

УДК 576.895(70-16)

**ФАУНА ПАРАЗИТОВ РЫБ ОНЕЖСКОГО И ЛАДОЖСКОГО ОЗЕР
(ЧЕРТЫ СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ)**

© Е. А. Румянцев

Проведено сравнение фауны паразитов рыб двух самых крупных озер Европы — Онежского и Ладожского. Показаны некоторые черты сходства и различия между ними. Отсутствие морских реликтов в первом из них свидетельствует о том, что этот водоем, по сравнению со вторым, не испытал сильного влияния трансгрессии моря и не имел обширных связей с ним.

Онежское и Ладожское озера — самые крупные внутренние водоемы Европы. Их гидробиологическая характеристика известна (Герд, 1965; Китаев, 1984, и др.). Фауны паразитов рыб этих озер в настоