой [1977], его суммарная биомасса в Байкале составляет не менее 110 тыс. т. Этот вид является одним из ключевых звеньев пищевой сети пелагиали, в массе потребляется голомянками и омулем, в меньшей мере — желтокрылой и длиннокрылой широколобками [Мельник и др., 1995].

6.5.2.1. Пелагические ихтиоценозы

Для рыбного населения пелагиали озера характерны низкое видовое разнообразие и при этом наиболее высокая продуктивность. Ихтиоценоз образован 2 истинно пелагическими видами — *большой и малой голомянками*, 3 видами бентопелагических (придонно-пелагических) рыб — *желтокрылкой, северобайкальской желтокрылкой и длиннокрылкой*, а также *байкальским омулем*. Биомасса большой голомянки оценивается в 73,3–112,0 тыс. т, малой голомянки — в 61,5–103,0 тыс. т, желтокрылки — в 5 тыс. т, длиннокрылки и северобайкальской желтокрылки — в 3 тыс. т, омуля — в 23–30 тыс. т.

Большая и малая голомянки характеризуются рядом уникальных приспособлений к постоянному обитанию в толще воды. Ткани их тела содержат значительное количество жира (у большой голомянки — до 44 %, у малой — до 9 %), благодаря чему они обладают нейтральной или слабоположительной плавучестью и могут практически не затрачивать энергию на передвижение в толще воды. Другой уникальной особенностью голомянок является живорождение. Половозрелыми оба вида становятся в трехгодовалом возрасте. Вымет личинок у малой голомянки отмечается преимущественно с конца февраля по начало мая, у большой — преимущественно в июле — августе.

Личинки и мальки голомянок распространены по всей открытой части озера, с близкими значениями по трем главным впадинам. Личинки желтокрылок и длиннокрылок распространяются из районов нерестилищ в основном в прогретом слое воды. До длины 20 мм молодь желтокрылок может в массе подходить к берегам. Наивысшие концентрации молоди малой голомянки наблюдаются у поверхности воды в ночные часы с наступлением летней термической стратификации. Так, по данным Е.А. Корякова, в 1961 г. при горизонтальном лове скоростной сетью Яшнова на площади 100 м² в слое 0–2 м в период с 15 июля по 15 августа отмечалось 20–40 экз., в Среднем Байкале — 35–100 экз., в Северном Байкале — 75–400 экз. Более высокие концентрации молоди голомянок на севере озера автор связывает с меньшей мощностью эпилимниона, который эти рыбы избегают.

В области распространения теплых вод отмечаются также пелагические личинки и мальки песчаной широколобки.

Интенсивное потребление молоди желтокрылки начинается с подходом ее к берегам со второй половины августа и продолжается около 2 мес.

Желтокрылка и длиннокрылка — бентопелагические рыбы, так как размножение их происходит на каменистых грунтах литорали озера, куда рыбы мигрируют, образуя значительные по численности нерестовые стада (желтокрылка) либо перемещаясь относительно разрозненно (длиннокрылка). По срокам размножения желтокрылка образует три нерестовых стада, названных в соответствии с периодами нереста мартовским, майским и августовским. Различия между ними по особенностям биологии размножения выражаются в размерах производителей и их среднем возрасте, плодовитости и глубине мест откладки икры. Нерестовое стадо мартовской популяции желтокрылки состоит из более крупных и позже достигающих половой зрелости рыб. Несколько меньшие

размеры и возраст имеют производители майской популяции, а нерестовое стадо августовской популяции характеризуется наименьшими размерами и возрастом. В современный период в нерестовом стаде мартовской популяции самцы имеют среднюю длину $132,7 \pm 1,7$ мм и средний возраст 4,8 года, самки — $125,4 \pm 1,5$ мм и 4,9 года; в нерестовом стаде майской популяции самцы — соответственно $119,7 \pm 0,5$ и 4,4, самки — $111,3 \pm 0,5$ и 4,1, в августовском — самцы $111,1 \pm 0,9$ и 4,0, самки — $98,4 \pm 0,6$ и 3,6. Размножение мартовской популяции происходит на глубинах 2–5 м при температуре воды 1–2 °С, майской — в период распаления льда на глубинах от 0,1 до 2–3 м при температуре воды от 2–3 до 15–16 °С, а августовской — в зоне глубин от 2–3 до 10 м при температуре воды 10–16 °С. Средние показатели индивидуальной плодовитости мартовского стада желтокрылки изменяются от 1250 до 1410 икринок, майского — от 1770 до 1910, а августовского — от 1610 до 2100. Созревание северобайкальской желтокрылки и длиннокрылки наступает в трех-, четырехгодовалом возрасте. Размножение происходит в феврале — марте на глубинах свыше 10 м. Средняя плодовитость длиннокрылки с возрастом увеличивается от 800 до 2630 икринок.

Байкальский омуль — единственный промысловый вид в пелагиали озера. В результате приспособления к биотопической структурированности водных масс пелагиали озера у омуля сформировались три морфоэкологические группы популяций, различающиеся некоторыми морфологическими особенностями (число жаберных тычинок, размер глаз, форма тела), сроками созревания, плодовитостью, местами размножения и населяющие различные зоны озера. В приповерхностных слоях пелагиали открытых районов озера преимущественно обитает омуль *пелагической* морфоэкологической группы, в пелагиали прибрежной зоны — омуль *прибрежно-пелагической* морфоэкологической группы, а в пелагиали материкового склона до глубин в 350 м — омуль *придонно-глубоководной* морфоэкологической группы. Наиболее высоким темпом роста характеризуется омуль пелагической морфоэкологической группы, достигающий к пятилетнему возрасту средней длины 320 мм. Придонно-глубоководный омуль к этому возрасту в среднем имеет длину 310 мм, а прибрежно-пелагический — 290–300 мм. Наиболее раннее половое созревание в пятигодовалом возрасте отмечается у прибрежно-пелагического омуля, на один год позже начинается созревание у пелагического омуля и лишь в семигодовалом возрасте — у рыб придонно-глубоководной морфоэкологической группы. Средняя плодовитость пелагического омуля составляет 11–16 тыс. икринок, прибрежно-пелагического — 9–11 тыс., придонно-глубоководного — 14–22 тыс. икринок. Показатели роста и плодовитости рыб всех морфоэкологических групп в значительной мере зависят от обеспеченности омуля рыбной пищей (молодь желтокрылки и голомянок). Для размножения заходит в притоки озера. Основным местом размножения пелагического омуля является р. Селенга, нерестовый ход в которую имеет два пика — сентябрьский и октябрьский. Прибрежно-пелагический омуль размножается в основном в притоках Северного Байкала — Верхней Ангаре и Кичере. Пик нерестового хода этой расы приходится на

конец сентября. Рыбы придонно-глубоководной морфоэкологической группы заходят для размножения в основном в реки, впадающие в Посольский сор, и в ряд малых притоков в других районах Байкала, а также в незначительном количестве в Селенгу и Баргузин.

6.5.2.2. Популяция нерпы в экосистеме озера

Ареал нерпы ограничивается Байкалом. Основное место обитания — открытый Байкал. Иногда встречается в сорах и заливах озера. Байкал в отличие от других крупных озер страны ежегодно полностью замерзает, покрываясь льдом, средняя толщина которого колеблется от 50 до 140 см. Важнейшие события в жизни нерпы — рождение и выкармливание детенышей — происходят на льду (рис. 6.245). Поскольку 6–7 мес в году на Байкале стоит лед, в жизни байкальской нерпы он играет огромную роль. Именно поэтому байкальскую нерпу относят к паготовдным видам (льдолюбивым) (рис. 6.246, 6.247). Вопреки распространенному мнению, прибрежные камни (например берега Ушканьих островов) необходимы только для линьки и отдыха, поскольку здоровые перелинявшие особи летом находятся в периоде интенсивного нагула, т.е. постоянно охотятся перед предстоящим зимним сезоном. С момента вскрытия озера (март — май) и до полного очищения ото льда происходит перераспределение



Рис. 6.245. Детеныш байкальской нерпы — белок.



Рис. 6.246. Продухи во льду.



Рис. 6.247. Логовище байкальской нерпы.

зверей, сопровождаемое передвижениями животных с юга на север. С началом ледохода тюлени начиная с годовалого возраста приступают к линьке. Для смены старого поблекшего волоса на блестящий новый животные нуждаются в твердом субстрате. Выход зверя на лед в это время года достигает наибольшей интенсивности. По мере распада льдов и увеличения пространства открытой воды большинство животных из Южного Байкала перемещаются на более крепкий лед Среднего и Северного Байкала. В начале периода ледохода общая численность залежек наибольшая, в конце — наименьшая. Мощность залежек меняется противоположным образом: много льдов — залежки малочисленны, мало — число особей возрастает за счет подхода новых партий зверей.

В летний период распределение нерпы по озеру связано с интенсивным нагулом, к которому приступают исхудавшие после размножения и линьки животные. В прибрежной 3-километровой зоне Байкала обычно находится 15 % стада, в открытом Байкале — 85 %. Распределение животных разного возраста связано с возрастными различиями в питании. Ближе к берегам распространены молодые звери (первогодки, неполовозрелые в возрасте 1–3 лет), а вдали от них — взрослые. Молодые нерпы, не обладающие возможностями взрослых к глубоководному погружению с выключенным на длительное время дыханием, потребляют донных бычков прибрежной зоны. Взрослые нерпы добывают пищу, ныряя за пелагическими ракообразными и рыбами в открытых участках Байкала, в пелагиали, поэтому летом взрослая нерпа практически отсутствует в прогреваемых мелководных участках (заливах, сорах, придельтовых пространствах). Это связано не только с более высокими температурами воды, но и с отсутствием в этих местах основных объектов питания — голомянок. Осенью, с началом охлаждения воды, нерпа активно мигрирует в заливы и соры, где образование льдов происходит быстрее, чем в открытом Байкале.

Половозрелыми животные становятся в 3–4 года. Детенышей нерпа вынашивает 11 мес. Родится чаще всего один нерпенок. Лактация продолжается 2,0–2,5 мес, у некоторых — 3–3,5 мес. За это время, питаясь молоком матери (жирность молока — 50–60 %), детеныш успевает вырасти с 3–5 кг (при рождении) до 20–30 кг. При этом общая масса тела увеличивается в 7–9 раз, а масса подкожного жира — в 22 раза. Отмечена зависимость продолжительности выкармливания молоком детенышей от состояния ледового покрова. В годы раннего расхождения льда лактация укорочена, позднего — удлинена. Рождение нерпят происходит в специально подготовленных логовищах из снега и льда с обширной внутренней камерой, соединяемой с водой большой отдушиной, в конце февраля — марте и даже в первой декаде апреля. Логова удалены друг от друга на сотни метров, а иногда и на километры. Нерпята рождаются с серебристым или серебристо-серым мехом с текучим (ювенильным) волосом. Они находятся в логовах, не показываясь наружу в течение 1,0–1,5 мес, и успевают почти полностью полинять, прежде чем от весеннего тепла и жизнедеятельности самих животных поверхностный слой снега логовищ (крыша) обвалится.

Стратегия питания нерпы заключается в приспособлении к особенностям поведения главных пищевых объектов — 2 видов голомянок [Петров и др.,

1993; Stewart et al., 1997], из которых на 90 % состоит питание нерпы [Гурова, Пастухов, 1974; Егорова и др., 1992]. Биомасса голомянок составляет 69 % биомассы всех рыб Байкала [Sideleva, 2000]. Питается нерпа пелагическими бычками (голомянки, длиннокрылка, желтокрылка, омуль, эпишура и макрогектопус) и обитателями прибрежно-склоновой зоны — песчаная и каменная широколобки, лососевидные рыбы (чаще в сетях), бентосные беспозвоночные (гаммариды, моллюски). Состав пищи и интенсивность питания нерпы отличаются по сезонам. Интенсивно питается летом, в период нагула. Осенью в рационе нерпы доля голомянок снижается в 2–3 раза, в 4 раза увеличивается доля желтокрылки, лососевидных, донных бычков и в десятки раз песчаной и каменной широколобок. При питании песчаной широколобкой в присклоновой зоне в желудке и кишечнике нерпы всегда скапливается много песка и ила, что способствует освобождению нерпы от паразитической нематоды *Contracaecum osculatium baicalensis*, которая вызывает язвенное воспаление. В экспериментальных условиях (в специально оборудованном аквариуме) установили, что на стандартный обмен каждому зверю в сутки необходимо 2500 г желтокрылки. В природе животные значительную часть энергии тратят на передвижение и погружение на глубину. Кроме того, необходим приток энергии (пищи) на рост животных. Таким образом, «полный» среднесуточный рацион должен быть не меньше 2500 г. Считается, что пищевой рацион нерпы составляет в среднем 3 кг, что эквивалентно 2100 ккал и согласуется с общими представлениями об уровне энергетического обмена у млекопитающих с хищным типом питания.

Кроме рыб в пищеварительном тракте нерпы встречаются гаммариды, которые обычно попадают туда из желудков проглоченных рыб. При образовании больших скоплений макрогектопуса и эпишуры нерпа может питаться только этими пелагическими ракообразными. В прибрежной зоне нерпа питается бентосными ракообразными (акантогаммарусами), моллюсками, в основном в сумеречное время.

Современное состояние популяции байкальской нерпы оценивается как стабильно высокое. Ее численность составляет около 100 тыс. особей (98 120 особей). На поддержание высокой численности популяции байкальской нерпы влияют следующие факторы:

- 1) хорошие кормовые условия, достаточные для жизнедеятельности стада;
- 2) почти полное отсутствие у нерпы естественных врагов и конкурентов. На молодых нерпят могут нападать вороны, редко лисы и волки, а на берегу — медведи.
- 3) отсутствие какого-либо существенного промыслового прессинга на популяцию.

Вероятно, как только на берегах Байкала появился человек, так началась и «нерповка» — так называют охоту на нерпу. Этому есть многочисленные археологические подтверждения. В разные годы добыча нерпы колебалась от 2 тыс. в год в конце XVIII в. до 10 тыс. в начале и конце XX в. Объем добычи отражает как численность самих животных, так и численность населения (точ-

нее, охотников). Нерпа — очень осторожный зверь. Нерповка — весьма трудоемкий вид охоты, доступный далеко не каждому желающему. Нерпа до сих пор остается промысловым животным, а способы и орудия ее добычи практически не изменились на протяжении сотен лет.

О высокой численности популяции байкальской нерпы свидетельствует постепенное освоение ею нетипичных для нее мест нагула. Так, в летнем периоде нерпа стала часто отмечаться в Малом Море, а также во всех заливах и мелководных частях озера.

В настоящее время промысел байкальской нерпы сосредоточен в северной части Байкала. Он осуществляется в рамках поддержания традиционного образа жизни коренных малочисленных народов, проживающих на побережье Байкала (эвенки, тунгусы, буряты). Нерпу добывают подледными сетями или отстреливают (охота «на ружье»). По официальным данным, коренными народами в настоящее время добывается около 1,5 тыс. особей в год (табл. 6.14). Определенная часть населения расположенных вблизи Байкала населенных пунктов занимается добычей нерпы в личных целях неофициально. Однако

Таблица 6.14

Промысловая статистика добычи байкальской нерпы и экспертная оценка неофициального изъятия нерпы

Годы	Среднегодовая добыча, шт.	Лимит или ОДУ	Источник	Незаконная добыча	Источник
1977–1983	6000	5500–6500	Гладыш и др., 1984	3000	Гладыш и др., 1984
1970–1980	2950		Пастухов, 1993	3600	Пастухов, 1993
1980–1985	5770			3600	
1986–1989	4844		Петров и др., 1997	—	—
1990–1994	3893	—		—	
1995–1998	1729		Байкалрыбак — Колхозсоюз	—	—
1999	1845	7860		5000–6000	Петров и др., 1997
2000	2381	3000	ФГУ «Байкалрыбвод»	3000–4000	Наша экспертная оценка
2001	2824	3500		3000–4000	
2002	786	2000		1500–2000	
2003	1034	1500		3000–4000	
2004	1891	3000		3000–4000	
2005	2116	3500		2000–4000	
2006	2092	3500		1500–2000	
2007	Нет данных	0		Сотни, до 1000	
2008	1500			500–1000	
2009		1500		ФГУ «АБтур»	
2010	1000	2500	ФГУ «АБтур»	500	Экспертная оценка
2011	1623	2500	ФГУ «АБтур»	1000	Экспертная оценка

Примечание. ОДУ — общие допустимые уловы.

отсутствие большого коммерческого спроса, сравнительная дороговизна и трудоемкость промысла байкальского тюленя делает его нерентабельным, поэтому браконьерская нагрузка на популяцию байкальской нерпы невысока, связана с добычей щенков и проходит лишь в ледовый период, который длится 1,5 мес.

Изучение байкальской нерпы является исключительной частью познания всей биоты Байкала в целом. Как конечное звено в трофической цепи байкальская нерпа является индикатором состояния экосистемы Байкала. Изменения в трофической пирамиде неизменно отражаются на численности и на основных экологических показателях популяции.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Для чего необходимо изучение популяции байкальской нерпы?
2. Кто дал первое научное название байкальской нерпе?
3. Какие организмы входят в рацион байкальской нерпы?
4. Какова роль льда в жизни нерпы?
5. Есть ли враги у байкальской нерпы?
6. Откуда байкальская нерпа могла появиться в Байкале?

6.5.3. ЛЕДОВЫЕ (КРИОФИЛЬНЫЕ) СООБЩЕСТВА

Сравнительно недавно сотрудниками Лимнологического института СО РАН [Оболкина и др., 2000; Бордонский и др., 2003] были открыты новые для Байкала сообщества криофильных организмов, обитающих в капиллярах льда. В их составе — планктонные водоросли, инфузории, коловратки и ракообразные. В снежных лужах, образующихся при таянии поверхностного льда, отмечены хламидомонадовые водоросли и инфузории. В образующихся при таянии льда порах и каналах существуют богатые живыми организмами сообщества (рис. 6.248). В настоящее время установлен состав двух вариантов таких сообществ на основе: 1) эндемичных динофитовых *Gymnodinium baicalense* и *Peridinium baicalense*; 2) диатомовых рода *Aulacoseira*. Водорослям здесь сопутствуют инфузории и неэндемичные коловратки *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Filinia terminalis*, *Kellicottia longispina* и эндемичный рачок *Epischura baicalensis*.

В результате проведенных исследований была обнаружена определенная стратификация (слоистость) в распределении организмов в байкальском льду. В слое 10–40 см от поверхности отмечены водоросли, коловратки и науплиусы эпишуры, ниже концентрируются инфузории. Динофитовые сообщества не имеют определенной стратификации в толще льда. Гимнодиниевые и перидиниевые водоросли начинают размножаться еще до образования пор во льду. Одиночные клетки формируют легко рассыпающиеся слизистые колонии, в которых поселяется бактериопланктон. Для обоих типов сообществ

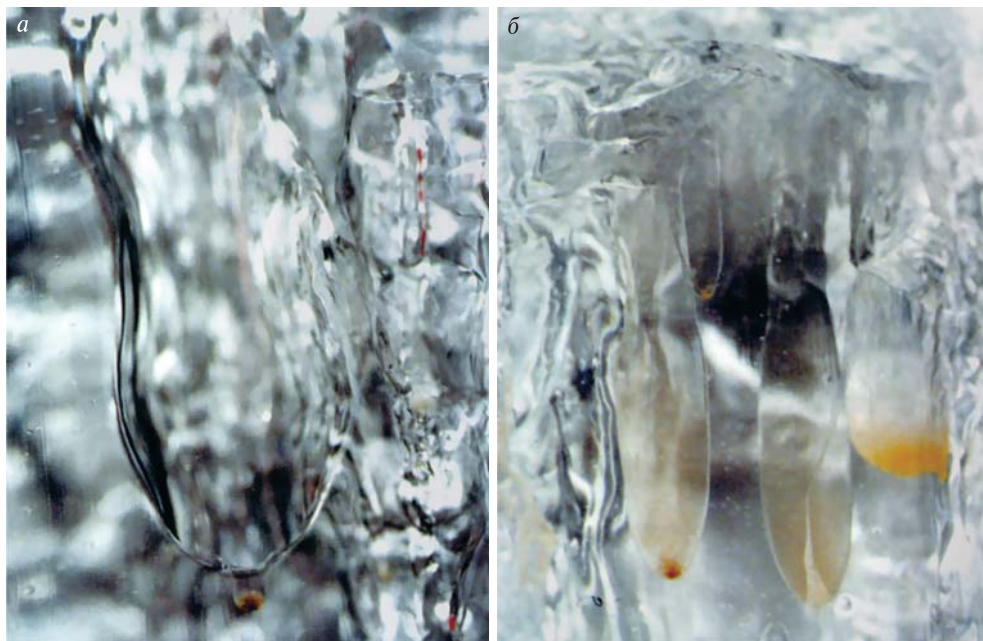


Рис. 6.248. Пальцевидные полости в толще байкальского льда, заполненные талой водой и оранжеватыми колониями динофитовых водорослей [Тимошкин, 2001].

характерно весьма неравномерное пятнистое горизонтальное распределение. В нижнем ярусе льда криофильные сообщества представлены не только планктонными, но и бентосными организмами.

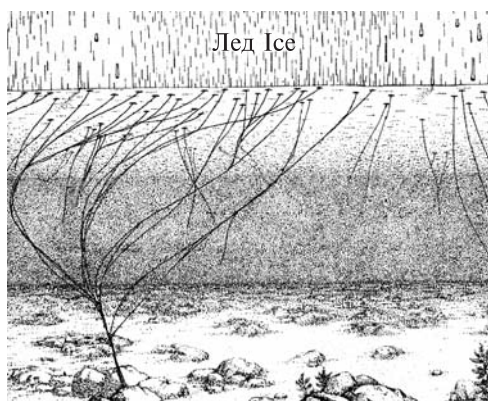


Рис. 6.249. Колонии нитчатых водорослей рода *Aulacoseira*, соединяющиеся с дном, а также «бокальчики» со скоплениями растительных жгутиковых *Gymnodinium* в толще льда [Тимошкин, 2001].

Подводная видеосъемка, проведенная в литорали озера, позволила обнаружить на нижней поверхности льда огромные скопления диатомовых водорослей в виде длинных нитей, тяжей, «бород», «шнуров» длиной от нескольких сантиметров до нескольких метров; верхняя часть колонии находится глубоко в толще льда (рис. 6.249). В конце марта — начале апреля эти нити отрываются и оседают на дно. Отмечено, что за 1,5–2 мес на дно литорали оседает 2–3 «урожая» водорослей, которые используются в пищу донными организмами (бактерии, простейшие, коловратки, ракообразные, моллюски, черви). В торосистых участках льда, в различных неровно-

стях, углублениях были отмечены донные макрофиты, а не планктонные водоросли, которые также заселяются простейшими и беспозвоночными.

Криофильные сообщества представляют собой важный элемент экосистемы Байкала, который влияет на донные сообщества, обеспечивая их дополнительной пищей в конце зимы и ранней весной.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Когда и кем были открыты криофильные сообщества на Байкале?
2. Какие организмы входят в состав криофильных сообществ?
3. Какова роль криофильных сообществ в экосистеме Байкала?

6.5.4. КРУГООБОРОТ ВЕЩЕСТВА И ПОТОКИ ЭНЕРГИИ В ЭКОСИСТЕМЕ ПЕЛАГИАЛИ

В Байкале, как и в подавляющем большинстве водоемов Земли, основой функционирования экосистемы является продукция зеленых растений — создание ими органического вещества из неорганических компонентов в процессе фотосинтеза с использованием энергии солнечной радиации. Здесь надо определиться с некоторыми терминами.

Первичная продукция — новообразование органического вещества из неорганического. Она создается в процессе фотосинтеза и, в значительно меньшей степени, хемосинтеза. В ходе фотосинтеза энергия Солнца улавливается фотосинтетическими пигментами (главным образом, хлорофиллом) и переводится в энергию химических связей органических веществ. Говоря о первичной продукции, нужно выделять валовую первичную продукцию и чистую первичную продукцию.

Валовая первичная продукция — общая скорость фотосинтеза, все создание органического вещества, в том числе и того, которое используется самими растениями на поддержание их существования (на обмен, на дыхание).

Чистая первичная продукция, или эффективная первичная продукция, представляет собой скорость создания органического вещества за вычетом доли, используемой самими же организмами на процессы жизнедеятельности. Эту часть первичной продукции называют еще *ассимиляцией*.

Чистая продукция сообщества, или *продуктивность сообщества*, — скорость накопления органического вещества сообществом после выедания этого вещества консументами. Прирост массы консументов называют *вторичной продукцией*, но ее источник — первичная продукция.

Вопросы определения первичной и вторичной продукции, продуктивности гидробиоценозов достаточно полно описаны в специальной отечественной и переводной литературе [Одум, 1986; Алимов, 1989; Оценка..., 1993; Мониторинг..., 1994; и др.].

Передача энергии от продуцентов консументам проходит в процессе поедания животными растений. При этом на каждом этапе — от растений к растительноядным (консументам I порядка); от растительноядных к хищникам (консументам II порядка), от хозяев к паразитам — теряется 90 % энергии. Не более 10 % энергии передается на следующий трофический уровень. Получается, что для прироста биомассы эпишуры на 1 кг она должна съесть не меньше 10 кг водорослей, для прироста биомассы макрогектопуса или голомянки на 1 кг они должны съесть не меньше 10 кг эпишуры. Для прибавки биомассы нерпы на 1 кг она должна съесть не меньше 10 кг голомянки. При этом происходит концентрация консервативных веществ (металлов, трудноразложимой органики, такой как ДДТ). Если концентрация какого-либо консервативного загрязнителя в водорослях составляла бы 1 мкг на 1 кг их массы, то в эпишуре бы — 10 мкг; в макрогектопусе — 0,1 мг; в голомянке — 1 мг; а в нерпе уже — 10 мг, что в 10 000 раз выше, чем в водорослях.

Особенностью крупных озер является то, что в них львиная доля потока энергии и круговорота вещества происходит в пелагиали. В этом отношении экосистема Байкала схожа с экосистемой пелагиали океана — более 90 % круговорота вещества и потока энергии проходит через пелагическую часть экосистемы, являющейся основой функционирования всей экосистемы озера. Главным передаточным звеном, связывающим планктонную и бентосную экосистемы, являются микроорганизмы, минерализующие органические останки и отходы деятельности планктонных и нектонных организмов и поставляющие исходный материал для фотосинтеза как фитопланктона, так и фитобентоса (рис. 6.250). Другое очень важное звено — зообентос, питающийся оседающими останками пелагических организмов, но также и планктонными организмами (как, например, губки и гаммариды).

Годовой ход первичной и вторичной продукции (в основном эпишуры) представлен на рис. 6.251. Равенство и даже явное превышение продукции консумента над первичной продукцией обусловлены тем, что на рисунке приведены данные для верхнего 10-метрового слоя воды, где концентрируется основная масса интенсивно растущих личинок и молоди эпишуры, питающихся и бактерио-, и фитопланктоном. Высокая прозрачность байкальской воды приводит к тому, что максимум продукции фитопланктона, в частности в подледный период, часто приходится на слой 10–25 м.

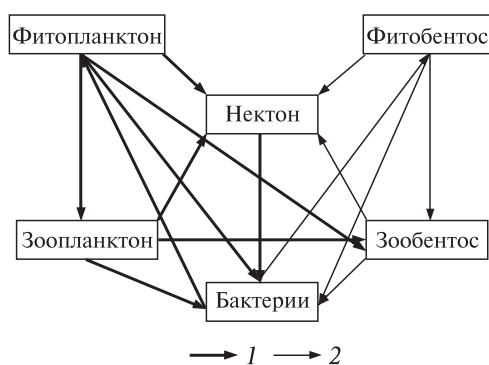


Рис. 6.250. Кругооборот веществ в идеализированной экосистеме крупного озера. 1 — основные потоки вещества; 2 — второстепенные.

Если рассматривать всю водную толщу, то среднегодовая продукция (сырой биомассы) составляет: первич-

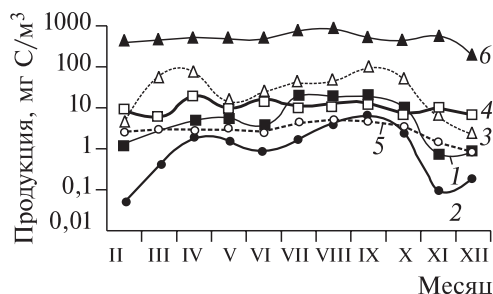


Рис. 6.251. Годовой ход продукционных процессов в верхнем (0–10 м) слое воды Южного Байкала по многолетним (1979–2000 гг.) данным НИИ биологии ИГУ.

Первичная продукция: 1 — среднее, 2 — минимальное, 3 — максимальное значения; вторичная продукция (по эпишуре): 4 — среднее, 5 — минимальное, 6 — максимальное значения.

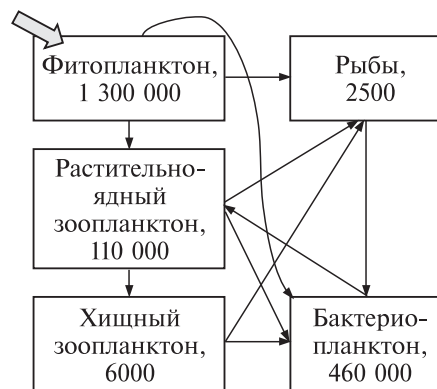


Рис. 6.252. Упрощенная схема энергетической структуры экосистемы пелагиали озера Байкал (в ГДж/год).

ная — 2100 мг/(м² · год), бактериальная — 748, растительноядного зоопланктона — 178, хищного зоопланктона — 10, рыб — 4 мг/(м² · год), что вполне соответствует современным представлениям о функционировании водных экосистем. Таким образом, по количеству первичной продукции (от 0,01 до 133,00 со средним значением 3,75 мг/(м³ · сут) на единицу объема воды его следует считать ультраолиготрофным водоемом, которые характеризуются значениями первичной продукции до 30–125 мг/(м³ · сут), формирующейся в верхнем слое воды.

Количественно энергетическую структуру экосистемы озера можно представить следующим образом (рис. 6.252).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое первичная продукция?
2. Что такое вторичная продукция?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — 152 с.
 Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — 831 с.
 Антипова Н.Л. О колебаниях численности видов мезоциры в планктоне озера Байкал // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1963а. — Т. 13. — С. 235–241.
 Антипова Н.Л. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. — 1963б. — Т. 2, ч. 2. — С. 12–28.
 Антипова Н.Л., Кожов М.М. Материалы по сезонным и годовым колебаниям численности руководящих форм фитопланктона оз. Байкал // Тр. Иркут. гос. ун-та. Сер. биол. — 1953. — Т. 7, вып. 1–2. — С. 63–68.

- Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала. — Новосибирск: Наука, 1995. — 694 с.
- Афанасьева Э.Л. Биология байкальской эпишуры. — Новосибирск: Наука. — 1977, 144 с.
- Бентос и планктон Южного Байкала. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1970. — 140 с. — (Изв. БГНИИ при Иркут. гос. ун-те; Т. 23, вып. 1).
- Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. — Новосибирск: Наука, 1977. — 254 с.
- Бордонский Г.С., Бондаренко Н.А., Оболкина Л.А., Тимошкин О.А. Ледовые сообщества Байкала // Природа. — 2003. — № 7. — С. 22–24.
- Брусиловский П.М. Коллективы предикторов в экологическом прогнозировании. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1987. — 104 с.
- Ватанабе Я., Дрюккер В.В., Моложавая О.А. Применение метода эпифлюоресцентной микроскопии для изучения бактериопланктона оз. Байкал // Тезисы конференции «Байкал — природная лаборатория для исследования изменений окружающей среды и климата». Секция «Биология». 11–17 мая 1994. — Иркутск: ЛИСНА, 1994. — Т. 5. — С. 107–108.
- Вилисова И.К. Сравнительный обзор зоопланктона Посольского сора и прибрежных районов открытого Байкала // Тр. Байк. лимнол. ст. АН СССР. — 1954. — Т. 14. — С. 190–262.
- Вилисова И.К. Зоопланктон Малого моря // Тр. Байк. лимнол. ст. АН СССР. — 1959. — Т. 17. — С. 275–304.
- Вилисова И.К. К экологии байкальского пелагического бокоплава *Macrohectopus branickii* Düb. // Систематика и экология ракообразных Байкала. — 1962. — С. 156–171. — (Тр. Лимнол. ин-та; Т. 2 (22), ч. 1).
- Геологические и экологические прогнозы. — Новосибирск: Наука, 1984. — 217 с.
- Гладыш А.П., Пронин Н.М., Жалцанова Д.-С.Д. Многолетние изменения биологических показателей и зараженности байкальской нерпы // Вопросы развития рыбного хозяйства в бассейне оз. Байкал. — Л.: Промрыбзавод, 1984. — Вып. 211. — С. 92–100.
- Гоман Г.А. Влияние сточных вод Байкальского целлюлозного завода на микробиологические процессы в воде и грунтах Южного Байкала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 1973. — 19 с.
- Гурова Л.А., Пастухов В.Д. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1974. — 186 с.
- Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. — Новосибирск: Наука, 1988. — 238 с.
- Дрюккер В.В., Дутова Н.В. Изучение морфологического разнообразия бактериофагов озера Байкал // Докл. АН. — 2006. — Т. 410, № 6. — С. 847–849.
- Дрюккер В.В., Дутова Н.В. Бактериофаги как новое трофическое звено в экосистеме глубоководного озера Байкал // Докл. АН. — 2009. — Т. 427, № 2. — С. 277–281.
- Дрюккер В.В., Косторнова Т.Я., Моложавая О.А. Особенности распределения микроорганизмов в глубоководном озере в условиях образования термобара // Тезисы докладов I-го съезда микробиологов Узбекистана. Ташкент, 7–9 октября 1997. — Ташкент: Изд-во АН Республики Узбекистан, 1997. — С. 29.
- Евстафьев В.К., Бондаренко Н.А. Природа явления «мелозирных лет» в оз. Байкал // Гидробиол. журн. — 2002. — Т. 38, № 1. — С. 1–12.
- Евстафьев В.К., Бондаренко Н.А., Мельник Н.Г. Анализ многолетней динамики основных звеньев трофической сети в пелагиали озера Байкал // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. «Биология. Экология». — 2010. — Т. 3, № 1. — С. 3–11.
- Егорова Л.И., Елагин О.К., Иванов М.К. и др. Питание байкальской нерпы: Состояние проблемы. I: Метод и результаты исследования питания в конце 80-х годов // Сиб. биол. журн. — 1992. — № 4. — С. 40–47.
- Иванов Т.М. К вопросу о питании байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin) и методика его изучения // Изв. БГ НИИ при ВСГУ. — 1936. — Т. 7, вып. 1–2. — С. 137–140.
- Изменчивость природных явлений во времени. — Новосибирск: Наука, 1982. — 223 с.

- Кожов М.М.** Животный мир озера Байкал. — Иркутск: ОГИЗ, 1947. — 303 с.
- Кожов М.М.** Пресные воды Восточной Сибири (бассейн Байкала, Ангары, Витима, Верхнего течения Лены и Нижней Тунгуски). — Иркутск: ОГИЗ, 1950. — 367 с.
- Кожов М.М.** Сезонные и годовые изменения в планктоне озера Байкал // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1955. — Т. 6. — С. 133–157.
- Кожов М.М.** Биология озера Байкал. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 316 с.
- Кожов М.М.** К познанию планктона оз. Байкал // Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркут. гос. ун-те. — 1965. — Т. 18, вып. 1–2. — С. 3–17.
- Кожов М.М.** Очерки по байкаловедению. — Иркутск, 1972. — 254 с.
- Кожова О.М.** Питание *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) на озере Байкал // Докл. АН СССР. — 1953. — Т. 90, № 2. — С. 299–301.
- Кожова О.М.** Горизонтальное распределение планктонных водорослей в озере Байкал // Изв. Вост. фил. АН СССР. — 1959а. — Вып. 4–5. — С. 226–233.
- Кожова О.М.** О подледном «цветении» озера Байкал // Ботан. журн. — 1959б. — Т. 44, № 7. — С. 1001–1004.
- Кожова О.М.** Фитопланктон Малого Моря // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1959в. — Т. 17. — С. 255–274.
- Кожова О.М., Бейм А.М.** Экологический мониторинг Байкала. — М.: Экология, 1993. — 351 с.
- Кожова О.М., Загоренко Г.Ф.** О состоянии фитопланктона Байкала // Водн. ресурсы. — 1982. — № 4. — С. 149–157.
- Кожова О.М., Казанцева Э.А.** О сезонных изменениях бактериопланктона в водах оз. Байкал // Микробиология. — 1961. — Т. 30, № 1. — С. 113–117.
- Коли Г.** Анализ популяций позвоночных. — М.: Мир, 1979. — 234 с.
- Константинов А.С.** Общая гидробиология: учеб. для вузов. — М.: Высш. шк., 1986. — 472 с.
- Кузнецов С.И.** Сравнительная характеристика биомассы бактерий и фитопланктона в поверхностном слое воды Среднего Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1951. — Т. 13. — С. 217–224.
- Кузнецов С.И.** Микробиологическая характеристика вод и грунтов Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1957. — Т. 15. — С. 388–396.
- Мазепова Г.Ф.** Циклопы озера Байкал. — Новосибирск: Наука, 1978. — 144 с.
- Мазепова Г.Ф.** Биология *Cyclops kolensis* Lill. в озере Байкал // Тр. Лимнол. ин-та АН СССР. — 1963. — Т. 1 (21), ч. 2: Биология беспозвоночных Байкала (Tendipedidae, Cyclopoida). — С. 49–130.
- Максимова Э.А., Максимов В.Н.** Микробиология вод Байкала. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1989. — 168 с.
- Мельник Н.Г., Тимошкин О.А., Сиделева В.Г.** Распределение *M. branickii* и некоторые особенности его экологии // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). — Новосибирск: Наука, 1995. — С. 511–522.
- Мельник Н.Г., Шубенков С.Г., Попов С.Б. и др.** Изучение распределения пелагической амфиподы *Macrohectopus branickii* (Дуб.) в Малом Море озера Байкал гидроакустическим методом // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2002. — С. 27–45.
- Мессинева М.А.** Биохимическое исследования глубоководных осадков Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1957. — Т. 15. — С. 119.
- Методология** оценки состояния экосистем / О.М. Кожова, Л.Р. Измestьева, Б.К. Павлов и др. — Ростов н/Д: Изд-во ООО «ЦВВР», 2000. — 128 с.
- Методология** оценки состояния экосистем. — Новосибирск: Наука, 1998. — 127 с.
- Механикова И.В., Тахтеев В.В.** Суточные вертикальные миграции амфипод озера Байкал: Возможные причины и экологическое значение // Исследование фауны водоемов Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2001. — С. 88–108.

- Младова Т.А. О качественном составе бактериопланктона // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. — 1971. — Т. 12 (32). — С. 196–201.
- Мониторинг фитопланктона. — Новосибирск: Наука, 1994. — 141 с.
- Нечаева Н.Б., Салимовская-Родина А.Г. Микробиологический анализ донных отложений Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1935. — Т. 6. — С. 5–14.
- Николаева Е.П. Материалы по питанию байкальского пелагического бокоплава // Сборник кратких сообщений и докладов о научной работе по биологии и почвоведению (Иркут. ун-т). — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1964. — С. 31–35.
- Николаева Е.П. Некоторые данные к биологии размножения пелагического байкальского бокоплава *Macrohectopus branickii* Dyb. // Изв. БГНИИ при ИГУ. — 1967. — Т. 20.
- Оболкина Л.А., Бондаренко Л.А., Дорошенко Л.Ф. и др. О находке криофильного сообщества в озере Байкал // Докл. РАН. — 2000. — Т. 371, № 6. — С. 815–817.
- Одум Ю. Экология: В 2 т: Пер. с англ. Ю.М. Фролова / под ред. В.Е. Соколова. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.; Т. 2. — 376 с.
- Оценка продуктивности фитопланктона. — Новосибирск: Наука, 1993. — 140 с.
- Оценка состояния водных и наземных экологических систем. — Новосибирск: Наука, 1994.
- Пастухов В.Д. Байкальская нерпа. — Новосибирск: ВО Наука, 1993. — 272 с.
- Петрова Е.А., Воронов А.В., Иванов М.К. Численность, распределение приплода и промысел популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) // Зоол. журн. — 1997. — Т. 76. — С. 858–864.
- Петров Е.А., Сиделева В.Г., Стюарт Б., Мельник Н.Г. Питание байкальской нерпы: Состояние проблемы. 5: Нырятельное поведение и экология питания // Сиб. биол. журн. — 1993. — № 6.
- Поповская Г.И. Фитопланктон глубочайшего озера мира // Морской и пресноводный планктон. — Л., 1987. — С. 107–115.
- Поповская Г.И., Генкал С.И., Лихошвай Е.В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал. — Новосибирск: Наука, 2002. — 168 с.
- Поповская Г.И., Зилов Е.А., Стом Д.И., Бархатова О.А. *Aulacoseira baicalensis* и *Nitzschia acicularis* (Bacillariophyta) в планктоне оз. Байкал // Ботан. журн. — 1997. — Т. 82, № 5. — С. 33–38.
- Поповская Г.И. Новый вид рода *Synechocystis limnetica* в планктоне озера Байкал // Новости систематики низших растений. — Л.: Наука, 1968. — С. 3–5.
- Приемы прогнозирования экологических систем. — Новосибирск: Наука, 1985. — 127 с.
- Проблемы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1978. — 295 с.
- Проблемы прогнозирования экологических систем / под ред. О.М. Кожовой, Я.Я. Ащепковой. — Новосибирск: Наука, 1982. — 127 с.
- Проблемы сохранения разнообразия. — Новосибирск: Наука, 1998. — 257 с.
- Проблемы экологии. — Новосибирск: Наука, 1995. — Т. 1. — 333 с.; Т. 2. — 301 с.
- Прогнозирование экологических процессов. — Новосибирск: Наука, 1986. — 214 с.
- Путь познания Байкала / Э.Л. Афанасьева, М.Ю. Бекман, Е.В. Безрукова и др. — Новосибирск: Наука, 1987. — 304 с.
- Романова А.П. Сезонная динамика бактериопланктона, его горизонтальное и вертикальное распределение в южной части Байкала // Изв. СО АН СССР. — 1958. — № 7.
- Скабичевский А.П. К биологии *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl. // Русск. гидробиол. журн. — 1929. — Т. 8, № 4–5. — С. 93–113.
- Состояние сообществ Южного Байкала. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. — 176 с.
- Экосистемы и природные ресурсы горных стран. — Новосибирск, 2004. — С. 82–87.
- Яснитский В.Н. Материалы к познанию планктона озера Байкал // Тр. Иркут. о-ва естествоиспыт. — 1923. — Т. 1, вып. 1. — С. 31–74.
- Яснитский В.Н. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в работах Биологической станции за 1926–1928 гг. // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. ун-те. — 1930. — Т. 4, вып. 4. — С. 191–238.

- Яснитский В.Н.** Планктон северной оконечности Байкала // Тр. Иркут. о-ва естествоиспыт. — 1934. — Т. 6, вып. 1. — С. 85–102.
- Яснитский В.Н., Скабичевский А.П.** Фитопланктон Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1957. — Т. 15. — С. 212–261.
- Bangs M., Battarbee R.W., Flower R.J. et al.** Climate Change in Lake Baikal: Diatom evidence in an area of continuous sedimentation // Int. J. Earth. Sci. — 2000. — Vol. 89. — P. 251–259.
- Bondarenko N.A.** Floral shift in the phytoplankton of Lake Baikal, Siberia: Recent dominance of *Nitzschia acicularis* // Plankton Biology and Ecology. — 1999. — Vol. 46, N 1. — P. 18–23.
- Bondarenko N.A., Tuji A., Nakanishi M.** A comparison of phytoplankton communities between Lakes Biwa and Baikal // Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 568 (S). — P. 25–29.
- Drucker V.V., Dutova N.V.** Phages of Lake Baikal // Abstracts of International Baikal Symposium on Microbiology «Microorganisms in ecosystems of lakes, rivers and reservoirs». September 8–13, 2003, Irkutsk. — Publishing House of Institute of Geography SB RAS, 2003. — P. 36.
- Fietz S., Kobanova G., Izmet'eva L., Nicklisch A.** Regional, vertical and seasonal distribution of phytoplankton and photosynthetic pigments in Lake Baikal // J. Plankton Res. — 2005. — Vol. 27. — P. 793–810.
- Fietz S., Nicklisch A., Oberhänsli H.** Phytoplankton response to climate changes in Lake Baikal during the Holocene and Kazantsevo Interglacials assessed from sedimentary pigments // J. Paleolimnol. — 2007. — Vol. 37. — P. 177–203.
- Genkal S.I., Bondarenko N.A.** Are the Lake Baikal diatoms endemic? // Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 568 (S). — P. 143–153. — DOI 0.1007/s10750-006-0321-y.
- Genkal S.I., Popovskaya G.I.** Centric Diatom Algae of the Selenga River and Its Delta Branches // Inland Water Biology. — 2008. — Vol. 1, N 2. — P. 120–128.
- Granin N.G., Jewson D.H., Gnatovsky R.Y. et al.** Turbulent mixing under ice and the growth of diatoms in Lake Baikal // Verh. Intern. Ver. theor. ang. Limnologie. — 2000. — Vol. 27.
- Gutwinsky R.O.** Pionowen rozedleniu glanow jezera Baikalskiego // Kosmos. — Lwow, 1890. — Vol. 15. — P. 498–506.
- Hampton S.E., Izmet'eva L.R., Moore M.V. et al.** Sixty years of environmental change in the in the world's largest freshwater lake — Lake Baikal, Siberia // Global Change Biology. — 2008. — Vol. 14. — P. 1947–1958.
- Izmet'eva L., Silow E.** Long-term dynamics of summer community of Baikal phytoplankton and climate change // 13th World Lake Conference. Abstract volume. — Wuhan, 2009. — P. 110.
- Jewson D.H., Granin N.G., Zhdanov A.A. et al.** Resting stages and ecology of the planktonic diatom *Aulacoseira skvortzowii* in Lake Baikal // Limnology and Oceanography. — 2008. — Vol. 53, N 3.
- Kozhov M. M.** Lake Baikal and its Life. — The Hague: W. Junk Publishers, 1963. — 344 p.
- Kozhova O.M.** Hydrobiological monitoring of Baikal // Verh. Intern. Verein. Limnol. — 1981. — Vol. 21. — P. 518–522.
- Kozhova O.M.** Phytoplankton of Lake Baikal: Structural and Functional Characteristics // Arch. Hydrobiol. — 1987. — Vol. 25. — P. 19–37.
- Lake Baikal: Biodiversity and Evolution / eds O.M. Kozhova, L.R. Izmet'eva.** — Leiden: Backhuys Publishers, 1998. — 447 p.
- Mackay A.W., Flower R.J., Kuzmina A.E. et al.** Diatom succession trends in recent sediments from Lake Baikal and their relation to atmospheric pollution and to climate change // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. — 1998. — Vol. 353. — P. 1011–1055.
- Mackay A.W., Ryves D.B., Morley D.W. et al.** Assessing the vulnerability of endemic diatom species in Lake Baikal to predicted future climate change: A multivariate approach // Global Change Biology. — 2006. — Vol. 12. — P. 2297–2315. DOI 10.1111/j.1365-2486.2006.01270.x.
- Melnik N.G., Timoshkin O.A., Sideleva V.G. et al.** Hydroacoustic measurement of the density of the Baikal macrozooplankter *Macrohectopus branickii* // Limnol. Oceanogr. — 1993. — Vol. 38, N 2. — P. 425–434.

- Mokry A., Kobanova G., Silow E.** Long-term dynamics of diatom alga of lake Baikal phytoplankton // 13th World Lake Conference. Abstract volume. — Wuhan, 2009. — P. 388.
- Moore M.V., Hampton S.E., Izmet'eva L.R.** Climate Change and the World's «Sacred Sea» — Lake Baikal, Siberia // BioScience. — 2009. — Vol. 59, N 5. — P. 405–417.
- Popovskaya G.I.** Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal // Aquatic Ecosystem Health and Management. — 2000. — Vol. 3. — P. 215–225.
- Popovskaya G.I., Likhoshway Ye.V., Genkal S.I., Firsova A.D.** The role of endemic diatom algae in the phytoplankton of Lake Baikal // Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 568 (S). — P. 87–94. — DOI 10.1007/s10750-006-0328-4.
- Semovski S.V., Mogilev N.Yu., Sherstyankin P.P.** Lake Baikal ice: analysis of AVHRR imager and simulation of under-ice phytoplankton bloom // J. of Marine Systems. — 2000. — Vol. 27.
- Shimaraeva S., Izmet'yeva L., Silow E.** Long-term dynamics of under-ice community of Baikal phytoplankton and climate change // 13th World Lake Conference. Abstract volume. — Wuhan, 2009. — P. 111.
- Sideleva V.G.** The Ichthyofauna of Lake Baikal, with Special Reference to its Zoogeographical Relations // Advances in Ecological Research / eds by A. Rossitter, H. Kawanabe. — Academic Press, San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, 2000. — Vol. 31. — P. 81–96.
- Sorokovikova L.M., Popovskaya G.I., Sinyukovich V.N. et al.** Water Chemistry and Phytoplankton in Water Bodies in the Selenga River's Delta under Ice Cover // Water Resources. — 2006. — Vol. 33, N 3. — P. 321–328.
- Stewart B., Petrov E., Baranov E. et al.** Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica* // Marine Mammal Sci. — 1997. — N 12/4. — P. 528–542.
- Straškrabova V., Izmet'yeva L.R., Maksimova E.A. et al.** Primary production and microbial activity in the euphotic zone of Lake Baikal (Southern Basin) during late winter // Global and Planetary Change. — 2005. — Vol. 46. — P. 57–73.
- Wislouch S.M.** Beiträge zur Diatomeenflora von Asien. II. Untersuchungen über die Diatomeen des Baikalsees // Ber. Dtsch. Bot. Ges. — 1924. — Bd 42. — S. 1–173.

6.6. ФИТОБЕНТОС

Первые данные о фитобентосе Байкала приводит В.Ч. Дорогостайский [1906]. Обследовав западное побережье озера от р. Ангары до о. Ольхон и на восточном берегу район Туркинских минеральных вод, он выделил зону *Ulothrix zonata* и *Draparnaldia* на глубинах от 0,5 до 2 м. Во второй зоне (глубины 2–50 м), по его мнению, живут в основном диатомеи, а в третьей (глубины более 50 м) — лишь одни диатомеи. Г.Ю. Верещагин [1918] отметил зону *U. zonata* на глубине до 2 м и глубже — зону *Draparnaldia*. В Чивыркуйском заливе [Месяцев и др., 1922] у входа в бухты Фертик и Онгоконскую на черном органическом иле обнаружили целые скопления *Cladophora*. К.И. Мейер [1922, 1930] первым установил специфичность донной флоры Байкала, описал особенности ее распределения в озере. Он отметил, что вдоль открытых побережий Байкала фитобентос расположен поясами, сменяющимися друг друга по мере увеличения глубин.

Первый растительный пояс на глубинах от 0 до 0,5–1,5 м образует *Ulothrix zonata*. Этот пояс хорошо выражен вдоль всего побережья, где есть каменистый грунт. В зарослях *U. zonata* живет масса диатомей и беспозвоночных, находящихся здесь укрытие и пищу (рис. 6.253).

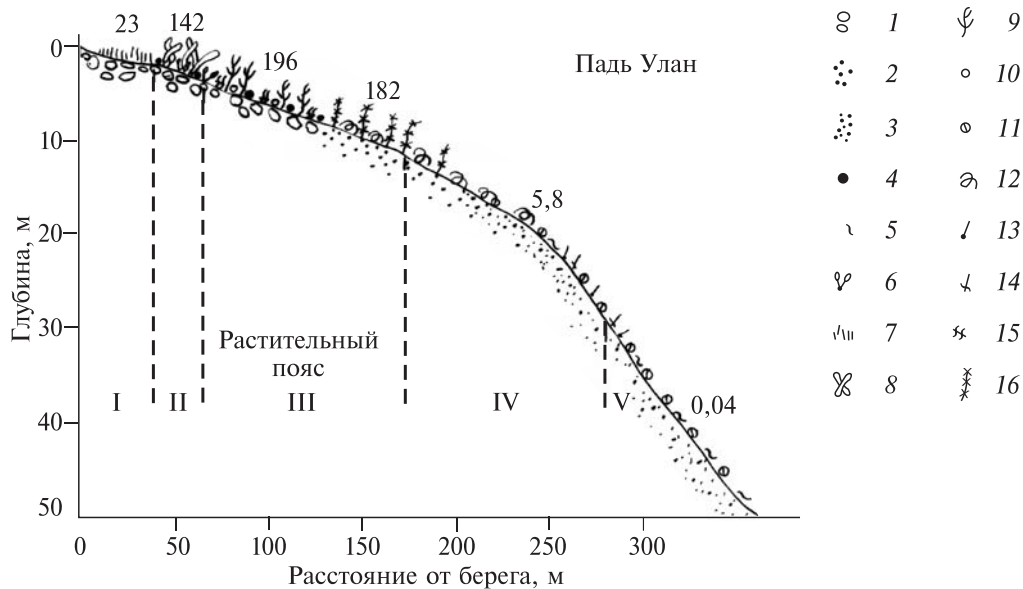


Рис. 6.253. Схема вертикального распределения макрофитов Байкала летом (рис. Л.А. Изжолдиной).

Грунты: 1 — камни, 2 — песок, 3 — заиленный песок; синезеленые водоросли: 4 — *Stratonostoc*, *Calothrix*, *Tolypothrix*, *Schizothrix*; 5 — диатомовая водоросль; 6 — *Didymosphenia geminata*; зеленые водоросли: 7 — *Ulothrix zonata*; 8 — *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa*; 9 — виды *Draparnaldioides*; 10 — *Cladophora compacta*, *C. floccosa*, *C. kursanovii*; 11 — *C. meyeri*; 12 — *Chaetomorpha baicalensis*; 13 — *Ch. curta*; 14 — *Chaetocladiaella microscopica*; 15 — *Ch. pumila*; харовые водоросли: 16 — *Nitella* sp. Над профилем указана фитомасса водорослей в г/м².

Второй пояс на глубинах от 1,5 до 2,0–2,5 м образуют *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa* и *Didymosphenia geminata* с многочисленными разновидностями. Он развит вдоль побережий Байкала менее равномерно.

В **третьем поясе** доминируют эндемичные виды *Draparnaldia* (впоследствии этот род выделен в эндемичный байкальский род *Draparnaldioides*). К.И. Мейер подчеркивает, что драпарналидии растут исключительно вдоль открытых побережий озера и исчезают перед устьями рек или там, где сказывается их влияние. Вместе с *Draparnaldia* растут виды сем. *Cladophogaseae* и синезеленые водоросли родов *Stratonostoc*, *Tolypothrix*, *Calothrix*.

Позднее А.П. Скабичевский [1934] обнаружил в бухтах Северного Байкала еще два глубинных растительных пояса.

Четвертый пояс, занимающий глубины от 11–16 до 25–35 м, образован эндемиками *Cladophora meyeri*, *Chaetocladiaella microscopica*, *Chaetomorpha curta* и др.

Пятый пояс на глубинах от 20–35 до 60–78 (иногда до 116 м) представлен *Ch. curta*. В разных районах озера два последних пояса выражены неодинаково. Они лучше развиты вдоль восточного берега, для которого характерны пологий уклон дна и преобладание мягких грунтов.

Следует сказать, что между отдельными поясами не существует резкой грани. Виды любого пояса могут встречаться в небольшом количестве и в соседних поясах. Наиболее разнообразно представлены водоросли второго пояса (95 видов и разновидностей), где сказывается явление краевого эффекта. Доминирующие на твердом грунте летние виды II и III поясов встречаются и на мягком грунте, где в качестве субстрата используют харовые водоросли и высшие водные растения (уруть, рдесты).

Картина распределения растительных поясов имеет локальные различия в разных участках озера. Описывая особенности распределения фитобентоса вдоль всего байкальского побережья, К.И. Мейер выделил ряд районов, отличающихся по характеру донных фитоценозов.

Открытый коренной Байкал

К этому району он относит открытые всем ветрам части байкальского побережья, а также прол. Малое Море и Баргузинский залив (рис. 6.254, а). По вертикали в этих районах фитобентос расположен вышеописанными поясами.

Пролив Ольхонские Ворота

Здесь на всех глубинах преобладают мягкие песчаные грунты, и лишь на мысах, где берег образован скалами, развиты три первых растительных пояса, характерных для литорали открытых побережий. На мягком грунте на глубине от 1,5 до 16,0 м развит мощный пояс *Chaetomorpha baicalensis*, вместе с которой растут *Chara*, *Stratonostoc verrucosum* и *Sphaeronostoc pruniforme*. На глубине от 16 до 36 м встречаются диатомеи [Яснитский, 1928].

Чивыркуйский залив

Лишь в створе залива, где влияние Байкала очень сильно, донная растительность аналогична таковой в открытом Байкале. Во внутренней мелководной части залива фитобентос существенно отличается. Там в массе развиты космополитно-палеарктические и сибирско-байкальские виды⁵⁹.

Район впадения реки Селенги, соры Селенгинского района

Масса осадочного материала, отлагающегося при впадении реки, постоянный прибой, достигающий большой силы, создают неблагоприятные условия для развития здесь фитобентоса. В зал. Провал среди зарослей высшей водной растительности встречаются преимущественно синезеленые (*Tolypothrix*, *Calothrix*, *Stratonostoc*, *Sphaeronostoc*) и зеленые зигнемовые водосли (*Spirogyra*, *Mougeotia*). В лагуне около пос. Дубинино найдены два вида красных водорослей рода *Batrachospermum*. В Истокском соре обильно развиты *Sphaeronostoc pruniforme*, *Cladophora fracta*, *Spirogyra*, *Oedogonium*. В Посольском соре обнаружены *Rivularia*, *Spirogyra*, *Zygnema*.

⁵⁹ В бухтах Чивыркуйского залива в роли доминантов выступают высшие водные растения. — Прим. ред.

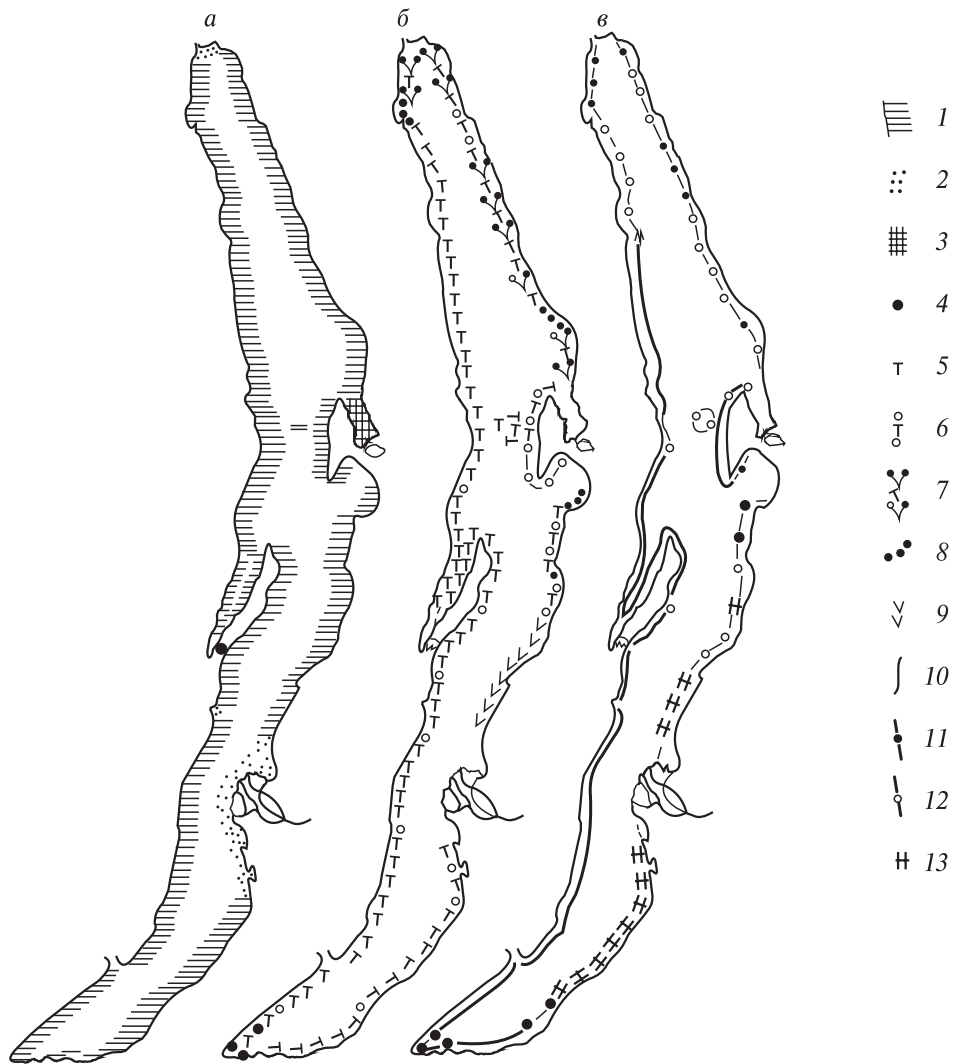


Рис. 6.254. Районы Байкала, выделенные К.И. Мейером при описании донной растительности (а); макрофиты, доминирующие летом во II (б) и III (в) растительных поясах.

1 — открытый коренной Байкал; 2 — Селенгинский, Ангаро-Кичерский районы и соры, с ними связанные; 3 — Чивыркуйский залив; 4 — прол. Ольхонские Ворота; 5 — *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa*; 6 — *Tetraspora cylindrica* var. *byllosa* и виды *Draparnaldioides*; 7 — *T. cylindrica* var. *bullosa* + *Didymosphaenia geminata*; 8 — *Stratonostoc verrucosum*; 9 — *Cladophora glomerata*; 10 — виды *Draparnaldioides*; 11 — *S. verrucosum* + *Draparnaldioides*; 12 — *Draparnaldioides* + *Cl. floccosa*; 13 — *T. cylindrica* var. *bullosa* + *Cl. glomerata*.

Ангаро-Кичерское мелководье, Северобайкальский сор

К.И. Мейер отметил, что на мелководье перемываемый волнами мягкий грунт делает невозможным развитие фитобентоса. В соре среди высших водных растений живут многочисленные нитчатки родов *Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*, *Oedogonium* и другие водоросли.

Бухта Анга

В глубине бухты обильно развиты водоросли, обычные для растительных сообществ мелководных участков Байкала. На мысах у выхода из бухты на твердом грунте развиты обычные для открытых побережий озера растительные пояса.

Все исследования, результаты которых изложены выше, были выполнены в летнее время, и сборы бентоса носили качественный характер. В 1961–1970 гг. в районе северо-западного побережья Южного Байкала (пос. Большие Коты) Л.А. Ижболдиной впервые проведены круглогодичные наблюдения за развитием фитобентоса и его количественный учет. Выявлены четыре биологических сезона, отличающихся как по структуре донных фитоценозов, так и по их фитомассе (рис. 6.255).

Зимой (январь — март) под покровом льда снижаются освещенность и температура воды, меняется газовый режим. В это время во всех поясах развиты мелкие (до 1,0–1,5 см) медленно растущие теневыносливые водоросли. Они живут в озере в течение всего года; некоторые из них — многолетники. В основном это виды семейства *Cladophoraceae* и синезеленые водоросли родов *Stratonostoc*, *Calothrix*, *Tolypothrix*, *Schizothrix* и др.

Весной (апрель — первая половина июня) узкая полоска *Ulothrix zonata* появляется у кромки льда еще до вскрытия озера ото льда. В начале июня ширина пояса *U. zonata* достигает 5 м. С начинающимся в мае повышением уровня воды в озере граница уреза постоянно перемещается к берегу, и вслед за ней продвигается *U. zonata*. Во втором поясе в апреле появляются единичные мелкие талломы *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa*. К концу месяца высота их достигает 2–3 см. Массовое развитие *Tetraspora* начинается в июне. В это же время появляются *Tetrasporopsis reticulata* и *Didymosphenia geminata*. В третьем поясе в апреле начинают вегетацию весенне-летние виды — *Draparnaldioides simplex* и *D. goroschankinii*. В четвертом и пятом поясах, где условия обитания водорослей мало меняются в течение года, развиты обычные для сублиторали виды, вегетирующие в течение года. На скалистом грунте обнаруживаются корковидные наросты *Cladophora kursanovii*, на песке — *Cladophora meyeri*. На заиленном песке с детритом развивается синезеленая водоросль *Microcoleus baicalensis*. Фитомасса этих видов мала, и сезонной динамики ее не выявлено.

Летний сезон охватывает период с 15 июня по сентябрь. Ширина зоны *Ulothrix zonata* к 20 июля достигает 15–20 м, а фитомасса водорослей первого пояса составляет 240–300 г/м² (воздушно-сырая масса). В конце июля —

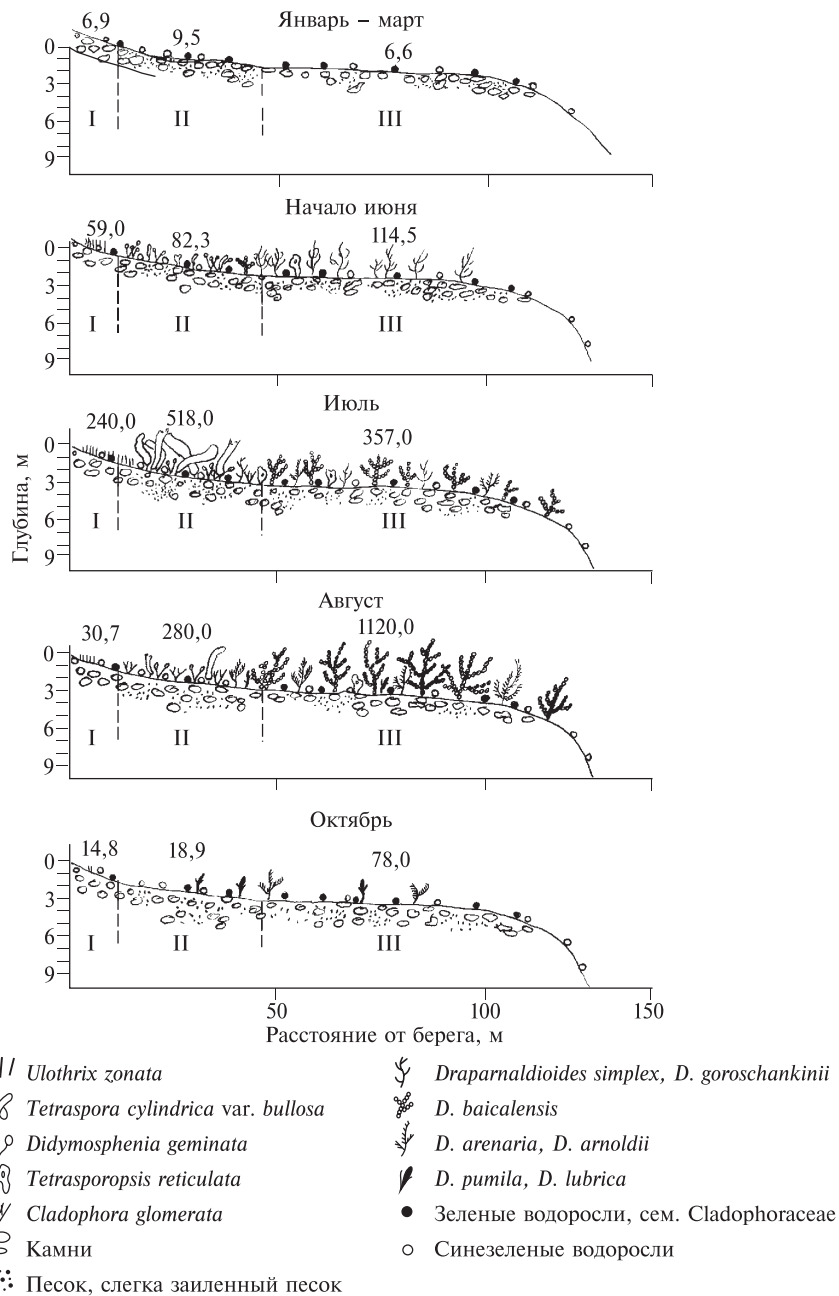


Рис. 6.255. Схема сезонной динамики макрофитобентоса северо-западного побережья Южного Байкала (рис. Л.А. Ижболдиной).

Над каждым профилем указана фитомасса водорослей (воздушно-сырая масса, в г/м²) в I, II и III растительных поясах.

начале августа развитый зеленый ковер, образованный многочисленными нитями *U. zonata*, изменяет свой вид. К поверхности воды тянутся грязно-зеленого цвета жгуты из нитей, длина которых достигает 30–70 см. В конце августа — сентябре начинается устойчивое снижение температуры воды, подъем уровня, и продвижение зоны *U. zonata* вслед за урезом воды прекращается. Отмечено [Карабанов, Кулишенко, 1990], что лимитирующим фактором в распространении *U. zonata* является подвижность донных отложений, а не волновые скорости. Однако увеличение последних приводит к большей подвижности грунта и разрушению водорослей. Увеличение повторяемости волн высотой 0,5–2,0 м способствует окончанию массового развития *U. zonata*, но на валунах, поднимающихся из воды, и на скалах у уреза воды узкая (5–10 см) полоска улотрикса сохраняется до октября. Всего в первом поясе обнаружено 28 сезонных и 11 вегетирующих круглый год видов. Среди них 11 эндемиков.

Во второй половине июля наблюдается максимальная фитомасса макрофитов второго пояса (до 600 г/м²). У *Tetraspora* происходит массовый выход гамет и талломы очень быстро разрушаются, но отдельные растения встречаются до конца августа. В это же время камни в глубинной зоне второго пояса обильно покрыты *Didymosphenia geminata*, отмирающей в сентябре. В июле — сентябре здесь обычные кустиковидные талломы *Cladophora glomerata*. Всего во втором поясе обнаружено 72 сезонных и 23 вегетирующих круглый год видов. Среди них 30 эндемиков.

В третьем поясе в конце июня обширные заросли образуют *Draparnaldioides simplex* и *D. goroschankinii*, высота их талломов достигает 10–15 см. Начинается массовое формирование гаметангиев. В это время фитомасса водорослей достигает 200–250 г/м². В первой декаде июля происходит массовый выход гамет и талломы *D. goroschankinii* и *D. simplex* очень быстро (в течение недели) разрушаются. В начале июля на глубине 2–3 м появляются молодые талломы самой крупной в Байкале и, очевидно, самой теплолюбивой водоросли *Draparnaldioides baicalensis*. К середине июля вид распространяется до глубин 10–12 м, а в сентябре фитомасса водорослей достигает максимальных (1000–1200 г/м²) значений. В сентябре с увеличением волновой активности и понижением температуры воды *D. baicalensis* отмирает. В июле — августе вместе с *D. baicalensis* развиты *D. arenaria* и *D. arnoldii*, у которых массовый выход гамет происходит в сентябре, но плодущие экземпляры встречаются и в октябре. В третьем растительном поясе Байкала обнаружено 68 сезонных и 26 вегетирующих круглый год видов, среди них 33 эндемика.

Осенью (октябрь — декабрь) *D. arenaria* и *D. arnoldii* после выхода гамет отмирают. В это время развиты *D. lubrica* и *D. pumila*, отдельные талломы которых встречаются до января.

В литорали Байкала, где мейо- и макрофиты развиты наиболее обильно, эндемичные виды занимают доминирующее положение в весенне-осенний

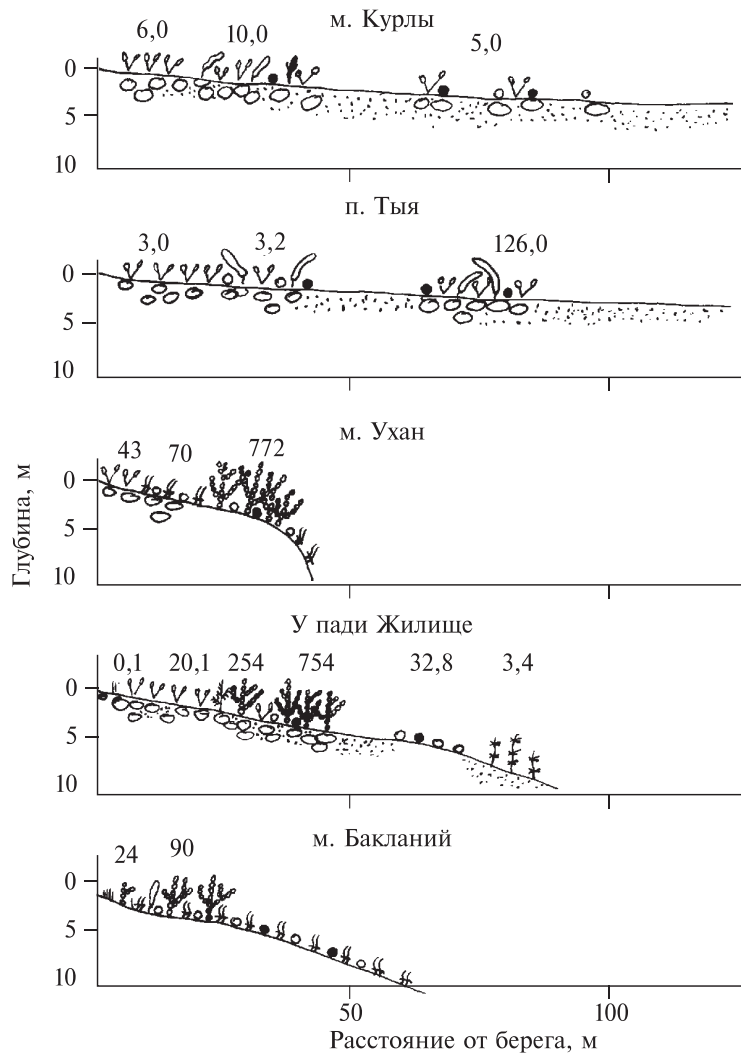
период. Зимой они обычно играют подчиненную роль и доминируют лишь в районах массового развития *Chaetocliadiella pumila*.

Исследования, проведенные на Байкале в 1961–1997 гг., показали, что фитобентос открытых побережий в разных частях озера заметно отличается по структуре фитоценозов и их фитомассе (см. рис. 6.256, б, в). При этом фитобентос западного и восточного побережий отличаются более заметно, чем между Южным, Средним и Северным Байкалом. Это вполне естественно, поскольку побережья существенно отличаются по геолого-геоморфологическому строению дна и другим физико-географическим условиям. Вдоль большей части западного побережья развит абразионный шельф; для него характерны приглубый подводный склон, преобладание незаиленных твердых грунтов, низкая температура и высокая прозрачность вод. Такие условия благоприятны для развития водорослей. Донные фитоценозы имеют здесь большую фитомассу и видовое многообразие (табл. 6.15). Больше здесь и разновидностей, чем вдоль восточного берега. Очевидно, автохтонный процесс видообразования эндемичной донной флоры Байкала продолжается и в наши дни и более активен вдоль западного побережья. Однако в северо-западной оконечности озера, где побережье испытывает сильное влияние северных рек (Кичера, Верхняя Ангара, Тья, Курла), воды которых несут массу взвешенных веществ, фитобентос развит слабо, отсутствует пояс *Draparnaldioides*, хотя одиночные талломы этого рода встречаются (рис. 6.256). На мягком грунте литорали, пре-

Таблица 6.15

Число видов водорослей — мейо- и макрофитов — в разных районах оз. Байкал

Район	Всего видов и разновидностей (в скобках)	Цуано-phyta	Cryo-phyta	Bacillaiophyta	Rhodo-phyta	Chloro-phyta	Charo-phyta
Ангаро-Кичерское мелководье	35 (3)	20 (1)	—	1	—	13 (2)	1
Западный берег							
Северный Байкал	71 (29)	23 (1)	3 (1)	5 (2)	—	38 (25)	2
Малое Море	63 (30)	19 (1)	3 (1)	2 (2)	—	35 (26)	4
Ольхонские Ворота	43 (17)	10	2 (1)	1	—	26 (16)	4
Средний Байкал	65 (33)	17 (1)	3 (1)	5 (2)	—	38 (27)	2
Южный Байкал	71 (30)	21 (1)	4 (1)	5 (2)	—	39 (27)	2
Восточный берег							
Северный Байкал	58 (27)	17 (1)	2 (1)	5 (2)	—	32 (23)	2
Чивыркуйский залив	42 (14)	16 (1)	2 (1)	1	—	21 (12)	2
Ушканы острова	37 (20)	9	2 (1)	3 (2)	—	23 (19)	—
Средний Байкал	52 (25)	11 (1)	3 (1)	3	—	36 (23)	—
Зал. Провал	16 (2)	10 (1)	—	—	2	4 (1)	—
Селенгинское мелководье	10 (4)	5 (1)	1 (1)	—	—	4 (2)	—
Посольский сор	15 (3)	10 (1)	—	—	1	4 (2)	—
Южный Байкал	59 (22)	18 (1)	3 (1)	5 (1)	1	31 (19)	2



- | | |
|---|--|
| <i>Ulothrix zonata</i> | <i>Draparnaldioides simplex, D. goroschankinii</i> |
| <i>Tetraspora cylindrica var. bullosa</i> | <i>D. baicalensis</i> |
| <i>Didymosphenia geminata</i> | <i>D. arenaria, D. arnoldii</i> |
| <i>Tetrasporopsis reticulata</i> | <i>D. pumila, D. lubrica</i> |
| <i>Cladophora glomerata</i> | ● Зеленые водоросли сем. Cladophoraceae |
| Камни | ○ Синезеленые водоросли |
| Песок, слегка заиленный песок | <i>Chaetocradiella pumila</i> |

Рис. 6.256. Характер распределения макрофитобентоса в разных районах западного побережья Байкала в августе (рис. Л.А. Ижболдиной).

имущественно в бухтах или под прикрытием мысов, встречаются заросли харовых водорослей.

Для восточного берега характерны абразионно-аккумулятивный шельф, пологий уклон дна, подверженный сильному волновому воздействию. Малые (1–10, реже 20 %) площади дна занимают твердые грунты, необходимые для поселения макрофитов. Режимные наблюдения за развитием фитобентоса, проведенные на юго-восточном берегу озера, показали, что в непосредственной близости от сброса сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (БЦБК) фитоценозы литорали угнетены. Особенно четко это проявилось в годы, когда сточные воды поступали в поверхностные слои озера. В районе сброса сточных вод исчезли эндемичные зеленые водоросли *Draparnaldioides pilosa* и *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa*. Вся узкая полоса прибрежных камней была покрыта разреженными зарослями *Ulothrix zonata* (рис. 6.257). Фитобентос развит слабо, и в его составе мало эндемиков. Очевидно, при организации мониторинга донных фитоценозов необходимо обращать внимание на наличие и количественное развитие видов *Tetraspora* и *Draparnaldioides*.

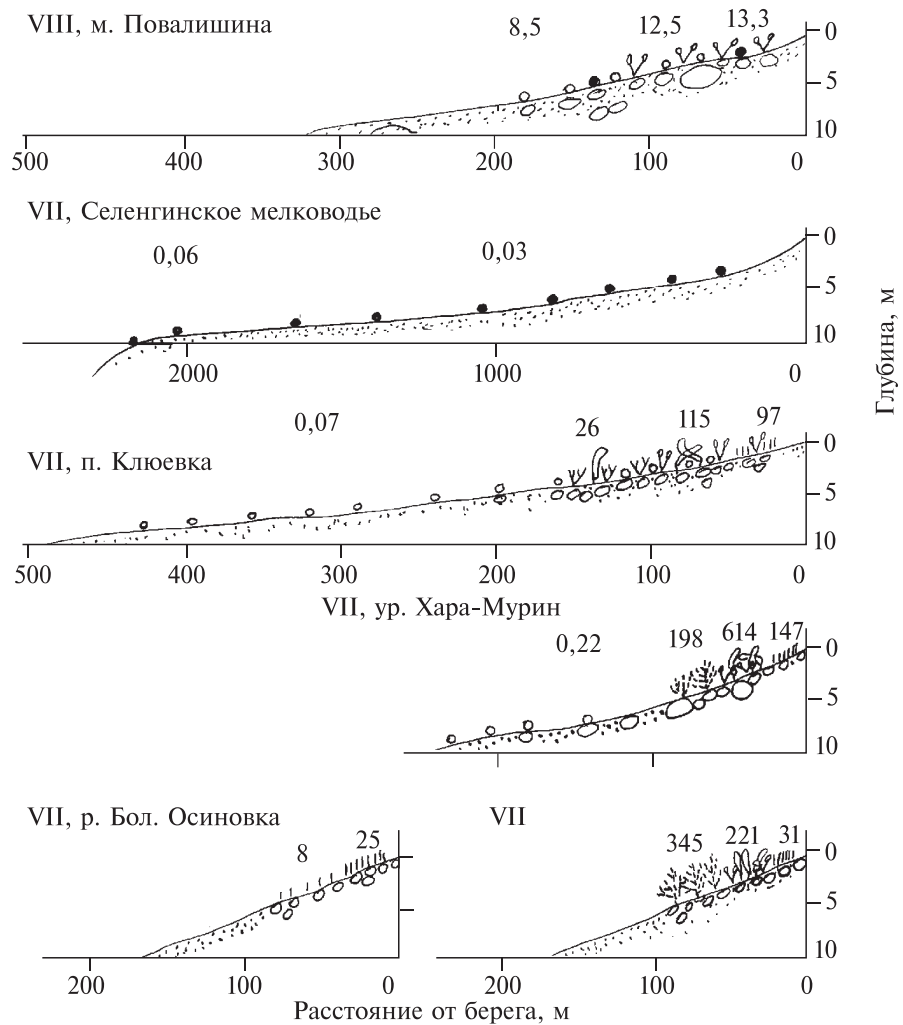
В Среднем Байкале у восточного берега в зимний период отмечена максимальная толщина льда. Водоросли второго и третьего растительных поясов находятся в непосредственном соприкосновении с холодным подледным слоем воды. Отрицательно сказывается на развитии донной флоры и влияние вод р. Селенги (рис. 6.257). Снижается фитомасса водорослей, отсутствуют виды рода *Draparnaldioides*.

На Селенгинском мелководье, где отсутствует твердый грунт, в глубинной зоне третьего и четвертого поясов в небольшом количестве (0,06 г/м²) растут синезеленые водоросли *Gloeothechia pisum* и *Microcoleus baicalensis*.

В прол. Ольхонские Ворота, где в 1915–1930 гг. К.И. Мейер и В.Н. Яснитский обнаружили на глубинах от 1,5 до 16 м пояс *Chaetomorpha baicalensis*, в 1985–1990 гг. был развит мощный пояс *Nitella* sp.⁶⁰ Высота ее талломов достигала 50 см, а фитомасса 500 г/м². В небольшом количестве встречена и доминировавшая ранее *Ch. baicalensis* и другие виды, сопутствовавшие ей в 1925 г. Обильные заросли *Ch. baicalensis* отмечены в южных бухтах прол. Малое Море — Тутырхейской и Харгойской. Фитомасса водорослей в этих зарослях не превышает 40 г/м². Более подробно о структуре донных фитоценозов, их пространственном распределении в озере рассказано в книге Л.А. Ижболдиной [1990].

В настоящее время сделаны самые первые шаги в определении продуктивности макрофитов, в изучении их химического состава и роли в круговороте веществ в Байкале. Необходимы углубленные исследования биологии эндемичных байкальских видов, что поможет решить проблему их эволюции. Кроме того, чрезвычайно важно изучение роли фитобентоса в жизни донных беспозвоночных и рыб.

⁶⁰ Мощные заросли нителлы были неоднократно отмечены на дне пролива и в последующие два десятилетия. — Прим. ред.



- | | |
|---|--|
| <i>Ulothrix zonata</i> | <i>Draparnaldioides simplex, D. goroschankinii</i> |
| <i>Tetraspora cylindrica var. bullosa</i> | <i>D. baicalensis</i> |
| <i>Didymosphenia geminata</i> | <i>D. arenaria, D. arnoldii</i> |
| <i>Tetrasporopsis reticulata</i> | <i>D. pumila, D. lubrica</i> |
| <i>Cladophora glomerata</i> | ● Зеленые водоросли сем. Cladophoraceae |
| Камни | ○ Синезеленые водоросли |
| Песок, слегка заиленный песок | <i>Draparnaldioides pilosa</i> |

Рис. 6.257. Характер распределения макрофитобентоса трех первых поясов литорали в районах восточного побережья Байкала в июле (VII) и августе (VIII) (рис. Л.А. Изжолдиной).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. В какой части озера и почему наиболее богат видовой состав мейо- и макрофитов?
2. На каких глубинах существует сезонность в развитии фитобентоса?
3. В каком растительном поясе происходит неоднократная смена доминантных видов в весенне-осенний период?

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Литораль, литоральная зона — в лимнологии прибрежная мелководная зона дна озер, наиболее освещенная и продуктивная (в Байкале охватывает глубины до 15–20 м); в океанологии — участок берега, который затопляется морской водой во время прилива и осушается во время отлива (синоним: приливно-отливная зона).

Таллом, или слоевище (от греч. thallos — молодая, зеленая ветвь) — ботанический термин, применяемый для обозначения одноклеточного, многоклеточного или не дифференцированного на клетки (многоядерного) тела водорослей, грибов, лишайников, а также антоцеротовых и некоторых печеночных мхов.

Детрит (от лат. detritus — истертый) — мертвое органическое или частично минерализованное вещество, взвешенное в толще воды и оседающее на дно в виде частиц размером от нескольких микронов до нескольких сантиметров.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Верещагин Г.Ю.** Отчет о работах, проведенных на Байкале во время командировки от Императорской Академии Наук летом 1916 года // Труды Комиссии по изучению озера Байкал. — Пг., 1918. — Т. 1, вып. 1. — С. 1–54.
- Дорогостайский В.Ч.** Материалы для альгологии оз. Байкал и его бассейна // Изв. России. — Сиб. отд. Императорского Рус. геогр. о-ва. — Казань, 1906. — Т. 35, № 3. — С. 1–44.
- Ижболдина Л.А.** Мейо- и макробентос оз. Байкал (водоросли). — Иркутск, 1990. — 175 с.
- Карабанов Е.Б., Кулишенко Ю.Л.** Воздействие волнения на распределение бентосных организмов // Подводные ландшафты Байкала. — Новосибирск, 1990. — С. 97–112.
- Кожов М.М.** Биология озера Байкал. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 316 с.
- Мейер К.И.** Новые виды зеленых водорослей оз. Байкал // Ботан. материалы / Институт споровых растений Главного ботанического сада РСФСР. — 1922. — Т. 1, вып. 1. — С. 13–15.
- Мейер К.И.** Введение во флору водорослей озера Байкала // Бюл. МОИП. Отд. биологии. — М., 1930. — Т. 39. — С. 179–396.
- Месяцев И., Зенкевич Л., Россолимо Л.Л.** Предварительный отчет о работах Байкальской экспедиции Зоологического Музея Московского университета летом 1917 г. // Тр. Комиссии по изучению оз. Байкал. — Пг., 1922. — Т. 1, вып. 2. — С. 162–179.
- Скабичевский А.П.** О новых зеленых водорослях из оз. Байкал // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. ун-те. — Иркутск, 1931. — Т. 5, вып. 4. — С. 69–76.
- Скабичевский А.П.** О распределении данной растительности в губах Аля, Фролиха и Лаканда на Байкале // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. ун-те. — Иркутск, 1934. — Т. 4, вып. 1. — С. 103–115.

Скабичевский А.П. К вопросу о половом процессе у *Tetraspora cylindrica* var. *bullosa* С. Meyer // Ботан. журн. — 1937. — Т. 22, № 6. — С. 546–553.

Яснитский В.Н. Некоторые результаты гидробиологических исследований на Байкале летом 1925 г. // Докл. АН СССР. — 1928. — № 18–19. — С. 353–358.

Яснитский В.Н. К вопросу о морфологической и физиологической дифференцировке полов у некоторых видов *Draparnaldia* Vogt. // Бюл. МОИП. Отд. биол. — М., 1934. — Т. 43, № 2. — С. 171–186.

6.7. ЗООБЕНТОС

Зообентос — совокупность животных организмов, обитающих на грунте и в его толще (в донных отложениях). По отношению к поверхности грунта различают *эпибентос*, населяющий непосредственно эту поверхность, *эндобентос* — обитатели толщи грунта, *нектобентос* — активно подвижные донные обитатели, нередко плавающие в придонном водном слое и *пелагобентос* — совокупность организмов, большую часть времени находящихся в водной толще, но предпочитающих ее придонные слои.



Рис. 6.258. Выемка качественного улова зообентоса, собранного малым бимтралом (фото А.С. Каверзиной).

По размерам обитателей дна подразделяют на *микробентос* (организмы менее 0,1 мм), *мейобентос* (от 0,1 до 2 мм) и *макробентос* (животные крупнее 2 мм). Чаще всего эти группировки исследуются и описываются раздельно.

Для сбора животного населения дна используются орудия качественного и количественного лова. К первым относятся приборы, захватывающие лишь часть донных организмов с какого-либо участка без учета его площади. На Байкале для этого используются драги и тралы различной конструкции. В драги попадают животные, относящиеся к эпи- и эндобентосу, в меньшей мере — к нектобентосу. Тралы улавливают организмы всех трех группировок, но предпочтительно их использование для сбора организмов нектобентоса (рис. 6.258, 6.259). К качественным относятся также сборы, получаемые с помощью подводных обитаемых аппаратов (ПОА).

Количественные орудия захватывают организмы со строго определенного участка площади дна. На рыхлых грунтах (песчанистых и илистых) для количественных сборов используются дночерпатели (рис. 6.260); при работе на каменистых грунтах отбор пробы проводит водолаз с использованием рамки опре-



Рис. 6.259. Улов зообентоса, собранный малым бимтралом. Преобладают крупные нектобентические амфиподы (фото А.С. Каверзиной).



Рис. 6.260. Отбор количественной пробы зообентоса ковшовым дночерпателем Петерсена (фото А.С. Каверзиной).

деленной площади. Для отделения животных от грунта полученные бентосные пробы отмываются через сачки из специальной прочной ткани — мельничного газа (рис. 6.261).

В лабораторных условиях пробы разбираются по таксономическим группам, подсчитываются и взвешиваются организмы каждой группы. Традиционные показатели, в которых выражается обилие зообентоса, — численность, или плотность населения (в экз./м²), и биомасса (в г/м²; в старых работах — в кг/га). С использованием математического аппарата выявляются виды животных, преобладающие (доминирующие) на том или ином участке дна. Сообщества зообентоса получают свое название либо по доминирующей группе, либо по конкретному доминантному виду.

6.7.1. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Микрозообентос Байкала до сих пор исследован очень слабо. В его состав входят простейшие — инфузории и жгутиковые, а также мелкие колеровратки.

Мейозообентос озера складывается в первую очередь из нематод (они встречаются повсеместно и часто являются самой обильной группой), колеровраток, мелких ра-

кообразных (ракушковых — остракод; веслоногих — циклопов и гарпактицид). Не постоянно и менее обильно в его составе встречаются кишечнополостные (гидры), прямокишечные ресничные черви (рабдоцеллиды), из ракообразных — ветвистоусые и батинеллиды, а также тихоходки и водные клещи.

Макрозообентос Байкала слагают олигохеты, амфиподы и личинки хирономид (*Chironomidae*), они присутствуют на всех глубинах и имеют наибольшие количественные показатели. На малых глубинах большого обилия достигают также колонии губок семейства *Lubomirskiidae* и брюхоногие моллюски; с увеличением глубины их количество уменьшается, так как встречаемость этих групп связана с наличием твердых субстратов. Второстепенными группами являются ресничные черви (турбеллярии сем. *Dendrocoelidae*); полихеты рода *Manayunkia* (иногда образуют очень многочисленные локальные скопления); пиявки (сем. *Piscicolidae* — рыбы и сем. *Glossiphoniidae* — хоботные); двустворчатые моллюски (семейства *Pisidiidae*, *Sphaeriidae*, *Euglesidae*; бывают обильны в заливах и приустьевых участках рек); равноногие рачки (изоподы); личинки ручейников (могут быть обильны до глубин 20 м; единично известны до 90–100 м). Некоторые группы, массовые в текучих и стоячих водах Сибири и всей Палеарктики, в Байкале встречаются, и то эпизодически, лишь в приустьевых участках притоков и в прибрежно-соровой зоне. Это личинки поденок, веснянок, стрекоз, водные жуки и их личинки, крупные двустворчатые моллюски-беззубки (сем. *Unionidae*) и др.

Экологически (по типу питания) в составе зообентоса каменистых грунтов преобладают фильтраторы-сестонофаги (губки), растительоядные, или фито-



Рис. 6.261. Промывка пробы зообентоса через сачок из мельничного газа (фото А.С. Каверзиной).

фаги (некоторые амфиподы, другие ракообразные), соскребатели детрита, водорослевого и бактериального налета (брюхоногие моллюски), хищники (турбеллярии, личинки ручейников, отчасти амфиподы). Сообщества зообентоса рыхлых грунтов образуют детритофаги (олигохеты, зарывающиеся виды амфипод, личинки хирономид) с участием фильтраторов (двустворчатые моллюски), седиментаторов (полихеты) и хищников (планарии, пиявки). К нектобентосу в Байкале принадлежат гигантские бокоплавы и планарии, донные коттоидные рыбы; из мелких животных — рачки-гарпактициды, циклопы, ветвистоусые ракообразные.

Сравнительно более полно исследован макрозообентос Байкала, и дальнейшая характеристика приводится в основном по нему.

6.7.2. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Горизонтальное распределение. Озеро традиционно подразделяют на *открытый Байкал* и *прибрежно-соровую зону*. Последняя представляет собой мелководные участки, более или менее обособленные от воздействия открытых вод озера — глубоко врезанные бухты и заливы, а также прибрежные озера, сообщающиеся протоками с Байкалом. В прибрежно-соровой зоне происходит взаимодействие байкальского и палеарктического комплексов фауны и существенное обеднение числа байкальских эндемичных видов в составе бентоса; из них здесь обитают наиболее эврибионтные представители, достигающие большого обилия. Биомасса макрозообентоса в различных участках прибрежно-соровой зоны сильно варьирует: от 4 до 50–80 г/м², иногда превышает 100 г/м². Она зависит от сезона года (обычно возрастает от начала лета к осени) и существенно увеличивается в зарослях высших водных растений (рдеста, роголистника, элодеи), в летний период богато разрастающихся в таких участках. Подъем уровня воды Байкала после строительства Иркутской ГЭС на 1 м привел к тому, что в ряде участков прибрежно-соровой зоны (Посольский сор, оз. Загли-Нур и др.) снизились биомасса и продукция зообентоса, увеличилась доля коренных байкальских видов в его составе.

Сравнительно высоким количественным обилием зообентоса характеризуются участки, переходные от прибрежно-соровой зоны к открытому Байкалу. К примеру, в Малом Море жизнью богаты все глубины вплоть до изобаты 200 м, биомасса зообентоса составляет 31–46 г/м², повышаясь в южной части (в зал. Мухор) до 60–78 г/м².

Также можно выделить приустьевые участки рек, характеризующиеся своеобразием фауны, смешением байкальских видов с палеарктическими, выносимыми речными водами, и, как правило, повышенными показателями численности и биомассы зообентоса. Наиболее ярко эти черты выражены в районе авандельты Селенги. Благодаря обильному приносу органических веществ крупнейшим притоком Байкала, в придельтовом пространстве, в особенности напротив протоки Харауз, сформировалась зона повышенной биологической продуктивности дна с обширным распространением илов на необычно малых

для Байкала глубинах (5–10 м). Среди амфипод имеется ряд локальных эндемиков Селенгинского района (*Carinurus obscurus*, *Poekilogammarus longipes*, *Pallasea grubii arenicola* и др.). На чистых песках глубин 0–2 м биомассу и численность макрозообентоса определяют олигохеты и амфиподы. Глубже, на заиленных песках и илах, к ним в качестве субдоминирующих групп добавляются двустворчатые моллюски и личинки хирономид. Средняя биомасса зообентоса «продуктивного пятна» — около 70 г/м², с колебаниями от 30 г/м² на заиленных песках до 120 г/м² и более на чистых илах. Здесь же, на глубине 13 м, зарегистрирована самая высокая для Байкала биомасса зообентоса на мягких грунтах — 518 г/м². Сравнительно обильно и население склона авандельты на глубинах от 20 до 300 м. На нем многочисленны крупные брюхоногие моллюски бенедиктия ломкая (*Benedictia* gr. *fragilis*), в нектобентосе резко доминируют несколько крупных видов амфипод (*Acanthogammarus brevispinus*, *A. reichertii*, *A. grewingkii*, *Garjajewia cabanisii*, *Ceratogammarus cornutus*).

Несмотря на отсутствие прямых изолирующих барьеров между реками и озером, интенсивного обмена между байкальской и речной фауной не происходит. Большинство байкальских эндемиков в реки не заходит, если какие-то виды и проникают, то массового развития не получают и сообществ не образуют; встречаются они, как правило, на небольшом расстоянии от устья. В свою очередь, условия обитания в озерной среде ограничивают распространение в Байкале большинства групп водных и амфибиотических насекомых (мошек, бабочниц, комаров-болотниц, поденок, веснянок, мокрецов, жуков). Исключения представляют Chironomidae (комары-звонцы), многие виды которых в массе встречаются как в реках, так и в литоральной зоне озера. За исключением дельты Селенги, различия в структуре зообентоса приустьевых участков рек и открытого Байкала выражены на мелководных террасах и подводных склонах до глубины 70 м, на больших глубинах они исчезают.

Помимо приустьевых участков, одними из наиболее богатых макрозообентосом (на мягких грунтах) в Байкале являются участки дна возле бухты Песчаной (биомасса 51,4 г/м², численность 4808 экз./м²) и прол. Ольхонские Ворота (20,1 г/м² и 2436 экз./м²). К наименее продуктивным относятся участки северной части Байкала (до 10 г/м² и до 1 тыс. экз./м²).

Своеобразны по составу и структуре бентосных сообществ участки с необычными геологическими и гидрологическими характеристиками. Это места выхода подводных термальных и минеральных источников, нефти и газа, расположения газогидратных залежей, каменные обнажения на больших глубинах и залежи железомарганцевых конкреций, ледниковые (моренные) россыпи валунно-галечного материала на глубоководных склонах и т.п. Так, в местах выхода метана развиваются сообщества с доминированием и большим обилием личинок хирономид *Sergentia flavodentata*. Наличием редчайших и эндемичных видов водных животных (остракод, амфипод, моллюсков, коттоидных рыб) характеризуются мелководье и склоны Ушканьих островов, подводный Академический хребет, Фролихинский термальный метаносодержащий источник, прол. Ольхонские Ворота с его ошутимым течением.

Вертикальное распределение. Существует несколько вариантов подразделения глубин озера по бентосу. Согласно достаточно общепринятой схеме М.М. Кожова [1962], в Байкале выделяют четыре основных зоны (табл. 6.16). Во избежание путаницы следует помнить, что в байкаловедении названия зон глубин не соответствуют таковым, используемым в океанологии.

В литорали выделяют *подзону прибоа* (от 0 до 5 м), население которой сравнительно однообразно. Здесь на каменистых грунтах (валуны, галька) в массе обитают гладкотелые литофильные амфиподы *Eulimnogammarus verrucosus*, *E. vittatus*, *E. cyaneus*, *E. viridis*, *E. maritiji*, часто также *Gmelinoides fasciatus*, олигохеты *Mesenchytraeus bungei* и *Propappus volki*, регулярно встречаются планарии *Baikalobia guttata*, *B. variegata* и др., в зарослях водорослей обильно представлены личинки хирономид. Общая биомасса у уреза воды сильно зависит от сезона и погодных условий и колеблется на глубинах 0–2 м от 2 до 57 г/м²; в диапазоне 2–5 м размах колебаний сглажен — от 57 до 82 г/м².

Глубже (5–15 м) резко увеличивается видовое разнообразие бентосных животных, на каменистых грунтах в массе формируются колонии губок, обильны брюхоногие моллюски, личинки ручейников; биомасса макрозообентоса возрастает до 60–115 г/м². Такая узкая, но протяженная полоса очень высоких биомасс соответствует уровню гипертрофных (наиболее высокопродуктивных) озер (по шкале С.П. Китаева).

Вследствие того что биотопы в литоральной зоне контрастно чередуются друг с другом, и обычно ни один из них не занимает больших площадей, в этой зоне наиболее велико разнообразие типов сообществ зообентоса. Для примера представлены данные по литоральной зоне бух. Большие Коты, в которой насчитывается не менее 16 различных сообществ макрозообентоса с видами-доминантами из четырех таксономических групп (табл. 6.17).

В сублиторальной зоне таксономическое разнообразие беспозвоночных, как и в нижнем отделе литорали, наивысшее, биомасса снижается и колеблется в пределах 5–30 г/м²; из рыхлых грунтов наиболее бедно населены чистые пес-

Таблица 6.16

Вертикальная зональность дна открытого Байкала по М.М. Кожову [1962]

Вертикальная зона	Глубина, м	Основные особенности
Литораль	0–15 (20)	Мелководная платформа. Зона воздействия волновых процессов и наиболее обильного развития макрофитов. Наиболее резкие сезонные изменения температуры воды и освещенности
Сублитораль	20–70	Подводный склон с менее выраженными гидродинамическими процессами, до нижней границы распространения донных водорослей
Супраабиссаль (переходная зона)	70–250	До границы выраженности сезонных колебаний температуры. Гетеротрофная зона, отсутствие макрофитов; освещенность недостаточна для нормального протекания фотосинтеза
Абиссаль	Свыше 250	Отсутствие освещенности и сезонных колебаний температуры воды. Распространение илов на ложе котловин, на крутых склонах — скальных обнажений. Наличие специфической глубоководной фауны

Таблица 6.17

Сообщества макрозообентоса в литоральной зоне (глубина 0–20 м) бух. Большие Коты [Кравцова и др., 2003]

Тип сообщества	Название сообщества по доминирующему виду	Общее число видов	Число видов-субдоминантов	Биомасса, г/м ²	Численность, тыс. экз./м ²
Гастроподный	<i>Choanomphalus amauronius</i>	92	9	75,6±15,5	14±3
	<i>C. maacki maacki</i>	121	7	49,5±10,3	9±2
	<i>C. gerstfeldtianus</i>	41	10	18,0±4,3	5±0,2
	<i>Godlewskia godlewskii godlewskii</i>	68	17	47,9±12,4	6±2
	<i>Maackia herderiana herderiana</i>	133	9	76,9±21,8	12±3
	<i>M. bithyniopsis</i>	67	7	65,5±30,3	12±4
	<i>Pseudobaikalia zachwatkini</i>	103	10	23,8±8,8	5±2
	<i>Megalovalvata demersa</i>	72	9	47,2±26,3	9±8
	<i>Kobeltocochlea martensiana</i>	67	9	55,2±30,0	22±5
	<i>Baicalia carinata</i>	90	11	90,5±20,8	22±7
	Олигохетный	<i>Propappus volki</i>	36	9	3,9±2,9
<i>Lamprodrilus</i> sp.		90	9	9,6±3,5	6±2
<i>Lumbriculidae</i> gen. sp.		92	5	10,6±3,0	9±2
Амфиподный	<i>Eulimnogammarus verrucosus</i>	58	7	13,4±6,1	4±2
	<i>Brandtia latissima lata</i>	97	8	50,3±10,8	12±1
Ручейниковый	<i>Baicalina bellicosa</i>	70	7	15,2±4,7	2±0,9

ки, наиболее богато — заиленные с примесью детрита. В супраабиссали и абиссали редки губки и моллюски, приуроченные к твердому субстрату; преобладают мягкие грунты с господством олигохет и амфипод, возрастает отношение обилия нектобентических амфипод к обилию эпибентических и зарывающихся. Средняя биомасса в супраабиссали составляет около 10–15 г/м², в абиссали обычно около 1 г/м², при этом локальные эпизодические повышения могут достигать 15–50 г/м². В то же время на подводных возвышенностях, омываемых глубинными течениями (например, на Академическом хребте), складываются ультраолиготрофные условия и биомасса эпи- и эндобентоса опускается до десятых долей грамма на 1 м². В Северной котловине Байкала обилие макрозообентоса по всем зонам глубин ниже, чем в Средней и Южной (табл. 6.18).

Количественные данные о мейзообентосе имеются только для нескольких районов Байкала. Так, в районе БЦБК (между поселками Утулик и Мурино) его численность максимальна на песках литорали ниже зоны приобья (глубина 7–20 м) — 57–84 тыс. экз./м²; на заиленных песках sublиторали она достигает

Таблица 6.18

Численность и биомасса макрозообентоса в Северном Байкале в районе Байкало-Ленского заповедника (сор на мысе Покойники и открытый Байкал)

Зона глубин, м	Численность, экз./м ²		Биомасса, г/м ²		Число проб
	колебания	средняя	колебания	средняя	
1,3–5 (сор)	1155–39911	14167	3,60–116,02	37,41	4
1,5–5 (Байкал)	2400–12711	5922	0,26–58,68	20,93	8
5–15	2489–18310	10368	8,89–36,12	23,85	7
15–50	1466–31201	9831	1,06–44,23	15,52	5
50–137	400–2488	1116	0,09–9,06	3,50	8

21–30 тыс. экз./м², на песчаных илах супраабиссали варьирует от 3,8 до 20,0 тыс. экз./м². В районе Больших Котов в подзоне прибоя средняя численность мейзообентоса существенно выше и колеблется от 26 до 178 экз./м² в разные сезоны года. У северо-западного побережья Байкала (район Байкало-Ленского заповедника) численность мейзообентоса в литорали составляет от 7,4 до 94,0 тыс. экз./м², в супраабиссали — от 1,1 до 6,0 тыс. экз./м². В абиссальной зоне численность мейобентических животных колеблется в пределах 0,3–2,7 тыс. экз./м². Биомасса мейзообентоса подзоны прибоя (0,3–5,0 м) в районе Больших Котов достигала 0,1–2,3 г/м², на песчаных грунтах у северо-западного побережья — 0,7–5,7 г/м².

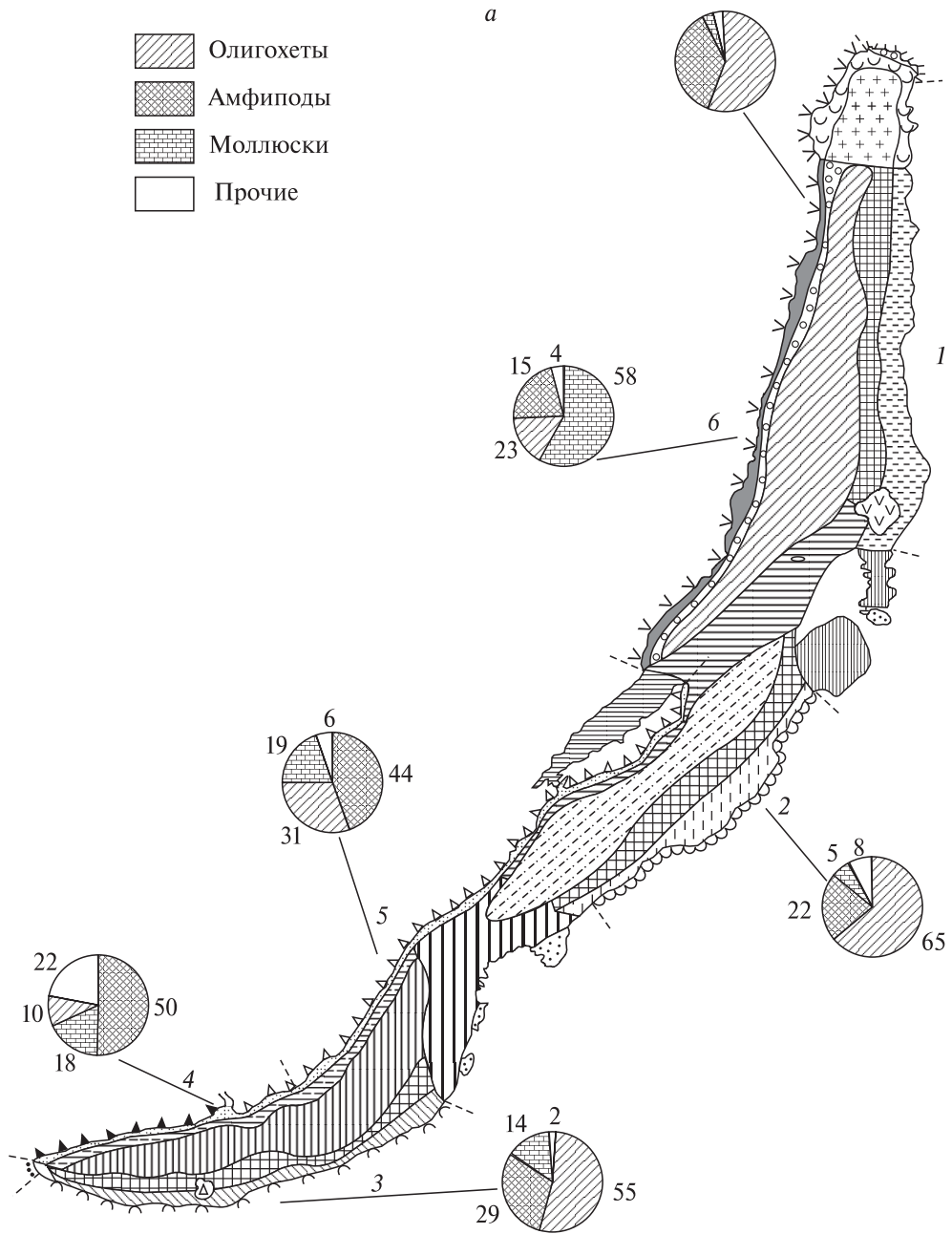
Данные о количественном обилии микрозообентоса почти отсутствуют. По-видимому, в открытых районах озера оно небольшое; так, на глубине 1460 м в Южном Байкале численность донных инфузорий составила лишь около 4 тыс. экз./м², а в других участках глубинной зоны — еще меньше.

Ландшафтный подход к описанию структуры зообентоса объединяет горизонтальное и вертикальное деление озера в единую схему. Он позволяет наглядно картировать особенности структуры донного населения. Ландшафтное районирование Байкала впервые проведено Е.Б. Карбановым [1990]. Понятие о ландшафте заимствовано из физической географии суши. *Ландшафт* — сравнительно однородный по своим условиям природный комплекс, характеризующийся определенной совокупностью абиотических условий, определяющей распределение донных организмов, их взаимосвязи друг с другом и структуру экологических сообществ. При исследованиях ландшафтов описываются геолого-геоморфологические черты дна и гидрологические особенности водных масс; при этом используется труд аквалангистов-наблюдателей (на больших глубинах — подводные обитаемые аппараты), арсенал современных технических средств для подводной фото- и видеосъемки, дистанционного определения физико-химических параметров среды.

В классификации ландшафты объединяются в районы, они, в свою очередь, — в округа и провинции. *Провинциями* признаны Северная, Центральная и Южная котловины Байкала, *округами* — подводные склоны западного и восточного бортов озера. В них выделяют шесть основных *районов* (рис. 6.262). Районам свойственно сравнительное однообразие горных пород или рыхлых толщ, а также своя характерная структура донного населения, различающаяся количественными соотношениями доминирующих групп (рис. 6.263, а). В литорали и сублиторали границы подводных ландшафтов, подобно растениям на суше, очерчивают доминирующие виды водорослей и высших гидрофитов, а также колонии байкальских губок. Они являются *эдификаторами* (средообразователями), формирующими структуру сообществ зообентоса. Однако сами сообщества выделяют и классифицируют по доминирующим в них видам беспозвоночных. Разнообразие байкальских бентосных сообществ очень большое. Так, в южной провинции озера, по данным Л.С. Кравцовой и др., выявлено 31 сообщество макрозообентоса со сложной таксономической и экологической структурой.



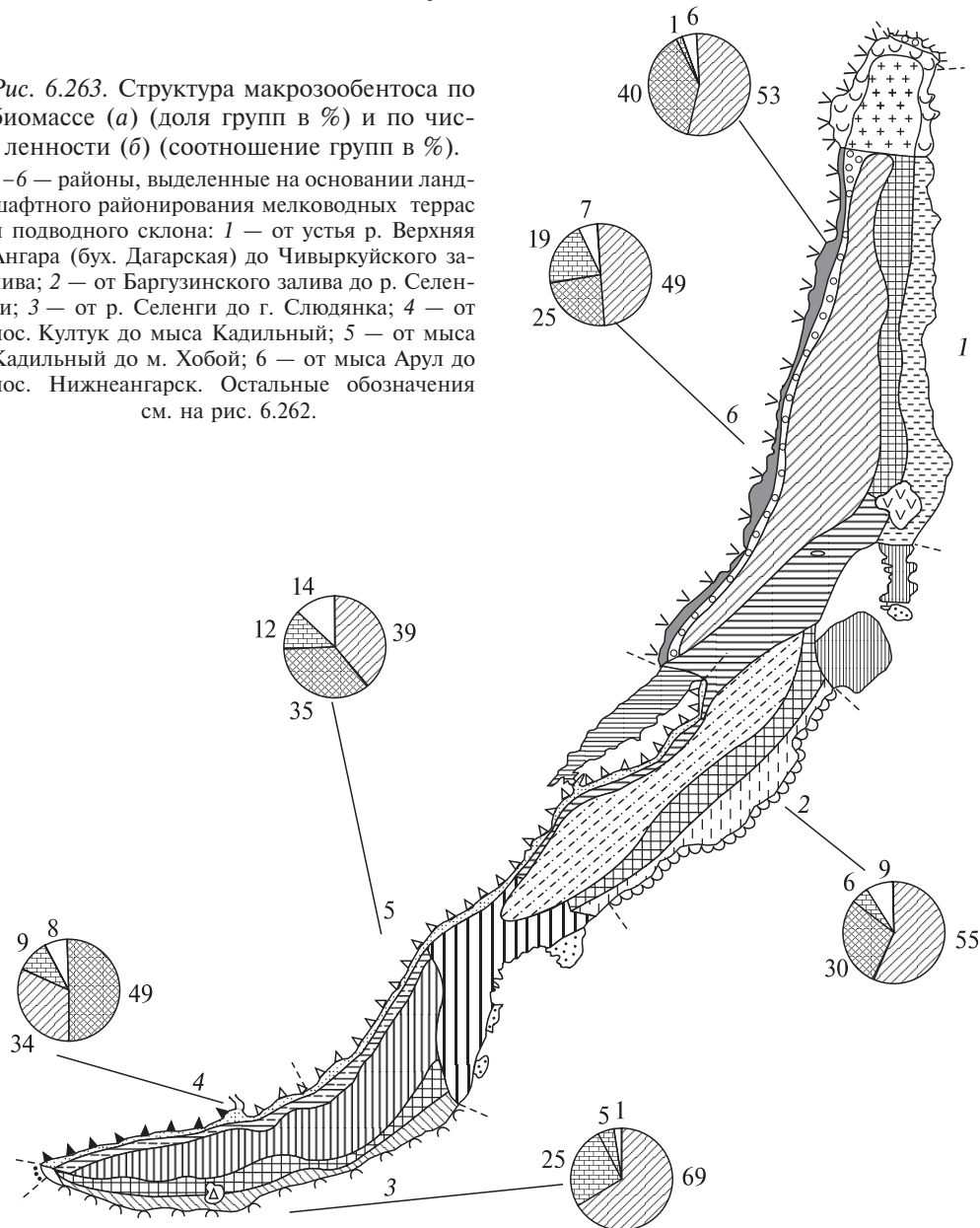
Для примера сопоставим ландшафтное разнообразие западного и восточного округов. Крутой западный подводный склон со значительным уклоном дна сложен в основном твердыми кристаллическими породами; его мелководная платформа узкая (в среднем 290 м), имеет большей частью абразионное (волноприбойное) происхождение. Восточный подводный склон более поло-



б

Рис. 6.263. Структура макрозообентоса по биомассе (а) (доля групп в %) и по численности (б) (соотношение групп в %).

1–6 — районы, выделенные на основании ландшафтного районирования мелководных террас и подводного склона: 1 — от устья р. Верхняя Ангара (бух. Дагарская) до Чивыркуйского залива; 2 — от Баргузинского залива до р. Селенги; 3 — от р. Селенги до г. Слюдянка; 4 — от пос. Култук до мыса Кадильный; 5 — от мыса Кадильный до м. Хобой; 6 — от мыса Арул до пос. Нижнеангарск. Остальные обозначения см. на рис. 6.262.



гий, средняя ширина его прибрежной полосы 1690 м, она формировалась не только за счет абразии, но, в значительной мере, за счет наступления (трансгрессии) вод Байкала на прилегающие участки суши и отложения (аккумуляции) наносов, приносимых наиболее крупными притоками озера. Здесь гораздо шире распространены галечно-песчаные и илистые отложения, в северной части озера — ледниковые. В целом в сообществах западного округа зарегистрированы 224 вида макробеспозвоночных, в сообществах восточного — 244. Имеются общие черты для обоих округов. Так, население ландшафтов наиболее разнообразно на мелководных террасах и в верхней части подводных склонов, где отмечается и наивысшее разнообразие состава донных отложений. В то же время для пляжа (подзоны прибоя в литорали) и больших глубин склонов и днища котловины (абиссальная зона) характерны низкие показатели видового разнообразия и количественного обилия макрозообентоса.

Есть и существенные различия. Фитомасса водорослей и их видовое многообразие на абразионно-аккумулятивных террасах восточного округа ниже, чем на абразионных террасах западного. Неподвижные сестонофаги — губки — распространены в восточном округе на значительно меньших площадях по сравнению с западным округом. Средние биомасса ($10,9 \pm 1,6$ г/м²) и численность (1173 ± 202 экз./м²) макрозообентоса на песках, илистых песках и илах восточного округа Байкала почти в 2 раза ниже его количественных показателей в западном округе (биомасса беспозвоночных — $20,1 \pm 1,6$ г/м², численность — 2213 ± 332 экз./м²). Различно и процентное соотношение доминирующих групп — олигохет, амфипод и моллюсков (см. рис. 6.263, б). В восточном округе на долю олигохет приходится 54–66 %, амфипод — 22–38, моллюсков — 1–14 % от общей биомассы; доли по численности составляют соответственно 54–68, 25–40 и 1–6 %. В западном округе роль олигохет в бентосе снижается, а моллюсков возрастает. На олигохет приходится 10–31 %, амфипод — 15–50, моллюсков — 18–58 % общей биомассы макрозообентоса и соответственно 34–49, 24–50 и 9–19 % общей его численности [Кравцова, Потемкина, 2006].

Хиროномиды доминируют в первую очередь в приустьевых участках малых притоков; на мелководной террасе Байкала их роль снижается, а на больших глубинах подводного склона они крайне редки. Для этих животных литораль Байкала является зоной экотона между речными и озерными условиями. Характер распределения олигохет противоположен, их количество в реках невелико и существенно возрастает с нарастанием глубин в озере. Амфиподы входят в состав доминантов во всех зонах глубин донных природных комплексов озера, но в его притоках, как уже сказано, встречаются нечасто. Значение других групп животных в бентосе обоих округов невелико (менее 1 %, максимум — 5–6 %).

6.7.3. ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА

Суточная динамика. Установлено, что в подзоне прибоя от дня к ночи у массовых видов амфипод изменяется соотношение полов и разных возрастных групп, очевидно, за счет различий в их миграционной активности [Говорухина,

2005]. Временные снижения количественных показателей зообентоса в прибрежье могут происходить под разрушительным воздействием штормового волнения, при этом часть животных мигрирует на большие глубины.

Кроме того, литоральной и сублиторальной зонам Байкала свойственны суточные вертикальные миграции (СВМ), заключающиеся во всплытии в ночное время в водную толщу значительной части обитателей дна. В первую очередь это ракообразные (амфиподы, гарпактициды), ночные всплытия свойственны некоторым олигохетам и личинкам хирономид. СВМ амфипод наиболее интенсивны на глубинах до 10–15 м, реже до 30 м, глубже они также происходят, но плотность миграционных скоплений резко падает. Оценки показывают, что ночью в пелагиаль поднимается примерно от 3,6 до 17,0 % от общего числа бентосных амфипод на данном участке. Однако ночной миграционный комплекс (или меропланктон) по видовому составу не является «зеркальным отражением» донного сообщества: миграционная активность разных видов и жизненных форм амфипод сильно различается, а некоторые из них вообще не участвуют в СВМ. Один из наиболее активных ночных мигрантов — бокоплав микроуропус Воля (*Micruropus wohlii*), образующий массовые скопления на глубинах до 30 м; иногда они относятся течением в открытую пелагиаль Байкала, где контактируют с аналогичными ночными миграционными скоплениями пелагического макрогектопуса. Так же неодинакова возрастная структура видов, представленных одновременно в донных сообществах и ночных миграционных скоплениях: у большинства массово мигрирующих видов (*Eulimnogammarus cyaneus*, *Echiuropsus smaragdinus* и др.) СВМ совершает в основном неполовозрелая молодежь.

Наряду с вертикальными, известны и дневные горизонтальные миграции, совершаемые вдоль береговой полосы Байкала и в устьевые участки его притоков огромными скоплениями бокоплава *Gmelinoides fasciatus*. Происходят они обычно лишь в определенные часы.

Сезонная динамика. Сезонные изменения в донных сообществах наиболее ярко выражены на каменистых пляжах и в литоральной зоне Байкала, поскольку именно здесь особенно сильно сказываются колебания абиотических условий (освещенности, температуры, образования и разрушения ледового покрова), а также уровня развития донной растительности. Наиболее существенные изменения происходят у уреза воды: от полного исчезновения животных к моменту установления ледового покрова до обилия в 40–60 г/м² летом. На глубинах 0,3–1,0 м размах сезонных колебаний биомассы составляет 3,7 раза, 1–2 м — 2,2 раза, а 2–5 м — всего лишь 1,4 раза. С дальнейшим увеличением глубины эти колебания затухают. Однако наблюдаются изменения в возрастной структуре популяций многих бентосных видов. Они могут быть обусловлены, в частности, «привязкой» времени массового выхода молодежи из яиц к периоду максимального развития фитопланктона и обилия скапливающейся на дне растительной пищи при его оседании.

Биомасса амфипод в зоне прибоя максимальная весной и летом, а численность — летом, когда появляются молодые рачки новой генерации. Во второй половине лета наблюдается отход части популяций прибрежных видов

амфипод (в первую очередь крупного *Eulimnogammarus verrucosus*) от уреза воды на несколько большие глубины, что связано с прогреванием воды и усилением волновой деятельности. С сентября–ноября из прибрежной полосы уходит вид *Eulimnogammarus maritiji*. Усиление гидродинамической активности от лета к осени и началу зимы вызывает изменение литологической структуры грунтов в зоне прибоя и смещение целых сообществ в зоны с меньшим волновым воздействием. При образовании заберегов и промерзании прибрежной полосы отмечены случаи массового вмержания в них донных животных (амфипод *Pallasea cancelloides*). От мая к июлю растет численность и биомасса личинок хирономид. Однако к октябрю — ноябрю происходит резкое снижение за счет массового вылета взрослых насекомых. У ручейников в июне при вылете имаго снижается по сравнению с маем в десятки и сотни раз. Осенью численность возрастает в 3–4 раза за счет выхода из яиц молодых личинок, а к весне увеличивается биомасса за счет их роста.

Обилие мейзообентоса в литоральной зоне также претерпевает сезонные колебания: оно высоко летом и осенью, снижается к зиме. Сезонная динамика проявляется и в изменениях видового состава коловраток, гарпактицид и остракод, соотношения обилия разных видов и возрастной структуры их популяций. Колебания суммарной численности и биомассы мейзообентоса максимальны у уреза воды (в 8–10 раз), на глубине 1–2 м — в 3–4 раза и на глубине 2–5 м снижаются до 1,9 раза. Прогрев воды летом способствует быстрому росту и размножению животных, а интенсивно развивающиеся макрофиты служат хорошей защитой от волнения. При этом сезонные изменения численности отдельных групп (коловраток, остракод, циклопов, гарпактицид) могут достигать в зоне прибоя 10–100 раз. У нематод и циклопов численность у уреза воды убывает от весны к лету, глубже (от 1 до 5 м), напротив, возрастает.

Многолетняя динамика. Регулярные исследования многолетней динамики бентосных сообществ проводились в основном в районе юго-восточного побережья Байкала между устьями рек Утулик и Хара-Мурын (с 60-х гг. XX в. в связи с наблюдениями за антропогенными изменениями под воздействием сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината; см. гл. 8); в последние годы — также в Чивыркуйском заливе озера. Неоднократно исследовались и некоторые другие районы Байкала (северная часть вблизи трассы БАМ, Селенгинский район, Баргузинский залив), однако регулярность съемок зообентоса в них была значительно меньшей, и выводы о многолетних изменениях лишь приближительные, с охватом промежутков времени в несколько десятилетий.

В районе антропогенного воздействия (сброса очищенных сточных вод БЦБК) отмечено достоверное снижение разнообразия, численности и биомассы бентосных сообществ по сравнению с периодом до пуска комбината (до 1966 г.), однако оно носит локальный характер и проявляется только в каньоне, куда выведены трубы сточного коллектора. Структура сообществ здесь практически разрушена, а в некотором удалении от него доминантами стали выносливые, эврибионтные виды, такие как бокоплав эхиуропус красноглазый (*Echiuropsus rhodophthalmus*), свойственный грунтам, обогащенным органикой.

Примечательно, что в Чивыркуйском заливе в 80–90-е гг. прошлого столетия и в 2004 г. количественные показатели макрозообентоса оказались существенно ниже, чем в 30-х гг. XX столетия. Предполагается, что это может быть обусловлено изменением уровня Байкала после строительства Иркутской ГЭС и активной экспансией растения элодеи канадской, которая после своего проникновения в залив достигла в нем большого обилия и вызвала перестройки донных биоценозов.

6.7.4. ЗНАЧЕНИЕ ЗООБЕНТОСА В ЭКОСИСТЕМЕ БАЙКАЛА

Организмы зообентоса являются основным компонентом пищи ряда промысловых (коттоидных) и промысловых видов рыб Байкала (хариусов, байкальского сига, осетра и др.) и составляют значительную часть рациона не только донных и придонных, но и пелагических рыб, прежде всего омуля. Так, в Селенгинском районе в разные годы донные амфиподы составляли от 10 до 50 % пищевого комка омуля, в Малом Море — от 16 до 80 %, при нагуле на литорали западного побережья Байкала — от 40 до 100 % [Тугарина, Козлова, 2002].

Основные рыбопромысловые районы на Байкале — это участки с обширной площадью мелководий, занятых мягкими грунтами, и наиболее обильно развитым зообентосом: Малое Море, Селенгинский район, Чивыркуйский залив, Северобайкальское мелководье. В то же время кормовые ресурсы зообентоса используются промысловыми рыбами недостаточно полно. В абиссальной зоне ряд групп бентосных беспозвоночных (гигантские амфиподы и планарии) становятся конечными звеньями в пищевой цепи.

Подсчитано, что все животное население Байкала подвергает деструкции 541 тыс. т органического вещества в год; из них на пелагические сообщества приходится около 90 % и лишь 10 % — на долю бентоса. Вместе с тем по количеству продукции донное население литорали Байкала сравнимо с бентосом эвтрофных (высокопродуктивных) озер. Так, у популяций мелководных амфипод П/Б-коэффициент (отношение годового прироста биомассы к самой биомассе) оказался близким к 3–4; у видов, обитающих на глубине 50–80 м, из-за снижения годовой суммы температур скорость прироста биомассы уменьшается вдвое. Продукция зообентоса каменистой литорали озера в 2 раза выше, чем в глубинной зоне, хотя площадь последней больше в 7 раз. Кроме того, основное биологическое разнообразие фауны Байкала сосредоточено именно в донных сообществах (свыше 86 % зарегистрированных видов и подвидов); пелагические биоценозы озера несравненно однообразнее.

В сообществах зообентоса твердых грунтов (скалы, валуны, галька, железомарганцевые корочки и конкреции) поток энергии основан на извлечении органического вещества с поверхности субстрата и из придонного слоя воды. На мягких грунтах (пески, илы) преобладает извлечение и потребление захороненного органического вещества из донных отложений. Их обитатели участвуют в первичной геохимической трансформации донных отложений: перемещаясь в толще грунта, они способствуют более глубокому проникновению в него рас-

творенного кислорода и более полному окислению захороненных веществ. Организмы мейзообентоса проникают в глубь мягких илов не менее чем на 3–6 см, амфиподы — на 3–4 см, олигохеты — по меньшей мере до 10 см [Тахтеев и др., 1993]. В биотурбациях грунта участвуют и донные коттоидные рыбы (глубоководные широколобки). Наряду с утилизацией вещества и энергии, поступившей из пелагиали, организмы бентоса возвращают обратно их часть благодаря суточным вертикальным миграциям.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. По какому критерию различаются микро-, мейо- и макрозообентос?
2. Какие основные таксономические группы животных составляют зообентос Байкала в различных подводных ландшафтах?
3. К каким районам Байкала приурочены наибольшие количественные показатели зообентоса (численность, биомасса)?
4. Перечислите вертикальные зоны дна Байкала, выделенные по сообществам бентоса.
5. Почему биомасса зообентоса закономерно уменьшается с увеличением глубины?
6. Что понимается под подводным ландшафтом?
7. Чем обусловлены различия в структуре зообентоса западного и восточного подводных склонов Байкала?
8. В чем заключается явление суточных вертикальных миграций бентосных животных?
9. Какие сезонные изменения в составе и структуре зообентоса вы можете отметить?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Бекман М.Ю.** Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом Море // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1959. — Т. 17. — С. 342–381.
- Бентос и планктон Южного Байкала** // Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1970. — 140 с. — (Изв. БГНИИ при Иркут. гос. ун-те; Т. 23, вып. 1).
- Биологическая продуктивность водоемов Сибири.** — М.: Наука, 1969. — 288 с.
- Голлербах М.М.** Некоторые дополнения к анатомии подводного лишайника *Collema* (?) *ramenskii* Elenk. // Изв. Гл. бот. сада. — 1928. — Т. 27. — С. 306–313.
- Кожов М.М.** Биология озера Байкал. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 316 с.
- Кравцова Л.С., Карабанов Е.Б., Камалтынов Р.М. и др.** Макрозообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 2. Структура сообществ макробеспозвоночных животных // Зоол. журн. — 2003. — Т. 82, № 5. — С. 547–557.
- Кравцова Л.С., Потемкина Т.Г.** Структурная организация зообентоса в подводных ландшафтах Байкала // Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2006. — С. 10–15.
- Карабанов Е.Б.** Структура подводных ландшафтов // Подводные ландшафты Байкала. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 3–66.
- Тахтеев В.В., Снимщикова Л.Н., Окунева Г.Л. и др.** Характеристика донного населения глинной зоны Байкала // Экология. — 1993. — № 6. — С. 60–68.
- Тугарина П.Я., Козлова Н.И.** Значение бокоплавов (Crustacea Amphipoda) в трофике некоторых лососевидных рыб озера Байкал // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2002.

6.8. РЕФУГИАЛЬНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Особое внимание мы считаем нужным уделить уникальным экосистемам окружения оз. Байкал.

Рефугиумы (рефугии) — важные элементы «экологического каркаса» территории, непременно подлежащие сохранению. Это флористические и фаунистические убежища, в которых виды растений и животных переживают (или пережили в прошлом) неблагоприятные для них геологические и климатические условия. Рефугиуму свойственны относительная стабильность условий существования в нем, сглаживание всякого рода экстремальных колебаний. В рефугиумах одни виды могут длительное время сохраняться в неизменном состоянии, т.е. пребывать в эволюционном стазисе, другие, напротив, подвергаются микроэволюционным трансформациям, поскольку обитание в рефугиуме связано с изоляцией малочисленных популяций от основного ареала.

Рефугиумы экстразональны — по своей биоте они выделяются из типичной картины, свойственной той или иной зоне (широтной, высотной, глубинной).

Уникальность биологического разнообразия Байкальского региона определяется не только эндемизмом гидробионтов самого Байкала, но и богатством флоры и фауны других водных и наземных экосистем. Какие же экосистемы в окружении Байкала представляют наибольшую ценность? На протяжении кайнозоя в окружающей Байкал природе неоднократно менялись климатические условия и вместе с ними — доминирующие биогеографические комплексы. Однако при неоднократных климатических изменениях какая-то часть биоразнообразия сохранялась в качестве реликтовых популяций в рефугиумах — на участках с экстраординарными ландшафтно-климатическими условиями.

Многие такие реликты уникальны не только для Сибири, но и для России в целом. В ходе комплексного изучения биологического разнообразия рефугиумов актуально выяснение особенностей их современного распространения, условий существования, объединения в сообщества. Эти исследования очень важны как для палеоклиматических и палеогеографических реконструкций, так и для характеристики современной биоты. По данным А.С. Плешанова, в составе флоры Байкальской Сибири сохранились 254 вида реликтовых растений и грибов, в том числе шляпочных (агариковых) грибов — 39, трутовых грибов — 32, лишайников — 30, мохообразных — 51, сосудистых растений — 102 вида. Где же «прятались» эти достаточно древние представители?

Мы выделяем в Байкальском регионе три группы и восемь подгрупп наземных рефугиумов и пять групп водных (с двумя подгруппами); выделяются также комплексные рефугиумы. Ниже при их характеристике отмечают лишь наиболее яркие виды реликтов, имеющих значение для индикации некогда существовавших в регионе природных сообществ. Подобно тому как в биостратиграфии используется термин «руководящие ископаемые», к таким видам приложим термин «руководящие реликты».

6.8.1. НАЗЕМНЫЕ РЕФУГИУМЫ

1. Рефугиумы арктоальпийских реликтов включают места обитания растений и животных, свойственных в настоящее время высокогорьям Байкальской Сибири, но сохранившихся и на значительно меньших высотах как реликты последнего ледникового. По ландшафтной приуроченности выделяются две подгруппы таких рефугиумов.

1.1. *Рефугиумы ландшафтов с выраженными островами многолетней мерзлоты* (ерники; рис. 6.264) особо характерны для кустарниково-разнотравных заболоченных плоских речных долин Лены и Киренги. К руководящим реликтам здесь можно отнести лишайник *Cetraria rassadinae*, мох *Mesoptychia sahlbergii*, сосудистые растения — кедровый стланик — *Pinus pumila*, *Lloydia serotina*, *Cerastium pusillum*, *Stellaria peduncularis*, рододендрон золотистый — *Rhododendron aureum*.

1.2. *Рефугиумы северного побережья Байкала*, где вследствие охлаждающего влияния водной массы озера и повышенной влажности воздуха ярко выражена инверсия высотно-поясных комплексов. На побережье озера ниже горно-таежного пояса, как уже отмечалось, возник ложноподгольцовый растительный пояс. Важнейшим эдификатором растительности в таких рефугиумах выступает кедровый стланик — *Pinus pumila* (рис. 6.265). Его заросли служат местообитанием реликтовых видов, основная зона обитания которых свойственна приокеаниче-



Рис. 6.264. Ерник — реликтовый «островок» многолетней мерзлоты (фото А.С. Плешанова).

ским областям Северо-Восточной Азии, в частности таким насекомым-фитофагам кедрового стланика, как *Epinotia pinicola* и *Serphalicia pallidula*.

2. Рефугиумы неморальных реликтов⁶¹ мы делим на три подгруппы.

2.1. *Рефугиумы неморальных реликтов-гигромезофилов* хорошо изучены на северном макросклоне Хамар-Дабана [Епова, 1956; Киселева, 1978; и др.]. Сравнительно недавно значительное число таких рефугиумов обнаружено в



Рис. 6.265. Ложноподгольцовый пояс на северном побережье Байкала: кедровый стланик чередуется с полянами лишайников *Cladonia*. Бух. Хакусы (фото В.В. Тихеева).

северо-восточных отрогах Восточного Саяна. Они свойственны ландшафтам субнеморальных южно-сибирских долинных кедрово-пихтовых лесов. Для этих территорий характерны сниженная континентальность климата, избыточное увлажнение и мощный снежный покров, предохраняющий почву от промерзания. Руководящими реликтами здесь служат лишайники *Polychichum tchausense*, *Lobaria meridionalis*, *Cetrelia braunsiana*, мхи *Fissidens adiantoides*, *Neckera borealis*, *Pylaisiella selwynii*, сосудистые растения *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum lonchitis*, *Waldsteinia ternata* (вальдштейния тройчатая) (рис. 6.266).

2.2. *Рефугиумы неморальных реликтов-мезофилов* свойственны южному побережью Байкала и Верхнему Приангарью в районе Предсаянского краевого прогиба. Они занимают умеренно увлажняемые территории с пониженной континентальностью и достаточно высокой теплообеспеченностью. К руководящим реликтам относятся грибы — *Polyporus forquignoni*, *Hohenbuehelia petaloides*, *Dictyophora duplicata* (рис. 6.267, б), *Cortinarius cyanites*, мох *Porella gracillima*, сосудистые растения — *Menispermum dahuricum* (рис. 6.267, а), *Galium paradoxum*, насекомые — *Agonum mandli*, *Xylodrepa quadripunctata*, *Trichoserica polita*, *Valgus hemipterus*, *Necydalis major*, *Ptilinus fuscus*, *P. pectinicornis*.

2.3. *Рефугиумы неморальных реликтов-термофилов* приурочены к лесостепным формациям, а также облесенным и кустарниковым поймам рек Верхнего Приангарья и Селенгинской Даурии, имеющим максимальную теплообеспеченность. Наиболее яркие реликты здесь выражены среди насекомых —

⁶¹ К неморальным элементам традиционно относят обитателей зоны широколиственных лесов. В теплые климатические периоды широколиственные леса занимали в Восточной Сибири значительные площади. Формирование древнего Байкала начиналось в окружении широколиственных лесов из дуба, вяза, бука, граба, гинкго. В настоящее время ареал этих лесов разорван между Западной Сибирью и Дальним Востоком. О двух реликтовых лесах из вяза японского по долине Селенги речь пойдет далее.



Рис. 6.266. Вальдштейния тройчатая — *Waldsteinia ternata* — третичный реликт, массовый у подножия Хамар-Дабана (фото С.И. Дидоренко).



Рис. 6.267. Неморальные реликты-мезофилы: мениспермиум даурский — *Menispermum dahuricum* (а) и гриб-диктиофора — *Dictyophora duplicata* (б) [Красная книга..., 2005].



Рис. 6.268. Неморальные реликты-термофилы.

а — квакша японская — *Hyla japonica* (фото С.И. Дидоренко); б — уж обыкновенный — *Natrix natrix* (фото В.В. Тахмеева).

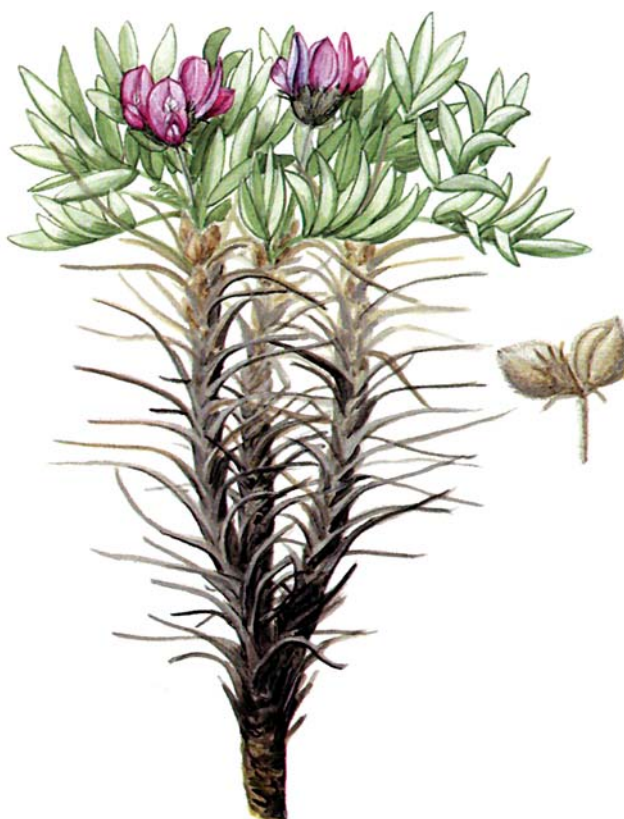


Рис. 6.269. Остролодочник трагакантовый — *Oxytropis tragacanthoides* — локальный реликт Приольхонья (рис. Н.В. Степанцовой).

Attagenus schaefferi, *Aromia moschata*, *Callambulyx tatarinovi*, *Caligula boisduvalii*, *Laothoe populi*, *Catocala fraxini*, а также земноводных — квакша японская — *Hyla japonica* (рис. 268, а) и пресмыкающихся — уж *Natrix natrix* (рис. 6.268, б).

3. Рефугиумы степных реликтов. Степи Байкальской Сибири, будучи островными, являются по существу реликтовыми во всей совокупности их растительного и животного мира. Вместе с тем этот комплекс рефугиумов можно разделить на три четких ландшафтно-климатических подгруппы.

3.1. *Рефугиумы степных реликтов-термофилов* занимают степные ландшафты с максимальной теплообеспеченностью, в которых сумма биологически активных температур (среднесуточных температур воздуха выше 10 °С) превышает 1600°. Характерные реликты здесь выявлены среди сосудистых растений — *Enneapogon borealis*, *Melica virgata*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Gueldenstaedtia verna*, *Glycyrrhiza uralensis*.

3.2. *Рефугиумы степных реликтов-психрофилов* занимают петрофитные степи Приольхонья и о. Ольхон. Здесь проявляется наибольшая в регионе сухость климата в сочетании с высокой инсоляцией, слабой теплообеспеченностью и пониженной континентальностью, обусловленной влиянием водной массы Байкала. К руководящим реликтам относятся лишайники *Peltula impressula*, *Sarcogyne piceae*, *S. solitaria*, мох *Anoetangium handelii*, сосудистые растения — ковыль *Stipa lareosa*, *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 6.269), *Krylovia eremophila*.



Рис. 6.270. Солончак. Баргузинская долина (фото А.В. Арбузова).



Рис. 6.271. Степной реликт-галофил селитрянга сибирская — *Nitraria sibirica* (фото А.С. Плешанова).

3.3. Рефугиумы степных реликтов-галофилов тяготеют к засоленным почвам степных районов Прибайкалья и Забайкалья (рис. 6.270). Отмечаются они также вблизи солоноватых водоемов, в том числе образованных выходами минеральных вод. Яркими реликтами в них служат некоторые сосудистые растения — *Kalidium foliatum*, *Suaeda salsa*, *Nitraria sibirica* (рис. 6.271), *Petrosimonia litwinowii*, *Astragalus sulcatus*, *Limonium gmelinii*, и насекомые — *Cicindela littoralis peipingensis*, *Amara abdominalis* и др.

6.8.2. ВОДНЫЕ РЕФУГИУМЫ

1. Рефугиумы байкало-ангарских гидробионтов. Еще недавно, до строительства гидроэлектростанций, в Ангаре были хорошо представлены байкальские субэндемики, имелся ряд эндемичных реофильных видов и подвидов и даже эндемичный род амфипод *Fluviogammarus*. После образования водохранилищ многие виды этого комплекса исчезли из состава ангарской фауны, частью сохранились только у нижних бьефов ГЭС и в коротком участке у истока Ангары. Их популяции, ставшие изолированными, следует рассматривать как реликтовые. После наполнения очередного, Богучанского, водохранилища Ангара как великая сибирская река по сути прекратит свое существование и в естественном виде сохранится только в своем истоковом участке [Тахтеев, 2010].



Рис. 6.272. Незамерзающий истоковый участок р. Ангара в зимний период (фото В.В. Тахтеева).

Исследования 1978, 2001 и 2009 гг. показали, что донная фауна верхнего участка Иркутского водохранилища (от истока Ангары до пос. Большая Речка) (рис. 6.272) по-прежнему качественно богата, включает группы, исчезнувшие на других участках водохранилища: губки, гидры, тихоходки, изоподы, клещи, а также ряд байкальских видов амфипод, ручейников и планарий. Возможно, отдельные представители этого комплекса сохранились и в притоках Ангары: так, моллюск *Choanophthalmus amauro-*

nus Bgt. обитал в нижнем течении р. Балей еще до строительства Братской ГЭС.

Ряд байкальских субэндемиков (синезеленые, динофитовые и диатомовые водоросли, коловратки, двустворчатые моллюски, полихеты, хирономиды и др.) известен также из горных озер Восточного Саяна (Ильчир), Байкальского хребта, Северо-Восточного Прибайкалья — Орон, Леприндо, Баунт, Большое и Малое Капьюличи и др. [Биота..., 2006, 2009; и др.]. Эти находки крайне важны для реконструкций генезиса фауны Байкала.

2. Рефугиумы холодолюбивых гидробионтов. Одни их виды обычны в высоких широтах Европы, другие распространены преимущественно в северных районах Дальнего Востока [Биота..., 2009]. Руководящими видами нужно считать *арктические реликты*, основной ареал которых находится выше Северного Полярного круга. В Прибайкалье в настоящее время места их обитания изолированы, приурочены в основном к его северо-востоку (на юго-западе региона — к высокогорьям), но во время плейстоценовых похолоданий ареал этих видов был сплошным. Эти рефугиумы подразделяются на две подгруппы.

2.1. *Рефугиумы обитателей горных озер и водотоков.* К руководящим реликтам относятся арктический голец-даватчан — *Salvelinus alpinus* — из рыб (рис. 6.273, а); пиявка *Acanthobdella peledina* (рис. 6.273, б); коловратка *Euchlanis alata*; ветвистоусый рачок *Eurycercus glacialis* и веслоногий *Acanthodiptomus tibetanus* [Биота..., 2006, 2009; и др.]. Этот список, наверняка, будет пополняться.

2.2. *Рефугиумы кренобионтов* (обитателей холодных источников) формируются в пресных и маломинерализованных родниках с экстремально низкой летней температурой (2–5 °С). Известно значение родников как «биокоридоров», связывающих современные холодноводные водоемы севера Евразии с водоемами горных систем, расположенных южнее. Они определенно являются прибежищем мезолимнической фауны (см. 7.2). Руководящими реликтами



Рис. 6.273. Арктические реликты — обитатели холодноводных горных озер и водотоков: а — рыба арктический голец — *Salvelinus alpinus* (даватчан); б — щетинконосная пиявка *Acanthobdella peledina* (рис. М.М. Содномпиловой [Красная книга..., 2005]).

в них являются арктические гарпактициды *Attheyella nordenskjoldi* (рис. 6.274), обитающие в горных источниках на хребтах Байкальский и Хамар-Дабан, в незамерзающих ключах у пос. Олха (окрестности г. Шелехов); арктоальпийский вид ручейников *Archithremma ulachensis*; возможно, также холодноводно-стенотермные хирономиды — *Abiskomyia virgo*, *Trichotanypus posticalis*, *Boreochlus thienemanni*, *Thienemannia gracilis*, кренобионтные остракоды *Ilyodromus estonicus* (данные Г.Л. Окуневой, Н.А. Рожковой, Л.С. Кравцовой). В последнее время в источниках обнаружены и некоторые виды, считавшиеся эндемиками Байкала (олигохеты, циклопы, гарпактициды). Характер взаимосвязей байкальской и родниковой фаун еще подлежит уточнению.

3. Рефугиумы теплолюбивых гидробионтов в ландшафтном отношении связаны со стоячими и слабопроточными, хорошо прогреваемыми эвтрофными водоемами. Их индикаторами могут служить сосудистые растения *Zannichellia pedunculata*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Brasenia schreberi*, свойственные равнинному левобережью Верхнего Приангарья, и рыба линь — *Tinca tinca* (рис. 6.275) в бассейнах рек Баргузин и Верхняя Ангара (оз. Иркана). Основная зона их обитания находится в Европе и южных районах Палеарктики. Гидробиологическая изученность этих рефугиумов остается слабой.

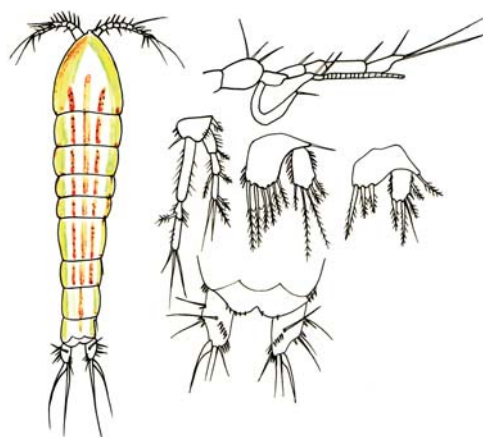


Рис. 6.274. Арктическая реликтовая гарпактицида *Attheyella nordenskjoldi*, населяющая холодноводные родники Байкальского региона. Основа ареала находится в Заполярье (рис. Г.Л. Окуневой и Ю.В. Гусевой [Красная книга..., 2010]).



Рис. 6.275. Рыба линь — *Tinca tinca* — теплолюбивый исчезающий элемент в ихтиофауне бассейна Байкала (рис. М.М. Содномпиловой [Красная книга..., 2005]).

около 100 термальных источников [Ломоносов, Пиннекер, 1980] с температурой от 20 до 60–80 °С (рис. 6.276, 6.277). В соответствии с их расположением в регионе выделены две гидроминеральные области: Байкальская область азотных и метановых терм, и Восточно-Саянская область термальных и холодных углекислых вод [Ломоносов и др., 1977]. Руководящими реликтами являются термофильные цианобактерии *Gloeocapsa punctata*, *G. minuta*, *Microcystis pulverea*, *Oscillatoria amphibia*, *Plectonema nostocorum*, виды рода *Phormidium*, *Spirulina tenuissima*, *Synechococcus aeruginosus*; эндемичный для региона брюхоногий моллюск *Lymnaea thermobaicalica* (рис. 6.278), южно-субтропическая стрекоза *Orithetrum albistylum* (рис. 6.279), водный клещ *Thermacarus thermobius*.

Одни из самых характерных черт гидротермальных экосистем — обильное образование бактериально-водорослевых матов (см. рис. 6.276, 6.277), их ярусная структура, круглогодичная вегетация, высокий уровень первичной продукции, пространственное разделение автотрофной и гетеротрофной зон (если источник — в виде ручья). Цианобактериальные маты в определенной мере могут считаться древнейшим реликтовым сообществом организмов, поскольку до конца мезозойской эры цианобактериальные сообщества господствовали в прибрежной зоне морей. Значение матов состоит и в том, что они являются био-



Рис. 6.276. Сеюйский термальный источник: естественная ванна с бактериально-водорослевыми матами (фото А.С. Плешанова).

4. Геотермальные рефугии.

В гидрогеологии к термальным источникам принято относить выходы вод с температурой выше 20 °С. Однако в ряде случаев и меньшие значения температуры (при сильном разбавлении термальных вод поверхностными, при излиянии их на дне Байкала и рек его бассейна) обуславливают своеобразие гидробиоценозов. Для региона выделены две подгруппы геотермальных рефугиумов.

4.1. Рефугиумы наземных гидротерм.

В Прибайкалье известно

генными аккумуляторами соединений кремния и нередко формируют мощные, многометровые, травертиновые отложения, создаваемые на основе кристаллизации кремнекислоты.

4.2. *Рефугиумы гидротерм дна Байкала.* В местах излияния горячих источников на малых глубинах озера (мыс Котельниковский, бух. Змеевая), как и в случае наземных гидротерм, происходит смешение по срокам фенологических явлений; например, более раннее начало вегетации донных макрофитов; в зимнее время отсутствует



Рис. 6.277. Выход Хакусского термального источника с расходом воды около 40 л/с. Обильно развиты изумрудно-зеленые бактериально-водорослевые маты (фото В.В. Тахтеева).

постоянный ледовый покров, сохраняются полыньи. Из глубоководных термальных источников достоверно известны два — напротив бух. Фролиха и на северном подводном склоне Большого Ушканьего острова. Специфика их биоценозов определяется не повышенной температурой воды самой по себе,

а формированием совокупности условий, не свойственных данной глубинной зоне Байкала. Это могут быть сообщества на основе хемосинтеза, связанного с окислением метана и обильным развитием метанотрофных бактерий (Фролихинский источник), или трансформация донных отложений флюидом источника, образование на их поверхности минералов гидротермального происхождения, например гейзерита (Ушканий архипелаг). К ним приурочены места обитания редких и редчайших видов байкальской



Рис. 6.278. Скопления эндемичного для гидротерм Байкальского региона моллюска *Lymnaea thermobaicalica* (прудовик термобайкальский) в разливах воды Гаргинского горячего источника (фото В.В. Тахтеева).



Рис. 6.279. Один из «руководящих» реликтов термальных источников Байкальского региона — южно-субтропическая стрекоза *Orthetrum albistylum*, имаго. Диагностическим признаком является светлая часть первых брюшных сегментов (фото А.С. Плешанова).

фауны, таких как амфиподы *Lep-tostenus leptocerus*, *Lobogammarus latus*. Некоторые виды известны пока только из этих мест (бокoplав *Odontogammarus calcaratus caeculus*, тепловодная широколобка *Neocottus thermalis*, новые, еще неописанные таксоны). Доминирующим видом метансодержащих источников, по данным некоторых авторов, является эндемичная *Sergentia flavodentata* из группы хирономид.

5. Рефугиумы галофилов и галобионтов делятся на две подгруппы: *солончатые озера* и *минеральные источники*. К первым относятся Тажеранские озера в Приольхонье, ряд озер Баргузинской долины и Селенгинской Даурии; вода некоторых из этих озер представляет из себя насыщенный раствор соли

(рис. 6.280). Ко вторым относятся хлоридно-натриевые источники бассейна Киренги и верхнего течения Лены, входящие в Восточно-Сибирскую гидроминеральную область соленых вод и рассолов [Ломоносов и др., 1977]: Ключевской, Ульканский, Ермаковский, Турукский, Усть-Кутский и др.; Непские минеральные источники в бассейне Нижней Тунгуски.

Реликты рефугиумов пятой группы можно разделить на три части. К первой части относятся обитатели континентальных солончатых водоемов аридных регионов, в частности Забайкалья, бессточных котловин Центральной Азии; например веслоногие ракообразные *Acanthodiptomus salinus*, *Eucyclops arcanus*, листоногие *Artemia sibirica*, остракоды *Cyprinotus salinus* и др. Вторая часть населяет как соленые и солончатые водоемы континентов, так и прибрежные зоны морей; например коловратка *Brachionus plicatilis asplanchnoides*, гарпактицида *Cletocamptus retrogressus* и др. Третья часть — **настоящие морские гидробионты** [Окунева, Тахтеев, 2007; Биота..., 2009] — один из самых интересных комплексов, генезис которого в Байкальском регионе пока не ясен. К нему отнесены зеленая водоросль *Percursaria percursora*, фораминиферы *Trochammina bami* (рис. 6.281). Фораминиферы — представители практически полностью морской группы организмов — впервые были обнаружены в Ключевском минеральном источнике, впадающем в протоку р. Киренга недалеко от пос. Магистральный. Его минерализация (10,5–11,0 г/л) сопоставима с соленостью внутренних морей [Биота..., 2009]. Микроэкосистема этого источника также интересна ин-

тенсивным развитием бактериальных матов из серных и пурпурных бактерий [Тимошкин, 2010–2011]. **Комплексные геотермальные рефугиумы.** Своеобразный мозаичный ареал термофильных реликтов занимает зону активной неотектоники в Восточном Саяне и Северо-Восточном Прибайкалье. Здесь выявлены рефугиумы, тяготеющие к выходам геотермальных вод, в которых в равной мере имеются условия для обитания и реликтовых гидробионтов, и термофильных наземных растений и животных. Очень существенно то, что локальные особенности биоты проявляются не только в непосредственной близости от горячих источников, но и на более или менее значительных прилегающих территориях, по-видимому, вследствие общего повышения теплового потока вдоль линий разломов и наличия рассеянных и разбавленных выходов геотермальных вод. При этом, чем выше общая теплообеспеченность территории рефугиума, тем ярче реликтовые черты таких сообществ. В горах наблюдается нарушение вертикальной поясности.

Район выхода Шумацких термальных вод (Восточный Саян) располагается довольно высоко (свыше 2000 м) и имеет низкую теплообеспеченность — сумма биологически активных температур составляет здесь около 600°. В соче-



Рис. 6.280. Гипергалинное озеро вблизи г. Усть-Кут, образованное изливанием хлоридно-натриевых вод из кембрийских соляных отложений (фото В.В. Тахтеева).



Рис. 6.281. Морской реликт — фораминифера *Trochammina bati* из долин рек Киренга и Непа, органическая раковинка в разных проекциях (рис. Г.Л. Окуневой [Красная книга..., 2010]).

тании с пониженной континентальностью климата это определяет абсолютное господство пояса высокогорных лесов главным образом из кедра сибирского — *Pinus sibirica*. Виды, банальные для более теплообеспеченных территорий Прибайкалья, здесь, на участке с серией термальных (до 40 °С) излияний, выступают в роли реликтов [Плешаков, 1997]. Несколько выше, чем на окружающих территориях, в районе горячих источников встречается обыкновенная сосна — *Pinus sylvestris*, береза — *Betula pendula*, черемуха — *Padus avium*, рододендрон даурский — *Rhododendron dahuricum*. Комплекс этих видов в сочетании с некоторыми представителями высокотравья свидетельствует о глубоком проникновении в прошлом вверх по долинам рек Восточного Саяна кустарниково-разнотравных сосновых лесов. Такое проникновение было возможным в последледниковый термический максимум.

Гораздо более яркий комплекс реликтов тяготеет к Питателевскому термальному источнику (нижнее течение р. Селенги), где общая теплообеспеченность района составляет около 1600°. Здесь имеет место совокупное воздействие микроклиматического и геотермального факторов. Экспедициями под руководством А.С. Плешанова в этом рефугиуме обнаружены уникальные для Прибайкалья широколиственные леса из вяза японского — *Ulmus japonica*, имеющие ярко выраженные неморальные черты во всей совокупности образующих их структур (рис. 6.282). Это первая реликтовая экосистема истинно природно-зонального ранга, выявленная в Прибайкалье. Вязовники, будучи «живой ископаемой экосистемой», сохранившейся посреди центрально-азиатского разрыва зоны широколиственных лесов, позволяют изучать биогеоэкологические процессы, которые были ярко выражены в Прибайкалье в геологическом прошлом. Помимо вяза, в этих лесах представлена довольно редкая древовидная форма черемухи. В сообществе, образуемом этими древесными породами, отмечено значительное количество неморальных реликтовых видов из числа эпифитных лишайников и мхов, грибов-ксилотрофов, а также насекомых.

Геотерминальные рефугиумы включают уникальные для региона сообщества организмов, у которых сформировались особые адаптации к обитанию в условиях постоянного температурного стресса, и поэтому они представляют особую ценность для экологических, физиологических и биохимических исследований [Сохранение..., 2000; Хахинов и др., 2007].

Комплексные рефугиумы в Байкальской Сибири могут формироваться и в условиях локального снижения континентальности климата вблизи не только термальных, но и мощных истечений холодных вод. Классическим примером служит незамерзающий исток Ангары, район которого отличается как повышенным биологическим разнообразием, так и особенностями фенологических явлений, своеобразием поведенческих реакций некоторых животных (см. рис. 6.272).

Анализ существующей в регионе системы охраны природы показал, что хорошую защиту имеют лишь рефугиумы неморальных реликтов-гигромезофилов в Байкальском заповеднике. Небольшое число геотермальных рефугиумов



Рис. 6.282. Широколиственный лес из вяза японского в долине Селенги (фото А.С. Плешанова).

охраняется в Баргузинском заповеднике и в Забайкальском национальном парке. Удовлетворительна охрана рефугиумов неморальных реликтов-мезофилов в Прибайкальском национальном парке. Что же касается рефугиумов неморальных реликтов-термофилов и степных рефугиумов, то их номинальное включение в национальные парки и заказники практически не ограждает от экстремально высоких антропогенных воздействий. Рефугиумы арктических гидробионтов, находящиеся в горных районах, мало подвержены антропогенной нагрузке благодаря труднодоступности. Однако озера вблизи трассы БАМ, населенные реликтовым арктическим гольцом, находятся под сильным пресом нерегулируемого рыболовства.

Особую тревогу вызывает состояние рефугиумов вблизи геотермальных источников, используемых в бальнеологических и лечебных целях. Излияния частично или полностью каптируются трубами, окружающие ландшафты разрушаются вследствие строительных работ и высокой рекреационной нагрузки. Это относится в первую очередь к широко известным термальным источникам, таких как Горячинский, Хакусский, Котельниковский, Шумакский и др. Присвоение большинству из них статуса гидрологических памятников природы ни в коей мере не обеспечивает сохранения тяготеющих к ним уникальных растений и животных. Сохранение рефугиальных экосистем — одной из главных составляющих природного наследия окружения оз. Байкал — возможно при условии оптимизации сети охраняемых территорий и законодательного установления жестких санкций за деятельность, приводящую к их разрушению.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие экосистемы называются рефугиальными?
2. Что понимается под экстразональным расположением рефугиальных экосистем?
3. Назовите основные группы наземных рефугиумов Байкальского региона.
4. Чем можно объяснить присутствие арктоальпийских, неморальных и степных реликтов в составе наземной флоры и фауны Байкальского региона?
5. Назовите основные группы водных рефугиумов Байкальского региона.
6. Какими фаунистическими и экологическими особенностями характеризуется истоковый участок реки Ангары? Почему его можно считать рефугиумом?
7. Какие холодолюбивые реликты присутствуют в водных экосистемах Байкальского региона и к каким водоемам (водотокам) приурочены их места обитания?
8. Охарактеризуйте население геотермальных рефугиумов Байкальского региона.
9. Какие основные особенности свойственны водным и наземным экосистемам в местах излияний термальных источников?
10. Какой состав населения имеют рефугиумы галофилов и галобионтов?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Биота Витимского заповедника: Структура биоты водных экосистем / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок, Н.А. Рожкова и др. — Новосибирск: Академ. изд-во «Гео», 2006. — 256 с.

- Биота** водоемов Байкальской рифтовой зоны / В.В. Тахтеев и др. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2009. — 231 с.
- Гидробиология** водоемов юга Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2006. — 199 с. — (Биоразнообразие Байкальского региона: Тр. Биол.-почв. ф-та ИГУ; Вып. 6).
- Гомбрайх В.А.** Новые данные о *Lubomirskia baicalensis* Dyb. Из озера Байкал // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1988. — С. 70–76.
- Епова Н.А.** Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. гос. ун-те. — 1956. — Т. 16, вып. 1–4. — С. 25–61.
- Киселева А.А.** Неморальные реликты во флоре южного побережья озера Байкал // Бот. журн. — 1978. — Т. 63, № 11. — С. 1647–1656.
- Красная книга** Иркутской области. — Иркутск: Время странствий, 2010. — 280 с.
- Красная книга** Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды животных. — Улан-Удэ: Информполис, 2005. — 327 с.
- Леванидова И.М.** К вопросу о причинах несмешиваемости байкальской и палеарктической фаун // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1948. — Т. 12. — С. 57–81.
- Ломоносов И.С., Кустов Ю.И., Пиннекер Е.В.** Минеральные воды Прибайкалья. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1977. — 223 с.
- Ломоносов И.С., Пиннекер Е.В.** Термальные воды Прибайкалья // Природа. — 1980. — № 3. — С. 78–85.
- Матвеев А.Н., Тахтеев В.В., Богданов Б.Э.** Питание керчаковых рыб и их пищевые взаимоотношения с амфиподами в районе Ушканьих островов (оз. Байкал) // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2002. — С. 90–100.
- Механикова И.В.** Состав и сезонная динамика питания *Brandtia parasitica* (Dyb.) (Crustacea, Amphipoda) из озера Байкал // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2001. — С. 62–70.
- Намсараев Б.Б., Бархутова Д.Д., Данилова Э.В. и др.** Геохимическая деятельность микроорганизмов гидротерм Байкальской рифтовой зоны. — Новосибирск: Академ. изд-во «Гео», 2011. — 302 с.
- Окунева Г.Л., Тахтеев В.В.** О находке морских раковинных корненожек (Foraminifera) в минеральном источнике в Северном Прибайкалье // Докл. АН. — 2007. — Т. 416, № 6. — С. 839–840.
- Плешанов А.С.** Хорологические особенности геотермальных рефугиев // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири. I межрегионал. науч.-практич. конф. — Кемерово: Кузбассвузиздат, 1997. — С. 176–177.
- Плешанов А.С., Плешанова Г.И., Шаманова С.И.** Ландшафтно-климатические закономерности пространственного размещения рефугиев в Байкальском регионе // Сиб. экол. журн. — 2002. — № 5. — С. 603–610.
- Сохранение** биологического разнообразия геотермальных рефугиев Байкальской Сибири: материалы конф. — Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2000. — 80 с.
- Тахтеев В.В.** Реквием Ангаре // Экология и жизнь. — 2010. — № 8 (105). — С. 72–77.
- Тахтеев В.В., Галимзянова А.В.** Байкальские родники // Экология и жизнь. — 2009. — № 2 (87). — С. 37–42; № 3 (88). — С. 40–45.
- Тахтеев В.В., Ижболдина Л.А., Помазкова Г.И. и др.** Биота некоторых термальных источников Прибайкалья и связанных с ними водоемов // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. — С. 55–100.
- Тахтеев В.В., Плешанов А.С., Егорова И.Н. и др.** Основные особенности и формирование водной и наземной биоты термальных и минеральных источников Байкальского ре-

- гиона // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. «Биология, экология». — 2010. — Т. 3, № 1. — С. 33–36.
- Тахтеев В.В., Судакова Е.А., Егорова И.Н. и др.** К характеристике водных и наземных биоценозов в местах выходов термальных источников в Восточном Прибайкалье // Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2006. — С. 111–136.
- Тимофеев М.А.** Сравнительная оценка отношения байкальских гаммарид и голарктического *Gammarus lacustris* к абиотическим факторам: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 2000. — 19 с.
- Тимошкин О.А.** Сложившиеся тенденции и современный уровень решения проблемы; наиболее интересные открытия в области биоразнообразия Байкала за последние годы // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2010–2011. — Т. II: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 2. — С. 1423–1428.
- Уникальные** объекты живой природы бассейна Байкала / А.С. Плешанов, Л.В. Бардунов, Т.В. Макрый и др. — Новосибирск: Наука, 1990. — 224 с.
- Хахинов В.В., Намсараев Б.Б., Абидуева Е.Ю., Данилова Э.В.** Гидрохимия экстремальных водных систем с основами гидробиологии: учеб. пособие. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2007. — 148 с.

6.9. ВОДНЫЕ И ОКОЛОВОДНЫЕ ПТИЦЫ В ЭКОСИСТЕМЕ БАЙКАЛА

6.9.1. РОЛЬ ПТИЦ В ЭКОСИСТЕМЕ БАЙКАЛА, ИХ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Обладая крыльями, птицы способны образовывать мобильные скопления, быстро перемещаться из одного района в другой в течение сезона и в межгодовом аспекте. Численность водных птиц на Байкале велика. В частности, через дельту Селенги, крупнейшее водно-болотное угодье Байкала, за осень пролетает до 2 млн гусеобразных (по другим оценкам, до 5 млн, но, вероятно, они завышены), а за весну — до 0,5 млн. Единовременно в дельте Селенги может находиться до 120 тыс., а в отдельные годы — до 280 тыс. перелетных уток. Число гусеобразных и чайковых, гнездящихся в дельте, может достигать 60–80 тыс. особей, и это не считая других групп птиц. Через Кичеро-Верхнеангарскую дельту мигрирует до 0,5 млн водоплавающих. Таким образом, роль птиц в транспорте веществ и энергии в экосистеме Байкала нельзя недооценивать. Более конкретные примеры будут приведены ниже.

Перенос биогенных веществ из воды на сушу и обратно имеет огромное значение для формирования высокопродуктивных биологических сообществ. Он осуществляется не только благодаря сезонным колебаниям уровня воды, но и посредством птиц. Так, вокруг колоний чайковых бурно развиваются многие виды растений и водных животных, включая мальков рыб: помет, остатки пищи и трупы погибших птенцов служат в качестве удобрения. В то же время растительность на самой колонии может быть угнетена из-за механического воздействия птиц и внесения в грунт избытка азотистых соединений. Некото-

рые виды растений, однако, процветают, например вейник пурпуровый и горец перечный.

Птицы извлекают из водно-болотных экосистем органику в виде пищи, используя ее для накопления биомассы потомства. Перелетные виды также выносят эту биомассу из угодий в другие места. Биологическая продукция не оседает в донных осадках, образуя торф, но чаще активно включается в процесс трансформации вещества и энергии. В итоге возникает высокое биоразнообразие и обилие растений и животных (в том числе и полезных для человека) в водно-болотных угодьях.

Расчеты С.В. Пыжьянова, проведенные для прол. Малое Море на 1981–1985 гг., показали, что самая многочисленная из гнездящихся здесь птиц — серебристая чайка⁶² (3,5–4,7 тыс. взрослых особей) — за гнездовой период с мая до августа потребляла 178–222 т кормов, в т.ч. 134–166 т рыбы (из них 83–103 т омуля). Количество омуля, поедаемое чайками, составило 21 % от объема его промыслового изъятия на Малом Море в этот период [Биоценозы..., 1987]. Аналогичные расчеты выполнены в 1993 г. И.И. Тупицыным для всего сообщества чайковых птиц Селенгинской дельты. Оказалось, что 19,2 тыс. взрослых особей 8 видов чайковых и их потомство потребили с весны до осени 473,1 т кормов. В их числе — 4,9 т растительной пищи, 60,5 т беспозвоночных животных (включая 45,9 т насекомых) и 407,7 т позвоночных животных (в т.ч. 3,2 т земноводных, 195,5 т рыбы, 105,5 т яиц и птенцов птиц, 103,5 т грызунов) [Пыжьянов и др., 1997]. За сезон семья серебристых чаек поедает около 80 кг. Из этой массы омуль составляет около 40 кг в большинстве мест обитания этого вида на Байкале и только в селенгинской дельте — около 9 кг.

В то же время птицы и сами зависимы от биопродуктивности местообитаний. Так, взрывное заселение дельты Селенги ротаном-головешкой в 1980-х гг. вызвало рост численности многих рыбоядных птиц. Вероятно, этому способствовала и благоприятная гидроклиматическая обстановка. Теплые и многоводные летние сезоны привели к перераспределению биогенных веществ и влаги в пределах дельты и вызвали рост биомассы и продуктивности как у растительности, так и у водных беспозвоночных. В частности, за период с середины 1980-х гг. к 1991–1993 гг. число гнездящихся серых цапель в дельте возросло с 1 до 5 тыс. особей, серебристых чаек — с 4 до 6 тыс., сизых чаек — с 3 до 7 тыс. (рис. 6.283), уток — вдвое. В дальнейшем рост численности этих видов прекратился, а затем она стала снижаться; вероятно, роль в этом сыграло не только уменьшение обводненности дельты, но и стабилизация численности ротана на меньшем уровне, чем было в начале 1990-х гг. [Фефелов и др., 2001].

Рыбоядные птицы, как уже упомянуто, изымают из водоемов часть молоди и взрослых рыб. Кроме того, серебристые чайки поедают часть приплода ондатры (в дельте Селенги при высокой численности этого грызуна потребляется до 13 т молодых особей за сезон). Однако они обитают в тех местах, где рыбы и ондатры достаточно и для успешного промысла, и для птиц, и таким образом не должны

⁶² В некоторых источниках встречается под синонимом «хохотунья».



Рис. 6.283. Серебристая и сизые чайки осенью на Байкале (фото И.В. Фефелова).

считаться конкурентами рыбаков и охотников. Польза таких видов для здоровья экосистемы байкальских дельт значительно больше, чем прямой вред рыбному хозяйству. Например, после вселения ротана-головешки в дельту Селенги этот вид рыб стал преобладать в питании всех местных рыбадных птиц и поедался даже утками (хохлатая чернеть, кряква). Это позволило сгладить негативные последствия вспышки численности ротана [Тупицын, 1995].

Водные птицы вовлечены в жизненные циклы ряда гельминтов (паразитических червей), преимущественно цестод, нематод и скребней в качестве окончательных (дефинитивных) хозяев. Так, на Байкале у птиц в целом обнаружено 300 видов гельминтов, у чайковых — 89. Однако более половины видов принесены с мест зимовок и не способны продолжать свой жизненный цикл на Байкале [Некрасов, 2000]. Из местных же гельминтов наиболее известен чаечий лентец, широко распространенный в бассейне Северного Ледовитого океана. На Байкале его первыми промежуточными хозяевами являются ракообразные, вторыми промежуточными — рыбы (в основном, омуль), а дефинитивными хозяевами — крупные виды чаек. Чаечий лентец может паразитировать и у человека, если тот употребляет в пищу сырую или неправильно приготовленную рыбу. В 1980-х гг. этот гельминт был обнаружен у 7–9 % обследованного взрослого населения в основных байкальских районах рыболовецкого промысла.

Говоря о заболеваниях человека и птиц, нельзя не упомянуть и о вирусах. Вирусы гриппа А различных птичьих субтипов постоянно циркулируют среди птиц региона. Опасный для человека субтип H5N1 пока достоверно не выделялся. Однако всегда необходимо иметь в виду, что дикие птицы могут выступать вектором переноса инфекционных заболеваний, в частности не только вирусов группы гриппа, но и альфа-вирусов (энцефаломиелиты) и т. д. В связи с этим важно соблюдать промышленную и личную санитарию и гигиену при контактах человека и домашних животных с дикими птицами, обеспечивать недоступность пищевых продуктов для птиц и т.д. Кроме того, если дикие птицы ослаблены под действием стресса или химического загрязнения среды, то любая инфекция имеет больше шансов для распространения в их популяции.

Прямое экономическое значение водные птицы могут иметь в качестве объектов охоты. Но в настоящее время оно не очень велико, поскольку промысловой охоты на птиц не ведется. Для любительской охоты на Байкале интерес сейчас представляют в основном утки и лишь отчасти — гуси и лысуха. В 1960-х гг. объем добычи водоплавающих здесь достигал 100 тыс. уток и 600–650 гусей, в т.ч. 80 тыс. уток и 550 гусей — в селенгинской дельте. В 1930-х гг. для гусей эти показатели были значительно выше (в дельте Селенги — 15 тыс.), для уток — ниже (22 тыс. там же). В 1970–1990-х гг. в дельте Селенги добывалось, как правило, 20–50 тыс. уток (однако не менее четверти подстреленных птиц оставались не найденными охотником), а на всем Байкале — около 80 тыс. При этом гуси попадали в число трофеев лишь единично [Скрябин, 1975; Подковыров, Шинкаренко, 1986]. Смещение пресса охоты с гусей на уток во второй половине XX в. связано и с многократным сокращением численности у восточно-сибирских популяций гусей, и с затоплением их кормовых угодий после постройки ангарских ГЭС, и с ограничением или закрытием весенней охоты в различных районах Байкала. Тем не менее дельта Селенги остается популярным районом охоты на водоплавающих.

6.9.2. СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ БАЙКАЛА

По состоянию на 2004 г. общий список птиц, зарегистрированных на Байкале за последние три столетия, включает 363 вида [Попов, 2004]. Имеются в виду территория Байкальской котловины с самим озером, часть его водосборной территории, которая непосредственно прилегает к Байкалу, и прилегающие особо охраняемые природные территории (Баргузинский, Байкальский и Байкало-Ленский заповедники, Прибайкальский и Забайкальский национальные парки). Список постоянно увеличивается за счет птиц, расширяющих гнездовой или миграционный ареал, новых залётов, выявления скрытных и редких видов, которые ранее не были обнаружены из-за недостаточной изученности региона, и т.д. Птицы, связанные с водой, на данной территории представлены 156 видами. В это число включены и те виды из «сухопутных» отрядов, которые хотя и не могут быть названы ни «водоплавающими», ни

«водно-болотными», но имеют теснейшие биологические связи с водой и прибрежными биотопами.

Наиболее разнообразен состав местных ржанкообразных: 73 вида из 2 подотрядов. Большая часть видов (54) относится к подотряду куликов (рис. 6.284). Из них 18 гнездятся, столько же встречается на Байкале регулярно, но исключительно на пролетах. Кулики в регионе представлены несколькими семействами, но более половины видов относится к одному из них — к семейству бекасовых. Подотряд чайкообразные представлен 2 семействами. Это поморниковые (2 залетных вида) и чайковые (17 видов чаек и крачек). На Байкале гнездится 10 видов чайковых.

Многочислен и отряд гусеобразные, куда входят лебеди, гуси и утки: на Байкале встречаются 34 вида, из них гнездятся регулярно 19, нерегулярно — 2. Два вида гусей ранее гнездились на Байкале, но к настоящему времени практически исчезли в результате хозяйственной деятельности человека. Только во время миграций встречается 7 видов.

Отряд журавлеобразные представлены в регионе 9 видами, из них 4 вида принадлежат к семейству журавлиных и 5 — к семейству пастушковых. Два вида экологически не связаны с водоемами или побережьями Байкала и вблизи



Рис. 6.284. Песчанка — один из видов куликов, мигрирующих через Байкал (фото И.В. Фефелова).

озера практически не гнездятся. Из остальных регулярно гнездятся 3, нерегулярно — 2. Среди обычных видов пастушковых есть один водоплавающий вид — лысуха.

Из отряда аистообразных (голенастых) на Байкале — 7 видов из 3 семейств, в т.ч. 3 гнездящихся вида и 4 залетных.

Фауна поганкообразных Байкала представлена всеми 5 видами из числа российских представителей отряда, 4 из них регулярно или периодически гнездятся.

Отряд гагарообразные представлен 3 видами (2 гнездящихся, 1 залетный).

Изредка на Байкал и в Прибайкалье залетает представитель фламингообразных — розовый фламинго. Для этого вида характерны встречи отдельных особей вдали от гнездового ареала (ближайшие места размножения находятся в Центральном Казахстане).

На Байкале зарегистрировано 2 представителя отряда пеликанообразных (веслоногих), и история обоих заслуживает упоминания. Кудрявый пеликан обитал здесь в XVIII в., но впоследствии регистрировался лишь залетами. Этот вид, внесенный в Красную книгу РФ, в целом сокращает численность и распространение, что не в последнюю очередь связано с деятельностью человека (чувствительность к фактору беспокойства, прямое истребление). Большой баклан был еще в первой трети XX в. обычнейшим видом Байкала, но к середине столетия исчез. В настоящее время происходит быстрая реколонизация Байкала и в Малом Море, и в Чивыркуйском заливе (рис. 6.285).

Из видов отряда соколообразных Прибайкалья 5 (в т.ч. 3 гнездящихся на Байкале) тесно связаны по питанию и размещению гнезд с водно-болотными угодьями.

Единственный местный вид отряда ракшеобразных, приуроченный к водоемам, — голубой зимородок — в регионе очень редок, хотя, по-видимому, и гнездится по берегам некоторых рек с обрывистыми песчаными берегами, где он роет норки.

Представителей отряда воробьинообразных, которые строят гнезда на (или в) берегах и кормятся в прибрежных зонах, в регионе 16 видов, из них 10 — гнездящихся. Половину из них составляют трясогузки, которые в экологическом плане связаны с прибрежными биотопами. Остальные — те представители других семейств воробьинообразных, которые хотя и не вступают в прямой контакт с водной средой (за исключением оляпки), но гнездятся исключительно по берегам водно-болотных угодий.

Достаточно большое число видов водоплавающих и околоводных птиц Байкала принадлежат к центрально-азиатским фаунистическим комплексам и сформировались на водоемах аридной зоны. Основная часть их ареалов лежит на юге, юго-востоке или юго-западе. Зимуют они, как правило, в восточном секторе Южной Азии, вплоть до Австралии и Новой Зеландии. Это, в частности, азиатский бекасовидный веретенник, белокрылая крачка, огарь и др.

Возможно, к этой группе можно отнести и монгольский подвид серебристой чайки — характерную птицу Байкала, распространенную также от Алтая до Приморья. Ее таксономическое положение в пределах группы «серебри-



Рис. 6.285. Колония большого баклана на Чивыркуйском заливе (о. Бакланий)
(фото А.Д. Князева).

стых» чаек не вполне выяснено, так же как и регион формирования подвида. Теоретически в плейстоцене–голоцене серебристая чайка могла колонизовать Байкал как с северо-востока Азии, так и из Центральной Азии.

Для ряда водоплавающих и приводных птиц, связанных с лесной и лесостепной зонами, район Байкала служит меридиональной границей, например западной — для черной кряквы, восточного подвида большого веретенника, восточной — для большого кроншнепа и др. Некоторые бореальные водоплавающие имеют в районе Байкала южную границу ареала (краснозобая гагара, горбоносый турпан, каменушка, луток), отдельные виды — северную (огарь, пеганка). Однако в большинстве случаев водные птицы, населяющие Байкал, широко распространены по всей лесной или умеренной зоне Евразии, как, например, озерная и сизая чайки, серая цапля, многие утки. Впрочем, в Байкальском регионе могут проходить зоны контакта между разными их подвидами или популяциями.

Большинство околотовных и водоплавающих птиц на Байкале концентрируются в устьевых и дельтовых участках рек (Селенга, Верхняя Ангара с Кичерой, Большая Голоустная), на заболоченных перешейках (Святой Нос и оз. Рангатуй), в межгорных котловинах с развитой сетью водоемов на днище (Баргузинская, Верхнеангарская) и в мелководных заливах и проливах, богатых кормом (Малое Море, Чивыркуйский залив). Это относится и к гнездовому, и к миграционному периодам. Лишь немногие виды населяют таежные или горные водотоки (гоголь, каменушка, оляпка), скалистые побережья Байкала

(крохали) и др. Много прибрежных птиц встречается также на каменистых и песчаных пляжах в периоды весенних и осенних миграций. Акватория открытого Байкала используется птицами слабо, в основном для отдыха чайковых и гусеобразных во время пролета.

6.9.3. ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ СВЯЗИ ПЕРЕЛЕТНЫХ ВИДОВ

Большинство птиц Байкала, связанных с водой, — перелетные. На зиму они вынуждены перемещаться не менее чем на 3 тыс. км, причем расстояние до потенциальных мест зимовки велико в любом направлении. Вероятно, именно это и служит причиной большого разлета птиц, который обнаружен с помощью массового кольцевания на Байкале (рис. 6.286). Так, серебристые чайки проводят зиму на побережье Тихого океана и его морей, от Сахалина до Гонконга, а часть, возможно, вдали от моря, в частности в долине р. Янцзы. От речной



Рис. 6.286. Места находок птиц, помеченных на Байкале.

1 — Байкал; 2 — пункты прямых возвратов (с миграционных путей или зимовок в год кольцевания); 3 — находки молодых птиц в первую осень жизни в направлениях, отличающихся от миграционных (так называемая натальная дисперсия); 4 — пункты не прямых возвратов (из гнездового ареала через год и более после кольцевания).

крячки получен возврат кольца с Филиппин, от белокрылой крячки — из Папуа — Новой Гвинеи. Малые чайки отправляются зимовать на Каспийское море. Озерные чайки проводят зиму преимущественно в Южном Китае и Вьетнаме, однако 2 птицы были обнаружены в Германии. Не менее интересно то, что байкальские серые цапли, зимующие преимущественно в странах Индокитая, могут также улетать и в юго-западном направлении, вплоть до Средней Азии. Возможно, они зимуют и в районе Аравийского полуострова [Фефелов и др., 1999].

В Прибайкалье находили птиц, помеченных в Западной Европе, например бекасов из Германии, но преимущественно это кочующие виды воробьинообразных (свиристель, чечетка) (рис. 6.287).

Пластинчатоклювые, гнездящиеся на Байкале и мигрирующие через него, судя по находкам иностранных колец, могут зимовать как в Индии (связь, широконоска, хохлатая чернеть и др.), так и в Японии (красноголовый нырок)



Рис. 6.287. Места, где были помечены птицы, найденные на Байкале.

1 — Байкал; 2 — пункты мечения на зимовках; 3 — пункты мечения не на зимовках, а в местах гнездования или на путях миграции; вне карты — находки помеченных куликов из Южной Африки и Юго-Восточной Австралии на Байкале в период миграции (обозначены стрелками в нижних углах рисунка).

(рис. 6.287). Вероятно, часть их улетает и в страны Юго-Восточной Азии, но мечение на Байкале пока не дало информации такого рода. Видимо, утки проводят зиму в континентальных районах, откуда мало шансов получить возвраты колец. Вероятно по этой же причине до сих пор неизвестно, куда улетает с Байкала еще один массовый вид птиц — сизая чайка.

Кулики, гнездящиеся в Прибайкалье или мигрирующие через Байкал, могут зимовать, в частности, в Африке (турухтан), Индии (фифи), Малайзии



Рис. 6.288. Кряквы на зимовке в Иркутске (фото И.В. Фефелова).



Рис. 6.289. Оляпка в истоке Ангары (фото И.В. Фефелова).

(поручейник), Австралии (песочник-красношейка, исландский песочник). Это выяснено в первую очередь также благодаря встречам птиц с зарубежными метками.

В целом большинство водоплавающих и околоводных птиц улетает все же в Южную и Юго-Восточную Азию.

Часть водоплавающих зимует в незамерзающем истоке Ангары. Число птиц на начало зимовки может достигать 18 тыс., но обычно — 5–10 тыс. [Мельников, 2000]. Преимущественно (около 90 %) это обыкновенный гоголь, также обычными зимующими видами являются большой и длинноносый крохали, луток; нередко, но в малом числе встречается хохлатая чернеть. В 1990–2000-е гг. возрастает численность зимующих морянок, которая уже превысила 140 особей. Это крупнейшая в Северной Азии внутриконтинентальная «холодная» зимовка уток. В неблагоприятные сезоны до половины зимующих уток может погибнуть, в первую очередь из-за уменьшения полыньи, что приводит к пищевой конкуренции. После сооружения Иркутской ГЭС сформировалась и зимовка на незамерзающем участке ниже ее плотины, где в настоящее время остается до 10–12 тыс. уток. Условия перезимовки здесь более благоприятны, чем в истоке. Состав зимовщиков тот же, но к ним добавляется до нескольких сотен крякв, которые не могут оставаться в истоке Ангары из-за отсутствия мелководий [Фефелов и др., 2008] (рис. 6.288). Вопрос о том, составляют ли байкальские гоголи особую популяцию, адаптиро-

вавшуюся к «холодной» зимовке, остается открытым. Возможно, каждую осень состав зимующих птиц, прибывающих с Байкала и из Прибайкалья, формируется заново.

Большинство гоголей, зимующих на Ангаре, — взрослые особи. Молодые составляют менее 5 % и в основном, по-видимому, мигрируют в теплые регионы.

Подобным образом ведет себя и единственный представитель воробьинообразных, освоивший водную среду, — оляпка (рис. 6.289). Она гнездится на горных реках и добывает корм из воды, преимущественно ныряя на дно. Вследствие этого зимой птицы перемещаются на незамерзающие участки водотоков, а часть — в исток Ангары. После возведения ангарских ГЭС оляпки стали зимовать и на незамерзающих участках Ангары. Возможно, часть птиц все же мигрирует в более южные регионы.

6.9.4. ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ БАЙКАЛЬСКОЙ ОРНИТОФАУНЫ И ЕЕ СОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА

Происхождение большинства современных родов птиц исследователи относят к третичному, а видов — к четвертичному периоду. Это сопоставимо с длительностью существования Байкала в виде, близком к современному. Однако формирование байкальской орнитофауны связано в первую очередь с циклическими процессами иммиграции и эмиграции различных видов из других регионов фауногенеза — Берингии, Северо-Восточной, Центральной, Западной и Восточной Азии. Об этом свидетельствуют и распределение родственных видов птиц, и современная динамика их ареалов, и палеонтологические данные.

Исследования третичных останков птиц в Центральной Азии (в т.ч. Монголии и Южной Бурятии) показывают, что орнитофауна водных птиц в этот период была разнообразна и, как предполагают некоторые исследователи, даже богаче четвертичной. В частности, обнаружены представители существующих родов поганок, веслоногих, цапель, аистов, уток, гусей, лебедей, журавлеобразных, куликов, орланов, а также ряд вымерших к настоящему времени родов и даже отдельные вымершие семейства птиц из тех же групп. Несомненно, многие из этих птиц обитали и на водоемах, предшествовавших современному Байкалу, а некоторые группы и сформировались в Центрально-Азиатском регионе.

Данные о четвертичной орнитофауне Байкала и Прибайкалья немногочисленны. В основном это результаты исследований стоянок человека и, в меньшей, степени, не заселяемых человеком пещер, где обитали филины и другие хищники. В целом фауна плейстоценовых птиц региона мало отличается от современной по составу. В различные периоды она соответствовала тем ландшафтным условиям, которые возникали в регионе. При похолоданиях преобладали виды открытых пространств, при потеплениях — лесные

и отчасти водные. Так, в верхнемиоценовых отложениях на о. Ольхон найдены останки цапель, пастушковых и гусеобразных, в позднеголоценовых — останки перевозчика, пустельги, галки. В Баргузинской котловине и в низовьях Селенги обнаружены позднплейстоценовые и раннеголоценовые останки уток и пастушковых. Имеется и несколько оригинальных особенностей. Так, азиатский страус обитал в Южной Бурятии в позднем плейстоцене, а по некоторым данным, вплоть до раннего голоцена, — в то же время, когда в Предбайкалье были широко распространены тундровые виды, например белые и тундряные куропатки. На юге Иркутской области обнаружены голоценовые останки белобрюхого стрижа, ареал которого сейчас не доходит до Байкала на 1,5 тыс. км [Пантелеев, 1999]. Но в целом плейстоценовое распределение птиц сходно с сегодняшней ландшафтной картиной. Оно демонстрирует не менее выраженную, чем в настоящее время, биотопическую неоднородность, а также граничное положение Прибайкалья между лесной и степной зонами. Однако надо учесть, что вероятность захоронения и сохранения останков равнинных и водных птиц в условиях Прибайкалья меньше, чем у горных.

Хотя в холодные периоды плейстоцена Байкал был ультраолиготрофным озером, при наличии мелководных зон (в частности, в устьях рек) он не мог не служить местом остановок водных птиц при миграционных перемещениях. Даже в холодные периоды климатические условия мало отличались от условий в современной перигляциальной зоне Арктики. В теплые периоды водные птицы, несомненно, гнездились на Байкале. Наибольшие дискуссии вызывает вопрос о том, какой была эндемичная глубоководная фауна и в целом экосистема Байкала в различные периоды плейстоцена. Однако вряд ли она оказывала прямое влияние на кормовую базу и местообитания птиц-мигрантов: им было достаточно прибрежных мелководных местообитаний. В то же время гнездящиеся птицы, несомненно, были более зависимы от состава и структурной устойчивости биоты озера. Кроме того, мелководные зоны на Байкале в плейстоцене постоянно изменяли свои размеры и конфигурацию под действием климатических и тектонических факторов. Таким образом, места обитания водных птиц на Байкале должны были сдвигаться в пределах озера, а периодически — и в другие регионы.

Подобные процессы демонстрирует динамика их фауны и населения за последнее столетие. Поскольку Байкал находится на стыке степной и лесной зон, а также ряда незональных ландшафтов, возвратно-поступательные изменения границ ареалов птиц — обычное явление для нашего региона. При экстремальных засухах в аридной зоне ряд гусеобразных и ржанкообразных перемещается оттуда к северу — в Прибайкалье, где обводнение более стабильно. Например, во второй половине XX в. здесь появились или значительно увеличили численность несколько видов гусеобразных (черная кряква, огарь), чайковых (белощекая и черная крачки, чеграва) и куликов (азиатский бекасовидный веретенник, большой веретенник, поручейник). Однако не все они способны закрепиться в Байкальском регионе на длительный срок. Например, в 1990–2000-е

годы азиатский бекасовидный веретенник опять стал редким, локально гнездящимся видом региона, как и в начале XX в., в то время как в 1970-х годах в дельте Селенги обитало не менее трети мировой популяции этого вида [Мельников, 2010а].

В результате на Байкале отсутствуют эндемичные подвиды и тем более — виды равнинных и горных птиц, не говоря уже о водных. Среди горных птиц в районе Байкальского рифта имеются немногочисленные субэндемичные подвиды; несколько больше их среди подвидов таежных птиц, но у последних значительная часть подвидов, возможно, оформилась уже в последние 10–20 тыс. лет. В Якутии в ледниковые периоды ультраконтинентальный сухой и солнечный сухой климат не способствовал образованию ледового щита, но формировал многолетнюю мерзлоту. В плейстоцене летние водоемы мерзлотного происхождения в условиях продолжительного летнего дня могли быть более стабильными местообитаниями птиц, чем местообитания на Байкале. Об этом говорят позднеплейстоценовые-голоценовые находки водоплавающих и чайковых птиц в Центральной Якутии. Некоторые из них, как предполагается, относятся к ныне вымершим видам утиных.

В целом Байкальский регион играет не формообразующую, а граничную роль в эволюции птиц, во всяком случае с того времени, когда возникли глубинная Байкальская котловина и обрамляющие ее высокогорные системы. Формирование современной байкальской орнитофауны гетерогенно.

6.9.5. ФАКТОРЫ ИЗМЕНЕНИЯ ФАУНЫ И НАСЕЛЕНИЯ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ

Байкал своеобразен не только своими физико-географическими особенностями, но и теми условиями, которые он создает для обитания птиц.

Во-первых, это природный фактор положения — в зоне контакта лесной и степной природных зон, но равно далеко от зон океанического влияния Северного Ледовитого океана, Атлантики и Пацифики. Значимо и наличие различных местообитаний, в том числе экстразональных (степные ландшафты), интразональных (водоемы и водотоки, дельты, болота) и азональных (горные системы). Вследствие этого видовой состав и разнообразие экологических групп птиц на Байкале велики. В то же время общая численность птиц и число доминирующих видов сравнительно невысоки (в первую очередь, в наземных ландшафтах), поскольку климатические условия региона достаточно суровы, а сам Байкал — олиготрофный водоем. Водные птицы, впрочем, могут достигать более высокого обилия за счет постоянного наличия их главного жизненного ресурса — пресной воды. Но даже для них Байкал важен не столько в качестве места размножения, сколько в качестве места остановок во время миграций.

Во-вторых, огромная масса воды Байкала и особенности его горного окружения создают эффект тепловой инерции и формируют своеобразный лимноклимат в Байкальской котловине. Байкал замерзает и вскрывается ото льда поз-

же, чем другие водоемы региона, потому осенью он благоприятен для пролета водных видов (однако может оказаться «тепловой ловушкой» для слишком задержавшихся птиц). Вдоль склонов западного побережья формируется своеобразная теплая воздушная зона, которая используется хищными птицами для ускорения осенней миграции к югу. Байкальский рифт расположен скорее поперек, чем вдоль генеральных миграционных направлений. Все это приводит к повышенной частоте обнаружения здесь залетных видов как из Западной, так и из Восточной Евразии, а также Центральной Азии.

Важнейшее значение для водных птиц имеют климатические изменения, которые ускорились в последнее время. Если тенденция к уменьшению числа осадков в аридной зоне сохранится, ожидается увеличение на Байкале численности птиц, предпочитающих степные водоемы, учащение появлений редких залетных птиц (как это и случилось в 1970–1980-х гг.). Байкал — постоянный водный резервуар, играющий буферную роль при смещении ареалов птичьих популяций как в меридиональном, так и в широтном направлении.

На этом фоне важное значение имеет деятельность человека. Ландшафты или видоизменяются, или кардинально трансформируются с созданием новых экологических условий. В разных случаях этот процесс может быть и позитивным, и негативным. Так, при строительстве золоотвалов возникают новые местообитания, напоминающие соленые озера; здесь могут формироваться крупные колонии чаек и крачек, как, например, на золоотвале ТЭЦ-9 у ст. Суховская. Очистные сооружения и поля орошения привлекают чаек и куликов во время миграций.

К сожалению, не менее выражено и негативное влияние изменения ландшафтов. В первую очередь это пожары и заготовки леса. Они отрицательно влияют и на водных птиц, так как увеличивается фактор беспокойства, мелеют небольшие водотоки, разрушаются береговые биоценозы, а при сильных летних пожарах погибает и множество животных.

Байкальский регион беден низинными стоячими водоемами. Немногие участки, которые особо привлекательны для водно-болотных птиц, зачастую входят в сферу деятельности человека (рыбная ловля, транспортное использование, сброс бытовых и промышленных стоков, рекреация и т.д.). Это приводит к «конфликту интересов» человека и птиц. В частности, водно-болотный комплекс в устье р. Иркут, уникальный для Предбайкалья по разнообразию птиц (около 170 видов на площади 5 км²), в последние десятилетия сильно трансформирован строительством дорог и промплощадок. Это резко снизило его ценность для уток и куликов (их численность снизилась от 2 до 10 раз). Одновременно увеличилась численность чаек и некоторых других птиц; озерная чайка впервые загнездилась здесь в 1989 г., и за 20 лет ее численность достигла 1,8 тыс. Создание Иркутской ГЭС привело к затоплению периферийной части дельт Селенги и Верхней Ангары с Кичерой, которое физически не может быть компенсировано за счет более высоких частей дельт, так как они сужаются по мере удаления от Байкала. Последующие изменения гидрологического режима Байкала чаще стали приводить к гибели потомства птиц при летних паводках.

6.9.6. ПТИЦЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ БАЙКАЛА

Поскольку водные птицы занимают конечные звенья в трофической цепи, имеют зачастую крупные размеры и образуют скопления, они одними из первых ощущают на себе действие негативных антропогенных факторов. Их реакция проявляется в различных формах. Например, с Байкала и из ближнего Прибайкалья полностью исчезли сухонос и серый гусь, которые в начале XX в. были обычны в крупных водно-болотных угодьях. Эти виды не только крупны и заметны, но и особо чувствительны к беспокойству со стороны человека и к изменению ландшафтов. Рыбоядные птицы (баклан, серебристая чайка) могут преследоваться рыбаками. Рекреационная нагрузка также может отрицательно влиять на птиц: частое появление людей в местах размножения колониальных видов приводит к высокой гибели их потомства. Это может быть актуальным для скалистых островов Малого Моря, где число отдыхающих и водного транспорта быстро растёт.

Водные птицы — индикаторы общего загрязнения водоемов, поскольку, находясь на верхних ступенях трофической пирамиды, они накапливают в себе опасные вещества. Так, в печени черношейных поганок из дельты Селенги, которая считается загрязненной рекой, содержание металлов в 2–5 раз больше, чем на оз. Хубсугул, где отсутствуют предприятия — поставщики выбросов [Подковыров и др., 1990]. Для таких районов интенсивной многолетней охоты на водоплавающую дичь, как дельта Селенги, может оказаться актуальной и проблема свинцового загрязнения. За каждый сезон осенней охоты в дельте с выстрелами оседает несколько тонн дроби. В то же время, как показали специальные исследования, большую часть хлорорганических соединений водные птицы получают не на Байкале, а на зимовке или на миграционных остановках: в организмах взрослых особей весной содержание этих веществ значительно выше, чем осенью [Kunisue et al., 2002]. Это, очевидно, следствие массового применения пестицидов в Южной Азии. Впрочем, на Байкале среди птиц пока не зарегистрировано повышенной смертности, изменений поведения или успешности размножения, которые можно было бы напрямую связать с загрязнением среды.

Имея высокую численность, водные птицы не только уязвимы перед деятельностью человека, но и сами могут быть субъектом экологических проблем. Однако в этих случаях ситуация демонстрирует сложные экосистемные связи и очень часто оказывается все-таки индуцированной человеком.

Так, начиная с 1970-х гг. на Байкале развилось массовое хищничество крупных чаек (серебристых и сизых) на яйцах и птенцах уток и других водно-болотных птиц. Толчок ему дало резкое повышение уровня воды после постройки Иркутской ГЭС, которое наложилось на восходящую фазу природного цикла обводнения. В результате от наводнений погибало большое количество кладок, возросла концентрация гнезд водных птиц. Это и послужило причиной массового «привыкания» чаек к питанию птичьим потомством [Мельников, 2010б].

Гидростроительство на Ангаре сдвинуло сроки ее замерзания в позднюю сторону и привело к усилению осеннего пролета чаек по Ангаре (до нескольких десятков тысяч птиц за сезон, в основном сизых чаек), к массовой зимовке уток ниже плотин ГЭС. В то же время оно уничтожило пойменные местообитания степных и водно-болотных птиц, подорвало кормовую базу мигрирующих гусей за счет затопления пойм и полей. Несмотря на появление новых болотных угодий по берегам водохранилищ, водоплавающие птицы не могут гнездиться в них в большом числе. Этому мешают многометровые внутригодовые перепады уровня воды, которые регулярно уничтожают гнезда и сами местообитания птиц.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какова роль водных птиц в переносе вещества и энергии в экосистеме Байкала?
2. Для какого отряда водных и околоводных птиц характерно наибольшее видовое разнообразие на Байкале?
3. Чем наиболее интересна карта миграций водных птиц, гнездящихся на Байкале? С чем такая картина может быть связана?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Биоценозы** островов пролива Малое Море на Байкале / Н.Г. Скрябин, В.П. Мартынов, Ю.Н. Петроченко и др. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1987. — 182 с.
- Мельников Ю.И.** Холодные зимовки водоплавающих и околоводных птиц в верхнем течении Ангары: Современный статус, состояние и охрана // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. — 2000. — № 109. — С. 16–20.
- Мельников Ю.И.** Структура ареала и экология азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848). — Иркутск: НЦРВХ СО РАН, 2010а. — 284 с.
- Мельников Ю.И.** Хищничество чайковых птиц в дельте р. Селенга (Южный Байкал): Новая трофическая стратегия в изменчивых условиях среды // Вестн. ИргСХА. — 2010б. — Вып. 41. — С. 57–69.
- Некрасов А.В.** Гельминты диких птиц бассейна озера Байкал. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2000. — 56 с.
- Пантелеев А.В.** История изучения четвертичных птиц Азиатской части России и Монголии // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. — 1999. — № 72. — С. 3–17.
- Подковыров В.А., Шинкаренко А.В.** Использование водоплавающих птиц на Байкале // Биогеографические исследования в бассейне озера Байкал. — Иркутск, 1986. — С. 101–113.
- Подковыров В.А., Шеина Л.В., Тупицын И.И.** Использование птиц отряда поганок для контроля загрязнения водно-болотных биоценозов // Экологические проблемы охраны живой природы: тез. всесоюз. конф. — М., 1990. — Ч. 2. — С. 160.
- Попов В.В.** Птицы (Aves) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — С. 1062–1198.
- Пыжьянов С.В., Тимошенко Т.М., Тупицын И.И., Подковыров В.А.** Чайковые птицы как потребители продукции водных экосистем крупнейших озер Азии // Экологически эквивалентные виды гидробионтов в великих озерах мира. — Улан-Удэ, 1997. — С. 26–27.
- Скрябин Н.Г.** Водоплавающие птицы Байкала. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1975. — 244 с.

- Тупицын И.И.** Изменение кормовой базы рыбоядных птиц в результате интродукции ротана-головешки в бассейн озера Байкал // Вопросы орнитологии: тез. докл. к 5-й конф. орнитологов Сибири памяти Э.А. Ирисова. — Барнаул, 1995. — С. 75–77.
- Фефелов И.В., Пыжьянов С.В., Журавлев В.Е.** Миграции и зимовки околоводных птиц Прибайкалья: пространственный аспект // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитол. территорий России. — М., 1999. — С. 148–154.
- Фефелов И.В., Рябцев В.В., Тупицын И.И.** Численность зимующих уток в верховьях Ангары в 2000-х гг. // Казарка. — 2008. — № 11, вып. 1. — С. 92–106.
- Фефелов И.В., Тупицын И.И., Подковыров В.А., Журавлев В.Е.** Птицы дельты Селенги: Фаунистическая сводка. — Иркутск: Вост.-Сиб. изд. компания, 2001. — 320 с.
- Kunisue T., Minh T.B., Fukuda K. et al.** Seasonal variation of persistent organochlorine accumulation in birds from Lake Baikal, Russia, and the role of the south Asian region as a source of pollution for wintering migrants // Environ. Sci. and Technol. — 2002. — Vol. 36, N 7. — P. 1396–1404.

6.10. ПАРАЗИТАРНЫЕ СИСТЕМЫ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Паразитические организмы представляют собой уникальное явление в организации живой материи, поскольку в отличие от свободноживущих организмов они одновременно существуют в хозяине (среда первого порядка) и во внешних условиях (среда второго порядка) [Павловский, 1937].

Выделяют два уровня взаимодействия паразита и хозяина:

1) организменный, в этом случае осуществляется взаимодействие особи или нескольких особей паразита, живущих на хозяине или внутри хозяина, и особи хозяина. В этой системе паразит-хозяин происходит непосредственное взаимодействие паразита и хозяина в форме адаптации или антагонизма. Можно предполагать, что степень напряженности этих отношений, вероятнее всего, будет зависеть от длительности формирования и процессов совместной эволюции (коэволюции) паразита и хозяина;

2) популяционный, когда осуществляется взаимодействие популяции паразита и популяций хозяев. По определению В.Н. Беклемишева [1956], в этом случае возникает паразитарная система.

Паразитарная система представляет собой систему, объединяющую паразита на разных фазах развития (свободноживущие, личиночные, взрослые) и популяции хозяев (первых, вторых промежуточных, резервуарных и окончательных) [Беклемишев, 1970; Контримавичус, 1982; Балашов, 1991; Гранович, 2009]. В.Л. Контримавичус [1982], определяя значение паразитов в экосистемах, подчеркивает, что паразиты выполняют стабилизирующую функцию, которая выработалась в процессе длительной эволюции экосистем и «осуществляется оптимально в зрелых экосистемах» (с. 298). Значение паразитов в эволюции экосистем фактически не изучено. Возможно, воздействие паразитов на экосистему осуществляется через паразитарные системы, которые связывают сообщества организмов.

Выделяют простые и сложные паразитарные системы: в простых участвуют по одной популяции паразита и хозяина, в сложных — несколько. Выделяют двух- (паразит — хозяин), трех- (паразит — промежуточный хозяин — оконча-

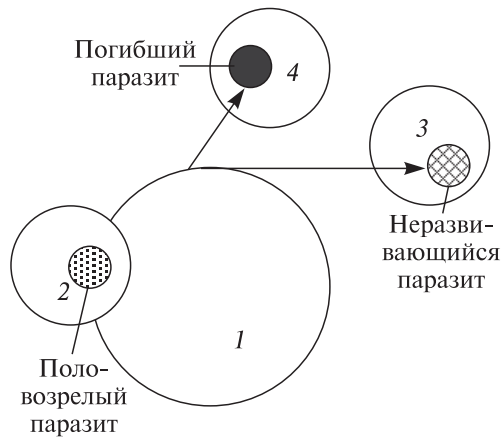


Рис. 6.290. Однохозяинный жизненный цикл гельминтов [по: Добровольский и др., 1994]. 1 — жизненный цикл паразита; 2 — окончательный хозяин паразита; 3 — abortивный хозяин паразита; 4 — элиминатор.

тельный хозяин) и многочленные паразитарные системы (паразит — несколько постоянно чередующихся промежуточных хозяев, резервуарный хозяин (хозяева), окончательный хозяин (хозяева).

Сложность паразитарной системы даже при наличии одного хозяина увеличивается за счет того, что в ней принимают участие не только специфичный хозяин, к которому паразит хорошо адаптирован, но и другие виды хозяев, например abortивные. В них паразит попадает, но не достигает половой зрелости. В других хозяевах паразит просто элиминируется, погибает (рис. 6.290). С точки зрения формирования паразитарной системы и abortивные хозяева, и элиминаторы играют важную роль, поскольку они в

определенной степени сокращают численность паразита и тем самым ограничивают поступление инвазионного начала промежуточному, резервуарному и окончательному хозяевам. Чем больше промежуточных хозяев у паразита, тем больше число abortивных хозяев и элиминаторов и тем сложнее паразитарная система.

Паразит играет главную роль в паразитарной системе, определяя ее структуру. Схема жизненного цикла паразита в полной мере обуславливает структуру популяции вида, а значит, структуру паразитарной системы. Известно, что популяция паразита состоит из гемипопуляций (или субпопуляций, или субпопуляционных группировок), которые соответствуют определенным фазам (яйца, свободноживущие личинки, паразитические личинки, взрослые особи) жизненного цикла паразита.

С.А. Беэр [1997] считает, что в изучении процессов эволюции паразитарных систем следует выделять несколько важных этапов. Среди них — ретроспективный анализ паразитарных систем, ареалов паразитов и очагов паразитов; анализ рецентных эколого-биологических популяционных особенностей и ландшафтной приуроченности паразитов и их хозяев, а также роли социальных факторов, определяющих формирование территориальной «мозаики» паразитозов; прогнозирование изменений состояния паразитарных систем и очагов отдельных паразитарных заболеваний.

Большие глубины Байкала способствовали тому, что в нем сформировались паразитарные системы, подобные морским и океаническим водоемам [Русинек, 1987]. Рогатковидные рыбы подотряда *Cottoidei* реализовали здесь свой морской потенциал (морфологические и физиологические особенно-

сти), успешно эволюционировали в различных направлениях (Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae) в соответствии с экологическими особенностями Байкала. Они стали выполнять роль промежуточных и резервуарных хозяев паразитов со сложными жизненными циклами — цестод, трематод, нематод, скребней.

Согласно современным данным, время появления рогатковидных рыб в Байкале по молекулярно-биологическим оценкам приходится на период 2,5–2,0 млн л. н. (поздний плиоцен — ранний плейстоцен). Это было время, наиболее благоприятное с точки зрения возможностей проникновения различных рыб через реку пра-Манзурку, которая соединяла Байкал и р. Лену или по другим водотокам. Рогатковидные рыбы принесли в Байкал некоторых паразитов, которые могли сохраниться в Байкале с того времени. Вероятно, такими видами могли быть *Muxidium perniciosum*, *Dactylogyrus colonus*, а также паразиты рода *Gyrodactylus*, которые эволюционировали и дали несколько эндемичных видов.

Эволюция рода *Muxidium* идет с мелового периода и связана с морскими водоемами. О примитивности *Muxidium perniciosum*, паразитирующего в желчном пузыре у бычковых рыб, свидетельствуют большие размеры плазмодиума, в котором развиваются споры. Прогрессивная эволюция группы связана с увеличением плавучести спор [Шульман и др., 1997]. Отмеченные у рогатковидных рыб Байкала эндемичные виды родов *Muxobolus*, *Muxobilatus* и *Henneguaya*, вероятнее всего, являются недавно образовавшимися, поскольку, по С.С. Шульману с соавт. [1997], эволюция этих родов сравнительно молода и относится к среднему-позднему плейстоцену — голоцену.

Специфичных дактилогирид и гиродактилид рогатковидные рыбы могли занести в Байкал, и здесь у них сформировались эндемичные виды.

Специфичный паразит жабр рогатковидных рыб Байкала *Salmincola cottidarum*, по предположению З.П. Кабаты и Е.А. Корякова [1974], наиболее близок к паразиту даватчана *S. edwardsii*.

Остальные виды паразитов (скребни, нематоды) — представители бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов, которые, освоив промежуточных хозяев, по пищевым цепям попадают рогатковидным рыбам.

Таким образом, считается, что наиболее древними паразитарными системами в Байкале являются эндемичные, связанные с рогатковидными рыбами.

Период заселения Байкала рыбами бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов приходится на плейстоцен–голоцен. Эти рыбы отличаются специфической паразитофауной и очень узкой приуроченностью (специфичностью) к хозяевам. Их паразитофауна в Байкале практически не изменилась по сравнению с горными водоемами, в которых она формировалась. Отмечается только образование двух эндемичных подвидов паразитов (*Salmincola thymalli baicalensis*, *Echinorhynchus salmonis baicalensis*).

Свободные ниши позволили омулю, сигу и хариусу эволюционировать и образовать подвиды. Омуль образовал три эколого-морфологических группы — пелагическую, прибрежную и придонно-глубоководную. Кроме того, у данного вида сформировались расы, приуроченные к местам нереста рыб.

Относительно представителей бореального равнинного комплекса предполагается, что заселение ими прибрежно-соровой зоны Байкала происходило в относительно недавний период времени (поздний плейстоцен — голоцен). Считается, что в это время произошла стабилизация климата и это привело к потеплению и формированию благоприятных условий. Паразитофауна рыб этого фаунистического комплекса практически не претерпела изменений по сравнению с водоемами Западной Сибири, откуда эти рыбы могли расселяться.

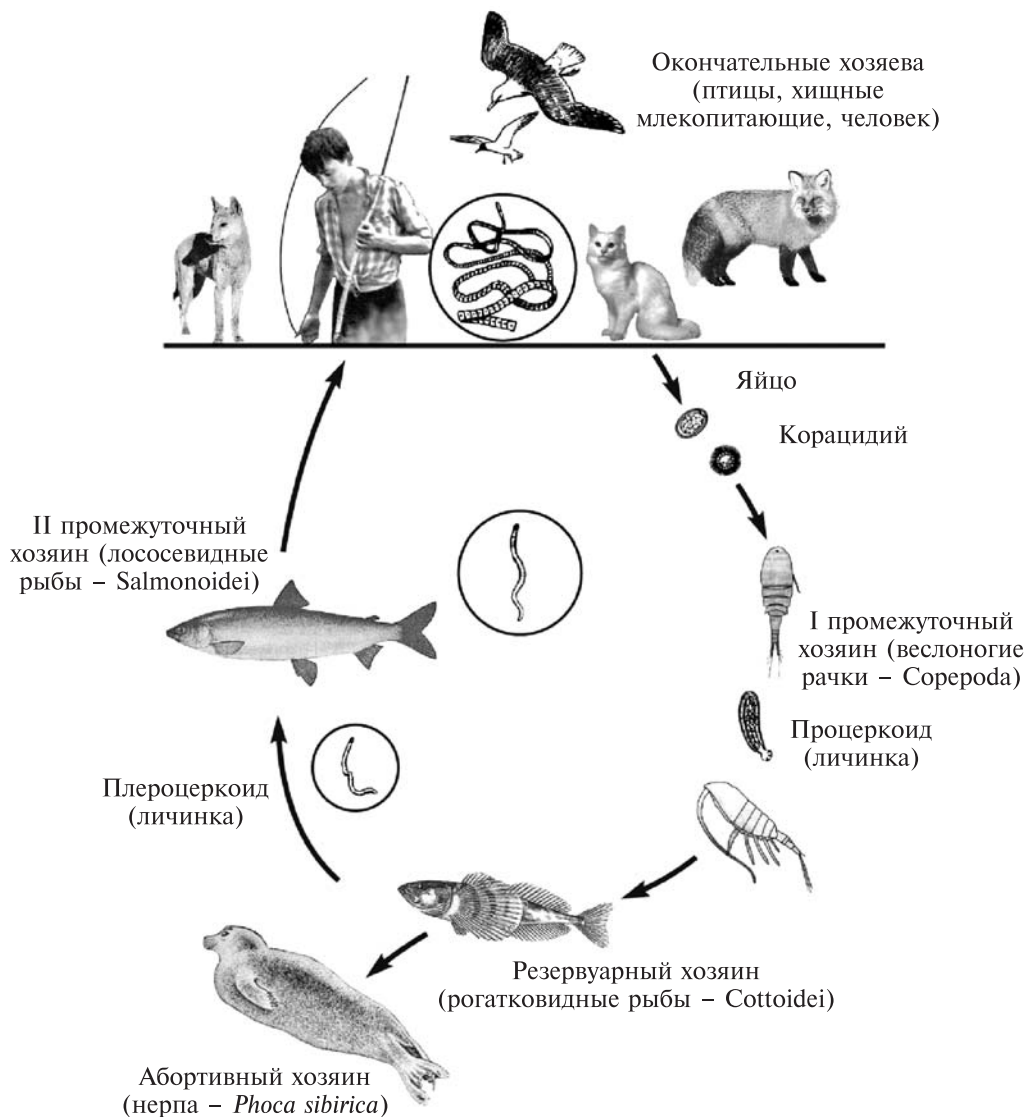


Рис. 6.291. Схема жизненного цикла *Diphyllobothrium dendriticum* в оз. Байкал.

Рассмотрим паразитарную систему чаечного лентеца — *Diphyllbothrium dendriticum* (Cestoda, Pseudophyllidea). Заболевание, которое вызывает этот паразит, называется дифиллоботриоз. Существование на Байкале природного очага дифиллоботриоза было доказано Т.П. Чижовой и П.Б. Гофман-Кадошниковой [1960]. Позднее очаг детально был описан А.А. Майбородой с коллегами [1990]. По данным этих исследователей, дефинитивными хозяевами *D. dendriticum* являются серебристая чайка, черный коршун, ворона, ворон, лиса и человек. Следует подчеркнуть, что рыбацкие птицы являются основными окончательными хозяевами *D. dendriticum*. Доминирующая роль принадлежит серебристой чайке — *Larus argentatus* [Тимошенко, 1990]. Незначительную роль в циркуляции этого паразита выполняют сизая и озерная чайки, которые так же, как и серебристая чайка, питаются омулем — основным промежуточным хозяином паразита [Пронин, 1981; Тимошенко, 1989, 1990; Некрасов, 2000; Грачев, 2002].

В Байкале этот паразит развивается с участием планктонных ракообразных, рыб планктофагов и молоди рыб; кроме того, он паразитирует в лососевидных рыбах (хариус, ленок и др.), которые могут получать его не только через зоопланктон, но и от молоди рыб, которыми лососевидные рыбы периодически питаются. Это сложная и многочисленная паразитарная система. *D. dendriticum* довольно широко распространен в Голарктике (до 40° с. ш.), т.е. он приурочен к умеренным и холодным широтам; выявляется его приуроченность к лососевидным рыбам, как вторым промежуточным хозяевам [Десямуре и др., 1985] (рис. 6.291):

Видовой состав животных, формирующих паразитарную систему чаечного лентеца *Diphyllbothrium dendriticum* в Байкале

Первые промежуточные хозяева

<i>Epischura baicalensis</i>	<i>Macrocyclops albidus</i>
<i>Cyclops kolensis</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i>
<i>Eucyclops serrulatus</i>	<i>Diaptomus incongruens</i>

Резервуарные хозяева

<i>Bathrachocottus nikolskii</i> — жирная широколобка	<i>Limnocottus bergianus</i> — плоская широколобка
<i>Cottocomephorus grewingkii</i> — желтокрылка	<i>L. godlewskii</i> — крапчатая широколобка
<i>C. inermis</i> — длиннокрылка	<i>L. griseus</i> — темная широколобка
<i>Paracottus knerii</i> — каменная широколобка	<i>L. pallidus</i> — узкая широколобка
<i>Leocottus kesslerii</i> — песчаная широколобка	<i>Cyphocottus megalops</i> — горбатая широколобка
<i>Comephorus baicalensis</i> — большая голомянка	<i>Neocottus termalis</i> — тепловодная широколобка
<i>C. dybowski</i> — малая голомянка	<i>Procottus gurwici</i> — карликовая широколобка
<i>Abyssocottus gibbosus</i> — белая широколобка	<i>P. major</i> — большая широколобка
<i>A. korotneffi</i> — малоглазая широколобка	<i>P. jettelesii</i> — красная широколобка
<i>A. abyssalis</i> — глубоководная широколобка	
<i>Asprocottus herzenshteini</i> — шершавая широколобка Герценштейна	

Вторые промежуточные хозяева

<i>Coregonus migratorius</i> — байкальский омуль	<i>Thymallus arcticus</i> — сибирский хариус
<i>C. lavaretus</i> — сиг	<i>Brachymystax lenok</i> — ленок
	<i>Hucho taimen</i> — таймень

Окончательные хозяева

<i>Gavia stellata</i> — краснозобая гагара	<i>Hydroprogne caspia</i> — чеграва
<i>G. arctica</i> — чернозобая гагара	<i>Mergus serrator</i> — длинноносый крохаль
<i>Podiceps auritus</i> — красношейная поганка	<i>M. merganser</i> — большой крохаль
<i>P. nigricollis</i> — черношейная поганка	<i>Corvus corax</i> — ворон
<i>P. cristatus</i> — большая поганка, или чомга	<i>Corvus corone</i> — черная ворона
<i>Milvus migrans</i> — черный коршун	Хищные млекопитающие (лисица <i>Vulpes vulpes</i> , собака <i>Canis familiaris</i> и др.)
<i>Larus argentatus</i> — серебристая чайка	<i>Phoca sibirica</i> — байкальский тюлень (?)
<i>L. canus</i> — сизая чайка	Человек
<i>L. ridibundus</i> — озерная чайка	

По обобщенным данным, в составе паразитарной системы *D. dendriticum* в Байкале участвуют рыбацкие птицы, хищные млекопитающие, человек, промежуточными хозяевами являются сиговые (семейство Coregonidae) и лососевые (семейство Salmonidae) рыбы, резервуарными — рогатковидные рыбы (семейства Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae), среди которых отмечены рыбы, ведущие как пелагический, так и прибрежно-пелагический и донный образ жизни [Пронин, Санжиева, 2001; Русинек, Дзюба, 2002]. В целом в жизненном цикле *D. dendriticum* принимают участие 49 видов животных: 6 видов планктонных ракообразных, 25 — рыб, 14 — птиц, 2 — хищных млекопитающих и по 1 — водное млекопитающее и человек.

Данные по жизненному циклу этого паразита можно представить в виде структуры паразитарной системы. Для этого необходимо иметь информацию об этапах развития паразита.

I этап. Яйцо. В кишечнике окончательных хозяев паразит созревает, и яйца с фекалиями выделяются во внешнюю среду: почву (в случае наземных организмов) и в воду (рыбацкими птицами). На этом этапе яйца при неблагоприятных условиях могут погибнуть или могут быть элиминированы другими организмами. Условия обитания паразита — среда II порядка (почва, вода).

II этап. Корацидий. Для дальнейшего развития паразита требуется, чтобы яйцо попало в воду. В воде из яйца выходит активно плавающая личинка — корацидий. Время жизни корацидия ограничено, поскольку он использует эмбриональные запасы и активно не питается. Безусловно, что в воде существует много факторов (абиотические и биотические), которые снижают выживаемость личинок. Личинки могут погибнуть при наличии неблагоприятной температуры, солености, а также могут быть съедены различными организмами. На этом этапе паразит очень уязвим. Условия обитания паразита — среда II порядка (вода).

III этап. Процеркоид. Корацидий поедается планктонным ракообразным (первый промежуточный хозяин), через стенку кишечника сбросившая реснички личинка проникает в полость тела ракообразного, где развивается в процеркоид. Условия обитания паразита — среда I порядка (веслоногие ракообразные) и среда II порядка — вода. В одном рачке может быть от 1 до 3 процеркоидов, но чаще только 1. В веслоногих ракообразных происходит развитие, рост личинок, они же обеспечивают попадание паразита к другим хозяевам (вторым промежуточным и резервуарным).

IV этап. Плероцеркоид. Для дальнейшего развития паразита рачок с процеркоидом должен быть съеден рыбой планктофагом или молодь, питающейся планктоном. Из кишечника личинка мигрирует в полость тела рыбы, где локализуется в капсуле (или цисте). В Байкале существует большая вероятность попадания личинок резервуарным хозяевам — рогатковидным рыбам, у которых паразит чаще всего сосредоточен в стенке желудка и кишечника, где он практически не растет в отличие от второго промежуточного хозяина — сиговых и лососевых рыб. Условия обитания паразита — среда I порядка (рыбы) и среда II порядка (вода).

V этап. Взрослый паразит. При поедании рыбы окончательные хозяева заражаются паразитом. В кишечнике происходит его созревание, оплодотворение и продуцирование яиц. Как правило, число паразитов в одном хозяине невелико. Важно отметить, что в Байкале нерпа является абортивным хозяином, у которой дифиллоботриум до половозрелой стадии не развивается. Условия обитания паразита — среда I порядка (млекопитающие) и среда II порядка (вода, воздушная-наземная среда). В данном случае имеет место переход паразита из одной среды в другую, поэтому паразитарная система *D. dendriticum* относится к трансценотической [Добровольский и др., 1994].

Возникают вопросы, за какой промежуток исторического времени могла сформироваться такая паразитарная система, и когда человек мог включиться в нее.

С.А. Беэр [1997] считает, что в изучении процессов эволюции паразитарных систем следует выделять несколько весьма важных этапов. Среди них — ретроспективный анализ паразитарных систем, ареалов паразитов и очагов паразитов; анализ рецентных эколого-биологических популяционных особенностей и ландшафтной приуроченности паразитов и их хозяев, а также роли социальных факторов, определяющих формирование территориальной «мозаики» паразитозов; прогнозирование изменений состояния паразитарных систем и очагов отдельных паразитарных заболеваний.

Большие глубины Байкала способствовали тому, что в нем сформировались паразитарные системы, подобные морским и океаническим водоемам [Русинек, 1987]. Cottoidei смогли реализовать здесь свой морской потенциал (морфологические и физиологические особенности), успешно эволюционировав в различных направлениях в соответствии с экологическими особенностями Байкала,

Чтобы представить историю формирования паразитарной системы, потребовалась информация по теории перелетов птиц. Историческими причинами миграций птиц являются сезонные изменения условий их жизни. Перелеты отмечены только там, где имеется смена сезонов года, которая определяет и изменения условий жизни организмов [Михеев, 1969]. Считается, что в среднем и позднем эоцене птицы были представлены большинством из ныне существующих отрядов летающих птиц [Коблик, 2001] и что перелеты могли возникнуть уже в это время, поскольку на территории современной Палеарктики уже хорошо были выражены сезоны года. Современный харак-

тер миграции приняли в неогене. В плейстоцене в связи с похолоданиями перелеты птиц в Палеарктике сдвинулись к югу, их протяженность увеличилась у одних видов, и, вероятно, уменьшилась у других. В голоцене пути миграций вновь сместились к северу, как, в частности, показывает реконструкция, проведенная В.И. Забелиным [2001] для водоплавающих птиц. Изменение путей миграций птиц было связано, с одной стороны, с аридизацией климата в Центральной Азии, а с другой — с формированием птичьего населения в современных северных тундрах после окончания последнего оледенения. Вероятно, подобное явление происходило и в предыдущих плейстоценовых климатических циклах. В голоцене оптимальные районы обитания большинства видов циклически смещались, прежде всего, в направлении север — юг [Кривенко, 1991].

А.В. Михеев [1969] считает, что нецелесообразно для объяснения современных перелетов птиц «привлекать» события ледникового периода и более ранних геологических эпох. «Вековое постоянство» пролетных путей и зимовок, передающихся по наследству, является ошибочным теоретическим представлением. Миграционные пути и зимовки постоянны лишь настолько, насколько постоянны экологические условия обитания [Дементьев, Спангенберг, 1949; Михеев, 1969; и др.]. У многих птиц высокая степень территориального консерватизма взрослых особей сочетается со столь же высокой дисперсией молодых особей и отсутствием их привязанности к местам рождения [Соколов, 1991]. Таким образом, важно понимать, что механизмы формирования перелетов очень динамичны. В то же время общее направление миграции, несомненно, закрепляется в популяции на генетическом уровне [Boehning-Gaese et al., 1998; Wiltschko R., Wiltschko W., 1999]. Птицы способны к реализации врожденной миграционной программы в случае возникновения благоприятных экологических условий, с одной стороны, и адаптации к создающимся условиям — с другой.

О быстром изменении ареалов многих видов птиц в Прибайкалье, в том числе водоплавающих и околотовных, свидетельствуют исследования последних десятилетий [Мельников, 1998]. Рост среднегодовых температур в Палеарктике и увеличение засушливости в ее аридной зоне вызывают периодические выселения ряда околотовных птиц (в частности, чайковых и куликов) из степной зоны в лесостепь и южную тайгу. Некоторым видам удалось сформировать здесь гнездовые группировки, в том числе и в Байкальском регионе. Ареалы видов, предпочитающих теплообеспеченные местообитания, сдвигаются к северу. Это относится не только к водным птицам, но и к степным, не имеющим прямых связей с водной средой [Фефелов, 1998]. Скорость расселения вида может составлять десятки и сотни километров за столетие. Быстрота изменения миграционных маршрутов птиц в Прибайкалье также имела ряд подтверждений за последние годы. Так, для чайковых птиц путь пролета вдоль верховьев р. Ангары приобрел важное значение лишь в 1970-х гг., после возникновения Иркутского и Братского водохранилищ; по-видимому, определенную роль сыграла и адаптация чаек к урбанизированному ландшафту [Липин и др., 1979;

Богородский, 1989]. В настоящее время в верховьях Ангары за сезон мигрируют десятки тысяч чаек.

Учитывая данные теории перелетов птиц, можно предположить, что современные мощные пролетные пути на Байкале сформировались при наступлении благоприятных климатических условий послеледниковья. В Прибайкалье такой климатический оптимум в голоцене приходится на 9,0 — 5,5 тыс. л. н. [Гранина и др., 1993; Безрукова и др., 2002]. В этот же период здесь должны были появиться и многочисленные гнездовые группировки птиц, связанные с водой.

К этому времени в Байкале (согласно нашей синтетической гипотезе происхождения рыб в Байкале) широко распространился и предок современного омуля, численность которого позволила рыбадным птицам выбрать озеро в качестве постоянного материнского водоема [Русинек, 2007]. Лососевидные рыбы стали выполнять роль второго промежуточного хозяина *D. dendriticum*. Омуль, в силу экологических особенностей обитания в Байкале (весенне-летние концентрации омуля у берегов, связанные с пищевыми миграциями), стал основным пищевым объектом чайковых птиц, в первую очередь серебристой чайки, что сохранилось и до настоящего времени [Скрябин, Размахнина, 1979; Пыжьянов, Тупицын, 1998]. Омуль стал заражаться *D. dendriticum* более других рыб. Так, по данным Т.М. Тимошенко [1990], в 1985 г. зараженность омуля составила 76 %, а индекс обилия (средняя зараженность) — 3,6 экз. Следует подчеркнуть, что у омуля отмечена менее выраженная реакция на лентеца по сравнению, например, с хариусом, который не является его обязательным вторым промежуточным хозяином. В оз. Хубсугул доминирует хариус *Thymallus arcticus nigriscens* и, вероятно, ему принадлежит основная роль в циркуляции *D. dendriticum*. Уровень реакции хозяина на паразита соответствует таковой у байкальского омуля: он также снижен [Пронина, Пронин, 1988].

Рогатковидные рыбы включились в жизненный цикл *D. dendriticum* в связи с питанием их зоопланктоном и собственной молодью (желтокрылка *Cottomephorus grewingkii*, длиннокрылка *C. inermis*, большая и малая голомянки *Cottomephorus baicalensis*, *C. dybowski*), а другие, донные, виды бычков, вероятно, также могут получать их, поедая молодь рыб [Тугарина, 1968; Коряков, 1972; Волкова, 1979]. Этим процессам способствовали уже сформированные ценогенетические связи в глубоководной экосистеме Байкала. Рогатковидные рыбы в разной степени подвержены инвазии *D. dendriticum*. Так, виды сем. Cottidae (керчаковые) эти показатели составляют соответственно 12 %, 1–5 экз., 0,35 экз.; в сем. Abyssocottidae (глубоководные широколобки) — соответственно 15 %, 1–7 экз., 0,27 экз. Можно предполагать, что с периода климатического оптимума происходит включение рогатковидных рыб в жизненный цикл *Diphyllobothrium dendriticum*, когда уже была высока и численность омуля, и численность рыбадных птиц, т.е. в водоеме было

большое количество инвазионного начала для его распространения по пищевым цепям.

Согласно классификации Р.С. Шульца и Е.В. Гвоздева [1972], нерпу следует считать абортивным хозяином *D. dendriticum*. Лентец попадает к ней после поедания рыбы, но половой зрелости не достигает.

У человека *D. dendriticum* развивается, при этом вызывает довольно сильную реакцию, особенно у детей [Майборода и др., 1990]. Последнее обстоятельство может свидетельствовать о сравнительно недавнем включении человека в жизненный цикл паразита.

Таким образом, можно утверждать, что очаг дифиллоботриоза на Байкале сформировался во время климатического оптимума голоцена, когда в Прибайкалье установились благоприятные условия для обитания рыбацких птиц — основных окончательных хозяев лентеца. Этому способствовало становление к периоду климатического оптимума байкальской ихтиофауны с большой численностью омуля.

А когда человек мог включиться в эту паразитарную систему? Включение человека в жизненный цикл *D. dendriticum* было возможно только при включении рыбы в состав пищевых объектов древнего человека.

Известно, что рыболовство как самостоятельная отрасль в хозяйстве древнего общества Сибири возникла не сразу [Эверстов, 1988]. Следы рыболовецкой деятельности человека обнаруживаются в конце плейстоцена. Наиболее ранними ее признаками являются кости и чешуя рыб, сохранившиеся в культурных горизонтах палеолитических стоянок (в очагах и около них, а также внутри жилых комплексов) вместе с костями животных. Важно подчеркнуть, что специфические орудия лова не были обнаружены [Эверстов, 1988].

По данным В.В. Свирина [1976], побережье Байкала интенсивно заселялось первобытным человеком в период мезолита, т.е. 14 (12) — 7 тыс. л. н. В это время на ранних этапах развития человеческого общества на территории Прибайкалья складывался новый хозяйственный уклад, характеризующийся широким использованием природных ресурсов, и в первую очередь освоением его водных богатств. В конце мезолита (6 тыс. л. н.) на Байкале развивается сетевое рыболовство, о чем свидетельствуют находки сетевых рыболовных грузил из плоских галек. Кроме того, в этот же период люди применяют новые орудия лова в виде ловушек, запоров, морд [Рыболовство..., 1991].

В неолитическую эпоху, во время климатического оптимума голоцена (6800±4610 л. н.), рыболовство как специализированное хозяйство распространилось по всей Сибири, за исключением заполярных окраин. В это время широкое развитие получили традиционные способы лова, такие как сетевой, колющий и крючковой (гарпуны, остроги), а также ловушки стационарного типа. Известно, что в это время также увеличивается количество рубящих орудий, что связывается с применением плавательных средств (плоты, лодки долбленки), что существенно сказывается на развитии рыболовства [Эверстов, 1988].

Согласно современным данным, побережье Байкала начало интенсивно осваиваться древним человеком в голоцене, однако некоторые ученые считают, что это лишь следствие недостаточной археологической изученности территории [Леви и др., 1999]. В настоящее время известно несколько археологических пунктов доголоценового возраста [Горюнова, Свинин, 1995; Воробьева, Медведев, 1998]. Например, в Курлинском комплексе на Северном Байкале зафиксированы находки сартанского возраста, самая ранняя радиоуглеродная датировка ^{14}C — $24\,060 \pm 5700$ л. н., $14\,150 \pm 960$, $13\,160 \pm 350$ и $15\,200 \pm 1250$ л. н. [Шмыгун, Филиппов, 1982; Стратиграфия..., 1990].

Остатки ихтиофауны и орудия рыболовства зафиксированы пока только в культуросодержащих отложениях голоценового возраста [Горюнова, 1982; Горюнова и др., 2005; Стратиграфия..., 1990].

С начала голоцена на побережье Байкала достоверно установлена ловля рыбы, что может быть отправной точкой в оценке времени включения человека в паразитарную систему чаечного лентеца.

Известна только одна публикация, в которой высказывается предположение о том, что паразит байкальской нерпы подвид *Contracaecum osculatum baicalensis* мог сформироваться в Байкале на протяжении последних 5–2 млн л. н., когда

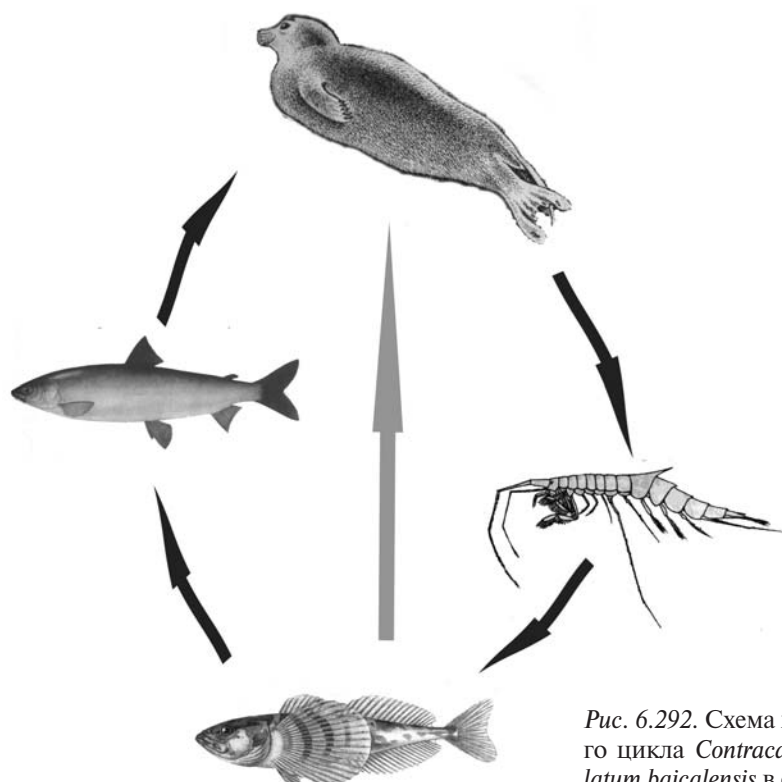


Рис. 6.292. Схема жизненного цикла *Contracaecum osculatum baicalensis* в оз. Байкал.

предок байкальского тюленя попал в Байкал из Северного бассейна [Amelio et al., 1995]. Паразитарная система *Contracaecum osculatum baicalensis* представлена нами в следующей схеме (рис. 6.292):

Видовой состав организмов, формирующих паразитарную систему *Contracaecum osculatum baicalensis* озера Байкал

Первый промежуточный хозяин

Macrohectopus branickii (?)

Вторые промежуточные хозяева

Bathrachocottus nikoskii — жирная широколобка
Cottocomephorus grewingkii — желтокрылка
C. inermis — длиннокрылка
Paracottus knerii — каменная широколобка
Leocottus kesslerii — песчаная широколобка
Comephorus baicalensis — большая голомянка
C. dybowski — малая голомянка
Abyssocottus gibbosus — белая широколобка
A. korotneffi — малоглазая широколобка
Limnocottus bergianus — плоская широколобка
L. godlewskii — крапчатая широколобка
L. griseus — темная широколобка
L. pallidus — узкая широколобка

Вторые промежуточные хозяева

Cyphocottus megalops — горбатая широколобка
Neocottus termalis — тепловодная широколобка
Procottus gurwicii — карликовая широколобка
P. major — большая широколобка
P. jettelesii — красная широколобка
Coregonus migratorius — байкальский омуль
Thymallus arcticus — сибирский хариус
Brachymystax lenok — ленок
Hucho taimen — таймень

Окончательный хозяин

Phoca sibirica — байкальский тюлень

В ней в целом отражены ранее высказанные предположения относительно жизненного цикла этого паразита [Судариков, Рыжиков, 1951] и уточнено количество видов промежуточных хозяев. Необходимо уточнить, что первыми промежуточными хозяевами этого паразита может быть не только макрогектопус, но и многочисленные донные гаммариды, которыми питаются рогатковидные рыбы. Считаем, что в процессе эволюции этой паразитарной системы рогатковидные рыбы Cottoidei были «первыми» вторыми промежуточными хозяевами *Contracaecum osculatum baicalensis*, а лососевидные рыбы включились в нее только в голоцене.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Дайте определение паразитарной системы.
2. Какие бывают паразитарные системы?
3. Какие паразитарные системы известны в Байкале?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Балашов Ю.С.** Значение идей В.Н. Беклемишева о паразитарных системах и жизненных схемах видов в развитии паразитологии // *Паразитология*. — 1991. — Т. 25, вып. 3. — С. 185–195.
- Безрукова Е.В., Абзаева А.А., Вершинин К.Е., Крапивина С.М.** История распространения лесной растительности на восточном побережье озера Байкал в позднеледниковье и голоцене // *География и природ. ресурсы*. — 2002. — № 2. — С. 68–74.
- Беклемишев В.Н.** Возбудители болезней как члены биоценозов // *Зоол. журн.* — 1956. — Т. 35, вып. 12. — С. 1765–1779.
- Беклемишев В.Н.** О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим // *Биоценологические основы сравнительной паразитологии*. — М., 1970 (1945). — С. 250–260.
- Безр С.А.** Генезис и важнейшие этапы эволюции паразитарных систем некоторых описторхид // *Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов*. — М., 1997. — С. 8–23.
- Богородский Ю.В.** Птицы Южного Предбайкалья. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1989. — 208 с.
- Волкова Л.А.** Доступность кормового зоопланктона байкальскому омулю и бычку желтокрылке в зависимости от концентрации, освещенности и способа питания рыб // *Проблемы экологии Прибайкалья: тез. докл. к республ. совещ.* — Иркутск, 1979. — Т. 1. — С. 179–180.
- Воробьева Г.А., Медведев Г.И.** Низкие террасы долин рек Байкало-Енисейской Сибири и оз. Байкал // *Генезис рельефа*. — Новосибирск: Наука, 1998. — С. 144–153.
- Горюнова О.И.** Бескерамические комплексы многослойного поселения Берлога // *Палеолит и мезолит юга Сибири*. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. — 202 с.
- Горюнова О.И., Свинин В.В.** Ольхонский район: Материалы к Своду памятников истории и культуры Иркутской области. (Историко-культурное наследие Иркутской области: Археология). — Иркутск: Арком, 1995. — Ч. 1: Остров Ольхон. — 140 с.
- Горюнова О.И., Секерин А.П., Новиков А.Г.** Нефрит из погребений могильника Сарминский Мыс (оз. Байкал) // *Социогенез в Северной Азии: сб. науч. тр.* — Иркутск: Изд-во ИРГТУ, 2005. — Ч. 1. — С. 70–74.
- Гранина Л.З., Грачев М.А., Карабанов Е.Б. и др.** Аккумуляция биогенного кремнезема в донных отложениях Байкала // *Геология и геофизика*. — 1993. — Т. 34, № 10/11. — С. 149–160.
- Гранович А.А.** Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. — 2009. — Т. 313, № 3. — С. 329–337.
- Грачев М.А.** О современном состоянии экологической системы озера Байкал. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. — 156 с.
- Делямуре С.Л., Скрыбин А.С., Сердюков А.М.** Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. — М.: Наука, 1985. — 199 с.
- Дементьев Г.П., Спангенберг Е.П.** Некоторые экологические проблемы, связанные с заселением птицами популяций насаждений // *Зоол. журн.* — 1949. — Т. 28, вып. 4. — С. 307–316.
- Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С.** Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющие их устойчивость // *Экологическая паразитология*. — Петрозаводск: Кольский НЦ РАН, 1994. — С. 5–45.
- Забелин В.И.** К истории становления пролетных путей водоплавающих и околоводных птиц в верхнем плейстоцене-голоцене Западной Сибири и Западной Монголии // *Казарка: Бюл. рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии*. — М., 2001. — С. 39–45.

- Кабата З.П., Коряков Е.А.** Морфологическая изменчивость *Salmincola cottidarum* Messjatzeff (Copepoda: Lernaeopodidae) — паразита бычков // Паразитология. — 1974. — Т. 8, вып. 4. — С. 306–311.
- Коблик Е.А.** Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ): В 4 ч. — М.: Изд-во МГУ, 2001. — 1518 с.
- Контримавичус В.Л.** Современные проблемы экологической паразитологии // Журн. общ. биологии. — 1982. — Т. 43, № 6. — С. 764–774.
- Коряков Е.А.** Пелагические бычковые Байкала. — М., 1972. — 155 с.
- Кривенко В.Г.** Водоплавающие птицы и их охрана. — М.: Агропромиздат, 1991. — 272 с.
- Леви К.Г., Бердникова Н.Е., Горюнова О.И.** Динамика некоторых природных и культурных процессов в позднеледниковье и послеледниковье на побережьях Байкала // Геохимия ландшафтов, палеоэкология человека и этногенез. — Улан-Удэ, 1999. — С. 47–49.
- Липин С.И., Сонин В.Д., Дурнев Ю.А.** О синантропизации чаек (Laridae) в Восточной Сибири // Экология птиц бассейна озера Байкал. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1979. — С. 91–100.
- Майборода А.А., Тимошенко Т.М., Казакова А.А. и др.** К изучению природного очага дифиллоботриоза в проливе Малое Море оз. Байкал // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 135–140.
- Мельников Ю.И.** Динамика границы ареала белошекой крачки *Chlidonias hybrida* в Восточной Сибири // Рус. орнитол. журн.: Экспресс-вып. — 1998. — № 40. — С. 19–24.
- Михеев А.В.** Происхождение перелетов птиц Палеарктики // Журн. общ. биологии. — 1969. — Т. 30, № 1. — С. 72–79.
- Некрасов А.В.** Гельминты диких птиц бассейна озера Байкал. — Улан-Удэ, 2000. — 55 с.
- Павловский Е.Н.** Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам // Изв. АН СССР. Биол. сер. — 1937. — Вып. 4. — С. 1388–1422.
- Пронин Н.М.** Паразиты и болезни омуля // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 114–159.
- Пронина С.В., Санжиева С.Д.** Цестоды (Plathelminthes: Cestoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 242–270.
- Пронина С.В., Пронин Н.М.** Взаимоотношения в системах гельминты-рыбы. — М.: Наука, 1988. — 176 с.
- Пыжьянов С.В., Тупицын И.И.** Серебристая чайка (*Larus argentatus mongolicus*): динамика пространственной структуры в стабильных и нестабильных условиях // Проблемы сохранения биоразнообразия. — Новосибирск: Наука, 1998. — С. 93–99.
- Русинек О.Т.** О цестодах рода *Proteocephalus* — паразитах рыб озера Байкал // Паразитология. — 1987. — Т. 21, № 2. — С. 127–133.
- Русинек О.Т., Дзюба Е.В.** // Паразитофауна большой и малой голомянок озера Байкал // Паразитология. — 2002. — Т. 36, вып. 3. — С. 231–239.
- Рыболовство** и морской промысел в эпоху мезолита — раннего металла в лесной и лесостепной зоне Восточной Европы. — Л.: Наука, 1991. — С. 233–236.
- Свинин В.В.** У истоков рыболовства на Байкале // Изв. Вост.-Сиб. отд. Геогр. о-ва СССР. — 1976. — Т. 69. — С. 154–176.
- Скрябин Н.Г., Размахнина О.В.** Роль основных кормов в питании чаек и крачек Байкала // Экология птиц бассейна оз. Байкал. — Иркутск, 1979. — С. 77–90.
- Соколов Л.В.** Филопатрия и дисперсия птиц. — Л.: ЗИН АН СССР, 1991. — 233 с.
- Стратиграфия, палеогеография и археология юга Средней Сибири: к XIII Конгрессу ИНКВА (КНР, 1991).** — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1990. — 165 с.
- Судариков В.Е., Рыжиков К.М.** К биологии *Contracaecum osculatum baicalensis* — нематоды байкальской нерпы // Тр. ГЕЛАН. — 1951. — Т. 55. — С. 59–66.

- Тимошенко Т.М.** Гельминты рыбадных птиц дельты р. Селенги // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. — Новосибирск: Наука, 1989. — С. 117–125.
- Тимошенко Т.М.** Гельминты чайковых птиц оз. Байкал и структура природного очага дифиллоботриоза: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Алма-Ата, 1990. — 17 с.
- Тугарина П.Я.** Питание и рост молоди бычка-желтокрылки (*Cottocomephorus grewingki* Dyb.) // Вопр. ихтиол. — 1968. — Т. 8, вып. 3 (50). — С. 542–551.
- Фефелов И.В.** Появления новых видов птиц в Прибайкалье и их интерпретация // Рус. орнитол. журн.: Экспресс-вып. — 1998. — № 49. — С. 10–16.
- Чижова Т.П., Гофман-Кадошников П.Б.** Природный очаг дифиллоботриоза на Байкале и его структура // Мед. паразитология и паразитар. болезни. — 1960. — Т. 29, вып. 2. — С. 687–692.
- Шмыгун П.Е., Филиппов А.К.** Нижний комплекс стоянок Курла // Материальная культура древнего населения Восточной Сибири: сб. науч. тр. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. — С. 15–24.
- Шульман С.С., Донец З.С., Ковалева А.А.** Класс микроспоридий мировой фауны. — СПб.: Наука, 1997. — 578 с.
- Шульц Р.С., Гвоздев Е.В.** Основы общей гельминтологии. — М.: Наука, 1972. — Т. 2. — 519 с.
- Эверстов С.И.** Рыболовство в Сибири. Каменный век. — Новосибирск: Наука, 1988. — 142 с.
- Amelio S.D., Matiucci S., Paggi L. et al.** Taxonomic rank and origin of *Contracaecum osculatum baicalensis* Mozgovoï and Ryjkov 1950, parasite of *Phoca sibirica* from Lake Baikal, with data on its occurrence in fish hosts // 4th Int. Symp. of Fish Parasitology. — 1995. — P. 27.
- Boehning-Gaese K., Gonzalez-Guzmaan L.I., Brown J.H.** Constraints on dispersal and the evolution of the avifauna of the Northern Hemisphere // Evol. Ecol. — 1998. — Vol. 12. — P. 767–783.
- Wiltshko R., Wiltshko W.** Das Orientierungssystem der Vögel. II. Zugorientierung // J. Ornith. — 1999. — Bd 140, H. 3. — S. 273–308.

Глава 7

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ФАУНЫ И ФЛОРЫ БАЙКАЛА

В этой главе охарактеризованы формирование и эволюция глубоко эндемичной биоты Байкала, с которой вы могли подробно ознакомиться в гл. 6, с учетом разнообразия имеющихся на сегодняшний день эволюционных концепций. При рассмотрении этих вопросов, помимо традиционного «*селекционистского*» подхода (присущего так называемой синтетической теории эволюции, или СТЭ), необходимо применять *экоцентрический* и *ногогенетический*, выявлять внешние и внутренние факторы эволюции.

В свое время выдающийся отечественный биолог-генетик Ю.А. Филипченко предложил разделить эволюционный процесс на «микроэволюцию» — эволюцию мелких внутривидовых таксонов, и «макроэволюцию» — развитие крупных таксономических групп [Воронцов, 1999]. В настоящее время мы можем утверждать, что развитие органического мира Байкала находится на уровне «мезоэволюции» — т.е. не ограничивается микроэволюцией (образованием внутривидовых разновидностей), а на макроуровне захватывает таксономические группы рангом до семейства.

Вопрос о причинах возникновения в Байкале огромного для пресноводных водоемов и при этом уникального биологического разнообразия гидробионтов — один из центральных и активно обсуждаемых в байкаловедении. Наиболее существенный вклад в эту дискуссию внесли классики байкаловедения и лимнологии в целом Л.С. Берг, В.Ч. Дорогостайский, Г.Ю. Верещагин, М.М. Кожов, Г.Ф. Мазепова и многие другие. Однако разгадка этой проблемы еще очень далека. В то же время образовательная, эколого-просветительская и музейная деятельность настоятельно требуют ее широкого освещения. Исходя из этого, попытаемся обобщить имеющиеся на сегодняшний день представления и вспомнить, как они возникли. По данной причине глава содержит несколько популяризованный стиль изложения, а список литературы включает лишь малую часть работ, так или иначе затрагивающих эту проблему (полный их перечень многократно превысил бы объем самой главы).

Генетические аспекты поначалу почти не затрагивались. Однако большая популярность в последние годы «молекулярной филогенетики», претендующей на формирование основных эволюционных сценариев развития фауны и флоры Байкала, вызвала необходимость рассмотрения как положительных, так и отрицательных сторон этой концепции (и, следовательно, ее ограничения). Выделены лишь те моменты, которые сейчас вряд ли вызовут возражения, недостаточно обоснованные предположения не рассматривались.

7.1. ЧТО ТАКОЕ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ЧЕМ ОНА ДВИЖЕТСЯ? ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И КОНЦЕПЦИИ

Для того чтобы рассматривать явление развития жизни внутри Байкала, необходимо сначала определиться с тем, что такое биологическая эволюция вообще, поскольку обыденные и широко используемые понятия очень разнообразны и неоднозначны. Иногда эволюцию рассматривают как процесс происхождения человека от обезьяны, и такие взгляды подвергаются обоснованной критике. В других случаях ее сводят лишь к дарвиновской концепции, при этом плохо себе представляя ее чисто научное содержание, включая «дарвинизм XX в.» — синтетическую теорию эволюции (СТЭ).

Начнем с того, что *эволюция — это необратимые изменения экосистем, с возникновением в них новых элементов биологического разнообразия*. Здесь важно каждое слово, в частности фактор необратимости: многие изменения в природе являются временными и не приводят к возникновению ничего нового, а система вскоре (в течение сезона или в течение ряда лет) возвращается к первоначальному состоянию.

У отечественных экологов достаточно общепринятым является выделение трех основных групп процессов, вызывающих экосистемные изменения.

Первая — это так называемые **флуктуации**. Это обратимые изменения экосистем, вызываемые воздействием какого-либо случайного фактора (или совокупности факторов). В качестве примеров флуктуации можно было бы привести массовое развитие летнего фитопланктона в открытой пелагиали Байкала под воздействием длительного штиля и аномального прогрева воды. Достаточно одного сильного шторма с подъемом глубинных вод, и наблюдаемая картина «цветения воды» исчезает.

В природе существуют и другие поэтапные (нередко циклические) изменения; они носят закономерный характер и называются **сукцессиями**¹. Традиционно они делятся на *первичные* сукцессии, когда видами-основателями заполняется какой-то опустошенный или первично сформировавшийся биотоп, и на *вторичные*, когда происходит закономерная смена одних растительных и животных сообществ другими. Если сукцессионные изменения заканчиваются, и система стабилизируется на более-менее длительное время, наступает состояние *климакса*. Однако в ходе даже первичных сукцессий не возникает никаких новых элементов биоразнообразия; все пространство заполняется какими-то уже ранее известными в природе видами.

Третий тип процесса — **эволюция** — связан с кардинальным преобразованием структуры экосистемы, с возникновением в ней новых элементов таксономического разнообразия (видов, родов и более крупных таксонов), которые и становятся новыми составляющими структурными элементами формирующей

¹ В этой связи хотелось бы предостеречь специалистов по фитопланктону от употребления термина «сезонная сукцессия», поскольку сезонные изменения как в наземной, так и в водной среде являются фенологическими, а не сукцессионными и не приводят к длительным изменениям состояния экосистем.

щейся экосистемы. Эволюция может быть связана и с появлением какого-либо ранее уже существовавшего (чужеродного) вида, но оно кардинально меняет биоценологическую структуру.

На определенных, возможно, критических этапах развития нашей планеты эволюция могла охватывать целиком всю биосферу. Однако в периоды без явных глобальных катаклизмов (в так называемые межкризисные периоды) эволюция оказалась сосредоточена только в определенных участках биосферы — *эволюционных «очагах»*, в которых эволюционные процессы происходят в относительно изолированных условиях и довольно быстро [Тахтеев, 2008]. Такими участками в гидросфере являются, к примеру, экосистемы коралловых рифов, антарктический подводный склон, озера Великого Африканского рифта; наконец, оз. Байкал.

В настоящее время существуют различные, порой противоречащие друг другу концепции эволюции. Среди ведущих концепций можно выделить:

селекционистские (основанные на ведущей роли естественного отбора);

ногогенетические (отдающие приоритет прежде всего внутренним факторам эволюции), начиная с теории номогенеза акад. Л.С. Берга;

экоцентрические концепции, в которых направление эволюции задается, «канализируется» экосистемой, а наследственные генетические изменения являются лишь «закреплением» уже достигнутых результатов.

Существует также *нейтралистская* концепция, отличие которой от «классической» СТЭ заключается в формальном исключении ведущей роли естественного отбора и придании основного значения накоплению мутаций в генофонде популяций.

Селекционистская дарвиновская концепция исходит из выживания наиболее приспособленных особей в ходе их естественного отбора. Неприспособленные погибают. Преобладавший в XX в. вариант дарвиновской концепции под уже упомянутым названием СТЭ перенесла действие естественного отбора с индивидуального на популяционный уровень. Основной научный аргумент — то, что губительно для отдельной особи, может оказаться адаптивно на уровне популяции. При этом неизбежно возникает вопрос о поле действия естественного отбора («кошмар Дженкина»), поскольку далеко не все виды обладают хорошо выраженной популяционной структурой, да и не так велико обилие в природе числа популяций. Удовлетворительно объясняя эволюцию на микроуровне (возникновение внутривидовых групп), эта концепция, по сути (исключая декларативные утверждения), так и не смогла объяснить явление крупных эволюционных событий (ароморфозов).

В то же время антидарвинизм, как любая оппозиция господствовавшему учению, был объявлен «симптомом умственной деградации», причем как в Советской России, так и за рубежом. Покушение на основы дарвинизма считалось покушением на основы научного мировоззрения [Чайковский, 1988, 2006; и др.].

Вновь вернемся к различию между микро- и макроэволюцией. Микроэволюция связана с мелким постепенным накоплением различий в первичной

структуре ДНК в исходных популяциях. На многих байкальских организмах она уже хорошо прослежена. Макроэволюция, видимо, обусловлена системной реорганизацией целого генетического аппарата организма в духе ее проповедника известного генетика Рихарда Гольдшмита. Однако представления о системных мутациях наилучшим образом объясняют происхождение таксонов крупного ранга (от отряда и выше).

Томские генетики под руководством В.Н. Стегния уже довольно давно установили системную реорганизацию генома у двукрылых из семейства хирономид, тем самым подтвердив явную невозможность дарвиновской последовательности (градуализма) в ходе процесса видообразования [Стегний, 1991, 1993; и др.]. (рис. 7.1). Представления авторов связаны с «лабильным» и «консервативным» геномом у разных видов, которые существенно различаются количеством хромосомно-мембранных связей. Виды с «лабильным» геномом являются «генераторами» новых таксонов.

В то же время на Байкале имеется прекрасная возможность изучать «промежуточные» процессы (условно мы назвали их «мезоэволюцией»). Речь идет

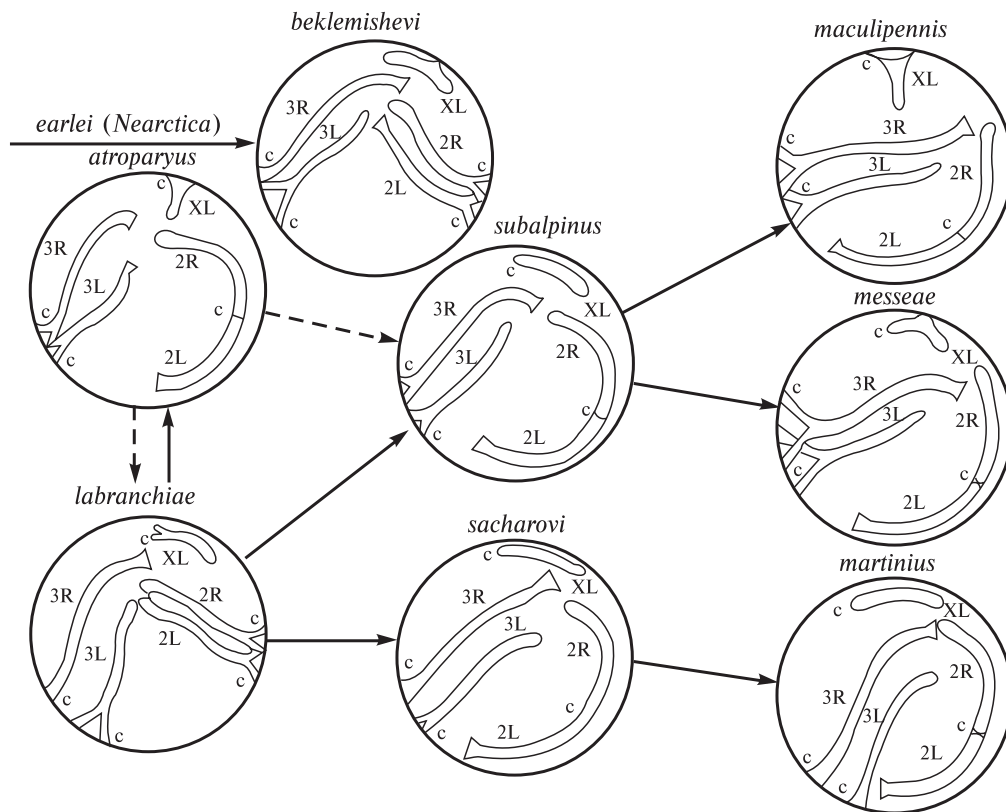


Рис. 7.1. Схема системной реорганизации генома при видообразовании у двукрылых насекомых сем. Chironomidae [по: Стегний, 2001].

о происхождении таксонов ранга вида, рода, подсемейства и семейства. Такие процессы в озере наблюдаются у турбеллярий, амфипод, остракод, моллюсков-гастропод, подкаменщиковых (коттоидных) рыб и, возможно, у представителей нематод, некоторых амфибиотических насекомых. В первую очередь речь идет о группах, образовавших «букеты» видов с крайне близким генетическим родством, происхождение которых обычно трактуется как почти единовременное.

В зоогеографии наличие эндемичных таксонов ранга семейства является критерием самостоятельной биогеографической области. В связи с высоким уровнем эндемизма фауны Л.С. Берг предложил поднять ранг Байкала до уровня зоогеографической подобласти, а впоследствии известный отечественный зоолог Я.И. Старобогатов [1970] — до уровня самостоятельной области. В таком ранге Байкал сейчас и рассматривается большинством зоологов. Часть из них вообще старается избегать обсуждения «проблемы Байкала» с его крайне своеобразной биотой [Чертопруд, 2010]. Окружает Байкальскую область огромная Палеарктическая область, включающая большую часть континента: всю Европу и северную часть Азии примерно до линии Иран — Гималаи — Тибет — Восточный Китай.

Конечно, в Байкале не возникали крупные макротаксоны ранга типов. Однако и уровня эндемичных семейств вполне достаточно для рассмотрения «мезоэволюции» — явления, не сводимого к широко известной и уже хорошо описанной микроэволюции.

Рассматривая современные эволюционные «очаги», приходится убеждаться, что преподавание теории эволюции в большинстве учебных заведений поставлено «с ног на голову»: в то время как направленность эволюции генерируется крупными изменениями, происходящими в экосистемах, рассмотрение эволюции в учебных курсах начинается с мелких «точечных» мутаций. Сторонники эоцентристских взглядов считают, что мутации — это некое «закрепление» уже достигнутого результата масштабного процесса, «канализируемого», направляемого развивающейся экосистемой [Красилов, 1990; Левченко, Старобогатов, 1999; Левченко, 2004; Назаров, 2005, 2008; и др.]. Рассмотрение эволюции (по крайней мере, на уровне макро- и «мезоэволюции») необходимо начинать с анализа происходящих экосистемных изменений. Определяющая роль биоценологических изменений в эволюции организмов описана в работах В.В. Жерихина [2003].

С чисто «физической» точки зрения «задача» эволюции (равно как и причина усложнения организации живых организмов) — это увеличение энергетического потока через экосистему, в том числе за счет изменения состава и структуры населяющих ее организмов [Левченко, Старобогатов, 1999; Левченко, 2004]. Для более эффективного потока веществ требуются более совершенные в морфологическом плане организмы и в целом более совершенная структурная организация биоты.

Эти представления подтверждаются компьютерным моделированием и увязываются с основными событиями в развитии биосферы планеты. Судя по все-

му, эволюция биоты оз. Байкал вполне соответствует указанной «задаче» — оптимизации энергетического потока через экосистему. В периоды плейстоценовых похолоданий для ее выживания и функционирования стояла в первую очередь задача: как максимально активизировать ослабленный энергетический поток через экосистему с низким энергетическим запасом. Иначе говоря, для этого требовалась совершенно иная структура доминирующей биоты, нежели в озере существовала раньше. О том, какой стала эта биота, речь пойдет чуть позже.

В настоящее время при всей разности подходов мало кто будет отрицать, что существуют внешние и внутренние факторы эволюции. Внутренние как бы канализируют ее возможные пути, а внешние определяют (или не определяют) конкретные условия ее проявления.

Далее возникает необходимость конкретизировать два фундаментальных экологических понятия: *экологическая ниша* и *лицензия* [Старобогатов, 1985; Левченко, Старобогатов, 1990; Левченко, 2004]. Несмотря на то что они получили признание в отечественной литературе, в зарубежной их часто путают или вообще редко различают.

Экологическая ниша — это как бы «профессия» вида, т.е. то на что он потенциально способен в освоении среды обитания. Ниша делится на потенциальную и реализованную. *Потенциальная ниша* — это способность вида к широкой экспансии при отсутствии ограничивающих факторов. *Реализованная ниша* — это та, которую вид получил в реальных природных условиях, при конкуренции с другими видами, межвидовых антагонизмах и т.д. *Лицензии* — это те реальные природные условия, которые экосистема может предоставить видам. Следуя авторам концепции, проведем аналогию: потенциальная ниша — это то, на что способен человек в своей жизни, а лицензии аналогичны должностям в штатных расписаниях учреждений: там от человека требуется лишь определенный набор способностей. Лицензии могут определять рамки реализованной ниши вида (хотя, продолжая аналогию с человеком, часть своих способностей он может реализовывать вне и независимо от своего учреждения). Очевидно, возможность происхождения «букета» новых эндемичных видов создается в случаях, когда в экосистеме (в нашем случае — в Байкале) возникает сразу множество свободных лицензий. Задача — выявить, при каких условиях это происходит.

Как отметил Я.И. Статоробогатов [1985], эволюция в Байкале шла по так называемому диверсификационному (относительно изолированному) типу. При этом освобождалось множество свободных лицензий, в которые затруднено было проникновение «чужаков», но облегчено освоение древними «байкальцами». Таким образом, уже в формирующемся Байкале существовала особая специфика условий обитания.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что понимают под биологической эволюцией? Какие основные концепции эволюции известны в современной биологии?

2. Назовите ученых, наиболее активно участвовавших в дискуссии о происхождении и эволюции фауны и флоры Байкала.
3. Какие таксономические группы организмов подверглись в Байкале особенно бурной эндемичной эволюции?
4. Определите понятия «экологическая ниша» и «лицензия». Как процесс эволюции биоты в озере связан с появлением новых лицензий?

7.2. РАЗВИТИЕ ВЗГЛЯДОВ НА ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ИСТОЧНИКИ ФОРМИРОВАНИЯ БИОТЫ БАЙКАЛА. ПУТИ И ВРЕМЯ ПРОНИКНОВЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ БИОТЫ В ОЗЕРО БАЙКАЛ

Теперь попробуем разобраться, откуда же появились предки современных байкальских организмов.

В начале XIX в. известный немецкий ученый А.Ф. Гумбольдт (сам, впрочем, на Байкале не бывавший) высказал ставшей надолго популярной гипотезу, что Байкал является фьордом² Северного Ледовитого океана. Соответственно долгое время биоту Байкала связывали прежде всего с биотой океанической.

Непосредственно работавшие на озере исследователи также неоднократно подчеркивали значительную схожесть байкальской фауны с морской. В первую очередь в этом, наверное, «виноваты» губки, напоминающие коралловые полипы. Однако были случаи ошибочного описания из Байкала настоящих морских животных (голожаберных моллюсков, бокоплава *Gammaracanthus* и др.), а также путаницы этикеток с материалами из различных водоемов. Даже в 60-х гг. XX в. произошел инцидент описания из Байкала «фораминифер», оказавшихся яйцевыми коконами байкальских олигохет рода *Baicalodrilus* [Кожов, Окунева, 1969]. Еще ранее, в 30-е гг., по результатам наземного бурения в районе р. Половинка (подножие Хамар-Дабана) Г.Г. Мартинсон [1940] неуверенно описал деформированный экземпляр фораминиферы из рода *Discorbis*.

«Морской» облик Байкалу непременно придавало наличие в нем рыбы омуля и настоящего тюленя, и у исследователей поддерживался постоянный творческий «зуд» — открыть в Байкале какие-то «морские элементы». Несмотря на то что практически все «морские» находки из Байкала оказывались в итоге какими-то пресноводными элементами, это желание не унималось.

Знаменитый уже в начале XX столетия ихтиолог, биогеограф и эволюционист Л.С. Берг (на Байкале не работавший) был убежденным сторонником сугубо пресноводного и притом древнего происхождения животного мира Байкала. Позднее, в середине и во второй половине XX в., разносторонний байкаловед М.М. Кожов также придерживался мнения, что байкальская фауна (за исключением иммигрантов из Северного Ледовитого океана — омуля,

² Фьорды — в Скандинавии глубоко врезанные в берег заливы с крутыми бортами, как правило, тектонического происхождения.

нерпы и их паразитов) является пресноводной по происхождению и имеет очень древние корни [Кожов, 1962].

Сторонником исконно пресноводного происхождения байкальской биоты был также основатель Байкальской биологической станции в Больших Котах профессор В.Ч. Дорогостайский, не менее известный альголог, карцинолог и ихтиолог. В отличие от М.М. Кожова В.Ч. Дорогостайский считал байкальскую фауну сформировавшейся в совсем недавнее время (к его взглядам мы еще вернемся позже).

Тем не менее директор Байкальской лимнологической станции АН СССР Г.Ю. Верещагин был горячо убежден в наличии в составе байкальской фауны (не исключено, и флоры) «морского элемента». Не сомневаясь в пресноводном происхождении части байкальских групп, он находил возможность их значительную часть относить к «морскому элементу» [Верещагин, 1940]. В него попадали губки, амфиподы, уже упомянутые «ископаемые» фораминиферы, часть брюхоногих моллюсков (сейчас они относятся к эндемичному семейству *Baicaliidae*, ранее же принадлежали к сем. *Hydrobiidae*, широко распространенному в прибрежной зоне морей), многочетинковый червь *Manayunkia*, омуль, тюлень. Неясным в то время оставалось и происхождение байкальских губок *Lubomirskiidae*, для которых лишь намного позднее был доказан не только сугубо пресноводный генезис [Ефремова, Гуреева, 1989], но и совместное обитание двух пресноводных семейств губок в водах открытого Байкала [Семитуркина и др., 2011].

Нельзя сказать, что Г.Ю. Верещагин отстаивал свои взгляды голословно. Молодой сотрудник станции Д.Н. Талиев был привлечен им к проведению иммунохимического анализа различных гидробионтов («реакции преципитации»), в чем Байкальская лимнологическая станция на десятилетия упредила современные биохимические методики [Талиев, 1940]. Результаты показывали, что, по-видимому, неолимнических (близких к морским) элементов в составе байкальской фауны не было. Г.Ю. Верещагин знал, что кайнозойских морских трансгрессий в район современного Байкала не происходило, однако он допускал проникновение в озеро «морских элементов» путем слива воды из каких-то остаточных водоемов — дериватов моря.

Для поиска ископаемой фауны древнего Байкала был привлечен уже упомянутый палеонтолог Г.Г. Мартинсон. Он провел ряд экспедиций в предгорья Хамар-Дабана, в Северное Прибайкалье, в результате были обнаружены древние, не аналогичные современным виды моллюсков *Baicaliidae*, а кроме того, ископаемые иглы (спикулы) губок, но тоже все относящиеся к пресноводным семействам и родам, в том числе к ныне неизвестному виду лубомирскиид *Baicalospongia fossilis*.

Г.Г. Мартинсон не ограничился исследованием ископаемой фауны Прибайкалья. Ряд увлекательных экспедиций был совершен в Монголию. Главное, что удалось выяснить, в свое время, до изменения мирового водораздела (подъема Хангайского хребта) на территории Центральной Азии располагалась система мелководных, но обширных по площади озер. Система охватывала не

только Монголию, но и Северный Китай, и Ферганскую долину. В древних озерах и в их окружении обитала богатая фауна рептилий (динозавров), страусовых птиц и др. Самой интересной для байкаловедения находкой стали ископаемые моллюски, отнесенные к роду *Palaeobaicalia*, по долине руч. Хулсын-Гол в нынешней пустыне Гоби [Мартинсон, 1974]. Это позволило сделать предположение, что большинство современных эндемиков Байкала ведут свою «родословную» из древней озерной системы Центральной Азии³.

Исследованные ископаемые озера имели разный возраст и гидрологические характеристики. Было высказано предположение, что, по крайней мере, часть этих озер была опресненными дериватами древнего океана Тетис.

Что это за океан? Он протягивался с запада на восток, и его воды плескались примерно в 1,5 тыс. км от современного Байкала. Впоследствии он исчез, оставив после себя ряд дериватов — остаточных водоемов, из которых современными являются Средиземное и Черное моря, Каспийское и Аральское озера-моря.

Стало ясно, что разные составляющие фауны Байкала имеют неодинаковый по времени пресноводный «стаж». А сама проблема происхождения фауны озера переросла в более общую: о времени отрыва тех или иных пресноводных обитателей от своих морских предков.

Рассматриваемая далее классификация была в своей основе разработана Г.Г. Мартинсоном [1967], а затем в значительной мере доработана Я.И. Старобогатовым [1970].

Археolimнические организмы — наиболее древние пресноводные обитатели. Их связи с морскими родственниками вообще потеряны; во всяком случае, они вышли из морских вод не позднее девонского периода включительно. В биоте Байкала они могут быть представлены эвгленофитовыми водорослями и некоторыми другими организмами. Сюда же, вероятно, можно отнести некоторые высшие водные растения, которые никогда не были морскими обитателями.

Палеолимнические организмы — также древние пресноводные обитатели. Их отрыв от морских родственников произошел в конце палеозойской — начале мезозойской эры. Ввиду длительного «стажа» пресноводной жизни они предпочитают мелкие, часто пересыхающие водоемы с изменчивым температурным и гидрохимическим режимом (для существования в последних у них имеются покоящиеся стадии). Соответственно в Байкале палеолимнические организмы встречаются в основном лишь в прибрежно-соровой зоне. К их числу можно отнести широко распространенные виды кладоцер и веслоногих раков, населяющего прибрежные озера, но не проникающего в открытый Байкал бокоплава *Gammarus lacustris*, неэндемичные виды пиявок, часть двустворчатых моллюсков и др. Захода в открытые районы озера со стабильным режимом палеолимнические виды избегают.

Мезолимнические организмы как раз и составили основную часть биологического разнообразия эндемичной байкальской фауны. Время их происхожде-

³ Недавно появились данные, что моллюски сем. Baicaliidae могут происходить не из Монголии, а быть гораздо ближе к роду *Kolhytamnicola*, рассредоточенному по Северо-Востоку Азиатского континента. Этот род связан не с дериватами Тетиса, а с опресненными остатками некогда существовавшего Монголо-Охотского моря [Ситникова, Прозорова, 2008].

ния относится к позднему мезозою (меловой период). К ним, очевидно, относятся многие инфузории, губки, часть нематод, полихеты, олигохеты, эндемичные виды пиявок, большинство остракод и турбеллярий, амфиподы, моллюски семейств *Baicaliidae* и *Benedictiidae* и, возможно, ряд других представителей, особенно из слабоизученных групп. У мезолимнических организмов еще сильна физиологическая «память» о море, и потому они предпочитают районы со стабильным температурным и химическим режимами. Соответственно в Байкале мезолимнической биотой богато населены открытые участки водоема.

Загадкой остается то, как мезолимнические организмы попали в Байкал. Путь по рекам между центрально-азиатской озерной системой и формирующимся Байкалом представляется маловероятным; мезолимнические организмы не принадлежат к реофилам, избегают водотоки с быстрым течением. Я.И. Старобогатов [1970], а вслед за ним еще некоторые авторы предположили, что путем распространения этих организмов могли служить интерстициальные подземные воды, а непосредственно обнаружить самих мезолимнических организмов можно в источниках. Действительно, источники в отличие от поверхностных водотоков демонстрируют особенности, свойственные профундали (глубинной зоне) глубоководных озер. Это стабильно (в течение всего года) низкие температуры воды, довольно высокое содержание кислорода, постоянство химического состава и др. В связи с этим любопытно, что ряд байкальских эндемиков и субэндемиков был недавно найден именно в источниках. Это, например, некоторые виды циклопов в источниках на территории Байкало-Ленского заповедника (байкальский *Duacyclops galbinus*, найденный за водоразделом Байкальского хребта [Биота..., 2009]); байкальская олигохета *Nais baicalensis*, обнаруженная В.П. Семерным в Олхинском источнике в бассейне р. Иркут [Тахтеев и др., 2010] и др.

Неолимнические организмы — до сих пор самая загадочная группа в составе байкальской биоты. В общем случае они приурочены к зонам более или менее близких трансгрессий морей в кайнозойскую эру. Для Байкала традиционно неолимническими элементами считались омуль и нерпа; однако молекулярно-генетические данные свидетельствуют об их более древнем происхождении. До сих пор не ясен до конца генезис байкальских коттоидных рыб (хотя, вероятно, это не «молодая», а, наоборот, весьма древняя группа). Из турбеллярий О.А. Тимошкин [1994] наиболее близкими к морским представителям (по сути, неолимническими элементами) считал роды турбеллярий *Baicaliella* и *Diplosyphon*, а недавно открыто заявил о находке им в Байкале типично морской турбеллярии из надсемейства *Schizorhynchoidea* [Тимошкин и др., 2008; Тимошкин, 2010–2011].

Наши исследования 2006–2007 гг. позволили описать явно неолимнические элементы в минеральных источниках Предбайкальской впадины (бассейны рек Киренга и Кута) и долины р. Нижняя Тунгуска [Окунева, Тахтеев, 2007; Биота..., 2009]. Речь идет о фораминиферах *Trochammina bati* и морской зеленой водоросли *Percursaria percursa* (см. 6.8.2). Последняя, впрочем, найдена и в термальном источнике по долине р. Верняя Ангара. Эти факты позволяют

предполагать пусть кратковременную, но реальную кайнозойскую трансгрессию опресненных морских вод в Предбайкальскую впадину с ее высотами около 300 м над современным уровнем моря. Учитывая, что отделяющий впадину от озера Байкальский хребет поднимался довольно быстро [Кайнозой..., 2001], мы не исключаем недавнего проникновения какой-то части ледовитоморской фауны в бассейн формирующегося Байкала.

С учетом уникального характера морской по происхождению корненожки *Trochammina bami*, являющейся важным палеогеографическим маркером, по нашему предложению ее местонахождения были занесены в Красную книгу Иркутской области [2010].

Молекулярно-генетические данные Н.В. Анненковой [2010] позволили установить очень близкое родство обильно развивающегося в Байкале в весенний период динофлагеллята *Gymnodinium baicalense* (см. гл. 6) и целого ряда морских видов, а наиболее близок он оказался динофлагелляту из арктического льда возле архипелага Шпицберген. Автор допускает возможность проникновения байкальского гимнодиниума в Байкал во время последней плейстоценовой морской трансгрессии из Северного Ледовитого океана.

Итак, загадка наличия в Байкале биологических объектов неолимнического происхождения, иными словами, наличия в озере элементов морской фауны и флоры, до сих пор не решена.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. По каким причинам возникла и приобрела сторонников гипотеза о морском происхождении байкальской фауны?
2. Какой вклад в решение проблемы происхождения биоты Байкала внесли палеонтологические исследования?
3. Какие организмы в лимнологии получили название археолимнических, палеолимнических, мезолимнических и неолимнических?
4. Назовите представителей палеолимнического и мезолимнического комплексов в фауне оз. Байкал. Как они распределены по различным участкам в озере?
5. Охарактеризуйте вероятные пути проникновения мезолимнических и неолимнических организмов в район современного Байкала.

7.3. ФАКТОРЫ И СПОСОБЫ ЭВОЛЮЦИИ БАЙКАЛЬСКОЙ ЭНДЕМИЧНОЙ БИОТЫ

Очевидно, первым необходимым условием эволюционного развития является само **время** — длительность существования водоема. В озерах (в том числе подпрудных, горно-долинных, альпийских озерах Байкальской рифтовой зоны) существование собственных эндемиков неизвестно. Достаточное время — один из важнейших эволюционных факторов. Ориентировочно его можно оценить в десятки — сотни тысяч лет (хотя, возможно, реально оно и меньше).

Следует отметить, что по «синтетической теории эволюции» видообразование может идти только аллопатрическим путем, т.е. путем изоляции малочисленной (достаточной для действия отбора) популяции на краю основного ареала. Все симпатрические пути (связанные с происхождением дочерних видов в одном месте обитания) становятся просто невозможными. Долгое и, к сожалению, напрасное время известный эволюционист Э. Майр был убежден в наличии в природе принципиальной возможности только аллопатрического пути.

Уже давно различными исследованиями было выяснено, что видообразование может идти *самыми разнообразными путями и способами*, а не только путем «классического» аллопатрического видообразования с географической изоляцией (хотя в Байкале имел место и этот путь, о чем будет сказано ниже). В доказательство считаем нужным привести схему их классификации (рис. 7.2). К сожа-

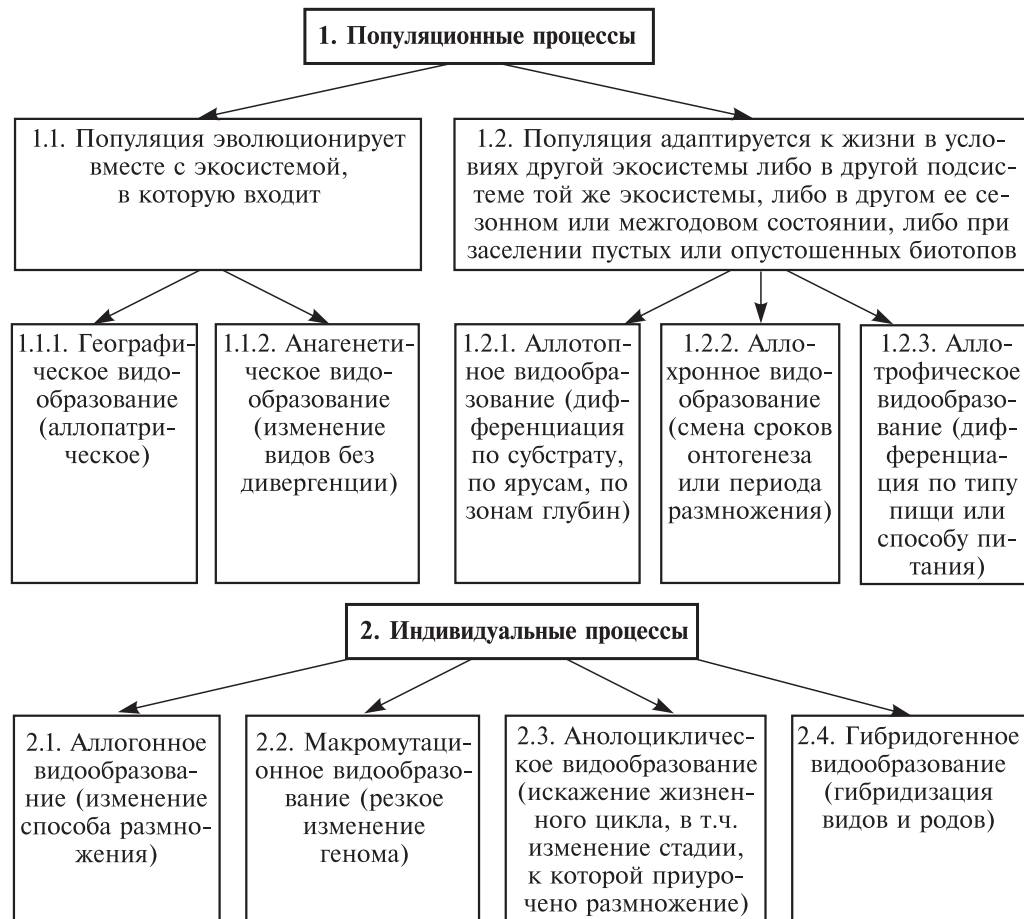


Рис. 7.2. Типы видообразовательного процесса [по: Старобогатов, 1985, с дополнением Тахтеева, 2000].

лению, ввиду долгого преобладания догматических представлений в эволюционной теории исследователям-байкаловедам, в том числе М.М. Кожову [1960, 1973 и др.], потребовались длительные усилия для доказательства самой возможности симпатрического видообразования в Байкале (как уже сказано, по механизмам СТЭ оно просто невозможно). Популяционные изменения охватывают сразу целую популяцию, а индивидуальным достаточно «производства» на свет лишь отдельных отклоняющихся особей, дающих плодовитое потомство. В настоящее время можно достаточно уверенно утверждать, что в Байкале имели место и популяционные, и индивидуальные процессы, причем пока нет доказательств наличия лишь меньшинства из отмеченных в схеме типов видообразования. Заметим, что все представленные на схеме типы, кроме одного (см. рис. 7.2, 1.1.1), — это симпатрические пути видообразования.

Эволюция популяций вместе с экосистемой озера (анагенез) по сути доказана для Байкала палеонтологически на примере диатомовых водорослей, ископаемых губок (у них отмечено изменение формы спикул), брюхоногих моллюсков (ископаемые виды байкалийд похожи на современных, но не тождественны им) [Мартинсон, 1940; Попова, 1981; Кузьмин, Хурсевич, 2011; и др.].

Переход к пелагическому образу жизни в Байкале вполне осуществился в рамках рода амфипод *Macrohectopus* (1.2), точно так же, как и к бентопелагическому стервятничеству (роды *Ommatogammarus*, *Polyacanthisca*, отчасти *Odonotogammarus*, представители некоторых других родов). Несомненно доказана происходившая смена типа питания, т.е. аллотрофический тип видообразования (1.2.3); например, поедание яиц у амфипод — хозяев видов рода *Pachyschysis*; выедание тканей губки живущими в ее дуплах *Eulimnogammarus violaceus* [Тахтеев, 2000]. Смена сроков размножения и онтогенеза (1.2.2) произошла у хариусовых рыб (имеется четкая разница в жизненных циклах у черного и белого хариуса).

Можно утверждать, что дифференциация по субстрату (1.2.1) заняла одно из ведущих мест в видообразовании самых разных групп байкальских гидробионтов. Например, у моллюсков нередко ситуация, когда с верхней стороны камня обитает один представитель байкалийд, а с нижней — другой.

Из группы индивидуальных процессов для Байкала пока неизвестны лишь пути 2.1. и 2.2. Анолоциклическое видообразование (2.3.), вероятно, имело место у амфипод *Eulimnogammarus*, а также у некоторых моллюсков, у которых произошла сезонная дифференциация по срокам выхода молоди. Видимо, на этом же пути находятся рыбы-желтокрылки (*Cottocomephorus*), у которых произошла дифференциация по сроку прихода на нерест на мартовское, майское и августовское стада. Неоднородность по возрасту в разные сезоны года обнаружена у широко распространенного вида брюхоногих моллюсков *Maackia herderiana* [Максимова, 2007], что позволяет предполагать разновременный выход потомства у этого вида для более равномерного использования кормовых ресурсов.

Гибридогенное видообразование (2.4) практически доказано для байкальских моллюсков, изопод, копепод, коттоидных рыб и предполагается для амфипод.

Чем конкретно вызывается то или иное изменение, обычно установить сложно, хотя, например, в отношении гастропод установлено мутагенное воздействие на их хромосомный аппарат очищенных сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината.

Для нашего понимания байкальской эволюции важно следующее: для регулярного освобождения значительного количества лицензий как эволюционный фактор требуется непереносимое **чередование кризисных и межкризисных периодов**.

Об «обновительной» роли кризисов в эволюции байкальской фауны неоднократно писали многие исследователи [Дорогостайский, 1923; Ламакин, 1950, 1952; Кайнозой..., 2001; Матвеев, Самусенок, 2008; Karabanov et al., 2004; и др.].

«Теория катастроф», подвергшаяся в свое время «недружелюбному» восприятию коллегами, была выдвинута профессором В.Ч. Дорогостайским [1923]. Он постулировал молодость современной байкальской фауны, что обусловлено ледниковым периодом (массовым вымиранием теплолюбивых элементов богатой субтропической фауны). Всплеск видообразования пришелся на послеледниковое время, которое не закончилось и в настоящее время. «...Мы приходим к заключению, что современная фауна Байкала вовсе не отличается той глубокой древностью, какую ей приписывали первые исследователи Байкала, а наоборот, она и по сей час не закончила своего сформирования» [Дорогостайский, 1923].

В.Ч. Дорогостайский впервые описал эволюционное явление *адаптивной радиации*, когда происходит дивергенция близкородственных форм по разным биотопам. Приоритет русского ученого был признан многими учеными-эволюционистами.

Спустя несколько десятилетий «теория катастроф», выдвинутая в отношении биоты Байкала еще в начале XX в., «воскресла» и было признано, что современные обитатели озера в большинстве не соответствуют его древнему населению. Эти данные основаны на исследованиях донных осадков Байкала, в том числе на результатах их глубинного бурения, геологических данных, свидетельствующих об усиленном орогенезе лишь в последнее время (см. гл. 4) и о резком падении первичной продукции озера в отдельные периоды либо из-за повышенной мутности, либо из-за его устойчиво холодного температурного режима.

Итак, рассмотрим подробнее, какого же характера кризисы могли возникать в экосистеме Байкала.

Прежде всего (и в основном) речь пойдет о различных *абиотических* факторах (или движущих силах эволюции), поскольку о биотических факторах до сих пор известно гораздо меньше. В первую очередь необходимо говорить об имевших место серьезных **климатических похолоданиях**. Они были различными; при современных среднегодовых температурах около $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ для района Иркутска периодически могли происходить понижения среднегодовой температуры до -4 и даже $-10\text{...}-11\text{ }^{\circ}\text{C}$. Похолодания сопровождались частичным **горно-долинным оледенением** (рис. 7.3), особенно на севере Байкала, и образованием вечной мерзлоты на обширных площадях.

Гляциация, как установлено, не носила на озере круглогодичного характера. Оно на 1,0–1,5 мес менее современного, но все же вскрывалось ото льда.



Рис. 7.3. Плейстоценовый Баргузинский полупокровный ледник. Виден откалывающийся краевой айсберг [Феномен Байкала, 2004].

Часть биоты озера вообще тесно связана с подледным слоем воды [Оболкина и др., 2000; Тимошкин, 2001]. Гораздо большее значение имело общее охлаждение водных масс, более длительное существование вертикального термобара, обеспечивавшего вертикальную температурную конвекцию и поступление холодных вод в глубинные слои; все это вызвало общее **падение биологической продуктивности** в озере во много раз; по некоторым оценкам — до 100 раз и более. Для древней байкальской фауны в такие периоды наступало «голодное время». Несомненно, это сопровождалось массовыми вы-

мираниями, особенно теплолюбивых элементов биоты.

По-видимому, экосистема Байкала «искала» выход из кризисных ситуаций по пути, указанному выше [Левченко, 2004; и др.]: через оптимизацию потоков вещества и энергии. Существовавшие ранее сравнительно тепловодные пелагические комплексы стали заменяться холодноводными, состоящими из голомянок, желтокрылок, макрогектопуса, холодолюбивой эпишуры и др. Вымерло и большинство теплолюбивых обитателей литоральной зоны. Как показывают экспериментальные и натурные наблюдения над литоральными ракообразными, они в большинстве характеризуются психрофильностью. В период летнего прогрева воды у ее уреза остается лишь молодь ряда видов. Жизненный цикл байкальских гидробионтов растянут в сравнении с палеарктическими «сорочицами» (вплоть до 5–6 лет) либо укладывается в один холодный год с низкой суммой температур воды.

Снижение увлажнения. По мнению некоторых авторов, из-за малого количества выпадающих осадков в отдельные периоды плейстоцена сток в Байкал прекращался вообще, его уровень существенно падал, вплоть до отметки 300 м (по крайней мере, в Самаровское, самое сильное, похолодание). Это приводило не только к невозможности захода рыб на нерест в реки, но и к разобщению отдельных котловин озера друг от друга. Прибрежная зона существенно промерзала, а в ряде участков разрушалась сползающими ледниковыми «языками». Вследствие этих обстоятельств могла возрастать роль географического видообразования.⁴

В свою очередь, в периоды межледниковий могла резко **возрастать мутность** поверхностных вод Байкала вследствие ускоренного таяния горно-до-

⁴ Иногда встречаются данные о существенном — на 40–45 м — падении уровня озера во время последнего оледенения [Хлыстов и др., 2008], что крайне сомнительно. Обнаруженные подводные террасы могут являться просто тектоническими уступами, а накапливающийся на них окатанный валунно-галечный материал — продуктами смыва сверху.

линных ледников и как следствие — обильных селевых паводков. Это также могло существенно снижать продуктивность вод озера.

Но все же, на наш взгляд, эти оценки слишком пессимистичны. Сток из озера вряд ли мог полностью прекращаться, хотя бы за счет обширного водосбора Селенги, несущей в том числе воды с территории Монголии, и причем из самых теплообеспеченных участков региона. Полное прекращение стока Селенги, допускаемое некоторыми авторами, могло быть связано лишь с крайней аридизацией климата практически всей Центральной Азии, которая привела бы не просто к остепнению, а к опустыниванию наземных ландшафтов на огромных территориях. Такой сценарий представляется маловероятным. По палинологическим данным Е.В. Безруковой, лесные ландшафты, всегда являющиеся «поставщиками» воды, концентраторами влаги, в отдельные периоды хоть и сильно сокращались, но никогда не исчезали полностью с побережий древнего Байкала. Поэтому тот или иной уровень притока воды в озеро должен был сохраняться. Тем не менее сравнительно «голодные» периоды в Байкале все же наступали во времена плейстоценовых похолоданий, и именно к ним может быть приурочено происхождение карликовых видов амфипод, гастропод, коттоидных рыб и некоторых других животных.

В то же время достаточно общепризнанным является мнение о существовании во время плейстоценовых похолоданий рефугий (убежищ) для отдельных элементов древней байкальской фауны. Такие рефугии могли находиться в местах впадения рек, возле выхода горячих источников, которые несомненно функционировали. О существовании таких рефугий писал еще В.Ч. Дорогостайский [1923] (рис. 7.4) (см. 6.8).



Рис. 7.4. Проталины на берегу м. Котельниковский в месте выхода горячего источника в зимний период. Модель рефугиальной микроэкосистемы плейстоценового времени.

В таких рефугиях могли сохраняться, например, теплолюбивые виды амфипод рода *Micruropus*. Примечательно, что молекулярно-генетические данные показывают его более раннее происхождение в сравнении с другими родами [Огарков, 1999]. В таких же местах обитания в качестве реликта мог сохраняться *Gmelinoides fasciatus* — сравнительно устойчивый к гипоксии и довольно теплолюбивый вид амфипод. Он и в настоящее время образует многочисленные локальные популяции в разливах некоторых термальных источников по долинам притоков Байкала [Биота..., 2009].

К сожалению, нам не довелось увидеть завораживающую картину плавания по Байкалу айсбергов, которые откалывались от сползавших по долинам гор ледников. Об их существовании свидетельствуют, например, *дропстоуны* — каменные образования разного размера, вплоть до громадных глыб, заключенные в мощную толщу илистых грунтов [Кайнозой..., 2001] (см. рис. 4.30). Их существование можно объяснить лишь падением на дно камня, переносимого крупным плавающим объектом. Айсберги могли выполнять роль не только изолирующих барьеров, находясь еще у береговой линии, но и служить путями расселения фауны и флоры, часть из которой носит явно криофильный характер [Механикова и др., 2009].

Из стимулирующих развитие биоты геодинамических явлений можно отметить **позатпное углубление котловины озера**, что приводило к открытию новых лицензий и заполнению их глубоководной фауной. В целом можно считать, что и прибрежная, и глубоководная байкальская фауна эволюционно довольно молодая (хотя некоторые из их элементов могут иметь весьма древние корни). Их основное формирование можно привязывать к концу плейстоцена — голоцену.

Значительную роль в эволюции байкальской фауны могла сыграть **эвстазия** — изменение уровня водного зеркала озера. Это крайне важный фактор, в значительной мере влияющий и на эволюцию морской фауны [Адамс, 1988]. Отчасти он уже обсуждался. Наличие серии волноприбойных террас на берегах Байкала недвусмысленно свидетельствует о неоднократном изменении уровня озера и площади его мелководий. В первую очередь сказывались изменения порога стока воды из озера. Достоверно документированы голоустненско-манзурский, иркутный и ангарский стоки [Кайнозой..., 2001] (см. 4.7); не опровержена возможность и более древнего Баргузинского стока из Байкала.

Как разновидность этого фактора могла проявляться и **гляциоизостазия** — изменения очертаний береговых линий под давлением массы горно-долинных ледников [Леви и др., 1998].

Совершенно классический пример влияния колебаний уровня на эволюцию фауны демонстрируют нам Ушканьи острова [Ламакин, 1950, 1952]. На Большом Ушканьем острове насчитывают до 16 террас разного уровня, что свидетельствует о неоднократных серьезных колебаниях площади приостровного мелководья, на котором имеется ряд локальных эндемиков, и в то же время отсутствуют некоторые широко распространенные виды. В данном случае можно предполагать включение в действие «классических» факторов СТЭ, таких как островная **изоляция** и «волны жизни» (циклические колебания численности).

Если вершина Большого Ушканьего острова поднялась из воды, «потянув» за собой весь остальной архипелаг, то площадь приостровных мелководий постепенно разрасталась, формируя все большее количество лицензий для развития локальных эндемиков. Не исключено, что на развитие фауны островов оказали влияние и другие эволюционные факторы.

Однако таких «островных» примеров на Байкале немного. Видообразование в озере, судя по всему, совершается прежде всего освоением разнообразных донных биотопов (см. рис. 7.2, путь 1.2.1).

Биотические факторы эндемичной эволюции биоты Байкала исследованы значительно слабее, поэтому на них остановимся лишь вкратце. К таким факторам может быть отнесена **биоценотическая изоляция** — невозможность внедрения в сложившееся сообщество чужеродных видов. Пример такой изоляции хорошо демонстрируют консортивные связи байкальских губок; по соседству с этими сидячими животными может обитать лишь ограниченный набор видов [Kamaltynov et al., 1993], вероятно, за счет симбионтов, способных выделять токсины.

Альтернативным биотическим фактором могли быть **биологические инвазии** — внедрение в экосистему чужеродных видов с очень широким экологическим потенциалом (экологической нишей). Буквально на глазах одного поколения, начиная с конца 70-х годов прошлого века, в Байкал проникла и во многих участках активно преобразовала аборигенные донные фитоценозы элодея канадская (*Elodea canadensis*) [Базарова, Пронин, 2006; и др.]. Аналогичные явления могли спорадически происходить и в прошлом.

Паразитарный фактор оказывает прессинг на определенные виды гидробионтов-хозяев, в ряде случаев способствуя их усиленной элиминации. Этот прессинг позволяет сосуществовать видам со сходной фундаментальной экологической нишей и избегать жесткой конкуренции. Таким способом может возрасти общее биологическое разнообразие экосистемы. В качестве примера можно привести опять же паразитических амфипод рода *Pachyschesis*, поедающих значительную часть яиц своих хозяев (нектобентических гигантских амфипод) [Тахтеев, 2000]. Не благодаря ли этим паразитам биоразнообразие нектобентических амфипод в глубоководной зоне Байкала достаточно велико?

В последние годы на Байкале активно развиваются эволюционно-биохимические методы. Биохимические исследования, проведенные в НИИ биологии ИГУ коллективом под руководством М.А. Тимофеева [Тимофеев, 2010; Тимофеев и др., 2011; Бедулина и др., 2011; и др.], позволяют утверждать, что эндемичные байкальские гидробионты более оксифильны, менее теплоустойчивы, менее устойчивы к оксидативному стрессу, чем палеарктические виды из тех же таксономических групп. На основании изучения биохимических изменений, произошедших в гидробионтах Байкала, группой получены результаты, свидетельствующие о редукции конститутивного синтеза белков теплового шока (БТШ) у глубоководных байкальских амфипод (*Ommatogammarus*), которые предотвращают деградацию других белковых структур в условиях резкого

повышения температуры. Как считают авторы, необходимость в постоянном наличии БТШ в условиях постоянно стабильно низких температур глубоководной зоны (не более 3–4 °С) эволюционно просто отпала. Подобное же было показано для антарктических рыб [Hofmann et al., 2000].

Эволюционные исследования байкальской фауны продолжаются и еще долго будут приносить новые неожиданности.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие типы видообразовательных процессов вы можете назвать? Какие из них проявились в ходе развития байкальской биоты?
2. По каким причинам экосистема Байкала могла испытывать в прошлом кризисы, приводившие к изменению состава его биоты?
3. Какие геологические и климатические изменения могли стать факторами эволюции биоты Байкала?
4. Как можно охарактеризовать «эволюционный возраст» современной байкальской фауны: как древний или молодой?
5. В чем причина ярко выраженного локального эндемизма фауны в районе архипелага Ушканьи острова?
6. Какие биотические (биоценотические) факторы могли сыграть существенную роль в развитии биоты Байкала?

7.4. О ЗНАЧЕНИИ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ В РЕКОНСТРУКЦИИ ИСТОРИИ БИОТЫ БАЙКАЛА

В последние десятилетия большую популярность получила так называемая «молекулярная филогенетика». С помощью молекулярно-генетических методов оценивают степень родства организмов друг с другом, а также время их расхождения (дивергенции) друг от друга. На основе результатов этих исследований предпринимаются попытки даже полностью ревизовать систему живых организмов (см. гл. 6).

Применительно к биоте Байкала молекулярная филогенетика стремится установить родственные связи как в пределах «букетов» эндемичных видов, так и между байкальскими и небайкальскими видами из различных морских и пресных водоемов. На основе этих данных выдвигаются гипотезы о способах и времени проникновения в озеро той или иной группы организмов, о путях их дальнейшей эволюции в озере. Основные этапы этой эволюции стараются увязать с имевшими место геологическими и климатическими событиями, обусловившими серьезные изменения в экосистеме Байкала.

Дело доходит до того, что не только молекулярные генетики и геологи пытаются как-то взаимно увязать суть происходивших изменений в экосистеме Байкала [Мац, Щербаков, 2008], но и геологи сами по себе ориентируются на молекулярно-генетические датировки как на неопровержимые факты [Мац,

2010–2011]]⁵. «Привязываются» эти датировки ко многим геологическим событиям, наблюдать которые мы, естественно, не сможем. Так, утверждается, что начало дивергенции (почему именно дивергенции?) байкальских губок семейства *Lubomirskiidae* связано с началом Прабайкальского этапа (30–28 млн л. н.), а начало дивергенции рода в основном холодолюбивых амфипод *Eulimnogammarus* (написано с опечаткой) — с периодом около 8,5 млн л. н. [Мац, Щербаков, 2008]. Примеры можно продолжать. Только откуда берутся все эти числа, которые геологи часто принимают на веру?

Не окажутся ли в конечном итоге все эти молекулярные «датировки» очередной иллюзией наличия объективного знания? И можно ли их в этом случае напрямую использовать в музейной и просветительской практике?

Необходимо отметить, что серьезные филогенетики в последние годы строят кладограммы родственных отношений организмов, но стараются избегать конкретных временных датировок тех или иных эволюционных событий или обсуждают эти вопросы очень осторожно [Павлинов, 2005]. Однако по отношению к эволюции биоты Байкала такие датировки регулярно продолжают появляться в печати, и это не может не настораживать.

Мы не ставили себе целью проверку тех или иных полученных датировок (по моллюскам, губкам, турбелляриям, коттоидным и прочим рыбам и др.), а хотим лишь рассказать о принципиальной сути применяемого подхода в расчете на то, что проницательный читатель сам разберется, насколько имеет смысл применять эту методологию в конкретной научной деятельности.

Суть применяемого метода аналогична генетической судебно-медицинской экспертизе и заключается в следующем. Выявляется степень сходства первичной структуры молекул ДНК (точнее, их определенных участков) у разных видов организмов. Чем больше это сходство, тем более родственными и тем позже разделившимися от общего предка считаются таксоны. Эволюция принимается лишь как процесс последовательной дивергенции. Ее монофилетический характер принимается как сама собой разумеющаяся догма. Априори подразумевается, что существовал общий предок каждой таксономической группы. Многочисленные явления иного рода, такие как наличие гибридогенных и симбиогенных процессов, горизонтальный перенос генов плазмидами и вирусами и другие «немонофилетические» феномены, во внимание не принимаются.

Как известно, нить ДНК состоит из нуклеотидов — аденина, гуанина, цитозина и тимина. Молекула ДНК включает две нити, в которых нуклеотиды соединены строго попарно: аденин с тиминном и гуанин с цитозином (А–Т и Г–Ц). Процесс расшифровки нуклеотидной последовательности носит название *секвенирования* и проводится по стандартным методикам. ДНК выделяется из живых или зафиксированных спиртом или жидким азотом организмов и далее искусственно «размножается»: проводится ее *амплификация* (умноже-

⁵ Показательно, что В.Д. Мац прислал автору этих строк свою статью на отзыв, согласился со многими замечаниями и возражениями, однако статья вышла в свет все равно с «молекулярными датировками» биологических событий.

ние числа копий) путем *полимеразной цепной реакции* (ПЦР). Поскольку генетический аппарат эукариотных организмов устроен очень сложно, и расшифровка первичной структуры всей ДНК является трудоемкой и затратной, для анализа используются лишь определенные «стандартные» гены, которые отвечают за важнейшие процессы в клетках и поэтому считаются эволюционно стабильными (например, ген, кодирующий РНК 18S-субъединицы рибосом). Для распознавания нужных участков ДНК используются праймеры — небольшие хорошо известные последовательности нуклеотидов. Секвенирование нередко сравнивают с чтением текста, в котором в качестве букв выступают нуклеотидные пары. Считается, что для получения заслуживающих доверия результатов необходимо «прочитать» не менее 500–1000 «букв».

Когда требуемые последовательности нуклеотидов у исследуемого набора видов расшифрованы, проводится количественная оценка их сходства, которая выполняется компьютером. Рассчитываются генетические дистанции между видами, выражаемые в процентах сходства по последовательностям нуклеотидов. Этот прием молекулярная филогенетика переняла у нумерической (или численной) систематики, которая объединяет организмы в таксоны на основе их сходства по наибольшему количеству общих признаков. Компьютер представляет результат в виде дерева кластеров, которое трактуется как филогенетическая схема («древо жизни»).

Однако возникает, как правило, множество вариантов трактовки результатов, и для выбора наиболее оптимального из них используются *концепция внешней группы* и *принцип максимальной экономии* (или парсимонии; англ.: parsimony principle), заимствованные из так называемой кладистической систематики.⁶ Концепция внешней группы предписывает выбирать какой-то таксон, заведомо находящийся в достаточном отдалении от исследуемой совокупности видов (либо родственном, либо географическом). Например, при анализе филогенетических взаимоотношений байкальских амфипод в качестве внешней группы могут быть выбраны мизиды — представители другого отряда высших ракообразных, либо какие-то морские амфиподы из других семейств, не обитающие в Байкале. Это позволяет достаточно уверенно находить точку «укоренения» древа. Принцип экономии требует из всех возможных эволюционных сценариев выбирать тот, который содержит наименьшее число «ходов», максимально исключает возможности параллелизмов и реверсий (возвратов утраченного состояния).

Начиная с конца 80-х годов сравнительным молекулярно-генетическим исследованиям были подвергнуты многие группы обитателей Байкала: подкаменщиковые, сиговые и хариусовые рыбы, ресничные и кольчатые черви, амфиподы, губки, моллюски, динофитовые и другие водоросли, ряд групп паразитических организмов и т.д. Появилось большое количество публикаций,

⁶ Интересно, что и нумерическое, и кладистическое направления в систематике до сих пор мало известны российским читателям, тогда как за рубежом они были очень популярны, а кладистика и сейчас определяет стиль мышления многих западных биологов, хотя и вполне очевидна ее ограниченность.

в которых рассматривается эволюция этих групп на основе молекулярно-генетических данных. Однако необходимо учитывать, что эти методы имеют как неоспоримые достоинства, так и очень существенные недостатки.

К числу достоинств можно отнести:

- универсальность подхода к самым различным группам организмов;
- неизменность структуры ДНК в течение всей жизни организма (или его жизненного цикла), чего нельзя сказать о морфологических признаках;
- возможность использования очень небольшого количества биологического материала, даже отдельно взятой клетки: ПЦР помогает получить нужное количество материала. Важно только, чтобы объект был предварительно точно определен и исключена возможность «попадания» чужой ДНК — например, от комменсальных или паразитических организмов;
- возможность пользоваться данными из международного банка генов, который постоянно пополняется; это избавляет и от необходимости добывать для исследования виды, обитающие в удалении от Байкала, и от необходимости повторно секвенировать ДНК байкальских видов, уже исследованных ранее. В отличие от традиционных таксономических коллекций, банк генов — это легкодоступная «виртуальная коллекция», не приходящая со временем в негодность и не подверженная риску уничтожения;
- возможность компьютерной обработки и анализа результатов.

Однако используемая молекулярными филогенетиками методология имеет ряд серьезных недостатков и недоказанных допущений⁷. Назовем важнейшие из них.

1. Как сказано выше, анализ проводится, за немногими исключениями, не по всему геному исследуемых организмов (правда, теперь в ряде случаев анализируется целиком митохондриальный геном), а лишь по отдельным генам или даже по части одного гена. Однако сходство по отдельным фрагментам генома еще не является прямым отражением сходства геномов в целом.

2. Расчеты времени прохождения эволюционных событий строятся на основе гипотезы о «молекулярных часах», подразумевающей постоянство скорости нуклеотидных замен в цепи ДНК во все эпохи и при любых условиях обитания организмов, что заведомо является «допущением для удобства». Гипотеза «молекулярных часов» неоднократно критиковалась, причем даже одним из ее бывших главных апологетов — Ф. Айалой [Ayala, 1999], поэтому к оценкам «времени дивергенции» по молекулярным данным нужно относиться с большой осторожностью. «Молекулярные часы» в каждом конкретном случае нуждаются в калибровке. Это обстоятельство уже осознано научным сообществом; однако по отношению к биоте Байкала такие оценки времени (причем довольно категоричные) продолжают публиковаться.

3. Серьезную критику встречает кладистический принцип экономии. Это тоже «допущение для удобства», сильно упрощающее и даже примитивизирующее представления об эволюционном процессе, сводящее его лишь к одному явлению

⁷ Введение таких допущений в философии науки называется *редукцией* (упрощением), а соответствующий подход — редукционистским.

нию — дивергенции. Достаточно сказать, что к универсальным эволюционным явлениям относятся параллелизмы, существование которых доказано и на молекулярном уровне. Игнорирование этого обстоятельства ведет к ущербности эволюционной теории, лишает ее возможности прогнозирования хода эволюции.

4. Дихотомическая схема, получаемая в результате анализа, отражает лишь выявленные *генетические дистанции* между таксонами. Однако она чаще всего интерпретируется как реконструкция хода эволюции исследуемой группы (как «филогенетическое древо»).

5. Группы таксонов, разделенных очень незначительными генетическими дистанциями и образующих «букеты» родственных видов (на схемах они представлены кластерами, основания которых почти сливаются), часто произвольно трактуются как монофилетические группы, т.е. происходящие от одного предка. На самом деле пути становления таких групп могут быть различными. Большая близость или слияние «точек ветвления» свидетельствует о низкой разрешающей способности метода и невозможности на его основе судить о пути формирования «букета».

6. Наконец, «молекулярная эволюция» — накопление различий в цепи ДНК — это явление, отличное от «морфологической эволюции». Одним и тем же словом (эволюция) именуется различные сущности. Накопление генетических различий может совершенно не приводить к возникновению морфологически дискретных новых таксонов. В качестве примера можно привести бокоплава *Eulimnogammarus cyaneus* (см. рис. 6.164), обитающего в прибойной полосе Байкала. У его популяций, обитающих в различных районах озера, выявлены существенные генетические различия [Mashiko et al., 1997], однако морфологически они достоверно не различаются. В то же время в истоковом участке р. Ангара (до ее зарегулирования при гидростроительстве) возникли сразу 2 внешне отличимых эндемичных подвида: *E. cyaneus comatus* и *E. cyaneus angarensis*. При этом ангарский порог стока из Байкала возник совсем недавно (см. 4.7).

Более того, генетики-эволюционисты все больше склоняются к выводу, что акты эволюции (особенно наиболее существенные) никак не связаны с накоплением точечных мутаций в первичной структуре ДНК. Они связаны с какими-то более крупными и резкими, исторически мгновенными преобразованиями в генетическом аппарате организмов — системными мутациями (в духе упомянутой концепции Р. Гольдшмита).

Резюмируя все сказанное, отметим следующее. Молекулярно-генетические методы, безусловно, полезны и необходимы при уточнении таксономического состава байкальских организмов и при реконструкциях истории биоты озера. В то же время они не могут обеспечить полноту и абсолютную точность таких реконструкций и должны использоваться *лишь в совокупности с другими методами* (геологическими, морфолого-систематическими, экологическими, палеонтологическими, биогеографическими).

В связи со сказанным обратимся к примерам.

Некоторыми авторами определяется доплейстоценовый возраст байкальской нерпы. Однако данное животное не могло обитать в тепловодном Байка-

ле: репродуктивный цикл и вскармливание детенышей нерпы осуществляются именно при существовании ледового покрова. Досрочное разрушение льда в аномально теплые годы приводит к гибели потомства. Так что нынешний вид байкальской нерпы просто не имел экологической возможности существовать в тепловодном третичном Байкале.

То же самое относится к байкальскому омулю и сигу. Молекулярно-генетические данные показали их отдаленность от проходного ледовитоморского омуля и позволили считать лишь расами одной рыбы (придонный бентосоидный и пелагический сиг — собственно омуль). Однако образ жизни и морфология этих рыб существенно различаются, и специалисту-экологу гораздо проще принять традиционную гипотезу проникновения байкальского омуля из Северного Ледовитого океана во время одной из океанических трансгрессий.

По указанным (в том числе) причинам следует, на наш взгляд, осторожно относиться ко многим публикуемым оценкам времени дивергенции разных таксономических групп биоты Байкала, полученным на основе молекулярно-генетических данных. Эти данные следует расценивать не как окончательную истину, а как повод для размышлений и дополнительных исследований.

Вместе с тем существуют группы (например, ряд отделов водорослей, так называемые «некультивируемые» бактерии), достоверная идентификация которых возможна только с применением молекулярно-биологических методов.

В целом по отношению к различным таксономическим группам биоты Байкала вопросы оценки их эволюционного возраста очень дискуссионны, и мы оставляем их частным специалистам.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. В чем суть молекулярно-генетического анализа родственных отношений организмов?
2. Какие достоинства и недостатки имеет эта методика?

7.5. РАЗНООБРАЗИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ СТРЕССОВОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ЭНДЕМИЧНЫХ ОБИТАТЕЛЕЙ БАЙКАЛА

Адаптивные характеристики обитателей Байкала представляют собой замечательный пример того, как разнообразна природа в своих эволюционных решениях. Возможно, возраст некоторых эндемичных видов сопоставим с возрастом самого озера. Следовательно, они застали Байкал еще на самом начальном этапе его формирования, в то время, когда на месте ныне гигантского глубоководного водоема находилась система мелководных и теплых озер. Некоторые виды, являющиеся представителями этой реликтовой фауны, могут встретиться и в современной литорали озера. Одним из таких примеров является байкальский рачок *Gmelinoides fasciatus*. Обитая миллионы лет назад в древних озерах и после уже в самом Байкале, *G. fasciatus* был свидетелем разнообразных драма-

тических изменений условий среды обитания. За миллионы лет литоральная зона Байкала неоднократно сталкивалась с периодами как потеплений, так и похолоданий. Все это требовало у видов выработки специальных адаптаций, позволяющих пережить эти изменения. Те виды, которые смогли успешно пройти через испытания климатическими изменениями, приобрели уникальные для байкальских представителей характеристики широкой адаптивной резистентности.

Сохраняя теплолюбивость (не будем забывать, что они вышли родом из теплых мелких водоемов), они оказались способными переживать условия, далеко выходящие за пределы условий их первоначальных зон обитания. Так, *G. fasciatus* — теплолюбивый вид, при возможности выбора предпочитающий температуры 17–18 °С, способен выживать в гораздо более широком диапазоне температур: от 0 до 30 °С (смертельной для большинства байкальских видов). Вид выработал устойчивость к влиянию разнообразных токсикантов, прекрасно переживает критические состояния пониженного уровня растворенного кислорода — гипоксию. Следует оговориться, что видов с подобными резистентными способностями в современном Байкале единицы. Часть реликтовых видов также сохранилась в рефугиумах, как об этом упоминалось в предыдущих главах. Однако многие из древних обитателей не смогли выжить в условиях меняющегося Байкала и исчезли, освободив место новым видам, более приспособленным к конкретным требованиям своего времени. В настоящий момент среди исследованных байкальских видов подавляющее большинство является собой прямую противоположность высокорезистентному *G. fasciatus*. Современные байкальские виды — это в основном узкоспециализированные и очень чувствительные даже к небольшим изменениям характеристик окружающей среды организмы.

При этом наблюдается интересная закономерность: чем стабильнее зона обитания в Байкале, тем менее резистентные виды ее населяют [Тимофеев, 2010]. С чем же это связано? Ответ заключен в основных факторах, обусловивших эволюцию резистентных механизмов байкальских эндемиков. Первый фактор — это специфика среды обитания, формирующая особые требования для развития тех или иных адаптаций. Второй фактор — это необходимость повышения энергоэффективности процессов, вовлеченных в метаболизм и в обеспечение стресс-резистентности. Обсудим эти факторы более подробно.

Экосистема Байкала не только характеризуется огромным видовым разнообразием, но еще и предоставляет большое количество зон обитания, доступных видам. Важнейшей особенностью озера является наличие градиента условий среды, идущего из мелководной литорали в глубоководную абиссаль. По этому градиенту постепенно меняется вся совокупность абиотических характеристик среды. Так, если в литорали (особенно в ее верхней части в зоне уреза воды) наблюдаются четко выраженные флуктуации параметров — суточные (ежедневный прогрев воды и ее ночное охлаждение), сезонные (зимний период, когда вода охлаждается до 0 °С, или летний, когда она прогревается до 20–25 °С), то, следуя по градиенту условий в глубину, виды сталкиваются с совершенно другими усло-

виями. В нижних отделах литорали влияние суточных флуктуаций заметно снижается, а в сублиторали и вовсе пропадает. Тут фиксируются только сезонные изменения параметров, однако и они становятся маловыраженными. Виды, продвигающиеся еще дальше в глубину, попадают в батиналь — зону с полным отсутствием каких-либо флуктуаций параметров. В батинали озера постоянная температура 3,5 °С, постоянный химический состав и стабильное содержание кислорода. При этом все эти характеристики постоянны не только в течение всего года, но и в течение сотен и даже миллионов лет. Таким образом, в ходе своего вертикального распространения байкальские виды, продвигаясь из литорали в глубину, перемещались из зоны с максимальными флуктуациями параметров в зону полной стабильности. Такое продвижение естественным образом отразилось и на адаптивных способностях самих видов.

Благодаря наличию в Байкале развитых групп близкородственных эндемичных видов, можно наглядно проследить разнообразие стратегий метаболических адаптаций, использованных эндемиками при освоении вертикального градиента условий. Особый интерес представляет группа амфипод, получившая в Байкале чрезвычайное разнообразие (более 350 эндемичных видов). Амфиподы населяют все зоны от литорали до максимальных глубин, формируя в каждой из зон свои высокоспециализированные сообщества, поэтому они привлекают большое внимание ученых, занимающихся экофизиологическими исследованиями и использующих их как уникальную «модельную систему» [Тимофеев и др., 2011]. Как показали экспериментальные работы, преферентные реакции и резистентные способности видов напрямую связаны с зонами их обитания в Байкале. Виды — обитатели верхних отделов литорали — в экспериментах предпочитают более высокие температуры и характеризуются большей резистентностью, чем виды — обитатели больших глубин. Распространение видов по градиенту условий сопровождается снижением их резистентных возможностей и большим предпочтением низких температур.

Схожие процессы также наблюдаются на биохимическом и молекулярно-биологическом уровнях. Так, анализ базальных уровней синтеза универсальных стрессовых белков, называемых белками теплового шока (БТШ), у байкальских видов отражает общую картину: обитатели литорали характеризуются более высокими базальными уровнями БТШ, у сублиторальных видов прослеживается их снижение, а у глубоководных видов они наименьшие. В условиях стрессовых воздействий у литоральных видов амфипод происходит достаточно быстрая активация синтеза БТШ с гораздо большей эффективностью, чем у глубоководных видов. Для глубоководных амфипод, напротив, характерен крайне низкий уровень стресс-индуцированного синтеза БТШ.

Существенные различия выявлены у байкальских эндемичных видов и в работе антиоксидантной системы, основного механизма борьбы с радикальными формами кислорода, накапливающимися в клетках при любом стрессовом воздействии. Анализ изменений активности антиоксидантных ферментов выявил связь между зоной обитания, терморезистентностью видов и характером изменений у них ферментной активности. Так, в условиях стрессовых воздей-

ствий резистентные литоральные виды проявляли разнообразные реакции, поддерживая высокую активность большинства ферментов антиоксидантной системы. У менее устойчивых сублиторальных видов система реагировала иным образом: снижалась степень участия второстепенных ферментов при поддержании высокой активности наиболее важных. В отличие от литоральных видов у глубоководных амфипод в условиях стресса вообще не происходит направленных изменений в активности ферментных систем вплоть до момента критического ослабления и гибели амфипод.

Отсутствие направленной реакции антиоксидантных ферментов на стрессовое воздействие и снижение роли БТШ у глубоководных амфипод свидетельствует о существенной редукции адаптивных систем, которая, несомненно, имеет эволюционные основания. Учитывая то, что при стрессе возникает потребность в увеличении энергозатрат для обеспечения функционирования резистентных механизмов, организмы стараются перераспределить потребление энергии с менее важных метаболических процессов, на те, что задействованы в обеспечении стресс-реакции⁸. При этом в зависимости от возможностей организма поставлять эту энергию реализуются более или менее эффективные сценарии защиты.

Для проверки фактических способностей видов по поддержанию эффективного энергобаланса в условиях стресса проведено определение доли анаэробного гликолиза в стресс-метаболизме амфипод [Тимофеев и др., 2011]. Как выяснено в результате исследований, при стрессе у всех видов амфипод происходит рост уровня лактата (продукта анаэробного гликолиза); что свидетельствует об увеличении доли анаэробного метаболизма. При этом у резистентных литоральных видов рост содержания лактата происходит позднее и в меньшей степени, чем у чувствительных глубоководных. Следовательно, они в меньшей степени испытывают энергодефицит. Была установлена связь, демонстрирующая снижение энергетических возможностей для поддержания стресс-реакции у близкородственных видов, обитающих по градиенту условий среды: от литорали к батии. Если рассматривать эту закономерность с точки зрения проблемы выживания вида, то необходимо помнить, что, в отличие от глубоководных, литоральные амфиподы обитают в постоянно изменяющихся условиях с выраженными колебаниями температурного режима. Поддержка повышенных уровней активности стресс-адаптивных систем должна давать им резистентные преимущества в случае изменения этих условий. Следовательно, обитание в литорали обуславливает необходимость поддержания энергетического запаса, мобилизация которого в условиях резкой смены окружающей среды могла бы обеспечить энергией развитие быстрой стресс-реакции.

Напротив, у глубоководных видов необходимость поддержания высокой активности стресс-резистентных способностей совершенно не очевидна, особенно с учетом того факта, что в Байкале по вертикальному градиенту условий

⁸ Выше говорилось об оптимизации потока энергии через экосистемы как «физической» сущности их эволюции. — *Прим. ред.*

происходит не только снижение степени флуктуации факторов среды, но и одновременное снижение ее продуктивности. На больших глубинах организмам сложнее находить пищу, следовательно, они ограничены еще и в источниках метаболической энергии. Виды сталкиваются с выбором: либо поддерживать повышенную активность систем резистентности и тратить на это труднодобываемую энергию, либо, отказавшись от этих энергозатрат, увеличить свою энергоэффективность. Эволюция байкальских амфипод пошла по пути повышения энергоэффективности. В целом процесс снижения базальных и стресс-индуцированных параметров активности систем резистентности начинает проследиваться уже у видов — обитателей средних и нижних отделов литорали. Глубоководные виды практически полностью утратили способность к развитию адекватной адаптивной стресс-реакции на случай изменений параметров среды. Однако вследствие крайней стабильности условий обитания в зоне больших глубин развитые резистентные системы не являются необходимым условием для обитания там организмов. Таким образом, процесс редуцирования систем резистентности у амфипод по вертикальному градиенту условий ведет к оптимизации энергозатрат и увеличению энергоэффективности метаболических процессов. Это повышает приспособленность видов к среде обитания и является естественным проявлением адаптивного эволюционного процесса.

Аналогичные процессы наблюдаются и в близких по характеристикам (древность фауны, вертикальный градиент условий) экосистемах Антарктики на примере рыб рода *Trematomus* [Hofmann et al., 2000]. Однако в отличие от исследованных байкальских глубоководных амфипод у антарктических видов редуцирование индуцибельных стресс-систем произошло в еще большей степени. Вероятно, это объясняется большим эволюционным возрастом антарктических видов, развитие которых проходило в стабильных низкотемпературных условиях на протяжении 15–25 млн лет [Eastman, 1993]. У байкальских глубоководных амфипод, появление которых ограничено во времени периодом формирования сверхглубокого ложа Байкала (около 2 млн лет), мы, вероятно, наблюдаем развитие данного процесса на более ранней его стадии.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Адамс К.Г.** Видообразование, филогенез, тектоника, климат и эвстазия: факторы формирования провинций фауны крупных фораминифер в кайнозойскую эру // Биосфера: Эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки: Пер. с англ. — М.: Прогресс, 1988. — С. 220–250.
- Анненкова Н.В.** Генетическое разнообразие планктонных и ассоциированных с губками динофлагеллят озера Байкал: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 2010. — 17 с.
- Базарова Б.Б., Пронин Н.М.** Элодея канадская в Чивыркуйском заливе озера Байкал // География и природ. ресурсы. — 2006. — № 1. — С. 59–62.
- Бедулина Д.С., Протопопова М.В., Зацепина О.Г. и др.** Белки теплового шока HSP70 у байкальских амфипод *Eulimnogammarus cyaneus* и *Eulimnogammarus verrucosus*: структура и регуляция экспрессии кодирующих генов в условиях гипертермии // Развитие жизни в про-

- цессе абиотических изменений на Земле-II. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2011. — С. 12–19.
- Биота** водоемов Байкальской рифтовой зоны. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2009. — 231 с.
- Верещагин Г.Ю.** Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1940 — Т. 10. — С. 73–239.
- Воронцов Н.Н.** Развитие эволюционных идей в биологии. — М.: Издат. отд. УНД ДО МГУ, Прогресс-традиция, АБФ, 1999. — 640 с.
- Дорогостайский В.Ч.** Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал // Сборник трудов профессоров и преподавателей Иркутского государственного университета. — Иркутск, 1923. — Вып. 4. — С. 103–131.
- Ефремова С.М., Гуреева М.А.** Проблемы происхождения и эволюция байкальских губок // Тезисы докладов I Верещагинской Байкальской международной конференции. — Иркутск, 1989. — С. 22–23.
- Кайнозой** Байкальской рифтовой впадины: Строение и геологическая история / В.Д. Мац, Г.Ф. Уфимцев, М.М. Мандельбаум и др. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2001. — 252 с.
- Жерихин В.В.** Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. — М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2003. — С. 460–566.
- Кожов М.М.** О видообразовании в оз. Байкал // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1960 — Т. 65, № 6. — С. 39–47.
- Кожов М.М.** Биология озера Байкал. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 316 с.
- Кожов М.М.** Становление и пути эволюции фауны озера Байкал // Проблемы эволюции. — Новосибирск: Наука, 1973. — Т. 3. — С. 5–30.
- Кожов М.М., Окунева Г.Л.** О размножении олигохеты *Pelosclex inflatus* Mich. в связи с вопросом о современных фораминиферах в озере Байкал // Зоол. журн. — 1969. — Т. 48, вып. 5. — С. 669–673.
- Красилов В.А.** Эволюция биосферы и биосферизм // Вестн. ДВО АН СССР. — 1990. — № 1 (34). — С. 87–99.
- Красилов В.А.** Эволюция и биостратиграфия. — М.: Наука, 1977. — 254 с.
- Красная книга** Иркутской области. — Иркутск: Время странствий, 2010. — 280 с.
- Кузьмин М.И., Хурсевич Г.К.** Особенности распределения диатомовых в осадках Байкала по данным глубоководных бурений // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: материалы II Всерос. науч.-практ. конф. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2011. — С. 105–112.
- Ламакин В.В.** Геологические и климатические факторы эволюции органического мира в Байкале // Бюл. Комиссии по изуч. четвертич. периода. — 1950. — № 15. — С. 45–63.
- Ламакин В.В.** Ушканьи острова и проблема происхождения Байкала. — М.: Географгиз, 1952. — 200 с.
- Леви К.Г., Мац В.Д., Куснер Ю.С. и др.** Постгляциальная тектоника в Байкальском рифте // Рос. журн. наук о Земле. — 1998. — Т. 1, № 1. — С. 61–89.
- Левченко В.Ф.** Эволюция биосферы до и после появления человека. — СПб.: Наука, 2004. — 166 с.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И.** Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биологии. — 1990. — Т. 51, № 5. — С. 619–631.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И.** Физико-экологический подход к анализу эволюции биосферы // Эволюционная биология: История и теория / под ред. Э.И. Колчинского. — СПб., 1999. — С. 37–46.

- Максимова Н.В.** Биология и распределение байкальского брюхоногого моллюска *Maackia (Eubaicalia) herderiana* (Lindholm, 1909) (Gastropoda: Caenogastropoda: Baicaliidae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 2007. — 23 с.
- Мартинсон Г.Г.** Материалы к исследованию ископаемой микро- и спонгиофауны Прибайкалья // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1940. — Т. 10. — С. 425–455.
- Мартинсон Г.Г.** Проблема происхождения фауны Байкала // Зоол. журн. — 1967. — Т. 46, вып. 10. — С. 1594–1598.
- Мартинсон Г.Г.** Загадки пустыни Гоби. — Л.: Наука, 1974. — 124 с.
- Матвеев А.Н., Самусенок В.П.** Происхождение (источники и пути проникновения) ихтиофауны озера Байкал // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: материалы науч.-практ. конф. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. — С. 401–414.
- Мац В.Д.** Геологические факторы формирования уникального биоразнообразия экосистемы Байкала // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна: В 2 т. — Новосибирск: Наука, 2010–2011. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 2. — С. 1406–1419.
- Мац В.Д., Щербаков Д.Ю.** Геологическое развитие Байкальского региона и формирование уникального биоразнообразия Байкала // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: материалы науч.-практ. конф. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. — С. 155–175.
- Механикова И.В., Побережная А.Е., Ситникова Т.Я.** О вмерзании в лед озера Байкал литоральных беспозвоночных // Зоол. журн. — 2009. — Т. 88, № 3. — С. 259–262.
- Назаров В.И.** Эволюция не по Дарвину. Системный взгляд на эволюцию // Экология и жизнь. — 2008. — № 9 (92). — С. 10–17.
- Назаров В.И.** Эволюция не по Дарвину. Смена эволюционной модели. — М.: КамКнига, 2005. — 520 с.
- Оболкина Л.А., Бондаренко Н.А., Дорошенко Л.Ф. и др.** О находке криофильного сообщества в озере Байкал // Докл. АН. — 2000. — Т. 371, № 6. — С. 815–817.
- Огарков О.Б.** Молекулярно-биологическое исследование эволюции байкальских амфипод (Crustacea, Amphipoda): автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1999. — 16 с.
- Окунева Г.Л., Тахтеев В.В.** О находке морских раковинных корненожек (Foraminifera) в минеральном источнике в Северном Прибайкалье // Докл. АН. — 2007. — Т. 416, № 6. — С. 839–840.
- Павлинов И.Я.** «Новая филогенетика»: источники и составные части // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. — М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2005. — С. 15–29.
- Попова С.М.** Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий (систематический состав, биостратиграфия, история малакофауны, палеолимнология). — М.: Наука, 1981. — 188 с.
- Семитуркина Н.А., Ефремова С.М., Тимошкин О.А.** Новые сведения о биологии спонгиллид (Spongia: Spongillidae) открытого Байкала // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология, экология. — 2011. — Т. 4, № 1. — С. 73–80.
- Ситникова Т.Я., Прозорова Л.А.** Еще раз о происхождении байкальских эндемичных моллюсков семейства Baicaliidae Clessin 1880 (Gastropoda) // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: матер. науч.-практ. конф. — Новосибирск: изд-во СО РАН, 2008. — С. 371–375.
- Старобогатов Я.И.** Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л.: Наука, 1970. — 372 с.
- Старобогатов Я.И.** Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Общая геология. — М.: ВИНТИ, 1985. — Т. 20. — 96 с.

- Стегний В.Н.** Системная реорганизация генома при видообразовании // Проблемы генетики и теории эволюции. — Новосибирск: Наука, 1991. — С. 242–252.
- Стегний В.Н.** Ахритектоника генома, системные мутации и эволюция. — Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та, 1993. — 111 с.
- Талиев Д.Н.** Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории байкальской фауны // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1940. — Т. 10. — С. 241–355.
- Тахтеев В.В.** Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. — 355 с.
- Тахтеев В.В.** Экологические механизмы эволюции в очагах эндемичного видообразования // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: материалы науч.-практ. конф. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. — С. 332–343.
- Тахтеев В.В., Галимзянова А.В., Амбросова Е.В. и др.** Сообщества зообентоса и их сезонная динамика в незамерзающих источниках Прибайкалья // Изв. РАН. Сер. биол. — 2010. — № 6. — С. 740–749.
- Тимофеев М.А.** Экологические и физиологические аспекты адаптации к абиотическим факторам среды эндемичных байкальских и палеарктических амфипод: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Томск, 2010. — 44 с.
- Тимофеев М.А., Протопопова М.В., Бедулина Д.С. и др.** Некоторые аспекты эволюции терморезистентных способностей байкальских эндемичных амфипод по вертикальному градиенту условий среды обитания // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле-II. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2011. — С. 233–239.
- Тимошкин О.А.** Происхождение и эволюция фауны свободноживущих ресничных червей (*Turbellaria*) озера Байкал // Зоол. журн. — 1994. — Т. 73, вып. 1. — С. 35–50.
- Тимошкин О.А.** Озеро Байкал: Разнообразие фауны, проблемы ее несмешиваемости и происхождения, экология и «экзотические» сообщества // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2001. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. — С. 16–113.
- Тимошкин О.А.** Сложившиеся тенденции и современный уровень решения проблемы: Наиболее интересные открытия в области биоразнообразия Байкала за последние годы // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2010–2011. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 2. — С. 1423–1428.
- Тимошкин О.А., Сутурин А.Н., Кравцова Л.С. и др.** Краткие результаты междисциплинарных исследований, проведенных на полигоне Березовый (Южный Байкал) с акцентом на разнообразие, продуктивность бентоса мелководной зоны озера и основные факторы, их определяющие // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: материалы науч.-практ. конф. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. — С. 344–357.
- 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. 254–258.
- Чайковский Ю.В.** Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. — М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2006. — 712 с.
- Чайковский Ю.В.** О формировании концепции Ч. Дарвина // Науки в их взаимосвязи. — М.: Наука, 1988. — С. 95–115.
- Чертопруд М.В.** Биогеографическое районирование пресных вод Евразии по фауне макробентоса // Журн. общ. биологии. — 2010. — Т. 71, № 2. — С. 144–162.
- Ayala F.J.** Molecular clock mirages // Bioessays. — 1999. — Vol. 21. — P. 71–75.
- Eastman J.T.** Antarctic Fish Biology — Evolution in a Unique Environment. — San Diego: Academic Press, 1993. — 322 p.

- Hofmann G.E., Buckley B.A., Airaksinen S. et al.** Heat-shock protein expression is absent in the antarctic fish *Trematomus bernacchii* (family Nototheniidae) // J. of Experimental Biology. — 2000. — Vol. 203, N 15. — P. 2331–2339.
- Kamaltynov R.M., Chernykh V.I., Slugina Z.V., Karabanov E.B.** The consortium of the sponge *Lubomirskia baicalensis* in Lake Baikal, East Siberia // Hydrobiologia. — 1993. — Vol. 271. — P. 179–189.
- Karabanov E., Williams D., Kuzmin M. et al.** Ecological collapse of Lake Baikal and Lake Hovsgol ecosystems during the Last Glacial and consequences for aquatic species diversity // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. — 2004. — Vol. 209. — P. 227–243.
- Mashiko K., Kamaltynov R.M., Sherbakov D.Yu., Morino H.** Genetic separation of gammarid (*Eulimnogammarus cyaneus*) populations by localized topographic changes in ancient Lake Baikal // Arch. Hydrobiol. — 1997. — Vol. 139, N 3. — P. 379–387.
- Saitou N., Nei M.** The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. — 1987. — Vol. 4. — P. 406–425.

Глава 8

ЧЕЛОВЕК НА БАЙКАЛЕ

Существуют три понятия, характеризующие территорию, связанную с озером Байкал: бассейн оз. Байкал, Байкальский регион, Байкальская природная территория (БПТ). Под бассейном понимается территория всего водосбора озера, которая включает ее большую часть в Монголии, значительные части Республики Бурятия и Забайкальского края, незначительный по площади прибрежный участок в Иркутской области и еще меньший в Республике Тыва. Байкальский регион объединяет три субъекта РФ, имеющих отношение к Байкалу, — Иркутскую область, Республику Бурятия и Забайкальский край. Понятие БПТ определено федеральным законом «Об охране озера Байкал» (№ 94-ФЗ от 01.05.1999 г.), она включает российскую часть бассейна Байкала, с северо-западной стороны от озера полосу атмосферного воздействия шириной примерно в 200 км, а также восточную, не входящую в состав бассейна, часть заказника «Ивано-Арахлейский».

8.1. ДРЕВНИЙ ЧЕЛОВЕК И АРХЕОЛОГИЧЕСКИЕ ПАМЯТНИКИ НА БЕРЕГАХ БАЙКАЛА

Изучением исторического прошлого человечества преимущественно на основе вещественных источников (археологических памятников) занимается наука археология. К вещественным источникам относятся конкретные древние предметы, сооружения и следы жизнедеятельности человека. В их числе: многочисленные древние стоянки и поселения, монументальные каменные стены — «городища», отдельные погребения и могильники, уникальные произведения наскальной живописи, культовые сооружения, пещерные стоянки и т.д. Хронологический охват изучения археологических объектов — от появления первобытных людей до формирования современных народов [Археология, 2006].

Археологическая периодизация истории человеческого общества строится на так называемой системе трех последовательных эпох (каменный, бронзовый и железный века), основанной на смене сырьевых материалов, преобладающих при производстве орудий труда и оружия. Каменный век, древнейший и самый длительный период в истории человечества, подразделяется на палеолит, мезолит и неолит. Следы пребывания древнего человека на побережье оз. Байкал (рис. 8.1) фиксируются с позднего палеолита (40–10 тыс. лет до н. э.).

8.1. Древний человек и археологические памятники на берегах Байкала

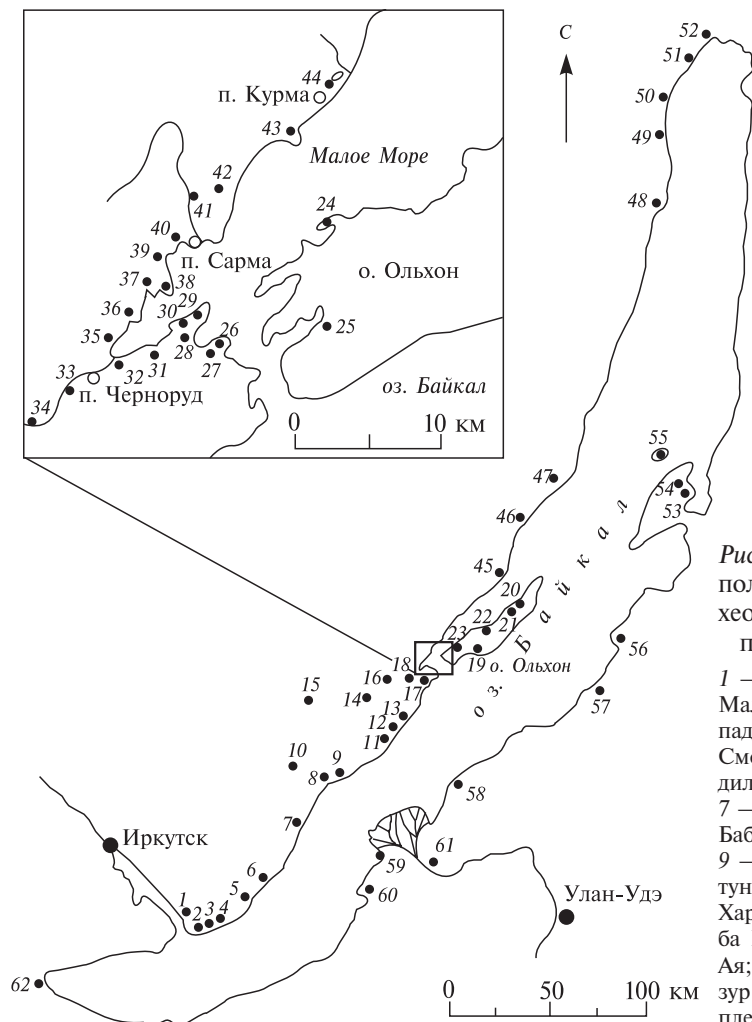


Рис. 8.1. Карта-схема расположения основных археологических объектов побережья оз. Байкал.

1 — Никола; 2 — Обухеиха, Малая Сенная, Средняя падь; 3 — Большие Коты; 4 — Смородовая; 5 — Малая Кадильная; 6 — Голоустное; 7 — Песчаная, Колокольная, Бабушка; 8 — Бугульдейка II; 9 — Бугульдейка; 10 — Куртун XV; 11 — Доин-Хушун, Хара-Хушун; 12 — Саган-Забя I, II, V; 13 — Усть-Анга, Ая; 14 — Хоторук I-III, Елгазур I-V, Ангинский комплекс, Сахюртэ I, II; 15 —

Тырганский могильник; 16 — пещера Тонта, Бутухей II; 17 — Нутгэй, Большая и Малая Байдинские пещеры, Орсо, Малое Орсо; 18 — Гурби-Нур; 19 — Тышкинэ II, III; 20 — Харансин II, III, Харанса I-III; 21 — Сарайская, Шаманский Мыс, Шаманская пещера, Хужир II-IV; 22 — Елга III, IV, VII, Шибэтэ IV, VI; 23 — Семисосенная; 24 — Харгой II; 25 — Нуры; 26 — Шибэтэ I, Итырхей, Итырхей V; 27 — Берлога, Куркутский комплекс; 28 — Куркут I, II, IV; 29 — Улан-Хада; 30 — Саган-Нугэ; 31 — Черенхын I; 32 — Олзонтэй VI; 33 — Карганай I; 34 — Абзаев Утут; 35 — Куларинский могильник, Кулара III; 36 — Харгой I; 37 — Шидэ V, Шидинская пещера; 38 — Улярба I-VII; 39 — Сарма III; 40 — Хужир-Нугэ VI, XIV, XV, Сарминский Мыс, Сарма X; 41 — Сарминский Мост I, II, Сарминское ущелье I; 42 — Сарминский летник V; 43 — Хадарта II, IV; 44 — Курма XI; 45 — Арул; 46 — Ядор, Онгурены; 47 — Мыс Рытый; 48 — Мыс Котельниковский; 49 — Байкальское I-VI, VIII (Лударь I), XV (Лударь IV), XXVII; 50 — Богучанская XII, Богучанский остров; 51 — Курла II-IV; 52 — Лысая Сопка; 53 — Катунь I; 54 — Окунева IV; 55 — Острова Большой и Долгий; 56 — Безымянная; 57 — Ярцы Байкальские; 58 — Энхалук; 59 — Степные Дворцы; 60 — Посольская; 61 — Фофаново; 62 — Шаманка II.

8.1.1. ОБЪЕКТЫ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЛИТА И МЕЗОЛИТА

На побережье оз. Байкал комплексы эпохи позднего палеолита — раннего мезолита единичны. Они представлены стоянками Курла II–IV¹, зафиксированными на его северном побережье [Лбова, Хамзина, 1999]. Возраст объектов определяется радиоуглеродным датированием 24–13 тыс. л. н. На предположительно широкое распространение объектов этого хронологического периода указывают находки, совершенные в стратиграфической ситуации, аналогичной курлинской, в районе пос. Бугульдейка и в Сарайской бухте побережья о. Ольхон [Горюнова, Свинин, 1995, 2000]. Комплексы находок представлены изделиями из камня и кости. Значительную группу составляют клиновидные и призматические микронуклеусы, снятые с них призматические пластинки, орудия, изготовленные на пластинчатых сколах и отщепях (скобель, поперечные резцы, проколки, скребки, ножи). Среди изделий из кости: колотушки из рога благородного оленя, цельнорезные рыболовные крючки, иглы. Найдены костяные обоймы от составных вкладышевых орудий. Часть из них покрыта резным орнаментом в виде параллельных линий или насечек.

Примерно 13 тыс. л. н. произошло глобальное изменение климата, связанное с начавшимся послеледниковым потеплением. Происходило коренное изменение природной среды, менялся растительный и животный мир. Все это привело к изменению образа жизни мезолитического населения, к поиску новых форм культурно-хозяйственной адаптации. Стоянки среднего–позднего мезолита (примерно 10–7 тыс. лет до н. э.) становятся более многочисленными; они отмечены практически по всему побережью Байкала. Наиболее изучены многослойные стоянки (включающие культурные слои, датируемые мезолитом), расположенные в бухтах заливов Мухор и Куркут Малого моря оз. Байкал: Хужир-Нугэ XV, Улан-Хада, Берлога, Итырхей и Саган-Нугэ [Горюнова, Свинин, 1996, 2000]. Археологический материал в основном привязан к кострищам и составлял хозяйственно-бытовые комплексы. Вероятно, мезолитическое население пользовалось наземными жилищами типа чума. На ранних стадиях среднего мезолита все типологические формы изделий и набор инвентаря находят аналогии в материалах раннего мезолита позднего плейстоцена. В более поздние периоды (9–7 тыс. лет до н. э.) типологические формы орудий становятся разнообразнее. Среди изделий постепенно начинают преобладать призматические пластинки, из которых изготовлено большинство орудий (вкладыши с краевой ретушью, угловые резцы, резчики); появляются многофасеточные резцы, тесла, шлифованные орудия и грузила для сетей. На финальной стадии мезолита распространены составные рыболовные крючки, состоящие из каменных стерженьков и костяных острий. Широко использовались орудия из кости и рога, в числе которых гарпуны, острия, иглы, обоймы составных вкладышевых орудий. На древних поселениях отмечено большое количество фаунистических остатков. Судя по ним, в позднем мезолите сложился хозяйст-

¹ При археологических исследованиях таким образом обозначаются открытые в определенном месте археологические объекты.

венный уклад, характеризующийся комплексным использованием природных ресурсов, при котором рыболовство сочеталось с охотой, собирательством и промыслом нерпы (сезонное охотничье-рыболовецкое хозяйство).

8.1.2. НЕОЛИТ

В эпоху неолита человек активно осваивает побережье оз. Байкал. Практически в каждой бухте, благоприятной для обитания (как в современности, так и в древности), зафиксированы следы пребывания неолитического человека. Однако стратифицированных объектов, содержащих «чистые» (не смешанные с материалами других культурно-хронологических периодов) комплексы, известно малое количество. Наиболее ценные из них — многослойные поселения, содержащие находки разных периодов неолита: Улан-Хада, Итырхей, Саган-Заба II, Тышкинэ II и III, Кулара III, Бугульдейка II, Катунь I, Окунева IV [Горюнова, Свинин, 1995, 2000; Лбова, Хамзина, 1999]. На основе комплексного междисциплинарного изучения этих объектов и их сопоставления разработана периодизация неолита региона. Основным критерий выделения раннего неолита — появление керамики (конец VII — начало V тыс. до н. э.). Сосуды круглодонные и остродонные, простой и сложной закрытой формы. На внешней поверхности оттиски сетки-плетенки или тонкого нитевидного шнура. Сосуды с оттисками сетки-плетенки в основном без орнамента; встречаются с пояском ямочек или дырочек, нанесенных вдоль венчика. Шнуровая керамика украшена построениями из прочерченных линий (хайтинский тип). Каменный инвентарь, повторяя набор орудий финального мезолита, содержит новые типологические формы. Появляются каменные наконечники стрел с прямой базой, пилы из сланца, каменные рыбки-приманки. Последние применялись в качестве блесны при зимней рыбалке в проруби (с помощью гарпуна) на хищную рыбу. Широкое распространение получили шлифованные орудия: топоры и тѣсла, стерженьки составных рыболовных крючков. В наборе инвентаря большое место занимают изделия из кости: гарпуны, иглы, острия и др.

Для развитого неолита (начало V–IV тыс. до н.э.) характерна керамика, более разнообразная по техническому декору (появляется посуда с гладкой и штриховой поверхностью), композиции и технике нанесения орнамента (рис. 8.2). Узор покрывает верхнюю часть сосуда. Он состоит из сочетания горизонтальных и вертикальных линий, выполненных штамповыми вдавлениями или «отступающей лопаточкой» различной формы. Выделяется посуда с утолщенными венчиками так называемого посольского типа. Для поздних этапов неолита характерна керамика, орнаментированная «пунктирным» штампом.

В наборе каменного инвентаря появляются новые типологические формы: топоры с «ушками», вкладыши-бифасы, наконечники стрел с вогнутой базой, ромбовидные и с черешком, ножи-бифасы. Большое количество орудий из зеленого нефрита (топоры, тѣсла, ножи). Костяные изделия представлены ложками, остриями, гарпунами, иглами для вязания сетей, стерженьками составных рыболовных крючков, наконечниками стрел и др.

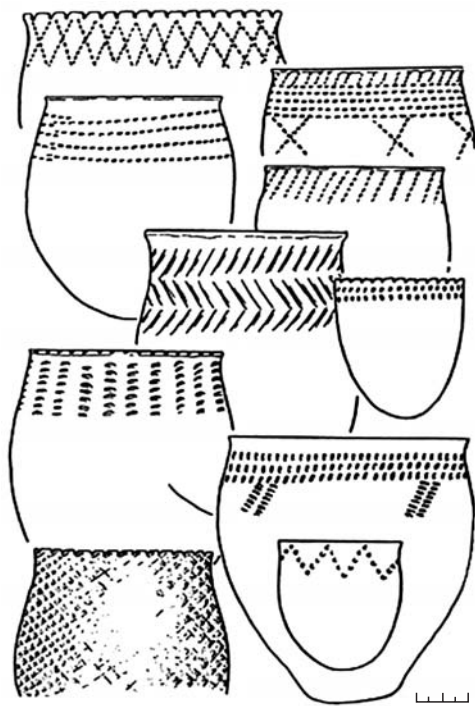


Рис. 8.2. Характерная керамика периода неолита.

Судя по набору инвентаря и фаунистическим остаткам, найденным в большом количестве на поселениях, основные виды хозяйства в неолите — охота, промысел нерпы и рыбная ловля. На стоянках Итырхей, Улан-Хада, Саган-Заба II встречаются хозяйственно-бытовые ямы, заполненные костями рыб. В основном представлена соровая рыба (елец, окунь, сорога, щука), которая, вероятно, являлась стабильным источником пищи в отличие от омуля и сига, добыча которых могла осуществляться только в определенные непродолжительные сезоны, когда эти рыбы образовывали значительные скопления. Основным объектом охоты, судя по костным остаткам, являлись благородный олень, косуля и нерпа. Выделяются поселения, расположенные вдоль западного побережья «Большого моря» (Тышкинэ II и III, Саган-Заба II) и на Ушканьих островах: Большой и Долгий, — которые, видимо, являлись специализированными временными стоянками по добыче нерпы.

Исследования, направленные на определение возраста и сезона смерти нерп, проведенные по зубам из слоев этих поселений, демонстрируют преобладающий сезон охоты — март — июнь. Это период репродуктивной активности нерпы и ее линьки, когда животные проводили время в основном на льду и на побережье, образуя большие лежбища. В местах лежбищ на них было легко охотиться, в связи с чем в непосредственной близости образовывались временные стоянки человека. В целом для неолита отмечается многоплановость хозяйства, что, вероятно, обусловлено сезонностью промыслов.

О духовной культуре неолитического населения дают представление материалы могильников и наскальных рисунков. Судя по радиоуглеродным датам, к раннему неолиту относятся погребения китойской культуры. На побережье Байкала они известны в его южной части (Шаманка II) и в Приольхонье (Шаманский Мыс, Хоторук II) [Конопацкий, 1982; Асеев, 2003]. Для погребальной практики характерно вытянутое помещение покойного, на спине, головой на северо-восток. Встречаются с согнутыми ногами, на спине или на боку, а также вторичные погребения. Обязательный элемент обряда — засыпка покойного охрой. Некрополь Шаманка II является одним из крупнейших могильников раннего неолита на территории Прибайкалья. Он содержит многообразный сопроводительный материал, среди которого выделяются из-

деля мелкой пластики в виде головок лося, выполненных из кости, рога и камня.

С поздним неолитом сопоставляются погребения серовской культуры, могильники которой исследованы в Приольхонье: Сарминский Мыс, Хужир-Нугэ VI, Улярба III, Шаманский Мыс и др. [Конопацкий, 1982; Горюнова, 1997]. Для погребальной практики характерны надмогильные сооружения овальной формы, выложенные из камней; внутримогильные перекрытия; помещение покойного вытянутое, на спине, головой на север — северо-запад; берестяное покрытие погребенного и частичное его сожжение в могильной яме. Ансамбль каменного, костяного и керамического инвентаря полностью соответствует поселенческим материалам этого периода. Уникальным для серовских комплексов является нахождение зооморфной фигуры в виде растянутой шкуры медведя, обнаруженной в погребении могильника Сарминский Мыс (рис. 8.3). Принято считать, что неолитическое население Прибайкалья стало основой формирования предков современных палеоазиатов и южных тунгусов.



Рис. 8.3. Зооморфная скульптура-личина (сланец) из погребения могильника позднего неолита Сарминский Мыс (фото А.Г. Новикова).

Наскальный рисунок, отнесенный исследователями к неолиту, отмечен на горе Сахюртэ в Приольхонье [Окладников, 1974]. На нем — две лосиные фигуры, изображенные в момент гона. Это самая древняя группа наскальных рисунков, обнаруженных на побережье оз. Байкал.

8.1.3. БРОНЗОВЫЙ ВЕК

Археологические объекты, датируемые бронзовым веком (III — начало I тыс. до н. э.), преимущественно исследованы на территории Приольхонья. Здесь выявлено и вскрыто большое количество могильников глазковской культуры, наиболее значимыми из которых являются Хужир-Нугэ XIV, Улярба I, II, Курма XI, Сарминский Мыс и Шаманский Мыс [Конопацкий, 1982; Древности Байкала, 1992; Асеев, 2003; Новиков и др., 2010]. Отдельные небольшие могильники известны на южном и северном побережье Байкала. Все погребения располагались под каменными овальными кладками



Рис. 8.4. Могильник бронзового века Курма XI (фото О.И. Горюновой).

(рис. 8.4). Отмечается более разнообразная, чем в предыдущую эпоху, погребальная практика: вытянутое помещение покойных на спине (рис. 8.5), на спине с согнутыми ногами, скорченное на боку, сидя в скорченной позе; встречаются в обряде вторичные захоронения, широко используется частичное сожжение в могильной яме. Разнообразие погребальных обрядов в рамках одной культуры, вероятно, свидетельствует о ее многокомпонентном этническом составе. В числе сопроводительного материала — изделия из камня, кости и металла (медь, бронза). В большом количестве встречены топоры и тѣсла из зеленого нефрита, каменные наконечники стрел, листовидные ножи-бифасы, скребки, сверла, костяные гарпуны, иглы и игольники, составные рыболовные крючки (рис. 8.6) и т.д. Изделия из металла встречаются довольно редко, как правило, они представлены мелкими орудиями труда (ножи, иглы, цельные рыболовные крючки) и украшениями (кольца, подвески). Уникальными являются находки ажурной бляхи с антропоморфным изображением, выполненной из бронзы (рис. 8.7), антропоморфная скульптура из рога (рис. 8.8) и кольцевидная подвеска из серебра (могильник Курма XI). Вероятно, эти изделия свидетельствуют о более высоком статусе погребенных. Характерными украшениями бронзового века Прибайкалья и побережья Байкала, в частности, являются диски, кольца и полукольца из светлых пород камня (преимущественно нефрита). Керамика этой эпохи во многом схожа с неолитической, повторяет формы сосудов и орнаменты, нанесенные «отступающей» лопаточкой или штамповыми вдавлениями. Новациями являются узо-



Рис. 8.5. Курма XI, погребение бронзового века (фото О.И. Горюновой).



Рис. 8.6. Составные рыболовные крючки (стерженьки — рог, острия — медь) из погребения могильника бронзового века Курма XI (фото А.Г. Новикова).



Рис. 8.7. Бляшка с антропоморфной фигурой (бронза) из погребения бронзового века могильника Курма XI (фото А.Г. Новикова).



Рис. 8.8. Антропоморфная скульптура (рог) из погребения могильника бронзового века Хадарта IV (фото А.Г. Новикова).

ры, выполненные «жемчужинами», наличие солярной символики и антропоморфных изображений (рис. 8.9) на стенках сосудов (Улан-Хада, Тышкинэ III, Хадарта IV). Такая посуда относится к культовой, а не к бытовой. На поздних этапах бронзового века появляются сосуды с «воротничками», орнаментированные ногтевыми защипами или сложными построениями из оттисков фигурных штампов и «отступающей» лопаточки.

Поселенческие комплексы бронзового века выявлены на ряде многослойных поселений Приольхонья и на побережье Чивыркуйского залива (Улан-Хада, Тышкинэ II и III, Саган-Заба II, Катунь I) [Горюнова, Свинин, 1995, 1996, 2000; Лбова, Хамзина, 1999]. Полученные материалы свидетельствуют о том, что появление орудий из металла у населения бронзового века Прибайкалья не вызвало заметных хозяйственных перемен. Основная масса орудий продолжала изготавливаться из камня и кости. Процесс развития шел по линии совершенствования традиционных форм хозяйства, основу которого составляли охота, рыболовство и промысел нерпы.

О сложных культовых представлениях, сложившихся у населения бронзового века, свидетельствуют разнообразные погребальные обряды и сюжеты наскальных рисунков. В настоящее время писаницы, относимые исследователями к бронзовому веку, зафиксированы только на западном побережье Байкала — в бухтах Саган-Заба (рис. 8.10) и Ая [Окладников, 1974]. В сюжете рисун-



Рис. 8.9. Керамические сосуды бронзового века: с соляной символикой и с антропоморфными изображениями (фото Е.А. Коршунова).

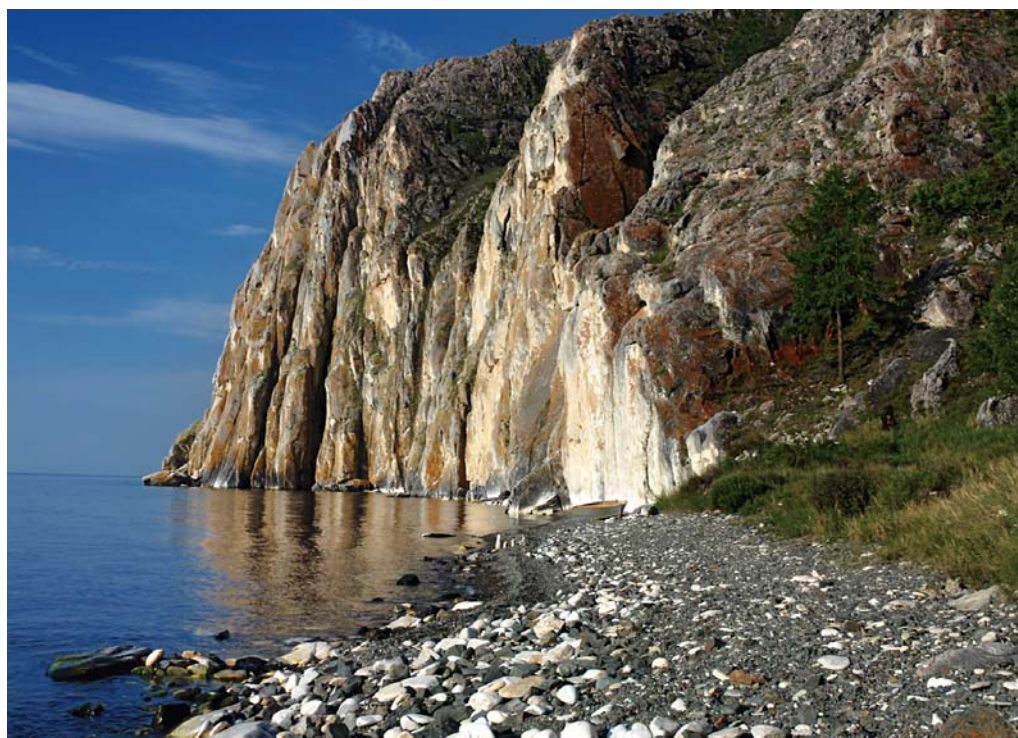


Рис. 8.10. Бухта Саган-Заба, место нахождения многослойного поселения и наскальных рисунков (фото О.И. Горюновой).



Рис. 8.11. Саган-Заба, антропоморфные наскальные изображения (фото О.И. Горюновой).

ков на первое место выступает образ человека. На всемирно известных скалах в бухте Саган-Заба представлен, по образному выражению акад. А.П. Окладникова, целый «иконостас», состоящий из рисунков танцующих шаманов или духов в человеческом облике (рис. 8.11). Фигуры часто сопровождаются изображениями змей, символизирующих подземный мир. Образ змеи у многих аборигенных народов Сибири связывается с представлениями о посредниках между земным и подземным мирами.

8.1.4. ЖЕЛЕЗНЫЙ ВЕК

Коренной переворот в экономике племен Прибайкалья произошел в начале железного века. Первое знакомство с железом и домашними животными в Прибайкалье связывается с появлением здесь культуры плиточных могил (VIII–III вв. до н. э.), широко распространенной в Забайкалье и Монголии. На побережье Байкала плиточные могилы известны в степях Приольхонья: Тырганский могильник, Сарма X, Карганай I, Хужир II и IV, Олзонтэй VI и др. [Горюнова, Свинин, 1995, 1996, 2000; Асеев, 2003]. Надмогильные сооружения представляли собой прямоугольную оградку, выложенную из вертикально поставленных крупных плит (рис. 8.12). Погребенные располагались на спине, в вытянутом положении, головой на юго-восток — восток. Часто в могилах находят кости домашних животных (лошадь, корова, овца/коза). Как правило,



Рис. 8.12. Куркут IV, плиточная могила раннего железного века (фото О.И. Горюновой).

все захоронения были разрушены еще в древности, вероятно, их современниками, поэтому они содержат незначительный археологический материал. В числе находок: бронзовые зеркала, предметы конского снаряжения (удила со стремячковидным окончанием, костяные псалии), втульчатые наконечники стрел из бронзы, роговые накладки на лук, украшения одежды (полусферические пуговицы, крестообразные бляшки из бронзы, пастовые и амазонитовые бусы и др.). В плиточных могилах Хужир II и Олзонтэй VI найдены бронзовые бляшки и застежка в виде свернувшихся в кольцо хищников, выполненные в ранней скифо-тагарской традиции. Отмечен один случай нахождения изделия из золота — скатанная в трубочку пластинка (Хужир II). В поздних плиточных могилах (V–III вв. до н. э.) найдены изделия из железа (наконечники стрел, ножи, пластины и др.). Керамика, характерная для ранних плиточных могил, представлена сосудами на поддонах или с уплощенным дном, поверхность которых покрыта оттисками грубого шнура (Сарма X, Итырхей V, Куркут IV и др.). Орнамент сосудов в виде налипных валиков, оформленных насечками зубчатого штампа. На поздних этапах вся посуда гладкостенная. Подобная керамика встречена в подъемных материалах практически по всему побережью Байкала. Стратифицированные комплексы отмечены на многослойных поселениях Тышкинэ III, Берлога, Саган-Заба II и Катунь I.

С культурой плиточных могил связывают наскальные рисунки, выполненные охрой, изображающие так называемые оградки-дворики, антропоморфные фигуры, точки, полосы, «ажурные» фигуры, солярные и другие знаки (Сарминское ущелье I, Куртун XV — в Приольхонье, Богучанский остров и Лударь — на Северном Байкале) [Лбова, Хамзина, 1999; Горюнова, Свинин, 2000]. По технике нанесения и стилистике они входят в группу забайкальских петроглифов этого хронологического периода.

К раннему железному веку (кроме плиточных могил) относятся грунтовые погребения, совершенные под овальными или прямоугольными сплошными выкладками из камней (захоронения бутухейского и елгинского типа) [Харинский, 2001]. Их ареал — Приольхонье (Бутухей II, Хадарта II, Шибэтэ VI, Елга VII и др.), Чивыркуйский залив (в местности Катунь) и Северный Байкал (в бухте Курла, Богучанская XII, Байкальское XXVII). В погребениях бутухейского типа (вторая половина I тыс. до н. э. — начало I тыс. н. э.) покойник помещался в могилу вытянуто, на спине, а елгинского типа (III в. до н. э. — IV в. н. э.) — на боку, с подогнутыми в коленях ногами, головой на юг — юго-восток. В числе сопровождающего инвентаря: изделия из бронзы (кинжал, нож с ажурной рукоятью, зеркала) и железа (ножи с петельчатой рукоятью и др.), наконечники стрел с расщепленным насадом из кости, украшения одежды из бронзы и железа (полусферические пуговицы, бляшки с грифонами, ажурные поясные пластины). По своему облику многие из этих находок имеют аналогии с материалами культуры раннего железного века Южной Сибири, Забайкалья и Монголии.

В погребениях елгинского типа найдена гладкостенная керамика от сосудов на поддонах и с уплощенным дном, украшенная налипными валиками, часто с насечками (рис. 8.13). В комплексах стратифицированных поселений

подобная керамика зафиксирована на многослойных стоянках Катунь I, Саган-Заба II и др. На ряде стоянок побережья Байкала отмечена керамика с «вафельной» поверхностью, орнаментированная построениями из наклепных валиков. Фрагменты хуннской посуды отмечены в единичном случае на территории Приольхонья в пещере Тонта, что может свидетельствовать о наличии культурных контактов между Предбайкальем и Забайкальем.

Носителей елгинской погребальной традиции сопоставляют с восточными динлинами, часть которых переселилась в конце I тыс. до н. э. из Южного Забайкалья на территорию Предбайкалья.

Наиболее многочисленны на побережье Байкала **памятники позднего железного века** (V–X вв. н. э.), появление которых связывают с разноязыким союзом племен, объединенных общим названием — курыканы [Асеев, 1980; Дашибалов, 1995; Харинский, 2001; Нанзатов, 2002]. В числе объектов монументальные сооружения — каменные стены-«городища», которые отмечены по всему западному побережью Байкала (самая северная — в районе пос. Байкальское, самая южная — в пади Крестовая). Наибольшее их количество зафиксировано в Приольхонье (на мысах Харгой, Шибэтэ, Арул, Усть-Анга, Еланцинская стена и др.) [Горюнова, Свинин, 1995, 1996, 2000]. Они располагаются поперек обрывистых мысов и на вершинах гор. Представляют собой стены, состоящие из плит, уложенных плашмя друг на друга без связующего раствора (рис. 8.14). Высота стен до 2 м, ширина до 1,5 м. Как правило, вдоль стены имеется ров (с внешней стороны) и несколько входов — «проездов». В ряде случаев стену дополняют вертикально установленные плиты. Традиционно эти комплексы считают временными убежищами или культовыми площадками.

К ритуальным сооружениям позднего железного века относят шатровые кладки (рис. 8.15), представляющие собой конструкции из наклонно установленных плит, направленных вершинами к центру (в виде пирамидок). Как правило, они составляли значительные комплексы и занимали большие площади (Куларинский могильник, Сарма III, Куркут I и IV, Сарминский Мост II и др.). Подобные конструкции встречаются только на территории Приольхонья.

В позднем железном веке широко использовались пещерные полости как временные убежища, объекты культового поклонения и как места захоронения (Большая и Малая Байдинские пещеры, Тонта и др.).

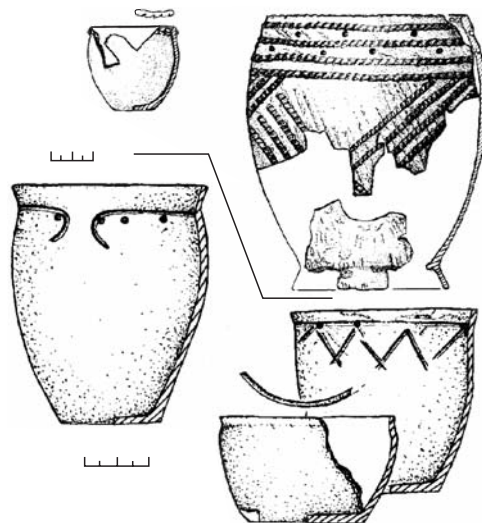


Рис. 8.13. Керамические сосуды раннего и позднего железного века.



Рис. 8.14. Шибэтэ I, каменная стена-«городище» позднего железного века (фото О.И. Горюновой).

Наиболее крупный могильник позднего железного века — Черенхын I (Приольхонье) [Дашибалов, 1995]. Погребения располагались под овальными плоскими кладками; помещение покойных — на правом боку, с подогнутыми в коленях ногами, головой на восток — северо-восток. В составе сопроводительного инвентаря: гладкостенные сосуды с плоским дном, орнаментированные налепным рассеченным валиком (или прочерченной линией) в сочетании с ямочками; железные черешковые ножи и трехлопастные наконечники стрел; предметы конской упряжи; черешковые наконечники стрел из кости; украшения (характерны серьги и бляшки со спиралевидным орнаментом).

Поселения позднего железного века с «чистыми» (без примеси материалов других хронологических периодов) комплексами на побережье Байкала мало исследованы. В настоящее время они представлены материалами с многослойных стоянок Катунь I (побережье Чивыркуйского залива), Саган-Заба II, Тышкинэ II и III (западное побережье). Многочисленные фаунистические остатки, найденные в культурных слоях, представлены костями домашних (лошадь, бык, баран) и диких (благородный олень, косуля и др.) животных. О значительной роли охоты свидетельствуют сюжеты наскальных рисунков; наиболее распространенные из них — сцены конной охоты на копытных животных (Гурби-Нур, Нутгэй).

На территории Приольхонья обнаружены древние пашни и оросительные системы (окрестности пос. Черноруд, Онгурены и др.). Помимо скотоводства, примитивного земледелия и охоты, большое место в хозяйственной жизни занимали ремесла. На стоянках фиксируются шлаки, обломки горнов и другие свидетельства развитого железоплавильного производства.

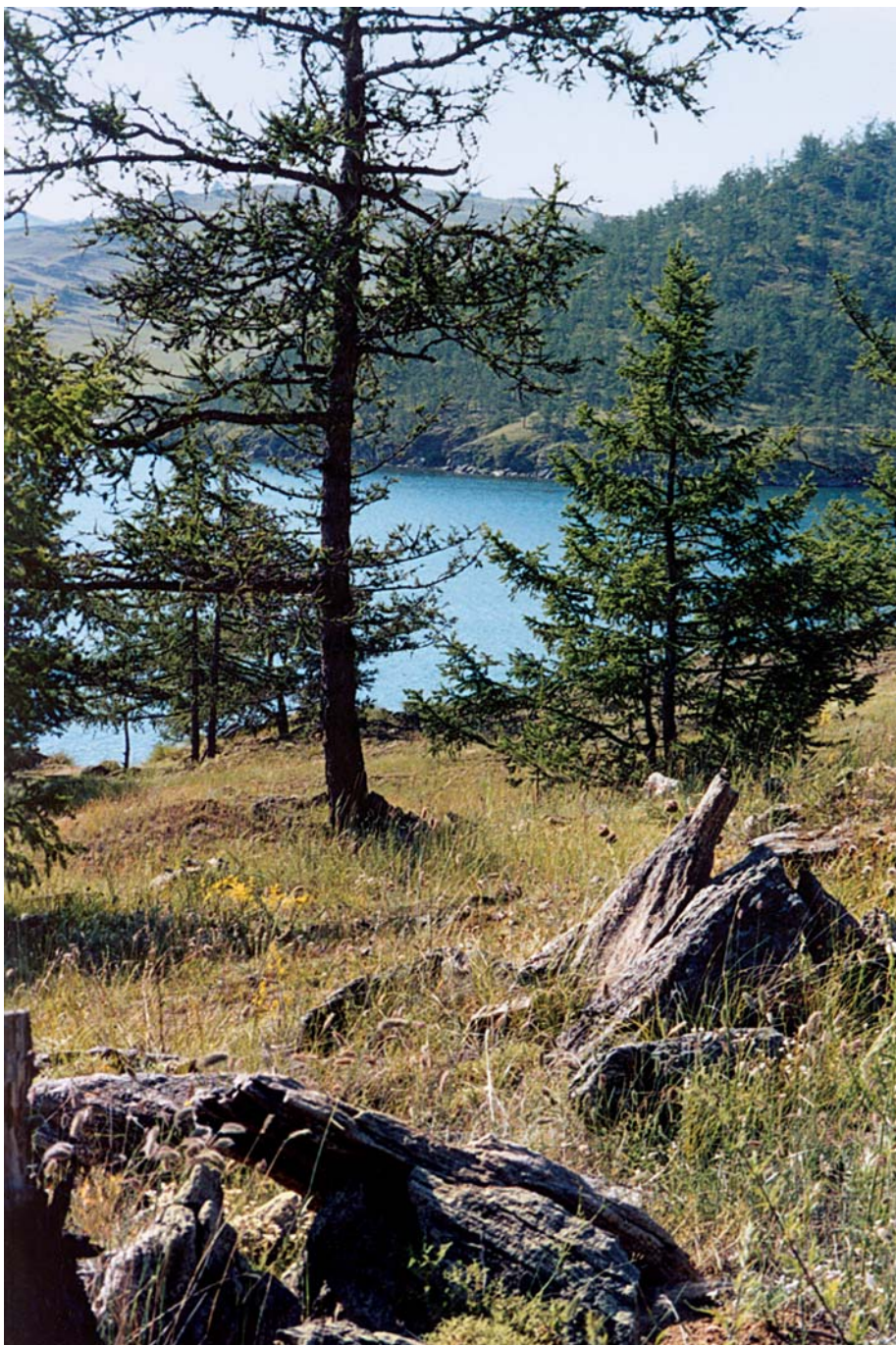


Рис. 8.15. Куркут I, шатровые сооружения позднего железного века (фото О.И. Горюновой).

8.1.5. РАННЕМОНГОЛЬСКОЕ ВРЕМЯ

По археологическим и историческим источникам, с XI в. на западное побережье Байкала начинают проникать монголоязычные племена, ставшие к XIII в. доминирующим этническим элементом в остепненной части байкальского побережья. Лесную часть побережья продолжают занимать предки эвенков. Этот период представлен в основном материалами погребений, раскопанных на территории Приольхонья (Ангинский комплекс, Шидэ V, Хадарта II, Сарминский летник V, Елга IV, Харансин II и III, Харанса I и др.) [Асеев, 1980; Дашибалов, 1995; Харинский, 2001]. Захоронения располагались под сплошными каменными кладками овальной или округлой формы. Помещение покойных вытянутое, на спине, головой на северо-восток. На ранних этапах (XI–XII вв.) выделяются погребения с берестяной конструкцией в могильной яме (в виде чехла, покрывала или подстилки). На поздних этапах (XIII–XIV вв.) в погребальной практике обязательным являлось наличие деревянной внутримогильной конструкции (колода, рама, ящик), в которую помещали покойного. В числе сопроводительного материала: ножи, стремена, кольчатые удила и плоские черешковые наконечники стрел из железа. Часто встречаются срединные накладки на лук и черешковые наконечники стрел из кости. О широких обменных контактах свидетельствуют находки импортного происхождения (китайские бронзовые зеркала, стеклянные бусы и т.д.).

Для комплексов этого периода характерны гладкостенные сосуды с плоским дном. Продолжает бытовать орнамент в виде налепных валиков с насечками (как в позднем железном веке), а также — пояска ямочек. Новациями являются «арочный» узор, выполненный прочерченными линиями, и построения из оттисков подковообразного штампа. В слоях найдены шлаки и многочисленные фаунистические остатки от домашних и диких животных.

Археологические комплексы, сложившиеся на побережье Байкала к середине II тыс. н. э., стали основой для формирования культуры бурятского народа.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Как проходило освоение побережья Байкала в каменном и бронзовом веке (материальная культура и основные формы хозяйства)?
2. Каковы коренные изменения в культурной и хозяйственной жизни населения побережья Байкала в железном веке и раннемонгольском периоде?
3. Каковы возможности использования объектов археологического наследия побережья Байкала в туристической деятельности?

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Антропоморфный (букв. человекоподобный) — изображение каких-либо существ, передающих облик человека.

Глазковская культура — культура бронзового века Прибайкалья, выделенная на материалах Глазковского могильника, раскопанного в предместье г. Иркутска.

Зооморфный — стилизованный под животное, часто определенного вида.

Китойская культура — название ранненеолитической культуры Прибайкалья, выделенной по материалам Китойского могильника (в устье р. Китой).

Культурный слой — слой земли, образованный в результате жизнедеятельности людей.

Серовская культура — название культуры развитого неолита Прибайкалья, выделенной по материалам Серовского могильника на р. Ангаре.

Солярный символ — знак, символ солнца (круг, косой крест).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Археология: Учебник / Под ред. В.Л. Янина. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2006. — 608 с.

Асеев И.В. Прибайкалье в средние века. — Новосибирск: Наука, 1980. — 150 с.

Асеев И.В. Юго-Восточная Сибирь в эпоху камня и металла. — Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2003. — 208 с.

Горюнова О.И. Серовские погребения Приольхонья (оз. Байкал). — Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 1997. — 112 с.

Горюнова О.И., Свинин В.В. Ольхонский район: Материалы к своду памятников истории и культуры Иркутской области. — Иркутск: Арком, 1995. — Ч. 1: Остров Ольхон. — 140 с.; 2 карты. — (Историко-культурное наследие Иркутской области: Археология).

Горюнова О.И., Свинин В.В. Ольхонский район: Материалы к своду памятников истории и культуры Иркутской области. — Иркутск: Арком, 1996. — Ч. 2: Материковый участок от мыса Елохин до мыса Улан. — 213 с.; 1 карта. — (Историко-культурное наследие Иркутской области: Археология).

Горюнова О.И., Свинин В.В. Ольхонский район: Материалы к своду памятников истории и культуры Иркутской области. — Иркутск: Арком, 2000. — Ч. 3: Материковый участок от мыса Улан до реки Большая Бугульдейка. — 182 с.; 1 карта. — (Историко-культурное наследие Иркутской области: Археология).

Дашибалов Б.Б. Археологические памятники курыкан и хори. — Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 1995. — 189 с.

Древности Байкала: сб. науч. ст. / отв. ред. В.М. Массон. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. — 252 с.

Копоначкий А.К. Древние культуры Байкала. — Новосибирск: Наука, 1982. — 175 с.

Лбова Л.В., Хамзина Е.А. Древности Бурятии: Карта археологических памятников. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 1999. — 241 с.

Намзатов Б.З. К этногенезу бурят по материалам этнонимии. — Улан-Удэ: ИМБиТ СО РАН, 2002.

Новиков А.Г., Вебер А.В., Горюнова О.И. Погребальные комплексы бронзового века Прибайкалья: Могильник Хужир-Нугэ XIV. — Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2010. — 296 с.

Окладников А.П. Петроглифы Байкала — памятник древней культуры Сибири. — Новосибирск: Наука, 1974. — 125 с.

Харинский А.В. Предбайкалье в конце I тыс. до н. э. — середине II тыс. н. э.: Генезис культур и их периодизация. — Иркутск: Изд-во Иркут. техн. ун-та, 2001. — 198 с.

8.2. ЭТНОГРАФИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПРИБАЙКАЛЬЯ И ЭКОЛОГИЯ ХОЗЯЙСТВЕННОГО ОСВОЕНИЯ РЕГИОНА

Материалы археологических объектов восточного и западного окаймления Байкала свидетельствуют о том, что освоение этих территорий человеком началось в палеолите и достигло максимума интенсивности в первые века нашей

эры. Археологические материалы, сопутствующие неолитическим погребениям, рассматриваются как свидетельства того, что уже в ту эпоху шло формирование тех элементов культуры, которые, пережив тысячелетия, определяли базовые основания языка, мировоззрения и технологий хозяйственного освоения биоресурсов, фиксируемые в этнографии коренного населения Прибайкалья вплоть до середины XIX в.

По общему признанию антропологов и популяционных генетиков, палеоантропологические материалы погребений эпох неолита — ранней бронзы дают основания предполагать, что к V тыс. от наших дней в Прибайкалье и примыкающих к Байкалу районах Западного Забайкалья завершился процесс формирования антропологического типа «сибирских монголоидов» (рис. 8.16). В середине 1980-х гг. было установлено, что краниологические и генетические характеристики неолитического населения этих территорий обнаруживают близкое родство с аналогичным набором диагностирующих признаков современных эвенков, эвенов и значительной части современного коренного населения Северной Азии [Туров, 2008].

Многочисленные свидетельства пребывания на побережье Байкала и на Ольхоне (укрепленные «городища», наскальные изображения, грунтовые погребения и другие культовые сооружения) оставил о себе разноязыкий союз племен охотников, земледельцев и кочевых скотоводов, объединенных общим названием *гулигани~курыканы~курумчинцы*. Следы освоения зоны Байкальского рифта группами тунгусоязычных охотников-рыболовов, тюркоязычных охотников-оленоводов и монголоязычных скотоводов прослеживаются в древних названиях Байкала (эвенк. *Ламу* — *большая вода, море*; тюрк. *Бай-куль* — *богатое озеро*; монг., бур. *Байегол~Баягол* — *богатое озеро*), в гидронимах *Ангара~Ангаракан* (от эвенк.-тюркск.-монг. *Анга* — *пасть, ущелье, провал, расщелина*), *Селенга* (от древнетюркск., монг., тунгусо-маньч. *Сэлэ* — *мамонтная кость, железо*) и многих других топонимах.

Первые сведения по этнографии расселенных вокруг Байкала народов появляются в письменных источниках V–VII вв. Систематические же сборы этнографических данных начинаются лишь во второй половине XVIII в. и связаны с исследовательской деятельностью участников комплексных экспедиций Российской академии наук и действительных членов Восточно-Сибирского отдела Русского географического общества (ВСОРО). Материалы того времени включают описания основных черт хозяйства и быта, морфологических особенностей физического типа и языка кочевых и полуседлых коренных обитателей горно-таежных и лесостепных участков байкальской рифтовой зоны, а также немногочисленных групп русского и русскоязычного населения, обживающего приустьевые участки долин крупных и мелких водосборов Байкала.

Подлинно научное комплексное собирание и изучение материалов по этнографии, языку и антропологии населения Байкала началось в 1930-х гг. и связано с именами таких отечественных ученых, как Б.Э. Петри, М.Г. Левин, А.П. Окладников, П.П. Хороших, Г.М. Василевич [1969], В.А. Туголуков [1985], Е. Титов, М. Воскобойников. Благодаря им, а также другим, менее известным

8.2. Этнография населения Прибайкалья и экология хозяйственного освоения региона

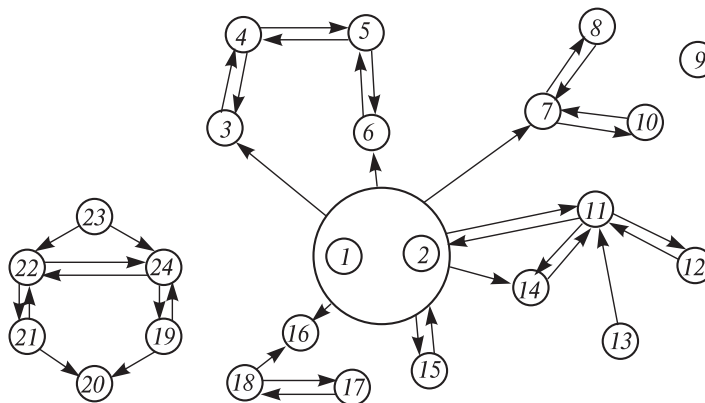


Рис. 8.16. Популяционная структура населения Сибири и Дальнего Востока по данным генетических исследований Ю.Г. Рычкова (1973).

1, 2 — генетическое ядро популяций Северной Азии (эвенки и эвены); 3 — ханты; 4 — коми; 5 — ненцы; 6 — селькупы; 7 — чукчи; 8 — эскимосы; 9 — алеуты; 10 — коряки; 11 — ульчи; 12 — нивхи; 13 — нанайцы; 14 — негидальцы; 15 — буряты; 16 — тофалары; 17 — тувинцы Тоджи; 18 — тувинцы предгорий; 19–24 — группа народов Алтая («алтайцы»).

исследователям, среди которых многочисленные краеведы — «любители» сибирских древностей, собрано огромное количество уникальных материалов, характеризующих как древнейшие этапы становления этносов и культур Байкальской Сибири, так и современное состояние свойственной им социальной организации, форм хозяйствования и организации жизненного пространства.

Из этнографических материалов известно, что к началу X в. н. э. таежные пространства предгорий Приморского хребта и Восточного Саяна, верховья р. Лены, горно-таежная часть долины р. Селенги и устьевая часть долины Верхней Ангары были населены наиболее ранними обитателями этих пространств — небольшими по численности локальными родовыми общинами эвенков (русские их называли тунгусами). По основным видам хозяйства, местоположению и видам транспортных средств прибайкальские и забайкальские эвенки, по предложению И.Г. Георги, были разделены на две группы: «бродячих» охотников-рыболовов, имевших небольшие стада транспортных оленей и «для удобства в звероловстве и рыбном промысле круглый год кочевавших по своим рекам», и «сидячих» рыболовов-охотников, не имевших в своем хозяйстве домашних оленей и по этой причине большую часть лета и зиму обитавших в постоянных поселениях или на временных стоянках по побережью Байкала и в долинах связанных с ним рек [Георги, 1799].

По соотношению ведущих и подсобных отраслей хозяйства (с учетом того, что домашние олени служили лишь для транспортировки вьючных грузов) «бродячие эвенки» в первую очередь были охотниками. Продукция зверовой охоты (лось, северный олень и изюбрь) имела первостепенное значение в обеспечении семей продуктами питания и кожевенным сырьем для ремесел. Рыба, которую ловили во время кратких остановок на летних стоянках вблизи рек и озер, а также собираемые дикоросы (ягоды, клубни сараны, дикий лук и т. п.), весьма разнообразили преимущественно мясной рацион.

«Бродячих» эвенков нельзя отнести к категории постоянного населения побережья оз. Байкал в современном понимании этого термина. Наличие транспортных оленей позволяло «бродячим» эвенкам совершать протяженные (до 500–600 км) промысловые экспедиции, в которых они выходили к Байкалу в сезоны весеннего и осеннего промыслов копытных (изюбрь, кабарга). Вне этих сезонов и основную часть «хозяйственного года» «бродячие» эвенки осваивали серию последовательно сменяемых сезонных участков промысловых угодий и оленьих пастбищ в примыкающей к акватории Байкала «горной тайге» Приморского, Баргузинского и Байкальского хребтов и северных предгорий Восточного Саяна. Рыбная ловля у этой категории эвенков практически не имела целью создание значительных заготовок продукции, была приурочена к двум кратким сезонам массового «хода» хариуса, тайменя и сига к нерестилищам, расположенным в верховьях впадающих в озеро речек. В целом же продукция рыболовства удовлетворяла не более чем дневные потребности семьи и лишь разнообразила повседневный рацион питания [Копылов, 1928; Левин, 1936].

Транспортное оленеводство «бродячих» эвенков, несмотря на относительно небольшую численность индивидуального стада, имело огромное значение.

Во-первых, оно позволяло охотникам заниматься исключительно выслеживанием и добычей зверей, оставляя заботы по транспортировке добычи на долю жен и трудоспособных стариков. Во-вторых, обладая пятью — десятью оленями, семья охотника могла за сезон опромышлять гораздо больший по размерам массив угодий, что увеличивало эффективность самого промысла и объем заготовок мяса копытных и пушнины. Роль домашних оленей в пушном промысле и связанное с этим увеличение численности индивидуальных стад особенно проявились с распространением в эвенкийской среде так называемого ясачного обложения (обязательные поставки в государственную казну пушнины), резким сокращением в Прибайкалье численности локальных популяций соболя (середина XVIII в.) и, наконец, постепенным превращением пушного промысла из «повинности» в товарную отрасль хозяйства, играющую все более важную роль в жизнеобеспечении большинства семей [Василевич, Левин, 1951; Туров, 1990].

«Береговые», или «сидячие», эвенки [Георги, 1799], большую часть «хозяйственного года» осваивающие прибрежную полосу Байкала, среднее течение рек Лены, Селенги, Ангары ниже Братского острога, как уже отмечалось, вели более оседлый образ жизни. Протяженность их промысловых маршрутов была намного короче, а сами по себе угодья локализовались в ближайших к водоемам (не далее 40–50 км) участках средней и горной тайги. Специфика хозяйственного уклада и сопряженного с ними быта и хозяйственного инвентаря «сидячих» эвенков обуславливалась тем, что доминирующее значение в структуре обеспечения основными продуктами питания имело потребительское рыболовство. Рыба соровых и ценных видов (таймень, сиг, ленок, хариус, осетр) заготавливалась в значительном количестве весь временной период так называемого «летнего года» (эвенк. *ангъяни*). По отдельным подсчетам за один сезон лова идущей к нерестилищам рыбы отдельные домохозяйства заготавливали до 16 пудов. Рыба употреблялась в пищу как в жаренном на костре виде, так и в виде рыбной «муки», смешанной с жиром копытных и ягодой. Традиционная форма организации этой отрасли хозяйства предполагала частые перемещения вдоль береговой полосы вслед за мигрирующими косяками промысловой рыбы и периодическую смену временных стоянок и стойбищ. Относительно долговременные поселения «сидячих» эвенков располагались на приустьевых незатопляемых участках речных террас и по времени обитания были приурочены к циклам нерестового хода рыбы.

Охотничий промысел, связанный с добычей копытных (лось, изюбрь, косуля, кабарга, кабан) и, редко, медведя, как и пушной промысел (не имевший до середины XVII в. товарного значения), осуществлялся в два сезона: вторая половина сентября — начало декабря и весной в «месяц наста» (март — апрель). Два-три (реже до пяти) охотника со своими семьями образовывали временные промысловые артели, чтобы соединить небольшие индивидуальные стада оленей для транспортировки всего необходимого в кочевании груза. Опромышлению подвергались ближайшие к стационарному зимнему поселению (эвенк. *тугэдзек*) участки общинных угодий. При этом в добыче копытных и пушнины активное участие принимали лишь сами охотники, тогда как члены их семей

находились на временных стоянках. Объединяясь в группы по два-три человека (чаще всего по родственному признаку), охотники пешком или на лыжах с ручными охотничьими нартами уходили в тайгу и опромышляли ближайшие к очередной стоянке участки угодий. С наступлением поры «больших снегов», когда охотничья собака уже не могла выслеживать добычу и из-за глубокого снега могли погибнуть олени, все охотничьи артели стремились вернуться на постоянное зимнее стойбище. Наиболее массовые заготовки копытных производились в осенний сезон (на одну семью заготавливалось иногда до 40 лосей). В весенний сезон по насту охотились на копытных без собаки и заготавливали ровно столько животных, сколько требовалось для пополнения истощившихся запасов мяса и необходимого количества кожевенного сырья для пошива летней одежды и обуви.

По этнографическим данным Г.М. Василевич [1969], часть северобайкальских эвенков (устье Верхней Ангары) в конце мая — начале июня охотилась на байкальскую нерпу, которая в этот период в больших количествах сосредоточивалась в оставшейся части ледового покрова озера. Промысел производился у полыньи, возле которой отдыхали взрослые особи тюленей и их детеныши. До освоения Сибири русскими и распространения в эвенкийской среде огнестрельного оружия в качестве орудия промысла использовались гарпуны с отделяющимся костяным наконечником. Морфологически и по способу использования этот вид орудия относится к древнейшим образцам охотничьего снаряжения, более известным по эскимосским материалам и сохранявшимся в инвентаре «морских охотников-рыболовов» на протяжении как минимум 1,5–2,0 тыс. лет.

В целом можно уверенно констатировать, что сложившееся к началу русского освоения Прибайкалья традиционное хозяйство эвенков было пластичным и легко меняло соотношение доминирующих и подсобных отраслей. Так, потеряв оленей, часть северобайкальских и ангарских эвенков начинала интенсивно заниматься рыболовством и уже в «русский период» этнической истории региона переходила к оседлому образу жизни вблизи русских поселений [Григоровский, 1890]. Охотничий промысел и само обитание в тайге было временным, сезонным, а добыча копытных и пушнины нередко носила сугубо индивидуальный «экспедиционный» характер, близкий русской охотничьей традиции промыслов со стационарных зимовий с применением пассивных орудий (ловушек давящего типа). Первостепенное значение в обеспечении продуктами питания имело рыболовство, а также те товары, которые поступали к эвенкам в обмен на пушнину.

Таким образом, согласно имеющимся данным, первыми обитателями Прибайкалья и Забайкалья были небольшие по численности группы охотников-рыболовов, осваивавших изолированные друг от друга, наиболее благоприятные для ведения данного вида хозяйства обширные участки лесостепных, подтаежных, среднетаежных и горно-таежных экосистем от Енисея до Яблонового и Станового хребтов. Наиболее ранние следы жизнедеятельности групп скотоводческого (предположительно, тюркоязычного и монголоязычного) населе-

ния Прибайкалья и Забайкалья дают нам материалы археологических исследований памятников (стоянок и могильников) раннего железного века. Об этнической принадлежности носителей археологических культур этого времени, а также о том, насколько постоянным было их пребывание в этом регионе, судить сложно. В нашем распоряжении есть лишь косвенные, опирающиеся на сходства в этнографических и археологических источниках, указания на то, что культура ранних кочевников-скотоводов могла принадлежать группам так называемых хунну, основная масса которых обживала благоприятные для скотоводства экосистемы степи и лесостепи северных провинций Монголии. Скорее всего, узкие полосы лесостепи Западного Забайкалья и ее реликты в верховьях Ангары, Селенги, Баргузина, а также Приольхонья и о. Ольхон не представляли собой достаточно емкую пастбищную базу для успешного функционирования скотоводческого хозяйства.

Что же касается современных бурят, то их расселение и оседание в Прибайкалье и Забайкалье, по всей вероятности, происходило в течение продолжительного времени. Вначале отдельные группы бурят могли выходить в эти районы в летний период для выпаса скота на сезонных пастбищах. Кстати, и сегодня бурятское население отдельных районов Тункинской долины использует для летнего выпаса своего скота пастбищные угодья приграничных районов Монголии. Оседание монголоязычных скотоводов на постоянное жительство в лесостепных районах Прибайкалья и Забайкалья вряд ли могло завершиться ранее X–XII вв. Название «брацкие люди», «буряты» появилось с приходом русских и вплоть до начала XX в. было официально закреплено за западной этнотерриториальной группой бурятского народа (племенные общности эхиритов и булагатов), тогда как восточная группа народа и в официальной переписке первых русских поселенцев, и в быту западных бурят именовалась не иначе как *мунгалы*. По мнению ряда исследователей, происхождение этнонима *буряты* восходит к старомонгольскому названию *бураад* — «лесные люди». Основания для такого разделения ныне консолидированного, имеющего общее этническое самоназвание народа, усматриваются прежде всего в различиях в организационной структуре и методах ведения так называемого скотоводческого хозяйства. Население северо-западных лесостепных предгорий Восточного Саяна, как и их прямые потомки — современные буряты Усть-Ордынского АО, по своему хозяйственному укладу не были в буквальном смысле классическими скотоводами. Сопряженное с периодическими сменами летних и зимних районов их обитания и угодий для выпаса небольших стад крупного и мелкого рогатого скота (коровы и овцы) полукочевое скотоводство было хотя и доминирующим, но не единственным видом хозяйственной деятельности и источником жизнеобеспечения бурятских семей. Дополнительные и весьма существенные средства жизнеобеспечения, судя по этнографическим данным, поступали от зверовой охоты и в отдельных случаях от рыболовства. На это указывают данные российских источников XVI–XVII вв., а также то обстоятельство, что мифическим предком одной из родоплеменных группировок западных бурят считается налим. К тому же, в отличие от этнографически известных

монголов, западные буряты изначально и по настоящее время активно занимаются речным и озерным сетевым рыболовством, а также регулярной сезонной охотой на копытных (изюбрь, лось, косуля). В свою очередь, скотоводческая группа «восточных» бурят, проживающих в южных районах Забайкальского края и Республики Бурятия, появилась в границах Восточной Сибири не ранее XIV–XV вв. Ее мировоззрение, хозяйственный уклад и бытовая культура во многом сохраняли типичные для населения Монголии черты.

Можно уверенно говорить о том, что формирование современной этнической общности бурят завершилось к началу освоения Восточной Сибири русскими. По данным первых статистических учетов коренного населения Сибири, в XVII в. общая численность бурят на всем пространстве Прибайкалья, Забайкалья и Приольхонья (включая о. Ольхон) не превышала 25–30 тыс. человек. При этом основная масса бурятских поселений и всесезонные пастбища для домашнего скота располагались за пределами собственно «кругобайкальской» природно-климатической и экологической зоны. Относительно узкая кормовая база Приольхонья и о. Ольхон, по всей вероятности, явилась основным фактором, который определял сезонный характер хозяйственного освоения этой территории, более низкую (в сравнении с Приангарьем и Забайкальем) плотность бурятского населения и, наконец, более мелкие по численности размеры индивидуальных стад домашних животных. Очевидно, связанная с этим малая продуктивность скотоводства и являлась причиной того, что не менее важное место в экономике «западных» бурят занимали охота, сетевое рыболовство и промысел байкальской нерпы.

Традиции скотоводческого хозяйства «западных» бурят (особенно в Приольхонье и на о. Ольхон) предусматривали сезонную смену входящих в родовые угодья пастбищ, ежегодные перемещения в стационарные зимние и летние поселения. В летний период выпас животных производился отгонным способом, а в зимнее время — в примыкающих к жилищам огороженных выгонах — *утугах*. Ограниченная кормовая емкость пастбищ побережья Байкала и о. Ольхон, вероятно, определяла малочисленность (не более двух семей) летних поселений. Лишь в период зимнего утужного содержания животных бурятские поселения становились более многочисленными, но число совместно проживающих семей редко доходило до десяти.

Можно уверенно констатировать, что к началу русского освоения Прибайкалья, Забайкалья и собственно байкальской экологической зоны здесь сложился и успешно функционировал на протяжении тысячелетий щадящий режим хозяйственного использования разнообразных природных биоресурсов. Естественное восстановление вовлекаемых в хозяйственный оборот биоресурсов обеспечивалось тремя факторами:

- исключительно потребительским характером промыслового и скотоводческого эвенкийского и бурятского хозяйства;
- неукоснительным, регламентированным «заповедями предков» и соответствующей системой воспитания молодежи, следованием принципу изъятия из экосистем ровно такого количества ресурсов, которое обеспечивало лишь

собственные потребности семьи в продуктах питания и сырья для кустарного производства;

— периодической сменой сезонных ареалов обитания и ежегодной сменой локальных районов интенсивной хозяйственной нагрузки на территории родовых и общинных угодий. Этому, безусловно, способствовала крайне низкая численность локальных хозяйственных коллективов и в целом плотность населения.

Природосберегающий режим хозяйственного освоения Байкала сохранялся (по крайней мере до середины XX в.) и после появления на его берегах русских поселений, а также частичного перехода эвенков и бурят к товарному производству. По существу индивидуальное хозяйство эвенков и бурят на всем протяжении XVII — начала XX в. оставалось преобладающе потребительским. Пушной промысел — товарные заготовки соболя — на Байкале был развит на северо-восточном побережье (Баргузинский и Приморский хребты), что привело к резкому сокращению численности этого зверька к началу XX в. и созданию здесь в 1916 г. Баргузинского заповедника. Этот промысел фактически не затрагивал южные и западные прибрежные экосистемы, занимались им в основном в Восточном Саяне. Ограниченность кормовой базы пастбищ в долинах рек Ангары, Лены и в Приольхонье, в традиционных технологиях того времени, лимитировала возможности роста поголовья крупного и мелкого рогатого скота в индивидуальных хозяйствах бурят и соответствующий выход товарной продукции на ближайшие рынки. Очевидно, продукция животноводческого хозяйства бурят хотя и поступала на рынок, но в малом количестве и крайне нерегулярно. Быть может, более интенсивно в этот период производились заготовки товарных видов рыбы, однако сведениями о размерах поставки этого продукта на рынок и величине ущерба, наносимого популяциям омуля, хариуса, сига и осетра, мы не располагаем.

По имеющимся сведениям, русское старожилое население, расселявшееся по преимуществу в южной части побережья Байкала и в устье р. Баргузин, было малочисленным. Вплоть до начала XX в. (завершения строительства Транссибирской железной дороги) преобладающим типом русских поселений Прибайкалья в целом и на побережье Байкала оставались так называемые деревни-малодворки. Число домохозяйств в таких поселениях не превышало 5–10 дворов, а общая численность обитателей поселений редко доходила до 150–200 человек. Плотность русского населения Байкала примерно соответствовала средней плотности заселения региона коренными этническими общностями (0,03 чел. на 1000 км²). Комбинированное индивидуальное хозяйство, основу которого составляли малопродуктивное земледелие, потребительская охота и рыболовство, нормировалось усвоенными из культуры коренного населения принципами «достаточности». По этим двум причинам хозяйственная деятельность русских старожилых, большая часть которых к XVII в. имела метисное происхождение, фактически носила экофильный природосберегающий характер.

Из изложенного выше отнюдь не следует вывод, что традиционные формы природопользования, не наносящие непоправимый ущерб экологии среды

обитания, являются следствием высокого уровня «экологического сознания» коренного и русского промыслового населения. Борьба за сохранение уникального природного объекта — Байкальской природной территории — является актуальной задачей XX в. Столь же актуальны меры по повышению общей «экологической культуры» населения, а также поиски альтернативных технологий хозяйственного использования возобновляемых и невозобновляемых ресурсов. В то же время очевидно, что значительная часть участников массового общественного «движения за чистоту Байкала», скорее всего, по незнанию обращают внимание на тот хорошо известный факт, что так называемое экофильное природопользование коренного эвенкийского, бурятского и русского промыслового населения региона было задано самой средой обитания и до появления новых технологий жизнеобеспечения сохраняло свою актуальность по двум объективным причинам:

— жесткого регулирования размеров и форм антропогенного воздействия на экосистемы, соблюдения норм «достаточности», нарушение которых было чревато самоуничтожением популяции;

— существенно малого числа пользователей биологических ресурсов, приходящихся на единицу угодий.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Когда (в какую эпоху) фиксируется появление человека на Байкале?
2. Какие этнографические группы постоянного населения обитают на Байкале?
3. Какие виды традиционного хозяйства характерны в прошлом и настоящем для населения Байкала?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Василевич Г.М.** Эвенки. Историко-этнографические очерки (XVII — начало XX в.). — Л.: Наука, 1969. — 303 с.
- Василевич Г.М., Левин М.Г.** Типы оленеводства и их происхождение // СЭ. — 1951. — С. 63–67.
- Галазий Г.И.** Байкал в вопросах и ответах. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1987.
- Георги И.Г.** Описание всех в российском государстве обитающих народов, также их житейских обрядов, вер, обыкновений, жилищ, одежды и прочих достопамятностей. — СПб., 1799. — Ч. 3. — 116 с.
- Григорьевский Н.** Поездка на Верхнюю Ангару // Изв. ВСОРГО. — Иркутск, 1890. — Т. 21, вып. 2. — С. 1–29.
- Долгих Б.О.** Родовой и племенной состав населения Сибири в XVII в. // ТИЭ. — М.: Наука, 1961. — Т. 4. — 622 с.
- Доппельмайер Г.** Соболиный промысел на северо-восточном побережье Байкала. Материалы Баргузинской экспедиции Г. Доппельмайера в 1914–15 гг. — Л., 1926.
- Зиннер Э.П.** Сибирь в известиях западноевропейских путешественников и ученых XVIII в. — Иркутск, 1968. — 245 с.

- Иванов В.Н.** Русские ученые о народах северо-востока Азии (XVII — начало XX в.). — Якутск, 1978.
- Историко-этнографический** атлас Сибири. — М.; Л.: Наука, 1961. — 494 с.
- Историко-культурный** атлас Бурятии / ред. Н.Л. Жуковская. — М.: Дизайн, информация, картография, 2001. — 606 с.
- История** Сибири. — Л.: Наука, 1968. — Т. 1. — 462 с.
- Кларк П.** Очеульские и тутурские тунгусы Верхоленской округи // Зап. ВСОРГО. — 1863. — Т. 6. — С. 87–96.
- Копылов И.П.** Тунгусское хозяйство Ленско-Киренского края. По данным экспедиции 1927 г. — Новосибирск, 1928. — 58 с.
- Левин М.Г.** Эвенки Северного Прибайкалья // СЭ. — 1936. — № 2. — С. 71–78.
- Миллер Г.Ф.** История Сибири. — Т. 1. — 1941; Т. 2. — 1937.
- Нанзатов Б.З.** К этногенезу бурят по материалам этнонимии. — Улан-Удэ: ИМБит СО РАН, 2002.
- Народы** Сибири / под ред. М.Г. Левина и Л.П. Потапова. — М.; Л.: Наука, 1956. — 1076 с.
- Мурзаев Э.М.** Словарь народных географических терминов. — М.: Мысль, 1984. — 653 с.
- Орлов П.** Баунтовские и Ангарские бродячие тунгусы // ВСОРГО. — 1857. — Ч. 21, отд. 2, № 6. — С. 180–182.
- Павлинская Л.Р.** Буряты. Очерки этнической истории (XVII–XIX вв.). — СПб.: Европейский дом, 2008. — 256 с.
- Петри Б.Э.** Охота и оленеводство у тутурских тунгусов в связи с организацией охотхозяйства. — Иркутск, 1930. — 106 с.
- Радде Г.** Этнографический очерк прибайкальских бурят и тунгусов // Вестн. РГО. — СПб., 1858. — С. 137–149.
- Туголуков В.А.** Тунгусы (эвенки и эвены) Средней и Западной Сибири. — М.: Наука, 1985. — 283 с.
- Туров М.Г.** Хозяйство эвенков таежной зоны Средней Сибири в конце XIX — начале XX в. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1990. — 176 с.
- Туров М.Г.** Эвенки. Основные проблемы этногенеза и этнической истории. — Иркутск: Амтера, 2008. — 228 с.
- Шмулевич М.М.** Очерки истории западного Забайкалья (XVII — середина XIX в.). — Новосибирск: Наука, 1985.

8.3. РЫБНОЕ ХОЗЯЙСТВО ОЗЕРА БАЙКАЛ: ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

Рыбный промысел на Байкале насчитывает много веков, он существовал и будет существовать до тех пор, пока человек живет на берегах этого удивительного озера. Археологические материалы (остроги из бивня мамонта, костяные гарпуны, крючки из кости и камня) свидетельствуют о том, что рыбная ловля в эпоху палеолита являлась подсобным занятием населения Прибайкалья и Забайкалья наряду с основным — охотой, скотоводством и собирательством. Находки рыболовных грузил из плоской гальки, фигурки рыб из мрамора (6–7 тыс. лет до н. э.) свидетельствуют о том, что в то время на Байкале существовал промысел рыбы.

Озеро Байкал до середины XVIII в. было очень богато ценными породами рыб, такими как осетр, таймень, хариус, омуль. Еще Николай Спафарий, путе-

шествуя по Сибири и Забайкалью в Китай, в своем дорожном дневнике отмечал изобилие рыбы как в самом озере, так и в реках, впадающих в него. Первоначально коренное население (эвенки, буряты), проживающее по берегам озера, отлавливало сетями из шерсти и конского волоса незначительное количество рыбы лишь для пополнения пищевых ресурсов. В XVII в. побережье Байкала и Забайкалья стали заселять русские. Они начали использовать более совершенные орудия для лова рыбы.

Возникла необходимость разделения и закрепления рыболовных участков за различными учреждениями. В XVIII и XIX вв. лучшими рыболовными участками озера и крупными нерестовыми речными притоками Байкала владели монастыри: Троицкий, Посольский, Иркутский, Вознесенский, Якутский, Киренский и архиерейские дома — Иркутский и Читинский.

А. Мартос [1827] в книге «Письма о Восточной Сибири» отмечает огромное значение рыбного промысла. Он пишет о том, что в августе и сентябре лов рыбы осуществляется неводами; при этом вылавливается до десяти миллионов рыб (хариусов, тайменей, ленков, налимов, щук, окуней, сига) ежегодно; осетров и стерлядей ловили до тысячи пудов. Омудей, очень жирных, вылавливали более десяти миллионов, особенно много в Верхней Ангаре. Жители ловили рыбу и в другое время года; они также собирали голомянку, которую после шторма выбрасывало на берег.

Большое количество рыбы вылавливалось в нерестовых реках небольшими неводами: за одно притонение можно было получить от 100 до 500 тыс. штук омуля и до 200 и более осетров. Путешественники, посещавшие Байкал, отмечали, что в период захода рыбы на нерест в реки «по омулю переходили с одного берега на другой...» — таким огромным было его количество.

Паллас и Георги писали, что рыбаки осетра ловили летом, омуля — осенью, в таком количестве, сколько имели посуды [Georgi, 1775; Pallas, 1773; Сабуров, 1888]. В р. Селенге вылавливали тонны осетра; так, неводом за один раз было поймано 630 штук [Пежемский, 1853].

Со второй половины XIX в. стали образовываться артели, которые арендовали рыболовные участки у монастырей, отдавая часто половину добытой рыбы за их использование. В 1883 г. была зарегистрирована крупная рыбопромышленная компания, которая арендовала участки для промысла от Листвянки до Верхней Ангары. Она выставляла до 65 неводов на истоковом участке р. Ангары. Рыбопромышленная компания нанимала до 2000 работников, которые чудовищно эксплуатировались, получая при этом скудное питание и низкие заработки [Сабуров, 1888]. Хищническое использование рыбных ресурсов озера и жестокая эксплуатация рабочих рыбопромышленниками описана в экспедиционном отчете А.А. Коротнева [1901].

И.Д. Кузнецов [1911] в своей работе «Записка байкальских рыбопромышленников о нуждах рыбопромышленности на озере Байкал» обобщил все сведения о добыче и обработке рыбы, орудиях промысла на Байкале за 1901–1909 гг. Он отметил угрожающее снижение рыбного промысла и предложил мероприятия по увеличению запасов рыбы и разработку новых правил рыболовства.

Был рекомендован полный запрет промысла омуля на реках во время рунного хода. В «Записке» предложен расчет промыслового возврата омуля от отложенной икры (М.М. Кожов [1958] считал цифры преувеличенными). В ней указывается также, что плавные сети, изобретенные кударейским крестьянином Шустовым, используются рыбаками в таком большом количестве, что ими можно перегородить Байкал 133 раза по его ширине [Кузнецов, 1911].

Как пишет И.В. Сельский (1853), рыбу вылавливали в огромном количестве без учета ее воспроизводства. Вылов рыб всех возрастов, применение неводов и сетей привели к резкому сокращению улова в XIX в. В это время были введены правила рыболовства, ограничивающие места сетного лова, и запрет промысла в период нереста рыб; на невода эти правила не распространялись. В 30-е гг. XIX в. в среднем вылавливалось 8,7–10,0 тыс. т омуля в год, но уже к середине века вылов снизился в 5 раз. Натуралист Г.И. Радде [1861], объехавший Байкал на рыбацкой лодке, отмечал заметную убыль рыбы и возможность ее полного уничтожения. Вылов омуля в 1900–1907 гг. составлял всего 1,0–2,5 тыс. т.

В 1931 г. состоялась совместная экспедиция Сибирского отделения Всесоюзного научно-исследовательского института организации рыбного хозяйства (ВНИОРХ) под руководством П.В. Тюрина и Биолого-географического института (БГИ) под руководством М.М. Кожова по изучению состояния промысла омуля на Северном Байкале и в р. Кичера. Определен коэффициент промыслового возврата омуля при естественном нересте, который составил 0,056 % от отложенной икры. П.В. Тюрин также предложил облегченную конструкцию невода для промысла рыбы и отмечал необходимость оснащения моторами лодок сетного промысла омуля [Кожов, 1958] (рис. 8.17).

Экспедиции, проводимые БГИ (1932–1934 гг.) под руководством М.М. Кожова, позволили детально изучить промысел, миграции, биологию рыб в промысловых районах оз. Байкал (Баргузинский, Чувьркуйский заливы, Малое море). Комплексные исследования, проведенные проф. В.Н. Яснитским, Ф.Б. Мухомедияровым, А.П. Скабичевским, К.И. Мишариным, А.С. Карнауховым, В.Ч. Дорогостайским, А.Г. Егоровым и др. в рамках этих экспедиций, до сих пор являются основой фундаментальных работ по изучению флоры и фауны оз. Байкал.

На Байкале в 40-х гг. XX в. лов рыбы проводили усовершенствованными тральщиками «Коммунист» и «Комсомолец»². Двухлетняя работа тральщиков позволила изучить вертикальное распространение промысловых рыб, но, так как в тралы попадало много молоди омуля и сига, их использование посчитали нерациональным. Обширные экспедиционные исследования биологических ресурсов озера помогли государственным и колхозным рыбодобывающим организациям в годы Великой Отечественной войны организовать вылов 60 тыс. т рыбы.

В работе «Состояние и перспективы рыбного промысла Восточной Сибири» К.И. Мишарин [1942] предложил программу рыбохозяйственных меро-

² Впоследствии пароход «Комсомолец» до 1984 г. включительно использовался как основное пассажирское судно на Байкале.



Рис. 8.17. Посольский сор. Рыболовные мотоботы. 1970-е годы (фото Н.И. Козловой).

приятий для увеличения рыбных запасов в Байкале. Им рассматриваются вопросы естественного и искусственного разведения омуля, хариуса, сига и других рыб. К.И. Мишарин подчеркивал, что «кормовые ресурсы Байкала позволяют получить из него гораздо больше рыбной продукции, чем теперь».

Общий вылов рыбы в оз. Байкал с 1933 по 1962 г. в среднем составил 9,5 тыс. т, на долю омуля приходилось 57 %. После этого было отмечено резкое снижение численности лососевидных рыб. Так, среднегодовой промысел омуля снизился в 1,9 раза, вылов бычка-желтокрылки — в 31 раз. Объем вылова сорных рыб не изменился. Для восстановления запасов ценных промысловых видов рыб до уровня средних многолетних показателей был введен полный запрет на промысел омуля в оз. Байкал с 1969 по 1975 г. Прекращение интенсивного промысла не дало ожидаемого результата по восстановлению запасов омуля. По результатам научной разведки (1976–1978 гг.) было установлено, что численность омуля не восстановилась. Было принято решение о разрешении с 1982 г. экспериментального, а с 1987 г. лимитированного промышленного вылова омуля.

Рассмотрим подробнее основные виды байкальских рыб.

Байкальский омуль *Coregonus migratorius* [Georgi, 1775] относится к семейству сиговых Coregonidae.

Омуль в озере образует три эколого-морфологические группы: пелагическую, прибрежную, придонно-глубоководную. Распределение рыб по группам обусловлено морфологическими признаками, местами нагула и размножения, особенностями роста и развития.

Придонно-глубоководный *посольский омуль* самый крупный из всех обитающих в оз. Байкал. Тело высокое, вальковатое, голова удлинённая, хвостовой плавник короткий, невысокий, глаза большие. На жаберной дуге расположено 40–42 тычинки. Спина темная, брюшная сторона серебристо-белая. Половое созревание наступает на 9–12-м году жизни. Модальная группа в нерестовый период представлена рыбами в возрасте 9–12 лет. Размер омуля в возрасте пяти лет составляет 25–30 см, масса 350–500 г, десяти лет — 40,3 см, масса 623 г. Редко встречается рыба массой 4–5 кг.

Средняя плодовитость самок определяется в 22,6 тыс. икринок, с колебаниями от 15 до 40 тыс., диаметр икринок 2,2 мм, а масса 5 мг [Мишарин, 1958; Стариков, 1989].

Омуль относится к осенненерестующим рыбам. В реки Посольского сора (Большая, Култучная, Абрамиха) для размножения омуль заходит двумя косяками — в сентябре и октябре, при температуре воды 10–13 и 3–4 °С соответственно. Омуль нерестится на каменисто-галечном грунте с быстрым течением. Икрометание в основном происходит в вечерние и ночные часы. После нереста омуль скатывается в Байкал. Икра приклеивается к грунту, и при температуре воды 0,2–2,0 °С эмбриогенез продолжается в среднем 190–200 сут. Личинки длиной 10,0–12,5 мм и массой 6–7 мг появляются в последних числах апреля — первых числах мая, при температуре воды от 0,2 до 6,5 °С. Течением воды они сносятся в Посольский сор, где растут и питаются. Молодь покидает нагульные участки, если температура воды выше 18,0 °С [Топорков, 1974].

Взрослый омуль питается мелкими ракообразными, гаммаридами, личинками насекомых, молодью бычковых рыб. Зимует омуль на глубине 200–300 м.

Прибрежная эколого-морфологическая группа представлена северобайкальской и баргузинской популяцией. Форма тела *северобайкальского омуля* веретеновидная, с низким и небольшим хвостовым стеблем, плавники небольшие, голова вытянутая, глаза большие (16–18 мм), количество жаберных тычинок на жаберной дуге 43–44 [Смирнов, Шумилов, 1974].

В весенний и летний период омуль обитает в районе Северного Байкала, в Баргузинском заливе, Малом Море, на Селенгинском мелководье на глубине 50–200 м.

Длина тела северобайкальского омуля в возрасте одного года в среднем составляет 12 см, масса 20 г; в пять лет — 27 см, масса 234 г; в десять лет — 36 см, масса 667 г.

Половой зрелости омуль достигает на пятом-шестом году жизни при длине тела 27 см и массе 264 г у самцов, а у самок — 28 см и 284 г. Средняя плодовитость 10 тыс. икринок (7 тыс. у самок пятилетнего возраста, 40,3 тыс. шт. отмечено у самок в 12 лет). Повторно размножается омуль через два года. Модальная (среднестатистическая) длина и масса производителей составляет 27–43 см

и 263–1155 г соответственно, а максимальная отмеченная масса омуля — 1345 г при длине 43,5 см.

Нерестовые миграции омуля в реки Кичера, Верхняя Ангара начинаются в сентябре, когда температура воды составляет 6–7 °С. Размножается омуль с середины и до конца сентября. Личинки длиной 6–8 мм появляются в реках в мае и течением воды сносятся в Северобайкальский сор, где они растут и развиваются. Молодь длиной 22–28 мм и массой 150–160 мг из сора мигрирует в оз. Байкал. Личинки и мальки омуля питаются коловратками, веслоногими и ветвистоусыми рачками различных стадий развития [Топорков, 1963; Сорокин, Сорокина, 1988]. Крупная молодь предпочитает копепоидные стадии низших ракообразных, личинок хирономид, мелких воздушных насекомых. У молоди наблюдается избирательность в питании. Питание взрослого омуля представлено зоопланктоном (23 %), макрогектопусом (24 %), молодью бычковых рыб [Смирнов, Шумилов, 1974]. Продолжительность жизни самок составляет 14 лет, самцов — 12.

Пелагическую группу представляют рыбы, нерест которых происходит в р. Селенге. Форма тела *селенгинского омуля* прогонистая, хвостовой плавник длинный и низкий, количество жаберных тычинок 48–49.

В июне омуль обитает на Селенгинском мелководье (глубина 50–200 м), затем мигрирует по прибрежным участкам всего Байкала. Зимует омуль на глубине 100–300 м в районах Селенгинского мелководья, Баргузинского залива и в Южном Байкале [Мишарин, 1958].

Размножаться селенгинский омуль начинает с пяти-шести лет. Модальная группа нерестового стада состоит из шести-, семи-, восьмилеток. Средняя плодовитость самок, по данным С.И. Краснощекова (1981), составляет 22 тыс. икринок с колебаниями от 12 до 34 тыс. при длине 37,5 см и массе 747 г.

Осенью омуль концентрируется в водах р. Селенги. Нерест происходит в октябре — ноябре на нерестилищах, расположенных от устья реки и вплоть до границ с Монголией, при температуре воды 4 °С. Эмбриогенез продолжается 190–220 сут. Выклюнувшиеся личинки (длиной 10,5–11,9 мм, массой 7,0–11,8 мг) с нерестилищ скатываются на Селенгинское мелководье. Спектр питания омуля представлен макрогектопусом, эпишурой, босьминами, воздушными насекомыми, молодью бычковых рыб [Мишарин, 1958].

Омуль заходит на нерест только в 10–12 из всех впадающих в Байкал притоков, где температура воды несколько выше, чем в Байкале. Омуль предпочитает реки, которые вскрываются ото льда весной от верховьев к устьям [Краснощев, 1981].

Знаменитый байкальский омуль является основным промысловым объектом оз. Байкал. Для увеличения его численности необходимо производить подращивание молоди до жизнестойкой стадии с учетом оптимальных абиотических и биотических показателей раннего постэмбриогенеза.

Биологические показатели омуля в период резкого снижения численности изменились (1961–1974 г.) по сравнению с благополучным состоянием (1944–1955 г.), так, масса омуля уменьшилась с 470 до 350 г. Это было обуслов-

лено выпадением из рациона омуля основного корма — молоди бычка-желтокрылки, численность которого находилась на катастрофически низком уровне. Причинами такого состояния бычка-желтокрылки послужили, во-первых, значительный вылов рыб в период нерестовых миграций; во-вторых, разрушение нерестилищ при подъеме уровня воды в среднем на 1 м в связи со строительством плотины Иркутской ГЭС [Топорков, 1979].

На снижение численности омуля в оз. Байкал повлиял комплекс факторов. Основные из них — перелов омуля рыбной промышленностью, интенсивное загрязнение основных нерестовых рек отходами лесосплава, промышленными и хозяйственно-бытовыми стоками, изменение гидрологического режима, условий воспроизводства рыб и сокращение численности бычка-желтокрылки — необходимого корма для омуля [Топорков, 1981; Воронов, 1993; Смирнов и др., 2008 и др.].

Также значительное изъятие омуля из озера проводится браконьерами. Только в 1952–1953 гг. неорганизованный вылов омуля в Селенгинском районе составил больше половины от общего промысла. По данным официальной статистики, в годы запрета браконьеры вылавливали от 0,65 до 1,23 тыс. т ежегодно, что составляло половину «дозапретного» промысла. Неорганизованный вылов омуля в период запрета отрицательно сказался и на восстановлении его численности. Низкие уловы омуля (1979 г. — 0,65 тыс. т) указывали, что запасы его не восстановились до уровня, который способен обеспечить стабильные среднегодовые выловы благополучного периода (1959–1963 гг. — 3,3 тыс. т в год) [Кожова, Бейм, 1993]. В период с 1976 до 1981 г. омуль официально отлавливали лишь для проведения научно-промысловой разведки.

С 1982 г. осуществляется промысловый лов омуля, который регламентируется Правилами рыболовства, утвержденными Приказом Минрыбхоза СССР от 01.12.1969 г. № 401, Приказом Минсельхоза РФ от 06.03.2007 г. № 153. Промысел производится также в соответствии с постановлением Правительства Российской Федерации от 28.01.2002 г. № 67 «Об особенностях охраны, вылова (добычи) эндемичных видов водных животных и сбора эндемичных видов водных растений озера Байкал» в утвержденных объемах. Ежегодно Востсибрыбцентром (специализированная организация в г. Улан-Удэ) разрабатывается обоснование, регламентирующее сроки и объем вылова по промысловым районам, тип и количество орудий лова, а также размер ячеи сетей. Состояние запасов омуля ОАО «Востсибрыбцентр» (до 2006 г. ФГУП «Востсибрыбцентр») в настоящее время оценивает удовлетворительно, но их средние величины ниже отмеченных за два последних десятилетия. По данным этой организации, в период с 1985 по 2000 г. ежегодно промышленным ловом добывалось около 2,2 тыс. т омуля, сейчас наблюдается снижение вылова (2006 г. — 1,14 тыс. т, 2008 г. — 0,99 тыс. т) и общей биомассы омуля, особенно прибрежной морфоэкологической группы [О состоянии..., 2009].

В уловах в основном присутствуют рыбы в возрасте 6 лет, но в качестве прилова встречаются особи 9–11 лет (придонно-глубоководный).

Фактический вылов омуля выше, так как незаконно добывается еще от 20 до 47 %. Снижение объема незаконного вылова омуля можно ожидать лишь при усилении контроля и улучшении общей социально-экономической обстановки в регионе [О состоянии..., 2009].

Основными рыбопромысловыми районами Байкала считаются: Селенгинский, Прибайкальский, Баргузинский и Северобайкальский. При этом на участках с узкой мелководной платформой (например, у юго-западного берега Байкала) численность омуля небольшая.

Методы оценки численности рыб разнообразны. Один из них — это характеристика популяции по числу нерестовых стад, заходящих в притоки для воспроизводства. На естественные нерестилища в притоки за последние 50 лет заходит 3,0–7,6 млн экз. омуля, основное количество направляется в реки Верхняя Ангара (1,3–3,9 млн экз.) и Селенга (0,7–3,7 млн экз.). Производителей для искусственного воспроизводства получают от рыб, зашедших на нерест в речки Посольского сора (0,1–0,7 млн экз.) [Государственный доклад..., 2009].

В 2007 г. для оценки численности, размерного состава байкальского омуля использовался научно-методический комплекс тралово-акустического учета рыб. Анализ результатов гидроакустической съемки акватории оз. Байкал показал, что биомасса омуля оценивается в 17,4–22,0 тыс. т, средняя длина рыб составляет 18,5 см [Мельник и др., 2008].

Байкальский сиг (*Coregonus baicalensis* Dybowski, 1874) относится к семейству сиговые Coregonidae. Байкальский сиг — эндемик Байкала. У сига высокое сжатое с боков тело, голова небольшая, рот нижний. Окраска спины голубовато-зеленого цвета, бока и брюшная сторона серебристые. Плавники — спинной, анальный и хвостовой — зеленоватого цвета. Сиг распространен по всему озеру, наибольшая концентрация его наблюдается в заливах — Баргузинском, Чивыркуйском; на Селенгинском мелководье и в Малом Море, предпочитает мелководья с песчаным грунтом.

Средняя масса рыб в возрасте 5 лет составляет 500 г, в 7 — 1,5 кг, 15 лет — от 2,5 до 5 кг. Рыбаки ловили рыб более 10 кг [Мишарин, 1947]. Половое созревание сига происходит неравномерно; в основном самцы становятся половозрелыми на пятом-шестом, а самки на седьмом-восьмом году жизни. Плодовитость самок колеблется от 35,0 до 55,4 тыс. икринок. Осенью сиг совершает нерестовые миграции. На нерестилищах, расположенных в заливе Мухор, рыбы концентрируются в конце сентября. Нерест продолжается 2–3 мес (ноябрь — декабрь) на глубине 2–4 м. В Чивыркуйский залив для размножения сиг заходит в сентябре, икрометание происходит на мелководьях с песчаным грунтом примерно до начала января. Икра развивается 160–170 сут при температуре воды 2,5–3,0 °С. Личинки длиной 10–12 мм выклевываются в апреле — мае. Молодь питается круглосуточно при любой концентрации кормовых объектов, потребляя личинок бычковых рыб, растет в 2–3 раза быстрее, чем при питании зоопланктоном и гаммаридами [Стерлягова, 1958; Скрябин, 1969].

Промысел сига ведется в Баргузинском, Маломорском, Северобайкальском, Горьчинском и Селенгинском районах. Вылавливают сига неводами,

сетями, тралом. С 1938 по 1953 г. в Баргузинском районе заготовили 0,74 тыс. т, в Селенгинском районе — всего 12,9 т. Если промысел проводится неводом, то улов может состоять на 90 % из особей от года до 5 лет, в сети в основном попадают рыбы от 6 до 17 лет. Среднегодовой вылов сига по оз. Байкал до 1954 г. составлял 81,6 т с дальнейшей тенденцией уменьшения его запасов и соответственно снижения промысла. Запасы сига подрываются нерациональным ведением рыбного хозяйства: выловом производителей на нерестилищах, использованием закидных и ставных неводов, когда в них попадает большое количество молоди. В период нерестового хода сига в Чивыркуйском заливе выставлялось до 60 км сетей [Стерлягова, 1958]. С 1994 г. официальный лов сига не ведется, отлавливается он только в качестве прилова во время промысла омуля. Сиг является объектом любительского рыболовства.

С 1991 по 1998 г. вылов сига в приловах был минимальный и составил 0,1–4,0 т; до 2001 г. отмечено увеличение промысла до 32,0 т, в последние годы он уменьшился в связи с сокращением численности рыб [О состоянии..., 2009].

Сибирский осетр (*Acipenser baerii* Brandt, 1969) относится к семейству осетровые Acipenseridae. Осетр — эволюционно самая древняя и самая крупная рыба оз. Байкал. Это единственный образец хрящевых рыб в водоеме, где он представлен подвидом сибирского осетра. Окраска рыб варьируется от светло-коричневой до темно-бурой, брюшная сторона всегда светлая. Вдоль всего тела располагается пять рядов костных жучек, между которыми находятся мелкие пластинки различной формы. Лопasti хвостового плавника разные, верхняя длиннее нижней. Рот у этой рыбы нижний, перед ним расположены две пары усиков. У молодых осетров рыло длинное, заостренное, у взрослых рыб — короткое, закругленное.

Обитает в основном в дельте р. Селенги, в заливе Провал и других крупных притоках оз. Байкал. В летний период встречается в заливах озера на глубине 1,5–15 м. Зимует возле крупных притоков (20–50 м), в заливах (10–15 м), выбирая участки с большим количеством кормовых организмов. Осетр предпочитает илистые, илисто-песчаные грунты в озере и песчаные, песчано-илистые грунты в реках [Рыбы..., 2007]. Отмечены нерестовые и нагульные миграции рыб. Линейный рост осетра в среднем составляет 5–7 см в год.

Половой зрелости самцы достигают в 15–16 лет (длина более 1 м, масса 6–7 кг), а самки — в 18–20 лет при длине тела 100–120 см и массе 12–14 кг. После нереста рыбы отдыхают и повторно идут на нерест через один–два года. Модальная группа нерестового стада состоит из самцов 15–18 лет и самок 20–37 лет. Плодовитость рыб зависит от линейных размеров и массы; чем крупнее самка, тем выше плодовитость. У самок длиной 140 см количество икры составляет 253 тыс. шт., а при длине 181 см и массе 39,5 кг — уже 832 тыс. шт. Диаметр одной икринки варьирует в среднем от 2,4 до 2,9 мм при массе 15,2–15,6 мг. Размножается осетр в реках, таких как Селенга, Верхняя Ангара, Баргузин. Нерестовые миграции осетра начинаются в апреле. В массе осетр заходит в реки в конце мая — начале июня, при температуре от 3–5 до 14–16 °С. Нерест происходит при 10–15 °С. Икра развивается на каменисто-галечном

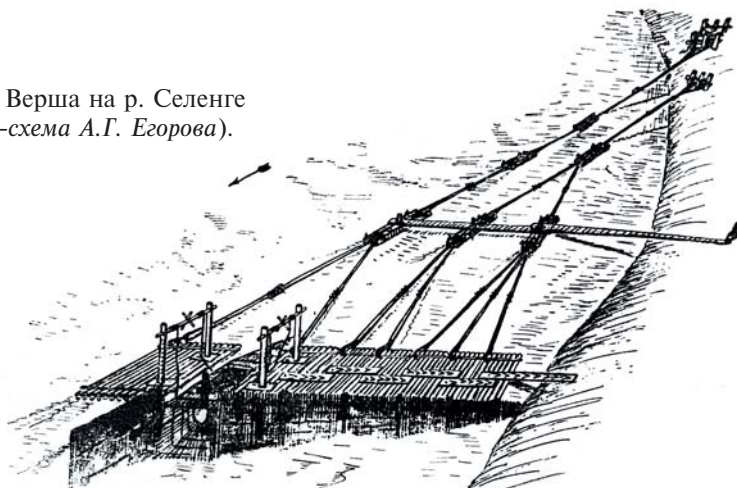
грунте 7–15 сут при температуре воды 12–18 °С. Выклюнувшиеся личинки длиной 10–12 мм обитают в реках; осенью часть их мигрирует в устья притоков и в Байкал, где они и зимуют.

Питается осетр бентосными организмами мелководий; в основном это амфиподы, молодь рыб, личинки комаров-звонцов (хируномиды) и других насекомых, встречаются в желудках также детрит, песок, ил. Прослеживаются возрастные и сезонные предпочтения в питании осетра. Так, в пищевом комке молодых особей преобладают ракообразные, а у взрослых — молодь различных рыб, в весенне-летний период основными компонентами питания служат поденки, веснянки, а в зимнее время — бычки-широколобки [Егоров, 1961]. Продолжительность жизни осетра составляет 50–60 лет.

Байкальский осетр внесен в Красную книгу РСФСР [1985], в Красные книги Республики Бурятия [1988, 2005], Иркутской области [2010] и Забайкальского края по I категории, как редкий и исчезающий вид.

Промысел осетра на Байкале развивался с первой половины XVII в. Вылавливали его на реках Селенга и Баргузин «очень большими мордами» и в самом озере большими сетями [Georgi, 1775]. В начале XIX в. осетров ловили вершами, неводами, заранее готовя снасти, и, как только сходил лед, верши выставлялись на быстром месте реки, возле которой строился плетеный садок, где находилась пойманная рыба. Орудия лова проверяли утром. Вылов осетра составлял 1000 пудов (16,38 тыс. кг) [Мартос, 1827]. Рыбопромышленники проводили и подледный промысел осетра, пуд которого стоил до 2 рублей серебром. В 1833 г. на р. Селенге неводом весной было добыто огромное количество рыб (630) разных размеров [Пежемский, 1853]. Промысел осетра во второй половине XIX в. достиг максимальной интенсивности, на р. Селенге для ловли рыб стали использовать трехстенные плавные сети, на реке выставлялось до 40 верш (деревянные ловушки, устанавливаемые на дно реки, длиной 6 м, диаметром 2 м, входное отверстие состояло из крепкой рамы, суживающийся ворон-

Рис. 8.18. Верша на р. Селенге
(рисунок-схема А.Г. Егорова).



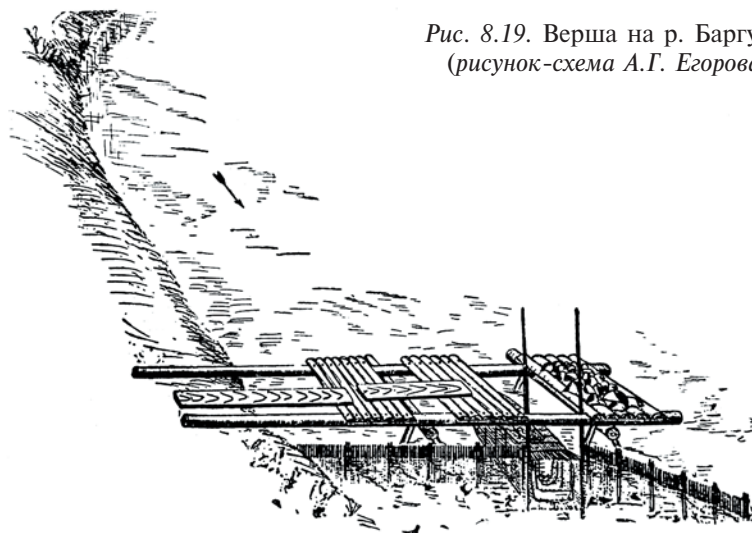


Рис. 8.19. Верша на р. Баргузин
(рисунок-схема А.Г. Егорова).

кообразный вход диаметром 4–5 см плели из сосновых очищенных от коры стеблей) (рис. 8.18, 8.19).

Осетров вылавливали неводами, живую рыбу содержали в садках. Рыб сажали на куканы (на общую веревку, которая продевалась через дырку в носу). Потом живую рыбу по 50–100 штук увозили в Иркутск в специально сконструированных санях с ларями. Живых рыб в ларе перекладывали мокрым мхом, через 1 км пути их опускали в воду на 5 часов, затем на станции Лиственничной осетров погружали в воду и за лодкой доставляли в Иркутск [Пежемский, 1853]. В конце XIX в. в Селенгинском районе осетров вылавливали до 50 т. Хищнический промысел осетра значительно подорвал его запасы, и уже в 1924 г. его вылов составил 3,8 т [Пантелеев, 1926]. С 1930 г. введен круглогодичный пятилетний запрет на промысел осетра по всему Байкалу и рекам. С 1 августа по 1 мая 1935 г. промысел был разрешен только в Байкале сетями ячеей 90 мм. Зимний промысел проводился против дельты р. Селенги и в Баргузинском заливе; с 1935 по 1944 г. он составлял от 2,3 до 11,6 т.

Заметного роста численности осетра в настоящее время не наблюдается, несмотря на его искусственное воспроизводство на Селенгинском рыбноводном заводе. Так, в 2007 г. в Селенгу было выпущено больше миллиона особей молоди в возрасте от года до 3 лет. Численность производителей и маточного стада осетра постоянно падает, а их качество ухудшается. Несмотря на многолетний запрет вылова осетров, браконьерский лов разновозрастных рыб наносит существенный урон его численности [Афанасьева, 1989].

Байкальский хариус (*Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874). Обитающий в оз. Байкал относится к семейству хариусовые Thymallidae, представлен двумя экологическими формами (белый и черный хариусы) [Книжин, 2009]. Окраска тела варьирует от серебристой до темно-серой с синеватым оттенком, с мелкими пятнами по бокам и с медно-красным пятном над брюшными плавника-

ми. Окраска плавников разная: грудные плавники светло-серые, а брюшные — темно-серые с полосами фиолетово-красного цвета, расположенными вдоль лучей; анальный плавник красно-лилового цвета с синими волнообразными полосами, а хвостовой и жировой — малиновые. Спинной плавник в основании темно-серый, а в верхней части с разноцветными рядами кирпично-красных и фиолетовых пятен. В период нереста окраска хариусов становится более яркой. Летом хариус встречается на глубине 10–30 м, предпочитает песчаные или каменисто-галечные грунты. Зимует на глубине 3–12 м. Нерестовые миграции к местам размножения наблюдаются в конце марта. Для нереста рыбы выбирают реки, ручьи с дном из камней и гальки с сильным течением воды. Хариусы становятся половозрелыми при длине тела 25–30 см и массе 250–400 г. Спектр питания взрослых рыб составляет 55 организмов различных систематических групп [Тугарина, 1981].

Об изобилии хариусов в оз. Байкал упоминал еще Спафарий в 1675 г. Хариусов ловят летом способом «колотовки»: сети ставят ночью, заходят на лодке в середину притонения и бьют по воде веслами, загоняя таким образом рыбу в сеть. Сети за ночь поднимают и ставят до 20–30 раз. За один лов могли выловить до 30 рыб [Жамбалова, 2000]. В районе Малого Моря хариуса ловили и осенью.

Промысел хариуса значительно увеличился к концу XIX столетия, когда рыболовные бригады стали использовать невода. Только в устье р. Селенги добывали до 107,5 т, а в районе Малого Моря промысел составлял 5,5–29,5 т в год [Левин, 1897]. Интенсивный вылов хариусов отмечается в начале XX в.

В середине XX в. хариусов отлавливают только в виде прилова к другим рыбам (4,3–63,5 т). В Баргузинско-Чивыркуйском районе промысел хариусов составлял 31,4 т [Световидов, 1931], а на Северном Байкале — около 50 т в год.

Вылов хариусов в р. Селенге уменьшился в 10 раз из-за неограниченного лова на нерестилищах — любителями ежегодно вылавливается до 170 т. Ловят хариусов весной и зимой заездками, сурпами, неводами, сетями и фитилями, осенью — сетью, неводом и острогой. В среднем промысел хариуса составляет 150 т. В годы войны он достигал 230–280 т в год.

П.Я. Тугарина [1981] пишет, что численность хариуса в Байкале ниже потенциальных возможностей водоема. Причины этого — вылов рыбы во время нереста, неограниченный промысел, нарушение процессов естественного размножения. Основными мерами по увеличению численности байкальских хариусов она считает охрану мест естественного размножения рыб и организацию их искусственного разведения.

Частиковые виды рыб. Частиковая рыба, частик — промысловое название группы рыб, возникшее в связи с использованием для их лова так называемых частых, т.е. мелкочастых, сетей (в отличие от крупночастых, которыми ловят, например, осетровых рыб). Частиковых рыб подразделяют на крупночастиковую (щука, язь и др.) и мелкочастиковую (плотва, окунь, елец, карась).

Сазан. Запасы сазана более стабильны в Баргузинском промысловом районе, так как экологические условия р. Баргузин лучше всего подходят для воспроизводства этого вида. Вылов сазана в оз. Байкал составляет в среднем 19,5 т.

Впервые с 1942 по 1954 г. стал проводиться промысел массовых видов **бычков-подкаменщиков**: желтокрылки, песчаной и большой красной широколобки и некоторых других. Ловили широколобок вентерями (рис. 8.20, 8.21), ставными неводами и сетями. Промысел колебался от 44 т (1942 г.) до 1710 т в 1955 г. Добывали желтокрылку на участках ее нереста по восточному берегу от с. Култук до с. Мурино и в Малом Море. В районе Малого Моря отлавливали большую красную широколобку в количестве до 50 т. В 1945 г. желтокрылку добывали 137 вентерями, 2 ставными и 4 закидными неводами и 10 520 бычковыми сетями, что привело к снижению запасов этого вида рыб. Рыбу солили, вялили, коптили, изготавливали кормовую муку, заготавливали икру. Наиболее рациональным способом использования байкальских бычков-подкаменщиков являлось изготовление консервов [Талиев, 1955].

Искусственное рыборазведение и акклиматизация рыб в оз. Байкал. Хищнический промысел промысловых рыб — омуля, сига, осетра, хариуса, отлов их во время нереста, вылов молоди катастрофически уменьшили запасы рыб. Возник вопрос о необходимости искусственного разведения омуля и о желательности акклиматизации новых пород рыб [Кузнецов, 1911]. Исследования, проведенные М.Б. Благовещенским, К.Н. Пантелеевым, А.В. Кичаговым, Е.С. Соллертинским, Н.П. Сидоричевым, позволили найти оптимальные способы искусственного разведения ценных промысловых рыб (омуль, хариус, ленок).

В 1933 г. на Большой речке был построен рыборазводный завод, мощностью 150–200 млн икринок омуля, первый в Сибири. Мощность завода увели-



Рис. 8.20. Вентерь для ловли широколобок, конструкции инженера А.В. Мешалкина (длина 8,5 м) (фото Д.Г. Дебабова).



Рис. 8.21. Разгрузка венгеря «гиганта», длина 15 м (фото Д.Г. Дебабова).

чилась до 1,25 млрд икринок после ввода третьего инкубационного цеха. Для увеличения сырьевой базы рыбного хозяйства еще А.И. Березовский [1936] рекомендовал искусственно выведенную молодь выращивать до стадии годовиков и только потом выпускать ее в озеро. В озерах-питомниках было выращено 100 млн экз. молоди омулей [Неронов, 2008].

Искусственное воспроизводство байкальского омуля и других ценных пород рыб проводится и на Селенгинском омулево-осетровом рыбоводном заводе, построенном в 1979 г., мощность его составляет 1,5 млрд икринок омуля и 2,0 млн экз. молоди байкальского осетра. Баргузинский рыбоводный завод введен в эксплуатацию в 1979 г., мощность его составляет 1,0 млрд икринок.

Действующие рыбоводные заводы на оз. Байкал имеют проектную мощность 3,75 млрд икринок в год. С рыбоводных заводов выпускается личинок в среднем 1,2 млрд в год, или 41,7 % от общего ската личинок омуля, что значительно пополняет промысловое стадо омуля (25–28 %).

В 2007–2008 гг. отмечено снижение эффективности работы рыбоводных заводов в связи с нехваткой производителей омуля по многим причинам, среди которых низкая среднемноголетняя численность производителей, ранние сроки захода на нерест, неблагоприятные гидрологические условия [О состоянии..., 2009].

Разрабатывается биотехника разведения таких видов рыб, как байкальский озерно-речной сиг, озерный сиг, байкальский белый хариус. Наблюдается значительное снижение запасов озерно-речного сига, что может привести к его исчезновению. Предусматривается расширение рыбоводных работ и планируется искусственно разводить такие редкие виды рыб, как таймень и ленок, что необходимо для их сохранения.

Научные экспедиции, проведенные на водоемах бассейна оз. Байкал, позволили составить полную картину состояния рыбного промысла и потенциальных запасов рыб; при этом отмечено снижение количества ценных промысловых видов рыб.

Главным обоснованием необходимости акклиматизации рыб в бассейне Байкала было снижение запасов аборигенных ценных промысловых видов; также считалось, что рыбы, обитающие в озере, полностью не выедают кормовую базу, бычковые рыбы хозяйственного значения не имеют, а являются лишь конкурентами в питании омуля. При этом не учитывались межвидовые отношения с обитающими видами [Мамонтов, 2001].

На первой конференции по изучению производительных сил Бурят-Монгольской АССР, проходившей в Москве в 1934 г., для увеличения сырьевой базы рыбного хозяйства А.И. Березин рекомендовал акклиматизировать пелагических рыб — ряпушку и снетка, обосновывая это тем, что планктон озера полностью не используется омулем. Он также предложил интродуцировать форель, глубоководного ладожского сига, стерлядь и амурского сазана. Д.Н. Талиев советовал для акклиматизации такие виды рыб, как чавычу, горбушу, ряпушку, чудского сига и сазана.

В разное время обсуждалась возможность вселения в бассейн оз. Байкал около 33 видов и разновидностей рыб [Мамонтов, 2001]. Первые работы по акклиматизации были проведены в 1931 г., тогда выпустили 74 тыс. икринок кеты; результаты этого эксперимента неизвестны³.

В настоящее время пять видов акклиматизированных рыб (амурский сазан, амурский сом, восточный лещ, ротан, пелядь) натурализовались в экосистеме озера, где сосуществуют с аборигенными видами и воспроизводятся в новых для них условиях, образуя новые популяции. Два вида (европейская ряпушка, радужная форель) не нашли условий для размножения в природных условиях, хотя выпущенные рыбы хорошо растут [Рыбы..., 2007].

Акклиматизационные мероприятия по сазану проводились несколько раз. Впервые он был завезен в Посольский сор в 1932 г., затем в 1944–1955 гг. было запущено 1385 производителей. В р. Баргузин в 1967–1978 гг. было выпущено 24 366 экземпляров рыб, в Чивыркуйский залив — 15 784 экземпляра средней массой 800–1000 г [Мамонтов, 2001]. Производителей и молодь сазана привозили в целях акклиматизации 15 раз. Отмечаются значительные межгодовые колебания его численности из-за неблагоприятных температурных условий. Оптимальные условия для воспроизводства амурского сазана есть только в пойме р. Баргузин в годы с весенними паводками [Рыбы..., 2007]. Запасы сазана подвержены значительным межгодовым колебаниям его численности.

Интродукция амурского сома проводилась два раза: в 1932 г. (22 производителя) и в 1938 г. (400 рыб) — в оз. Шакша, из которого он по р. Хилок проник в р. Селенгу и успешно расселился на юге Байкала от Посольского сора. Амурский сом занял свою экологическую нишу, распространен локально, численность его небольшая [Пронин и др., 2007]. Вылавливается в небольших количествах: от 0,3 до 4,7 т, в 2002 г. отмечен максимальный улов, он составил 16,8 т, затем четыре года этот вид вообще не встречался в уловах [О состоянии..., 2009].

Акклиматизация восточного леща в озерах Бурятии с 1954 г. проходила в несколько этапов. С 1961 г. леща стали вылавливать в районе Малого Моря, численность его небольшая.

Примером аутоакклиматизации в водоемах бассейна оз. Байкал считается ротан-головешка. Он впервые был отмечен в оз. Гусиное в 1969 г., куда был завезен случайно вместе с молодь сазана из Хабаровского рыбхоза. В 1972–1973 гг. ротан встречается в р. Селенге и в Байкале, а уже через 10 лет его численность в Селенгинском районе достигла 40–96 % от всех встречающихся рыб. Наблюдается его расселение по мелководной зоне Среднего Байкала. Плотность ротана в этих районах очень большая, в Истокском и в Посольском сорах она составляет 95 экз./м². Ротан хорошо освоил мелководья прибрежно-соровой зоны Байкала, обладает высокой плодовитостью и экологической валентностью. Учитывая высокие адаптационные возможности этого вида, прогнозирование последствий биологического загрязнения проблематично.

³ Имеется в виду, что в рыбацких уловах кета ни разу отмечена не была.

Проводилась также акклиматизация таких видов рыб, как белый амур, амурский серебряный карась, судак, радужная форель. Результаты проведенных рыбоводных работ неизвестны.

Пелядь в Байкале встречается с 1968 г. Однако лишь в начале 1980-х годов пелядь в значительных количествах вылавливалась в Посольском соре. Акклиматизация пеляди в бассейне оз. Байкал произошла в результате как санкционированного, так и несанкционированного выпуска личинок с рыбоводных заводов [Рыбы..., 2007].

Определяя основные пути рационального рыбного хозяйства в бассейне оз. Байкал, необходимо отметить, что первостепенной задачей являлось и по-прежнему остается снижение объема незаконного вылова ценных пород рыб. Необходимо охранять естественные нерестилища рыб, развивать искусственное разведение, регламентировать правила рыболовства, вести разъяснительную работу с населением и особенно с молодежью. Формально акклиматизация любых новых видов в бассейне Байкала в настоящее время запрещена, так как «Закон об охране озера Байкал» запрещает биологическое загрязнение озера.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Назовите основные причины снижения численности промысловых рыб оз. Байкал.
2. Когда и какие виды рыб были предложены для интродукции в бассейн Байкала и какие из них натурализовались?
3. Обоснуйте рентабельность строительства рыбоводных заводов в Прибайкалье.
4. Каковы перспективы развития рыбного хозяйства и что для этого необходимо сделать?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Афанасьева В.Г., Подушка С.Б.** Работа с производителями байкальского осетра на Селенгинском экспериментальном рыбоводном заводе // Осетровое хозяйство водоемов СССР. — Астрахань, 1989. — С. 12–14.
- Березовский А.И.** Рыбное хозяйство Бурят-Монгольской АССР // Проблемы Бурят-Монгольской АССР. — М.; Л., 1936. — Т. 2.
- Воронов М.Г.** Эколого-биологические основы повышения эффективности воспроизводства омуля в р. Селенге в современных условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб., 1993. — 18 с.
- Дыбовский Б.И.** Рыбы озера Байкал // Изв. Сиб. отд. РГО. — 1907. — Т. 7, № 1–2. — С. 1–25.
- Егоров А.Г.** Байкальский осетр — *Acipenser baeri stenorhynchus nation baicalensis* Nicolski. — Улан-Удэ, 1961. — 121 с.
- Жамбалова С.Г.** Профанный и сакральный миры ольхонских бурят (XIX–XX вв.). — Новосибирск: Наука, 2000. — 200 с.
- Кирилов Н.** Из прошлого байкальских рыбных промыслов // Изв. ВСОРГО. — 1886. — Т. 16, вып. 1–4.
- Книжкин И.Б.** Хариусы (*Thymallus* Cuvier, 1829) голарктики (систематика, филогеография, особенности экологии): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2009. — 56 с.

- Кожов М.М.** Природа Байкала как среда жизни для рыб // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. — Иркутск: Кн. изд-во, 1958. — С. 43–90.
- Кожова О.М., Бейм А.М.** Экологический мониторинг Байкала. — М.: Экология, 1993. — 352 с.
- Коротнев А.А.** Фауна Байкала // Краткий отчет к 50-летию Вост.-Сиб. отд. РГО: Юбилейный сб. — Киев, 1901.
- Красная книга Иркутской области.** — Иркутск: Время странствий, 2010. — 410 с.
- Красная книга редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений Бурятской АССР / отв. ред. Н.М. Пронин.** — Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1988. — 416 с.
- Красная книга Республики Бурятия. Редкие и исчезающие виды животных.** — 2-е изд., перераб. и доп. / отв. ред. Т.Г. Байкалов. — Улан-Удэ: Информполис, 2005. — 328 с.
- Красная книга РСФСР.** — М., 1985.
- Краснощечков С.И.** Биология омуля озера Байкал. — М.: Наука, 1981. — 144 с.
- Кузнецов И.Д.** Записка байкальских рыбопромышленников о нуждах рыбопромышленности на озере Байкал // Тр. III Всерос. съезда рыбопромышленников в 1910 г. — СПб., 1911. — Вып. 1. — С. 270–285.
- Левин И.П.** Рыболовство и рыбопромышленность на Ольхоне // Изв. ВСОРГО. — 1897. — Т. 28, № 1.
- Мамонтов А.М.** Акклиматизация рыб в Байкале // Тр. кафедры зоологии позвоночных. Т. 1 / под ред. П.Я. Тугариной. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2001. — С. 224–239.
- Мартоз А.** Письма о Восточной Сибири. — М., 1827.
- Мельник Н.Г., Дегтев А.И., Соколов А.В. и др.** Гидроакустическая оценка распределения омуля *Coregonus migratorius* в озере Байкал в мае — июне 2007 г. для определения его запаса // Состояние и проблемы искусственного воспроизводства рыбных запасов Байкальского региона: сб. докл. — Улан-Удэ: ЭКОС, 2008. — С. 68–73.
- Мишарин К.И.** Состояние и перспективы рыбного промысла в Восточной Сибири // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. ун-те. — 1942. — Т. 9, вып. 3–4.
- Мишарин К.И.** Байкальские сиви // Изв. Биол.-геол. НИИ при Иркут. ун-те. — 1947. — Т. 10, вып. 1. — С. 22–65.
- Мишарин К.И.** Байкальский омуль // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. — Иркутск: ОГИЗ, 1958. — С. 139–287.
- Неронов Ю.В.** Состояние, проблемы и перспективы искусственного воспроизводства ценных видов рыб в озере Байкал // 75 лет Большереченскому рыбноводному заводу: Сб. ст. — Улан-Удэ, 2008. — С. 73–74.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2006 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Сибирский филиал ФГУНПП «Росгеофонд», 2007. — 455 с.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2008 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Сибирский филиал ФГУНПП «Росгеофонд», 2009. — 455 с.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2009 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Сибирский филиал ФГУНПП «Росгеофонд», 2010. — 455 с.
- Об утверждении** Перечня объектов растительного и животного мира, подлежащих включению в Красную книгу Иркутской области: Постановление главы администрации Иркутской области от 29.05.2003 // Восточно-Сибирская правда. — 2003. — 19 июня.
- Палубис С.Э., Думанов М.П.** Большереченский рыбноводный завод: Страницы истории // Большереченскому рыбноводному заводу 70 лет. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2003. — С. 6–9.
- Пантелеев К.Н.** Рыбные богатства Байкала. Очерки по изучению Прибайкалья. — Иркутск, 1926.
- Пежемский П.** Рыбная производительность оз. Байкал // Вестн. РГО. — СПб., 1853. — Т. 8, кн. 4.

- Потакуев Я.Г.** Пищевые взаимоотношения планктоноядных рыб в оз. Байкал: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 1956. — 24 с.
- Раде Г.И.** Путешествие в Юго-Восточную Сибирь (1855–1859) // Зап. Имп. Русск. геогр. об-ва. — 1861. — Кн. 4. — С. 1–78.
- Рыбы** озера Байкал и его бассейна / Н.М. Пронин, А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок и др. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2007. — 284 с.
- Сабуров Н.Н.** Об омуле и о состоянии рыбопромышленности на Байкале // Изв. Вост.-Сиб. отд. Русск. географ. о-ва. — 1889. — Т. 19, № 5.
- Световидов А.Н.** Материалы по систематике к биологии хариусов оз. Байкал // Тр. Байкальской лимнологической станции АН СССР. — М.; Л., 1931. — Т. 1.
- Сельский И.В.** Примечание к статье П. Пежемского // Вестн. Имп. РГО. — 1853. — Т. 8, кн. 4.
- Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Аверин А.И., Синюкович В.Н., Орлов С.И.** Динамика численности поколений посольской популяции байкальского омуля в связи с уровнем режимом Байкала // 75 лет Большереченскому рабоводному заводу: сб. ст. — Улан-Удэ, 2008. — С. 89–92.
- Смирнов В.В., Шумилов И.П.** Омули Байкала. — Новосибирск: Наука, 1974. — 160 с.
- Скрябин А.Г.** Биология байкальских сегов. — М.: Наука, 1969. — 112 с.
- Стариков П.С.** Большереченский рабоводный завод. — Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1989. — 54 с.
- Стерлягова М.А.** Биология и промысел байкальских сегов // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. — Иркутск: ОГИЗ, 1958. — С. 288–310.
- Сорокин В.Н., Сорокина А.А.** Биология молоди промысловых рыб Байкала. — Новосибирск: Наука, 1988. — 216 с.
- Талиев Д.Н.** Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — 605 с.
- Топорков И.Г.** Выращивание байкальского омуля до 6-летнего возраста в искусственных условиях // Изв. БГНИИ. — 1963. — Т. 20. — С. 150–161.
- Топорков И.Г.** Биология молоди байкальского омуля (посольская раса): автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 1974. — 29 с.
- Топорков И.Г.** Современное состояние воспроизводства омуля, его кормовой базы и меры по их восстановлению // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. — Новосибирск, 1981. — С. 183–195.
- Топорков И.Г.** Влияние подъема уровня Байкала на запасы бычка-желтокрылки как основного рыбного корма байкальского омуля и других рыб // Исследование рыб Восточной Сибири: сб. науч. тр. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1987. — С. 18–26.
- Тугарина П.Я.** Хариусы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1981. — 281 с.
- Georgi I.G.** Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. — Berlin, 1775. — Bd. 1. — 970 s.
- Pallas P.S.** Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches. — St. Petersburg: Kaiserl. Akad. Der Wiss., 1773. — Th. 2. — 744 s.

8.4. ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО И ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ ЛЕСОВ

Лесное хозяйство региона рассматривается в пределах территории, включающей в российской части БПТ, в Монголии — водосборный бассейн реки Селенги, связанный со средообразующим объектом — всемирно известным озером Байкал (рис. 8.22).

Закон «Об охране озера Байкал» определяет правовые основы охраны озера как уникальной экологической системы Российской Федерации и

Рис. 8.22. Байкальский регион [Настоящее и будущее Байкальского региона, 1996].
1 — территория России; 2 — территория Монголии.



объекта всемирного природного наследия. Этим подтверждается, что Байкал останется уникальным лишь при условии сохранения не только самого озера, но и всей связанной с ним территории, включающей окружающие природные экосистемы. Приоритетное значение в этом плане имеют лесные экосистемы.

Правовые основы рационального использования, охраны, защиты и воспроизводства лесов определены Лесным кодексом РФ, принятым в 2006 г.⁴ Важнейшей формой регулирования антропогенных воздействий на леса служит их деление на группы с учетом экологического и хозяйственного значения древесной растительности.

Леса первой группы включают водоохранные, почвозащитные, заповедные, орехопромысловые и другие леса, средообразующее и ресурсоохранное значение которых значительно превосходит их лесопромышленную ценность. В лесах первой группы установлены наиболее строгие, ограниченные режимы лесопользования. Заготовка древесины допускается здесь только при рубках ухода,

⁴ Ряд статей данной редакции Лесного кодекса подвергается обоснованной критике; по-видимому, к нему будут приниматься необходимые поправки. — Прим. ред.

лесовосстановительных и санитарных рубках. Изъятие лесов первой группы из лесного фонда может быть произведено только по решению Правительства Российской Федерации.

К лесам второй группы относятся древостои в районах с высокой плотностью населения и ограниченными лесными ресурсами, вследствие чего непрерывное лесопользование в них требует введения ограниченных режимов эксплуатации.

Леса третьей группы обеспечивают основные потребности промышленности и населения в древесине; в них в основном и ведутся рубки главного пользования.

Леса Байкальского региона имеют огромное средообразующее и средозащитное значение. Их роль как стабилизаторов природной среды трудно переоценить. Являясь одной из важнейших частей биосферы, они выполняют водоохранные, климаторегулирующие, противозерозионные, санитарно-гигиенические, рекреационные и другие экологически значимые функции, служат естественными резервуарами для сохранения разнообразия живой природы. В то же время они имеют существенное значение как источник древесины и другой необходимой продукции.

Леса бассейна оз. Байкал представлены экосистемами высокогорий, среднегорий, низкогорий, плоскогорий, котловин и равнин. Горно-таежный пояс бассейна Байкала вместе с подтаежными лесами и субальпийскими редколесьями формирует около 80 % стока воды в озеро. Это свидетельствует о том, что леса и растительность в целом являются необходимым условием образования чистой байкальской воды. Можно уверенно утверждать, что Байкал как уникального природного объекта не может быть без окружающих его лесов. Леса покрывают около 70 % водосборной территории бассейна Байкала, площадь которой в целом составляет около 560 тыс. км²; из них порядка 330 тыс. км² приходится на его российскую часть.

Закономерности размещения лесных массивов в водосборном бассейне оз. Байкал предопределяются, с одной стороны, характером высотной поясности (см. гл. 3), а с другой — антропогенным прессом на леса. Низкая степень лесистости (0–20 %) отмечена в высокогорных и котловинных экосистемах, средняя (20–40 %) — в равнинных и частично в низкогорных экосистемах. Относительно высоким процентом лесистости (40–80 %) характеризуются среднегорные экосистемы. Высокая степень лесистости (80–100 %) свойственна экосистемам плоскогорий и среднегорий, где леса не затронуты рубками и сельскохозяйственным освоением.

В структуре породного состава лесов преобладают хвойные; они составляют более 80 %. При этом сосна составляет 31 %, лиственница — 33, кедр — 12, ель и пихта — 4 %. На мелколиственные породы (березу, осину и кустарники) приходится около 20 %. Широко распространены сосновые леса, наибольшие массивы их сосредоточены в Предбайкалье и Юго-Западном Забайкалье. Лиственничные леса образованы двумя видами лиственницы: сибирской и даурской — и представлены практически во всех экосистемах. Кедровые леса сосре-

доточены в предбайкальских и забайкальских высокогорных и среднегорных экосистемах. Леса, образованные пихтой сибирской, в бассейне оз. Байкал имеют узкий экологический ареал, в основном в экосистемах среднегорий центральной части хребта Хамар-Дабан. Еловые леса распространены незначительно, в основном в Предбайкалье и в поймах рек Забайкалья. Березовые леса произрастают повсеместно, но на ограниченных площадях; как правило, это вторичные леса.

Состояние лесов — высокоинформативный интегральный показатель, адекватно отражающий неблагоприятие экологической ситуации, вызванное воздействием целого ряда природных и антропогенных факторов, в том числе лесных пожаров, насекомых-вредителей, грибных болезней (эпифитотий), длительных периодов засухи, рекреационной нагрузки, техногенных выбросов. При этом основным критерием, определяющим степень негативного влияния на лесную экосистему, служит изменение состояния ее главного компонента — древесного яруса, или древостоя.

Среди факторов, оказывающих негативное воздействие на леса бассейна Байкала, наибольшую угрозу представляют лесные пожары, массовые размножения насекомых и загрязнение лесов атмосферными выбросами промышленных предприятий.

8.4.1. ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ В БАЙКАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ

Начальный этап освоения Сибири характеризовался отсутствием регламентации охраны лесов от пожаров. Напротив, выжигание лесов и превращение освободившихся площадей в сельхозугодья всячески поощрялось. Первым документом, направленным на охрану лесов от пожаров на территории Сибирской губернии, является указ Правительствующего сената Российской Империи от 28.02.1744 г. о защите лесов, «где имеется соболиный лов». Позже был принят еще ряд законодательных актов, воспрепятствовавших выжиганию лесов, однако в отсутствие специализированной лесоохранной государственной структуры результативность этих документов была низкой. Наблюдение за пожарной безопасностью лесов было возложено на земских комиссаров, в помощь которым придавались избираемые поселянами пожарные старосты. Последние следили за тем, чтобы население весной не устраивало опасных палов на сельхозугодьях, а в случае лесного пожара должны были организовать его тушение, привлекая крестьян ближайшего селения. Если этого было недостаточно, то через волостное правление пожарный староста мог привлекать и крестьян других селений. Решение о прекращении тушения лесных пожаров принималось земскими судами [Ващук, Швиденко, 2006]. Институт пожарных старост существовал на общественных началах, и результативность его была низкой. В 1835 г. издается подробнейшая инструкция «О мерах борьбы с лесными пожарами», которая детально регламентирует профилактические противопожарные мероприятия, способы противопожарной пропаганды, обязанности пожарных

сторожей, определение убытков от пожаров, ответственность за поджоги и т.п. Многие пункты этой инструкции актуальны и сегодня.

Согласно данной инструкции, исполнение противопожарных мер возлагалось на окружное, городское и земское начальство. Земскому суду предписывалось содействовать мобилизации населения на тушение лесных пожаров, а земская полиция совместно с органами местного самоуправления должна была осуществлять строгое расследование причин возникновения лесных пожаров и определять виновников.

Организация первых лесничеств «Высочайшим повелением императора Александра III от 15.02.1894 г.» способствовала улучшению охраны лесов силами лесной стражи; однако незначительная площадь лесничеств, малочисленность лесной стражи не могли коренным образом изменить ситуацию с охраной лесов от пожаров. Наличие огромных таежных пространств, не охваченных лесничествами, не позволяет оценить истинные масштабы лесных пожаров того времени на территории Иркутского генерал-губернаторства, в состав которого входили Иркутская и Енисейская губернии, Якутская и Забайкальская области. Представление об этих событиях можно составить лишь по некоторым опубликованным данным. В частности В.Б. Шостаковичем [1924] описан ущерб от пожара 1915 г., когда огонь полыхал в тайге по всей Сибири на площади 1,6 млн кв. верст. По ориентировочным подсчетам, в этом году погибло 165 млн м³ древесины.

8.4.1.1. Анализ горимости лесов на примере Иркутской области

Сохранившиеся сведения о горимости лесов с начала функционирования лесничеств страдают неполнотой, и лишь с середины XX в. появляется относительно надежная статистика лесных пожаров в Байкальском регионе.

Анализ динамики горимости лесов показывает, что количество пожаров по годам колеблется в большом диапазоне — от 330 до 3500 — и зависит прежде всего от погодных условий (табл. 8.1). Среднегодовое количество пожаров за более чем 60-летний период наблюдений составляет 1430 случаев. Наблюдается постепенное увеличение числа пожаров [Ващук, Швиденко, 2006].

Количество пожаров находится в прямой зависимости от густоты транспортной сети и плотности населения. С уменьшением этих параметров число пожаров заметно сокращается, а средняя площадь пожара увеличивается.

Анализ причин возгорания демонстрирует следующие результаты: более чем в 70 % случаев виновником является местное население, более 3 % — сельскохозяйственные палы, около 2 % — лесозаготовительные организации и около 1 % — экспедиции, работающие в лесу. Лишь 17,5 % пожаров возникает от «сухих гроз», а подавляющее большинство возгораний (82,5 %) — на совести человека.

Если смотреть на причины возникновения пожаров в историческом аспекте, то следует признать, что за последние два века мало что изменилось. Например, еще писатель Н.С. Щукин в 1830 г. писал в своем дневнике следующее: «Весною в окрестностях Иркутска обыкновенно горят леса на большом про-

8.4. Лесное хозяйство и проблемы охраны лесов

Таблица 8.1

Динамика горимости лесов Иркутской области за 1939–2009 гг.

Год	Количество пожаров	Лесная площадь, пройденная огнем, тыс. га	Средняя площадь одного пожара, га	Год	Количество пожаров	Лесная площадь, пройденная огнем, тыс. га	Средняя площадь одного пожара, га	Год	Количество пожаров	Лесная площадь, пройденная огнем, тыс. га	Средняя площадь одного пожара, га
1939	868	63,1	72,7	1965	2141	64,8	30,3	1988	329	44,2	134,4
1940	1045	11,4	106,6	1966	1154	12,4	10,7	1989	1256	25,7	20,5
1941	601	82,5	137,2	1967	1141	5,6	4,9	1990	3522	454,0	128,9
1942	815	201,6	247,4	1968	1790	28,0	15,5	1991	1420	80,1	128,9
1943	715	266,8	373,1	1969	2122	42,4	20,0	1992	1134	42,3	37,3
1947	3000	78,4	26,1	1970	1339	130,2	97,2	1993	2721	307,2	112,9
1948	615	22,2	36,1	1971	1512	208,1	137,7	1994	2449	172,7	70,5
1949	670	31,3	46,8	1972	1303	27,3	20,9	1995	1874	16,2	8,7
1950	1121	247,0	220,3	1973	1078	4,0	3,7	1996	2818	365,3	129,6
1951	638	65,8	103,1	1974	1461	8,3	5,7	1997	1975	63,5	32,1
1952	356	18,4	51,7	1975	998	3,3	3,3	1998	1011	25,5	25,2
1953	782	158,3	202,5	1976	1505	11,4	7,6	1999	1595	43,6	27,3
1954	1000	375,1	375,1	1977	1221	4,3	3,5	2000	1083	21,3	19,7
1955	596	57,0	95,6	1978	1717	14,4	8,4	2001	1151	23,3	20,2
1956	783	33,9	43,3	1979	2560	45,0	17,6	2002	1708	45,1	26,4
1957	1313	247,9	188,3	1980	1646	7,7	4,7	2003	3186	181,4	56,9
1958	2177	350,9	159,6	1981	1445	20,6	14,2	2004	498	6,9	13,8
1959	1221	205,5	168,3	1982	682	5,4	7,9	2005	1071	30,9	28,9
1960	1230	97,8	79,5	1983	882	4,6	5,2	2006	1482	122,5	82,7
1961	1167	60,8	52,1	1984	2024	114,1	56,4	2007	1582	37,4	23,6
1962	1608	590,9	367,4	1985	1498	208,2	139,0	2008	1935	48,0	24,8
1963	1605	78,1	48,6	1986	1565	374,4	239,3	2009	717	8,6	12,0
1964	2533	111,7	44,1	1987	924	32,2	34,8				

странстве. О прекращении сих пожаров очень мало заботятся; их заливают первый сильный дождь или крестьяне, но в таком только случае, если палы (так называют здесь лесные пожары) подойдут к деревне... Долго еще, очень долго будут гореть наши леса».

К сожалению, и в начале XXI в. лесные пожары большинством населения не воспринимаются как экологическая трагедия. В связи с этим огромную роль в предупреждении лесных пожаров играет противопожарная пропаганда среди населения, воспитательная и разъяснительная работа среди школьников, туристов и работников, чья профессия связана с пребыванием в лесу.

8.4.1.2. Обнаружение и тушение лесных пожаров

Обнаружение лесных пожаров происходит, как правило, с помощью авиации. В последние десятилетия заметную роль начала играть система космического автоматизированного мониторинга лесных пожаров. Создана специальная сеть орбитальных спутников (NOAA, TERRA, LANDSAT), позволяющая ежедневно отслеживать лесопожарную обстановку, дополняя данные авиатрулирования (рис. 8.23).

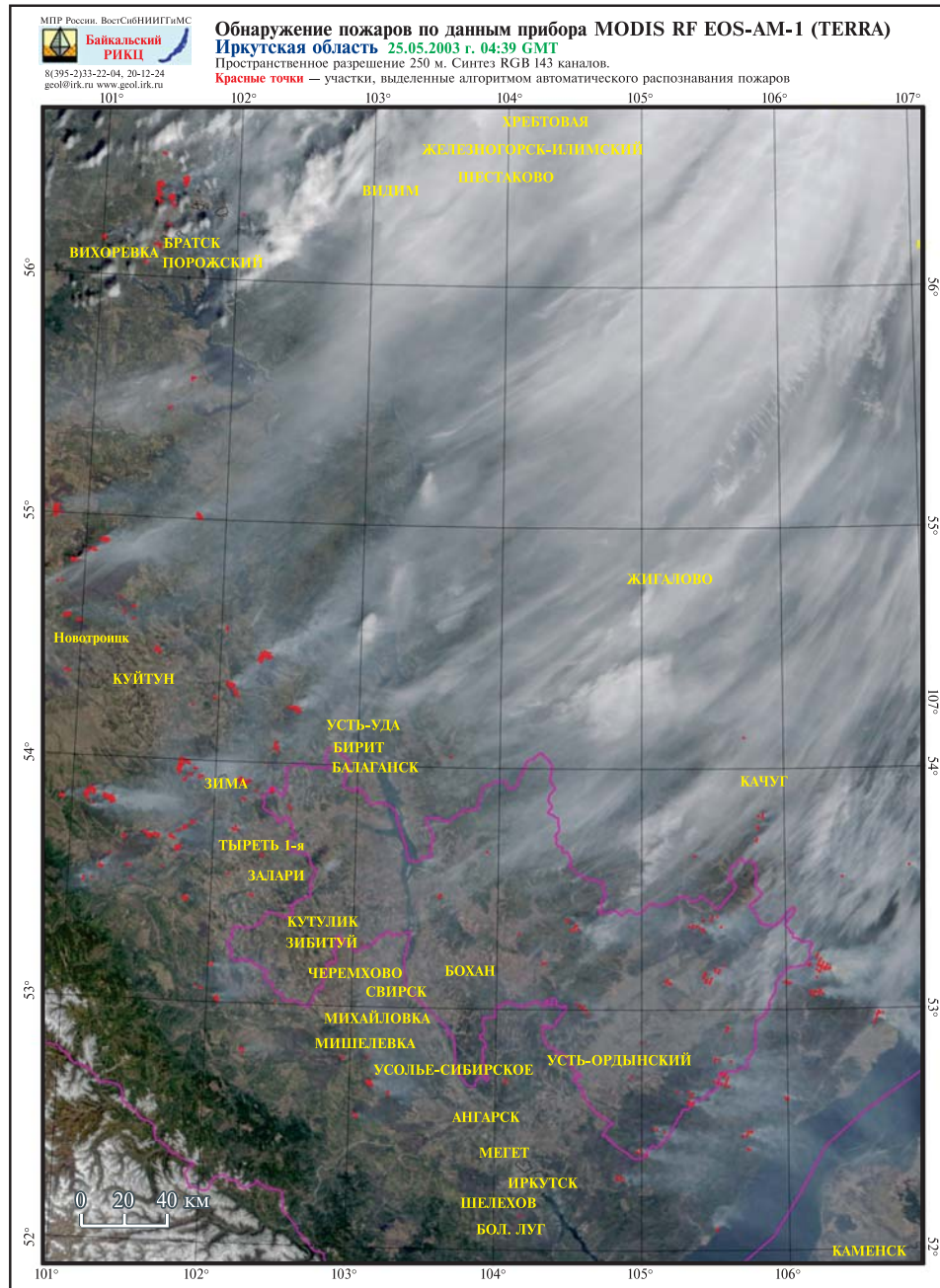


Рис. 8.23. Космический снимок территории Иркутской области 25.05.2003 г. с орбитального спутника TERRA, демонстрирующий местоположение очагов лесных пожаров (<http://www.geol.irk.ru/dzz/fire/0516-0531.htm>).

С целью раннего обнаружения лесных пожаров, возникающих от гроз, в летний период круглосуточно работает система грозопеленгации. Анализ материалов космического мониторинга и системы грозопеленгации позволяет службе воздушной охраны лесов выработать оптимальные маршруты авиатрулирования.

Продолжительность пожароопасного периода в лесах Байкальского региона в среднем достигает 170 дней. Пик весенней пожарной активности наступает, как правило, в мае, когда происходит активное иссушение почвы и напочвенного покрова при незначительном количестве атмосферных осадков.

Развивающийся в течение лета травяной покров способствует уменьшению числа пожаров и снижению интенсивности уже возникших. Исключение составляют засушливые годы, когда чрезвычайная пожарная опасность сохраняется в течение всей первой половины лета. В такие периоды происходит резкое увеличение числа пожаров и выгоревшей площади лесов.

Смещение пика горимости по площади на июнь — июль обусловлено возникновением в этот период пожаров в северной малонаселенной и труднодоступной части региона. Тушение таких пожаров затруднено, поэтому они охватывают значительные площади, если не удастся их ликвидировать на начальной стадии развития.

Лесные пожары подразделяются на три основных вида: низовые, верховые и подземные. В свою очередь, низовые пожары бывают слабой, средней и сильной интенсивности (рис. 8.24). Первые характерны для начала пожароопасного сезона, когда почва еще мерзлая, и в них сгорает лишь напочвенный покров, отпад и молодой подрост. Низовые пожары средней и сильной интенсивности характерны для летнего пожарного максимума. Эти пожары могут переходить в верховые (рис. 8.25) и наносят большой урон хвойным молоднякам.

В Байкальском регионе возникают главным образом низовые пожары. В то же время верховыми пожарами, наносящими самый большой урон лесам, охватывается в среднем до 20 % пройденной огнем площади.

Территории, где состояние сухопутных и водных транспортных путей позволяет обеспечивать тушение пожаров наземными силами и средствами, относятся к районам наземной охраны, вследствие ее надежности и независимости от погодных условий. Наземная охрана преобладает в южных районах Иркутской области; в северных труднодоступных районах приоритет остается за авиационной охраной. В ее арсенале имеются различные летательные аппараты (самолеты, вертолеты), способные осуществлять забор воды с природных водоемов и осуществлять ее выброс на очаг пожара. Начиная с 1970-х гг. при тушении крупных лесных пожаров применяется метод искусственного вызывания осадков из облаков путем введения в них специального кристаллизующего элемента [Никодимов, 1978].

К сожалению, в последние годы достаточно хорошо разработанная система обнаружения и тушения лесных пожаров не работает в полной мере из-за непродуманной политики ведения лесного хозяйства.



Рис. 8.24. Низовой пожар слабой интенсивности. Окрестности г. Иркутска, май 2007 г. (фото В.И. Воронина).



Рис. 8.25. Верховой пожар в районе пос. Малое Голоустное, июль 2003 г. (фото В.И. Воронина).

8.4.1.3. Естественное возобновление лесов на гарях

Естественное возобновление лесов на гарях растянуто во времени и зависит от площади пожарища и его давности, лесорастительных условий, наличия деревьев-обсеменителей.

Гари сосновых насаждений в наиболее распространенных группах типов леса (разнотравные и зеленомошные) через 6–10 лет удовлетворительно возобновляются главной породой на 50–60 % (рис. 8.26). При отсутствии источников обсеменения в разнотравных типах леса через несколько лет происходит задернение почвы и возобновление лесов мелколиственными породами. Площади, пройденные пожарами вторично, остаются невозобновленными.

Гари лиственных насаждений в течение 10 лет восстанавливаются на 70 % площади, в том числе хвойными — на 50 %; на 20 % площади происходит смена на лиственные породы и на 30 % — возобновление недостаточное или отсутствует (рис. 8.27). В составе хвойного возобновления преобладают ель, пихта, частично сосна и лиственница. Гари, не возобновившиеся в течение 6–10 лет, в результате сильного задернения еще долго остаются не покрытыми лесом и переходят в категорию пустырей.

Гари еловых и пихтовых насаждений в течение 10 лет восстанавливаются хвойными породами с преобладанием ели на 60 % площадей, со сменой пород на лиственные — на 30 % площадей. При повторных пожарах, уничтожающих



Рис. 8.26. Возобновление сосняков главной породой на гари 2003 г. в районе г. Гусино-озерск (Бурятия) (фото В.И. Воронина, 2009 г.).

темнохвойный подрост, на месте темнохвойной тайги формируются лиственных леса с участием осины, реже березы [Смирнов, 1969].

Гари кедровых насаждений возобновляются значительно хуже, чем гари других насаждений, и период их возобновления часто составляет более 10 лет. Через 10 лет после пожара можно ожидать удовлетворительное возобновление лишь на половине площадей, из которых до 15 % восстановится с преобладанием лиственных пород, а на остальной половине площади гарей возобновление лесов будет неудовлетворительным или будет отсутствовать. Основной причиной плохого возобновления является уничтожение огнем подроста, семян и отсутствие семенников.

При периодических пожарах на месте кедровой или кедрово-еловой тайги по склонам и водоразделам с легкими и теплыми почвами формируются сосновые леса. В этих условиях они являются длительно производными сообществами, особенно если площадь погибшей темнохвойной тайги обширна.

Гари лиственных насаждений возобновляются наиболее успешно и в краткие сроки.



Рис. 8.27. Возобновление гари 1998 г. лиственными породами в высокогорном лиственничнике. Байкальский хребет, перевал Даван (фото В.И. Воронина, 2008 г.).

8.4.1.4. Экологические последствия лесных пожаров

Лесные экосистемы имеют важное биосферное значение, и на протяжении столетий испытывают разностороннее воздействие человека. Все это время лес рассматривался исключительно как ресурс для хозяйственной деятельности. В последние десятилетия антропогенный пресс на лесные экосистемы всех континентов резко усилился, сократилась площадь лесов в мире в результате рубок и лесных пожаров, ухудшился качественный состав сохранившихся лесов на фоне возрастания выбросов парниковых и сопутствующих им токсичных газов в атмосферу. Все это вынудило мировое сообщество пересмотреть свое отношение к лесам. На первое место в современном мире выходят уже не ресурсные, а экологические функции лесов, их способность регулировать качество биосферы.

Климатические изменения последних десятилетий добавили остроты проблеме сохранения лесов. Наблюдается неуклонный рост числа лесных пожаров. В течение 2000–2005 гг. средняя площадь пожаров в лесах Сибири и Дальнего Востока, по спутниковым данным, увеличилась почти вдвое по сравнению

с предыдущими десятилетиями, достигнув 8,7 млн га. Наряду с возрастанием площадей, существенным образом возрастают интенсивность пожаров и их распространение на обычно не горящие торфяные почвы. Согласно некоторым моделям, если ожидаемые климатические изменения будут иметь место и существующая система охраны лесов от пожаров не будет улучшена коренным образом, хвойные леса бореальной зоны в течение нынешнего столетия будут уничтожены лесными пожарами с вероятностью, близкой к единице [Швиденко и др., 2003]. Это может привести к замене лесных экосистем лесостепными и степными формациями.

Реальность такого прогноза показывает уже произошедшая под действием пожаров замена темнохвойной тайги на сосняки в Приангарье. Это событие случилось в результате пожаров около 400–300 л. н., после появления здесь русских поселенцев [Бузыкин, Попова, 1978]. Пожары, выступая в качестве своеобразного экологического (гидро- и термомелиорирующего) фактора, способствовали широкой экспансии светлохвойных лесов. Прецедент есть.

Лесные пожары представляют собой серьезную опасность, так как сопровождаются большими эмиссиями двуокси углерода в атмосферу. Так, по данным Госкомстата России, за период 1990–2003 гг. лесные пожары охватили более 20 млн га лесопокрытой площади в России, в основном в зоне средней и южной тайги, и явились причиной прямых (в год пожара) эмиссий, оцениваемых в 240 Тг С/год⁵. По другим оценкам, в бореальных лесах Евразии в экстремальные годы число пожаров достигает 30 тыс., а площадь охватывает до 10 млн га [Валендик, 1996; Фурьев, Голдаммер, 1996]. По данным А.З. Швиденко и др. [2003], за период 1961–1997 гг. лесные земли России поглощали в среднем 240–270±5 Тг С/год. Эмиссия углерода при пожарах за последнее десятилетие XX в. оказалась сопоставимой с годовым стоком углерода на всей покрытой лесом территории России. Только в Средней Сибири ежегодная эмиссия углерода в результате пожаров в различных подзонах тайги оценивается следующим образом: в южной — 0,20 Тг С/год, в средней — 1,17 Тг С/год и в северной — 1,32 Тг С/год. Но это только разовые потери. Гораздо большее значение имеет то, что погибший при пожаре гектар леса не будет изымать из атмосферы около 1 тыс. т углерода ежегодно. Это показывает примерный расчет, основанный на данных Ф.И. Плешикова и др. [2003], для не самого продуктивного северотаежного лиственничного массива. Сосняк лишайниковый в южной подзоне средней тайги может аккумулировать в среднем 1,8 т углерода на гектар лесной площади. Легко подсчитать, что только в результате лесных пожаров в Сибири за 1990-е гг. ежегодная ассимилирующая способность лесов снизилась примерно на 20–25 Тг С/год, что составляет около 10 % годового стока углерода в леса России. Еще раз отметим, что это очень заниженный расчет. В реальности потери годового стока должны быть большими.

Высокая горимость лесов будет сохраняться в течение длительного переходного периода климатических изменений, пока через систему обратных связей не установится необходимое равновесие между климатом, растительностью

⁵ Тг — тераграмм (1 Тг = 1 млн т).

и пожарами. По экспертной оценке, за счет перемещения зон растительности и распространения пожаров в суходольных и гидроморфных экосистемах масса ежегодно сгораемой органики в Средней Сибири может достигнуть 16 млн т против $\approx 5,4$ млн т в настоящее время. Соответственно в 3 раза возрастет и выброс двуокси углерода и твердых аэрозольных частиц в атмосферу. Есть основания полагать, что эти процессы дадут дополнительный импульс процессу потепления климата [Фуряев и др., 2004].

Была сделана попытка приблизительно оценить энергетику крупномасштабных лесных пожаров в Сибири, для чего К.Г. Леви с соавторами [2004] разработал специальную энергетическую шкалу. Ее применение позволило приблизительно определить выделившуюся энергию одного из самых больших лесных пожаров в Сибири, зарегистрированного в 1915 г. Тогда леса горели на площади $1,6 \cdot 10^6$ км². Энергия пожара могла составить $5,1 \cdot 10^{16} - 1,2 \cdot 10^{17}$ Дж, что эквивалентно энергии землетрясения $M_L \geq 7$ по Ч. Рихтеру, но растянувшегося по времени на полгода.

Способна ли будет биосфера в ее современном состоянии справиться с таким энергетическим ударом и колоссальным поступлением в атмосферу CO₂ в случае возникновения широкомасштабных лесных пожаров? И есть ли альтернатива развития ситуации по такому катастрофическому сценарию?

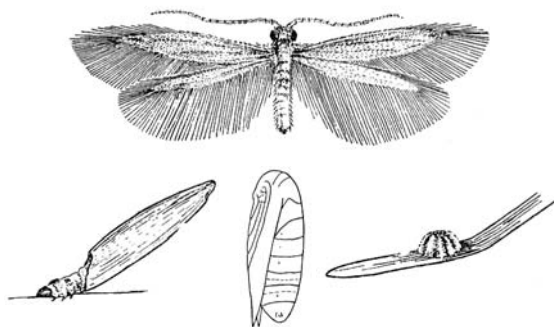
Единственным реальным способом улучшения ситуации является резкое увеличение лесопокрытой площади путем лесовосстановительных мероприятий и коренного улучшения системы охраны и защиты лесов от пожаров.

8.4.2. НАСЕКОМЫЕ — ВРЕДИТЕЛИ ЛЕСА

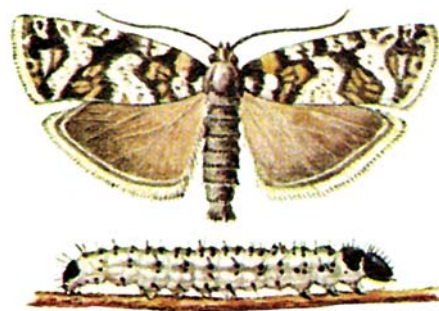
Эколого-хозяйственная значимость насекомых — вредителей леса определяется их способностью к массовым размножениям, характером и сроками наносимого вреда, биологической спецификой повреждаемых древесных и кустарниковых растений, условиями их произрастания. Наиболее значимую роль в лесопатологическом состоянии Байкальского региона играют хвое- и листогрызущие насекомые и стволовые вредители. Некоторые из них являются объектами внутреннего карантина — это сибирский и непарный шелкопряды, большой еловый лубоед и пять видов хвойных усачей из рода *Monochamus*.

8.4.2.1. Вредители листового аппарата

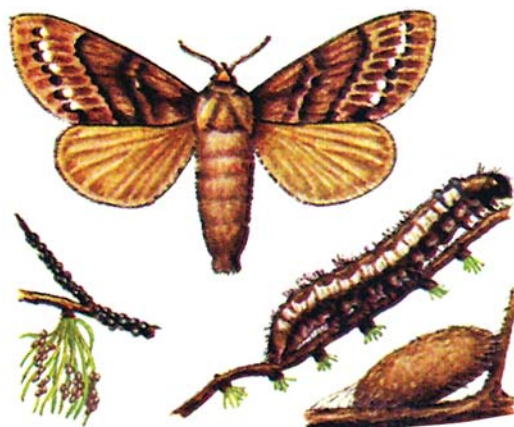
Вредители листового аппарата, или филлофаги, составляют одну из наиболее крупных эколого-хозяйственных групп лесных насекомых. К ним относятся виды, личинки которых питаются листьями (хвоей) древесных и кустарниковых растений. Одни из этих насекомых целиком поедают листву, другие производят ее *скелетирование* — оставляют нетронутыми жилки листа или же выедают внутренние ткани — *минируют* листья. Группа представлена несколькими отрядами насекомых, но наиболее многочисленны среди них чешуекрылые, или бабочки (рис. 8.28).



Лиственничная чехлоноска



Серая лиственничная листовертка



Сибирский шелкопряд



Пяденица Якобсона



Античная волнянка



Хвойная волнянка



Непарный шелкопряд



Ивовая волнянка

Березовая пяденица



Боярышница



Черемуховая горностаевая моль

Рис. 8.28. Чешуекрылые — вредители леса.

По степени отрицательного воздействия хвое- и листогрызущих насекомых на леса принято выделять пять уровней их вредоносности.

Максимальная вредоносность, связанная с распадом насаждений вследствие гибели основной лесообразующей породы, характерна для сибирского шелкопряда в кедровых и пихтовых лесах.

Высокую вредоносность, сопряженную с изменением структуры насаждений из-за куртинного усыхания и изреживания деревьев первого, а также массового усыхания деревьев второго яруса, подроста и молодняка, имеют звездчатый пилильщик-ткач в сосновых насаждениях, сибирский шелкопряд, непарный шелкопряд и пяденица Якобсона в лиственничниках. В этих очагах деревья выдерживают дефолиацию⁶ в течение 2–3 лет подряд.

Умеренная вредоносность — хроническое снижение продуктивности насаждений, связанное с глубокими потерями прироста древесины и семеношения лесообразующей породы. Такие последствия вызывает дефолиация сосны хвойной волнянкой, лиственницы — античной волнянкой, березы — березовой пяденицей, осины — ивовой волнянкой, черемухи — боярышницей.

Слабая вредоносность — временное снижение продуктивности насаждений за счет потерь прироста древесины и семеношения лесообразующей породы. Такие последствия вызывает, например, дефолиация лиственницы серой лиственничной листоверткой.

Незначительная вредоносность — экономически неощутимые потери прироста древесины. Такие последствия вызывает дефолиация лиственницы лиственничной чехлоносной даурской, черемухи — черемуховой горностаевой молью.

Уровни вредоносности учитывают при определении целесообразности проведения защитных мероприятий. Так, борьба с насекомыми, отличающимися умеренной вредоносностью, обычно не оправдывается с экономической точки зрения — затраты на ее проведение оказываются более высокими, чем денежный ущерб от снижения накопления древесины. С экологической точки зрения она тем более нецелесообразна, так как может привести лишь к неоправданному загрязнению среды инсектицидами. Напротив, если в выявленных очагах филофагов, отличающихся максимальной вредоносностью, не провести срочных истребительных мероприятий, леса погибнут. А это уже не только большой хозяйственный ущерб, но и экологическая катастрофа.

Ниже приводится краткая характеристика главнейших вредителей-филофагов.

Сибирский шелкопряд — самый опасный вредитель хвойных лесов Байкальского региона. Здесь он представлен двумя расами. Очаги массового размножения кедровой расы возникают в теплых, недостаточно увлажненных кедровых и пихтовых лесах Присяянья, Прибайкалья и Хэнтэй-Чикойского нагорья. Очаги лиственничной расы тяготеют к теплым сухим лиственничным лесам Предбайкалья, Западного Забайкалья и Северной Монголии. Объедание хвои кедра и пихты гусеницами шелкопряда сопровождается гибелью деревьев, нередко на значительных площадях. Повторяющаяся дефолиация лиственницы

⁶ Дефолиация — лишение деревьев хвойного или лиственного покрова.

вызывает сильное ослабление, а нередко и гибель лесов. Продолжительность развития одного поколения (генерации) обычно составляет 2 года, но при высокой численности вредителя может сокращаться до 1 года, а при низкой численности — затягиваться до 3 лет. Бабочки летают во второй половине июня — июле в вечернее и ночное время; яйца откладывают на хвоинки, реже на веточки деревьев. Через 2–3 нед появляются гусеницы. В зависимости от продолжительности генерации, гусеницы, дающие самцов, проходят 5–8 возрастов, дающие самок — 6–9 возрастов. Зимуют гусеницы в лесной подстилке. Окукливание происходит в коконах в кронах деревьев в июне — начале июля; продолжительность развития куколок — около 3 нед.

Для борьбы с шелкопрядом применяется авиационная обработка лесов бактериальными препаратами, часто с добавлением сублетальных доз ядохимикатов. При высокой численности гусениц в темнохвойных лесах целесообразна жесткая химическая обработка насаждений. Угроза распространения сибирского шелкопряда за пределы региона с перевозимыми лесоматериалами невелика, поскольку бабочки обычно не откладывают яйца на кору стволов деревьев, а период развития яиц непродолжителен.

Пяденица Якобсона — один из главных вредителей лиственницы в южных районах Восточной Сибири. У бабочек хорошо выражен половой диморфизм: самки бескрылы (см. рис. 8.28). Бабочки преимущественно встречаются во второй половине сентября. Зимуют яйца в кронах деревьев. Гусеницы отрождаются в конце мая и проходят за 2 мес пять личиночных возрастов. Окукливаются в лесной подстилке.

Непарный шелкопряд очень многояден: в составе его кормовых пород известно около 300 видов древесных, кустарниковых и травянистых растений. В Байкальском регионе представлен азиатской расой, выделяющейся вследствие поведенческих особенностей бабочек и гусениц исключительно высокими миграционными способностями. Массовые размножения вредителя происходят чаще всего в теплых лесостепных районах южной части Западного Забайкалья и в Северной Монголии, реже — в Приангарье и Прибайкалье. Очаги возникают в равнинных и низкогорных березовых и лиственничных остепненных лесах, в пойменных черемушниках и ивняках, в городских посадках и садах. Внешний вид самок и самцов очень различен, отчего и произошло название вида. Бабочки встречаются преимущественно в августе, могут совершать очень дальние перелеты. Яйца размещаются в крупных плоских кладках в каких-либо укрытиях в хорошо прогреваемых местах, часто совершенно не связанных с местами питания, например на скалах. Гусеницы выходят из яиц в конце мая следующего года, распускают паутинки и, подхваченные ветром, переносятся на большие расстояния, рано или поздно попадая на какие-либо кормовые растения. Развитие гусениц занимает полтора-два месяца. Гусеницы самцов проходят 5–6 личиночных возрастов, гусеницы самок — 6–7 возрастов. Куколки помещаются в рыхлых коконах в кронах деревьев; их развитие длится около 2 нед.

Хвойная волнянка развивается за счет различных хвойных пород, но очаги ее размножения возникают в Байкальском регионе только в сосновых остепненных лесах Забайкалья. Основной лет бабочек приходится на середину июля. Яйца откладываются на хвою и тонкие ветки; их развитие занимает две-три недели. Питание молодых гусениц продолжается до конца августа — середины сентября, после чего они уходят на зимовку в лесную подстилку, где сплетают рыхлые паутинистые коконы. Перезимовав, гусеницы возобновляют питание в конце апреля — начале мая. Гусеницы самцов имеют 6–7 личиночных возрастов, гусеницы самок — 7–8 возрастов (число возрастов уменьшается при высокой численности вредителя). Окукливание происходит в кронах деревьев во второй половине июня в коконах из редкой паутины. Развитие куколок занимает 2–3 нед.

Античная волнянка развивается на различных хвойных и лиственных древесных и кустарниковых породах. Очаги размножения в Байкальском регионе возникают в сухих лиственных лесах. Бабочки появляются во второй половине августа. Самки бескрылы и малоподвижны; откладывают яйца плотным слоем на поверхности куколочного кокона. Яйца зимуют. Отрождение гусениц происходит в первой половине июня. Гусеницы самцов имеют 4 личиночных возраста, гусеницы самок — 5 возрастов. Их развитие заканчивается в конце июля — начале августа. Окукливание происходит в кронах деревьев.

Березовая пяденица — чрезвычайно многоядный вид. Ее гусеницы развиваются на различных лиственных деревьях и кустарниках, а также на многих травянистых растениях. Очаги размножения возникают в лесостепных районах в березовых и осиновых лесах, в зеленых насаждениях городов. Бабочки в массе летают в начале июля. Яйцекладки размещают на ветвях и стволах деревьев. Гусеницы отрождаются через 10–12 дней и проходят 5 личиночных возрастов. Окукливание происходит в начале сентября в почве.

Ивовая волнянка — характерный филлофаг осины в Байкальском регионе, реже повреждает другие виды тополей и иву. Очаги массового размножения возникают в лесостепных районах, в чистых осинниках и смешанных лесах, а также в городских и поселковых посадках. Основной лет бабочек приходится на первую половину июля. Яйца помещаются на нижней стороне листьев в лепешкообразных кладках, покрытых пенным, застывающим на воздухе, желтоватым веществом. Гусеницы отрождаются во второй половине июля и в зависимости от условий развития проходят 5–8 возрастов. Зимуют они в средних возрастах в лесной подстилке. Окукливание происходит во второй половине июня в рыхлых паутинистых коконах в кронах деревьев. Развитие куколок продолжается 2–3 нед.

Боярышница довольно многоядна, развивается на различных дикорастущих и культурных плодовых деревьях. В Байкальском регионе предпочитает черемуху. Очаги размножения возникают в степных и лесостепных районах в поймах рек, сильно повреждаются городские посадки. Бабочки в массе летают во второй половине июня — начале июля. Гусеницы имеют пять личиночных возрастов. На зимовку уходят в середине августа, устраивая на ветвях коллектив-

ные зимние гнезда из нескольких сплетенных вместе поврежденных листьев. Весной гусеницы активизируются вскоре после развертывания листьев черемухи. Окукливание происходит в конце мая — начале июня.

Серая лиственничная листовертка — широко распространенный вредитель лиственницы. Очаги ее массовых размножений возникают в горных районах Сибири, охватывая иногда огромные территории. Бабочки летают с середины июля до конца августа. Яйца откладываются под чешуйки коры на ветвях и стволах деревьев. Гусеницы отрождаются весной во время распускания почек лиственницы. Они питаются в оплетенных паутиной пучках хвои, проходят пять личиночных возрастов. При высокой численности гусеницы открыто передвигаются по веткам в поисках отдельных сохранившихся хвоинок. Окукливание происходит в конце июня — начале июля в лесной подстилке.

Лиственничная чехлоножка проявляет свою вредоносность не столько в лесах, сколько в городских посадках. Ее длительно действующие очаги размножения возникают в наиболее запыленных насаждениях вблизи автодорог с оживленным движением. Бабочки летают в конце июня — первой половине июля. Яйца откладывают поодиночке на хвоинки лиственницы. Через 2 нед отрождаются гусеницы, которые внедряются в толщу хвоинок и выедают ее внутреннюю ткань (минируют хвою). Скрытно развиваются гусеницы двух первых возрастов. В августе появляются гусеницы третьего возраста. Отгрызая часть выеденной хвоинки, они превращают ее в защитный чехлик. Зимовка протекает на ветвях лиственницы. Вскоре после распускания почек гусеницы возобновляют питание, в середине мая переходят в четвертый возраст и строят более просторные чехлики. Закончив питание и не выбираясь из чехликов, они окукливаются в первой половине июня. По-видимому, скрытный образ жизни чехлоножки внутри хвоинок или под защитой чехликов и обеспечивает ее успешное выживание в условиях сильного загрязнения внешней среды.

Черемуховая горностаевая моль повреждает черемуху в степных и лесостепных районах; особенно возрастает ее вредоносность в городских посадках. Бабочки летают в июле — августе, самки размещают кладки яиц на коре молодых побегов, прикрывая их слизью, которая, застывая, образует пленчатый щиток. Отродившиеся гусеницы остаются зимовать под щитком. В дальнейшем они живут совместно, сначала минируя листья, а затем скелетируя их. При этом гусеницы опутывают листья паутиной, образуя на ветвях паутинные гнезда. В этих гнездах гусеницы и окукливаются в белых сигарообразных коконах. Развитие куколок занимает 2–3 нед.

8.4.2.2. Стволовые вредители

Эта многочисленная группа лесных насекомых включает главным образом представителей отряда жесткокрылых, или жуков (рис. 8.29). Личинки усачей и златок в начале своего развития питаются корой, а в более зрелом возрасте углубляются в древесину. Иногда они протачивают ее насквозь, резко понижая деловые и товарные качества лесоматериалов. Большинство короедов развиваются только в лубяных тканях. Они устраивают под корой гнезда, состоящие

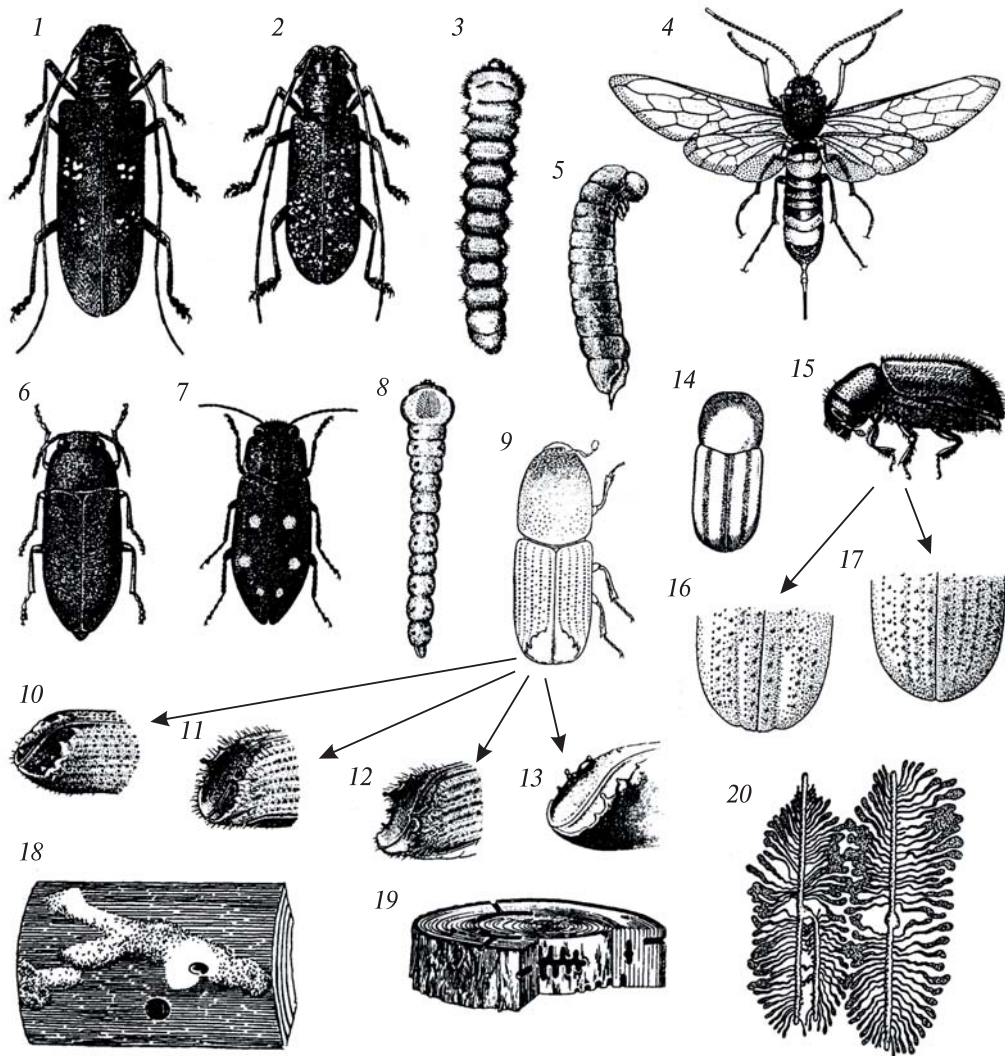


Рис. 8.29. Стволовые вредители.

1 — большой черный еловый или черный пихтовый усач; 2 — малый черный еловый усач; 3 — личинка усача; 4 — большой хвойный рогохвост; 5 — личинка рогохвоста; 6 — синяя сосновая златка; 7 — лиственничная златка; 8 — личинка златки; 9–13 — короеды: 9 — общий вид жука, 10–13 — скат надкрылий: малого лиственничного короеда (10), большого лиственничного короеда (11), шестизубого короеда (12), короеда-типографа (13); 14 — хвойный древесинник; 15–17 — сосновые лубоеды: 15 — общий вид жука, 16, 17 — скат надкрылий: большого соснового лубоеда (16), малого соснового лубоеда (17); 18–20 — повреждения: 18 — усача, 19 — древесинника, 20 — короеда-типографа.

из сложной сети ходов — маточных (прокладываемых взрослыми жуками), личиночных и ходов дополнительного питания молодых жуков. Исключение составляют короеды-древесинники, проделывающие ходы в поверхностных слоях заболони. Целиком в древесине протекает развитие личинок рогохвостов — представителей отряда перепончатокрылых.

В отличие от хвое- и листогрызущих насекомых, нападающих на жизнеспособные деревья, стволовые вредители в большинстве своем развиваются на уже мертвых деревьях и лесоматериалах. Лишь немногие виды заселяют живые деревья, как правило, ослабленные по каким-либо причинам. При этом они наносят физиологический вред, т.е. усиливают ослабление деревьев и в конечном счете ведут к их отмиранию. Чаще всего активизации таких насекомых предшествуют климатические факторы и повреждение древостоев хвоегрызущими насекомыми, пожарами, ослабление аэропромвыбросами.

Из числа стволовых вредителей, причиняющих физиологический ущерб деревьям сосны, наиболее опасны *большой и малый сосновые лубоеды*. Накоплению их численности способствуют захламленность лесосек, обилие неокоренных лесоматериалов (в том числе дров), ослабление деревьев загрязнением атмосферы. Лубоеды — характерные обитатели пригородных лесов, насаждений, примыкающих к дачным поселкам, нижним и верхним лесоскладам. Жуки проходят дополнительное питание, протачивая молодые ветви преимущественно в верхней части кроны. При умеренной численности вредителей это стимулирует образование у сосны шпилевидных вершин, а при массовом отмирании ветвей деревья становятся пригодными для развития личинок лубоедов в тканях ствола. Как дополнительный фактор ослабления и отмирания древостоев лубоеды проявили себя в лесах, подверженных действию фтористых выбросов Иркутского алюминиевого завода в первые 10–15 лет после его пуска.

Большой еловый лубоед в Байкальском регионе довольно редок, встречается в теплых травяных и мертвопокровных сосняках, образуя небольшие очаги размножения на горях. Самки внедряются в комлевую часть и корневые лапы ослабленных пожаром сосен. Вокруг входных отверстий образуются смоляные воронки, по которым легко опознать деревья, заселенные данным вредителем. Отрождающиеся личинки прогрызают общий семейный ход, в котором дважды зимуют. Куколки встречаются с июня по август. Иногда гнезда полностью окольцовывают основания стволов, что влечет за собой гибель деревьев. Для борьбы с лубоедом применяются санитарные рубки. При этом откомлевки срубленных деревьев длиной около 50 см подлежат уничтожению.

Своеобразным вредителем жизнеспособных деревьев лиственницы является *алтайский лиственничный усач*. Его крупномасштабные очаги размножения отмечались на Алтае и в Восточном Забайкалье. В Байкальском регионе усач более свойствен Северной Монголии, на остальной территории встречается sporadически в древостоях с повышенной теплообеспеченностью.

Генерация вредителя двухгодичная. Жуки летают в июле — августе, для откладки яиц скапливаются на перестойных, обесхвоенных насекомыми или поврежденных пожарами деревьях. Яйца откладывают в трещины коры широкой

полосой вдоль одной из сторон ствола, чаще всего вдоль южной стороны. Массовое внедрение личинок в живую ткань коры сопровождается гибелью большинства из них вследствие засмоления. Но и само смоловыделение деревьев при этом истощается, и те личинки, которым удалось выжить, начинают свое успешное развитие. В первое лето они питаются лубом, на зимовку остаются в коре. С весны следующего года они прокладывают в лубе и поверхностных слоях заболони широкие горизонтальные ходы, а в середине лета углубляются в древесину, где протекает вторая зимовка. Окукливание происходит в конце мая — середине июня третьего календарного года. Поскольку усачом заселяется не вся поверхность ствола, а лишь вертикальная полоса, достигающая середины или двух третей его высоты, жизнеспособность поврежденных деревьев сохраняется, иногда в течение многих десятилетий, но источенная древесина теряет свои деловые качества.

Среди стволовых вредителей, наносящих физиологический ущерб пихтовым древостоям, особо опасен *большой черный еловый*, или *черный пихтовый*, усач, относящийся к хвойным усачам рода *Monochamus*. Это неизменный поселенец в очагах сибирского шелкопряда. У деревьев, объединенных шелкопрядом, снижается выделение смолы и ее токсичность, что делает возможным проникновение личинок усача в живые ткани коры и питание ими (на здоровых деревьях внедрению насекомых в луб препятствует обильное смоловыделение). Развитие личинок завершается в толще древесины, а окукливание происходит в ее поверхностных слоях. Вылетевшие жуки проходят дополнительное питание в кронах деревьев, обгрызая кору молодых ветвей пихты. Поврежденные ветви усыхают и выглядят на фоне зеленых крон красноватыми метелками — «рыжиками». При массовом усыхании ветвей устойчивость деревьев понижается, и ткани коры становятся доступными для внедрения личинок нового поколения. В результате очаги усача, первоначально возникшие на участках поврежденного шелкопрядом леса, приобретают спонтанный характер и могут существенно расширить свои границы. Образованию очагов способствуют также климатические факторы, лесные пожары, ветровалы, атмосферное загрязнение.

Большинство других хвойных усачей не может развиваться на живых деревьях, но причиняет колоссальный технический ущерб неокоренным лесоматериалам при нарушении правил их хранения в лесу и на складах. Молодые жуки появляются в конце весны или в начале лета, проходят дополнительное питание, обгладывая кору тонких ветвей различных хвойных. Самки откладывают яйца в выгрызаемые в коре насечки. Личинки отрождаются в середине лета, питаются корой, лубом и частично заболонью. Зимуют под корой. В следующем сезоне они прокладывают ходы в древесине, периодически возвращаясь под кору для питания лубом и очистки хода. При этом часть опилок выталкивается наружу, что позволяет легко опознать зараженную древесину. Вторично личинки зимуют в кукольных колыбельках. Куколки встречаются в мае — начале июня. Отмирающие деревья и лесоматериалы всех хвойных пород в массе заселяет *малый черный еловый усач*, а тонкомерные деревья, сучья и порубоч-

ные остатки — *восточносибирский*, или *крапчатый*, *хвойный усач*. Для сосны и кедра характерны *черный*, или *бархатнопятнистый*, *хвойный усач* и *черный сосновый усач*. Все перечисленные хвойные усачи рода *Monochamus* включены в перечень карантинных объектов, ограниченно распространенных на территории Российской Федерации.

Большинство других стволовых вредителей не способны развиваться на живых деревьях. Они причиняют главным образом технический ущерб неокоренным лесоматериалам, снижая их деловые и товарные качества.

Своевременный вывоз заготовленной древесины и ее переработка позволяют избежать заселения лесоматериалов стволовыми вредителями. Как профилактическая мера очень эффективна также окорка заготовленных лесоматериалов. На лесосеках и складах применяется обработка древесины инсектицидами. Для предупреждения развития и ликвидации очагов размножения в ослабленных древостоях практикуются санитарные рубки.

Приложение

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ ВРЕДИТЕЛЕЙ, УПОМЯНУТЫХ В ТЕКСТЕ

Отряд жесткокрылые, или жуки — Coleoptera

Алтайский лиственничный усач — *Xylotrechus altaicus* Gebl.

Тонкоусый еловый дровосек — *Tetropium gracilicorne* Rtt.

Большой еловый лубоед — *Dendroctonus micans* Kug.

Большой лиственничный короед — *Ips cembrae* Heer

Большой сосновый лубоед — *Tomicus piniperda* L.

Большой черный еловый, или черный пихтовый, усач — *Monochamus urussovi* Fisch.

Восточносибирский, или крапчатый, хвойный усач — *Monochamus impluviatus* Motsch.

Короед-типограф — *Ips typographus* L.

Лиственничная златка — *Melanophila guttulata* Gebl.

Малый лиственничный короед — *Orthotomicus laricis* F.

Малый сосновый лубоед — *Tomicus minor* Htg.

Малый черный еловый усач — *Monochamus sutor* L.

Синяя сосновая златка — *Melanophila cyanea* F.

Тонкоусый еловый дровосек — *Tetropium gracilicorne* Rtt.

Хвойный древесинник — *Xyloterus lineatum* Ol.

Черный сосновый усач — *Monochamus galloprovincialis* Oliv.

Черный, или бархатнопятнистый, хвойный усач — *Monochamus saltuarius* Gebl.

Шестизубый короед — *Ips sexdentatus* Voern.

Отряд чешуекрылые, или бабочки — Lepidoptera

Античная волнянка — *Orgyia antiqua* L.

Березовая пяденица — *Biston betularia* L.

Боярышница — *Aporia crataegi* L.

Отряд чешуекрылые, или бабочки — Lepidoptera

- Ивовая волнянка — *Leucoma salicis* L.
Лиственничная чехлоноска даурская — *Protocryptis obducta* Meyr. (= *Coleophora dahurica* Flkv.)
Непарный шелкопряд — *Lymantria dispar* L.
Пяденица Якобсона — *Erannis jacobsoni* Djak.
Серая лиственничная листовертка — *Zeiraphera griseana* Hbn.
Сибирский шелкопряд — *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.
Хвойная волнянка — *Calliteara* (= *Dasychira*) *abietis* Den. et Schiff. (= *D. albodentata* Vrm.)
Черемуховая горностаевая моль — *Yponomeuta evonymella* L.

Отряд перепончатокрылые — Hymenoptera

- Большой хвойный рогохвост — *Sirex gigas* L.
Звездчатый пилильщик-ткач — *Acantholyda posticalis* Mtsm.

**8.4.3. АТМОСФЕРНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ЛЕСОВ
БАЙКАЛЬСКОЙ ПРИРОДНОЙ ТЕРРИТОРИИ**

В современный период одним из значимых негативных факторов, влияющих на жизненный статус древостоев БПТ, является атмосферное промышленное загрязнение. На БПТ расположено более 10 промышленных узлов, наиболее крупные из них: Иркутский, Ангарский, Усольский, Шелеховский, Улан-Удэнский, Южно-Байкальский, Гусиноозерский, Нижнеселенгинский. Их выбросы характеризуются повышенной токсичностью вследствие присутствия в них оксидов серы, углерода, азота, а также фтористого водорода, аэрозолей тяжелых металлов, органических соединений. По данным на 2009 г., общий объем атмосферных выбросов от стационарных источников загрязнения в Иркутской области составил около 550 тыс. т, еще около 370 тыс. т загрязняющих веществ поступило от автотранспорта; в Республике Бурятия объемы выбросов достигают соответственно 96 и 118 тыс. т.

Мощная индустриализация Байкальского региона в перспективе будет еще более возрастать, в связи с чем возможно обострение проблем, связанных с сохранением структурной целостности и устойчивости лесов. Воздействие промышленного загрязнения особенно опасно для хвойных лесов, отличающихся повышенной чувствительностью к поллютантам. Такие виды хвойных деревьев Предбайкалья, как лиственница даурская, лиственница сибирская, ель сибирская, сосна обыкновенная, кедр сибирский, пихта сибирская, можжевельник обыкновенный, в сравнении с лиственными породами обладают на порядок меньшей устойчивостью к техногенным выбросам. Считается, что хвойные по чувствительности к атмосферным токсикантам близки к мхам и лишайникам.

Из загрязняющих веществ, присутствующих в выбросах предприятий региона, для растений наиболее опасны: кислотогенные газы, фотооксиданты, аэрозоли тяжелых металлов, органические загрязнители (углеводороды и их

производные — меркаптаны, пиридиновые основания, хлорированные углеводороды и др.). В целом преобладающая доля эмиссий (более 70 %) приходится на неорганические вещества, и, соответственно, около 30 % составляют органические соединения.

Среди кислотогенных газов фтористый водород, четырехфтористый кремний, хлор, хлористый водород, двуокись серы выделяются как наиболее сильные токсиканты для растительных организмов. Основными источниками их выбросов в атмосферу служат предприятия черной и цветной металлургии, нефтеперерабатывающей, целлюлозно-бумажной и химической промышленности, электростанции, работающие на угле, автотранспорт.

Влияние кислых газов на растения выражается в нарушении гомеостаза апопласта, подкислении цитоплазмы и нарушении ионного режима, вследствие чего происходит изменение хода окислительно-восстановительных реакций, распад полимерных соединений и разрушение структур клетки, подавление фотосинтеза, расстройство дыхания, водообмена и других процессов. Необратимые изменения в клетках и органах приводят к появлению некрозов листьев, сокращению ассимиляционной поверхности, нарушению деятельности камбия. Наиболее сильное подавление фотосинтетической активности наблюдается при хроническом угнетении насаждений фторсодержащими эмиссиями; при этом интенсивность фотосинтеза может снижаться на 60 %, а интенсивность дыхания — на 50 % в сравнении с фоновыми показателями. У древесных растений это вызывает задержку роста и развития, преждевременное старение и сокращение срока жизни. Длительное воздействие газов обуславливает нарастающую деградацию растительного организма, снижение его устойчивости к негативным биотическим и абиотическим факторам и в итоге приводит к отмиранию.

Необходимо также отметить, что все кислотогенные газы представляют угрозу для растений и как источники выпадения *кислых осадков*. Растворяясь в дождевой воде, каплях тумана и росы, эти газы образуют кислоты, которые, в свою очередь, могут вызвать некротическую пятнистость деревьев. Кислотные осадки значительно снижают продуктивность лесных экосистем, особенно на обедненных подзолистых почвах.

Группа фотохимических окислителей, или фотооксидантов, включает озон, пероксиацетилнитрат (ПАН), различные альдегиды. Хотя эти загрязнители обычно не вызывают массовой гибели лесов, вследствие возрастания объемов их выбросов и легкости распространения в атмосфере, они могут быть причиной серьезной дестабилизации лесных экосистем, включающих хвойные породы. Что касается озона, то его способность замедлять рост сельскохозяйственных растений известна уже несколько десятилетий. У покрытосеменных классическими симптомами повреждения озоном являются некротические пятна на листьях. В отличие от кислотогенных газов, которые действуют на мезофильные клетки, озон разрушает удлинённые клетки палисадной ткани. При воздействии высоких доз этого газа на листьях появляются темные мокнувшие участки. У хвойных озон вызывает некроз игл с последующим их отмиранием и опадени-

ем, а в итоге — снижение ширины годовых колец. ПАН в окружающей среде фотолитически распадается на диоксид азота и пероксиацетил-радикал, который, разрушая хлорофилл, в первую очередь нарушает функционирование фотосинтетического аппарата растений.

Другая группа опасных фитотоксикантов — тяжелые металлы. Главными источниками загрязнения воздуха и почв металлами служат продукты сжигания угля и выбросы промышленных предприятий, особенно горнодобывающих, металлургических, химических. Соединения металлов, выбрасываемых в атмосферный воздух в составе пыли, летучей золы, смога, оседают на почву и растения на расстоянии до нескольких десятков и даже сотен километров от источника эмиссий. В городах и вблизи автодорог растения содержат повышенные количества свинца, цинка, кадмия, меди, железа, никеля; при этом накопление металлов в растениях может превышать фоновое в десятки, а иногда и сотни раз. Многие металлы являются биогенными элементами, необходимыми для жизнедеятельности растительного организма в микроколичествах, например железо, медь, цинк. Однако при избыточном накоплении они выступают как опасные загрязнители. К особо токсичным для древесных растений относятся: свинец, ртуть, кадмий, кобальт, никель, хром, ванадий, медь, таллий. Аэрозоли металлов, попадая из воздуха на листья (хвою) и другие органы растений, частично удерживаются их поверхностью, частично проникают внутрь тканей. Фитотоксическое действие поступивших внутрь организма тяжелых металлов проявляется в нарушении функций ферментов, связывании главных метаболитов, расстройстве проницаемости клеточных мембран и ряде других патологических признаков. На уровне организма симптомы повреждения выражаются в появлении хлороза и некроза листьев и хвои, раннем листопаде, мелколистности, угнетении роста дерева, снижении биологической продуктивности.

Многие металлы могут длительное время циркулировать в биосфере. Например, значительное количество техногенной ртути попадает в донные отложения, где она может сохраняться десятки лет; в Мировом океане уже накопилось более 50 млн т этого тяжелого металла в виде токсичных соединений. Под воздействием микроорганизмов ртутные соединения постепенно превращаются в органические хорошо растворимые вещества (метилртуть), вторично загрязняющие воду и легко включающиеся в пищевые цепи.

Определенную долю в загрязнение окружающей среды вносит также алюминий (он не относится к тяжелым металлам). Этот элемент составляет значительную часть фракции твердых аэрозолей, присутствующих в выбросах алюминиевых заводов; кроме того, он может поступать в растения с летучей золой ТЭЦ и других потребителей угля. Особенно опасен алюминий для растений, произрастающих на кислых почвах. В этом случае в почвенном растворе нарушается функционирование корневой системы, возникают симптомы так называемого Al-токсикоза. Избыток алюминия отрицательно влияет и на фосфорный обмен растений. Алюминий осаждает в клетках значительную часть фосфора, который при этом выпадает из метаболизма, в результате чего наступает фосфорное голодание.

Широко распространены в регионе стойкие органические загрязнители (СОЗ), особенно полициклические ароматические углеводороды (ПАУ). При этом естественное загрязнение биосферы ПАУ незначительно по сравнению с потоками этих соединений от современного промышленного производства и автотранспорта. Изучение этих веществ ведется обычно в аспекте их негативного воздействия на человека и животных, поскольку ПАУ являются сильнейшими канцерогенами, проявляют мутагенную и тератогенную активность. Кроме того, они обладают высокой способностью накапливаться в окружающей среде и не разрушаться в течение длительного времени. Все это дает основание отнести их к суперэтоксикантам.

Что касается растений, то известно, что они могут синтезировать различные углеводороды в процессе метаболизма. В то же время они способны поглощать их и из окружающей среды — воздуха и почвы. Среди углеводородов различных классов ароматические наиболее фитотоксичны. При этом их негативное воздействие на растения возрастает с увеличением молекулярного веса соединения, а также при наличии в бензольном кольце боковых цепей (алкильных заместителей). Например, известно, что бенз(а)пирен и дибенз(а, h)антрацен негативно воздействуют на ферментные системы растений в результате процессов комплексообразования с атомами металлов в их активных центрах. Это вызывает частичную или полную деструкцию молекул ферментов, окислительное дезаминирование и другие превращения, а в конечном итоге — необратимую инактивацию ферментов. Способность ПАУ легко взаимодействовать с нуклеиновыми кислотами и белками генетической системы растительной клетки приводит к структурным перестройкам субстратов наследственности и в дальнейшем — к нарушению жизнедеятельности не только клетки, но и всего организма в целом.

Проведенные в Байкальском регионе исследования показали, что мощным аккумулятором ПАУ является хвоя сосны, вследствие чего она может быть использована в качестве надежного биологического индикатора присутствия СОЗ в окружающей среде. При мониторинге загрязнения атмосферы Прибайкалья обнаружено, что максимальный уровень аккумуляции ПАУ (полиароматических углеводородов) хвоей, составляющий 1500–1800 нг/г, регистрируется в зоне рассеивания выбросов Иркутского алюминиевого завода и на территории самого г. Иркутска. Наименьшее накопление ПАУ в хвое (20–60 нг/г) выявлено на севере Прибайкалья, в Присянье и других незагрязненных частях региона.

При определении состава ПАУ, аккумулированных хвоей в промышленных и урбанизированных районах БПТ, обнаружено 14–18 веществ данного класса, в том числе бенз(а)пирен, бенз(е)пирен, дибенз(а, h)антрацен, перилен, ацетонафтилен, ацетонафтен, флуорен, фенантрен, антрацен, флуорантен, пирен, хризен. Присутствие данных углеводородов типично для выбросов алюминиевого производства, объектов теплоэнергетики, работающих на твердом топливе, автотранспорта, что указывает на антропогенный источник ПАУ, аккумулированных в хвое. Сопоставление результатов накопления ПАУ хвоей сосны

со степенью их угнетения на загрязняемых территориях свидетельствует о значительном фитотоксическом эффекте этих поллютантов.

Существенную долю выбросов в рассматриваемом регионе составляют также органические соединения, производные углеводов — пиридиновые основания, меркаптаны, хлорированные углеводороды. Все они фитотоксичны. Пиридиновые основания представляют собой смесь пиридина и его метилпроизводных, образуются при термическом разложении каменного и бурого угля, нефти, горючих сланцев, торфа. Повреждающее действие пиридиновых оснований на растения проявляется в виде хлороза и некроза листьев, торможения ростовых процессов. Меркаптаны (органические соединения, содержащие серу) менее изучены с точки зрения их токсичности для растений. Есть сведения, что искусственная газация ветвей сосны, ели и пихты серосодержащими органическими соединениями, присутствующими в выбросах целлюлозно-бумажных заводов, вызывает некроз хвои с последующим ее отмиранием, при этом в хвое растений в значительных количествах накапливается элементарная сера.

Хлорированные углеводороды также относятся к СОЗ; это большая группа высокотоксичных соединений, среди которых наиболее распространены диоксины и полихлорированные бифенилы (ПХБ). Основные источники поступления диоксинов в окружающую среду — химические предприятия, производящие хлорорганические пестициды, растворители, полимеры; на втором месте стоит целлюлозно-бумажная промышленность; другие источники диоксинов — выхлопные газы автомобилей, сжигание промышленных и бытовых отходов. Интенсивное загрязнение окружающей среды ПХБ связано с их широким применением в электротехнике, печатных устройствах, конденсаторах трансформаторов, производстве пластмасс, также они используются как компоненты технических масел, входят в состав пестицидов. Из-за высокой химической стабильности ПХБ, диоксины и другие полихлорированные соединения долго сохраняются в неизменном виде. Эти токсикианты имеют способность концентрироваться в растительных и животных тканях и представляют серьезную опасность для всех живых организмов. Так, минимальная летальная для человека доза диоксинов составляет $3,1 \times 10^{-9}$ моль/кг, что на три порядка ниже, чем доза стрихнина, и на пять порядков ниже дозы цианидов. Есть сведения, что некоторые микроорганизмы способны полностью минерализовать ПХБ, однако этот процесс протекает очень медленно. Что касается растений, то пока однозначно не показана их способность детоксицировать органические загрязнители, хотя для некоторых высших растений (овсяница, люцерна, дуб, кипарис, ива, тополь) и водорослей выявлена способность к деградации ряда токсикиантов.

Загрязнение лесов БПТ аэропромвыбросами вначале носило локальный характер, т.е. было сосредоточено вблизи крупных предприятий, выбрасывающих в атмосферный воздух наиболее токсичные соединения. Сибирским институтом физиологии и биохимии растений СО РАН в конце 1960-х — начале 1970-х гг. начаты обследования лесов, прилегающих к Братскому и Иркутскому алюминиевым заводам; с конца 1970-х гг. проводились режимные наблюдения

на юго-восточном побережье оз. Байкал в пихтовых и кедровых древостоях северного макросклона хр. Хамар-Дабан, подвергающихся воздействию эмиссий Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (БЦБК); в 1980-х гг. начались обследования древостоев в пределах промышленной зоны Иркутской области, от г. Саянска до пос. Листвянка. В настоящее время исследованиями охвачен весь бассейн оз. Байкал (его российская часть). Полученные результаты изложены в целом ряде публикаций [Рожков, Михайлова, 1989; Михайлова и др., 2005а, б, 2006а, б, 2008; Афанасьева, 2005; Шергина, Михайлова, 2007; Плешанов, Морозова, 2009].

На основании этих исследований процесс ослабления лесов вблизи точечного источника аэропромвыбросов, т.е. вблизи одного промузла, представляется следующим образом. Появлению очага поражения предшествует латентная (скрытая) стадия, во время которой происходит накопление «критической массы» негативного воздействия и постепенное нарушение буферных свойств экосистем. Затем поражение проявляется визуально. Например, вблизи Братского алюминиевого завода (БрАЗ), отличающегося наиболее высоким уровнем аэропромвыбросов, латентный период составил менее 2 лет (пуск завода был осуществлен в 1966 г., а первые признаки поражения деревьев были зафиксированы в 1968 г.). Вблизи Иркутского алюминиевого завода (ИрКАЗ), мощность которого на тот период (1970-е гг.) была примерно в 3 раза меньшей, чем БрАЗа, латентный период продолжался около 12 лет (начало работы завода — 1962 г., появление первых признаков поражения лесов — 1974 г.). Воздействие эмиссий БЦБК, объем которых был сопоставим с таковым ИрКАЗа, визуально проявилось через 8–9 лет (завод начал работать в 1966 г., признаки поражения древостоев появились в середине 1970-х гг.).

Эмиссии алюминиевых заводов содержат высокоагрессивные фториды, поэтому в целом они более фитотоксичны в сравнении с выбросами целлюлозных заводов; однако в районе БЦБК специфика климата (повышенное увлажнение) и пород-лесообразователей (пихта и кедр) способствует широкому распространению и высокой активности грибных эпифитотий, которые синергически усиливают ослабление лесов атмосферными поллютантами [Плешанов, Морозова, 2009]. Таким образом, продолжительность скрытого периода зависит от объема и состава выбросов, природных условий произрастания древостоев, а также влияния сопутствующих поражающих факторов.

После появления видимых признаков повреждения — обширных некрозов хвои, дефолиации, суховершинности крон (рис. 8.30, 8.31) — ослабление и усыхание древостоев, как правило, развивается стремительно, по экспоненте, приобретая порой катастрофические масштабы. Так, в районе г. Братска площадь сильного поражения и усыхания лесов достигла максимума через 15–18 лет со времени появления первых пораженных древостоев; в районе г. Шелехова период развития наибольшего повреждения лесов продолжался 10–12 лет с момента визуального проявления поражения хвои (пожелтение, некрозы). В горных темнохвойных лесах юго-восточного побережья оз. Байкал площадь необратимо ослабленных, усыхающих и усохших древостоев была максимальной



Рис. 8.30. Дефолиация крон деревьев сосны, вызванная воздействием атмосферных промышленных выбросов (фото Т.А. Михайловой).

через 7–8 лет с момента появления первоначального их поражения. В начале 1990-х гг. (в ряде случаев чуть раньше) началось постепенное снижение объемов выбросов большинства промузлов, однако одновременного улучшения состояния лесов не наблюдалось, вследствие определенной степени инерционности, проявляющейся как при возрастании объема эмиссий, так и при его уменьшении. Появление «отклика» древостоев на уменьшение техногенной нагрузки, т.е. улучшение их физиологического состояния, фиксируется только через несколько лет. Например, ответная реакция древостоев вблизи ИркаЗа проявилась через 10 лет от начала снижения объема аэровыбросов. В настоящий период на территориях, прилегающих к промузлам, преобладает хроническое угнетение лесов умеренной интенсивности на фоне относительно стабильных объемов выбросов.

По данным на 2008 г., в пределах БПТ площадь в разной степени загрязненных лесов составляет примерно 30 % от лесопокрытой территории (20 % от общей площади) (рис. 8.32). Для юго-западной части БПТ (в Предбайкалье) характерной особенностью аэротехногенного загрязнения является перекрывание эмиссионных потоков от разных промышленных центров и формирование

значительной экологически неблагополучной территории с высоким уровнем загрязнения. Другая особенность этой территории — широкое распространение трансрегионального загрязнения, обусловленного переносом выбросов не только внутри рассматриваемой территории, но и из других регионов Сибири. В восточной и юго-восточной частях БПТ (в пределах Республики Бурятия) техногенное загрязнение лесов имеет иной, явно выраженный локальный характер и сосредоточено в окрестностях наиболее крупных промузлов — Улан-Удэнского, Южно-Байкальского, Нижнеселенгинского, Гусиноозерского. Трансрегиональное поле загрязнения занимает здесь сравнительно небольшие площади, в основном на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан и в дельте р. Селенги, а на остальной территории этой части БПТ оно не прослеживается. Во многом это обусловлено



Рис. 8.31. Обширный некроз хвои сосны, вызванный воздействием фторсодержащих эмиссий алюминиевого завода (фото А.С. Плешанова).

орографическими особенностями Забайкалья, а также меньшим объемом промышленных выбросов в сравнении с Предбайкальем.

Что касается лесов северной части БПТ, то в современный период они подвергаются незначительному аэротехногенному воздействию вследствие отсутствия там крупных промышленных центров. Наибольшее количество источников аэропромвыбросов сосредоточено в пределах Северобайкальского промышленного узла, в состав которого входят г. Северобайкальск и пос. Нижнеангарск. Ежегодный объем выбросов этого промузла составляет около 4 тыс. т загрязняющих веществ, причем в последние годы объем выбросов существенно не изме-

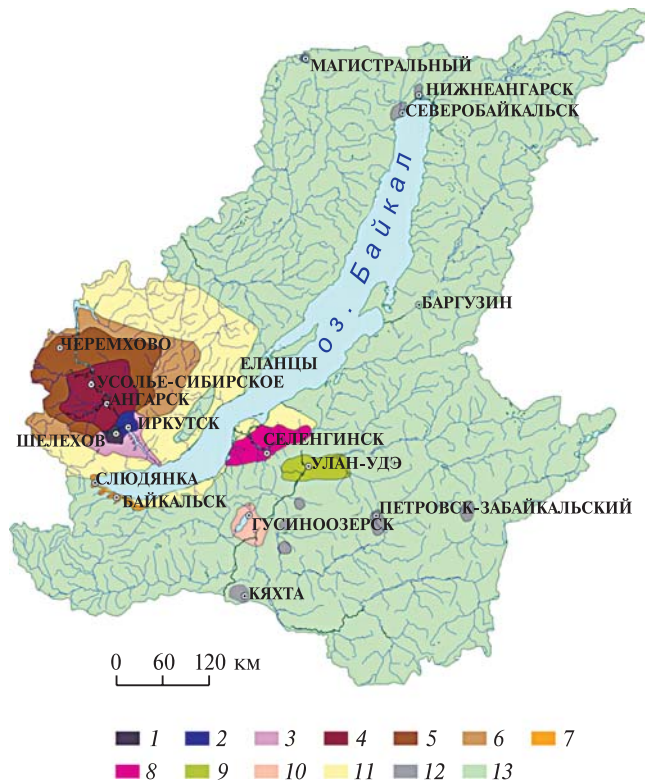


Рис. 8.32. Карта загрязнения лесов Байкальской природной территории.

1 — шелеховское поле загрязнения; 2 — иркутское поле загрязнения; 3 — иркутско-шелеховское поле загрязнения; 4 — ангарско-усольско-черемховское поле сильного загрязнения; 5 — ангарско-усольско-черемховское поле среднего загрязнения; 6 — ангарско-усольско-черемховское поле слабого загрязнения; 7 — южнобайкальское поле загрязнения; 8 — нижнеселенгинское поле загрязнения; 9 — улан-удэнское поле загрязнения; 10 — гусиноозерское поле загрязнения; 11 — трансрегиональное поле загрязнения; 12 — участки локального загрязнения; 13 — незагрязненные (фоновые) территории [по: Михайлова и др., 2008].

нялся. Слабое влияние аэровыбросов обнаруживается также вблизи некоторых населенных пунктов. Однако на большей части этой территории оно, по существу, отсутствует.

Были рассчитаны площади территорий, загрязняемых разными промузлами (поля загрязнения). Установлено, что под преимущественным сильным воздействием Шелеховского промузла находится более 45 тыс. га территории (шелеховское поле загрязнения), под преобладающим сильным воздействием Иркутского промузла — около 63 тыс. га (иркутское поле загрязнения). На некотором отдалении от этих городов наблюдается перекрывание их выбросов и выделяется так называемое иркутско-шелеховское поле среднего уровня загрязнения, составляющее по площади около 200 тыс. га. Еще большее слияние обнаруживают выбросы трех других промышленных центров — Ангарска, Усо́лья-Сибирского и Черемхово. Территория, загрязняемая этими городами, идентифицируется как одно крупное ангарско-усольско-черемховское поле загрязнения с площадью около 3 млн га. Вместе с тем это поле четко разделяется по уровню загрязнения: площадь сильно загрязняемой территории достигает 650 тыс. га, среднезагрязняемой и слабозагрязняемой — примерно по 1 млн 200 тыс. га каждая.

Выбросы городов Байкальска и Слюдянки образуют южнобайкальское поле среднего уровня загрязнения площадью более 60 тыс. га. Отдельное поле,

также среднего уровня загрязнения, образовано выбросами Селенгинска и Каменска, оно названо нижнеселенгинским, его площадь составляет около 200 тыс. га; здесь, по-видимому, преобладают выбросы Селенгинского ЦКК.

Под преимущественным воздействием аэровыбросов Улан-Удэнского промузла находится около 240 тыс. га территории, Гусиноозерского промузла — около 190 тыс. га. Улан-удэнское, нижнеселенгинское и гусиноозерское поля загрязнения характеризуются в основном средним уровнем загрязнения, высокий уровень регистрируется непосредственно в промзонах крупных предприятий.

Еще около 40 тыс. га (в общей сумме) составляют локальные участки слабого загрязнения от источников выбросов, расположенных в пределах некоторых населенных пунктов (г. Кяхта, пос. Тарбагатай, г. Петровск-Забайкальский, пос. Нижнеангарск, г. Северобайкальск и др.).

Территория трансрегионального поля загрязнения в Предбайкалье составляет обширную площадь — около 8 млн га, однако в пределах самой БПТ она почти вдвое меньше; как уже упоминалось, это поле обусловлено внутри- и межрегиональным переносом выбросов. На остальной лесопокрытой площади БПТ (около 70 %) загрязнение древостоев не обнаруживается.

Выделенные поля загрязнения отличаются по объему и характеру общей токсической нагрузки на растительность и окружающую среду в целом. Например, в ангарско-усольско-черемховском поле загрязнения в тканях растений обнаруживается очень высокое содержание серы и тяжелых металлов, в том числе ртути, свинца, кадмия, меди, железа. В шелеховском поле очень велика концентрация фторидов, содержание серы также значительно превышает норму, повышены уровни свинца, ртути, железа, кремния. Иркутское поле загрязнения характеризуется самым высоким содержанием свинца в тканях растений.

Разработанная карта состояния сосновых древостоев показывает территории, где выявляются насаждения разной степени угнетения (рис. 8.33). Древостои сильного угнетения обнаружены на площади 640 тыс. га, среднего — более 2 млн га, слабого — более 5 млн га. При этом сильное угнетение регистрируется вблизи крупных промузлов и на расстоянии до 30 км от них, среднее и слабое — на расстоянии от 30 до 100 км. Фоновые (относительно здоровые) ненарушенные насаждения, как правило, значительно удалены от промцентров (на 150–200 км). Наибольший процент фоновых древостоев приходится на северную, южную и восточную части БПТ. В юго-западной, наиболее загрязненной, части БПТ фоновые древостои обнаруживаются на локальных участках, например в бассейне р. Голоустной, а также в предгорьях Восточного Саяна.

Диагностирование жизненного состояния древостоев, т.е. отнесение их к угнетенным или здоровым, осуществляется на основе комплекса показателей — визуальных, морфометрических, физиолого-биохимических. В соответствии с количественными значениями этих показателей выделяются основные классы состояния древостоев: слабого, среднего, сильного угнетения и фоновые (относительно здоровые) насаждения.

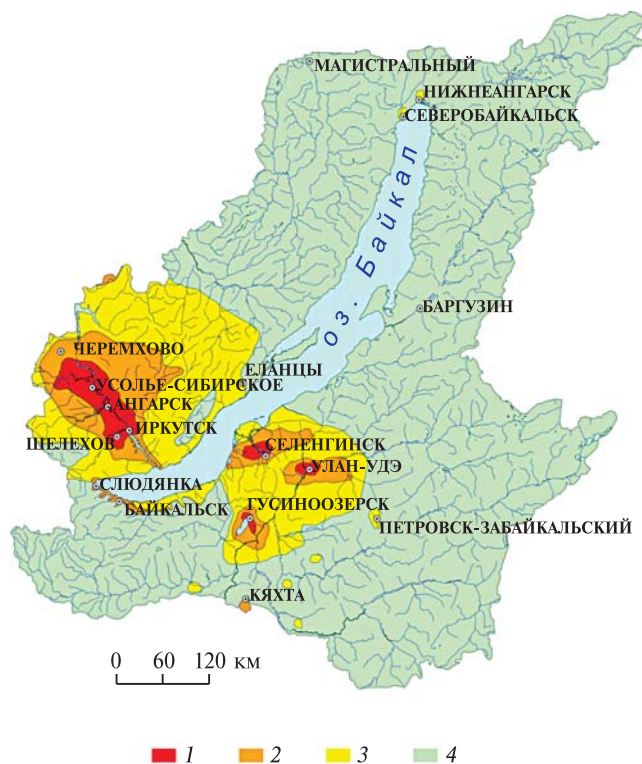


Рис. 8.33. Карта состояния древостоев Байкальской природной территории.

1 — сильное угнетение; 2 — среднее угнетение; 3 — слабое угнетение; 4 — фоновые древостои [по: Михайлова и др., 2008].

(обесхвоивания) крон может повышаться до 70 % и более при норме 20–25 %.

Среднеугнетенные древостои характеризуются состоянием выраженной хронической болезни, часто имеющей тенденцию к постепенному усилению. Продолжительность жизни хвои обычно не превышает 2–3 лет, масса и длина хвои и побегов уменьшены от 2 до 4 раз, линейный и радиальный прирост дерева падает в среднем на 25 %, уровень дефолиации крон составляет 45–55 %. Вместе с тем у таких деревьев еще достаточно активны ростовые процессы и защитные реакции.

Слабоугнетенные древостои в физиологическом плане характеризуются появлением небольших, но статистически достоверных нарушений метаболизма, которые еще мало отражаются на подавлении ростовых процессов и защитных механизмов деревьев. Визуально эти древостои отличаются от фоновых более высоким уровнем дефолиации крон деревьев, составляющим 25–35 %. Большинство морфометрических параметров также не соответствует фоновым

Древостои разных классов угнетения характеризуются определенными признаками. У сильноугнетенных деревьев изменения физиолого-биохимических показателей (активности ферментов, интенсивности фотосинтеза и дыхания, содержания белковых веществ, углеводов, биогенных элементов и др.) свидетельствуют об очень низком уровне защитных механизмов и ростовых процессов, часто находящихся на грани подавления. Морфоструктурные параметры также указывают на подавление ростовых процессов — продолжительность жизни хвои составляет в среднем два года, масса и длина хвои, а также масса и длина побегов меньше нормы в несколько раз, значительно снижен линейный и радиальный прирост деревьев. Уровень дефолиации

показателям: продолжительность жизни хвои не превышает 3–4 лет, подавление линейного и радиального прироста на уровне 10 %.

На жизненное состояние древостоев, в том числе фоновых, значительное влияние оказывают природные факторы: суровые климатические условия, распространение многолетней и сезонной мерзлоты, частые пожары, эпифитотии микромицетов (массовые грибные заболевания), очаги насекомых-вредителей. Негативное воздействие насекомых-вредителей и грибов-патогенов в лесах, ослабленных промышленными выбросами или в засушливые годы, возрастает. Общая тенденция такова — в насаждениях сильной и средней степени угнетения насекомые и микромицеты могут усилить ослабление деревьев и ускорить процесс их гибели, но, как правило, они не выступают главным повреждающим фактором. В то же время из этого правила есть исключения. В частности, в пихтовых лесах северного макросклона хр. Хамар-Дабан эпифитотии, в силу специфики природных условий, часто играют решающую роль в ослаблении насаждений, загрязняемых выбросами Байкальского целлюлозно-бумажного комбината.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие виды лесных пожаров возникают в Байкальском регионе?
2. В чем суть экологического ущерба при лесных пожарах?
3. Опишите биологические особенности главнейших хвое- и листогрызущих вредителей леса.
4. Опишите биологические особенности главнейших стволовых вредителей леса.
5. Фитотоксическое действие неорганических и органических загрязняющих веществ (кислотогенных газов, аэрозолей тяжелых металлов, фотооксидантов, ПАУ, хлорированных углеводородов и др.).
6. Поля загрязнения лесов в пределах Байкальской природной территории, их площади, особенности распространения эмиссий, характер токсической нагрузки.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Аглас Иркутской области. Экологические условия развития. — М.; Иркутск: Роскартография, 2004. — 90 с.
- Афанасьева Л.В. Влияние атмосферного промышленного загрязнения на сосновые леса бассейна реки Селенги: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Улан-Удэ, 2005. — 19 с.
- Бузыкин А.И., Попова Ф.П. Влияние пожаров на лесные фитоценозы и свойства почв // Продуктивность сосновых лесов. — М.: Наука, 1978. — С. 5–21.
- Валендик Э.Н. Экологические аспекты лесных пожаров в Сибири // Сибирский экологический журнал. — 1996. — № 1. — С. 1–8.
- Вашук Л.Н., Швиденко А.З. Динамика лесных пространств Иркутской области. — Иркутск: Иркутская областная типография № 1, 2006. — 392 с.
- Горшков А.Г., Михайлова Т.А., Бережная Н.С., Верещагин А.Л. Хвоя сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) как биоиндикатор загрязнения атмосферы полициклическими арома-

- тическими углеводородами // Химия в интересах устойчивого развития. — 2008. — № 16. — С. 159–166.
- Грачев М.А.** О современном состоянии экологической системы оз. Байкал. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. — 156 с.
- Леви К.Г., Задонина Н.В., Воронин В.И., Язев С.А.** Современная геодинамика и гелиодинамика: Энергетические и эмпирические шкалы интенсивности опасных природных явлений // Геодинамическая эволюция литосферы Центрально-Азиатского подвижного пояса (от океана к континенту): Материалы науч. совещания: В 2 т. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2004. — Т. 2. — С. 7–12.
- Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение.** — Л.: Наука, 1990. — 200 с.
- Михайлова Т.А., Бережная Н.С., Суворова Г.Г., Игнатьева О.В., Шергина О.В.** Трансформация ассимиляции углерода в древостоях, ослабленных промышленными эмиссиями // Сибирский экологический журнал. — 2005а. — № 4. — С. 745–751.
- Михайлова Т.А., Бережная Н.С., Афанасьева Л.В., Игнатьева О.В., Шергина О.В.** Воздействие фторсодержащих соединений на состояние хвойных лесов Предбайкалья // Лесоведение. — 2005б. — № 2. — С. 38–45.
- Михайлова Т.А., Бережная Н.С., Игнатьева О.В.** Элементный состав хвои и морфофизиологические параметры сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения. — Иркутск: Изд-во ИГ СО РАН, 2006а. — 134 с.
- Михайлова Т.А., Бережная Н.С., Игнатьева О.В., Шергина О.В., Суворова Г.Г., Янькова Л.С.** Влияние промышленных выбросов на ассимиляционный аппарат и фотосинтез в сосновых насаждениях Восточной Сибири // Успехи современной биологии. — 2006б. — Т. 126, № 2. — С. 221–232.
- Михайлова Т.А., Плешанов А.С., Афанасьева Л.В.** Картографическая оценка загрязнения лесных экосистем Байкальской природной территории техногенными эмиссиями // География и природные ресурсы. — 2008. — № 4. — С. 18–23.
- Настоящее и будущее Байкальского региона.** — Новосибирск, 1996.
- Никодимов И.Д.** Леса Иркутские. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1978. — 80 с.
- Плешанов А.С., Морозова Т.И.** Микроицеты пихты сибирской и атмосферное загрязнение лесов. — Новосибирск: Гео, 2009. — 115 с.
- Плешиков Ф.И., Ведрова Э.Ф., В.Я. Каплунов и др.** Цикл углерода в лиственничниках северной тайги // ДАН. — 2003. — № 2. — С. 246–248.
- Рожков А.С., Михайлова Т.А.** Действие фторсодержащих эмиссий на хвойные деревья. — Новосибирск: Наука, 1989. — 159 с.
- Смирнов А.В.** Леса Иркутской области // Леса СССР. — М.: Наука, 1969. — Т. 4. — С. 350–387.
- Тулохонов А.К.** Байкальский регион: Проблемы устойчивого развития. — Новосибирск: Наука, 1996. — 208 с.
- Фураев В.В., Голдаммер И.Т.** Экологические проблемы пожаров в бореальных лесах: Опыт и пути международного сотрудничества // Лесное хозяйство. — 1996. — № 3. — С. 7–9.
- Фураев В.В., Плешиков Ф.И., Злобина Л.П., Фураев Е.А.** Трансформация структуры и экологических функций лесов Средней Сибири под воздействием пожаров // Лесоведение. — 2004. — № 6. — С. 50–57.
- Шергина О.В., Михайлова Т.А.** Состояние древесных растений и почвенного покрова парковых и лесопарковых зон г. Иркутска. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2007. — 200 с.
- Швиденко А.З., Ваганов Е.А., Нильссон С.** Биосферная роль лесов России на старте третьего тысячелетия: Углеродный бюджет и Протокол Киото // Сибирский экологический журнал. — 2003. — № 6. — С. 649–658.
- Шостакович В.Б.** Лесные пожары в Сибири в 1915 году (к истории лесных богатств) // Изв. ВСОРГО. — Иркутск, 1924. — Т. 47. — С. 1–9.

8.5. ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Территориальная охрана природы имеет многовековую историю и до настоящего времени остается общепризнанным и непрерывно развивающимся направлением природоохранной деятельности. Основной формой территориальной охраны природы является функционирование особо охраняемых природных территорий (ООПТ) различных категорий, статуса и природоохранного режима. Несмотря на экстенсивный принцип заповедного дела, связанного с консервацией хорошо сохранившихся природных участков, территориальная охрана природы — наиболее эффективная форма сохранения биотического и ландшафтного разнообразия. В Байкальском регионе развитие системы ООПТ еще далеко от завершения, так как пока она не является репрезентативной с точки зрения включенности в границы охраняемых территорий всех видов уникальных и типичных сообществ растений и животных, ландшафтов.

Под термином «Байкальский регион» обычно подразумевается распространенное и не вызывающее принципиальных разногласий определение территории, включающей Иркутскую область, Республику Бурятия и Забайкальский край — субъекты РФ, объединенные принадлежностью к бассейну оз. Байкал [Природные ресурсы, 2009]. При этом необходимо понимать, что понятие «бассейн оз. Байкал» шире, так как включает существенную по площади часть бассейна Байкала на территории Монголии и незначительный по площади участок в Республике Тыва.

С принятием федерального закона «Об охране озера Байкал» стало легитимным понятие «Байкальская природная территория», которая делится на три экологические зоны с различным уровнем природоохранного режима и использования природных ресурсов.

Создание БПТ — еще один подход к территориальной охране природы. БПТ существенно отличается от понятий «Байкальский регион» и «бассейн оз. Байкал», так как включает в свои границы только российскую часть бассейна Байкала (или центральную и буферную зоны БПТ), а также зону атмосферного влияния, располагавшуюся в Иркутской области к северо-западу от бассейна.

История заповедного дела в Байкальском регионе. Территориальная охрана природы в России до XX в. была эпизодической, с ограниченными законодательными регламентами. До конца XVII в. жителями Сибири сохранялись уникальные участки лесов, горы, источники, рощи как сакральные места. Например, известны такие заповедные рощи Прибайкалья, располагавшиеся на особо живописных участках по берегам озера [Мельхеев, 1977]. В период царствования Петра I (1696–1725) природоохранная деятельность впервые стала государственным делом. Наиболее важными были его указы об охране леса, в соответствии с которыми впервые учреждались постоянные лесозаготовки, а леса подразделялись на две категории: охраняемые и эксплуатируемые [Чефранова, 1960; Pryde, 1972].

Близкие к современным представления о территориальной охране природы появились в середине XIX в. В частности, в 1888 г. был принят Лесной

кодекс [Реймерс, Штильмарк, 1978]. Сохранились сведения о существовании в Байкальском регионе в конце XIX в. у с. Узкий луг «заказанного» леса площадью 25 десятин (10,9 га), предназначенного для сдерживания песчаных наносов [Боржонов, 1978].

В начале XX в. лесные ресурсы в России продолжали сокращаться, стали очевидными недостатки Лесного кодекса в условиях доминирования утилитарного подхода к охране природы. Например, Закон об охоте от 1892 г. разрешал неограниченный отстрел «вредных» зверей — тигров, леопардов, волков [Вайнер, 1991], так как считалось, что увеличение численности дичи возможно только посредством уничтожения хищников. Тем не менее в период 1896–1913 гг. добыча соболя снизилась со 100 тыс. до 35 тыс., куницы — с 80 тыс. до 30 тыс. [Макаров, 1947]. В 1912 г. был организован первый центральный природоохранный орган — Постоянная природоохранительная комиссия под эгидой Императорского русского географического общества [Вайнер, 1991; Калихман, 2012], которая ставила своей целью содействие организации заповедников для восстановления численности пушных животных, в первую очередь соболя⁷.

По «ходатайству мехоторговых фирм» и по инициативе известного зоолога и охотоведа А.А. Силантьева в июне 1912 г. был принят закон «Об установлении ограничительных по охоте на соболя мер», в соответствии с которым его добыча запрещалась на три года. Одновременно царское правительство постановило «признать для сохранения соболя неотложность выделения охранных участков, так называемых заповедников, которые служили бы местом для спокойного существования и размножения соболей и центром их расселения в прилегающие охотничьи районы». А.А. Силантьев разработал «Проект обследования соболиных районов России в 1913–1915 гг.» для выделения территорий, где этот промысел имел большое значение для местного населения и где местными управлениями Министерства земледелия были намечены заповедники. В этот перечень попали Баргузинский уезд (Баргузинская экспедиция) Иркутской губернии; Минусинский, Канский и Нижнеудинский округа (Саянская экспедиция) Енисейской губернии [Егоров, 1990; Соловьев, 1920].

Главным результатом Саянской экспедиции под руководством Д.К. Соловьева стало создание первого в Сибири государственного Саянского заповедника (550 тыс. га) в соответствии с Обязательным постановлением Иркутского генерал-губернатора от 28.05.1915 г. [Иванов и др., 2008], а Баргузинской экспедиции под руководством Г.Г. Допельмайра — создание в 1916 г. Баргузинского заповедника (200 тыс. га) с примыкающим к нему с севера охотничьим участком (300 тыс. га) по Постановлению Иркутского генерал-губернатора от 17.05.1916 г. Однако из них только Баргузинский заповедник был официально утвержден специальным правительственным постановлением в 1916 г. и действует до настоящего времени.

В 1916 г. также был принят закон о заповедниках, в котором, в частности, говорилось: «Министру Земледелия предоставляется образовывать на землях

⁷ В сентябре 2012 г., в год столетия, Природоохранительная комиссия РГО была восстановлена.

единственного владения казны заповедники для сбережения и размножения охотничьих и промысловых зверей и птиц, на следующих основаниях:

1) Границы заповедников устанавливаются Министерством Земледелия и о выделенных в этих границах заповедниках объявляется во всеобщее сведение путем опубликования в Собрании Указаний и Распоряжений Правительства.

Примечание. В генерал-губернаторствах Приамурском и Иркутском границы заповедников устанавливаются по соглашению с подлежащими генерал-губернаторами.

2) В границах выделенных заповедников (ст. 1) воспрещается охота всякими способами на всякого рода зверей и птиц».

Судьба первых в нашей стране государственных заповедников сложилась по-разному. Саянского заповедника нет на современной карте. Он ликвидировался дважды: в 1918 г. из-за невозможности функционирования в условиях Гражданской войны и в 1951 г., когда были необоснованно закрыты многие заповедники России. Баргузинский заповедник, пережив существенное «урезание» территории в том же году, действует до сих пор на северо-восточном берегу оз. Байкал.

В 1911–1913 гг. под руководством Ф.Ф. Шиллингера проводилась работа по проектированию особых «заповедников-ферм» для полувольного разведения соболя в районе п-ова Святой Нос на Байкале. 31 января 1921 г. по декрету Совнаркома РСФСР «О Байкальских государственных заповедниках» с целью сохранения и разведения ценных пушных зверей, в частности соболя, а также парнокопытной дичи заповеданию подлежали местность Сикты близ с. Тунка Тункинской волости Иркутской губернии, о. Ольхон с Малым Морем и береговой полосой до гребня Приморского хребта, п-ов Святой Нос с перешейком, Чивыркуйский залив и прибрежная полоса до Баргузинского хребта, где также полностью запрещалась разработка естественных богатств. Эти заповедники фактически не функционировали и были ликвидированы в 1922 г. Есть упоминания в литературе о созданном до революции Китоиском соболином заповеднике, но более полных сведений о его функционировании нет [Шапошников, Борисов, 1958; Штильмарк, 1974, 1996; Реймерс, Штильмарк, 1978]. Кроме того, по состоянию на 1929 г. существуют сведения о наличии по крайней мере трех заказников в Бурятии: Выдринского (21 тыс. га) и Брянского (11 тыс. га) для охраны соболя, а также Мухинского (200 га) для водоплавающей дичи [Мониторинг..., 1991].

Общая характеристика действующих особо охраняемых природных территорий. В настоящее время на территории Байкальского региона представлены основные категории ООПТ, упоминаемые в федеральном законе «Об особо охраняемых природных территориях» (1995): государственные природные заповедники, национальные и природные парки, заказники федерального и регионального значения, а также незначительные по площади курорты и оздоровительные местности, ботанические сады, памятники природы [Иметхенов, Тулохонов, 1992; Лямкин, Соколова, 1999; Савенкова, 2001; Лямкин и др., 2006а; Калихман, 2007а]. На рис. 8.34 представлена структура ООПТ по состоянию на начало 2012 г. [Калихман Т., Калихман А., 2012].

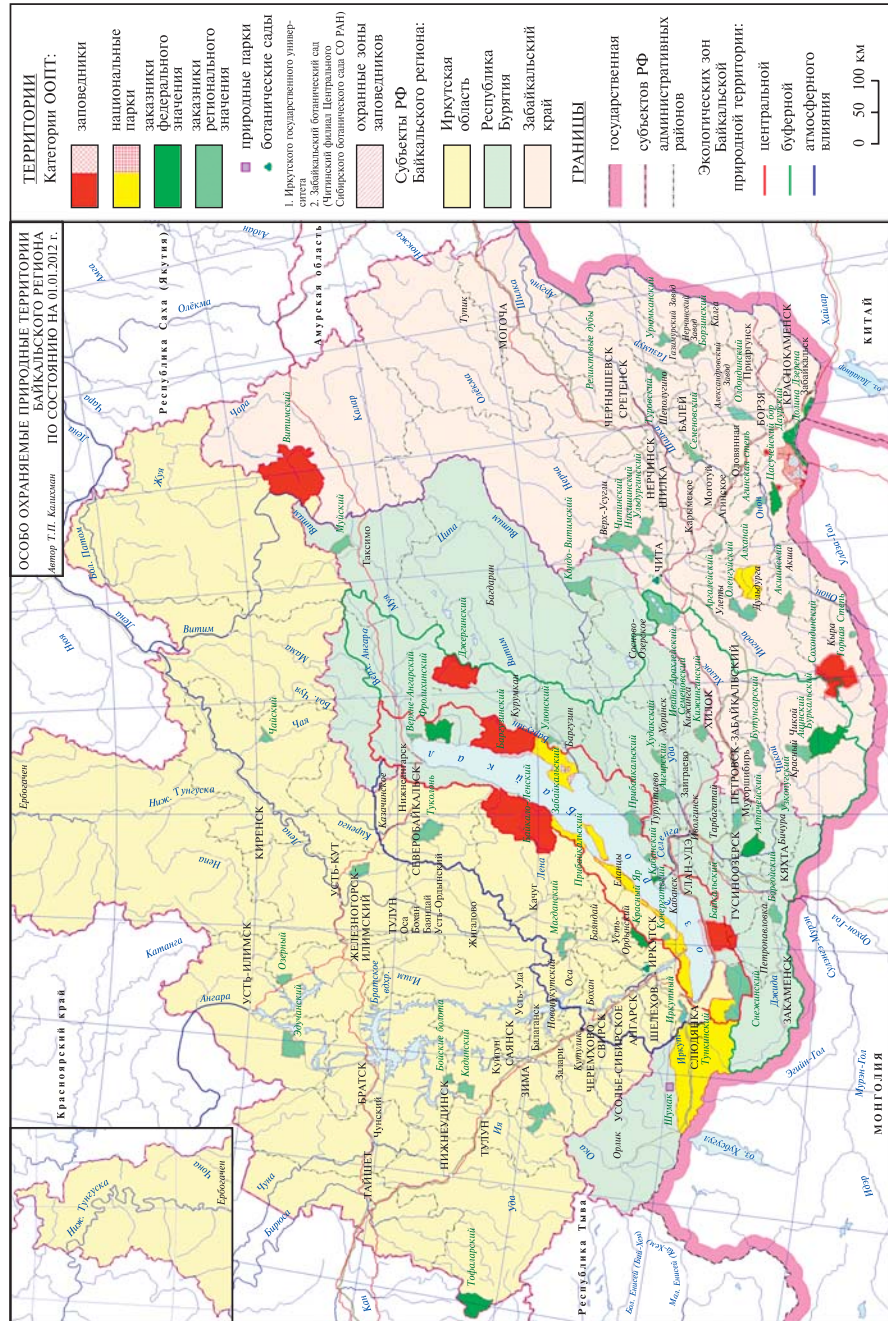


Рис. 8.34. Особо охраняемые природные территории Байкальского региона по состоянию на 01.01.2012 г. (Т. П. Калихман).

Общая площадь ООПТ (без учета курортов, памятников природы, ботанических садов и рекреационных территорий) составляет 7422,370 тыс. га, или 4,76 % от общей площади Байкальского региона, в том числе в Иркутской области соответственно 2421,162 тыс. га, или 3,13 %, в Республике Бурятия — 3090,409 тыс. га, или 8,80 %, в Забайкальском крае — 1910,800 тыс. га, или 4,42 % [Там же].

К **ООПТ федерального значения** относятся государственные природные заповедники (7 ООПТ, общая площадь которых составляет 2277,023 тыс. га, или 1,46 % от общей площади региона), национальные парки (4 ООПТ, 2008,195 тыс. га, или 1,29 %), заказники (8 ООПТ, 842,185 тыс. га, или 0,54 %) и памятники природы федерального статуса. Памятники природы федерального значения: «Мыс Улан-Нур» (Ольхонский район), «Белая выемка» (Слюдянский район), «Усть-Кутский источник» (Усть-Кутский район), «Исток р. Ангары» (на границе Иркутского и Слюдянского районов) в Иркутской области, а также «Ледники Кодара» (Каларский район) в Забайкальском крае. Из всех курортов и оздоровительных местностей в настоящее время федеральным статусом обладает только военный санаторий «Молоковка» в Читинском районе Забайкальского края. К федеральным ООПТ относятся два ботанических сада Байкальского региона, расположенные в городах Иркутске и Чите.

ООПТ регионального значения количественно доминируют. Они находятся в подчинении органов исполнительной власти субъектов РФ. Большинство из них — заказники регионального значения (42 ООПТ, общей площадью 2292,775 тыс. га, или 1,47 % от площади региона), памятники природы (246 ООПТ, из них 28 в Иркутской области, 152 в Республике Бурятия и 66 в Забайкальском крае), курорты и лечебно-оздоровительные местности (51 ООПТ), а также один природный парк (Республика Бурятия).

Число **ООПТ местного значения** существенно меньше. К ним относятся профилакторий Зымка (Могойтуйский район) в Забайкальском крае и 43 памятника природы в Иркутской области. Кроме того, в Ангарском районе Иркутской области ранее было принято теперь временно отмененное решение о создании двух заказников муниципального значения — «Сушинский Калтус» (или «Птичий») и «Широкая Падь».

Помимо ООПТ, определенных российским законодательством, в регионе есть и категории охраняемых территорий всемирного статуса, предусмотренные международными конвенциями и специальными межгосударственными соглашениями: объект всемирного природного наследия, биосферные резерваты, трансграничная охраняемая природная территория, ключевые орнитологические территории и водно-болотные угодья международного значения.

Объект всемирного природного наследия. Объект всемирного природного наследия (ОВПН) «Озеро Байкал» получил свой статус в 1996 г. в соответствии с Конвенцией ЮНЕСКО «Об охране всемирного культурного и природного наследия»⁸. Площадь этого ОВПН в документах по номинации — 8,800 млн га,

⁸ Ввиду того, что в начале 2009 г. работа Байкальского целлюлозно-бумажного комбината была возобновлена, и воздействие на оз. Байкал продолжилось, ЮНЕСКО опять присвоил этому объекту статус «ОВПН в опасности».

он занимает первое место в России и четвертое — в мире [Максаковский, 2005]. По уточненным данным, площадь центральной экологической зоны БПТ, внешними границами совпадающей с ОВПН, составляет 89 071 км² [Байкальская природная территория, 2006]. ОВПН «Озеро Байкал» — ООПТ международного статуса и соответствует всем четырем критериям, предусмотренным Конвенцией для природных объектов:

1. Отражает основные этапы в истории Земли, включая следы древней жизни, серьезные геологические процессы, которые продолжают происходить в развитии форм земной поверхности, существенные геоморфологические или физиографические особенности рельефа.

2. Отражает важные и длительные экологические и биологические процессы, происходящие в эволюции и развитии наземных, речных, прибрежных и морских экосистем и сообществ растений и животных.

3. Включает уникальные природные явления или эстетически ценные ландшафты.

4. Включает природные ареалы, важные с точки зрения сохранения в них биологического разнообразия, в том числе ареалы исчезающих видов, представляющие собой мировое достояние с точки зрения науки и сохранения природы.

Конвенция требует разработки в отношении ОВПН «Озеро Байкал» единой системы управления и единого юридического поля. Эти требования, а также размещение ОВПН на территории двух субъектов РФ (Республики Бурятия и Иркутской области) и 12 административных районов (Качугский, Ольхонский, Иркутский, Слюдянский, Тункинский, Закаменский, Селенгинский, Джидинский, Кабанский, Прибайкальский, Баргузинский, Северобайкальский) обусловили необходимость принятия специального федерального закона «Об охране озера Байкал» (1999) с целью обеспечения на территории ОВПН единых надсубъектных юридических и управленческих подходов в природоохранной деятельности. Закон легитимизировал понятия Байкальской природной территории и ее экологических зон — центральной, которая внешними границами совпадает с границами ОВПН «Озеро Байкал», буферной и атмосферного влияния. Границы БПТ и ее экологических зон утверждены в 2006 г. (рис. 8.35). Таким образом, границы ОВПН получили необходимый юридический статус.

В Законе РФ «Об охране озера Байкал» определяется *«Байкальская природная территория»*. В соответствии с законом в состав БПТ входят озеро Байкал и прилегающие к нему водоохранная зона, водосборная площадь в пределах территории России, особо охраняемые природные территории, а также территория шириной до 200 км на запад и северо-запад от озера. Общая площадь БПТ составляет 38,6 млн га.

На БПТ выделены следующие экологические зоны:

— *центральная* — включает оз. Байкал, его водоохранную зону, а также особо охраняемые природные территории, прилегающие к озеру;

— *буферная* — включает водосборную площадь оз. Байкал в пределах территории РФ;

8.5. Охраняемые природные территории Байкальского региона

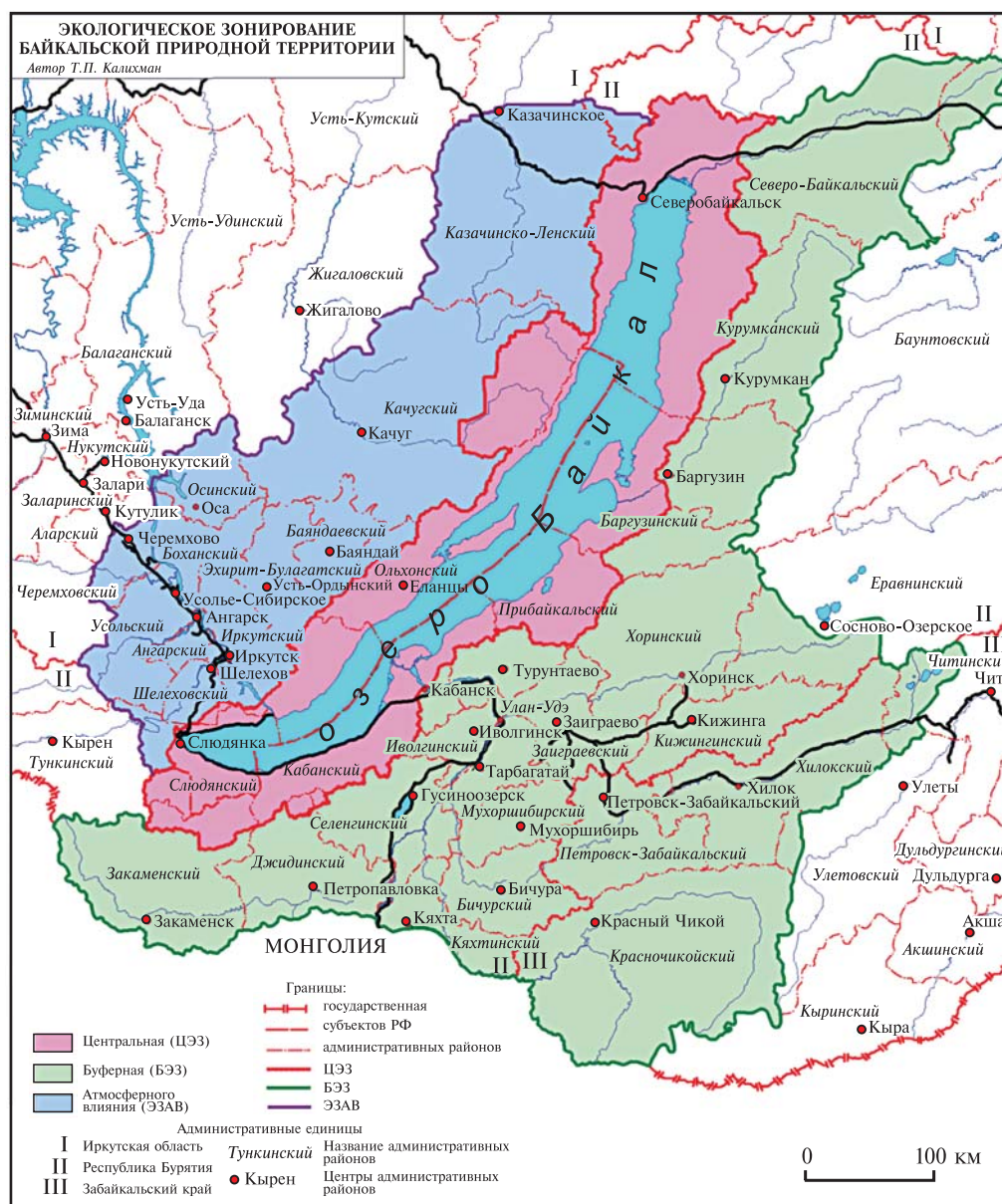


Рис. 8.35. Экологические зоны Байкальской природной территории.

— зона атмосферного влияния — включает территорию вне водосборной площади озера шириной до 200 км на запад и северо-запад от него, с которой возможен перенос атмосферных выбросов промышленных предприятий, оказывающих негативное воздействие на экосистему озера.

Существенная часть ООПТ основных категорий тяготеет к центральной экологической зоне БПТ, что в целом соответствует ее экологическому зонированию и пространственной дифференциации природоохранного режима.

Сложность единого управления ОВПН «Озеро Байкал» связана не только с многоуровневым административным делением и большой площадью территории, но и с нахождением в составе объекта земель различного назначения. Это земли лесного фонда, населенных пунктов, сельскохозяйственного и рекреационного назначения, государственного земельного запаса, а также земли ООПТ. Перечисленные категории земель различаются по своему статусу (федеральный, региональный и муниципальный), а также по режиму охраны и использования природных ресурсов.

Заповедники. Заповедники — ООПТ с наиболее строгим режимом сохранения природной среды и самые эффективные с точки зрения сохранения биотического и ландшафтного разнообразия, редких и исчезающих видов растений и животных. В их границах разрешена только охранная, научная и эколого-просветительская деятельность, а с 2011 г. — познавательный туризм.

Из семи государственных природных заповедников региона четыре являются биосферными в соответствии с международной программой ЮНЕСКО «Человек и биосфера»: Баргузинский, обладающий биосферным полигоном, Байкальский, Сохондинский и Даурский [Савенкова, 2001]. Последний входит, кроме того, в состав международного трехстороннего резервата «Даурский» по Соглашению 1994 г. между правительствами России, Монголии и Китая [Кирилук и др., 2006]. В границы Баргузинского заповедника вошла трехкилометровая полоса акватории Байкала вдоль побережья, Даурского заповедника — акватория одного из Торейских озер (оз. Барун-Торей), что повлияло на включение этой ООПТ в перечень водно-болотных угодий международного значения. Кроме того, обе ООПТ входят в список ключевых орнитологических территорий. В территорию Байкало-Ленского заповедника анклавно врезается участок бывшего предприятия «Байкалкварцсамоцветы».

Часть заповедников имеют охранные зоны — буферные территории, смягчающие переход от строгого режима сохранения природы к используемым участкам. Это Сохондинский, Байкальский и Даурский заповедники, причем у двух последних охранная зона включает существенную акваториальную часть.

Заповедник «Витимский» располагается в бассейне р. Лены, Даурский — в бессточной котловине, прилегающей к Амурскому бассейну, Байкало-Ленский — на водоразделе Ленского и Байкальского бассейнов, Сохондинский — на водоразделе Байкальского и Амурского, остальные — в пределах бассейна Байкала. Подавляющее число заповедников региона сохраняет высокогорные таежные экосистемы: Байкало-Ленский заповедник — Байкальский хребет, Баргузинский — Баргузинский хребет, Байкальский — хр. Хамар-Дабан, Джергинский — стык Баргузинского, Икатского и Южно-Муйского хребтов, Сохондинский — горный массив Сохондо, Витимский — стык Станового и Байкало-Патомского нагорий (Северо-Муйский и Кодарский хребты). Единственный заповедник — Даурский — полностью на своей территории сохраняет

травянистые (степные и луговые) и прибрежно-обводненные природные комплексы.

Национальные парки. В регионе насчитывается четыре национальных парка — категория ООПТ, которая в отличие от заповедников в большей степени нацелена на развитие туристической и рекреационной деятельности и имеет дифференцированный режим сохранения природной среды в связи с возможностью функционального зонирования их территории.

В законе об ООПТ для национальных парков предлагаются следующие виды функциональных зон: заповедная (запрещена любая хозяйственная деятельность, в том числе и рекреационная), особо охраняемая (или заказного режима, обеспечивает условия для сохранения природных комплексов со строго регулируемым посещением), познавательного туризма (для ознакомления с достопримечательными объектами), рекреационная, охраны историко-культурных объектов, обслуживания посетителей (для размещения мест ночлега, палаточных лагерей и иных объектов туристского сервиса, культурного, бытового и информационного обслуживания посетителей) и хозяйственного назначения (для функционирования инфраструктуры парка).

Функциональное зонирование национальных парков Байкальского региона различается. Например, в Забайкальском парке помимо зон, перечисленных выше, определена зона сохраняемой акватории и традиционного экстенсивного природопользования, где разрешен регулируемый лов рыбы (6165 га, или 2,7 %); в Прибайкальском парке также выделена зона традиционного природопользования (33 900 га, или 8,1 %), но нет особо охраняемой; в Тункинском парке создана лечебно-оздоровительная зона, включающая курорт «Аршан» и водолечебницу «Нилова Пустынь» (200 га, или менее 1 %), а также зона ограниченного хозяйственного использования для традиционно сложившейся сельскохозяйственной деятельности местного населения (225 300 га, или 21 %) [Савенкова, 2001]. Особенности зонирования парка «Алханай» связаны с выделением зоны заказного режима (которая, по сути, является природно-культурной), хозяйственно-рекреационной зоны в пределах населенных пунктов Ара-Иля и Красноярово, а также зоны агроландшафтов, управляемой совместно с администрацией Дульдургинского района [Алханай, 2000; Агинский Бурятский округ, 2008].

Национальные парки различаются по площади и конфигурации. Уникальным экспериментом стало создание одного из самых больших по площади в России Тункинского национального парка в границах одноименного административного района [Калихман, 2007б]. Совмещение границ муниципального образования и ООПТ приводит к существенным затруднениям как в деятельности охраняемой территории, так и в социально-экономическом развитии района. Почти на 600 км вытянута территория Прибайкальского национального парка, следующая узкой лентой вдоль юго-западного побережья Байкала. Парк является кластерным, т.е. состоит из пяти разделенных участков: о. Ольхон, материковое Приольхонье, Приморский хребет, Байкальский хребет, Олхинское нагорье [Савенкова, 2002]. В границах Прибайкальского парка располагается около 40 поселений, а также 112 тыс. га земель сельскохозяйственного

назначения, что стало источником возникновения спорных ситуаций [Грищенко, Рябцев, 2007]. Относительно благополучным с точки зрения конфликтов землепользователей можно считать положение национальных парков «Забайкальский» и «Алханай». Их территории имеют компактную форму, доступ посетителей легко контролируется, в границы не входят земли значимых населенных пунктов и сельскохозяйственных угодий. Кроме того, Алханай имеет важный статус сакрального места для населения, исповедующего буддизм.

Заказники федерального значения. На территориях трех рассматриваемых субъектов РФ находятся восемь заказников федерального значения. Заказники, как правило, нацелены на сохранение промысловых животных. Заказник «Тофаларский», с 2010 г. находящийся в ведении Байкало-Ленского заповедника, создан на месте бывшего Саянского заповедника в предгорных и горных участках Восточного Саяна. Основная задача — сохранение животного мира саянской лиственничной высокогорной тайги, а также комплексов озер Медвежье и Агульское. Здесь располагается самая южная популяция дикого северного оленя, проходит северная граница ареала красного волка, вероятны встречи со снежным барсом [Иванов и др., 2008; Калихман А.Д., Калихман Т.П., 2009]. Заказник «Красный Яр», ставший в 2010 г. подразделением Прибайкальского национального парка, размещается в лесной и лесостепной зоне (елово-лиственнично-кедровый лес) на западном склоне Олотской возвышенности, разделяющей водотоки, направленные непосредственно в Байкал и р. Ангару. Основные охраняемые виды — соболь, кабарга, косуля, черный аист, серый журавль, серая цапля, филин, большой веретенник, глухарь. Заказник «Фролихинский» располагается на северо-восточном побережье Байкала, на западном склоне Баргузинского хребта и с 2008 г. подчиняется Баргузинскому биосферному заповеднику. Уникальным природным объектом является пользующееся спросом у туристов оз. Фролиха с эндемичными видами флоры и ихтиофауны (голец даватчан). Часть побережья Байкала является анклавным участком, врезанным в территорию Фролихинского заказника, здесь действует водолечебница «Хакусы». С 2012 г. три ООПТ — Баргузинский заповедник, Забайкальский национальный парк и Фролихинский заказник — вошли в состав объединенной структуры «Заповедное Подлесье» под управлением единой дирекции. Заказник «Кабанский» расположен в дельте р. Селенги и является структурным подразделением Байкальского биосферного заповедника. Здесь сохраняются водные и околоводные комплексы на многочисленных протоках реки и заболоченных участках. Эта ООПТ отнесена к международно значимым территориям как Ключевая орнитологическая территория (Конвенция по сохранению мигрирующих видов диких животных), а также как Водно-болотные угодья международного значения (Рамсарская конвенция). В связи с этим заказник — важная точка на путях миграции перелетных птиц и место гнездования видов, многие из которых отнесены к редким и исчезающим. Заказник «Алтачейский» — подразделение Байкальского заповедника — находится в месте впадения р. Сулхары в р. Хилок (правый приток р. Селенги) и сохраняет переходный участок между среднегорным сосновым лесом и типичной приселенгинской

сухой степью. Основные объекты охраны — косуля, изюбрь, дрофа, журавль-красавка, даурский еж. Заказник «Буркальский» занимает центральное положение в Хэнтэй-Чикойском нагорье и сохраняет кедровую (сосна сибирская) горную тайгу. Уникальной для этих мест является популяция чикойского соболя, который от баргузинского отличается более темным мехом и крупным размером. Заказники «Цасучейский бор» и «Долина Дзерена» находятся в подчинении Даурского заповедника. Первый сохраняет расположенный среди сухостепных участков сосновый бор, сформированный редким подвидом — сосной Крылова, второй — территорию, ключевую для трансграничных миграций редкой белохвостой газели.

Заказники регионального значения. В границах Иркутской области насчитывается 12 заказников регионального значения (из них только Зулумайский, Иркутский и Кочергатский — видовые, остальные комплексные) [Лямкин и др., 2006а], в Республике Бурятия — 13 (все имеют статус «государственный природный биологический») [Заказники Бурятии, 2007], в Забайкальском крае — 17 (из них Ивано-Арахлейский — ландшафтный) [Калихман, 2007а].

Эта категория ООПТ находится в настоящее время в подчинении специальных подразделений исполнительной власти субъектов РФ. В соответствии с федеральным законодательством такие заказники обычно создаются на определенный срок, по окончании которого принимается решение о пролонгировании их действия или о ликвидации. В настоящее время все заказники регионального значения Байкальского региона стали бессрочными (т.е. без ограничения срока действия). В Иркутской области с 2003 г. в этот режим функционирования была переведена часть заказников (Иркутский, Магданский, Кочергатский и Бойские болота), а позже, с 2008 г., — все остальные заказники. Республика Бурятия сделала заказники регионального значения бессрочными с 2005 г., Забайкальский край — с февраля 2009 г.

Большинство заказников Иркутской области охватывают долины рек и котловины озер среднегорной тайги как важные пункты на пути миграций копытных животных, места гнездования промысловых птиц, в том числе околотовных и водоплавающих. Особое положение занимает Зулумайский заказник — место обитания редкого в области бобра. В Бурятии к прибрежным ООПТ на Байкале относятся Верхне-Ангарский (дельта рек Кичера и Верхняя Ангара), Прибайкальский и Энхэлукский заказники, к высокогорно-таежным — Муйский, Снежинский, Улюнский (выполняет функцию охранной зоны Забайкальского национального парка), горно-таежным — Ангирский, Кижингинский, Кондо-Витимский, Узколугский, Худакский, к степным — Тугнуйский и Боргойский. В Забайкальском крае горно-таежные заказники — Ацинский, Бутунгарский, Никишинский, Ульдургинский, Читинский. Существенная часть Ивано-Арахлейского заказника представлена озерно-болотными комплексами. Особое положение занимают степные и лесостепные заказники — Горная степь (находится в соуправлении Сохондинского биосферного заповедника), Агинская степь, Акшинский, Борзинский.

Ботанические сады. Ботанические сады — наименее представленная категория ООПТ в Байкальском регионе. Оба ботанических сада — ООПТ федерального значения: один из них находится в ведении Иркутского государственного университета (Министерство образования и науки), а Забайкальский ботанический сад СО РАН в Чите является Читинским филиалом Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН. Главная природоохранная задача ботанических садов — сохранение генного фонда растительных сообществ Байкальского региона.

Курорты и лечебно-оздоровительные местности. Курорты, профилактории и иные лечебно-оздоровительные местности упоминаются в перечне категорий ООПТ в федеральном законе «Об особо охраняемых природных территориях», но в первую очередь они выполняют функцию лечебно-профилактических учреждений. Природоохранные функции для этих территорий декларируются, но, как правило, практически не выполняются. В настоящее время эти объекты в большинстве акционированы, и теперь сложно говорить о государственном характере курортов и иных подобных лечебно-профилактических учреждений региона.

Памятники природы. Самая многочисленная группа ООПТ региона — памятники природы, но эти охраняемые территории незначительны по площади и наименее юридически защищены. В паспортах памятников природы ответственными за их состояние зачастую до сих пор значатся колхозы и иные не существующие в настоящее время организации.

В Иркутской области насчитывается 75 памятников природы, из них 4 — федерального, 28 — регионального и 43 — местного значения. Из двух последних групп геологических и геоморфологических — 23, гидрологических — 18, ботанических — 9, зоологических — 4, ландшафтных — 5 и комплексных — 12. До недавнего времени к памятникам природы относили археологические памятники, хотя эти объекты находятся в ведении специальных организаций по сохранению историко-культурного наследия, а не природоохранных структур.

В Республике Бурятия все 152 памятника природы имеют региональный статус. Выделяются следующие типы памятников: геологические — 43, гидрологические — 53, ботанические — 19, зоологические — 9, ландшафтные — 19, комплексные (в том числе природно-исторические) — 9.

В Забайкальском крае общее число памятников природы регионального значения достигает 66, из них геологических — 21, гидрологических — 17, ботанических — 9, зоологических — 1, комплексных (в том числе рекреационных и природно-исторических) — 18.

Динамика системы ООПТ. С 1994 по 2004 г. в регионе были организованы следующие ООПТ: заказник федерального значения «Красный Яр» (2000) в Иркутской области, заказник регионального значения «Энхэлукский» (1995) в Республике Бурятия и в Забайкальском крае — национальный парк «Алханай» (1999) и заказники регионального значения «Ивано-Арахлейский» (1993), «Агинская степь» (1994), «Аргалейский» (1997), «Олдондинский» (1998), «Ульдургинский» (1998), «Оленгуйский» (2002), «Горная степь» (2003).

В то же время часть ООПТ Байкальского региона по разным причинам была ликвидирована. В Иркутской области ввиду сплошного пожара в 2003 г. был закрыт заказник регионального значения «Куртунский» (38 тыс. га) в Ольхонском районе. Кроме того, из-за долгого отсутствия регионального закона об ООПТ в Иркутской области в 2002 г. были временно закрыты заказники местного значения «Широкая Падь» (2,875 тыс. га) и «Птичий», или «Сушинский Калтус» (0,2 тыс. га) в Ангарском районе. Исчез памятник природы «Кедр Мужество жизни», засыпаны «Пещеры пади Большой Кадильной» (Иркутский район), затоплены Братским водохранилищем «Пещеры и ниши в выходах траппов» и «Пещера на склоне г. Ангарская» (Братский район). В Республике Бурятия ввиду невозможности дальнейшего выполнения функций в 2002 г. была прекращена деятельность заказников регионального значения «Ацульский» (35 тыс. га), а в 2004 г. — «Мухейский» (83 тыс. га), «Степнодворецкий» (15 тыс. га) и «Таглейский» (15 тыс. га) [Калихман, 2008а, б]. Заказник Кондинский ликвидирован в 2009 г. с параллельным созданием Кондо-Витимского заказника на другом участке. В этом же году организован первый в регионе природный парк «Шумак». В Забайкальском крае были ликвидированы 8 заказников регионального значения: «Дарасунский» (1989 г., площадь 31,5 тыс. га), «Дульдургинский» (1994 г., 40,0 тыс. га), «Артинский» (1995 г., 27,2 тыс. га), «Сакуканский» (1995 г., 29,8 тыс. га), «Шилкинский» (1997 г., 54,3 тыс. га), «Джелиндинский» (1998 г., 19,3 тыс. га), «Карповский» (1998 г., 28,26 тыс. га), «Ингамакит» (1999 г., 72,4), «Джилинский» (2000 г., 98,341 тыс. га) [Особо охраняемые... территории, 2005]. Правда, в 2011 г. созданы два заказника: «Реликтовые дубы» и «Семеновский». Первый сохраняет уникальную популяцию монгольского дуба на северной оконечности ареала, второй — незначительно измененные таежные и лесостепные участки. В целом наиболее существенной утратой для территориальной охраны природы стало закрытие ООПТ в северных муниципальных образованиях («Артинский», «Сакуканский», «Ингамакит») и в границах ОВПН «Озеро Байкал» («Степнодворецкий», «Куртунский»). На территориях ликвидированных заказников в будущем планируется организация ООПТ иных категорий.

Планирование новых ООПТ. В Байкальском регионе разрабатываются специальные схемы развития систем ООПТ в субъектах РФ. В рамках этих планов Правительству РФ представляются обоснования ряда ООПТ федерального статуса — заповедников и национальных парков: «Саянский» [Иванов и др., 2008], «Онотский», «Нижнетунгусский» [Лямкин и др., 2006б], «Дельта Селенги» [Савенкова, 2002], «Кодар» и «Чикойский» [Особо охраняемые... территории, 2005; Калихман, 2007а].

Следует отметить перспективность создания природных парков — ООПТ регионального значения. Из всех планируемых ООПТ регионального статуса природные парки могут стать наиболее многочисленными, так как эти охраняемые территории позволяют сохранять природную среду и развивать рекреационную деятельность, важную для Байкальского региона. Инициатива по созданию природных парков принадлежит как органам региональной власти и местного

самоуправления, так и научным коллективам. В Иркутской области планируются 16 природных парков: «Пик Черского», «Теплые озера», «Верхнебыстринский» [Резникова и др., 1996], «Мыс Шаманский», «Голоустное», «Сарма», «Ангарские Хутора», «Китойский», «Братское Взморье», «Усть-Кутский», «Остров орхидей» [Лямкин и др., 2006], «Природный парк Ангарска» [Савенкова и др., 2003; Калихман и др., 2005], «Утулик-Бабха» [Калихман и др., 2003], «Окунайские (Лебединые) озера» [Наумов, 2003], «Витязь», или «Олхинский» [Геоэкологическое и рекреационное обоснование..., 2006], «Теплые озера» [Савенкова, 2002]. В Республике Бурятия проектируется 13 парков регионального значения: «Посольский Сор», «Ярки», «Куркулинский», «Слюдянские озера», «Таглей», «Верхняя Ангара», «Улюн» [Савенкова, 2002], «Междуречье» в пределах трансграничного резервата «Селенга» [Калихман, 2006; Калихман А.Д., Калихман Т.П., 2011а], «Хакусы» [Винобер и др., 2002], «Горная Ока» [Калихман, 2007б; Шарастепанов, Иметхенов, 2007; Калихман А.Д., Калихман Т.П., 2009, 2011б], «Хангарульский», «Шумак», «Мунку-Сардык» [Калихман, 2007б]. Природный парк «Шумак», созданный в 2009 г., стал первым в Байкальском регионе. В Забайкальском крае планируются три природных парка: «Ивано-Арахлейский» [Мальчикова и др., 2001], «Арей» и «Ямаровка» [Савенкова, 2002].

Среди планируемых заказников регионального значения следует отметить «Таловские озера», «Большепатамский», «Мурский», «Конкудерский», «Катарминский», «Тагульский», «Удинский», «Окинско-Барлукский», «Толкичинский», «Птичья гавань», «Чиканский», «Намайский» в Иркутской области [Лямкин и др., 2006а]; «Верхнеульканский» между Республикой Бурятия и Иркутской областью [Савенкова, 2002]; «Токчинский», «Удоканское лавовое плато» [Особо охраняемые... территории, 2005], «Хила», «Малханский» [Савенкова, 2002] в Забайкальском крае.

Кроме того, в Ангарском районе Иркутской области намечаются для организации заказники местного значения «Одинский» и «Новоодинский» [Савенкова и др., 2003].

Для центральной экологической зоны БПТ актуальной является организация рекреационных территорий (в Республике Бурятия этот новый вид охраняемых территорий местного значения называют «рекреационными местностями»). В этом случае природоохранная деятельность вполне дополняется разрешенным на БПТ рекреационным использованием природных ресурсов, причем для некоторых муниципальных образований подобная деятельность может стать доминирующей.

Выделяются два типа рекреационных территорий. Один — самостоятельные охраняемые территории, основная задача которых — как сохранение рекреационных ресурсов, так и развитие контролируемой туристской и рекреационной деятельности. Такие рекреационные территории разделяются на участки постоянного пребывания отдыхающих (турбазы, населенные пункты и др.) и временного пребывания (туристские тропы, интересные объекты, пляжи и т.п.). Иной тип рекреационных территорий — составная часть национальных и природных парков, выделенных при зонировании ООПТ как зоны рекреа-

8.5. Охраняемые природные территории Байкальского региона

ционного назначения. В настоящее время выполняются работы по созданию так называемых свободных экономических зон туристско-рекреационного типа в Иркутской области «Ворота Байкала» (Иркутский и Слюдянский район) и в Республике Бурятия «Байкальская гавань» (Прибайкальский район), в состав которых вошла часть из 56 планируемых вокруг Байкала рекреационных территорий [Антипов, Калихман, 2005, 2006].

Таблица 8.2

Перечень ООПТ основных категорий федерального и регионального значения в пределах Байкальского региона [Калихман, 2009, 2010, 2012]

№ п/п	Название	S, тыс. га	Год организации
<i>Заповедники</i>			
1	Байкало-Ленский	659,919	1986
2	Витимский	585,838	1982
3	Байкальский	165,724	1969
4	Баргузинский	374,346	1916
5	Джержинский	238,594	1992
6	Даурский	49,090	1987
7	Сохондинский*	210,988	1973
<i>Национальные парки</i>			
1	Прибайкальский	417,297	1986
2	Забайкальский	269,002	1986
3	Тункинский**	1183,662	1991
4	Алханай	138,234	1999
<i>Заказники федерального значения</i>			
1	Красный Яр	49,120	2000
2	Тофаларский	132,700	1971
3	Алтачейский	71,627	1982
4	Кабанский	12,100	1974
5	Фролихинский	109,200	1967
6	Буркальский	195,700	1988
7	Долина Дзерена	213,838	2011
8	Цасучейский бор	57,900	1981
<i>Заказники регионального значения</i>			
1	Бойские болота	15,714	1973
2	Зулумайский	64,993	1963
3	Иркутный	29,635	1967
4	Кадинский	50,677	1987
5	Кирейский	29,525	1986
6	Кочергатский	12,428	1967
7	Магданский	102,401	1973
8	Озерный	40,000	1985
9	Таюрский	53,105	1976
10	Туколонь	109,648	1976

Окончание табл. 8.2

№ п/п	Название	S, тыс. га	Год организации
11	Чайский	24,957	1984
12	Эдучанский	43,205	1981
13	Ангирский	40,380	1968
14	Боргойский	42,180	1976
15	Верхнеангарский	12,290	1979
16	Кижингинский	40,070	1995
17	Кондо-Витимский	40,856	2009
18	Муйский	46,400	1975
19	Прибайкальский	73,170	1981
20	Снежинский	238,480	1976
21	Тугнуйский	39,360	1977
22	Узколугский	15,330	1973
23	Улюнский	18,350	1984
24	Худакский	50,000	1971
25	Энхэлукский	14,570	1995
26	Агинская степь	45,762	2004
27	Акшинский	66,600	1983
28	Аргалейский	20,000	1997
29	Ацинский	64,500	1968
30	Борзинский	45,000	1968
31	Бутунгарский	73,500	1977
32	Горная степь	5,273	2003
33	Ивано-Арахлейский	210,000	1993
34	Никишинский	70,300	1981
35	Оленгуйский	71,000	2002
36	Олдондинский	51,500	1998
37	Реликтовые дубы	30,398	2011
38	Семеновский	47,615	2011
39	Туровский	42,000	1980
40	Ульдургинский	51,000	1998
41	Урюмканский	40,000	1986
42	Читинский	110,600	1981
<i>Природные парки</i>			
1	Шумак	2,194	2009

Примечание. Отношение к Байкальской природной территории (БПТ):

- Входит в центральную экологическую зону БПТ (ОВПН «Озеро Байкал»)
- Входит в буферную экологическую зону БПТ
- Входит в экологическую зону атмосферного влияния БПТ
- Не входит в границы БПТ

* Входит в буферную экологическую зону БПТ частично (30 % от площади ООПТ).

** Входит в центральную экологическую зону БПТ частично (10 % от площади ООПТ).

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Байкальский регион — территория, относящаяся к Иркутской области, Республике Бурятия и Забайкальскому краю и объединенная принадлежностью к бассейну оз. Байкал [Атлас, 2009].

Бассейн оз. Байкал — водосборная территория оз. Байкал, российская часть которого включает часть Забайкальского края, значительную часть Республики Бурятия и узкую прибрежную полосу в Иркутской области. Кроме того, отдельный кластер бассейна находится в Республике Тыва и охватывает истоки р. Делгер-Мурен.

Байкальская природная территория — территория, в состав которой входят оз. Байкал, водоохранная зона, прилегающая к оз. Байкал, его водосборная площадь в пределах территории Российской Федерации, особо охраняемые природные территории, прилегающие к оз. Байкал, а также прилегающая к оз. Байкал территория шириной до 200 километров на запад и северо-запад от него (№ 94-ФЗ от 01.05.1999).

Государственные природные заповедники — природоохранные, научно-исследовательские и эколого-просветительские учреждения, имеющие своей целью сохранение и изучение естественного хода природных процессов и явлений, генетического фонда растительного и животного мира, отдельных видов и сообществ растений и животных, типичных и уникальных экологических систем. На территории государственных природных заповедников полностью изымаются из хозяйственного использования особо охраняемые природные объекты (земля, воды, недра, растительный и животный мир) (№ 33-ФЗ от 14.03.1995).

Государственные природные заказники — территории (акватории), имеющие особое значение для сохранения или восстановления природных комплексов или их компонентов и поддержания экологического баланса. Государственные природные заказники могут быть федерального и регионального значения. На территориях государственных природных заказников постоянно или временно запрещается или ограничивается любая деятельность, если она противоречит целям создания государственных природных заказников или причиняет вред природным комплексам и их компонентам (№ 33-ФЗ от 14.03.1995).

Дендрологические парки и ботанические сады — природоохранные учреждения, в задачи которых входит создание специальных коллекций растений в целях сохранения разнообразия и обогащения растительного мира, а также осуществление научной, учебной и просветительской деятельности (№ 3-ФЗ от 14.03.1995).

Лечебно-оздоровительные местности и курорты — территории (акватории), пригодные для организации лечения и профилактики заболеваний, а также отдыха населения и обладающие природными лечебными ресурсами (минеральные воды, лечебные грязи, рапа лиманов и озер, лечебный климат, пляжи, части акваторий и внутренних морей, другие природные объекты и условия) (№ 33-ФЗ от 14.03.1995).

Национальные парки — природоохранные, эколого-просветительские и научно-исследовательские учреждения, территории (акватории) которых включают в себя природные комплексы и объекты, имеющие особую экологическую, историческую и эстетическую ценность, и которые предназначаются для использования в природоохранных, просветительских и научных целях и для регулируемого туризма. На территориях национальных парков устанавливается дифференцированный режим особой охраны с учетом их природных, историко-культурных и иных особенностей, исходя из которых могут выделяться функциональные зоны с различным природоохраным режимом (№ 33-ФЗ от 14.03.1995).

Особо охраняемые природные территории — участки земли, водной поверхности и воздушного пространства над ними, где располагаются природные комплексы и объекты, имеющие особое природоохранное, научное, культурное, эстетическое, рекреационное и оздоровительное значение, которые изъяты решениями органов государственной власти полностью или частично из хозяйственного использования и для которых установлен режим особой охраны. Особо охраняемые природные территории относятся к объектам общенационального достояния (№ 33-ФЗ от 14.03.1995).

Памятники природы — уникальные, невозполнимые, ценные в экологическом, научном, культурном и эстетическом отношении природные комплексы, а также объекты естественного и искусственного происхождения. Памятники природы могут быть федерального и регионального значения. На территориях, на которых находятся памятники природы, и в границах их охранных зон запрещается всякая деятельность, влекущая за собой нарушение сохранности памятников природы (№ 33-ФЗ от 14.03.1995).

Природные парки — природоохранные рекреационные учреждения, находящиеся в ведении субъектов Российской Федерации, территории (акватории) которых включают в себя природные комплексы и объекты, имеющие значительную экологическую и эстетическую ценность, и предназначенные для использования в природоохранных, просветительских и рекреационных целях. На территориях природных парков могут быть выделены различные функциональные зоны, где устанавливаются различные режимы особой охраны и использования в зависимости от экологической и рекреационной ценности природных участков (№ 33-ФЗ от 14.03.1995).

Рекреационные территории — специфические участки земной и водной поверхности, призванные развивать рекреационную деятельность на природных территориях, а также сохранять рекреационные ресурсы.

Территориальная охрана природы — природоохранная деятельность, предполагающая выделение специальных участков для сохранения нетронутой, а также поддержания или восстановления хорошо сохранившейся природной среды, и, как правило, реализующаяся в процессе функционирования особо охраняемых природных территорий.

Трансграничные охраняемые природные территории — это охраняемые территории, расположенные по обе стороны административной или государственной границы, имеющие единое или сходное юридическое основание и управляемые по единому плану [Гунин, Бажа, 1998].

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие существуют категории особо охраняемых природных территорий в России и в чем различия их природоохранного режима?
2. Когда и по каким критериям оз. Байкал было отнесено к охраняемой природной территории международного статуса (объект всемирного природного наследия ЮНЕСКО)?
3. Какие особо охраняемые природные территории входят в границы центральной экологической зоны Байкальской природной территории, или ОВПН «Озеро Байкал»?
4. Что являлось целью организации первых заповедников России и Сибири и каковы задачи заповедников в настоящее время?
5. Как можно охарактеризовать период 1980–1990-х гг. и период с 2000 г. по настоящее время с точки зрения эффективности развития системы особо охраняемых природных территорий Байкальского региона?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Агинский** Бурятский округ. М-б 1:300 000. — Иркутск: Иркутская обл. типография, 2008.
- Алханай:** Природные и духовные сокровища / М.Ц. Итигилова, С.М. Сеница, Т.А. Стрижова и др. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. — 280 с.
- Антипов А.Н., Калихман Т.П.** Менеджмент охраняемых природных территорий на объекте всемирного природного наследия «Озеро Байкал» / Ин-т географии СО РАН. Препр. — Иркутск, 2005. — 21 с.
- Антипов А.Н., Калихман Т.П.** Территориальное планирование объекта всемирного природного наследия «Озеро Байкал» // Географические и правовые основы организации Байкальского участка всемирного природного наследия. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2006. — С. 16–33.
- Атлас** социально-экономического развития России. — М., 2009. — С. 156.
- Байкальская** природная территория. М-б 1:1 000 000 / ВостСибНИИГГиМС. — Екатеринбург: Уральская КФ, 2006.
- Боржонев К.Т.** Лесной фонд бассейна озера Байкал. — Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1978. — 100 с.
- Вайнер (Уинер) Д.Р.** Экология в Советской России. Архипелаг свободы: Заповедники и охрана природы: Пер. с англ. — М.: Прогресс, 1991. — 400 с.
- Винобер А.В., Калихман А.Д., Моложников В.Н., Савенкова Т.П.** Природный парк «Хакусы». — Иркутск: Отгиск, 2002. — 40 с.
- Геоэкологическое** и рекреационное обоснование создания природного парка «Витязь» / С.В. Рященко, В.Б. Выркин, Ж.В. Атутова и др. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2006. — 51 с.
- Грищенко В.И., Рябцев В.В.** К 20-летию Прибайкальского национального парка: Итоги, основные проблемы // Труды Прибайкальского национального парка. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2007. — Вып. 2. — С. 362–387.
- Гунин П.Д., Бажа С.Н.** Перспективы организации сети трансграничных российско-монгольских заповедников // Заповедное дело: Науч.-метод. зап. — М., 1998. — Вып. 3. — С. 113–127.
- Егоров О.А.** Анатолий Алексеевич Силантьев. — М.: Агропромиздат, 1990. — 108 с.
- Заказники** Бурятии. — Улан-Удэ: ИД «Экос», 2007. — 144 с.
- Иванов А.А., Калихман А.Д., Калихман Т.П.** Б.Э. Петри в истории Саянского перекрестка. — Иркутск: Отгиск, 2008. — 260 с.
- Иметхенов А.Б.** Карта особо охраняемых природных территорий и объектов. М-б 1:1 250 000 / Госкомитет по геодезии и картографии, БИРП СО РАН. — Екатеринбург: Уральская КФ, 1992.
- Иметхенов А.Б.** Карта охраняемых природных объектов. М-б 1:3 000 000 // Атлас Республики Бурятия. — М.: Фед. служба геодезии и картографии, 2000. — С. 26–27.
- Иметхенов А.Б., Тулохонов А.К.** Особо охраняемые природные территории Бурятии. — Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 1992. — 153 с.
- Калихман Т.П.** Трансграничная охраняемая природная территория «Селенга» // Трансграничные аспекты использования природно-ресурсного потенциала бассейна реки Селенги в новой социально-экономической и геополитической ситуации. — Улан-Удэ, 2006. — С. 87–89.
- Калихман Т.П.** Особо охраняемые природные территории в границах Байкальского региона // Известия РАН. Сер. географическая. — 2007а. — № 3. — С. 75–86.
- Калихман Т.П.** Тункинский национальный парк: Люди или природа // Заповедное дело (науч.-метод. записки Секции заповедного дела Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия). — 2007б. — Вып. 12. — С. 92–111.

- Калихман Т.П.** Байкальская природная территория в институциональной модели охраны природы // География и природные ресурсы. — 2008а. — № 3. — С. 65–74.
- Калихман Т.П.** Байкальская природная территория в экономической модели охраны природы // География и природные ресурсы. — 2008б. — № 4. — С. 42–51.
- Калихман Т.П.** Особо охраняемые природные территории. Карта м-ба 1:5 000 000 // Природные ресурсы, хозяйство и население Байкальского региона (электронный атлас). — Иркутск: Изд-во Ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2009.
- Калихман Т.П.** Геоэкологическая структура и пути развития охраняемых природных территорий Байкальского региона: автореф. ... дис. д-ра геогр. наук. — СПб., 2010. — 50 с.
- Калихман Т.П.** К 100-летию природоохранительной комиссии Русского географического общества // Известия РГО. — 2012. — Т. 144, вып. 3. — С. 24–37.
- Калихман А.Д., Калихман Т.П.** Проектирование трансграничной этноприродной охраняемой территории «Саянский перекресток». — Иркутск: Изд-во Иркут. техн. ун-та, 2009. — 160 с.
- Калихман Т.П., Калихман А.Д.** Трансграничные охраняемые природные территории бассейна озера Байкал // Экология и жизнь. — 2011а. — № 3 (112). — С. 64–69.
- Калихман Т.П., Калихман А.Д.** Формирование структуры устойчивого экологического туризма на территории планируемого природного парка «Горная Ока» // География и природные ресурсы. — 2011б. — № 2. — С. 129–136.
- Калихман Т.П., Калихман А.Д.** Охраняемые природные территории Байкальского региона. Новая природоохранная парадигма, интегральный подход. — Саарбрюкен (Saarbrücken, Germany): Palmarium academic publishing, 2012. — 333 с.
- Калихман А.Д., Савенкова Т.П., Гамерова О.Г., Токмаков А.В.** Природный парк «Утулик-Бабха». — Иркутск: Оттиск, 2003. — 128 с.
- Калихман А.Д., Калихман Т.П., Хидекель В.В.** Тропы природных территорий у Байкала. — Иркутск: Оттиск, 2005. — 114 с.
- Кириллюк О.К., Горошко О.А., Кириллюк В.Е.** Международный заповедник «Даурия»: 10 лет сотрудничества. — Чита: Экспресс-издательство, 2006. — 60 с.
- Лямкин В.Ф., Калихман Т.П., Соколова Л.П., Богданов В.Н.** Схема развития системы особо охраняемых природных территорий Иркутской области: Научный отчет для предоставления Администрации Иркутской области. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2006а. — 63 с.
- Лямкин В.Ф., Калихман Т.П., Соколова Л.П., Богданов В.Н.** Особо охраняемые и предлагаемые к охране природные территории Иркутской области. М-б 1:1 000 000. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2006б.
- Лямкин В.Ф., Соколова Л.П.** Кадастр особо охраняемых территорий и памятников природы Иркутской области. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 1999. — 149 с.
- Макаров В.Н.** Охрана природы в СССР. — М., 1947. — 138 с.
- Максаковский Н.В.** Всемирное природное наследие. — М.: Просвещение, 2005. — 396 с.
- Мальчикова И.Ю., Мехеев И.Е., Помазкова Н.В. и др.** Ивано-Арахлейский государственный природный ландшафтный заказник. — Чита: Поиск, 2001. — 72 с.
- Мельхеев М.Н.** По берегам Байкала. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1977. — 160 с.
- Мониторинг** состояния озера Байкал. — Л.: Гидрометеиздат, 1991. — 264 с.
- Наумов П.П.** Охотничье-промысловые животные бассейна реки Киренги. Эколого-экономический мониторинг, оценка ресурсов и ущерба. — Иркутск: Изд-во Иркут. сельскохозяйственной академии, 2003. — 314 с.
- Особо охраняемые и нуждающиеся в охране (резервные) природные территории Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа.** М-б 1:1 000 000 / ИПРЭК СО РАН. — Омск: Омская КФ, 2005.

- Природные ресурсы, хозяйство и население Байкальского региона (электронный атлас).** — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2009.
- Резникова А.В., Суворов Е.Г., Серышев А.А.** Особо охраняемые природные территории (на примере Слюдянского района) // География и природные ресурсы. — 1996. — № 2. — С. 58–66.
- Реймерс Н.Ф., Штильмарк Ф.Р.** Особо охраняемые природные территории. — М.: Мысль, 1978. — 295 с.
- Савенкова Т.П.** Охраняемые природные территории бассейна озера Байкал. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2001. — 186 с.
- Савенкова Т.П.** Охраняемые природные территории бассейна озера Байкал. Атлас. — Иркутск: Оттиск, 2002. — 96 с.
- Савенкова Т.П., Калихман А.Д., Хидекель В.В.** Природный парк города Ангарска. — Иркутск: Оттиск, 2003. — 148 с.
- Соловьев Д.К.** Саянский промыслово-охотничий район и соболиный промысел в нем: Отчет Саянской экспедиции департамента земледелия, работавшей в 1914–1916 гг. под начальством старшего специалиста по промысловой охоте Д.К. Соловьева. — Пг., 1920. — 458 с.
- Чефранова Н.А.** Охрана природы в эпоху Петра Первого // Охрана природы и заповедное дело в СССР: Бюл. — 1960. — Вып. 6. — С. 18–26.
- Шапошников Л.К., Борисов В.А.** Первые мероприятия Советского государства по охране природы // Охрана природы и заповедное дело в СССР. — 1958. — № 3. — С. 93–98.
- Шарастепанов Б.Д., Иметхенов О.А.** Проблемы организации природного парка «Горная Ока» // Трансграничные особо охраняемые природные территории. — Улан-Удэ: Изд-во ВСГТУ, 2007. — С. 204–209.
- Штильмарк Ф.Р.** Формирование сети заповедников на территории РСФСР: (История и перспективы) // Бюл. МОИП, отд. биол. — 1974. — Т. 79, вып. 2. — С. 142–152.
- Штильмарк Ф.Р.** Историография российских заповедников. — М.: Логата, 1996. — 340 с.
- Pryde P.R.** Conservation in the Soviet Union. — Cambridge: Cambridge University Press, 1972. — 374 p.

8.6. СОВРЕМЕННОЕ АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЭКОСИСТЕМУ ОЗЕРА И НЕОБХОДИМЫЕ МЕРЫ ПО ЕЕ СОХРАНЕНИЮ

По сравнению с другими развитыми странами мира хозяйственный комплекс России стал оказывать существенное влияние на природные системы несколько позже. В Сибири заметное антропогенное воздействие на оз. Байкал началось со строительством железных дорог, промышленных предприятий, портов, началом судоходства в конце XIX — середине XX в. Происходило постепенное усиление антропогенного воздействия на экосистему озера за счет развития сельского хозяйства и промышленности в Байкальском регионе, роста населения, строительства плотины Иркутской ГЭС и Байкальского целлюлозно-бумажного комбината. 1970–1980-е гг. характеризуются интенсивным использованием минеральных удобрений, пестицидов (ограниченным в середине 1980-х годов), загрязнением р. Селенги, усилением пассажиро- и грузоперевозок по озеру, включая сплав леса (теперь запрещен), строительством новых предприятий в бассейне р. Селенги (Селенгинский целлюлозно-картонный комбинат, металлургический комплекс Эрдэнэт в Монголии, металлургиче-

ский завод в Петровске-Забайкальском), освоением северной части озера и строительством железнодорожного узла — Байкало-Амурской магистрали, увеличением численности населения региона и началом массового туризма.

В целях сохранения уникальной экологической системы озера 1 мая 1999 г. был принят федеральный закон «Об охране озера Байкал» № 94-ФЗ. В соответствии с ним на Байкальской природной территории установлен особый режим хозяйственной и иной деятельности, запрещающий или ограничивающий виды работ, при осуществлении которых оказывается негативное воздействие на оз. Байкал. Этим же документом в экосистеме самого озера установлен особый водный режим и определены особенности охраны, вылова (добычи) эндемичных видов водных животных и сбора эндемичных видов водных растений.

8.6.1. ФИЗИЧЕСКОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ОЗЕРО

Одним из первых примеров негативного воздействия хозяйственной деятельности человека на озеро стали последствия строительства в 1956 г. плотины Иркутской ГЭС на р. Ангаре в 65 км от озера. Уровень озера поднялся почти на 1 м, а колебания уровня воды стали больше, чем до подпора и регулирования стока из Байкала человеком ($456,41 \pm 0,25$ м против $455,61 \pm 0,15$ м). Наглядно это показано на рис. 8.36.

При этом под воду ушло около 600 км^2 береговой зоны, 1200 км^2 земель вдоль берега периодически затапливаются при подъеме уровня воды. Все это ведет к размыву берегов, эрозии. Колебания уровня воды отрицательно сказываются на состоянии соров — питомников молоди омуля (размываются косы, ухудшается водообмен с озером).

Строительство каскада ангарских водохранилищ в 1950–1970-е гг. в Байкальском регионе не могло не сказаться на климатическом режиме. С конца 1960-х гг. наблюдается рост среднегодовой температуры воздуха на юге Восточ-

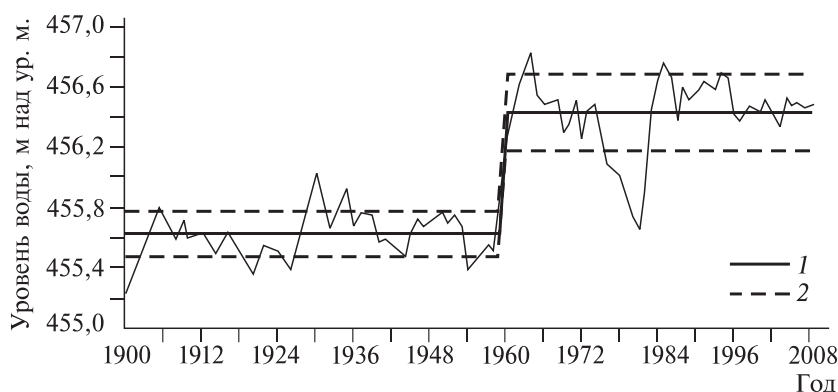


Рис. 8.36. Колебания уровня воды в оз. Байкал.

1 — среднегодовой уровень до строительства ГЭС и после; 2 — среднеквадратичные отклонения от среднего уровня.

ной Сибири. Потепление (на 1,2 °С за последние 100 лет) происходило здесь вдвое быстрее, чем в среднем для земного шара, интенсивнее зимой и весной (2,0 и 1,4 °С), чем летом и осенью (0,8 и 0,5 °С). Кроме того, глобальные изменения климата в районе Байкала проявились в возрастании увлажненности и суммарного притока воды в озеро, а также в увеличении продолжительности безледного периода на озере. Наряду с изменением термического режима, в Восточной Сибири отмечено увеличение годового количества осадков, более выраженное на севере региона (~80 мм), чем на юге. Это сказалось на температурном и ледовом режиме озера. В настоящее время, по сравнению с началом 1970-х гг., температура поверхностного слоя воды возросла на 1,8 °С, ледостав наступает позже в среднем на 10 дней, вскрытие ото льда — раньше на 15 дней, средняя толщина льда уменьшилась на 9 см [Шимараев и др., 2002, 2008].

8.6.2. ХИМИЧЕСКОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ОЗЕРА

Химические загрязнители поступают в озеро с водами притоков, с выпадениями из атмосферы, с судоходством, сточными водами населенных пунктов и предприятий, расположенных на берегах Байкала, неорганизованными сбросами с берегов в населенных пунктах и на туристических базах, не имеющих очистных сооружений.

Существуют определенные угрозы от поступления загрязняющих веществ по притокам озера, прежде всего по р. Селенге, поскольку водосборный бассейн этой реки охватывает значительные площади как РФ, так и Монголии (площадь водосбора — 560 000 км²), где не всегда обеспечивается надлежащий контроль за неочищенными промышленными и бытовыми стоками. В российской части в бассейне р. Селенги 31,5 % территории принадлежит Республики Бурятия, где проживает около 86 % населения республики и производится около 90 % промышленной и 83 % сельскохозяйственной продукции. Аналогичная картина наблюдается и на монгольской территории бассейна. Основные загрязнители в РФ — промышленные предприятия и городское хозяйство г. Улан-Удэ, Гусиноозерский промузел, Нижнеселенгинский промышленный узел (табл. 8.3). В течение нескольких лет Лимнологическим институтом СО РАН подробно исследовалась сезонная динамика концентраций главных

Таблица 8.3

Характеристика очищенных сточных вод г. Улан-Удэ по данным Росгидромета РФ

Компонент	Концентрация, мг/дм ³	Годовой сброс, т
SO ₄ ²⁻	45	1840 ± 226
Cl ⁻	129	5274 ± 648
NO ₃ ⁻	4,6	188 ± 23
NO ₂ ⁻	1,4	57 ± 7
NH ₄ ⁺	8,1	331 ± 41
PO ₄ ³⁻	3,9	159 ± 20
Cd ²⁺	0,42 ± 0,03	17 ± 2,1
Sb ³⁺	0,005 ± 0,0002	0,20 ± 0,02
Hg ²⁺	0,005 ± 0,001	0,20 ± 0,03
U (в разных формах)	0,015 ± 0,002	0,61 ± 0,08
Органическое вещество	8,0–17,0	511 ± 63
Хлорорганические соединения	0,03–0,15	3,8 ± 0,5
Нефтепродукты	0,24–11,28	235 ± 29
Фенольные соединения	0,04–4,56	94 ± 12

Таблица 8.4

Средние значения концентраций различных веществ в дельте р. Селенги и среднесуточный химический сток в озеро за 1999–2008 гг. по данным Росгидромета РФ [О состоянии озера Байкал..., 2004–2009, 2011, 2012]

Показатель	Среднее значение, мг/дм ³	Суммарный принос за год, тыс. т
Минерализация	142,8±4,57	4285,8±137,21
Хлориды	2,36±0,33	70,65±9,91
Сульфаты	12,6±1,31	378,0±39,37
Взвешенные вещества	31,5±11,10	945,3±332,91
Кремний	4,58±0,71	137,3±21,35
Железо общее	0,59±0,21	17,6±6,27
Медь	0,03±1,21	0,100±0,04
Цинк	0,05±2,60	0,144±0,08
СПАВ	0,01±0,01	0,42±0,25
БПК ₅	1,63±0,13	48,78±4,00
ХПК	15,06±1,58	451,8±47,44
Азот аммонийный	0,03±0,02	1,03±0,57
Азот нитритный	0,002±0,00	0,08±0,03
Азот нитратный	0,07±0,02	2,06±0,46
Азот суммарный	0,10±0,03	3,14±0,93
Фосфор минеральный	0,01±0,003	0,11±0,06
Фосфор органический	0,01±0,001	0,37±0,13
Фосфор общий	0,02±0,01	0,59±0,18
Нефтепродукты	0,03±0,01	0,75±0,18
Смоли и асфальтены	0,01±0,00	0,20±0,11
Летучие фенолы	0,01±0,01	0,38±0,28

ионов, растворенных форм следовых элементов (52 элемента), органического углерода, биогенных элементов, санитарно-микробиологических показателей вод р. Селенга и ее притоков от пос. Наушки (граница с Монголией) до устья реки (протока Харауз). Концентрации микроэлементов, в том числе тяжелых металлов, в воде р. Селенги не превышают уровней глобального природного речного фона (рис. 8.37) и только по Мо, Мп, Си, Аl, Fe определены превышения нормативов, установленных для водоемов рыбохозяйственного назначения (в 80 % случаев не более 2 ПДК). В то же время воды р. Селенги, поступающие с территории Монголии (ст. Наушки), на российском участке

ниже сброса сточных вод г. Улан-Удэ содержат значительное количество органики, фосфора, отличаются низкими санитарно-микробиологическими показателями и на протяжении 2008–2011 гг. в соответствии с эколого-санитарной классификацией (ГОСТ Сан ПиН 2.1.5.980-00, МУК 4.2.1884-04) относятся к III классу чистоты (умеренно-загрязненные). Поступление селенгинских вод в озеро осуществляется по многочисленным протокам дельты реки, которые различаются по водности и химическому составу воды в зимний период и близкими значениями в теплое время года (рис. 8.38, табл. 8.4).

Воды рек Верхней Ангары, Кичеры и большинства других притоков, расположенных вне зоны промышленных выбросов или поступления сточных вод, стабильны в многолетнем аспекте по главным ионам, биогенным элементам, кроме р. Баргузин. В воде р. Баргузин (третьем по величине притоке Байкала) в последние годы отмечено повышение концентраций азота и фосфора, связанное с поступлением хозяйственно-бытовых вод с территории поселков и с сельскохозяйственных полей, расположенных в долине реки.

Проблемы туризма и развития особых экономических (рекреационных) зон на Байкале относятся к потенциально значимым, поскольку в настоящее время только обозначены основные тенденции этой деятельности. При полной реализации рекреационно-туристического потенциала зона его действия различными формами и видами охватит практически все побережье и озеро. Сей-

8.6. Современное антропогенное воздействие на экосистему озера и необходимые меры

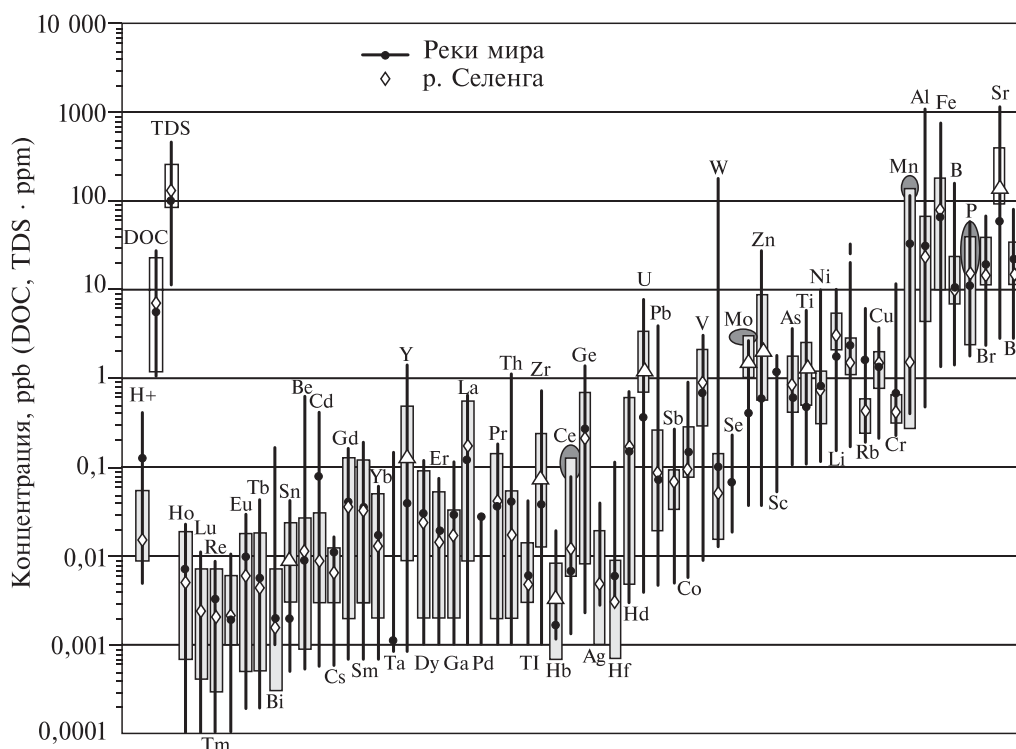


Рис. 8.37. Содержание токсичных веществ в приустьевых участках основных притоков оз. Байкал по данным Росгидромета РФ.

1 — допустимое содержание веществ в сточных водах при их сбросе в оз. Байкал; 2 — р. Селенга; 3 — р. Верхняя Ангара; 4 — р. Баргузин; 5 — р. Турка; 6 — р. Тья.

час на Байкале в туристическом бизнесе и в других сферах хозяйственной деятельности эксплуатируется более 400 судов типа «Ярославец», а также суда других типов. Сбор подсланевых и фекальных вод практически не организован, и неочищенные стоки сливаются непосредственно в озеро. В летний период происходит активное замусоривание побережья неорганизованным и постоянно нарастающим потоком туристов. За период 2006–2009 гг. в 2,2 раза увеличился общий туристский поток (392 тыс. чел.) в Бурятии, в Иркутской области в 2009–2010 гг. побывало более 1 300 000 туристов. Как известно, попавший в воду бытовой мусор разлагается в течение длительного времени (табл. 8.5).

На Байкале вблизи населенных пунктов, портов, в заливах и устьях крупных рек выявлены проблемы локального загрязнения поверхностных вод по санитарно-микробиологическим показателям. В теплое время года в поверхностных водах акватории озера в районе Южного Байкала вблизи пос. Култук, городов Слюдянка, Байкальск наблюдаются повышенные концентрации потенциально-патогенных бактерий (ППБ), поверхностные воды характеризуются как умеренно-загрязненные, в сравнении с глубинными, которые соот-

Таблица 8.5

Время разложения компонентов бытового мусора в морской воде [Зилов, 2009]

Компонент	Время	Компонент	Время, лет
Бумажная салфетка	2–4 нед	Окрашенное дерево	13
Газета	6 нед	Пластиковый стаканчик*	50
Тетрапак	2 мес	Жестяная банка	50
Огрызок яблока	2 мес	Поплавок от сети	80
Картонная коробка	3 мес	Алюминиевая банка	200
Х/б перчатка	1–5 мес	Пластиковая бутылка*	450
Х/б шнурок	3–4 мес	Рыболовная леска*	500
Биоразлагаемая прокладка	1 год	Стеклянная бутылка	Практически не подвержена разложению
Шерстяная перчатка	1 год		

* Пластик практически не разлагается, но с течением времени измельчается.

ветствуют категории чистых вод. В Среднем Байкале в районе Малого моря, дельте р. Селенги (рис. 8.38) и Селенгинского мелководья высокая численность ППБ определяется в поверхностных водах в теплое время года, когда происходит накопление и трансформация органических веществ и как следствие, развитие микроорганизмов [Парфенова и др., 2009 г..

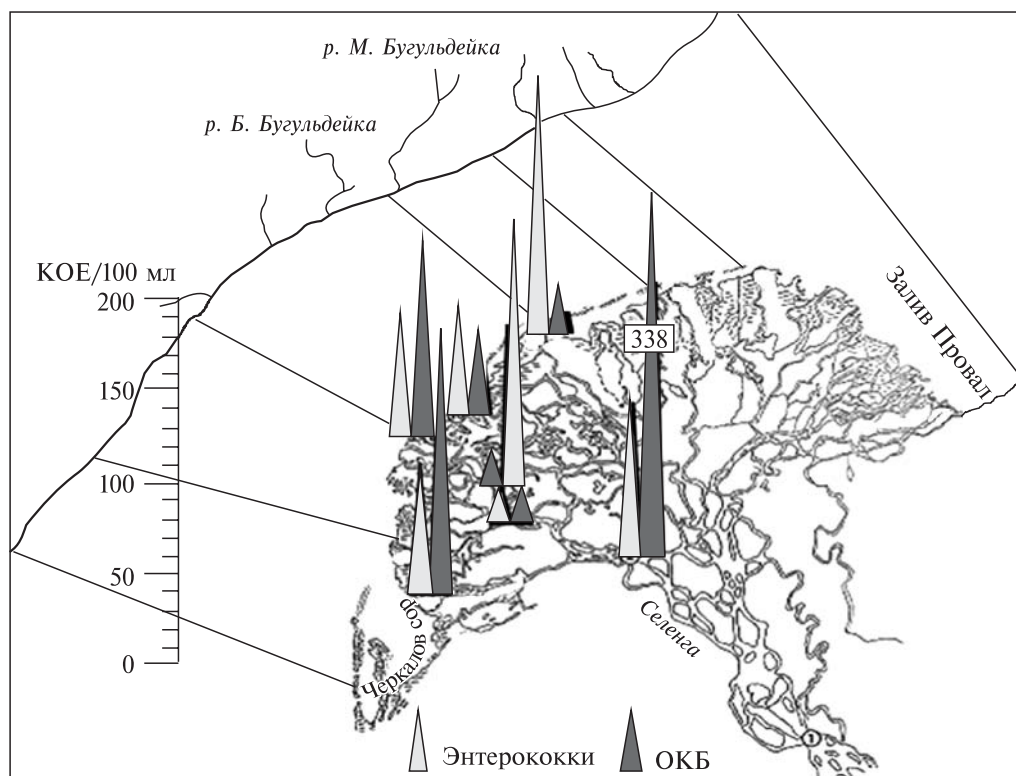


Рис. 8.38. Распределение условно-патогенных бактерий в дельте р. Селенги.

8.6. Современное антропогенное воздействие на экосистему озера и необходимые меры

В поверхностных и глубинных слоях пелагиали озера группа условно-патогенных бактерий не выявлена, с глубиной происходит смена микробного сообщества, что выражается в преобладании гетеротрофных и психрофильных микроорганизмов.

Одним из источников загрязнения воздуха и воды Байкала является Байкальский целлюлозно-бумажный комбинат (БЦБК), построенный на восточном побережье Южного Байкала. До строительства комбината разными ведомствами в этом районе были проведены комплексные гидрохимические, гидробиологические исследования, без чего невозможно было объективно оценивать воздействие комбината на экосистему озера. При запуске комбината в эксплуатацию в 1966 г. Росгидрометом РФ был организован непрерывный мониторинг в районе сброса очищенных стоков, контрольных полигонов. БЦБК сбрасывает ежегодно в озеро от 34 до 69 млн т, в среднем — 46,5 млн т (в 2005–2008 гг. — 29–44 млн т в год) очищенных сточных вод (табл. 8.6).

В сентябре 2008 г. комбинат был переведен на замкнутую систему водооборота. Ввиду неработоспособности этой системы производство пришлось остановить уже через месяц. В 2010 г. БЦБК возобновил выпуск беленой целлюлозы со сбросом сточных вод в озеро. Качество очищенных сточных вод БЦБК не претерпело существенных изменений за последнее десятилетие (табл. 8.7).

Сумма минеральных веществ, определяемая по сумме основных ионов, в сточных водах варьируется от 285 до 420 мг/дм³ при среднем значении 360 мг/дм³. Постоянство химического состава очищенных сточных вод свидетельствует о практически неизменных технологических процессах на производстве и в очистке стоков комбината. В сточных водах при сбросе идентифицированы хло-

Таблица 8.6

Валовый сброс загрязняющих веществ ОАО «БЦБК» в оз. Байкал в 2004–2010 гг. [О состоянии озера Байкал..., 2012], т

Загрязняющие вещества	2004 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.
Полное биохимическое потребление кислорода	337,70	313,00	325,60	317,10	248,90	11,30	143,94
Взвешенные вещества	100,10	93,00	109,30	140,70	86,160	10,00	59,63
Нефтепродукты	1,40	1,10	1,30	2,00	1,75	0,10	0,80
Лигнин сульфатный	229,00	207,00	276,00	333,00	211,00	0,00	99,37
Формальдегид	1,20	0,74	0,47	0,35	0,05	0,00	0,12
Сульфатное мыло	67,30	56,60	52,20	60,80	42,90	0,00	11,10
Метанол	3,50	2,30	5,30	5,20	2,80	0,00	0,78
Нитрат-анион	12,63	11,33	10,83	14,22	12,08	50,00	33,31
СПАВ	1,97	1,87	1,95	2,29	1,54	1,03	1,91
Сульфаты	5992,30	4798,30	5435,20	5921,20	4148,20	0,00	2274,49
Скипидар	5,57	4,70	5,61	3,73	2,00	0,00	1,11
Хлориды	3139,00	2404,00	3360,00	4203,00	2522,00	37,90	858,35
Алюминий	2,44	2,10	2,54	2,69	2,10	0,00	0,57
Фенолы	0,25	0,25	0,32	0,29	0,23	0,00	0,18
ХПК		1348,00	1388,00	1847,00	1166,00	0,00	516,22
Сброшено сточных вод всего, млн. м ³	44,40	36,80	37,96	41,36	27,53	3,41	14,35
В том числе дренажных без очистки	0,204	0,242	0,573	0,427	0,500	—	—

Таблица 8.7
Концентрации веществ в сточных водах БЦБК и масса веществ, сбрасываемых в течение года в воды оз. Байкал за 2010–2011 гг. по данным Лимнологического института СО РАН

Вещество	Содержание в сточных водах, мг/дм ³			Допустимое содержание веществ в сточных водах при их сбросе в оз. Байкал, мг/дм ³ (Приказ МПР от 5 марта 2010 г., № 63)	Превышение нормативов содержания веществ в сточных водах при сбросе в оз. Байкал	Масса сбрасываемых веществ, т/год*	Допустимая масса веществ, сбрасываемых со сточными водами, Южная котловина, т/год (Приказ МПР от 5 марта 2010 г., № 63)	Превышение нормативов массы веществ, сбрасываемых со сточными водами
	Сточная труба, 10.07.2010 г.	Сточная труба, 5.11.2010 г.	Пруд-аэрактор, 21.01.2011 г.					
3, 4, 5, 6-Тетрахлоргваякол	Обнаружен	0,0002	0,0024	0	Недопустимо	0,009	0	Недопустимо
Сульфаты	69	120	190	30	2–4 раза	1500–2600	200	7–13 раз
Хлориды	24	80	110	28	до 2,8 раза	520–1700	140	4–12 раз
Натрий	45	87	140	30	1,5–3,0 раза	970–1900	170	6–11 раз
Калий	2,3	3,0	3,8	10	—	50–65	60	0,8–1,1 раза
Нитраты	—	2,8	3,1	2,5	—	60	18,7	3 раза
Нитриты	—	—	0,007	0,05	—	—	0,38	—
Азот аммонийный	1,5	—	1,3	0,3	5 раз	32	2,4	14 раз
Фенолы	—	0,01	0,05	0,05	—	0,2	0,24	0,9 раза
Химическое потребление кислорода (ХПК)	—	—	93	30	—	—	210	—

* Масса сбрасываемых веществ в год рассчитана для объема сбрасываемых вод, равных 60 000 т в сутки, и обнаруженных концентраций веществ в сточных водах.

рированные гваяколы — типичные загрязнители сточных вод при производстве беленой целлюлозы.

Загрязняется и водоносный горизонт озерно-аллювиальных отложений четвертичного возраста, находящихся непосредственно под комбинатом. Здесь общая минерализация подземных вод достигает 2,5–3,3 г/дм³ при фоновом значении 0,2 г/дм³. В пределах очага загрязнения подземных вод высокое содержание (2,5–9,0 ПДК) фиксируется по формальдегиду, фенолам, алюминию, сульфатному мылу (табл. 8.8).

БЦБК также является одним из основных источников выбросов различных загрязняющих веществ, в том числе сернистых примесей, в атмосферу Южного Байкала. Особые природные условия — котловинность рельефа, локальные бризовые и горно-долинные ветровые циркуляции — не способствуют быстрому очищению атмосферы от выбросов комбината, и примеси, накапливаясь в атмосфере, осаждаются на прилегающих горных обрамлениях и акватории Южного Байкала (табл. 8.9).

Атмосферные выбросы в холодный период года от г. Байкальска составляют до 50 % от всех загрязняющих примесей в атмосфере Южного Байкала. В табл. 8.10 показаны вклады всех предпри-

8.6. Современное антропогенное воздействие на экосистему озера и необходимые меры

Таблица 8.8

Твердые отходы БЦБК в 2004–2005 гг., т/год [О состоянии озера Байкал..., 2006]

Наименование отходов	Количество	
	2004 г.	2005 г.
Отходы 4-го класса опасности		
Золошлаки от сжигания углей	56 319,9	50 885,9
Зола корьевых котлов	800,2	608,8
Зола от сжигания осадка сточных вод	2526,3	2412,4
Отходы (осадки) от очистки сточных вод	15 223,0	14 489,0
Отходы коры	11 351,3	9968,7
Сучки, непроваренная целлюлоза	2746,2	2446,0
Пыль сульфата натрия	8257,2	6532,3
Отходы 5-го класса опасности		
Отходы целлюлозного волокна	8461,7	7206,7
Отходы щепы натуральной чистой древесины	19 572,2	14 712,5

Таблица 8.9

Выбросы загрязняющих веществ БЦБК в атмосферу [О состоянии озера Байкал..., 2012], т

Загрязняющее вещество	1991 г.	1995 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.
Взвешенные вещества	15 269	4551	2757	2791	2743	2006	2495	2623	2352	570	686
Газообразные вещества	—	—	4462	4083	4100	3520	3648	2933	2476	794	1548
В том числе:											
Диоксид серы	5327	3500	2031	2058	2345	1782	1787	1364	1363	529	840
Оксиды азота	—	—	1689	1355	1227	1256	1465	1215	955	261	631
Сероводород	1098	189	55	55	51,4	45,45	11,32	42,70	17,86	0	4
Метилмеркаптан	—	70	43	53	61,6	56,99	51,93	51,97	27,36	0	21
Метанол	—	—	4	1	2,3	1,711	1,017	1,264	0,498	0	0,16
Фенол	0,37	0,37	0,033	0,053	0,09	0,029	0,029	0,199	0,199	0	0,103
Суммарный выброс	—	—	7220	6875	6844	5523	6144	5556	4828	1364	2 234

Таблица 8.10

Вклад в загрязнение акватории Южного Байкала соединениями серы и азота от городов Прибайкалья, % [Аэрозоли Сибири..., 2006]

Город либо группа городов	SO ₂	H ₂ SO ₄	NO ₂	HNO ₃	SO ₂	H ₂ SO ₄	NO ₂	HNO ₃
	Декабрь				Апрель			
Черемхово — Усолье-Сибирское — Ангарск	<0,1	0,5	<0,1	0,4	41,9	49,2	20,2	42,4
Шелехов	0,2	0,8	0,1	1,9	2,7	5,3	2,9	9,6
Иркутск	1,7	13,2	0,2	8,6	9,7	18,5	4,4	15,2
Слюдянка	18,9	13,2	18	12,6	9	4,4	5,2	4
Байкальск	40,8	15,4	88	46,6	27,9	6,6	63	15,9
Селенгинск	38,4	56,7	3,7	29,6	7,2	11,4	3,5	9,6
Гусиноозерск	<0,1	<0,1	<0,1	0,2	<0,1	0,2	0,2	0,9
Улан-Удэ	<0,1	0,2	<0,1	0,1	1,6	4,4	0,6	2,4

ятий городов Прибайкалья в загрязнение акватории Южного Байкала соединениями серы и азота при метеорологических условиях, характерных для декабря и апреля.

Данные табл. 8.10 свидетельствуют о том, что основной вклад в загрязнение озера соединениями серы и азота в декабре вносят предприятия Слюдянки и Байкальска. В апреле значительно более весом вклад в загрязнение Байкала предприятий Иркутско-Черемховского промышленного комплекса.

Сравнение результатов расчетов концентраций сульфатов и нитратов в атмосферных аэрозолях и данных инструментальных измерений показало их качественное и количественное соответствие. Наибольшее количество сульфатов и нитратов попадает в Южный Байкал в ноябре — декабре, когда преобладают ветровые потоки с суши на озеро. Значительно меньшее загрязнение южной части озера наблюдается при северо-западном ветре, при котором наибольший вклад вносят предприятия Иркутско-Черемховского промышленного комплекса. Еще меньшее количество сульфатов и нитратов попадает в Южный Байкал при юго-восточном ветре от предприятий, расположенных в долине р. Селенги.

В значимых масштабах происходит загрязнение побережья Байкала и в других его районах. В непосредственной близости размещаются экологически опасные хранилища, например нефтехранилище в районе пос. Нижнеангарск. На расстоянии менее 1 км от Байкала на юго-восточном побережье в узком коридоре размещены автомобильная и железная дороги. С учетом высокой селевой опасности склонов хр. Хамар-Дабан, а также сложного рельефа местности, наледных и иных опасных гляциальных явлений, участок побережья Култук — Бабушкин требует особого внимания соответствующих служб при организации перевозки экологически опасных грузов.

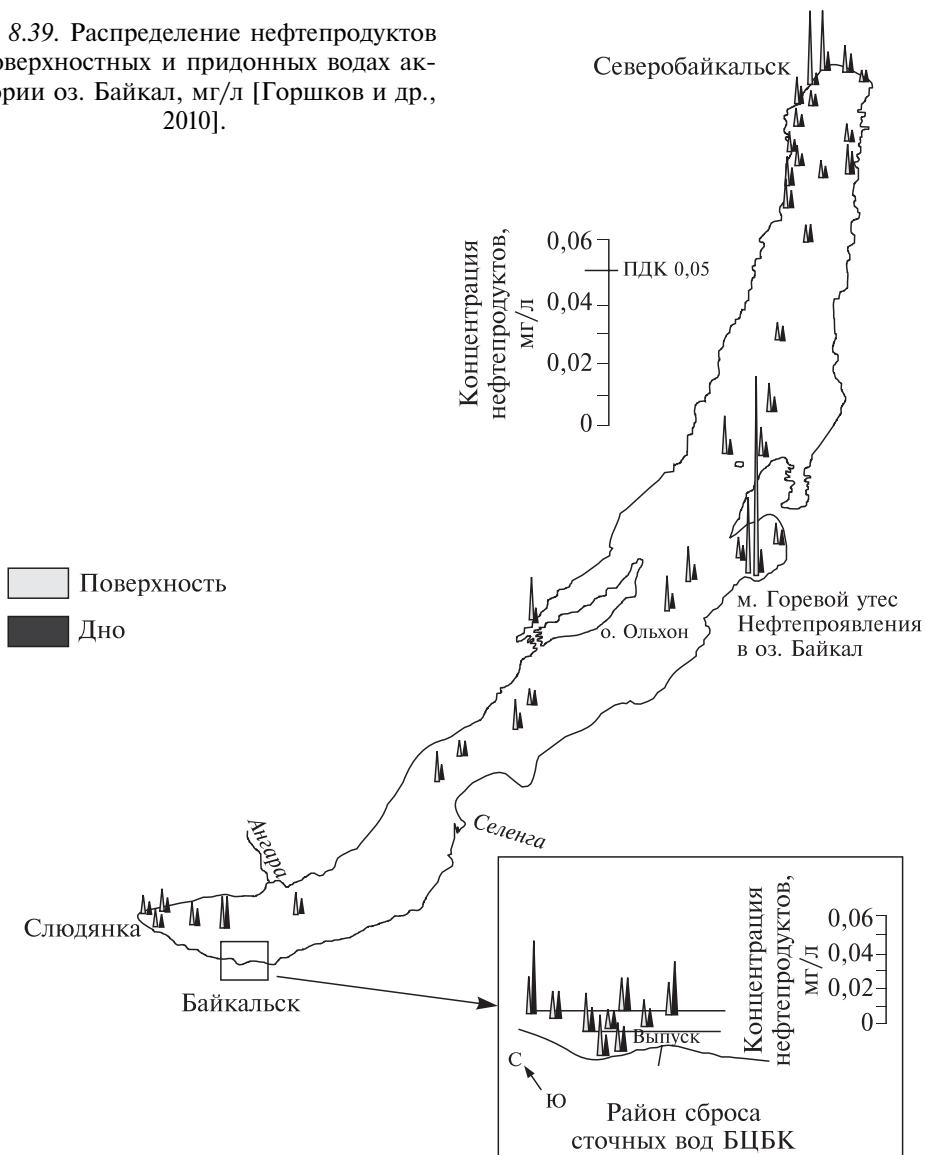
Проведенные Институтом географии СО РАН исследования выявили участки с деградированной природной структурой (побережье Малого моря, о. Ольхон и т.д.). Возле уреза воды, практически в прибрежно-защитной полосе или в водоохранной зоне, идет беспорядочное строительство домов, дач, коттеджей, объектов рекреации, не имеющих утвержденных планов застройки и очистных сооружений.

Фундаментальные, в том числе международные, исследования последних 20 лет (более 250 экспедиций с участием иностранных ученых) показали, что воды Байкала в целом не претерпели изменений по сравнению с доиндустриальным периодом, за исключением участков мелководий, примыкающих к населенным пунктам, заливов и сброса сточных вод Байкальского ЦБК. Подтверждена стабильность химического состава воды Байкала, обусловленная огромным объемом водных масс по сравнению с годовым водным стоком притоков, состав которых близок к озерному, и интенсивным водообменом в озере. Постоянные высокие концентрации кислорода на всех глубинах от 9 до -14 мг/дм³ обусловлены уникальными механизмами обновления глубинных вод весной и осенью. Анализ фитопланктона как одного из важных звеньев сохранения стабильности экосистемы озера показал, что эффект эвтрофирования отсутствует. Первичное звено экосистемы Байкала функционирует

8.6. Современное антропогенное воздействие на экосистему озера и необходимые меры

в прежнем режиме. Из экосистемы озера не исчез ни один биологический вид. Содержание нефтепродуктов в воде Байкала по всей его акватории, в воде притоков составляет $0,005 - 0,010 \text{ мг/дм}^3$ и не превышает ПДК ($0,05 \text{ мг/дм}^3$), установленных для водоемов рыбохозяйственного назначения (рис. 8.39). Максимальные концентрации нефтепродуктов с превышением ПДК до 50–800 раз отмечены лишь в районе естественного нефтепроявления (м. Горевой Утес, Средний Байкал).

Рис. 8.39. Распределение нефтепродуктов в поверхностных и придонных водах акватории оз. Байкал, мг/л [Горшков и др., 2010].



При оценке современного состояния Байкала большой интерес представляет динамика изменений концентрации главных ионов в воде озера за время, прошедшее от начала промышленной революции в Сибири. В некоторых озерах мира, например в Великих американских озерах, содержание главных ионов, особенно сульфат- и хлорид-ионов, за период с начала промышленной революции возросло в несколько раз [Грачев, 2002].

О том, что антропогенные загрязнения пока существенно не изменили химический состав воды озера, говорит тот факт, что содержание главных ионов одинаково на всех глубинах в трех котловинах Байкала, как было показано в разделе «гидрохимия». Весь диапазон ионной минерализации, рассчитанный из электропроводности, составляет от 94,3 до 95,5 мг/дм³ в пелагиали. Диапазон изменений ионной минерализации по вертикали пока не превышает 0,5–0,7 мг/дм³.

Среди биогенных элементов особая роль в эвтрофикации озер принадлежит фосфору. Байкал по содержанию биогенных элементов и, в частности, фосфора относится к олиготрофным водоемам. Сопоставление средних уровней содержания микроэлементов в Байкале с данными тех же элементов в незагрязненных озерах и реках мира указывает на исключительно низкие концентрации их в байкальской глубинной воде. Таким образом, современный химический состав воды открытых глубинных участков озера остается постоянным на протяжении многих лет.

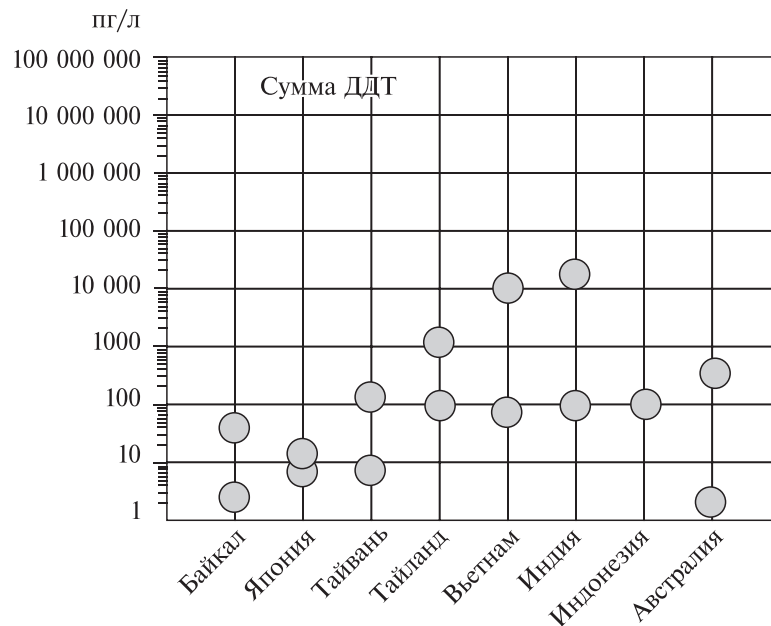


Рис. 8.40. Вклад разных источников в поступление токсичных веществ. 1 — БЦБК; 2 — судоходство; 3 — туризм; 4 — стоки и смывы населенных пунктов на берегах; 5 — главные притоки; 6 — атмосферные выпадения.

Значительное внимание в последние годы было уделено исследованию загрязнения воды озера и его биоты, донных осадков токсическими органическими веществами. Среди подобных веществ наибольшее беспокойство во всем мире вызывают хлорорганические соединения, поскольку многие из них производились и применялись в больших количествах, а также по той причине, что они весьма устойчивы и могут долгое время сохраняться в окружающей среде. Некоторые из этих соединений обладают выраженной мутагенной и канцерогенной активностью, способны накапливаться в организмах и передаваться по пищевой цепочке, а иногда являются к тому же сверхвысокотоксичными. К числу таких соединений относятся пестициды: гексахлоран (смесь стереоизомеров гексохлорциклогексана), ДДТ, токсифен (смесь хлорированных терпеноидов), полихлордифенилы, полихлордибенздиоксины и полихлордибензфураны. Первые работы по изучению хлорорганических соединений в различных природных средах Байкальского региона были выполнены российскими специалистами в 80-х гг. прошлого столетия. В настоящее время в результате международных проектов с использованием современных методов анализа и приборов получены новые результаты в лабораториях США, Японии, Германии. В Байкале, как и в других озерах мира, найдены пестициды и хлорорганические экотоксиканты, но их концентрации невелики.

В монографии М.А. Грачева [2002] приведены сведения о концентрациях хлорорганических веществ в водах Байкала в сравнении с водами некоторых стран Юго-Восточной Азии, Океании и Австралии (рис. 8.40). Согласно им, нижний предел найденных в водах Байкала концентраций находится на более низком уровне, чем нижний предел для указанных стран. Верхний предел концентраций ДДТ в водах Байкала выше тех концентраций, которые наблюдаются в Японии, но ниже верхнего предела, найденного для прочих указанных стран. Уровни концентраций ДДТ и ПХБ в водах Байкала, обусловленные глобальным атмосферным переносом, — фоновые и составляют соответственно 0,02–0,09, 0,13–1,9 нг/л [Никонова, Горшков, 2010].

В Байкале, по данным М.А. Грачева, оценка общего количества хлорорганических веществ в водах составила: для токсифена — около 1,6 т, ДДТ — 1,2 т, хлорданов — 0,8 т, гексахлоранов — 30 т, ПХБ — 15 т (рис. 8.41).

Теперь можно охарактеризовать общую картину поступления веществ в озеро, в том числе и загрязняющих по отдельным составляющим (рис. 8.42). Наибольшая часть всех поступающих в озеро веществ приносится с водами притоков, на втором месте — поступления из атмосферы, на третьем — поступления за-

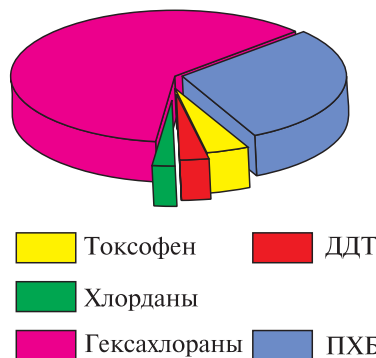


Рис. 8.41. Вклад разных источников в общее поступление аллохтонных веществ в оз. Байкал, тыс. т; %.

1 — БЦБК; 2 — судоходство; 3 — туризм; 4 — стоки и смывы населенных пунктов на берегах; 5 — главные притоки; 6 — атмосферные выпадения.

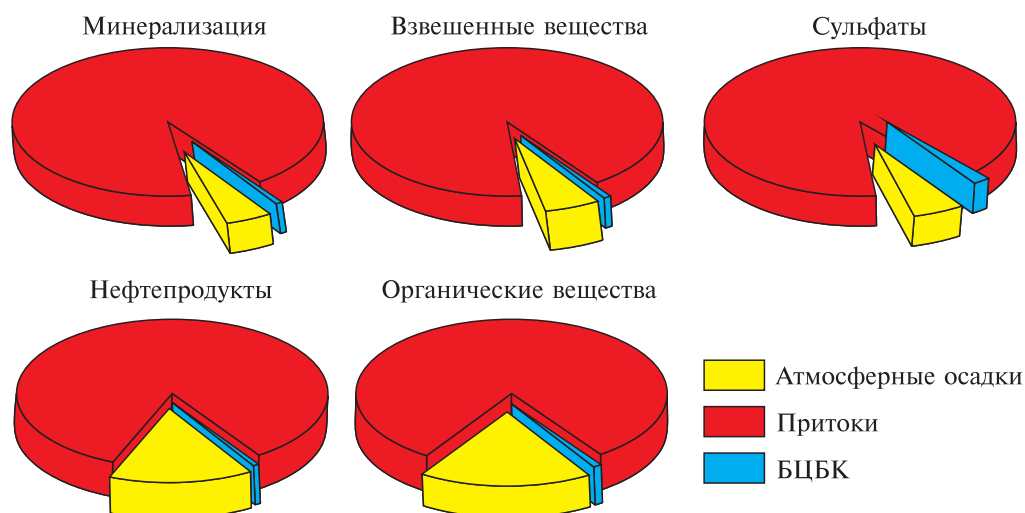


Рис. 8.42. А — количества и доли (тыс. т; %) всех загрязнителей в общем среднегодовом (2003–2008 гг.) поступлении аллохтонных веществ в оз. Байкал.

1 — минерализация (отдельно вынесены: 2 — сульфаты; 3 — минеральный азот; 4 — минеральный фосфор; 5 — тяжелые металлы); 6 — растворимые органические вещества (отдельно вынесены: 7 — легкоразложимые органические вещества; 8 — летучие фенольные соединения; 9 — серосодержащие соединения; 10 — нефтепродукты; 11 — труднорастворимые органические соединения; 12 — СПАВ); 13 — взвешенные вещества.

Б — количества (тыс. т) веществ, в сумме составляющих 36 %.

грязнений от БЦБК. Загрязнения, поступающие от населенных пунктов, расположенных на берегах озера, судоходства и туризма оценить сложно, так как эти источники не локализованы и их доля пока еще не слишком высока.

Различные компоненты в порядке объемов их поступления в озеро можно расположить в следующем порядке (рис. 8.42). На первом месте стоят минеральные соли, на втором — взвешенные вещества, затем растворенные органические вещества. Концентрации в Байкале загрязняющих веществ, представленных нефтепродуктами, стойкими органическими загрязнителями, тяжелыми металлами, ничтожно малы. Кроме того, экосистема Байкала обладает мощной самоочищающей способностью, обусловленной действием многих факторов. Все эти вещества в концентрациях, в которых они поступают в озеро, не оказывают прямого воздействия ни на состав воды, ни на биоту озера (табл. 8.11). Вода Байкала остается одной из самых чистых природных озерных вод в мире и пригодна для питья даже в районах локального загрязнения после предварительной обработки с целью удаления из нее посторонней микрофлоры и взвешенных веществ.

Озеро Байкал — это не только уникальный природный объект, его ресурсы могут стать важнейшим условием устойчивого развития региона. Разнообразие и уникальность байкальских ландшафтов могут служить базой активного раз-

8.6. Современное антропогенное воздействие на экосистему озера и необходимые меры

Таблица 8.11
Концентрации некоторых загрязняющих веществ в оз. Байкал

Вещество	Пределы значений концентраций по всему озеру, мкг/дм ³	Литературный источник
Свинец	0,015–1,00	Данные ЛИН СО РАН (материалы кругобайкальской экспедиции 2010 г.)
Кадмий	0,001–0,17	»
Медь	0,3–1,5	»
Цинк	0,6–13	»
Ртуть	0,0001–0,03	[Грачев, 2002]
ДДТ	0,00002–0,00009	»
ПХБ	0,00013–0,0019	[Никонова, Горшков, 2010]
ПАУ	8–20	[Горшков и др., 2010]
Нефтепродукты	<5–50	»

вития на Байкальской природной территории индустрии туризма и рекреации. Возобновляемый ресурс чистой питьевой воды должен способствовать развитию глобального производства бутылированной воды.

8.6.3. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Под биологическим загрязнением понимают привнесение человеком в экосистемы не характерных для них видов живых организмов (бактерий, вирусов, водорослей, растений, животных, в том числе и паразитических), ухудшающих условия существования естественных биотических сообществ или (и) негативно влияющих на здоровье человека.

В биологическом загрязнении особое место принадлежит инвазиям адвентивных организмов, которые влияют на трансформацию природных экосистем и «...являются платой за создание высокопродуктивных агроценозов, повышение эффективности гидростроительства, торговли сельскохозяйственной продукцией и экзотическими организмами, туризма, звероводства и аквакультуры, спортивного лова и охоты» [Алимов и др., 2004, с. 5].

Проблема антропогенной трансформации природных экосистем тесно связана с ростом биологических инвазий, внедрением чужеродных видов растений и животных в ранее не свойственные для них регионы обитания. Адвенты нередко приходят на место аборигенных видов, а сообщества синантропов сменяют естественные [Синантропизация..., 2007]. Изучению этих процессов, приобретающих подчас характер экологической катастрофы, придается все большее значение.

В Байкальском регионе накоплены многочисленные данные, свидетельствующие о различных видах и масштабах биологического загрязнения.

Биологическое загрязнение в Байкальском регионе охватывает как водные, так и наземные экосистемы.

8.6.3.1. Биологическое загрязнение экосистемы оз. Байкал

Впервые о типичном биологическом загрязнении оз. Байкал стало известно с середины 1970-х гг. Именно с этого времени отмечается внедрение в бассейн Байкала элодеи канадской (*Elodea canadensis*, семейство Hydrocharitaceae), попавшей в Европу в начале XIX в. из Канады⁸. Вначале вид был обнаружен В.Н. Паутовой в р. Енисей возле Красноярска в 1974 г., а также в Иркутском водохранилище (губы Еловая, Волчья, Уладово) в августе 1974 г. [Паутова, Галимулин, 1980]. Впервые в Байкале элодея была отмечена в Посольском соре и на Селенгинском мелководье [Неронов, Майстренко, 1981]. Пути ее возможного проникновения в Байкал рассматриваются в работе М.Г. Азовского [1982]: на винтах кораблей или с рыболовецкими сетями; есть мнение и об участии в этом аквариумистов. В Евразию занесены только женские растения, поэтому семена не образуются и размножение осуществляется исключительно вегетативно — турионами или фрагментами побегов [Азовский, Чепинога, 2007].

Элодея — двудомное растение, относится к многолетним длиннопобеговым гидрофитам [Свириденко, 1986]. Это один из наиболее агрессивных видов-вселенцев, часто называемый «водяной заразой» или «водяной чумой».

Быстрый рост элодеи и активное вегетативное размножение способствовали ее стремительному продвижению в прибрежных водах озера. За короткий промежуток времени она освоила практически все мелководье от Утулика до Нижнеангарска. В 1980-е гг. ее фитомасса достигала 300 г/м². Высказывались опасения относительно вытеснения элодеей байкальских макрофитов и развития заморных явлений подо льдом в результате разложения больших масс отмерших водорослей. Сейчас элодея локализована возле поселений, в бухтах, сорах, Малом море, местах впадения рек, где, по-видимому, выполняет роль биологического фильтра, активно поглощающего поступающие загрязняющие вещества⁹. Известно, что заросли элодеи являются не только пищей для растительноядных рыб, но и местами гидробионтов (беспозвоночные, рыбы) от хищников. Элодею используют на корм скоту. Отрицательная роль элодеи в водоемах заключается в ее влиянии на снижение биоразнообразия водоема и в отдельных случаях ее заросли создают препятствие судоходству [Майстренко, Неронов, 2001; Кравцова и др., 2010].

⁸ Первые сведения об *E. canadensis* на территории России относятся к 1880–1882 гг. Имеются гербарные образцы, собранные К. Мейннгаузеном в Лахте (р. Каменка) в 1880–1881 гг. Через год Р. Регель обнаружил этот вид в р. Карповка, в Санкт-Петербурге. Через 10 лет она распространилась по всей Петербургской губернии [Гусев, 1964]. В 1892 г. в азиатской части России элодея интродуцирована любителем аквариумистом С.В. Логиновым в водоемы окрестностей г. Екатеринбург (Средний Урал), откуда она сравнительно быстро расселилась по системам рек Урала и Западной Сибири [Жакова, 2004].

⁹ Элодея — типичный кальцеофил, обитающий в олиго-, мезо- и эвтрофных водоемах; в России встречается в субнейтральных и щелочных водах с рН до 8,9 и общей минерализацией до 0,68 г/л; предпочитает гидрокарбонатно-натриевые воды, но может расти в водоемах с низкой концентрацией ионов Ca²⁺. Высокие концентрации ионов Cl⁻ и Mg⁻² препятствуют развитию элодеи. Предельной глубиной распространения элодеи считается удвоенная прозрачность по диску Секки [Свириденко, 1986; Бабушкин, 1999].

История интродукции рыб в бассейне оз. Байкал насчитывает уже более 80 лет [Асхаев, 1958, 1961; Егоров и др., 1965; Карасев, 1972, 1973, 1974а, б; Пронин, 1977, 1982; Тютрина, 1988; Литвинов, 1993; Болонев и др., 2002; Сиделева, 2004; и др.]. Основной целью этих работ было увеличение рыбопродуктивности Байкала за счет вселения новых видов. Не всегда вселение рыб проводилось в соответствии с научными рекомендациями, что привело к завозу в Байкальский регион нежелательных видов, например ротана-головешки, а с ними и их паразитов, ранее отсутствующих в бассейне Байкала.

В настоящее время в Байкале обитают пять видов рыб, появившихся здесь в результате интродукции. Это пелядь, амурский сом, сазан и восточный лещ, а также сорный вид ротан-головешка (рис. 8.43).

Первые сведения о ротане-головешке в бассейне Байкала были опубликованы в газете «Правда Бурятии» в 1981 г. Автором заметки был известный паразитолог Н.М. Пронин. Но о появлении ротана уже знали в 1978 г. из устных сообщений людей. Было объявлено, что в оз. Гусиное появился новый вид рыбы. К настоящему времени ротан, по разным данным, широко расселился вдоль восточного берега Байкала (до поселков Турка и Максимиха) и достиг весьма высокой численности в слабопроточных водоемах дельты р. Селенги [Пронин и др., 1998; Болонев и др., 2002]. Появились сведения о поимках ротана вдоль западного побережья Байкала от р. Бугульдейка до истока р. Ангары и Иркутского водохранилища [Демин, 2001], а также на Северном Байкале [Болонев и др., 2002; Bolonev et al., 2002] (рис. 8.44).

Ротан-головешка (*Percottus glehni*) — чрезвычайно неприхотливая хищная рыба (семейство Odontobutidae — головешковые, отряд Perciformes — окунеоб-

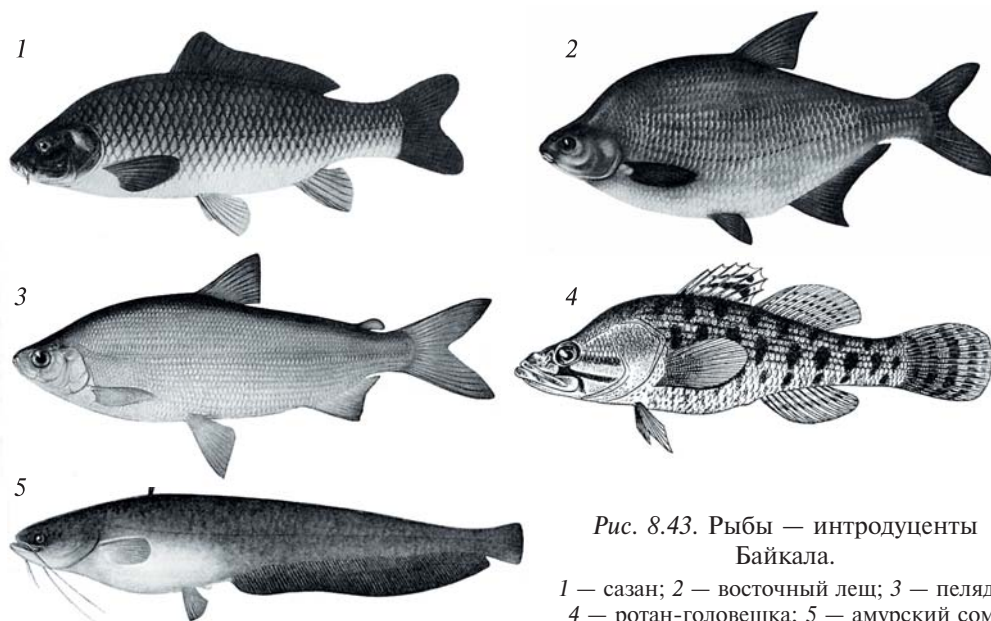


Рис. 8.43. Рыбы — интродуценты Байкала.

1 — сазан; 2 — восточный лещ; 3 — пелядь; 4 — ротан-головешка; 5 — амурский сом.

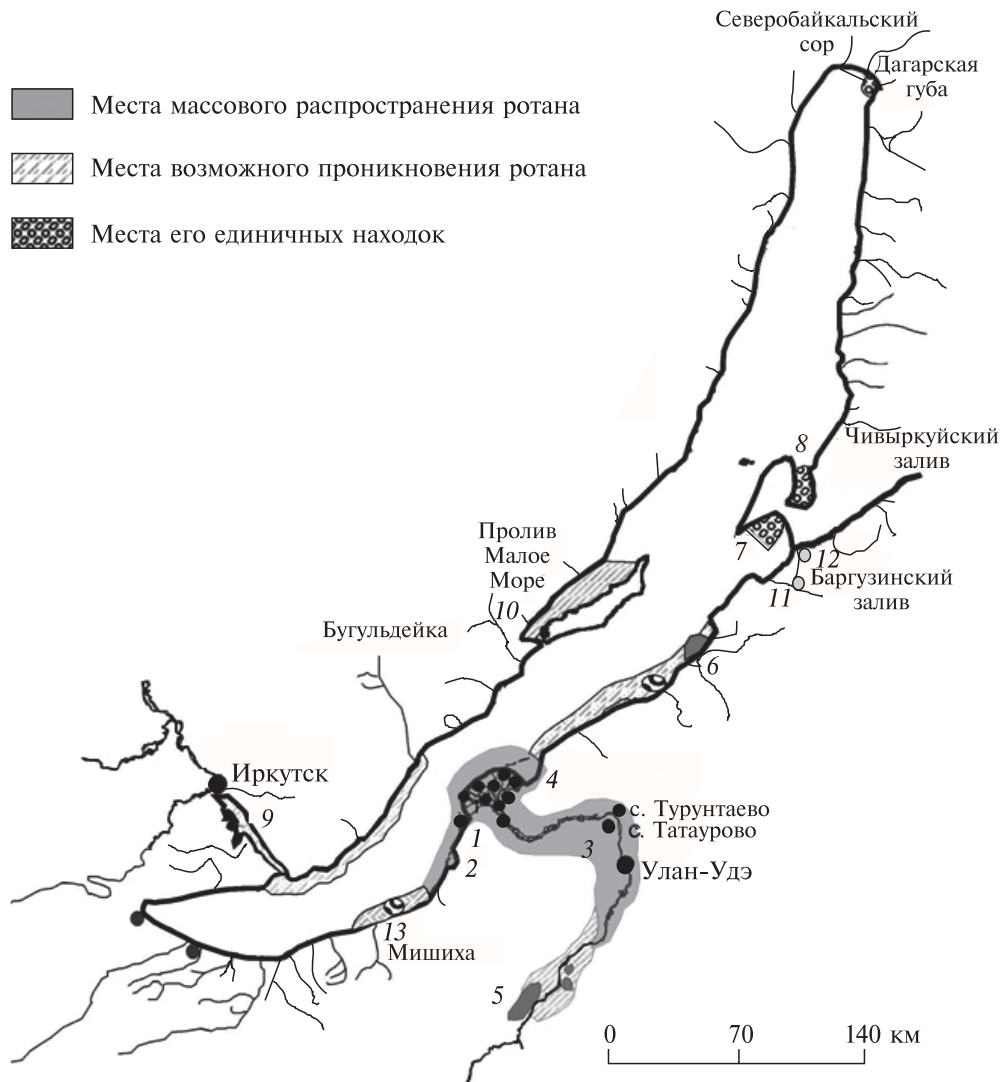


Рис. 8.44. Карта-схема распространения ротана-головешки в водоемах бассейна оз. Байкал [по Болонев и др., 2002].

1 — Истокско-Истоминский сор; 2 — Посольский сор; 3 — дельта р. Селенги (протоки, озера, старицы); 4 — залив Провал; 5 — оз. Гусиное (с реками Баян-гол и Цаган-гол); 6 — р. Турка с притоками; 7 — Баргузинский залив; 8 — Чивыркуйский залив; 9 — Иркутское водохранилище; 10 — Малое Море; 11 — оз. Духовое; 12 — оз. Шанталык; 13 — р. Мишиха.

разные). Встречается ротан на Дальнем Востоке — в бассейнах рек Тугур и Амур, в водоемах южного Приморья, в Северо-Восточной Корее и в Северном Китае. Ротан предпочитает стоячие воды и болота. Нерест проходит в июне и июле. Откладывает икру на нижнюю поверхность плавающих предметов. Вид весьма не-

прихотлив к чистоте и прозрачности воды и к кислородному режиму (зимует в промерзающих до дна водоемах), не проявляет признаков угнетения жизнедеятельности. Питается животной пищей, включая молодь рыб [Берг, 1949б].

В состав пищи ротана входит 93 вида животных (с преобладанием представителей отряда Diptera (семейство Chironomidae) и отряда Trichoptera. Во всех обследованных водоемах ротан — эврифаг. Молодь питается зоопланктоном, рыбы в возрасте от 1+ до 3+ (двух- — четырехлетки) — бентосом и частично хищничают, взрослые рыбы (от 4+ до 5+, пяти- — шестилетки) главным образом питаются молодь рыб, особенно карповых [Литвинов, 1993; Пронин и др., 1998].

Известно, что при акклиматизации животных в первую очередь наблюдается потеря их паразитов со сложным жизненным циклом. Сохранение у ротана-головешки специфического паразита, цестоды *Nippotaenia mogurndae*, в новых условиях обитания, во-первых, подтверждает, что ротан был завезен в бассейн Байкала в результате акклиматизационных работ [Пронин, 1982], а не выпущен туда аквариумистами, поскольку сохранение в аквариуме паразита со сложным жизненным циклом практически невозможно, а во-вторых, свидетельствует о высокой пластичности и хозяина, и паразита, которые успешно существуют в новых условиях обитания в бассейне оз. Байкал, а также в его прибрежно-соровой зоне [Русинек, 1989].

Согласно современным данным, паразитофауна рыб-интродуцентов в Байкале представлена 48 видами, включая 15 специфичных паразитов, завезенных в озеро из материнских водоемов [Русинек, 2007] (рис. 8.45; табл. 8.12). Важно отметить, что с аборигенных рыб на интродуцированные виды перешли 33 вида паразитов, для которых рыбы-вселенцы стали промежуточными и окончательными хозяевами. В связи с этим было констатировано, что интродукция рыб привела к

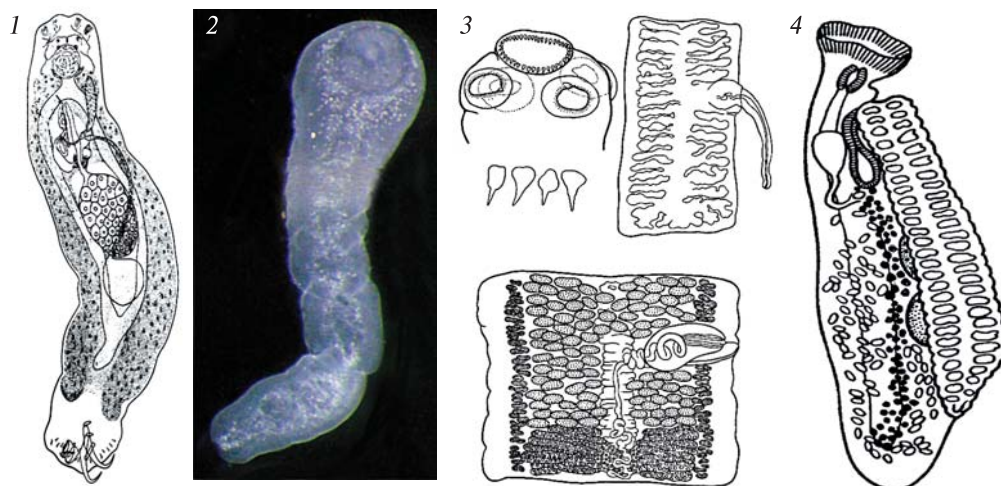


Рис. 8.45. Паразиты рыб-интродуцентов.

1 — *Silurodiscoides infundibulovagina*; 2 — *Nippotaenia mogurndae*; 3 — *Gangesia parasiluri*; 4 — *Aspidogaster conchicola*.

Таблица 8.12

Список рыб и их специфичных паразитов, интродуцированных в Байкал

Группы и виды паразитов	Амурский сом	Восточный лещ	Амурский сазан	Пелядь	Ротан-головешка
Monogenea — моногенетические сосальщики					
<i>Silurodiscoides infundibulovagina</i>	+				
<i>S. mediacanthus</i>	+				
<i>S. magnicirrus</i>	+				
<i>S. varicus</i>	+				
<i>S. curvilamellis</i>	+				
<i>S. obscurus</i>	+				
<i>Gyrodactylus gussevi</i>	+				
<i>G. perccotti</i>					+
<i>G. elegans</i>		+			
<i>G. sprostonae</i>			+		
<i>Dactylogyrus auriculatus*</i>		+			
Cestoda — ленточные черви					
<i>Khawia sinensis</i>			+		+
<i>Nippotaenia mogurndae</i>					+
<i>Gangesia parasiluri</i>	+				
Aspidogastrida — аспидгастры					
<i>Aspidogaster conchicola*</i>			+		

Примечание. * — специфичные паразиты рыб.

изменению структуры паразитарных систем оз. Байкал, потому что увеличился состав промежуточных и окончательных хозяев паразитов аборигенных байкальских рыб. Из перешедших в условиях Байкала паразитов лишь нематода *Raphidascaris acus* отмечена у этих рыб-интродуцентов в материнских водоемах. Природным популяциям паразитов соответствует только паразитофауна пеляди — типичного представителя сиговых рыб.

Переход паразитов с рыб-вселенцев на местные виды рыб не обнаружен¹⁰.

В специфичной паразитофауне рыб-интродуцентов доминируют виды с простым жизненным циклом (85,7 %). Ленточные черви — цестоды *Nippotaenia mogurndae*, *Gangesia parasiluri* и *Khawia sinensis* — имеют сложный жизненный цикл. Первые два вида развиваются при участии планктонных ракообразных, кавия — через олигохет рода *Limnodrillus*.

В анализе состояния сообществ паразитов рыб, интродуцированных в Байкал, были использованы индексы биологического разнообразия: Бергера — Паркера (D), Бриллюэна (HВ), Пиела (E), Шеннона (Sch) [Мэгарран, 1992]. Было установлено, что инфрасообщества паразитов рыб-интродуцентов являются несба-

¹⁰ Это очень важный вывод, поскольку при акклиматизации рыб иногда наблюдается переход паразитов с вселяемой рыбы на аборигенов. Яркий пример такого рода имел место при пересадке севрюги (*Acipenser stellatus*) из Каспийского в Аральское море в 30-х годах прошлого века. Вместе с севрюгой был занесен ее специфичный паразит — моногенетический сосальщик *Nitzschia sturionis* (нитшия). В Аральском море он перешел на аральского шипа — *Acipenser nudiventris* и вызвал его массовую гибель, поскольку численность паразита достигла огромных размеров [Догель, Лутта, 1937; Догель, 1962]. Этот и другие примеры очень поучительны и указывают на необходимость строгого паразитологического контроля при проведении акклиматизационных мероприятий и интродукции.

лансированными и стохастичными, поскольку для них характерны высокие значения индексов Бергера — Паркера и низкие значения выравненности по обилию и индекса Бриллюэна. Сбалансированностью и сравнительно высоким уровнем разнообразия ($D = 0,6$; $HV = 0,8$; $E = 0,7$) отличаются только инфрасообщества паразитов амурского сома, что, возможно, связано с сохранением у него большого количества специфичных видов паразитов, поддерживающих устойчивость сообщества. Зрелыми компонентными сообществами паразитов рыб-интродуцентами являются сообщества паразитов сома ($D = 0,3$; $E = 0,8$; $Sch = 2,125$) и леща ($D = 0,5$; $E = 0,92$; $Sch = 1,65$), все остальные сообщества — незрелые ($D > 0,5$; $E < 0,5$; $Sch < 1$) [Русинек, 2007].

Интродукция паразитов рыб-акклиматизантов в условиях оз. Байкал, согласно имеющимся данным, происходит таким образом, что отражает специфику состава паразитов каждого вида хозяина и вновь формирующихся паразитарных сообществ.

Ондатра, как известно, появилась в бассейне оз. Байкал в результате акклиматизационных мероприятий в 1932–1933 гг. С.Н. Мачульским [1958] впервые у ондатры наряду с широко распространенными паразитами грызунов был отмечен северо-американский паразит-вселенец — трематода *Quinqueserialis quinqueserialis* (рис. 8.46). Это голарктический вид, специфичный паразит ондатры. Его промежуточный хозяин — брюхоногий моллюск *Anisus stroemi*. Инвазионными для ондатры личинками являются адолескарии, которые в инцистированном виде прикреплены к водным растениям и попадают к окончательному хозяину при поедании им растительности. Наряду с ондатрой в бассейне Байкала отмечено заражение трематодой и других грызунов (большая и унгорская полевки, даурский хомячок и восточно-азиатская мышь). Известно, что квинквисериалис может вызывать гибель ондатры в случае ее значительного заражения [Пронин и др., 1983; Жалцанова, 1992].

Контроль за сообществами паразитов должен быть постоянным, поскольку их состав и количественные показатели не только являются надежными критериями и индикаторами их собственного состояния, но и отражают состояние экосистем через промежуточных и резервуарных и окончательных хозяев.

8.6.3.2. Биологическое загрязнение наземных экосистем Прибайкалья

В наземных экосистемах рост биологических инвазий и синантропизации растений и животных тесно связан с увеличением антропогенной нагрузки на природную среду и возникновением условий, ранее ей не свойственных. Как показали специальные исследования А.В. Верхожиной и др. [2010], этот процесс



Рис. 8.46. *Quinqueserialis quinqueserialis* — паразит ондатры
(http://i442.photobucket.com/albums/qq145/jessegoodall/lab%204/IMG_0205.jpg).

имеет прогрессирующий характер и особенно усилился в последние десятилетия. Так, в 50–70-е гг. XX в. в Байкальский регион заносилось 1–2 вида сосудистых растений в год, в 80–90-е гг. — 6–7, в начале XXI в. здесь регистрируется 13–14 видов в год. Процесс адвентизации синантропной энтомофауны, начавшийся по крайней мере в XVIII в., также резко активизировался во второй половине XX в. За четыре последних десятилетия появилось 43 новых адвента, что составляет почти 80 % от общего числа зарегистрированных.

В числе позвоночных животных, обитающих в Байкальском регионе, достоверно зарегистрировано шесть адвентивных видов млекопитающих, в их числе домовая мышь, серая и черная крысы — опасные в эпидемиологическом отношении виды.

В пределах БПТ выявлено 445 видов заносных растений, что составляет 16 % всей флоры региона. Из 115 видов насекомых, зарегистрированных в постройках человека, 55 видов являются адвентами.

Согласно официальной информации, в Республике Бурятия и Забайкальском крае нет чужеродных биологических объектов, на которые в обязательном порядке распространяются действия карантинных мероприятий, а в Иркутской области зафиксировано пребывание только двух таких объектов — сорного растения из рода повилики (*Cuscuta*) и паразитической нематоды, вызывающей заболевание картофеля [Масляков, Ижевский, 2010]. Между тем, по имеющимся данным, в пределах БПТ распространен не один, а пять видов адвентивных растений, внесенных в «Перечень вредителей растений, возбудителей болезней растений, растений (сорняков), имеющих карантинное значение для Российской Федерации» [Перечень..., 2007]. Это повилики (европейская, полевая и хмелевидная), паслен трехцветковый и амброзия полыннолистная.

Негативными последствиями внедрения заносных видов растений являются конкуренция с аборигенными видами, упрощение структуры растительных сообществ; выполнение адвентивными видами роли новых растений-хозяев для различных паразитов и возбудителей заболеваний, гибридизация с аборигенными видами и вытеснение их из естественных растительных сообществ.

Природные экосистемы региона обычно устойчивы к вселению чужеродных видов, но если их естественная структура нарушена, то инвазионные виды способны составить значительную конкуренцию аборигенным. Воздействие человека, вызывающего нарушение естественной растительности, открывает для внедрения адвентивных видов любые сообщества. В них появляется значительное количество свободных ниш, и они становятся уязвимыми для инвазий.

Установлены факты внедрения в леса Хамар-Дабана «беглецов из культуры» — растений, которые первоначально выращивались в этом районе в садоводствах и на приусадебных участках в хозяйственных и декоративных целях. Это недотрога железистая — *Impatiens glandulifera* (сем. бальзаминовые) и клубника американская, или виктория — *Fragaria virginiana* (сем. розовые), которые стали образовывать монодоминантные заросли в природных сообществах. Это тем более нежелательно, поскольку леса Хамар-Дабана являются крупнейшим рефугиумом реликтовых видов и местообитанием наибольшего числа эндемиков, имеющих локальное распространение и крайне уязвимых к негативным

воздействиям. Вступая в конкурентные отношения с вселенцами, они вытесняются ими [Верхозина и др., 2010].

В результате неконтролируемой человеком интродукции новых видов, форм и сортов растений в качестве декоративных, пищевых, лекарственных, плодово-ягодных и др. существенно возрастает опасность одичания агрессивных интродуцентов.

Таким образом, опираясь на существующие данные, важно понимать, что в Байкальском регионе биологические инвазии вызваны в основном антропогенными факторами. Это ведет к изменению географических ареалов растительных и животных организмов, росту их численности, свидетельствует об успешной инвазии адвентов и их сравнительно быстрой натурализации. Биологическое загрязнение оз. Байкал и прилегающей к нему территории принимает угрожающие масштабы. Требуется проведение мониторинга существующих инвазий, регистрация случаев интродукции новых видов и разработка мероприятий по ограничению этих процессов с целью сохранения природных экосистем. Необходима разработка комплексной системы защитных мероприятий по ограничению проникновения и распространения инвазионных представителей флоры и фауны.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое биологическое загрязнение?
2. Когда впервые стало известно о биологическом загрязнении Байкала?
3. Какие виды являются вселенцами в Байкал?
4. В результате каких процессов произошло их вселение в Байкал?
5. Какие виды рыб являются вселенцами в Байкал?
6. Чем могут быть опасны вселенцы?
7. Почему ротана-головешку считают опасным вселенцем?
8. В каких частях оз. Байкал отмечен ротан?
9. Когда и откуда ондатра попала в Байкал?
10. Что означает термин «синантропизация»?
11. Поясните термин «адвент».
12. Сколько заносных видов растений отмечено в пределах БПТ?
13. Назовите растения-беглецы из культуры.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Аборигенный вид («местный», «нативный», «indigenous», «native», autochthonous) — вид, обитающий в данном регионе в силу естественных причин, член естественной экосистемы, который произошел на данной территории или иммигрировал на данную территорию до неолита.

Адвентивный вид («неаборигенный вид», «адвент», «чужеродный вид», «nonindigenous», «alien», «non-native», «allochthonous», «invader») — вид, обитающий за пределами своего исторического ареала; вид, появившийся в рассматриваемом регионе после неолита.

Адвентизация — возрастание относительного числа и значения заносных видов в локальных сообществах.

Акклиматизант — объект преднамеренной интродукции (плановой акклиматизации).

Артеприродная среда — весь искусственно созданный и сотворенный человеком мир, не имеющий аналогов в естественной природе.

Биологическое загрязнение («biological pollution», biological contamination», «nuisance species») — привнесение в экосистемы в результате антропогенного воздействия не характерных для них видов живых организмов (бактерий, вирусов, водорослей, растений, животных, в том числе и паразитических), ухудшающих условия существования естественных биотических сообществ или (и) негативно влияющих на здоровье человека.

Инвазионный вид («invasive») — чужеродный вид в процессе расселения и натурализации.

Инвазия («биологическая инвазия») — расселение вида за пределы исторического ареала после неолита, индуцированное прямо или косвенно деятельностью человека.

Интродукция («вселение», «перемещение», «introduction», «transplantation», «translocation», «transfer») — механическое перемещение особей определенного вида человеком или домашними животными за пределы исторического ареала через барьеры, вероятность естественного преодоления которых этим видом приближается к нулю; частный случай или начальный этап инвазии.

Интродуцированный вид («интродуцент», «вселенец», «introduced», «transferred», «transplanted») — вид, привнесенный в экосистемы благодаря непосредственной акции переноса человеком, проведенной специально, преднамеренно или случайно, непреднамеренно.

Инфрасообщество («infracommunity») — сообщество паразитов в особи хозяина.

Компонентное сообщество («component community») — сообщество паразитов, населяющих популяцию данного вида хозяина.

Культивар (англ. cultivar, от cultivated variety «культурная разновидность») — синоним слова «сорт», международное обозначение этой категории. Культиварами называют растения, фенотип которых изменен искусственным путем с помощью скрещивания, селекции и т.п. и отличается от природных растений.

Синантропный вид («синантроп») — вид, элемент(ы) жизнедеятельности и/или этап(ы) жизненного цикла которого зависят от преднамеренной или непреднамеренной деятельности человека.

Экзотический вид («foreign», «exotic») — чужеродный вид, появившийся в фауне или флоре конкретной страны (континента) из других стран (с других континентов).

8.6.4. НЕОБХОДИМЫЕ МЕРЫ ПО СОХРАНЕНИЮ ЭКОСИСТЕМЫ БАЙКАЛА

В декабре 1996 г. Комитет по всемирному наследию ЮНЕСКО признал Байкал **объектом всемирного природного наследия**. Озеро Байкал является примером выдающейся пресноводной экосистемы, удовлетворяющим четырем главным критериям Конвенции природного и культурного наследия (Operational Guidelines for the Implementation of the World Heritage Convention. — UNESCO, WHC-99/2, 1999 (February)).

Общая площадь объекта всемирного природного наследия (ОВПН) «Озеро Байкал» равна 88 тыс. км², из которых 31,5 тыс. км² — поверхность озера, а 19,6 тыс. км² занимают три заповедника (Байкало-Ленский, Байкальский,

Баргузинский) и три национальных парка (Прибайкальский, Забайкальский и, частично, Тункинский). Из ОВПН исключены пять урбанизированных промышленно развитых территорий: Байкальск, Слюдянка, Култук, Бабушкин и Северобайкальск.

Включение Байкала в перечень ОВПН повысило его престиж и популярность в мире. Этот статус создал дополнительные возможности участия мировой общественности в сохранении уникальной экосистемы озера, многосторонней международной поддержки, привлечения финансовых средств из различных международных фондов.

Со стороны руководства Комитета по всемирному наследию к Правительству РФ были предъявлены следующие требования:

- 1) обеспечить окончательное принятие Государственной Думой закона о Байкале;
- 2) перепрофилировать БЦБК так, чтобы он перестал быть источником загрязнения;
- 3) снизить сброс загрязняющих веществ в Селенгу;
- 4) выделить дополнительные средства для обеспечения деятельности заповедников и национальных парков;
- 5) обеспечить и усилить поддержку научных исследований и мониторинга на оз. Байкал.

Многие из этих вопросов, к сожалению, не решены до сих пор. Однако нельзя не отметить ряд серьезных природоохранных мероприятий, которые выполнены к настоящему времени.

Важным событием явилось принятие в 1999 г. **федерального закона «Об охране озера Байкал»**. В его разработке важную роль сыграли ученые Иркутского государственного университета, в частности О.М. Кожова. В настоящее время действует редакция Закона от 30.12.2008 г. Одним из основных требований Закона было проведение экологического зонирования, т.е. выделение зон с различными режимами природопользования и определение границ Байкальской природной территории, которая оказывает антропогенное воздействие на экосистему оз. Байкал.

Благополучие природных комплексов водоема зависит от состояния окружающей среды в пределах Иркутской области, Бурятии, Забайкальского края и Монголии, расположенных в границах его водосборной площади и по соседству с ней. Если не принимать соответствующих природоохранных усилий на указанных территориях, загрязнение Байкала станет необратимым.

Было введено понятие **«Байкальская природная территория»**. Она расположена в центре Азиатского материка в пределах трех субъектов РФ — Иркутская область, Республика Бурятия и Забайкальский край. Включение в состав БПТ селенгинской части территории Монголии пока не произошло по политическим и экономическим причинам.

Основные работы по экологическому зонированию БПТ были выполнены сотрудниками Института географии, Байкальского института природопользования, Читинского института природных ресурсов СО РАН, другими организациями.

Общая площадь БПТ составляет 386 390 км² и разделена на три экологические зоны — центральную (ЦЭЗ), буферную (БЭЗ) и зону атмосферного влияния (ЗАВ). Их границы утверждены распоряжением Правительства РФ от 27.11.2006 № 1641-р.

Центральная экологическая зона БПТ имеет площадь около 90 000 км² и включает в себя оз. Байкал со всеми островами и водоохранную зону, граница которой проходит по водоразделу, за исключением крупных рек (Селенга, Верхняя Ангара и Баргузин). Водоохранная зона — это территория, в пределах которой хозяйственная деятельность регулируется с целью охраны поверхностных и подземных вод, непосредственно дренируемых озером. На долю ЦЭЗ приходится 23 % Байкальской природной территории. Без акватории оз. Байкал ее площадь занимает 36 % Иркутской области и 64 % Республики Бурятия. В Постановлении Правительства РФ от 30 августа 2001 г. был представлен перечень видов деятельности, запрещенных в ЦЭЗ, состоящий из 36 пунктов. В документе перечислены все виды природопользования, способные нанести урон экосистеме оз. Байкал. К сожалению, многие пункты этого Постановления не выполняются, а пункт о запрете целлюлозно-бумажной промышленности был изъят из этого списка в 2010 г. (Доминирующим видом деятельности здесь может стать экологический туризм.)

Буферная экологическая зона включает в себя бассейн оз. Байкал в пределах Российской Федерации за исключением водосборной площади, входящей в центральную экологическую зону. На ее территории находится 2 заповедника (Сохондинский — частично) и 12 заказников. Из общей площади зоны, равной около 190 000 км², 70,5 % приходится на Республику Бурятия и 29,5 % — на Забайкальский край. Для буферной зоны предусмотрены менее строгие ограничения в режиме природопользования.

Экологическая зона атмосферного влияния находится на западе и северо-западе от Байкала полосой, ширина которой составляет до 200 км. На территории этой зоны расположены промышленные предприятия городов Иркутск, Ангарск, Шелехов, Усолье-Сибирское и Черемхово.

5 марта 2010 г. Министерством природных ресурсов и экологии Российской Федерации были утверждены «**Нормативы предельно допустимых воздействий на уникальную экологическую систему озера Байкал**» и «Перечень вредных веществ, в том числе веществ, относящихся к категориям особо опасных, высокоопасных, опасных и умеренно опасных для уникальной экологической системы озера Байкал». В их разработке ключевую роль сыграли специалисты Научно-исследовательского института биологии Иркутского государственного университета.

Это регулирующие природопользование документы нового поколения. В них указаны не предельно допустимые концентрации загрязняющих веществ в сточных водах, а допустимая суммарная масса разных веществ, поступающих в Южную, Среднюю и Северную котловины озера со сточными водами, допустимая масса антропогенных веществ, приносимых водами р. Селенги, допустимые поступления в атмосферу выбросов по котловинам озера и зонам БПТ. Кроме того, регламентируются рекреационная нагрузка в пределах полукилометровой полосы от уреза воды — места размещения рекреационных комплек-

сов, временных стоянок, туристских троп должны составлять не более 1 % площади на западном и 2 % на восточном берегах озера; нагрузка на пастбища в пределах ЦЭЗ БПТ (например, для коров — не более 0,15 особей на гектар в год, для лошадей — 0,27, для овец — 1,35 и т.п.). Содержание разных загрязняющих веществ при сбросе их в озеро регламентировано очень жестко, без учета «поправок на разведение в природных водах», и для многих веществ в разы и даже десятки раз ниже, чем принятые для сточных вод в Северной Америке и Европе. То, что «Нормативы...» и «Перечень...» будут эффективны, стало ясно еще в ходе их общественных слушаний и открытого обсуждения в Интернете. Они вызвали острое недовольство предпринимателей, хозяйственников и администраторов разного уровня и горячую поддержку со стороны природоохранных движений.

Тем не менее остается невыполненным условие руководства Комитета по всемирному наследию, выдвинутое Правительству РФ, — репрофилировать БЦБК так, чтобы он перестал быть источником загрязнения; не в полном объеме выполнены еще три условия:

- 1) снизить сброс загрязняющих веществ в Селенгу;
- 2) выделить дополнительные средства для обеспечения деятельности заповедников и национальных парков;
- 3) усилить поддержку научных исследований и мониторинга на оз. Байкал.

Фактическое положение дел с охраной Байкала нельзя считать удовлетворительным по следующим причинам:

1) остается нерешенной проблема очистки накопившихся загрязнений в воде и донных отложениях на прилегающей к комбинату акватории озера, даже после закрытия БЦБК;

2) необходима утилизация твердых отходов, возникших за годы деятельности БЦБК, рекультивация территории, занятой промплощадкой, шламонакопителями и золоотвалами;

3) несмотря на введение замкнутого водооборота на Селенгинском картонном комбинате, не приняты радикальные меры для снижения поступления сточных вод в основной приток Байкала — р. Селенгу;

4) не решен вопрос о резком уменьшении сброса загрязненных вод в Байкал при эксплуатации судов;

5) усиливается негативное антропогенное воздействие за счет стихийного развития туризма;

6) продолжается несанкционированная рубка леса;

7) продолжается рост браконьерства, причины которого — низкий уровень жизни населения и слабая укомплектованность штата государственных инспекторов ООПТ, лесников на землях лесного фонда и рыбнадзора.

Серьезной проблемой является низкая приоритетность вопросов экологии на шкале государственных ценностей и, как следствие, несовершенство и противоречивость нормативно-правовой базы, низкий уровень финансирования научных исследований в области экологии Байкала и природоохранных мероприятий, недостаточный контроль соблюдения нормативных правил, неразви-

тая система природоохранного управления и слабая межведомственная и межрегиональная координация планов и действий властей субъектов Российской Федерации в пределах БПТ.

Для дальнейшего сохранения экосистемы оз. Байкал от негативного антропогенного воздействия необходимы:

- 1) четко сформулированная государственная политика (позиция) по охране озера, утвержденная на федеральном уровне;
- 2) комплексный интегрированный план действий по сохранению природы озера, согласованный на всех уровнях;
- 3) доработка и гармонизация нормативно-правовой базы;
- 4) адекватное обеспечение мероприятий по охране озера финансовыми ресурсами;
- 5) строгий контроль за выполнением законодательства и укрепление системы природоохранного управления;
- 6) усиленная финансовая поддержка экологического мониторинга, совершенствования его методов, развития методологических и методических основ мониторинга и прогнозирования экосистемы оз. Байкал и сопредельных территорий;
- 7) усиленная финансовая поддержка функционирования действующих и создания новых ООПТ;
- 8) увеличение объемов финансирования научных исследований, направленных на изучение экологических процессов как в самом оз. Байкал, так и на территории его бассейна;
- 9) усовершенствование государственной системы мониторинга окружающей среды оз. Байкал;
- 10) активная позиция общественности (давление на власти снизу);
- 11) проведение дальнейших переговоров и заключение соглашения с Монголией о расширении перечня контролируемых показателей загрязняющих веществ и о минимизации трансграничных загрязнений;
- 12) организация ООПТ, трансграничных с Монголией.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие требования были предъявлены руководством Комитета по всемирному наследию к Правительству РФ?
 2. Когда был принят федеральный закон «Об охране озера Байкал» и какая его редакция действует сейчас?
 3. Что такое «Байкальская природная территория» и из каких зон она состоит?
 4. В чем особенность «Нормативов предельно допустимых воздействий на уникальную экологическую систему озера Байкал» как регулирующего природопользование документа нового поколения?
 5. По каким причинам фактическое положение дел с охраной Байкала нельзя считать удовлетворительным?
 6. Что необходимо для дальнейшего сохранения экосистемы оз. Байкал от негативного антропогенного воздействия?
-

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Азовский М.Г.** К распространению *Elodea canadensis* Mich. в оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья: тез. докл. — Иркутск, 1982. — Вып. 2. — С. 63–64.
- Азовский М.Г., Чепиного В.В.** Высшие водные растения озера Байкал. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2007. — 157 с.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др.** Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — 436 с.
- Асхаев М.Г.** Новые породы рыб в водоемах бассейна Байкала // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. — Иркутск, 1958. — С. 420–428.
- Асхаев М.Г.** Аклиматизация амурского сазана в водоемах бассейна озера Байкала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1961. — 17 с.
- Асхаев М.Г.** Итоги акклиматизации промысловых рыб в водоемах юга Восточной Сибири // Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. — Иркутск, 1969. — С. 80–87.
- Аэрозоли Сибири / И.С. Андреева и др.; отв. ред. К.П. Куценогий; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т химической кинетики и горения [и др.].** — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. — 548 с. — (Интеграционные проекты СО РАН; вып. 9).
- Бабушкин А.А.** Распространение и экология *Elodea canadensis* Mich. (*Hydrocharitaceae*) в лесостепных водоемах Тюменской области // Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию Енисейской ихтиологической лаборатории. — Красноярск, 1999. — С. 101–107.
- Берг Л.С.** Рыбы пресных вод и сопредельных стран. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949а. — Т. 2. — С. 469–925.
- Берг Л.С.** Рыбы пресных вод и сопредельных стран. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949б. — Т. 3. — С. 930–1370.
- Болонев Е.М., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н.** Ротан — амурский «завоеватель» в Байкальском регионе. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2002. — 48 с.
- Варшалович А.А.** Карантинные и другие виды жуков-вредителей промышленного сырья и продовольственных запасов // Карантинные и другие опасные вредители и болезни растений. — М.: ЦНИЛ по карантину растений, 1975. — Вып. 2. — С. 3–245.
- Верхозина А.В., Плешанов А.С., Плешанова Г.И.** Адвентизация флоры и фауны Иркутской области // О состоянии и об охране окружающей среды Иркутской области в 2009 году: Государственный доклад / Мин-во природ. ресурсов и экологии Иркут. обл. — Иркутск, 2010. — С. 477–481.
- Горшков А.Г., Маринайте И.И., Земская Т.И., Ходжер Т.В.** Современный уровень нефтепродуктов в воде озера Байкал и его притоков // Химия в интересах устойчивого развития. — 2010 — № 18. — С. 711–718.
- Грачев М.А.** О современном состоянии экологической системы оз. Байкал. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. — 156 с.
- Гусев Ю.Д.** Натурализация американских растений в бассейне Финского залива // Ботан. журн. — 1964. — Т. 49, № 9. — С. 1264–1271.
- Демин А.И.** Интродукция новых видов флоры и фауны в бассейн озера Байкал: Последствия и уроки // Волна. — 2001. — № 3. — С. 10–24.
- Догель В.А.** Общая паразитология. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1962. — С. 367–371.
- Догель В.А., Лутга А.С.** О гибели шипа на Арале в 1936 г. // Рыбное хозяйство. — 1937. — № 12. — С. 26–27.
- Егоров А.Г., Асхаев М.Г., Карасев Г.Л.** Биологические обоснования акклиматизации амурского сазана в системе Ивано-Арахлейских озер // Вестн. науч. информ. Забайкал. отд-ния Геогр. о-ва СССР. — Чита, 1965. — № 4. — С. 83–87.

- Жакова Л.В.** Канадская элодея — характерный пример инвазии высшего водного растения на территории России // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — С. 98–100.
- Жалцанова Д.-С.Д.** Гельминты млекопитающих бассейна озера Байкал. — М.: Наука, 1992. — 203 с.
- Зилов Е.А.** Гидробиология и водная экология: (Организация, функционирование и загрязнение водных экосистем): учеб. пособие. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2009. — 147 с.
- Карасев Г.Л.** Некоторые итоги и задачи рыбоводно-акклиматизационных работ в Забайкалье // Зоологические проблемы Сибири. — Новосибирск, 1972. — С. 243–244.
- Карасев Г.Л.** Биологическое обоснование интродукции пеляди в Еравно-Харгинскую систему озер // Тез. конф. молодых ученых и специалистов СибрыбНИИпроект. — Тюмень, 1973. — С. 54–57.
- Карасев Г.Л.** Реконструкция фауны рыб в водоемах Забайкалья // Вопросы ихтиологии. — 1974а. — Т. 14, вып. 2 (85). — С. 191–210.
- Карасев Г.Л.** К биологическому обоснованию акклиматизации пеляди в водоемах Бурятской АССР // Материалы совещ. по рыбо-мелиоративным мероприятиям, направленным на ускоренное восстановление запасов в бассейне оз. Байкал. — Улан-Удэ, 1974б. — С. 119–122.
- Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В., Помазкина Г.В., Белых О.И.** Натурализация *Elodea canadensis* Mich. в озере Байкал // Российский журнал биологических инвазий. — 2010. — № 2. — С. 2–16.
- Литвинов А.Г.** Экология ротана-головешки (*Percottus glehni* Dyb.) в бассейне озера Байкал и его влияние на промысловых рыб: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Санкт-Петербург, 1993. — 25 с.
- Литвинов А.Г., Пронин Н.М.** Распространение и некоторые экологические последствия вселения ротана-головешки *Percottus glehni* Dyb. в водоемах озера Байкал // Экологические проблемы охраны живой природы: тез. докл. Всесоюзн. конф. — М., 1990. — Т. 2. — С. 209–210.
- Майстренко С.Г., Неронов Ю.В.** Распространение элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michaux) в бассейне озера Байкал (18 лет наблюдений) // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. — Томск, 1998. — С. 331–333.
- Майстренко С.Г., Неронов Ю.В.** Элодея канадская в бассейне озера Байкал: Распространение и последствия вселения // Американско-российский симпозиум по инвазионным видам. 27–31 августа 2001 г., Борок, Россия. Тез. докл. — Ярославль, 2001. — С. 130–132.
- Майстренко С.Г., Неронов Ю.В.** Североамериканское водное растение элодея канадская (*Elodea canadensis* Michaux) в бассейне озера Байкал // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2002. — С. 82–83.
- Мамонтова Е.А.** Гигиеническая оценка загрязнения диоксинами и родственными соединениями окружающей среды Иркутской области. — Новосибирск, 2001. — 141 с.
- Мамонтов А.А., Тарасова Е.Н., Мамонтова Е.А.** Диоксины и родственные им соединения в экосистеме озера Байкал // Материалы II междунар. науч. конф. «Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». — Минск; Нарочь, 2003. — С. 50–53.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С.** Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России. — М.: ИГ РАН, 2010. — 123 с.
- Мачульский С.Н.** Гельминтофауна грызунов Бурятской АССР // Работы по гельминтологии: (К 80-летию акад. К.И. Скрябина). — М.: Наука, 1958. — С. 219–224.
- Мэгаран Э.** Экологическое разнообразие и его измерение. — М.: Мир, 1992. — 181 с.
- Насека А.М., Богуцкая Н.Г.** Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: Обзор типов интродукций и инвазий // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — С. 155–171.

- Наянов Н.И., Тинина Н.Л.** Отбор энтомофагов перспективных для применения в теплицах Иркутской области // Биологическая защита растений в Восточно-Сибирском регионе. — СПб.: ВИЗР, 2001. — С. 27–31.
- Неронов Ю.В., Майстренко С.Г.** К проблеме «Элодея канадская в озере Байкал» // Кружоворот вещества и энергии в водоемах: тез. докл. к 5-му Всесоюзн. лимн. совещ. (2–4 сентября 1981 г.). — Иркутск, 1981. — Т. 1. — С. 97–99.
- Никонова А.А., Горшков А.Г.** Полихлорированные бифенилы в природных средах и биологических объектах Байкальской природной территории // Известия Национальной академии наук Беларуси. Прил. ч. 1. Сер. хим. — 2010. — № 1. — С. 60–63.
- Нурсаянова Л.П., Чумаченко И.Г., Новосельцева Е.Г. и др.** Синантропные моли. Меры профилактики и борьбы: метод. письмо МП 3.5.2.005–04 / Центр Госсанэпиднадзора в Иркутской области. — Иркутск, 2004. — 10 с.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2003 году:** Доклад МПР России. — Иркутск: Изд-во ФГУИПП «Иркутскгеофизика», 2004. — 350 с.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2004 году.** Государственный доклад. — Иркутск: Изд-во «Федеральное государственное унитарное научно-производственное геологическое предприятие «Иркутскгеофизика», 2005. — 415 с.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2005 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Изд-во ФГУНПП «Иркутскгеофизика», 2006. — 410 с.: илл.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2006 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Сиб. фил. ФГУНПП «Росгеолфонд», 2007. — 420 с.: илл.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2007 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Сиб. фил. ФГУНПП «Росгеолфонд», 2008. — 443 с.: илл.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2008 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Сиб. фил. ФГУНПП «Росгеолфонд», 2009. — 455 с.: илл.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2009 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Сиб. фил. ФГУНПП «Росгеолфонд», 2011. — 421 с.: илл.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2010 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Сиб. фил. ФГУНПП «Росгеолфонд», 2012. — 409 с.: илл.
- О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2011 году:** Государственный доклад. — Иркутск: Сиб. фил. ФГУНПП «Росгеолфонд», 2012. — 413 с.: илл.
- Парфенова В.В., Кравченко О.С., Павлова О.Н., Косторнова Т.Я., Никулина И.Г.** Качество вод озера Байкал, проблемы и перспективы ее использования // Водоочистка. Водоподготовка. Водоснабжение. — 2009. — № 1. — С. 48–54.
- Паутова В.Н., Галимулин М.Г.** О находках редких для Восточной Сибири видов высших водных растений // Ботан. журн. — 1980. — Т. 65, № 7. — С. 1020–1022.
- Перечень** вредителей растений, возбудителей болезней растений, растений (сорняков), имеющих карантинное значение для Российской Федерации / Мин-во сел. хоз-ва РФ. — М., 2003. — 5 с.
- Перечень** вредителей растений, возбудителей болезней растений, растений (сорняков), имеющих карантинное значение для Российской Федерации / Мин-во сел. хоз-ва РФ. — М., 2007. — 5 с.
- Пронин Н.М.** Акклиматизация рыб в бассейне озера Байкал и паразитарный фактор // Материалы совещ. по рыбоводно-мелиоративным мероприятиям, направленным на ускорение восстановления рыбных запасов в бассейне озера Байкал. — Улан-Удэ, 1974. — С. 111–118.
- Пронин Н.М.** Акклиматизационно-интродукционные работы в бассейне озера Байкал и изменения паразитологической ситуации // Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства. — М.: ВАСХНИЛ, 1977. — С. 80–82.
- Пронин Н.М.** Об экологических последствиях акклиматизационных работ в бассейне озера Байкал // Биологические ресурсы Забайкалья и их охрана. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. филиала СО АН СССР, 1982. — С. 3–18.

- Пронин Н.М., Жалцанова Д.-С.Д., Носков В.Т.** Зависимость численности ондатры в Прибайкалье от уровня воды и зараженности гельминтами // Экология. — 1983. — № 1. — С. 91–94.
- Пронин Н.М., Селгеби Д.Х., Литвинов А.Г., Пронина С.В.** Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира: ротана-головешки (*Perccottus glehni*) в оз. Байкал и ерша (*Gymnocephalus cernuus*) в оз. Верхнее // Сиб. экол. журн. — 1998. — Т. 5, № 5. — С. 397–406.
- Пронин Н.М., Милс Э.А.** Экзоты — биологическое загрязнение озера Байкал и Великих озер: Сравнительные аспекты и уроки // XIII съезд Гидробиологического общества РАН. — Калининград, 2001. — Т. 1. — С. 26–27.
- Русинек О.Т.** О цикле развития *Nipoptaenia mogurndae* (Cestoda, Nipoptaeniidae) — паразита ротана-головешки из дельты реки Селенги // Биопродуктивность, охрана и рациональное использование сырьевых ресурсов рыбохозяйственных водоемов Восточной Сибири. — Улан-Удэ, 1989. — С. 60–62.
- Русинек О.Т.** Паразиты рыб озера Байкал: (Фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — 571 с.
- Свириденко Б.Ф.** Находки *Eloдея canadensis* (Hydrocharitaceae) в Северном Казахстане // Ботан. журн. — 1986. — Т. 71, № 12. — С. 1686–1688.
- Сиделева В.Г.** Инвазионные виды рыб в озере Байкал и Байкальском регионе // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — С. 171–186.
- Синантропизация растений и животных** / отв. ред. А.С. Плешанов и А.В. Верховина. — Иркутск: Изд-во ИГ СО РАН, 2007. — 279 с.
- Тютрина Л.И.** К вопросу о биологическом загрязнении ихтиоценоза оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. — Иркутск, 1988. — Ч. 3. — С. 149.
- Чебыкин Е.П., Сороковикова Л.М., Томберг И.В. и др.** Современное состояние вод р. Селенги на территории России по главным компонентам и следовым элементам // Химия в интересах устойчивого развития. — 2012. — № 20, т. 5. — С. 613–631.
- Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Синюкович В.Н., Цехановский В.В.** Климат и гидрологические процессы в бассейне оз. Байкал в XX столетии // Метеорология и гидрология. — 2002. — № 3. — С. 71–77.
- Шимараев М.Н.** О влиянии Северо-Атлантического колебания (NAO) на ледово-термические процессы на Байкале // Докл. Академии наук. — 2008. — Т. 423, № 3. — С. 397–400.
- Bolonev E.M., Pronin N.M., Dugarov Zh.N., Sokol'nikov Yu.A.** Modern natural Habitat of Amur sleeper in Baikal region // Ecologically equivalent and exotic aquatic species great and large lakes of the world. — Ulan-Ude, 2002. — P. 70–71.

8.7. СИСТЕМА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА КРУПНЫХ ВОДОЕМОВ НА ПРИМЕРЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Экологический мониторинг — это система наблюдений, оценки и прогноза состояния экосистем. Экологический мониторинг является комплексной подсистемой мониторинга биосферы. Система экологического мониторинга — многоцелевая и многокомпонентная информационная структура, формирующаяся посредством объединения отдельных подсистем, информационно-измерительных и информационно-вычислительных комплексов, взаимосвязанных друг с другом общностью целей, общими требованиями к организации и проведению наблюдений, к обобщению и интеграции получаемых данных.

Чрезвычайно важным в проведении экологического мониторинга в любых районах земного шара является обязательная организация **эталонных природных экосистем** в различных географо-климатических зонах. Это необходимо для сравнения природных и антропогенных процессов, происходящих в конкретных регионах нашей Земли. Для водных объектов наилучшим «эталонным» озером, безусловно, является самый древний и глубокий олиготрофный Байкал, который в 1996 г. включен ЮНЕСКО в перечень объектов всемирного природного наследия в силу своей уникальности и чистоты вод.

В Российской Федерации изданы постановления Правительства: № 1229 от 24 ноября 1993 г. «**О создании Единой государственной системы экологического мониторинга России**» и № 177 от 31 марта 2003 г. «**Об организации и осуществлении государственного мониторинга окружающей среды (государственного экологического мониторинга)**» [О создании..., 1993; Об организации..., 2003]. Таким образом, на всей территории России государственными органами должен осуществляться экологический мониторинг поверхностных и подземных вод, атмосферного воздуха, почв, растительности и др. Единая государственная система экологического мониторинга (ЕГСЭМ) направлена на разработку принципов, правил и норм мониторинга на территории всей страны и создает комплексное информационное освещение экологической обстановки на территории России. Она использует для этих целей данные, получаемые ведомственными системами, службами, сетями, осуществляющими мониторинг отдельных объектов.

В субъектах РФ разработаны конкретные и более детальные системы экологического мониторинга. В Иркутской области также создана территориальная система экологического мониторинга (ИРСЭМ). В рамках территориальных систем обеспечивается выполнение территориальных, федеральных и международных программ экологического мониторинга. Основной целью территориальных систем экологического мониторинга является информационное обеспечение управления в области охраны окружающей среды, сохранение благоприятной для жизнедеятельности человека среды обитания на основе системы наблюдений, сбора, хранения и анализа экологической информации.

Функции территориальных систем экологического мониторинга:

- разработка и выполнение программ и проектов, в том числе международных, по экологическому мониторингу и экологической безопасности;
- организация наблюдений и проведение измерений показателей, характеризующих состояние окружающей среды, источников антропогенного воздействия, состояния биоты и экосистем, среды обитания человека;
- обеспечение достоверности, полноты и сопоставимости измерений и оценок показателей;
- организация системы информационных потоков;
- формирование и ведение специализированных банков данных;
- информационное обеспечение долгосрочного и оперативного управления состоянием окружающей природной среды, в том числе при возникновении чрезвычайных ситуаций;

— обеспечение населения экологической информацией в соответствии с существующим законодательством.

Проведение экологического мониторинга для уникального озера Байкал, в связи с морфометрической спецификой его котловины, большими глубинами и протяженностью, различными сроками ледостава и вскрытия в южной, средней и северной частях, химическим составом вод, разнообразием животного и растительного мира и многими другими особенностями, имеет свои существенные отличия. В настоящее время мониторинг на Байкале регулярно проводится Иркутским межрегиональным территориальным Управлением Федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (ИркУГМС), научными организациями — Лимнологическим институтом СО РАН, Институтом геохимии СО РАН, Научно-исследовательским институтом биологии при Иркутском государственном университете (ИГУ) и другими учреждениями в различные сезоны года.

В основу экологического мониторинга должны быть заложены следующие принципы:

- непрерывность наблюдений в необходимом и достаточном объеме;
- единство и сопоставимость методов наблюдений и контроля сбора, обработки, хранения и распространения полученной информации с использованием самых современных методов исследования и самой современной научной аппаратуры, чтобы получать достоверные результаты;
- системность и комплексность организации наблюдений и контроля;
- оперативность наблюдений в чрезвычайных ситуациях.

К сожалению, не всеми организациями, участвующими в проведении экологического мониторинга Байкала, эти принципы соблюдаются в полном объеме, что порой приводит к различным оценкам состояния экосистемы озера. Устранить такие разногласия могло бы внедрение «Международных стандартов ИСО 14000» [Дрюккер, 2001], которые являются современной основой экологического управления природными ресурсами.

Экологический мониторинг оз. Байкал осуществляется в целях:

- 1) наблюдения за состоянием функционирования экосистемы оз. Байкал, в том числе за состоянием ее в районах расположения источников антропогенного воздействия;
- 2) оценки и прогноза изменений экосистемы озера под воздействием природных и антропогенных факторов;
- 3) обеспечения потребностей государства, юридических и физических лиц достоверной информацией о состоянии озера и его изменениях, необходимой для предотвращения и уменьшения неблагоприятных последствий таких изменений.

Основными задачами экологического мониторинга являются:

- 1) своевременное и достоверное выявление зон возможного экологического неблагополучия и доведение этой информации до заинтересованных потребителей для выработки долгосрочных и экстренных мер по обеспечению экологической безопасности;

2) организация и обеспечение включения информационных потоков в базу данных, в том числе получение, обработка, хранение и обобщение информации об экологической обстановке;

3) обеспечение информационной поддержки приоритетных конкретных задач управления экологической обстановкой, определяемых территориальными и федеральными программами, международными обязательствами Российской Федерации;

4) обеспечение граждан и организаций информацией об экологической обстановке в соответствии с законом РФ «Об охране окружающей природной среды»;

5) совершенствование всех видов обеспечения и функционирования системы экологического мониторинга;

6) реализация научно-технической политики ЕГСЭМ в области обеспечения информационной поддержки управления экологической обстановкой.

Информационное обеспечение системы экологического мониторинга водных объектов должно включать:

1) данные наблюдений за экологической обстановкой;

2) информационные портреты экологической обстановки;

3) данные о проведении природоохранных и профилактических мероприятий;

4) данные о фактах и прогнозах чрезвычайных ситуаций, характере и масштабах экологических воздействий на население и окружающую природную среду;

5) нормативно-справочные материалы;

6) данные по мониторингу источников воздействия на водную экосистему по результатам производственного и государственного контроля;

7) дополнительную информацию для прогнозирования и разработки вариантов решений по конкретным задачам управления экологической обстановкой.

Для выяснения состояния и тенденций изменения экосистемы оз. Байкал при проведении экологического мониторинга необходимо изучать:

— перестройку биохимических циклов;

— изменение водного и энергетического баланса;

— изменение биотических соотношений;

— нарушение устойчивости и продуктивности;

— упрощение экосистемы в связи с уменьшением биологического разнообразия животного и растительного мира.

Методы экологического мониторинга водных экосистем, включая оз. Байкал, следующие [Дрюккер, 1999, 2006]:

1) полевые (экспедиционные) наблюдения;

2) экспериментальные исследования;

3) математическое моделирование.

Экспедиционные наблюдения должны отвечать следующим требованиям:

— проводиться в различные сезоны года как по всей акватории Байкала, так и на специально выбранных постоянных станциях в различных районах озера;

— использовать самые современные методы и приборы, дающие наименьшую погрешность;

— проводиться длительный (многолетний) период времени.

Экспериментальные наблюдения проводятся для изучения вероятных (ожидаемых) ситуаций, прогнозируемых на основании существующих тенденций в изменении экосистемы.

Математическое моделирование используется дополнительно для установления зависимости «воздействие — отклик». Его необходимо применять совместно с экспедиционными и экспериментальными исследованиями, так как численные значения можно получить только при этом условии.

Достоверные данные о состоянии экосистемы оз. Байкал возможно получать только при проведении комплексного экологического мониторинга с **одновременным отбором проб воды специалистами разных профилей** и последующим определением таких параметров экосистемы, как:

1) **гидрологические и гидрофизические показатели** (температура воды, прозрачность, электропроводность, скорости течения, взвешенные вещества, цветность и др.);

2) **гидрохимические показатели** (минерализация; содержание биогенных элементов (азот, фосфор, кремний), анионов и катионов, растворенных газов; кислотность; перманганатная и бихроматная окисляемость; биохимическое потребление кислорода; фенолы; нефтепродукты; тяжелые металлы и др.);

3) **гидробиологические показатели** (видовой состав и численность фито- и зоопланктона, фито- и зообентоса, биомасса и валовая продукция фитопланктона, индекс самоочищения и др.);

4) **микробиологические показатели** (общая численность бактерий, количество гетеротрофных бактерий, численность бактерий группы кишечной палочки, колифагов, различные физиологические группы бактерий (нефте-, фенол-, целлюлозоразрушающие) и др.);

5) **биоиндикация сапробности** (индекс сапробности, наименование зон сапробности вод);

6) **определение класса качества воды** (чистая, удовлетворительной чистоты, загрязненная, грязная).

Анализ воды Байкала должен сопровождаться исследованием атмосферных аэрозолей, входящих в аэровыбросы предприятий, состава дождевых вод и снега, распространения выбросов предприятий, изучением донных осадков — их структуры, химического состава, содержания микроорганизмов и гидробионтов и др.

Проведение в различные сезоны года такого комплекса исследований экосистемы Байкала требует значительных интеллектуальных и материальных затрат. Сотрудникам, осуществляющим экологический мониторинг оз. Байкал, необходимо иметь хорошую профессиональную подготовку, владеть точными методами исследования на самых современных приборах, дающих невысокий процент ошибки. Кроме того, необходимо иметь суда со специальным оборудованием: электрическими лебедками для взятия проб воды и грунта с больших

глубин, батометрами достаточного объема (10–20 л), дночерпатели и трубки для взятия грунта, приборы для точной ориентации в системе координат и определения глубин. Для необходимой первичной обработки проб на судне должны быть оборудованы отдельные лабораторные помещения (гидрохимическое, микробиологическое, гидрофизическое) с набором соответствующих приборов, холодильными и морозильными камерами.

Гидрофизические океанические зонды, дающие высокоточные определения температуры, прозрачности, электропроводности и иных параметров, компьютеры, хроматографы и другое сложное и дорогостоящее оборудование обычно имеются в стационарных лабораториях и временно привозятся сотрудниками на судно на время экспедиционных работ.

Программа исследований и места отбора проб воды, грунта и воздуха обычно согласовываются участниками экологического мониторинга заранее, но могут быть скорректированы по ходу выполнения работ. Для Байкала очень важным является проведение экологического мониторинга его бассейна, в частности притоков, и в особенности главного притока — р. Селенги, вносящей в озеро около 50 % воды, тем более что загрязнение ее вод постоянно отмечается уже на границе с Монголией.

По закону РФ «Об охране озера Байкал» проведение экологического мониторинга возложено на государственные природоохранные органы. Однако еще с 1925 г., когда была создана Байкальская лимнологическая станция АН СССР (рук. проф. Г.Ю. Верещагин), проводятся постоянные комплексные гидрологические, гидрохимические и гидробиологические исследования экосистемы всего оз. Байкал. В 1946 г. в районе пос. Большие Коты была выбрана постоянная станция мониторинга, организованная Биолого-географическим научно-исследовательским институтом Иркутского государственного университета (рук. проф. М.М. Кожов), исследования на которой проводятся и по настоящее время. Лимнологический институт СО РАН и Научно-исследовательский институт биологии при ИГУ, имеющие свои научно-исследовательские корабли на Байкале, выполняют наибольший объем исследований по экологическому мониторингу. Кроме того, Лимнологический институт СО РАН ежегодно в различные сезоны, включая и зимний период, проводит по 15–20 совместных международных экспедиций по всему озеру, а также изучает основные притоки, а главный — р. Селенга — исследуется на всем протяжении от границы с Монголией.

Этому способствовало официальное создание в 1990 г. Байкальского международного центра экологических исследований (БМЦЭИ) при Лимнологическом институте СО РАН, в рамках которого проведено более 300 международных экспедиций на Байкале и в его бассейне.

В 2008–2010 гг. на Байкале с помощью глубоководных обитаемых аппаратов «Мир» был получен уникальный материал с различных глубин, который частично обработан, а в основном продолжает изучаться сотрудниками различных организаций. Можно ожидать много новых результатов по функционированию экосистемы озера и оценке его состояния. Таким образом, каждый год различными организациями собирается большой объем материалов, отражаю-

щих состояние экосистемы оз. Байкал, по результатам которых можно прогнозировать тенденции его изменения в будущем.

Проблема сохранения окружающей человека природной среды является важнейшей государственной задачей современности. Экологический мониторинг водных объектов, и в частности оз. Байкал и его бассейна, — необходимая составляющая Единой государственной системы экологического мониторинга Российской Федерации. Около половины населения страны уже сейчас вынуждены употреблять для питья воду, не соответствующую существующим стандартам. В этой ситуации оз. Байкал имеет **стратегическое значение как источник высококачественной питьевой воды** для потребления как внутри РФ, так и за ее пределами, на многие столетия вперед.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое экологический мониторинг?
2. Назовите основные принципы экологического мониторинга.
3. Назовите основные задачи экологического мониторинга.
4. Почему важна организация эталонных природных экосистем?
5. Назовите функции территориальных систем экологического мониторинга.
6. Какие цели имеет мониторинг Байкала?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Дрюккер В.В. Методы экологического мониторинга. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1999. — 56 с.
- Дрюккер В.В. Международные стандарты ИСО-14000 — Основы экологического управления. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2001. — 17 с.
- Дрюккер В.В. Гидрометеорологические основы охраны окружающей среды (водные ресурсы). — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2006. — 32 с.
- О создании** Единой государственной системы экологического мониторинга России: Постановление Правительства РФ № 1229 от 24.11.1993 г.
- Об организации** и осуществлении государственного мониторинга окружающей среды (государственного экологического мониторинга): Постановление Правительства РФ № 177 от 31.03.2003 г.

Глава 9

ПРИРОДНЫЕ ОПАСНОСТИ В БАЙКАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ

Если мысленно бросить взгляд в историческое прошлое человечества, то станет ясно — вся жизнь населения Земли проходит в непрерывной борьбе за выживание. Землетрясения и вулканические извержения, засухи и наводнения, голод и болезни уносят ежегодно тысячи, а иногда и сотни тысяч жизней. Так уж сложилось, что природа, породив человека, в процессе эволюции подстерегает его на каждом шагу [Задонина, Леви, 2008, 2009].

Под аномальными, или экстремальными, проявлениями тех или иных природных процессов следует понимать такие природные ситуации, количественные характеристики которых существенно превышают средние значения тех же характеристик в обычных условиях. Поскольку окружающее нас пространство состоит из систем, которые постоянно взаимодействуют друг с другом, а природный процесс — это тоже система, решение любой проблемы начинается с систематизации ее основных составляющих, которые образуют систему той или иной сложности. В настоящее время существует очень много классификаций опасных природных процессов (ОПП) в зависимости от их физической сущности, причин возникновения, движущих сил, характера и стадий развития, особенностей воздействия на окружающую среду. Кроме того, каждому процессу свойственна своя скорость распространения опасности, являющаяся важной составляющей интенсивности протекания чрезвычайного события и характеризующая степень внезапности воздействия поражающих факторов. Ниже приведем некоторые из существующих классификаций [Мазур, Иванов, 2004].

I. Классификация ОПП по генезису.

1. Космогенные ОПП:

- гелиомагнитные (корпускулярные и электромагнитные);
- импактные;
- гравитационные (скорость вращения, прецессия).

2. Космогенно-климатические ОПП:

- климатические циклы;
- длительные колебания уровня Мирового океана (тектонические и глациоизостатические);
- кратковременные колебания уровня океана и явление Эль-Ниньо;
- современное потепление климата;
- проблема озоновых дыр.

3. *Геологические ОПП:*

- эндогенные ОПП (вулканизм, землетрясения, горные удары, разжижение грунтов, колебания уровня Мирового океана);
- экзогенные ОПП (выветривание, склоновые процессы; завальные и ледниковые наводнения; ветровая эрозия почв (пыльные бури).

4. *Атмосферные ОПП:*

- атмосферные фронты;
- циклоны;
- антициклоны;
- пассаты;
- муссоны и т.д.

5. *Метеогенно-биогенные ОПП:*

- природные пожары (степные, лесные, подземные).

6. *Гидросферные ОПП:*

- наводнения; ледовые опасные явления (зажоры, заторы, наледи, термокарст, морские и горные льды);
- ветровые гидрологические воздействия (тайфуны, ветровой нагон, сильные волнения на море, волновая абразия берегов морей и океанов), цунами, сильный тягун в портах;
- подземные воды (колебания уровня грунтовых вод, колебания уровня вод закрытых водоемов, карст, суффозия).

7. *Биогенно-инфекционные ОПП:*

- заболевания людей, животных, поражение сельскохозяйственных растений болезнями и вредителями.

II. Классификация ОПП по площади проявления:

- точечные (импактные), линейные (овраги, оползни, сели, лавины);
- площадные (землетрясения, вулканы, наводнения);
- объемные (магнитные бури, атмосферные явления).

III. Классификация ОПП по характеру воздействия:

- разрушительное действие (ураганы, тайфуны, смерчи, землетрясения, нашествие насекомых);
- парализующее (останавливающее) действие для движения транспорта (снегопад, ливень с затоплением, гололед, гроза, туман);
- истощающее воздействие (снижают урожай, плодородие почв, запас воды и других ресурсов);
- способные вызвать технологические аварии (природно-технические катастрофы) (молнии, гололед, обледенение и др.).

IV. Классификация ОПП по масштабу проявления:

- всемирные;
- континентальные;
- национальные;
- региональные;
- районные;
- местные.

V. Классификация ОПП по скорости распространения:

- внезапные (космическая катастрофа, землетрясения и т.д.);
- с быстро распространяющейся опасностью (пожары, сели, обвалы, цунами и т.д.);
- с умеренно распространяющейся опасностью (половодья, извержения вулканов и т.д.);
- с медленно распространяющейся опасностью (засухи, эпидемии и т.д).

Среди наиболее разрушительных природных катастроф, согласно мировой статистике, первое место занимают наводнения (30 %), тропические штормы и тайфуны (30 %). В оставшейся трети преобладают землетрясения и засухи. В результате глобализации и все возрастающей взаимозависимости национальных экономик проявления некоторых чрезвычайных ситуаций уже не ограничиваются отдельными государствами, а сказываются на всей мировой экономической системе.

На территории России наблюдается более 30 видов опасных природных явлений. Наиболее тяжелые последствия несут землетрясения, наводнения, засухи, лесные пожары и сильные морозы. Около 40 % территории страны, где живет более 20 млн человек, является сейсмически опасной, здесь высока вероятность землетрясений с интенсивностью более 6 баллов.

Байкальская сейсмическая зона, или регион Прибайкалья, включает в себя Иркутскую, Читинскую области и Республику Бурятию, которые значительной частью входят в пределы Байкальской рифтовой зоны (БРЗ), относящейся к числу наиболее сейсмоопасных регионов России (рис. 9.1, 9.2). В Прибайкалье регистрируется порядка 9 тыс. землетрясений в год, из которых 20–30 с различной интенсивностью сотрясений ощущается на территории региона и только 3–5 — в г. Иркутске.

Землетрясение — опасный природный процесс, возникающий вследствие внезапной разрядки накопившихся в Земле напряжений, которые обусловлены постоянно происходящими в земных недрах процессами дифференциации земного вещества, конвективными течениями горных масс, разной плотностью горных пород и температурой в среде. Вся поверхность Земли делится на несколько литосферных плит: Североамериканскую, Евразийскую, Африканскую, Южноамериканскую, Индо-Австралийскую, Антарктическую и Тихоокеанскую (рис. 9.3). Непосредственно под плитами располагается слой разогретого, а местами расплавленного слабвязкого вещества, называемого астеносферой. Литосферные плиты являются твердой «коркой» на поверхности астеносферы и медленно, со скоростью до 25 мм/год, перемещаются вместе с ней. Они могут раздвигаться, надвигаться или скользить одна относительно другой. Районы вблизи границ плит наиболее подвержены землетрясениям. В течение секунд высвобождается громадная энергия земных недр, небольшая часть которой расходуется на сейсмические волны. Именно такие волны проявляются при землетрясениях в виде колебаний земной поверхности и представляют наибольшую опасность.

Очаг землетрясения — разрыв или система разрывов, возникающих в земной коре и вызывающих колебания земной поверхности в виде сейсмических волн.

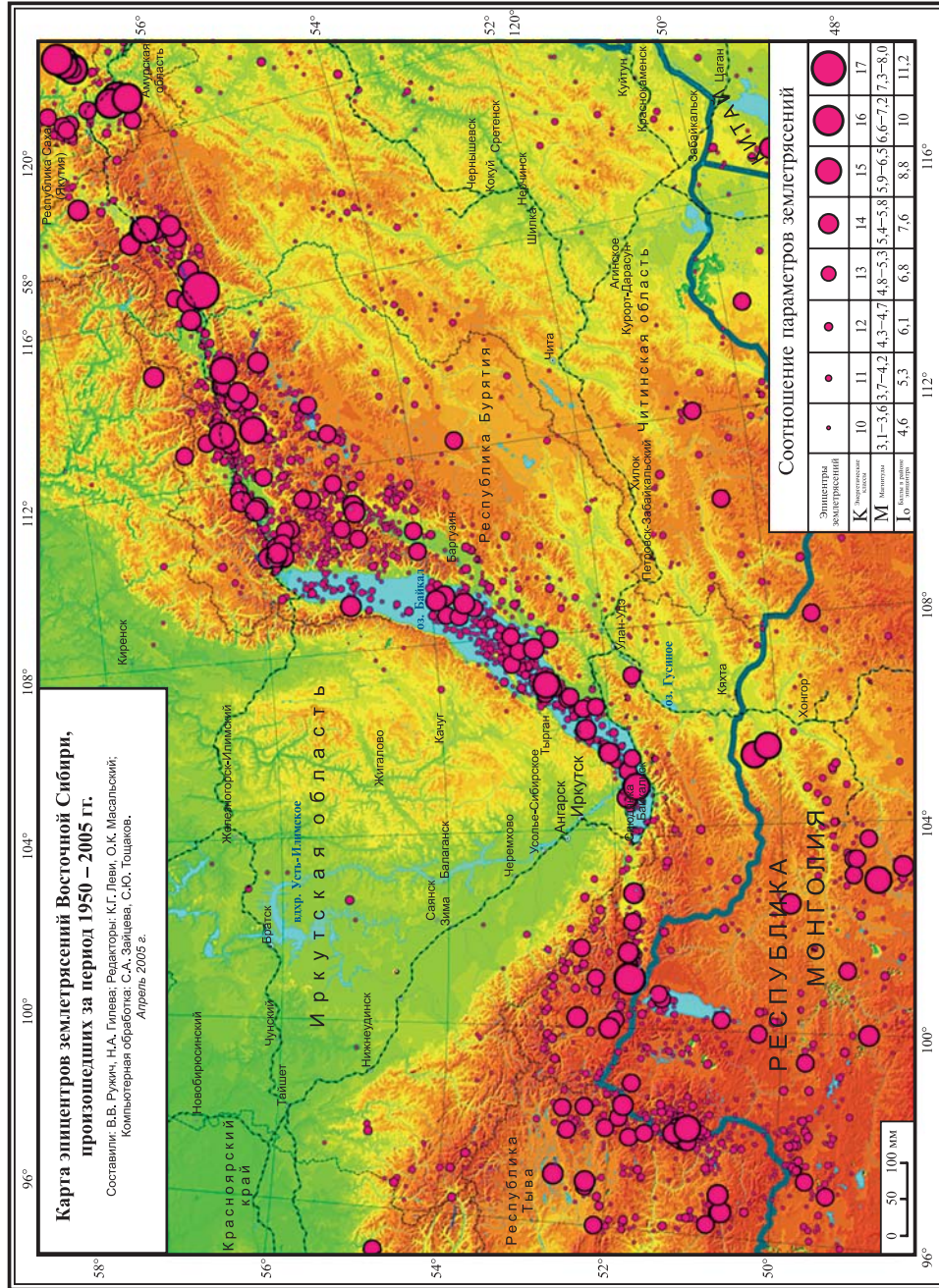


Рис. 9.1. Карта эпицентров землетрясений Восточной Сибири, произошедших за период 1950–2005 гг. [Карта..., 2005].

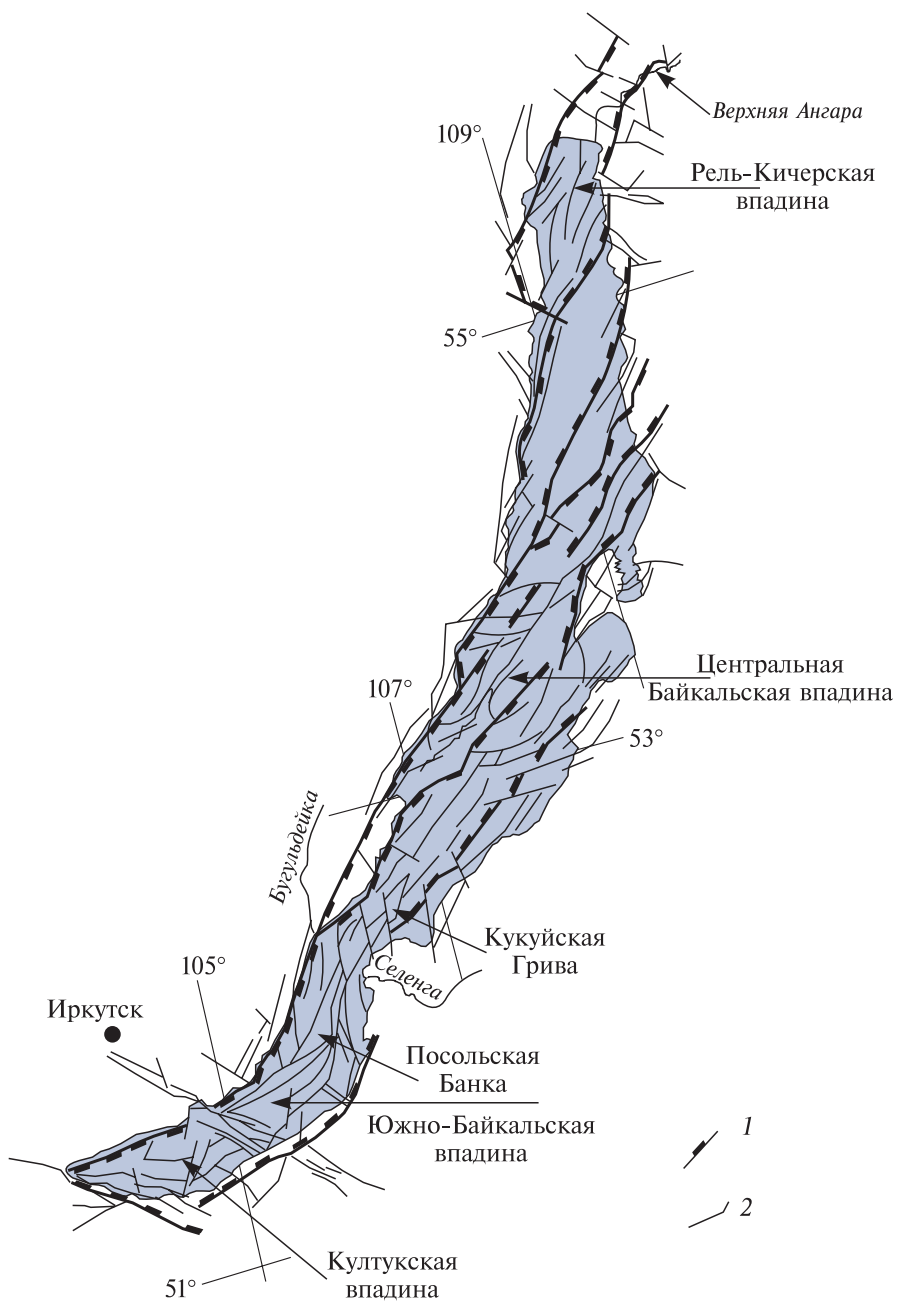


Рис. 9.2. Активные разломы Байкальской впадины [Современная геодинамика..., 2003].
1 — главные структурообразующие активные разломы; 2 — прочие структурообразующие активные разломы.

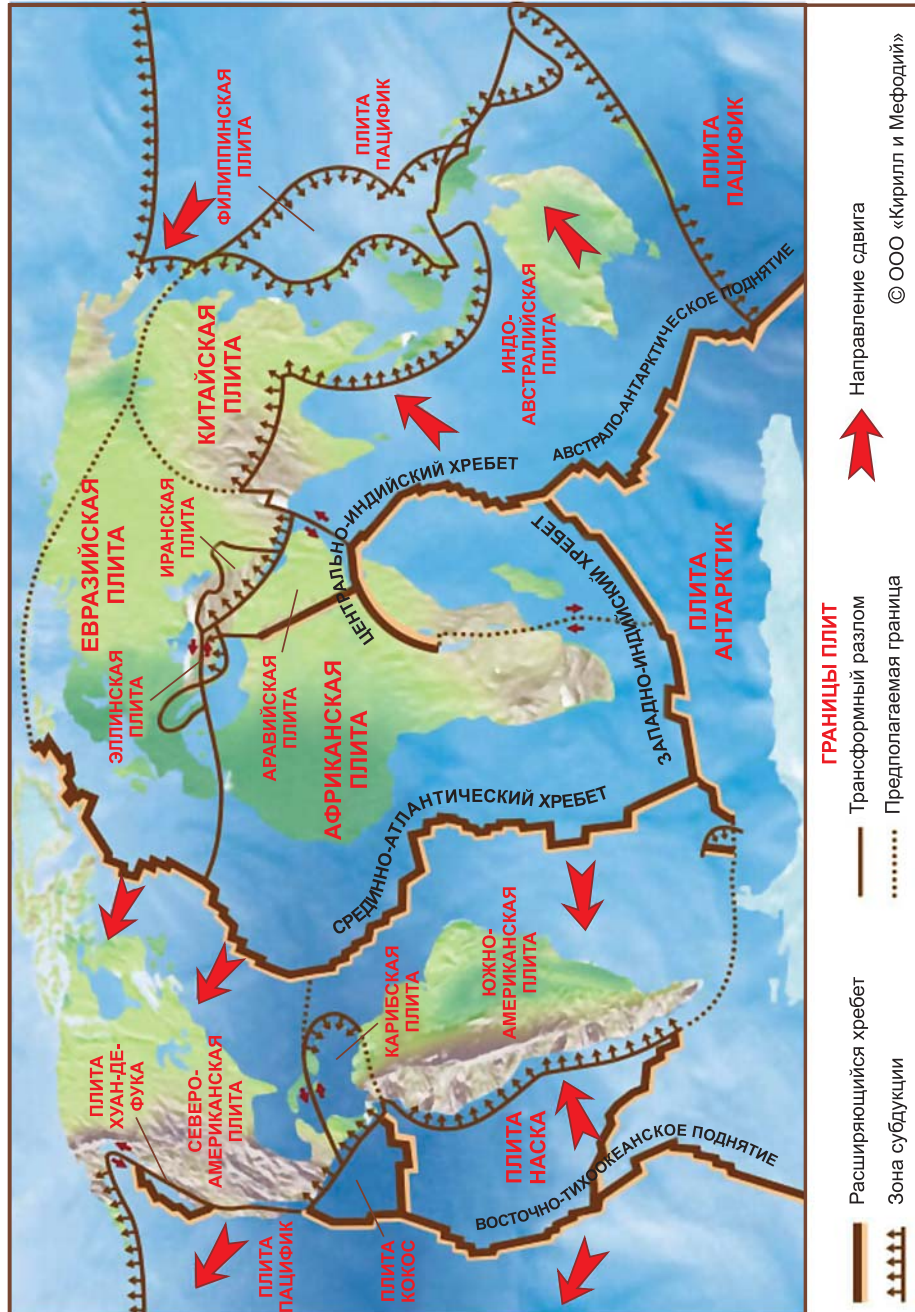


Рис. 9.3. Карта границ литосферных плит на поверхности Земли.

Теория распространения сейсмических волн базируется на теории упругости, так как геологическая среда в первом приближении может считаться упругой. В зависимости от специфики колебаний частиц грунта различают следующие типы волн: объемные — продольные (P) и поперечные (S); поверхностные — Рэлея (R) и Лява (L) (рис. 9.4). Поверхностные волны Рэлея и Лява образуются сложным колебанием частиц в слоистой структуре Земли. Колебания частиц напоминают эллипсы, но для волн Лява плоскость эллипсов ориентирована горизонтально, а для волн Рэлея — вертикально. Скорость распространения продольных волн около 8 км/с, поперечных — в среднем 5 км/с, поверхностных — около 2 км/с.

При очень сильных землетрясениях разрывы выходят на поверхность Земли и называются **сейсмодислокациями**; их длина может достигать сотен километров.

Точку в недрах Земли, в которой внезапно возникает разрыв, принято называть **гипоцентром землетрясения**. Проекция этой точки на поверхность Земли над гипоцентром называется **эпицентром землетрясения**. Область на поверхности Земли над очагом землетрясения, где наблюдаются непосредственные деформации рельефа или ощущаются сильные колебания, называется **эпицентральной** (рис. 9.5). **Изосейсты** — линии, соединяющие точки (пункты на местности), в которых землетрясение проявилось с одинаковой интенсивностью. Как правило, землетрясения сопровождаются серией толчков, которые включают форшоки (перед главным толчком), главный толчок и афтершоки (землетрясения после главного толчка). Число таких толчков и промежутки времени между ними могут быть различными. Сильные и катастрофиче-

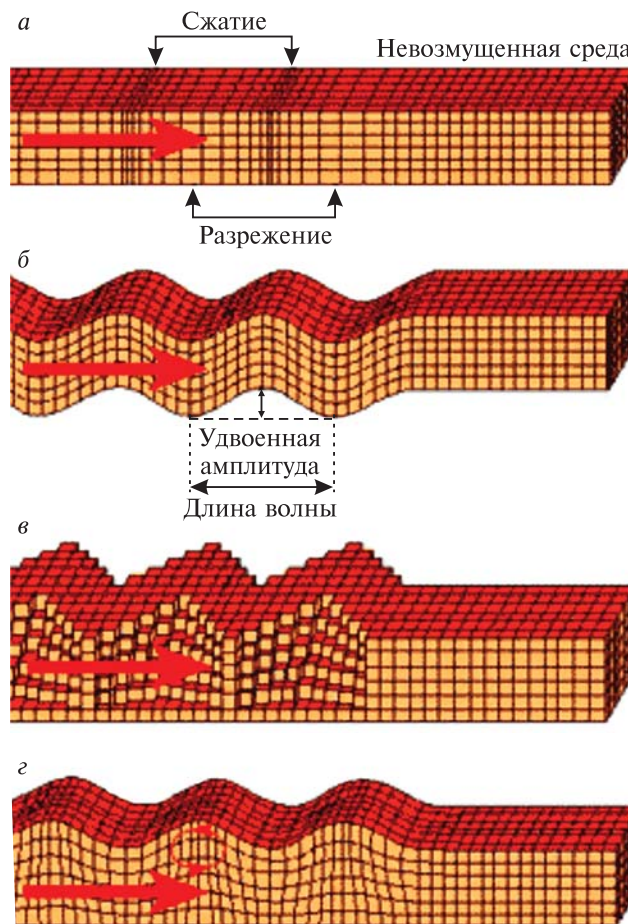


Рис. 9.4. Типы сейсмических волн.
 а — продольные (P); б — поперечные (S); в — поверхностные Лява (L); г — поверхностные Рэлея (R).

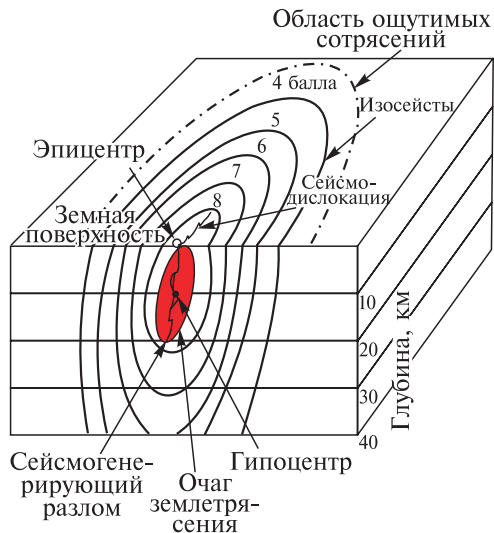


Рис. 9.5. Землетрясение: очаг, гипоцентр, эпицентр, сейсмодислокация, изосейсты.

землетрясения, еще осязаемые без приборов в благоприятных условиях, характеризуются M_L в пределах 2–3. Землетрясения меньших магнитуд регистрируются только чувствительными сейсмическими приборами.

В России употребляется некая условная характеристика величины землетрясения, эквивалентная магнитуде и называемая **энергетическим классом (К)**. Энергетические классы землетрясений варьируются в диапазоне значений от 0 до 20. В Байкальском регионе для пересчета магнитуд в значения энергетических классов **К** приняты формулы Т.Г. Раутиан:

$$K = 4 + 1,8 M_L \quad \text{при } K \leq 14 \quad \text{и} \quad K = 8,1 + 1,16 M_L \quad \text{при } K > 14.$$

* Чарльз Френсис Рихтер — американский сейсмолог. Родился 26 апреля 1900 г. в семье простых фермеров. В 1909 г. семья переехала из штата Огайо в Калифорнию. И здесь, учась в школе, юный Чарльз открыл в себе склонность к физике.

После окончания школы Рихтер поступил в Стэнфордский университет, защитил докторскую диссертацию. Р. Милликен (лауреат Нобелевской премии) предложил Рихтеру поработать в сейсмической лаборатории, директором которой в то время был выходец из Германии Б. Гутенберг. Вдвоем они кропотливо изучали каждое известие о землетрясениях, пытаясь определить закономерности этих стихийных бедствий. В 1935 г. они создали систему, которая была построена на показаниях приборов-сейсмографов, фиксировавших колебания земли. Основой системы стал логарифмический принцип. Так, сила толчков в три балла была в 10 раз слабее, чем в четыре балла, и в 100 раз меньше, чем в пять баллов. Это позволило оценивать силу землетрясений более объективно.

Всю свою жизнь Ч. Рихтер неустанно воевал за ужесточение строительных норм, за безжалостное вычеркивание из проектов различных ненужных архитектурных излишеств, таких как, например, размещение многотонных лепнин на верхних фасадах зданий.

Методики ученого до сих пор используются в сейсмологии. Скончался Чарльз Френсис Рихтер 30 сентября 1985 г.

ские землетрясения часто вызывают сопутствующие опасные геологические явления — цунами (при подводном очаге), обвалы, оползни, широкие и глубокие трещины на земной поверхности (сейсмодислокации), разжижение грунтов и опасные просадки, камнепады, снежные лавины, грязевые потоки (сели) и, конечно, массовую гибель людей, животных. При таких последствиях могут возникать и экологические катастрофы.

В 1935 г. Ч. Рихтер* предложил оценивать энергию землетрясений по **9-магнитудной** шкале. Магнитуда землетрясения (M_L) — относительная, или условная, мера сейсмической энергии, выделившейся из очага землетрясения. Наиболее сильные землетрясения не превышают $M_L = 9$. Минимальные

На территории России в 1964 г. для оценки последствий проявления сейсмических колебаний была разработана шкала сейсмической интенсивности **MSK-64**. Эта **12-балльная** шкала позволяет оценить **интенсивность землетрясений I_0 в баллах** с учетом деформаций на поверхности в эпицентральной области, повреждений в зданиях и реакции людей и животных. Именно эта шкала используется при оценках последствий землетрясений, тогда как шкала Рихтера указывает только на энергию землетрясения, и ее не следует путать со шкалой интенсивности (табл. 9.1). Интенсивность землетрясения зависит от его энергии, глубины залегания очага, расстояния до эпицентра, грунтовых условий в пункте наблюдений и типа строений.

Таблица 9.1

Сравнение магнитудной шкалы Ч. Рихтера, шкалы энергетических классов и баллов шкалы MSK-64

Краткая характеристика последствий землетрясений	Магнитуда Ч. Рихтера M_L	Энергетический класс К	Баллы MSK-64 I_0
Землетрясение людьми не ощущается. Вибрацию регистрируют только приборы	0–4,3	0–11,5	1
Землетрясение ощущается на верхних этажах зданий			2
Землетрясение ощущается на всех этажах. Легкие колебания предметов. Определяется длительность землетрясения			3
Землетрясение уверенно ощущается в зданиях. Звенит посуда, качаются деревья, трещат деревянные стены	4,3–4,8	11,5–12,5	4
Землетрясение ощущается на улице. Скрипят двери. Прсыпаются спящие. Трескаются стекла в окнах. Заклиниваются двери			5
Землетрясение уверенно ощущается всеми. Походка людей становится неустойчивой. Бьются окна, падают картины со стен, опрокидывается мебель, появляются трещины в фундаментах	4,8–6,2	12,5–14,8	6
Трудно удержаться на ногах. Ломается мебель. Печные трубы обламываются на уровне крыш и падают на землю. Звенят колокола в церквях			7
Некоторые здания начинают разрушаться: большие трещины в стенах, панели отрываются от каркасов. Падают водонапорные башни. Начинают появляться трещины в грунте	6,2–7,3	14,8–16,6	8
Многие дома разрушаются. Рвутся подземные коммуникации. Появляются различные трещины на земной поверхности. Всеобщая паника			9
Почти все постройки разрушаются. Появляются трещины на земной поверхности шириной до 1 м. Ломаются стволы деревьев			10
Только очень немногие железобетонные здания сохраняют устойчивость. Разрушаются все мосты. Множество широких разломов на земной поверхности, оползни	7,3–8,9	>16,6	11
Полное разрушение зданий и сооружений. Изменяется ландшафт. В воздухе летают обломки			12

Факты истории

В Прибайкалье одним из самых сильных было **Цаганское землетрясение 12 января 1862 г.** ($M = 7,5$; $I_0 = 10$ баллов). В эпицентральной области последствия были такими: в каменных строениях появились значительные трещины, во многих избах растрескались или повалились трубы, песок выбил половицы в избах, вода затопила землю на $1/2$ аршина, почти во всех церквях образовались трещины на сводах и другие повреждения. Наиболее разрушительное действие землетрясение произвело в северо-восточной части дельты Селенги. Отмечался сильный подземный гул, люди и скот не могли держаться на ногах. В земле образовались щели, из которых хлынули подземные воды, затопившие окрестности. Из колодцев воду выбрасывало на сажень вышины. Из трещины близ с. Инкина в 1 аршин ширины и до 2 саженьей глубины вода разлилась почти на версту. В д. Красникова образовался новый лог 20 сажень ширины и 3 глубины, из образовавшихся трещин появился ключ. Цаганская степь длиной около 20 км и шириной 9–14 км с 5 улусами в течение суток постепенно опустилась под уровень Байкала, и образовался залив «Провал» площадью около 200 км². На Гусином и Щучьем озерах весь лед растрескался, и из трещин выбрасывалась вода с илом и галькой. В Верхнеудинске (Улан-Удэ) в течение суток было отмечено 14 сильных толчков, от ударов падали дымовые трубы, в каменных зданиях образовались трещины. На о. Ольхон (оз. Байкал) были отмечены 13 сильных ударов.

В Иркутске качались и трещали все строения, колокола звонили во всех церквях без помощи звонарей, люди не могли держаться на ногах. На Ангаре и Ушаковке был слышен сильный шум и треск от ломающегося льда, а в городе — от растрескивания замерзшей земли.

Землетрясение хорошо ощущалось и при значительных удалениях от эпицентра, в таких пунктах, как Тунка, Нижнеудинск, Илимск, Киренск, Александровский Завод Нерчинского округа. Землетрясение охватило громадную площадь — около 2 млн км². Известно о гибели трех жителей, которых затерло льдами при торошении в момент землетрясения. Погибло более тысячи голов скота, который не успели вывести из зоны затопления, когда воды Байкала хлынули на место опустившейся степи.

Территория Прибайкалья подвержена также сильным сейсмическим сотрясениям, которые называются транзитными, поскольку сейсмические колебания приходят из районов Республики Монголии от очень сильных землетрясений. Там в 1905 г. произошли два разрушительных землетрясения, эпицентры которых были близки друг к другу и располагались на удалении от Иркутска порядка 450–500 км; и третье — в 1967 г.

9 июля. Цэцэрлэгское землетрясение ($M = 8,4$; $I_0 = 11$ баллов). В эпицентральной зоне произошло вскрытие разлома протяженностью до 130 км с вертикальным смещением до 1–2 м, горизонтальным — до 2–3 м. На территории Прибайкалья наиболее сильно землетрясение ощущалось на Кругобайкальской железной дороге и в пос. Кабанск. На участке между станциями Култук и Байкал (500 км от эпицентра) в пределах двух тоннелей произошло смещение горного массива, что привело к их повреждению.

23 июля. Болнайское землетрясение ($M = 8,7$; $I_0 = 12$ баллов). Образовались два крупных разрыва общей протяженностью 370 и 90 км с амплитудой вертикального смещения до 3,5 м и горизонтального — до 5 м (рис. 9.6). На территории России оно ощущалось от Томска до Сретенска (свыше 2100 км) и до Киренска на севере (1100 км от эпицентра). Общая площадь сотрясений — не менее 4,0 млн км². В Иркутске максимальная интенсивность достигла 6–7 баллов; люди едва удерживались на ногах, многие падали. Возникла паника, звонили колокола. Дома трескались, падали тяжелые предметы, отваливалась штукатурка; в некоторых домах лопались стекла. В каменных домах появились новые трещины шириной



Рис. 9.6. Сейсмодислокация, Болнайское землетрясение 1905 г. (фото сотрудников ИЗК СО РАН)

до 1,3 см, старые увеличились почти вдвое. В некоторых зданиях трещины разрывали стены от фундамента до крыши.

1967 г. 5 января. Могодское землетрясение ($M = 7,8$; $I_0 = 10$ баллов). Интенсивность сотрясений в Иркутске изменялась в пределах 4–6 баллов. Местное увеличение интенсивности сотрясения до 7 баллов наблюдалось за счет неблагоприятных грунтово-гидрогеологических условий.

За последние 50 лет в Байкальской рифтовой зоне произошло несколько сильных сейсмических событий, которые ощущались в Прибайкалье.

1950 г. 4 марта. Мондинское землетрясение ($M = 7,0$; $I_0 = 9$ баллов). Интенсивность сотрясений в Иркутске 5 баллов.

1957 г. 27 июня. Муйское землетрясение ($M = 7,9$; $I_0 = 10–11$ баллов). Это единственное землетрясение на территории СССР с 1911 г. класса «мировых сейсмических катастроф». Оно ощущалось на площади более 2 млн км² (рис. 9.7) Обвалы и оползни наблюдались на площади более 150 тыс. км² на эпицентральной расстоянии до 350 км. Эпицентральная область была приурочена к Намаракитской

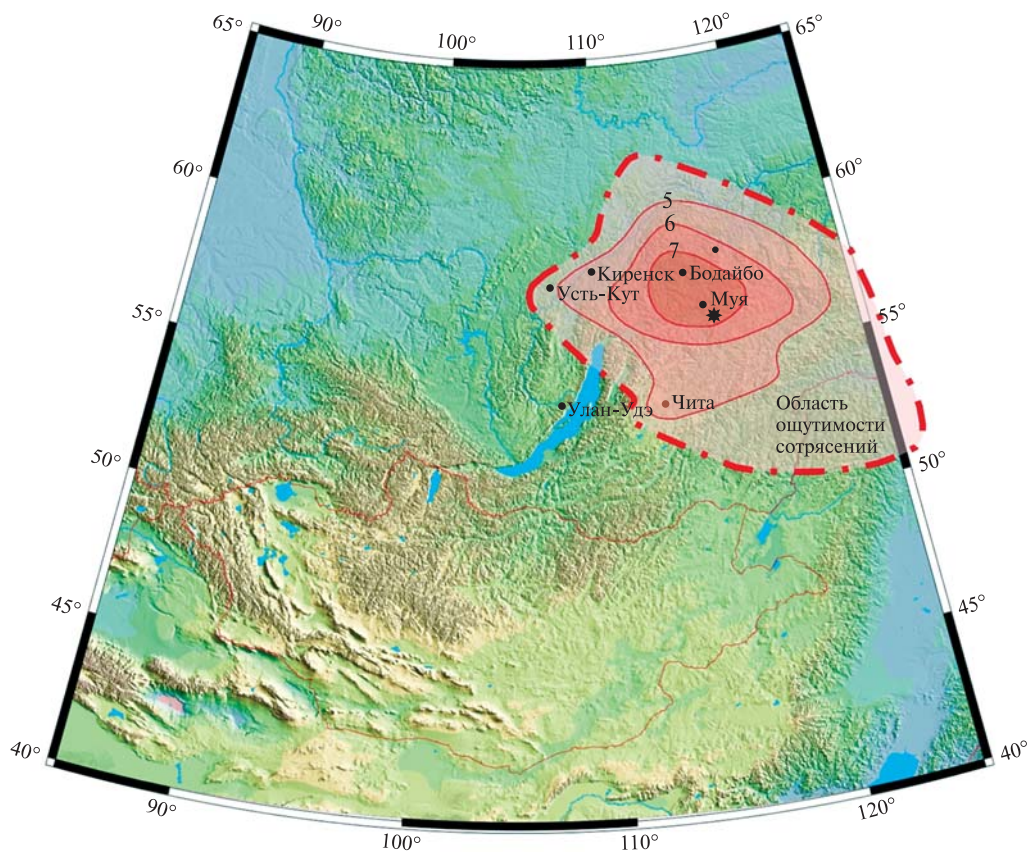


Рис. 9.7. Область ошутимости сотрясений от Муйского землетрясения 1957 г. [по: Сейсмическое районирование..., 1977].

впадине (Южно-Муйский хребет Станового нагорья). При землетрясении впадина опустилась на 5–6 м и сдвинулась к западу, прилегающая часть хр. Удокан поднялась на 1,0–1,5 м и сдвинулась к востоку на 1,0–1,2 м. Возникла сложная система сейсмодислокаций общей протяженностью около 30 км (сбросо- и взбрососдвиги, трещины растяжения до 19 м, валы выпучивания — «кратовины» — высотой до 3,8 м, складки кручения, сейсмокупольные структуры, трещины скола, антиклинальные складки высотой 4 м и др.). Во впадине образовалось оз. Новый Намаракит длиной более 3 км. Движение крыльев разломов наблюдалось на протяжении 140 км. На Удоканском месторождении, 90 км восточнее эпицентра, в штольне образовалась 4-метровая трещина, вышедшая на поверхность земли. Изменения режима подземных водоносных горизонтов существенно распространились на расстояние до 500 км (Чита). В Иркутске это сильнейшее землетрясение было малозаметным из-за большой удаленности.

1959 г. 29 августа. Среднебайкальское землетрясение ($M = 6,8$; $I_0 = 9$ баллов). Интенсивность сотрясений в Иркутске изменялась от 5 до 7 баллов в зависимости от местных инженерно-геологических условий. Наиболее пострадала центральная часть города. Здесь наблюдалось около 800 случаев разрушения печных труб и частичного разрушения печей (рис. 9.8). В стенах каменных домов старой постройки возникали трещины, нередко сквозные, штукатурка растрескивалась и обваливалась кусками. Отдельные дома пришли в аварийное состояние. На юго-восточном побережье оз. Байкал образовались грязевые вулканы, которые впоследствии были уничтожены экзогенными процессами. Прибрежное село Энхалук было перенесено на новое, более безопасное, место.

1995 г. 30 июня. Тункинское (Еловское) землетрясение ($M = 5,7$; $I_0 = 7$ баллов). Интенсивность сотрясения в Иркутске составила 5–6 баллов. Угрожающе колебавшиеся дома, «плясавшие» в них предметы заставили многих жителей покинуть помещения и уже вне их ожидать дальнейшего развития событий. Повсеместно в различных районах города независимо от инженерно-геологических условий наблюдались явления, соответствующие интенсивности сотрясений в 5–6 баллов. В пос. Тунка (Тункинская до-

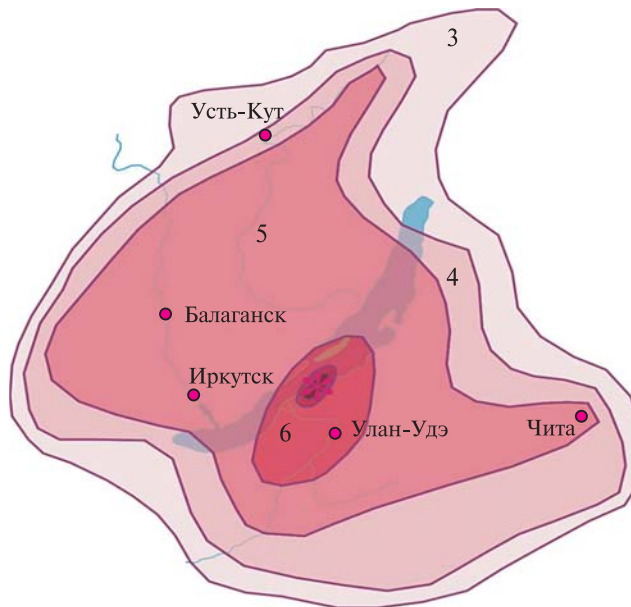


Рис. 9.8. Схема изосейст Среднебайкальского землетрясения 1959 г. [по: Сейсмическое районирование...]. (Цифрами обозначены баллы).

лина) земля шла волнами, уровень воды в колодцах сначала поднялся, а затем опустился, вода резко побурела. В асфальте дороги у пос. Култук вскрылись трещины, закрывшиеся через несколько дней. Машины, оставленные возле домов, «ездили» туда-сюда соответственно колебаниям почвы.

1999 г. 26 февраля. Южнобайкальское землетрясение ($M = 6,0$; $I_0 = 7$ баллов). Интенсивность сотрясений в Иркутске 5–6 баллов. Паника, слышался гул. Многие люди покинули помещения. Колебались здания, на высоких этажах скрипели перекрытия, двигалась мебель и другие предметы; открывание–закрывание незапертых дверей породило чувство страха. Колебания на уровне 9-х этажей достигали 25 мм.

1999 г. 21 марта. Северобайкальское (Кичерское) землетрясение ($M = 5,8$). Произошло вблизи северной оконечности Байкала, интенсивность сотрясений вблизи эпицентра превышала 7 баллов. Некоторые дома и коммуникации получили

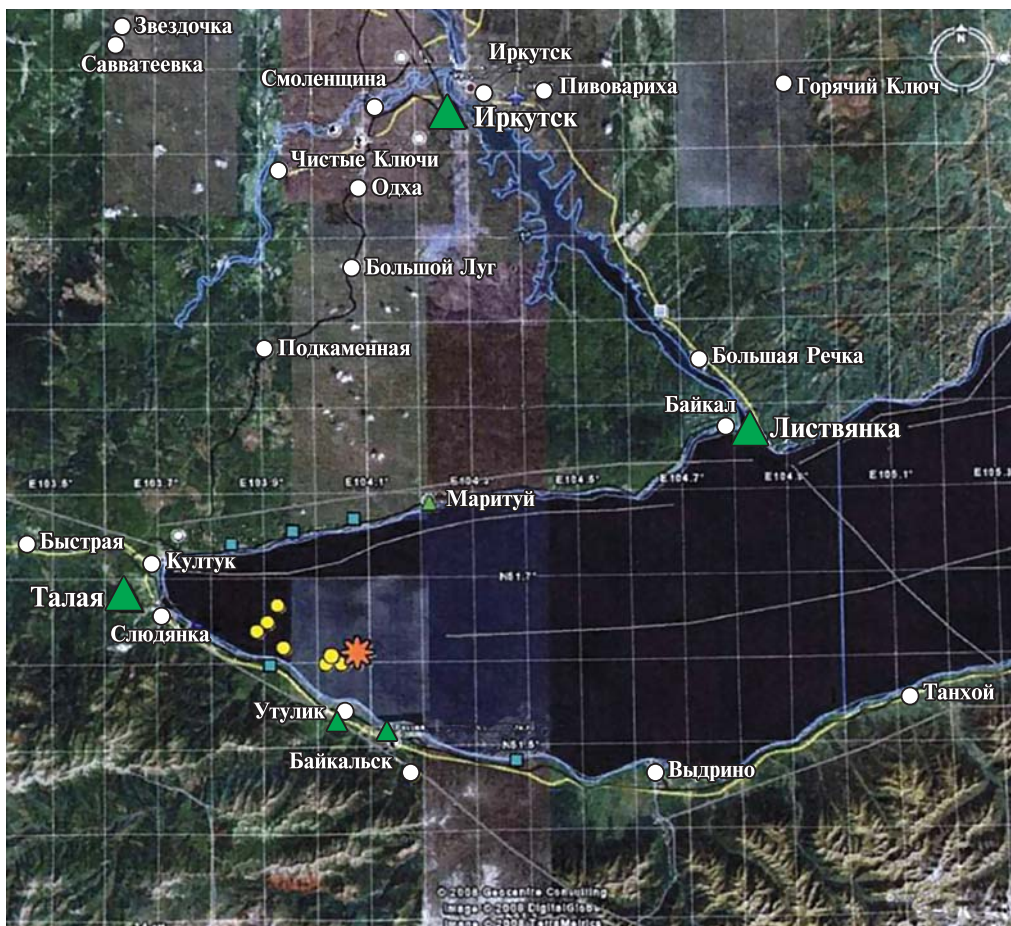


Рис. 9.9. Пространственное положение эпицентров Култукского землетрясения 2008 г. (составлено сотрудниками ИЗК СО РАН по материалам БФ ГС СО РАН).

повреждения, была сильная паника, в колодцах сильно понизился уровень подземных вод, на отдельных склонах предгорий произошли оползни. В р. Верхняя Ангара уровень воды упал на 40 см. В Иркутске землетрясение прошло незамеченным по причине значительной удаленности.

2008 г. 27 августа. Култукское землетрясение ($M = 6,2$). Произошло на Южном Байкале. Его можно считать ярким проявлением современной активности Байкальского рифта. Пространственное положение эпицентров всех толчков было приурочено к юго-восточному окончанию Главного Саянского разлома (рис. 9.9). Сейсмический потенциал этой структуры по палеосейсмогеологическим данным определяется магнитудой $M_{max} = 8,0$. Ощутимые сотрясения охватили обширную территорию. К западу и северо-западу от эпицентра заметные колебания распространились соответственно до Кызыла и Красноярска; крайним восточным пунктом, где землетрясение еще ощущалось, следует считать г. Читу. Землетрясение было ощутимо на территории Монголии, в частности в городах Улан-Батор и Дархан. Более или менее серьезные повреждения печных труб и печей отмечались на расстояниях до 100 км от эпицентра.

Наиболее пострадавшими пунктами стали поселки Култук и Утулик, а также г. Слюдянка, расположенные на берегу оз. Байкал в районе его юго-западного замыкания. Отмечено массовое обрушение кирпичных труб и разрушение кирпичных печей в одноэтажных деревянных домах (рис. 9.10). Серьезно пострадали здания социального назначения: школы, детские сады, больницы в г. Слюдянка и пос. Култук (рис. 9.11). Повреждения этих зданий достигали 2–3-й степени («умеренные» и «тяжелые») по шкале MSK-64. Кроме того, в населенных пунктах, расположенных на побережье Байкала, как массовое явление наблюдалось рас-



Рис. 9.10. Разрушение печных труб в г. Слюдянка, Култукское землетрясение 2008 г. (фото сотрудников ИЗК СО РАН) [Леви и др., 2009].



Рис. 9.11. Повреждение зданий при Култукском землетрясении 2008 г. (фото сотрудников ИЗК СО РАН) [Леви и др., 2009].

трескивание штукатурки на стенах и потолках зданий, а также падение больших кусков штукатурки. В горах и на крутых склонах отмечены многочисленные осыпи, обвалы, оползни и камнепады (рис. 9.12). Очевидцы, находившиеся в близлежащих лесных массивах, ощущали сильные сотрясения почвы, сопровождавшиеся раскачиванием деревьев и колебанием высокой травы.

По словам жителей пос. Култук, во время землетрясения было трудно передвигаться и просто стоять на ногах; волнообразные колебания почвы были заметны «на глаз». В колодцах и колонках отмечено сильное помутнение воды, ставшей непригодной для питья. Жители отмечают повышение уровня грунтовых вод — в огородах значительно увлажнилась почва, чего раньше не наблюдалось.

В г. Байкальске последствия землетрясения были выражены менее ярко, однако оно ощущалось абсолютным большинством населения в зданиях различных типов и на открытом воздухе. Как массовое явление наблюдалось падение незакрепленных предметов со столов и полок; из открытых емкостей выплескивалась жидкость. По свидетельству очевидцев, при землетрясении колебание земли вблизи берега Байкала было подобно волнению воды на озере, почва стала мягкой и напоминала «студень». Стоящую на берегу автомашину подбрасывало вверх. Жители отмечали сильное раскачивание труб Байкальского целлюлозно-бумажного комбината.

В Иркутске землетрясение ощущалось практически всеми, кто находился в помещениях и многими на открытом воздухе, в том числе весьма отчетливо в



Рис. 9.12. Осыпи, обвалы на склонах, Култукское землетрясение 2008 г. (фото сотрудников ИЗК СО РАН) [Леви и др., 2009].

стоявших автомашинах. В городе отмечены случаи опрокидывания или частичного разрушения печных труб в одно- и двухэтажных домах. В квартирах горожан наблюдалось падение незакрепленных предметов (посуда, книги, вазы и пр.), появление трещин в штукатурке, осыпание побелки и небольших кусков штукатурки, дребезжание стекол, звон посуды, сильное раскачивание люстр и другие эффекты.

Землетрясение вызвало ухудшение самочувствия у большого числа людей как в ближней, так и в дальней зонах области осязаемости, на расстояниях от десятков до нескольких сотен километров. Очевидцы землетрясения жаловались на головную боль, учащенное сердцебиение, повышенное давление, чувство тревоги [Леви и др., 2009].

Что касается жертв землетресений, можно отметить следующее — за более чем 250-летний интервал времени зарегистрирована гибель трех человек при Цаганском землетрясении (1862 г.), которые погибли во льдах Байкала.

Существует понятие — наведенная сейсмичность. Она имеет антропогенный характер и возникает в результате деятельности человека вследствие мощных взрывов, обрушения подземных инженерных сооружений, продавливания верхнего слоя земной поверхности при сооружении искусственных водохрани-

лиц с большим объемом содержания воды, возведения городов с высокой плотностью застройки многоэтажными зданиями.

Подсчитано, что в год на Земле фиксируется около 100 тыс. слабых толчков. Сильных бывает около 100 по всему земному шару (1 катастрофическое, а остальные — разрушительные). Сильнейшие землетрясения $M = 7,8$ и более по Рихтеру сотрясают планету 1 раз в 10 лет. Ежегодно в мире число жертв землетрясений составляет около 10 тыс. чел. Число жертв зависит не только от силы землетрясения, но и от плотности населения, сейсмостойкости построек, оперативности спасательных мер. При этом численность населения в сейсмоопасных районах постоянно растет, увеличивается также число уязвимых сооружений и опасных производств [Природные опасности..., 2000, т. 2; ОСР-97..., 1999; Задонина и др., 2005].

На современном уровне развития мировой науки краткосрочный прогноз времени наступления сильного землетрясения в конкретном месте с точностью до часов — первых суток невозможен. Специалисты всего мира работают в этом направлении. В нашем регионе также ведутся исследования по совершенствованию методов среднесрочного прогноза землетрясений, при котором с определенной долей вероятности даются оценки возможности возникновения ощутимых и сильных землетрясений с $M = 5,0-7,5$ на ближайшие месяцы в различных районах Байкальской рифтовой зоны.

Сведения о произошедших землетрясениях и возможных изменениях сейсмического режима регулярно передаются в отдел мониторинга МЧС и администрации Иркутской области, где все официальные прогнозы подвергаются дополнительной экспертизе специалистов, по результатам которой официальные органы власти принимают окончательное решение о том, будет ли ожидаемое землетрясение представлять угрозу для населения или нет.

Серьезную опасность с точки зрения социально-экономического ущерба в Прибайкалье могут представлять и некоторые виды экзогенных геологических процессов. К таким процессам можно отнести оползни, сели, обвалы, сход снежных лавин.

Оползни возникают как в рыхлых, так и в скальных породах при наличии полого наклонных водоупоров, выполняющих роль «смазки» при избыточном увлажнении грунтов. В какой-то момент сила связанности грунтов или горных пород оказывается меньше силы тяжести, и вся масса приходит в движение. Возникновение оползней вызывает обводненность грунта, изменение вида насаждений или уничтожение растительного покрова, выветривание, сотрясения (рис. 9.13). По скорости смещения склоновые процессы подразделяются на три категории: медленные, со средней скоростью и быстрые. Медленные иногда называют волочениями, скорость сползания не превышает несколько десятков сантиметров в год. Опасность этих смещений состоит в том, что они могут постепенно перейти в быстрые, что и происходит со многими крупными оползнями. Смещения со средней скоростью — метры в час или метры в сутки. Скорость быстрых оползней составляет несколько десятков километров в час. Такие

оползни могут стать причиной катастроф с многочисленными человеческими жертвами.

Оползневой участок состоит из отрыва, скольжения и фронтальной зоны (аккумуляции). В зоне отрыва бывают различимы основная трещина отрыва и плоскость скольжения, по которой тело оползня отделилось от подстилающей породы. По механизму



Рис. 9.13. Фрагмент блока-оползня в Танхойской сейсмодислокации [Лапердин, Качура, 2010].

оползневого процесса выделяют сдвиг, выдавливание, гидравлический вынос. Оползни различают по глубине залегания поверхности скольжения: поверхностные (до 1 м), мелкие (до 5 м), глубокие (до 20 м) и очень глубокие (свыше 20 м).

Факты истории

Геологические изыскания показали, что самый крупный оползень в истории Земли произошел в США 30 млн лет назад. Он накрыл территорию площадью 2 тыс. км² [Кукал, 1985; Королев, 1995; и др.].

В Иране 10 тыс. лет назад со склона хр. Кабир-Куг сошел оползень объемом 20 км³. Каменный поток толщиной 300 м сполз в ближайшую долину, прошел ее, преодолел очередной хребет высотой 600 м и остановился в следующей долине, пройдя расстояние 20 км.

В 1971 г. на юго-западном побережье Байкала селями, водными паводками, оползнями-сплывами, обвалами было размыто и завалено полотно железной и автодороги, снесены мосты. Убытки составили 80 млн руб. по курсу 1971 г.

Как правило, оползни и обвалы начинаются не внезапно. Вначале появляются трещины в горной породе или грунте. Важно вовремя заметить первые признаки, составить правильный прогноз развития стихийного бедствия и провести профилактические мероприятия.

Сели — грязекаменные потоки, возникающие при чередовании длительных и более или менее засушливых периодов времени с контрастными колебаниями суточных температур. Основополагающими факторами формирования селей, например для Южного Прибайкалья, являются: высокая тектоническая и сейсмическая активность района; морфология рельефа (значительный перепад высот на расстоянии от уреза воды до водоразделов) (рис. 9.14); разнообразие геологического строения и относительно высокая раздробленность коренных пород, их физико-механические и физико-химические свойства по отношению к агентам выветривания; особенности тепло- и влагообеспеченности; величина и характер техногенного прессинга [Экзогенные процессы..., 2008]. По условиям формирования жидкой фазы в горных районах



Рис. 9.14. Конусы выноса селей в предгорной части Северо-Муйского хребта [Лапердин, Качура, 2010].

юга Восточной Сибири преобладает дождевой (до 80 %), снежодождевой (15 %) и гляциальный (5 %) типы селей. При очень малом количестве ледников в горах Восточной Сибири формирование гляциальных селей происходит в результате разрушения паводками наледей в период снеготаяния или выпадения в этот период ливневых осадков [Лапердин, Качура, 2010].

Таблица 9.2

Классификация обвалов, оползней и селей

Балл	Тип перемещаемых грунтовых масс	Объем перемещаемых грунтовых масс, м ³	Примерное значение энергии, Дж
0	Мелкие	10 ¹	10 ⁶ –10 ⁷
1	Небольшие	10 ²	10 ⁸
2	Довольно большие	10 ³	10 ⁹
3	Большие	10 ⁴	10 ¹⁰
4	Очень большие	10 ⁵	10 ¹¹
5	Огромные	10 ⁶	10 ¹²
6	Грандиозные	10 ⁷ –10 ⁸	10 ¹³ –10 ¹⁴
7	Катастрофические	10 ⁹ –10 ¹⁰	10 ¹⁵ –10 ¹⁶

Вероятность схода селей возрастает не только от объема выпавших осадков, но и от их интенсивности. Основной причиной формирования селей в Южном Прибайкалье является выпадение ливневых осадков интенсивностью 1,0 мм/мин и выше с суммой 50–100 мм/сут и более на фоне многодневных затяжных дождей, с общей суммой осадков в пределах

400–500 мм [Экзогенные процессы..., 2008]. Наибольшей селеопасностью обладают ручьи, реки и суходолы с площадями водосборов от 5 до 30 км², где формируются грязекаменные и водокаменные сели, плотностью до 2000 кг/м³, в питании которых участвует группа гравитационных процессов [Лапердин, Качура, 2010].

Сель несет в себе миллионы кубических метров вязкой массы (табл. 9.2). Размеры валунов в селе могут достигать в поперечнике 3–4 м. Обладая большой массой и скоростью 15–20 км/ч, сель приводит к большим разрушениям, радикальному геоморфологическому изменению строения днищ горных долин и конусов выноса и гидрогеологического режима подземных вод.

Факты истории

Впервые сели на территории Южного Прибайкалья были отмечены в исторических источниках в 1863 г. [Лапердин, Качура, 2010].

1963 г. Три волны селей накрыли оз. Иссык (Казахстан), озеро перестало существовать, его чаша наполнилась глиной и обломками горных пород.

1970 г. Сход селя на г. Юнгай в Перу, число погибших составило 18 тыс. чел.

1971 г. Сели в пределах Южного Прибайкалья сформировались при выпадении 400 мм осадков и более за дождливый период.

1988 г. В Казахстане сель объемом 200 млн м³ разрушил мост длиной 115 м.

1995 г. Под селевым потоком было погребено более 200 домов в г. Семиркенте (Турция).

Обвалы. Образуются в условиях контрастных колебаний суточных температур, которые способствуют интенсивному физическому выветриванию скальных пород. Продукты разрушения накапливаются на крутых склонах и при достижении критической массы под собственным весом обрушиваются вниз по склону. Перемещение обвальных масс может быть спровоцировано также резкими перепадами атмосферного давления, звуковыми колебаниями или землетрясениями.

Согласно классификации Г.С. Золотарева [1971, 1983], обвалы следует различать по объему одновременно обрушившейся массы: до 100 м³ — одиночные глыбы; 100–1000 м³ — незначительные; 1000–10 000 м³ — малые; 10 000–100 000 м³ — средние; 100 000–1 000 000 м³ крупные и более 1 млн м³ — грандиозные. Например, обвалы в бассейне р. Бабха (хр. Хамар-Дабан), вызванные сейсмическими событиями, имеют объемы 20 и 80 млн м³.

Обвалы в пределах Байкальской рифтовой зоны, в связи с их внезапностью, непредсказуемостью и наносимым ущербом, представляют постоянную угрозу сооружениям различных типов.

Факты истории

В период выпадения интенсивных осадков с 17 по 26 июля 1971 г., на участке железной дороги протяженностью 80 км между портом Байкал и ст. Култук произошло около 100 обвалов объемом от 5 до 1000 м³. В первые годы эксплуатации дороги на участке г. Иркутск — ст. Култук за 11 лет было зафиксировано 560 обвалов, 68 % из которых имели объем до 5 м³, 18 % — до 50 м³, 12 % — до 1000 м³ и 2 % — более 1000 м³ [Солоненко, 1960].

Снежные лавины формируются почти повсеместно в высокогорных районах мира. Лавинная опасность существует в Саянах, Прибайкалье, Забайкалье, Якутии.

Снежная лавина — пришедшие в движение на склоне, скользящие и низвергающиеся снежные массы. По составу конусы лавин в горных районах Восточной Сибири могут быть снежными, снего-грунтовыми, снего-древесными и снего-грунтово-древесными. Для возникновения лавин необходимы большое количество снега и достаточно крутые склоны (рис. 9.15). Лавины возникают, когда снежный покров высотой более 30–50 см, а склоны имеют наклон более 20° и относительную высоту более 20–30 м. В Прибайкалье нередко землетрясения становятся спусковым механизмом схода лавин или создают условия для лавиноопасной ситуации.

Когда сила тяжести снежного покрова становится больше сил сцепления, происходит обрушение масс снега. Лавинная опасность многократно возрастает, когда снегопады сопровождаются ветром. Снег переносится с наветренного на подветренный склон, где вырастают опасные снежные карнизы, обвал которых может вызвать лавину. В особо снежные годы объем лавин в Прибайкалье может достигать 12–30 тыс. м³ [Лапердин, Качура, 2010].

Участок горного склона и дна долины, на котором образуется, движется и останавливается снежная лавина, называют лавиносором. Вверху находится лавинный очаг — место зарождения, ниже — русло, или зона транзита, и конус выноса лавины у подножья склона.

В месте зарождения лавина набирает силу. В зоне транзита — несетя вниз по склону, наращивая массу, ломая кусты и деревья. Постепенно склон вылаживается, движение замедляется, массы снега нагромождаются в виде конуса выноса лавины. Скорость лавины может достигать 100–350 км/ч, а в движение могут вовлекаться тысячи тонн снега.

Лавины сходят с гор с определенной периодичностью, характерной для конкретного места (слабые лавины — несколько раз в год). В горных районах после сильных снегопадов возрастает опасность схода снежных лавин.



Рис. 9.15. Конус выноса лавин, Северо-Муйский хребет [Лапердин, Качура, 2010].

Факты истории

218 г. до н.э. Лавина в Альпах едва не погубила войско карфагенского царя Ганнибала.

1910 г. 1 марта. В результате схода снежной лавины в Каскадных горах (США, штат Вашингтон) были сброшены с рельсов и засыпаны пассажирский и почтовый поезда, погибло 100 человек.

1985 г. Лавина, сошедшая с левого борта р. Кунермы, пересекла долину, повредив железнодорожный путь, линию электропередач, завалила автомобильную дорогу.

Несомненную опасность для жизнедеятельности человека на территории Прибайкалья представляют криогенные процессы, которые обусловлены существованием криолитозоны — замороженных на значительную глубину (до 1 км) горизонтов горных пород. Для криолитозоны характерна особая чувствительность к внешним воздействиям и ранимость ее природной среды. Неустойчивые к смене температуры мерзлые породы способны переходить в талое состояние и наоборот, что сопровождается развитием целого ряда неблагоприятных и опасных процессов, которые имеют исключительно важное значение для России, так как 64 % ее территории занято многолетнемерзлыми породами (рис. 9.16).

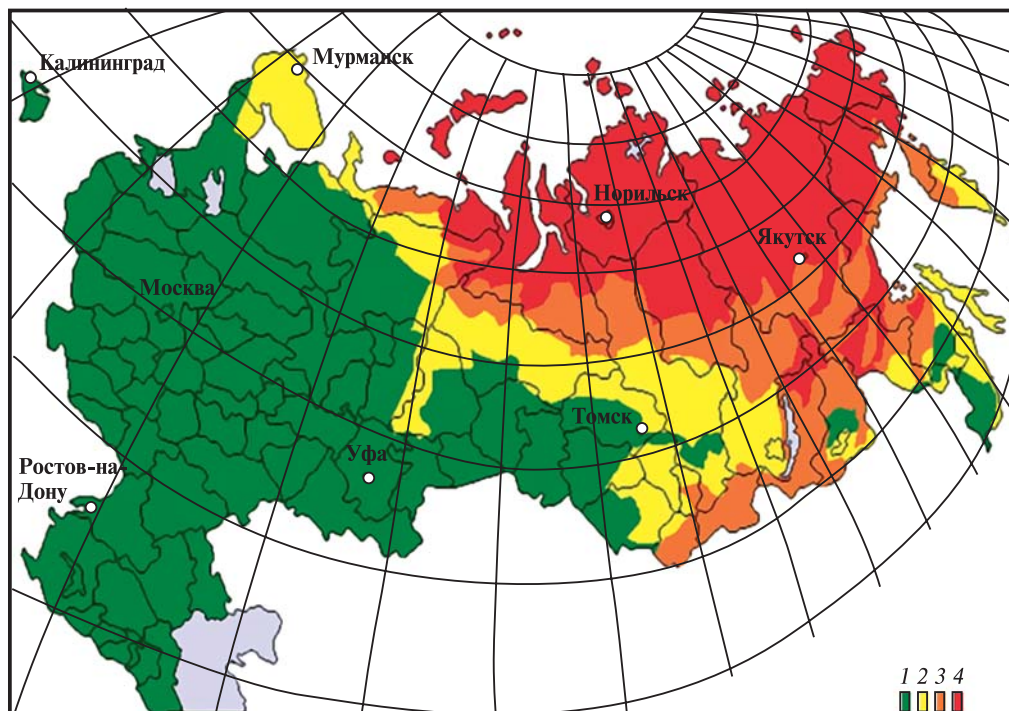


Рис. 9.16. Распространение вечной мерзлоты на территории России (<http://www.sci.aha.ru/biodiv/npd/2-17.htm>).

1 — отсутствует; 2–3 — переходные зоны; 4 — повсеместно.

В границах Восточной Сибири выделено четыре зоны многолетнемерзлых пород:

- 1) заполярная зона практически сплошной мерзлоты;
- 2) северная зона прерывистой мерзлоты, занимающая центральную часть лесотундровой территории Енисейского и Ленского бассейнов;
- 3) центральная зона островной мерзлоты, занимающая горно-таежную территорию бассейна р. Амур и верхней части бассейнов рек Лены и Енисея;
- 4) южная зона редкоостровной мерзлоты, охватывающая лесостепную территорию Южного Забайкалья (притоки рек Шилки, Аргуни и Селенги) [Лапердин, Качура, 2010].

Термокарст — образование просадочных и провальных форм рельефа вследствие вытаивания подземных льдов. Осадка пород происходит при их размочении в условиях избыточного увлажнения либо путем вытеснения воды и просадки блоков, прослоев пород в трещины и полости, прежде заполненные льдом. Наиболее распространенной формой термокарста являются заболоченные западины и термокарстовые озера глубиной от 0,5 до 10–20 м. Термокарстовые озера постоянно смещаются, меняют очертания и размеры (рис. 9.17). Увеличение числа таких озер происходит также за счет разрушения берегов процессами термоабразии и термоденудации, солифлюкции (рис. 9.18).



Рис. 9.17. Термокарстовые озера (<http://evendym.livejournal.com/48772.html>).

Причина возникновения термокарста — изменение теплообмена на поверхности почвы, при котором глубина сезонного оттаивания начинает превышать глубину залегания подземного льда или сильнольдистых многомерзлотных пород. Одной из причин считается также деятельность человека, проявляющаяся в разрушении почвенно-растительного покрова, что влечет за собой резкое увеличение глубины сезонного протаивания пород. Например, на многих участках БАМа, в результате пожаров и «перелопачивания» грунтов, формировались природно-техногенные термокарстовые провалы, выраженные в рельефе в виде небольших блюдце-западин и крупных (50–100 м в диаметре) озер, глубиной 0,5–2,5 м и более [Лапердин, Качура, 2010].

Одной из форм термокарста на склонах являются байджерахи — иловато-торфянистые бугры высотой 0,5–15,0 м и протяженностью до 20 м. Образуются в результате термокарстовых процессов в области развития многолетнемерзлых горных пород (рис. 9.19).

Морозное пучение горных пород — наблюдается в области распространения сезонно- и многолетнемерзлых пород. Под влиянием этого процесса поверхность земли испытывает ежегодное циклическое поднятие при промерзании и опускание при оттаивании. Деформация пучения промерзающей породы зависит от величины льдонакопления в ней (количества мигрировавшей влаги), от характера распределения льдистости в породе, типа формирующейся криогенной текстуры, величины усадки немерзлой зоны промерзающих пород [Природные опасности..., 2000, т. 4].



Рис. 9.18. Разрушение береговой линии, формирование термокарстового озера.



Рис. 9.19. Байджерахи на склоне.

Многолетние бугры пучения (гидролакколиты) в условиях закрытой системы связаны преимущественно с промерзающими подозерными таликами термокарстового происхождения (рис. 9.20). Талик — слой или массив пород, имеющий температуру выше 0 °С в течение всего года и влагу в жидкой фазе, окруженный мерзлой толщей пород. Бывают двух типов: сквозные, т.е. распространяющиеся на всю мощность мерзлой толщи, замкнутые снизу, т.е. простирающиеся на глубину меньше, чем вся мощность мерзлой толщи в данном месте. Причиной промерзания подозерных таликов является обмеление или осушение озер. При промерзании несквозного талика с грунтовыми водами создается замкнутая система, в которой воды приобретают криогенный напор. Благодаря гидростатическому давлению кровля многолетнемерзлых пород в наиболее слабом месте выгибается, образуя многолетний бугор пучения [Природные опасности..., 2000, т. 4], причем внедрение воды в растущий бугор пучения происходит многократно. Промерзание водоносного талика — длительный процесс, поэтому образование бугра пучения длится до нескольких сотен лет. По поверхности бугры обычно разбиты системой радиальных и концентрических трещин, по которым обнажается ледяное ядро. Такие трещины



Рис. 9.20. Гидролакколит http://ice.tsu.ru/index.php?option=com_content&view=category&layout=blog&id=83&Itemid=148&limitstart=5).

служат местами зарождения термокарстовых просадок. Размеры бугров пучения зависят от количества воды в замкнутой системе и могут достигать в высоту 8–12 м, реже 30–40 м и по основанию 100–200 м.

В пределах деятельного слоя при наличии грунтовых вод могут образовываться миграционные и сезонные бугры пучения, которые, как правило, развиваются в замаренных долинах и падах, в местах выходов постоянно действующих подземных источников, в местах техногенного нарушения миграции грунтовых вод и по периферии наледей, особенно в местах контактов наледных вод с инженерными сооружениями. О существовании бугров пучения обычно свидетельствуют наклон деревьев в разные стороны и искривленные стволы [Лапердин, Качура, 2010]. Особенно большое отрицательное воздействие эти процессы оказывают на дороги (рис. 9.21), аэродромы и пр.

Морозобойное растрескивание является распространенным геокриологическим процессом в области многолетнемерзлых пород. Морозобойные трещины — результат действия напряжений, которые возникают в массиве мерзлой породы вследствие его сжатия при охлаждении (теория Бунге — Леффингвелла). Талые воды, проникающие ранней весной в трещину, замерзают



Рис. 9.21. Деформирование железнодорожных путей в результате деградации вечной мерзлоты (БАМ, станция Казанкан) [Лапердин, Качура, 2010].

в ней и образуют вертикальную жилку льда, которая в летний период либо полностью вытаивает, либо частично консервируется в многолетнемерзлой породе. С наступлением следующей зимы температурные напряжения приводят к новому растрескиванию. Образующиеся при этом трещины, как правило, закладываются по местам предыдущих, которые являются ослабленными зонами, где сопротивление пород (льда) на разрыв ниже по сравнению с ненарушенным массивом породы [Природные опасности..., 2000, т. 4; Воробьева, 2010].

Морозобойное растрескивание и формирующиеся на его основе полигонально-жилвные структуры при определенных условиях способствуют развитию ряда других опасных процессов. На поверхностях, имеющих небольшой уклон, под влиянием техногенных нарушений активно развиваются процессы термоэрозии. В Чарской впадине при нарушении гусеничной техникой почвенного покрова образуются термоэрозионные воронки и овраги длиной до 0,5–0,8 км, глубиной до 7–8 м и шириной до нескольких десятков метров [Природные опасности..., 2003, т. 3].

Термоэрозия берегов рек — отступление берегов рек в результате вскрытия и деградации мерзлых слоев. Величина отступления берегов в долине р. Куанда (правый приток р. Витим) за два года составила на южных экспозициях берегов 4,8–6,0 м, на северных — 2,3–3,2 м [Лапердин, Качура, 2010].



Рис. 9.22. Современные солифлюкционно-суффозионные оползни (предместье д. Харанцы) [Лапердин, Качура, 2010].

Солифлюкция — процесс вязкого и вязко-пластического смещения оттаивающего тонкодисперсного материала на склонах. Процесс участвует в сносе, транзите и аккумуляции материала. Интенсивность солифлюкции определяется составом и льдистостью покровных отложений, глубиной оттаивания пород, крутизной склона, прочностью дернового покрова и другими факторами (рис. 9.22).

Наиболее крупные формы — солифлюкционные террасы — могут иметь длину до 1,0–1,5 км, ширину до 150–200 м и высоту фронтального уступа до 5–6 м. За счет развития нескольких террас склон приобретает ступенчатый профиль. В верхних частях могут формироваться ниши, цирки, которые подвергаются термоэрозионным процессам, что способствует активизации основного процесса. У подножия солифлюкционных склонов формируются конусы выноса, валы. По фронтальным уступам террас часто формируются наледи. Проявления солифлюкции наблюдаются на трассах наземных магистральных трубопроводов, автомобильных и железных дорог, на склонах открытых горных выработок, на участках расположения временных одноэтажных построек [Природные опасности..., 2003, т. 3].

Курумы (с древнетюркского «баранье стадо») — россыпь грубообломочного материала в виде каменных плащей и потоков на склонах гор, имеющих крутизну меньше угла естественного откоса грубообломочного материала (рис. 9.23). Морфологических разновидностей курумов очень много, что связано с природой их образования. Условия формирования курумов:

- амплитуда колебаний температур воздуха, способствующая выветриванию скальных пород;

- наличие на склонах скальных пород трещин, дающих при выветривании крупные части (глыбы, щебень);

- обилие атмосферных осадков, которые формируют мощный поверхностный сток, промывающий грубообломочный чехол. Общая внешняя черта — достаточно однородный размер обломков. В большинстве случаев обломки покрыты мхом, лишайником либо имеют черную «корку загара».

Важнейшей особенностью курумов является мед-



Рис. 9.23. Разрез курума в районе западного портала Северомуйского тоннеля (1979 г.) [Лапердин, Качура, 2010].

ленное перемещение грубообломочного чехла вниз по склону. Признаки подвижности курумов: валообразная форма фронтальной части с крутизной уступа, близкой углу естественного откоса грубообломочного материала; наличие валов, натечный характер курумного тела, разорванность лишайникового и мохового покровов; большое количество глыб, ориентированных вертикально, большая скважность разреза, наличие в разрезе погребенной дернины и остатков деревьев; деформированность деревьев, расположенных в зоне контакта с курумами; шлейфы мелкозема у основания склонов, вынесенные из курумного чехла подповерхностным стоком.

Наледи — ледяные тела разной площади, мощности и формы, образующиеся в результате последовательного изливания и замерзания природных (речных и подземных) вод, в меньшей степени — техногенных. Наледи нередко имеют огромные размеры — до 100 км² и больше. Абсолютное большинство наледей формируется в пределах территорий, охваченных многолетним промерзанием (рис. 9.24). Этому способствует криогенное преобразование подземного стока, проявляющееся в его концентрации в пределах существующих несквозных и сквозных таликов и в подмерзлотных зонах пластовой проводимости или трещиноватости пород. Во внутриконтинентальных регионах возникновению наледей способствуют низкие температуры воздуха, малая снежность и наличие водопроявлений поверхностного и подземного происхождения. Многие налееди приурочены к местам, в которых нарушены естественные условия обводнения



Рис. 9.24. Промоины в наледи [Лапердин, Качура, 2010].

и сезонного промерзания (выемки, карьеры и т.д.). Наиболее мощные наледи тяготеют к зонам повышенного тектонического нарушения. По трассе БАМа обширные, иногда многокилометровые, наледные поля формируются в долинах рек Олекма, Хани, Чара, Сюльбан, Куанда, Муя, Верхняя Ангара, Кунерма [Лапердин, Качура, 2010].

Наледные участки долин — трудные для освоения территории. Наледи опасны неожиданным затоплением территории в зимнее время, формированием ледяных преград. Наледные процессы вызывают быстрое разрушение дорожного полотна. Во многих случаях постройка дороги провоцирует их появление. Возникновение наледей ведет к оползанию и просадкам земляного полотна, пучению мостовых опор, быстрому дроблению и выкрашиванию бетона, разрушению бутового материала. Наледи способствуют накоплению влаги у дорожной насыпи и в ее основании. Влага многократно замерзает и оттаивает, что деформирует и разрушает дорожное полотно. Возникшие наледные бугры взрываются и выбрасывают многотонные глыбы льда и грунта. Закупоривая мостовые отверстия, лед вызывает резкий подъем воды во время весеннего половодья. Особую опасность представляют наледи для горных выработок, образуясь в штольнях и шахтах. Появление наледей ведет к заболачиванию окружающей местности, развитию термокарстовых процессов.

Необходимо отметить, что криогенез достался нам в наследство от последнего оледенения, закончившегося около 12 тыс. лет назад. Его следами в современном рельефе Прибайкалья и Забайкалья являются подпрудные (плотинные) озера. На рубеже позднего плейстоцена и голоцена на этой территории существовали гигантские приледниковые озера, о наличии которых ранее высказывали предположение С.С. Осадчий [1981] и М.Г. Гроссвальд [1999]. Эти озера, прорвав запиравшие их перемычки, были сброшены на прилегающие пространства, образовав характерный элемент рельефа — гигантскую рябь течения [Рудой, 2005] на предалтайских равнинах. Полагают, что плотинными озерами являются оз. Соболиное в хр. Хамар-Дабан, небольшие озера в верховьях р. Шумилиха в Баргузинском хребте, озера в верховьях пади Серебряной и в верховьях Зун-Хандагая, оз. Сухое в пади Озерко в хр. Приморский, оз. Ангаракан в верховьях горной долины р. Ангаракан в Северо-Муйском хребте, оз. Хара-Нур в верховьях горной долины р. Урик, озера в подножье западного склона Байкальского хребта, оз. Кулинда в Кичерской впадине, озера в бассейнах рек Тья и Рель на западном побережье Байкала, оз. Колок в верховье р. Итанцы в Морском хребте, оз. Фролиха (рис. 9.25) у Северного Байкала. Дамбы в таких озерах сформировались в результате обвалов, скальных оползней, моренных отложений, лавовых потоков, тектонических процессов. Изучение этих озер является важным в том смысле, что позволяет выяснить причины их формирования, оценить характерные размеры и параметры озерных бассейнов, а также проследить собственно ход процесса сброса воды из них. Именно этот аспект жизни подпрудных озер является наиболее опасным. Современные подпрудные озера, судя по малому объему зарезервированной в них воды, не представляют большой опасности, но их изучение может дать важный материал

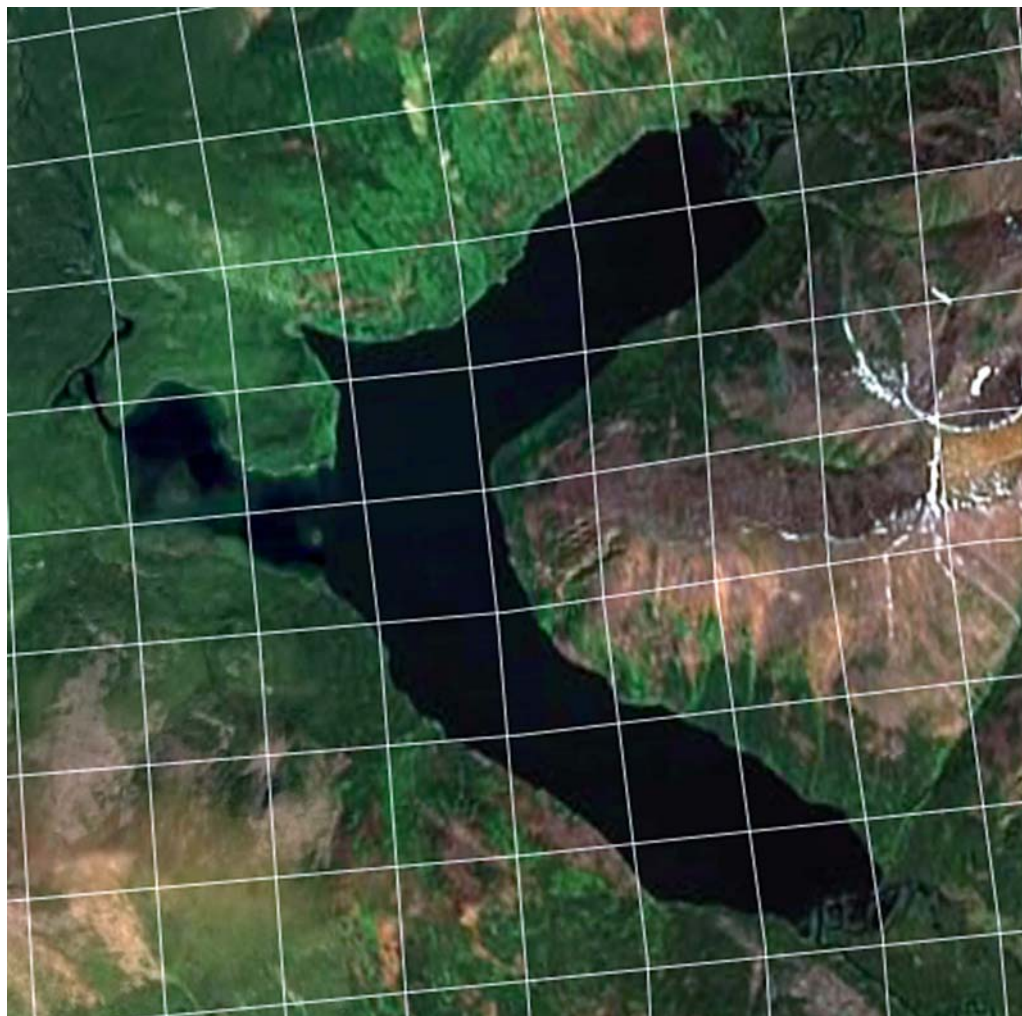


Рис. 9.25. Озеро Фролиха (космоснимок) (Google Earth).

для разработки средств и методов защиты от спонтанного сброса воды из подобных водоемов.

К опасным природным процессам в Прибайкалье можно отнести некоторые атмосферные явления. Перемещение воздушных масс связано с перепадами атмосферного давления, вызванными неравномерным распределением солнечной энергии — в экваториальных широтах поверхность Земли перпендикулярна падающим лучам Солнца и нагрев максимальный, а в полярных широтах те же лучи, падая под углом к поверхности Земли, нагревают гораздо меньшие по площади участки — минимальный нагрев. При разнице давления в 2,5 мм рт. ст. начинается перемещение воздуха. Главные формы движения

воздушных масс — воздушные потоки и ветер. Воздушные потоки — это в основном вертикальные перемещения воздушных масс. Они возникают из-за вертикальной гравитационной неустойчивости, когда более легкий воздух оказывается ниже тяжелого. В результате возникают конвективные движения (конвекция): подъем легкого нагретого воздуха вверх и поток холодного воздуха вниз, — которые образуют круговые конвективные ячейки. Ветер представляет собой движение воздуха преимущественно в горизонтальном направлении — из области высокого давления в область низкого давления под действием гравитационных сил. Его скорость пропорциональна величине градиента давления: чем больше градиент, тем больше скорость. Сила ветра оценивается в баллах шкалы Бофорта, в которой стандартная высота измерений принята равной 10 м над уровнем моря (табл. 9.3). Как правило, на участке с более высокой температурой атмосферное давление ниже, здесь образуются восходящие токи воздуха. Там, где температура ниже, атмосферное давление

Таблица 9.3

Шкала Бофорта

Балл	Описательный термин	Скорость, м/с	Действие ветра на суше	Действие ветра на море
1	2	3	4	5
0	Штиль	0–0,2	Безветрие, дым поднимается вертикально	Зеркально гладкая поверхность моря
1	Тихий ветер	0,3–1,5	Направление ветра определяется по отклонению дыма, а не по флюгеру	Образуется рябь, напоминающая чешую, но без пенистых гребней
2	Легкий ветер	1,6–3,3	Движение ветра ощущается лицом, шелестят листья, ветер вращает флюгер	Небольшие слабые волны, еще короткие, но более выраженные, гребни маленькие без разрыва
3	Слабый ветер	3,4–5,4	Листья и тонкие ветви деревьев колышутся, ветер развеивает флаги	Крупные слабые волны, гребни начинают разрываться, гладкая пена, возможны разбросанные белые барашки
4	Умеренный ветер	5,5–7,9	Ветер поднимает пыль и клочки бумаги, качает тонкие ветви деревьев	Волны становятся более удлиненными, белые барашки видны во многих местах
5	Свежий ветер	8,0–10,7	Качаются небольшие деревья с тонкими стволами	Умеренные волны, принимающие более выраженную продолговатую форму, образуется много белых барашков (в отдельных случаях образуются брызги)
6	Сильный ветер	10,8–13,8	Качаются крупные ветви деревьев, слышен свист в телеграфных проводах	Образуются крупные волны, и белые гребни пены занимают значительные площади
7	Почти крепкий ветер	13,9–17,1	Качаются деревья, идти против ветра трудно	Море вздымается, и белая пена от волн начинает вытягиваться в полосы вдоль направления ветра

Окончание табл. 9.3

1	2	3	4	5
8	Крепкий ветер	17,2–20,7	Ветер ломает мелкие ветви деревьев, препятствует передвижению	Умеренно высокие волны большой длины, кромки гребней начинают разрываться на брызги, пена вытягивается в четко выраженные полосы вдоль направления ветра
9	Очень крепкий ветер	20,8–24,4	Небольшие разрушения зданий. Деревья изгибаются и ломаются ветки, ветер срывает дымовые колпаки и черепицу	Высокие волны, плотные полосы пены вдоль направления ветра, гребни волн начинают опрокидываться, падать и рассыпаться на брызги
10	Шторм	24,5–28,4	Наносятся значительные повреждения зданиям, деревья вырываются с корнем (на суше бывает редко)	Очень высокие волны с длинными, загибающимися вниз гребнями. Образующаяся пена выдувается ветром большими хлопьями в виде пустых белых полос. Поверхность моря от пены принимает белый вид. Падение моря становится тяжелым и напоминает удары
11	Жестокий шторм	28,5–32,6	Большие разрушения на значительном пространстве (на суше наблюдается редко)	Исключительно высокие волны. Суда небольшого и среднего размеров временами скрываются из вида. Море все покрыто длинными белыми хлопьями пены, располагающимися вдоль направления ветра. Края волн сдуваются в пену, ухудшается видимость
12	Ураган	32,7 и более	Ветер производит опустошительные разрушения	Воздух наполнен пеной и брызгами. Море все покрыто полосами пены. Очень плохая видимость

более высокое и токи воздуха нисходящие. Атмосферная циркуляция переносит в меридиональном направлении тепло из экваториальных областей в полярные. На движение воздушных масс влияет также вращение Земли. Атмосфера находится в постоянном движении от самых нижних до наиболее разреженных верхних слоев. Скорость и направление ветра определяют погоду и климат.

Различают движения атмосферы нескольких масштабов [Мазур, Иванов, 2004].

Макродвижения — в масштабе, большем или равном 10 тыс. км; масштаб сопоставим с размером земного шара, материков и океанов, отражает течения общей циркуляции атмосферы, струйные течения, западные ветры, пассаты, муссоны.

Синоптические — 200–2000 км и более, к движениям этого типа относят длинные волны, циклоны, антициклоны, атмосферные фронты.

Мезомасштабные — 2–200 км — местные ветры, шквалы, облачные скопления, грозвые ячейки.

Мелкомасштабные — 2 км и менее — смерчи, тромбы (торнадо), конвективные ячейки, подветренные волны.

Рассмотрим некоторые из опасных атмосферных явлений, которые в последнее время стали отмечаться и над территорией Восточной Сибири.

Ураганный, сильный шквальный ветер. Слово «ураган» происходит от имени одного из богов мифологии индейцев майя. По легенде бог Хуракан насылал своим дыханием сильные ветры и наводнения на людей. Такими названиями обычно характеризуют атмосферные потоки, перемещающиеся со скоростью (включая порывы) 25 м/с и более (рис. 9.26). Зарегистрированы случаи, когда скорость ураганного ветра достигала, например на оз. Байкал, 35 м/с. Характерное время «жизни» урагана, т.е. его передвижения над поверхностью Земли, составляет обычно 9–12 сут. После наводнений ураганы занимают второе место по числу бедствий, а по числу жертв — первое и по ущербу входят в основную группу ОПП. По некоторым оценкам, количество энергии, выделяемое средним ураганом в течение одного часа, равно энергии ядерного взрыва мощностью 36 Мт, или $1,5 \times 10^{17}$ Дж, в течение одного дня — энергии, необходимой для полугодового обеспечения электричеством США, в течение 3 нед — количеству энергии, которое выработает Братская ГЭС за



Рис. 9.26. Последствия урагана в Иркутске, июль 2004 г. [Современная геодинамика..., 2004].

26 тыс. лет непрерывной работы на полной мощности [Мазур, Иванов, 2004]. Самыми ураганоопасными регионами Земли являются Бангладеш, США, остров Куба, Японские острова, Большие и Малые Антильские острова, о. Сахалин, российский Дальний Восток. Ураганы последних 15 лет унесли жизни 350 тыс. чел.

Факты истории

1780 г., октябрь. В Атлантическом океане бушевал «Великий ураган», высота волн достигала 60 м. На Антильских островах он рушил каменные здания, вырывал с корнем деревья. На о. Барбадос были разрушены все населенные пункты, свыше 400 судов были потоплены в бухтах или унесены в открытое море.

1900 г. Ураган в Галвестоне, штат Техас, США, обладал энергией, которой хватило бы для приведения в действие всех электростанций мира в течение четырех лет.

1934 г. 12 апреля был зарегистрирован самый сильный ветер на планете на горе Вашингтон (1916 м над уровнем моря) в штате Нью-Гемпшир, США. Скорость ветра достигала 371 км/ч.

1953 г. В Нидерландах небывалой силы ураган разрушил 143 тыс. жилых домов, затопил 3 тыс. км² территории.

1972 г. На равнине рекордной считается скорость ветра около 333 км/ч и принадлежит урагану, пронесшемуся 8 марта над базой ВВС США в Гренландии.

1980 г. В Монголии во время снежной бури погибло более 500 тыс. голов крупного рогатого скота.

1997 г. 12 апреля сильный ураган пронесся над Краснодарским краем. Сила ветра в г. Новороссийске достигала 40 м/с, волнение моря составляло 5–6 баллов. Штормовым ветром три судна были сорваны с якорных стоянок и выброшены на мелководье.

Смерч (торнадо) — катастрофические атмосферные вихри, имеющие форму воронки диаметром от 10 м до 1 км. Торнадо являются частным случаем ураганных ветров и носят локальный характер. Чаще всего смерч образуется следующим образом: из грозового облака (смерчевое облако, как и всякое другое грозовое кучево-дождевое облако, характеризуется неоднородностью, высокой турбулентностью и имеет вихревое строение) по направлению к земле протягивается гигантский «хобот», воронкообразно расширяющийся у основания облака и сужающийся книзу (рис. 9.27, 9.28). Если «хобот» достигает поверхности земли, то здесь он снова расширяется, образуя воронку, содержащую пыль, песок, почву (если смерч развивается над сушей) или воду (если смерч проходит над водной поверхностью). В этом вихре скорость ветра иногда достигает 300 м/с, воздух при этом вращается, как правило, против часовой стрелки, втягивая в себя пыль или воду за счет возникающей разности давления. Скорость поступательного перемещения торнадо достигает 40 км/ч. В центре воронки создается низкое давление, на 100–200 мбар ниже, чем в окрестностях торнадо. Такое катастрофически быстрое падение давления является причиной своеобразного явления — полые предметы, в частности дома и другие постройки,

шины автомобилей, при соприкосновении с воронкой смерча взрываются. Интересен и факт ошпыливания кур во время смерча: во многих случаях куры, мертвые или уцелевшие после прохождения смерча, оказывались без перьев. Как выяснилось, это происходит потому, что воздушные мешочки, в которых у кур располагаются корни перьев, при резком понижении атмосферного давления взрываются изнутри, выбрасывая перья.

Смерч по своему строению аналогичен миниатюрному тропическому тайфуну. Тайфун и смерч заключают в себе пространство, более или менее ограниченное «стенками»; оно почти чистое, безоблачное, иногда от стенки до стенки проскакивают небольшие молнии; движение воздуха в нем резко ослабевает. Своеобразной особенностью смерчей является их «прыганье». Пройдя некоторое расстояние по земле, они поднимаются и несутся по воздуху, не производя разрушений, затем снова опускаются — снова разрушения, далее опять поднимаются, снова опускаются, и так повторяется несколько раз.

Смерчи могут возникать и над поверхностью воды — морские водяные смерчи. Обычно возникают группами из одного материнского облака. Чаще всего они образуются и достигают наибольшей силы у грозных кучево-дождевых облаков, но нередко связаны и с облачностью другого типа. Ливни и молнии, на-



Рис. 9.27. Смерч, Северная Америка.



Рис. 9.28. Смерч, Северная Америка
(<http://news.open.by/world/51850>).

блуждающие одновременно со смерчами, непосредственно с ними не связаны, но образуются из одного и того же облака. Как и над сушей, водяные смерчи часто сопровождаются громкими звуковыми явлениями: страшным ревом, грохотом, шипением. Наблюдаются на Балтике, Черном море, в Мексиканском заливе, Атлантическом, Тихом океанах, от Японии до берегов Австралии.

Смерчи возникают обычно в теплом секторе циклона, но чаще перед его холодным фронтом, движутся в том же направлении, что и сам циклон. Они сопровождаются дождями, грозами и градом. Иногда случается, что дождевые капли бывают окрашены в различные цвета. Подобные явления наблюдаются тогда, когда смерч затягивает застоявшуюся в прудах и болотах воду буроватого и красного цвета. «Кровавый дождь» возможен и тогда, когда ветер поднимает вверх красноватую пыль, а та, попадая в облако, вместе с дождем выпадает на землю. Дожди бывают не только «кровавыми», но и голубыми. Такое явление, например, наблюдалось в Девенпорте в США, тогда цвет дождю придали пыльца с цветков американского тополя и вяза.

Если смерч достигает поверхности земли, разрушения неизбежны. Это обусловлено таранным ударом стремительно несущегося воздуха и большой разностью давления внутренней и периферийной частей столба. Изучение этого явления чрезвычайно затруднено из-за того, что смерчи образуются неожиданно, определить их траекторию невозможно, они охватывают небольшую территорию и быстро исчезают. Крупные смерчи над территорией Сибири не образуются, а вот более мелкие (высотой до 10–20 м) можно наблюдать в степных районах Прибайкалья и Забайкалья.

Факты истории

1925 г. Смерч опустошил 219-мильную полосу в штатах Миссури, Иллинойс и Индиана. За двадцать секунд торнадо снес все здания на главной улице г. Аннополис. В общей сложности в этих штатах погибло 689 чел., ранено около 2 тыс. чел.

1933 г. На Дальний Восток сильный ливень принес с собой множество медуз.

1940 г. Удивительный случай произошел в Горьковской области. В один из жарких летних дней во время сильной грозы с неба посыпались... серебряные монеты времен Ивана Грозного. Позже выяснилось, что прошедшие накануне дожди местами размывли грунт и зарытый в землю сосуд с монетами оказался на поверхности. Смерч, проходя над этим местом, поднял деньги в воздух и, пронеся их несколько километров, выбросил на землю.

1944 г. 23 июня торнадо быстро высосал досуха р. Вест-Форк в Западной Виргинии. Дожди из рыб, лягушек и других предметов иногда объясняют действием торнадо, которые выхватывают их и переносят на значительные расстояния.

1958 г. Самая высокая скорость ветра в смерче была зафиксирована в штате Техас, США, и составляла 450 км/час.

1962 г. В марте в Пензенской области выпал снег розово-желтого цвета. Причиной послужила пыль, принесенная ветрами из африканских пустынь на расстояние 3 тыс км.

1982 г. Более 40 смерчей возникли в Черном море, они перенесли огромное количество воды на сушу. Жертвой смерчей стали пос. Джубга и близлежащие населенные пункты Краснодарского края. В море были смыты дома, автомобили и деревья.

1985 г. На рыболовный траулер, бороздивший воды оз. Мичиган, во время сильного шторма вдруг посыпалась корюшка.

1997 г. 20 сентября над Амурским и Уссурийским заливами образовались несколько смерчей, которые сместились на отдельные районы г. Владивостока и его пригороды, вызвав значительные разрушения. В бухте Новик о. Русский смерч приподнял над водой на 3–4 м 12-местный пассажирский катер и несколько минут крутил его над волнами. По свидетельству очевидцев, в одном из пригородов Владивостока смерч выбросил на сушу около центнера рыбы, которая попала в воронку, видимо, при перемещении над заливом.

Байкал со всех сторон окружен горными хребтами, которые оказывают существенное влияние на формирование воздушных потоков. Определяющим фактором является наличие окружающих Байкал межгорных котловин, температура в которых значительно отличается от температуры в байкальской котловине. Например, осенью разница температур может достигать 30–40 °С, что приводит к значительному перепаду давления и возникновению мощных воздушных потоков.

Наиболее сильные ветры возникают осенью. В районе о. Ольхон в октябре — декабре сильный ветер в среднем дует 58 дней из 100. Как правило, байкальский ветер имеет свойство усиливаться вблизи мысов.

По происхождению ветры в котловине Байкала делят на проходные и местные. Первые связаны с прохождением над озером атмосферных фронтов и воздушных масс — это наиболее сильные ветры. Местные ветры возникают из-за разницы температур воздуха над водой и сушей. В зависимости от направления выделяют два основных типа байкальских ветров — продольные и поперечные. Первые дуют вдоль котловины озера и, благодаря значительной длине разгона, поднимают большие волны, вторые дуют поперек котловины, отличаются особым коварством и свирепостью (<http://www.magicbaikal.ru/info/winds.htm>) (рис. 9.29).

Ветры Байкала:

Верховик (ангара, верховка) — дует из долины р. Верхняя Ангара, т.е. с верхней оконечности озера. Может дуть одновременно на всем Байкале, летом до южной оконечности Байкала добирается крайне редко. На Северном Байкале верховик дует с севера, на Среднем и Южном Байкале — с северо-востока.

Особо свирепые верховики возникают перед замерзанием Байкала — в декабре. Ветер не порывистый — обычно дует спокойно, погода при таком ветре сухая и ясная. Начинается, как правило, утром, после восхода солнца и нередко перед закатом стихает. Затяжные ветры начинаются с середины августа и продолжаются до 10 дней. Благодаря значительной продолжительности и отсут-

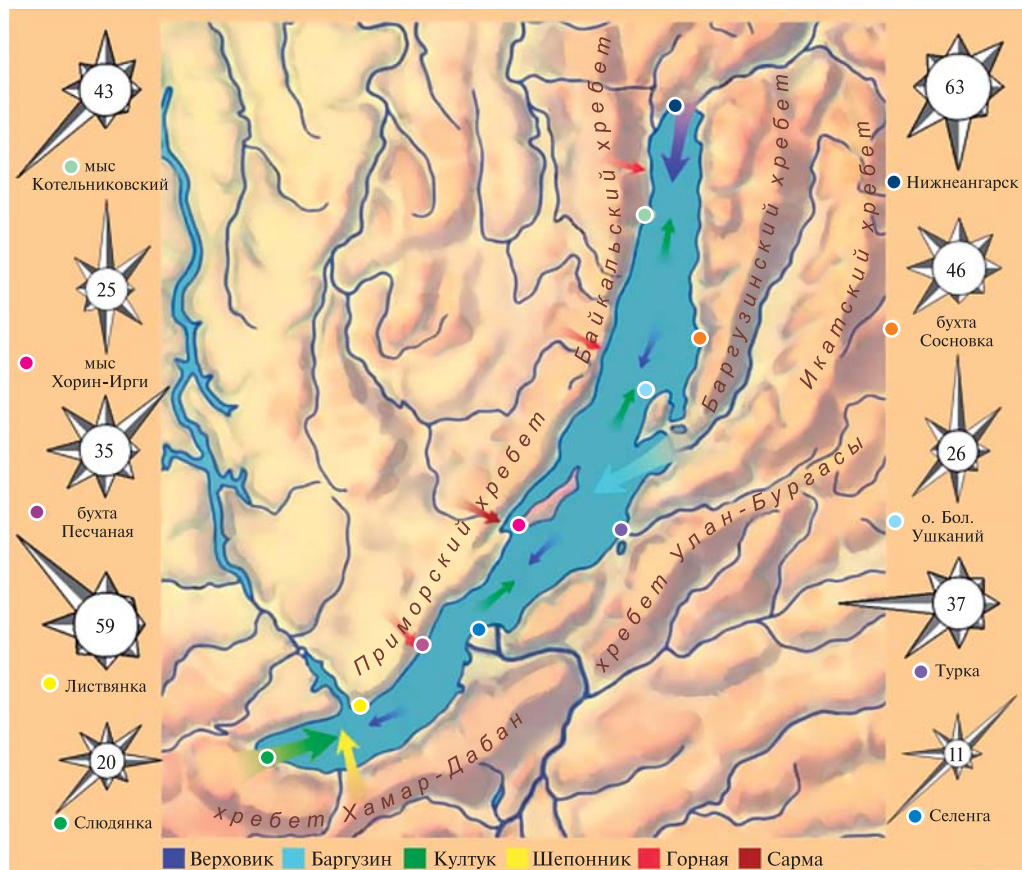


Рис. 9.29. Направление основных воздушных потоков и розы ветров для летнего сезона в десяти точках побережья Байкала (в центральном круге розы ветров — продолжительность штиля в процентах) (www.magicbaikal.ru).

вию порывов, верховик может создавать очень большие волны. Предвестником верховика служит ярко-красный горизонт перед восходом солнца.

Култук (низовик, низовка) — дует с нижней, южной оконечности Байкала, от залива Култук. Это юго-западный ветер, дует в направлении, противоположном верховику, но тоже вдоль котловины озера. При этом ветре возникают самые мощные штормы. Ветер может дуть сразу над всей котловиной озера, но не так долго, как верховик. Нередко култук налетает внезапно, и так же внезапно может уступить ветру противоположного направления — верховику. Предвестником култука служат мрачные тучи, собирающиеся в юго-западной части Байкала.

Баргузин (полуночник, баргузник) — ровный и сильный северо-восточный ветер, дует из Баргузинской долины поперек котловины озера и только в средней его части. По продолжительности и силе он уступает верховику и култуку. Баргузин обычно не дует больше суток, чаще всего начинается после восхода

солнца и стихает к закату. Скорость ветра редко превышает 20 м/с, но в Баргузинском заливе может достигать ураганной силы.

Горная — северо-западный, поперечный ветер. Холодный воздушный поток срывается со склонов Приморского и Байкальского хребтов: холодные арктические массы, подходя к Байкалу, скапливаются у этих горных массивов. Накопив критическую массу, холодный воздух переваливает через горы и, ускорясь, устремляется по крутым склонам к Байкалу. Этот ветер распространяет свое влияние только на западное побережье Байкала. Горная — самый свирепый и коварный из байкальских ветров: налетает внезапно, максимальная скорость горной может достигать 40–50 м/с.

Летом перед возникновением этого ветра часто бывает тихая безветренная погода и изнуряющая жара, над горными вершинами появляются облака. Как правило, возникает резкий перепад атмосферного давления.

Сарма — сильный шквалистый ветер (разновидность горной), вырывающийся из долины р. Сарма. Холодный арктический воздух с Приленской возвышенности, переваливаясь через Приморский хребет, попадает в суживающуюся к Байкалу долину р. Сарма. Скорость ветра может превышать 40 м/с и непрерывно дуть несколько суток. Ветер при этом бывает настолько силен, что валит деревья, переворачивает суда, срывает крыши с домов и сбрасывает домашний скот с берега в море. Сарма возникает осенью и зимой, охватывает Малое Море и западную часть Байкала, но иногда может ощущаться и на восточном берегу озера. Признаком надвигающейся сармы служат слоисто-кучевые облака с резко очерченными границами, собирающиеся над вершинами Приморского хребта вблизи Сарминского ущелья. Обычно от начала концентрации облаков до первого порыва сармы проходит 2–3 ч. Последним предупреждением является открытие «ворот» — появление просвета между вершинами гор и нижней кромкой туч. Иногда заметны клочья облаков, устремляющиеся вниз по горным склонам. Ветер налетает через 15–30 мин после этого.

Харахаиха — сильный шквалистый ветер (разновидность горной), дующий из долины р. Голоустная. Особенно часто дует осенью и зимой.

Бугульдейка — сильный поперечный ветер, вырывающийся из долины р. Бугульдейка, может непрерывно дуть несколько дней.

Ангара — разновидность горного ветра, дует из долины р. Ангары. Достигает большой силы, разгоняя мощные волны в мелководном истоке Ангары. Обычно дует ровно, без шквалов, принося на восточный берег сырую холодную погоду. Особенно часто случается осенью и зимой.

Селенга — холодный поперечный ветер юго-восточного направления, дующий из долины р. Селенги, может достигать западного берега и приводить к возникновению мертвой зыби в районе пос. Бугульдейка.

Покатуха — сильный кратковременный локальный шквал. Предвестником его может служить вытянутое облако или полоса тумана над водой. Через некоторое время облако начинает быстро перемещаться с мощным шква-

лом, переворачивая лодки, ломая деревья, сметая все на своем пути (<http://www.magicbaikal.ru/info/winds.htm>).

Дожди:

Очень сильный дождь (дождь со снегом, снег с дождем, мокрый снег) — количество осадков достигает 50 мм и более (в селеопасных горных районах — 30 мм и более) в течение 12 ч или менее.

Сильный ливень — количество выпадающих осадков может достигать 30 мм/ч. Опасность ливней заключается в том, что они создают благоприятные условия для возникновения других стихийных бедствий — наводнений, оползней, селей и обвалов [Природные опасности..., 2001, т. 5]. Ливни способны переносить огромное количество воды.

Факты истории

1899 г. 8 августа на о. Пуэрто-Рико, США, за 6 ч выпало 2 млрд т воды.

1911 г. В июле в Багио (Филиппинские острова) за сутки выпало 1168 мм осадков, а за 4 дня — 2233 мм (для примера, в Москве норма осадков составляет 500–700 мм/год).

1947 г. В штате Флорида (США) ливни обрушивали на землю 500 млн т воды каждый час, т.е. 12 млрд т воды в сутки.

1966 г. В Италии выпала за два дня полугодовая норма осадков. Река Арно затопила 750 населенных пунктов, толщина воды составила 6 м.

1970 г. Самый сильный ливень зарегистрирован в г. Барсте, Гваделупа, когда выпадало 38,1 мм/мин осадков.

Продолжительные сильные дожди — количество осадков может достигать 100 мм и более за 2 сут или менее.

Град — атмосферные осадки, состоящие из частичек льда размером от мелкой горошины до голубинового яйца. Крупным считается град, когда горошины достигают в диаметре 20 мм и более. Возникновение града связано с сильными восходящими потоками воздуха, которые приводят к замерзанию или намерзанию на твердые пылевые частицы капель воды в переохлажденном облаке. Град, как правило, выпадает в теплое время года при сильных грозах. Толщина выпавшего слоя может достигать 20–30 см. Град обычно наносит большой урон, главным образом сельскому хозяйству. Известны случаи, когда град приводил к гибели людей. В Ставропольском крае России отмечались градины весом более 2 кг, а при их выпадении были повреждены дома, автомобили и деревья.

Факты истории

1867 г. 28 марта в окрестностях Беллари, Индия, градины размером с кокос разбомбили весь сельский район, в одном из поселков было убито 2 чел., 2470 овец.

1977 г. 4 апреля интенсивный градопад заставил совершить самолет ДС-9 аварийную посадку на шоссе под Нью-Хоупом, штат Джорджия, погибло 68 чел.

1986 г. 14 апреля в Бангладеш градом были убиты 92 чел., а вес градин составлял около 1 кг.

1996 г. 27 марта в штате Манипур (Индия) выпал град, диаметр горошин которого достигал 26 см, его выпадение привело к гибели нескольких тысяч домашних птиц.

Наводнения — грозные стихийные явления, связанные с быстрым подъемом воды в реках, возникающие в результате комплекса причин и сопровождающиеся большим экономическим ущербом и человеческими жертвами (табл. 9.4). Среди наводнений различают:

— *заторные* — обусловлены скоплением льда во время ледохода, создающим стеснение русла на отдельных участках реки и вызывающим подъем уровня воды до опасных отметок. Усиливающие факторы: низкие температуры воздуха зимнего периода, течение реки с юга на север, сужение русла, острова, крутые берега, перекаты;

— *зажорные* — обусловлены скоплением масс шуги и донного льда в период осеннего ледохода и в начале ледостава, создающим стеснение русла и вызывающим подъем уровня воды;

— *дождевой паводок* — быстрый подъем уровня воды, возникающий нерегулярно от сильных дождей. Дождевые паводки наносят большой ущерб, так как распространяются на большую площадь;

— *низкая межень (маловодье)* — это явление приводит к нарушению транспортного потока на реках, снижению выработки электроэнергии;

— *половодье* — подъем уровня воды в реках, озерах, морях, вызываемый таянием снега, которое происходит одновременно на больших площадях. Усиливающими факторами являются: резкое повышение температуры воздуха, выпадение обильных осадков, заторы. Половодье обычно происходит несколькими волнами.

Таблица 9.4

Типы наводнений	
Наводнения	Основные черты
Низкие	Характерны для равнинных рек. При этом заливается водой не более 10 % земель, расположенных в низких местах
Высокие	Приводят к затоплению больших площадей в долинах рек, что связано с необходимостью частичной эвакуации населения и материальных ценностей. При таких наводнениях затопляется 15 % земель
Выдающиеся	Характеризуются охватом целых речных бассейнов, нанесением большого материального и морального ущерба, нарушением хозяйственной деятельности в городах и сельских районах, необходимостью проведения массовых эвакуаций из зоны затопления. Затопляется до 70 % сельскохозяйственных угодий
Катастрофические	Характеризуются затоплением обширных территорий в пределах одной или нескольких речных систем, временным прекращением производственно-хозяйственной деятельности, изменением жизненного уклада населения, огромными материальными убытками и человеческими жертвами. Затопляется более 70 % сельскохозяйственных земель, города, населенные пункты, промышленные предприятия, дороги, коммуникации

Примечание. Водная оболочка Земли (гидросфера) занимает 71 % ее поверхности. Основная масса воды содержится в морях и океанах — 94 %. Запас воды в реках составляет ~1200 км³.

Большая часть Европы, Азии и Северной Америки подвержена действию наводнений, возникающих при таянии снега и ледников. Это типичные сезонные половодья, повторяющиеся в определенные месяцы. Причинами наводнения являются также ветровые нагоны воды в устье реки и на морское побережье, загромождение русла реки льдом или бревнами при сплаве леса, цунами, прорыв гидротехнических сооружений, оползни и обвалы в долинах водотоков, внезапный выход на поверхность обильных грунтовых вод. В зависимости от нанесенного материального ущерба и площади затопления наводнения делят на низкие, высокие, выдающиеся, катастрофические.

Факты истории

С древнейших времен наводнения являются для человека самым страшным стихийным бедствием. В религиях мира многих народов они выступают как «кара Господня». Достаточно вспомнить библейский «Всемирный потоп». Весьма вероятно, что описанные события в шумерской и вавилонской литературе и в Библии реально имели место.

Абсолютный рекорд по величине последствий наводнений принадлежит рекам Хуанхэ и Янцзы. Катастрофические наводнения на р. Хуанхэ зарегистрированы ле-



Рис. 9.30. Наводнение на р. Лена, 2001 г.
(<http://soratnikionline.ru/Blog/ViewPost.aspx?PostID=42972#firstComment>).

тописными источниками в 1642, 1782, 1791 гг. В 1887 г. вода в реке поднялась на 3 м и затопила 3 тыс. селений, пострадали около 4 млн чел. Конечно, нужно брать во внимание особую заселенность данной территории. В 1950 г. от разлива этой реки погибли 500 тыс. чел.

В 1931 г. разлилась р. Янцзы. Под водой оказались 16 китайских провинций, погибли около 1 млн чел, пострадали более 40 млн.

Самое крупное катастрофическое наводнение в Китае произошло в июне–июле 1959 г., тогда разлив рек на северо-востоке привел к гибели 2 млн чел.

30 апреля 1991 г. тропический тайфун стал причиной сильнейшего наводнения в Бангладеш, унесшего жизни почти полумиллиона человек.

В Восточной Сибири довольно часто происходят паводковые наводнения на р. Лене. Одно из крупнейших — в 2001 г. — лишило крова 25 тыс. чел. (рис. 9.30). В 1989 г. в Хабаровском и Приморском краях прошли сильные ливневые дожди. Уровень воды в реках поднялся на 8 м. Было затоплено более 140 населенных пунктов.

До строительства Иркутской ГЭС на р. Ангаре происходили зимние наводнения при ледоставе, чаще всего в декабре — январе. Вода заливала нижнюю набережную и центральную часть г. Иркутска. Одно из таких наводнений произошло в 1786 г. Вот как описано это событие иркутским летописцем П.И. Пежемским: «Января 5, река Ангара покрылась льдом, от которого произошло страшное наводнение: вода затопила всю набережную Троицкого прихода, вливаясь в дома, текла по улицам и доходила до каменного дома Резанцева, что ныне купца Зубова. Такого наводнения в Иркутске еще не бывало».

Сильная жара — сохранение максимальной температуры воздуха +30 °С и выше в течение 5 сут и более. Чрезвычайно большую опасность представляют высокие температуры воздуха для лесного хозяйства, так как увеличивается вероятность возникновения лесных пожаров.

Засуха атмосферная — связана с нарушением атмосферной циркуляции. В вегетационный период отсутствие эффективных осадков (более 5 мм/сут) за период не менее 20 дней подряд при максимальной температуре воздуха выше +25 °С. Засуха приводит к гибели скота, растительности, а значит, и к голоду среди населения. Основные виды засухи: постоянная — характерна для пустынь; сезонная — для климатических зон с явно выраженными сухими и дождливыми сезонами; непредсказуемая — наступает при неожиданном уменьшении осадков; невидимая — является пограничным состоянием, когда высокие температуры усиливают испарение и транспирацию, так что даже регулярные дожди не в состоянии увлажнить почву.

Засуха почвенная — в вегетационный период года за период не менее 30 дней подряд запасы продуктивной влаги в слое почвы 0–20 см составляют не более 10 мм или за период не менее 20 дней, если в начале периода засухи запасы продуктивной влаги в слое почвы 0–100 см были менее 50 мм.

Иногда считают, что примерно 15 % от общего урона, наносимого стихийными бедствиями, приносит засуха. Засуха — это не только гибель растительности, падеж скота, а значит и голод, но зачастую еще и гибель людей. Так, от теплового удара, полученного при повышенной температуре воздуха и пони-

женной влажности, ежегодно погибают 180–200 чел. Засуха может быть косвенной причиной возникновения других стихийных бедствий.

В настоящее время еще не найдены достаточно эффективные способы воздействия на разрушительную силу засухи. Имеющиеся средства позволяют лишь зафиксировать возникновение атмосферного явления, которое ее провоцирует, спрогнозировать возможное направление, время подхода к определенным районам, оценить мощность и предполагаемые последствия. В данном случае действия носят предупредительный или ликвидационный характер.

К устойчиво сухим и засушливым районам относятся 40 % площади континентов, здесь проживает $\frac{1}{3}$ населения. Тяжелые засухи встречаются в мире почти ежегодно. Засухи значительно усиливают процесс опустынивания. От наступления пустынь страдает около 100 стран и 12 % населения Земли. Опустыниванию подвергаются в среднем 5–7 млн га земли в год.

Суховей — сохранение в течение трех дней подряд и более относительной влажности не более 30 % при скорости ветра более 7 м/с и температуре выше 25 °С.

Факты истории

1988 г. В августе после продолжительной засухи в некоторых государствах Африканского континента прошли сильные ливневые дожди, что привело к бурным паводкам на реках. Погибли около 2 тыс. чел., миллионы людей остались без крова, были уничтожены сельхозугодья на больших площадях.

1995 г. Летом на Северный Китай обрушилась засуха, уничтожившая около 3 млн га посевов.

Пожары — обычно ассоциируют с засухами. Пожарами называют неконтролируемое горение вне специального очага, сопровождающееся уничтожением ценностей и представляющее собой опасность для жизни людей (табл. 9.5). Принято выделять следующие основные составляющие пожара:

- зона пожара — пространство, в котором происходит пожар;
- зона горения — пространство, в котором протекает процесс горения — физико-химический процесс с выделением тепла, света, дыма. Для возникновения горения необходимо наличие трех факторов: горючего материала, окислителя, источника зажигания;
- зона задымления — пространство, примыкающее к зоне горения, заполненное дымом.

Причиной возникновения пожара могут быть как естественные факторы — разряд молнии, самовозгорание, трение, падение космического тела, так и случаи нарушения человеком требований пожарной безопасности (около 80 % возгораний). Ущерб от природных пожаров велик: уничтожение громадных лесных массивов, гибель животного и растительного мира, загрязнение атмосферы, нарушение теплового баланса, эрозия почвы. Так, на острове Калимантан в 1997–1998 гг. выгорело более половины всех лесов, которые занимали площадь 10 тыс. га, в результате погибли чуть ли не все редчайшие малайские медведи и орангутанги. Ежегодно в мире регистрируется около 200 тыс. по-

Таблица 9.5

Виды пожаров	
Пожары	Основные черты
Низовые	Горят нижние части деревьев, трава, подлесок, валежник. Скорость распространения 2,5–3,0 м/мин. Высота пламени от 5 до 1,5 м
Верховые	Горение и быстрое продвижение огня по кронам деревьев при сильном ветре. Скорость достигает 400–500 м/мин
Торфяные	Возникают в местах нахождения торфяных полей и месторождений торфа. При возгорании происходит быстрое распространение огня по поверхности поля, при сильном ветре частицы торфа переносятся на значительные расстояния и образуют новые очаги. При проникновении огня в глубь торфяного массива происходит возгорание нижних слоев. Скорость распространения — несколько метров в сутки. Прорвавшееся наружу пламя является причиной возникновения наземных пожаров в населенных пунктах, лесных массивах. Особенностью торфяных пожаров является выделение большого количества дыма
Степные	Возникают вследствие возгорания сухой травы или зрелых посевов сельскохозяйственных культур. Распространяются со скоростью до 120 км/час
Камышовые	Возникают от возгорания сухого камыша и наводной растительности. Характерная особенность — высокая плотность огня, большое количество дыма
В угольных пластах	Возникают в случае поджога выходящих на поверхность угольных пластов в результате лесных и степных пожаров или хозяйственной деятельности человека, характеризуются большим количеством дыма и длительностью горения

жаров, в которых выгорает 40 млн га леса, что составляет 0,1 % всех лесных запасов планеты. На территории Восточной Сибири в настоящее время почти каждый год в весенне-летний период регистрируется до нескольких десятков пожаров, которые нередко происходят в природных заповедниках и парках (рис. 9.31).

Очень сильный снегопад — количество осадков ≥ 20 мм/12 ч. При сильных снегопадах отмечаются остановки поездов, полностью прекращается движение авиа- и автотранспорта, происходят обрывы и провисания проводов на линиях электропередачи и связи. Сильные снегопады могут приводить к массовому уничтожению ветвей и стволов деревьев.

Сильная метель — снегопад при средней скорости ветра 15 м/с (на оз. Байкал — 20 м/с), при видимости 500 м или менее. Сила метели зависит от скорости ветра, интенсивности снегопада, температуры и влажности воздуха, характера поверхности снега, формы и размеров частиц снега. В зависимости от того, какой снег переносится ветром, различают несколько видов метели. Верховая — снежинки движутся вместе с потоком воздуха, не касаясь земной поверхности. Низовая — сильный ветер разрушает снежную поверхность и вовлекает в движение ранее отложенный снег, возникает поземок. Затем сила ветра растет, насыщается снегом 1,5–2-метровый приземный слой. При низовой метели переносится до 300 г снега за секунду через 1 м фронта снеговетрового потока. В умеренных широтах происходят общие метели, когда одновременно переносится снег, выпадающий из облаков и поднимаемый с по-



Рис. 9.31. Природные пожары в Иркутской области, 2010 г. (сайт ИСЗФ СО РАН).

верхности. Общая метель обычно наблюдается при прохождении циклона, низовая — антициклона.

Во время метели формируются сугробы, снежные заносы, которые являются серьезными препятствиями на дорогах, карьерах, в аэропортах, поселках. Для борьбы с ними вдоль дорог ставят снегозащитные заборы, роют траншеи, высаживают деревья и кустарники. Переносные решетчатые щиты на железных дорогах России применяют с 1863 г. Сильные метели стараются учитывать при проектировании поселков и городов, но до конца эта проблема не решена. Нередко со стороны господствующих ветров строят ряд многоэтажных зданий как щит для жилого массива от метелей. Но с подветренной стороны вырастают огромные сугробы, достигающие четвертого этажа. При свободной застройке в одних местах растут высокие сугробы, а в других — создается постоянный поток холодного воздуха, который выметает снег и приводит к нетерпимому микроклимату на таком участке.

Снежная буря — сильный ветер, перемещающий по воздуху огромные массы снега. Как правило, снежные бури сопровождаются обильными снегопадами, метелями, заносами и обледенением различных поверхностей. Их продолжительность составляет от нескольких часов до нескольких суток. При этом явле-

нии нарушается электроснабжение, парализуется работа транспорта, образуются гигантские автомобильные пробки.

Факты истории

1960 г. Снежная буря, обрушившаяся на США, привела к гибели 237 чел.

1990 г. В России жертвой снежной бури стали г. Воркута и окрестные населенные пункты, скорость ветра здесь достигала 115,2 км/час, температура воздуха упала до -21°C .

Сильный мороз — сохранение в течение 5 сут и более минимальной температуры воздуха.

Сильное гололедно-изморозевое отложение на проводах — диаметр отложения на проводах — 20 мм и более для гололеда, 35 мм и более для сложного отложения или налипания мокрого снега, 50 мм и более для зернистой и кристаллической изморози.

К типу гололеда относится явление обледенения причалов, морских платформ, судов вследствие намерзания брызг воды во время шторма.

Обледенение особенно опасно для небольших судов, палуба и надстройки которых невысоко подняты над водой. Ледяная нагрузка критической величины может быть набрана таким судном за несколько часов. Ежегодно в мире от обледенения выходит из строя около 10 рыболовных судов. Набрызговые наледы на берегах Охотского и Японского морей достигают толщины 3–4 м. Внезапное замерзание мелководных заливов и обледенение судов иногда происходит и на Байкале в конце навигации (декабрь).

Не менее опасно обледенение самолетов, попадающих в переохлажденные облака или зону переохлажденного дождя при температурах от 0 до -10°C . Обледенение может вызвать не только снижение скорости воздушного судна, но и потерю подъемной силы.

Заморозки — понижение температуры воздуха или поверхности почвы до значений ниже 0 на фоне положительных средних суточных температур в период активной вегетации.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие опасные природные процессы характерны для Прибайкалья?
2. В результате чего возникает землетрясение?
3. Что такое гипоцентр и сейсмодислокация землетрясения?
4. По какой шкале оценивается энергия землетрясения?
5. Что такое интенсивность землетрясения, по какой шкале она оценивается?
6. Что такое оползни? Назовите причины их возникновения.
7. Что такое сели? Назовите причины их возникновения.
8. При каких условиях формируются лавины?
9. Чем обусловлено образование термокарста?
10. Что такое солифлюкция?
11. Какие условия способствуют образованию курумов?

12. Как образуются наледи?
13. Как образуются многолетние бугры пучения?
14. По какой шкале оценивается сила ветра?
15. Какие типы ветров возникают на Байкале?
16. Какие природные явления могут стать причиной наводнения?
17. Чем опасны гололедно-изморозевые процессы?
18. Какие бывают виды пожаров?

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Астеносфера (от греч. *asthenes* — слабый и *sphera*) — слой пониженной твердости, прочности и вязкости в верхней мантии Земли. Расположен на глубинах около 100 км под континентами и около 50 км под дном океана; нижняя граница его находится на глубинах 250–350 км. Не исключена прерывистость слоя. Сейсмическими исследованиями установлено, что в пределах астеносферы скорость распространения поперечных и, возможно, продольных сейсмических волн несколько ниже, чем в покрывающих и подстилающих слоях верхней мантии. Вязкость вещества астеносферы 10^{19} – 10^{23} пз, ниже и выше границ астеносферы она не менее 10^{23} пз. Предполагается, что в пределах астеносферы, в связи с низким пределом текучести, происходит медленное перетекание масс в горизонтальном направлении под влиянием неравномерной нагрузки со стороны земной коры. В пределах астеносферы лежат обычно очаги питания вулканов и осуществляется перемещение подкорковых масс, сопровождающих основные тектонические процессы. Термин «астеносфера» введен в 1914 г. американским геологом Дж. Барреллом.

Водоупор — относительно водонепроницаемый слой горной породы, ограничивающий снизу или сверху водоносный пласт.

Гляциология — наука о природных системах, свойства и динамика которых определяется льдом. Объектами изучения гляциологии являются: природные льды на поверхности Земли, в атмосфере, гидросфере, литосфере; режим и динамика их развития; взаимодействие с окружающей средой; роль льда в эволюции Земли.

Морéна — геологическое тело, сложенное ледниковыми отложениями. Представляет собой несортированную смесь обломочного материала самого разного размера — от гигантских глыб, имеющих поперечник до нескольких сотен метров, до глинистого материала, образующегося в результате перетирания обломков ледником при его движении.

Нивация — рельефообразующий экзогенный процесс; разрушительное воздействие снежного покрова на подстилающие горные породы посредством усиленного морозного выветривания в условиях попеременного замерзания и оттаивания. Нивация способствует образованию склоновых ниш и каров.

Рифт — крупная линейная впадина в земной коре, образующаяся в месте разрыва коры в результате ее растяжения или продольного движения. В океанах рифты развиты в так называемых зонах спрединга — центральных частях срединно-океанических хребтов, где происходит образование новой океанической коры. В центральной части этих рифтов периодически образуются разломы, через которые на дно океана поступает базальтовый расплав. На континентах ныне активной является система Восточно-Африканских рифтов, где при активном вулканизме происходит раздвижение и утончение континентальной коры и в некоторых местах уже формируется океаническая кора. Развитие этой зоны может привести к образованию нового океа-

на. Такие рифты образуются в результате поднятия к поверхности больших участков горячей мантии — плюмов, приподнимающих и растягивающих кору. Для активных рифтов характерен интенсивный вулканизм. Те рифты, которые заканчивают развитие, так и не превратившись в океан, постепенно заполняются осадочными породами и геологически проявляются как крупные линейные депрессии, заполненные осадками очень большой мощности по сравнению с нормальным осадочным чехлом. Примером рифта со сложным строением и историей является Байкальская рифтовая система. До сих пор нет единого мнения о ее происхождении. Сейчас в этом районе отсутствует вулканизм и есть только активные тектонические движения и землетрясения. Однако относительно недавно в близлежащих мелких рифтовых впадинах действовали активные вулканы, а в Монголии четвертичный вулканизм был развит очень широко.

Термоабразия — сочетание процессов теплового и механического разрушения берегов водоемов при воздействии волноприбойя на участках побережья, сложенных мерзлыми горными породами, содержащими большое количество подземных ледяных тел. Другими факторами, определяющими интенсивность Т., являются температура воды и энергия волноприбойных процессов — основные условия размыва и выноса рыхлого материала, слагающего береговые уступы.

Термоденудация — комплекс криогенных процессов разрушения пород и сноса продуктов этого разрушения в пониженные участки. В термоденудации участвуют криогенное выветривание, нивация, криогенные склоновые процессы, термоэрозия, термоабразия, термокарст.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Воробьева Г.А.** Почва как летопись природных событий Прибайкалья: (Проблемы эволюции и классификации почв). — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2010. — 205 с.
- Гроссвальд М.Г.** Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. — М., 1999. — 142 с.
- Задонина Н.В., Дмитриев А.Г., Масальский О.К., Самовольнов И.Н., Медус А.И.** Современная геодинамика и гелиогеодинамика. Пособие по обеспечению личной безопасности при чрезвычайных ситуациях природного происхождения. — Иркутск: Изд-во Иркут. техн. ун-та, 2005. — Кн. 5. — 102 с.
- Задонина Н.В., Леви К.Г.** Хронология природных и социальных феноменов в Сибири и Монголии. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2008. — 759 с.
- Задонина Н.В., Леви К.Г.** Хронология природных и социальных феноменов в истории мировой цивилизации. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2009. — 863 с.
- Золотарев Г.С.** Современные задачи инженерно-геологического изучения процессов и кор выветривания // Вопросы инженерно-геологического изучения процессов и кор выветривания. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. — С. 4–25.
- Золотарев Г.С.** Инженерная геодинамика. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 328 с.
- Карта** эпицентров землетрясений Восточной Сибири, произошедших за период 1950–2005 гг. / сост. В.В. Ружич, Н.А. Гилева; ред. К.Г. Леви, О.К. Масальский. — Иркутск: ИЗК СО РАН, 2005.
- Королев В.А.** Мониторинг геологической среды / под ред. В.Т. Трофимова. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. — 272 с.
- Кукал З.** Природные катастрофы. — М.: Знание, 1985. — 240 с.
- Лапердин В.К., Качура Р.А.** Геодинамика опасных процессов в зонах природно-техногенных комплексов Восточной Сибири / Институт земной коры СО РАН. — Иркутск, 2010. — 312 с.

- Леви К.Г., Бержинская Л.П., Бержинский Ю.А. и др.** Култукское землетрясение // Природа. — 2009. — № 7. — С. 56–63.
- Мазур И.И., Иванов О.П.** Опасные природные процессы. — М.: Экономика, 2004. — 702 с.
- ОСР-97.** Комплект карт общего сейсмического районирования территории Российской Федерации / под ред. В.Н. Страхова, В.И. Уломова. — М.: ИФЗ РАН, 1999. — 57 с.
- Осадчий С.С.** Региональный геоморфологический уровень в системе Муйских впадин // Геоморфология. — 1981. — № 2. — С. 84–90.
- Природные опасности России** / под ред. В.И. Осипова, С.К. Шойгу. — М.: КРУК, 2000–2003. — Т. 2: Сейсмические опасности. — 2000. — 296 с.; Т. 3: Экзогенные геологические опасности. — 2003. — 348 с.; Т. 4: Геокриологические опасности. — 2000. — 316 с.; Т. 5: Гидрометеорологические опасности. — 2001. — 296 с.
- Рудой А.Н.** Гигантская рябь течения. — Томск: Изд-во Томск. пед. ун-та, 2005. — 224 с.
- Сейсмическое** районирование Восточной Сибири и его геолого-геофизические основы / отв. ред. В.П. Солоненко. — Новосибирск: Наука, 1977. — 301 с.
- Современная** геодинамика и гелиогеодинамика. 500-летняя хронология аномальных явлений в природе и социуме Сибири и Монголии: учеб. пособие для вузов / К.Г. Леви и др. — Иркутск: Изд-во Иркут. техн. ун-та, 2003. — Кн. 2. — 384 с.
- Современная** геодинамика и гелиогеодинамика. Природные катастрофы и организация превентивных мероприятий при чрезвычайных ситуациях / Н.В. Задонина, В.А. Саньков, К.Г. Леви. — Иркутск: Изд-во Иркут. техн. ун-та, 2004. — Кн. 4. — 86 с.
- Солоненко В.П.** Очерки по инженерной геологии Восточной Сибири. — Иркутск, 1960. — 88 с.
- Экзогенные** процессы в геологической среде. Оценка природных опасностей / Институт земной коры СО РАН; Силезский университет, Факультет наук о Земле. — Иркутск; Сосновец, 2008. — 107 с.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вот и подошло к концу наше знакомство с замечательным озером Байкал. Мы узнали, как развивались научные исследования и хозяйственное освоение этого водоема, познакомились с его уникальными обитателями и оригинальными сообществами. Мы постарались рассказать о том, что на примере Байкала, как миниатюрной модели океана, можно решать многочисленные фундаментально-научные, образовательные и чисто практические проблемы.

Мы надеемся, что книга убедила читателей: уникальный облик Байкала, его красота и величие во многом зависят от наших усилий. Сейчас крайне важно сохранить неповторимое своеобразие байкальских побережий, не превратить их в некое подобие Черноморского побережья или Ривьеры. Разумеется, необходимо развивать (причем в значительной степени) туристическое освоение Байкала, однако делать это нужно с осторожностью. Приоритет мы отдаем экологическим видам туризма, щадящим уникальные ландшафты и в то же время позволяющим людям узнать много нового и интересного.

Нужно сделать все для сохранения сложившейся системы охраняемых природных территорий: заповедников и национальных парков. Многочисленные источники термальных и минеральных вод, окружающие озеро, при их разумном использовании могут внести значительный вклад в оздоровление людей.

Необходимо разумно развивать рыбное хозяйство, использовать рыбные ресурсы озера. Современные научные методики позволяют предсказывать циклические колебания численности гидробионтов, в том числе популяций промысловых видов рыб, и заблаговременно прогнозировать ожидаемые уловы.

Разумеется, необходимо предпринять все меры для защиты байкальских вод и лесов от промышленных загрязнений. Мы всегда будем помнить профессора ИГУ М.М. Кожова, академика РАН Г.И. Галазия, постоянно доказывавших всему мировому сообществу пагубность промышленных загрязнений байкальских вод, их роль как крупнейшего ресурса питьевой воды высокого качества. Материалы, представленные в книге, показывают огромную ценность лесов вокруг Байкала, необходимость строжайшей защиты их от пожаров и вредителей, демонстрируют наличие огромного количества рефугиальных экосистем и других памятников природы в ближайшем окружении Байкала.

Науке предстоит решить множество задач. Станет ли в отдаленном будущем Байкал новым океаном? Какими путями идет эволюция его эндемичной фауны и флоры? Какие уникальные сообщества ожидают на байкальском дне исследователей? Существование Байкала немислимо без его кропотливого изучения, которое доставляет громадную творческую радость. Наконец, Байкал — идеальный объект для налаживания современной системы экологического мониторинга, слежения за всеми происходящими в нем процессами — и физико-химическими, и геологическими, и биологическими.

Учебное издание

БАЙКАЛОВЕДЕНИЕ
УЧЕБНИК ДЛЯ СТУДЕНТОВ
ЕСТЕСТВЕННО-НАУЧНЫХ СПЕЦИАЛЬНОСТЕЙ УНИВЕРСИТЕТОВ
КНИГА 2

Редакторы *Н.С. Астанина, Т.А. Никитина*

Художественный редактор *Л.В. Матвеева*

Художник *Н.А. Горбунова*

Технический редактор *Н.М. Остроумова*

Корректоры *И.Л. Малышева, Л.А. Анкушева*

Оператор электронной верстки *Р.Г. Усова*

Сдано в набор 00.00.12. Подписано в печать 00.00.12. Бумага ВХИ. Формат 70×100 1/16. Офсетная печать.

Гарнитура Times ET. Усл. печ. л. 00,0. Уч.-изд. л. 00,0. Тираж 000 экз. Заказ № 000.

Сибирская издательская фирма «Наука» АИЦ «Наука» РАН. 630007, Новосибирск, ул. Коммунистическая, 1.
ООО «Деал». 630033, Новосибирск, ул. Брюллова, 6а.

ISBN 978-5-02-019100-6

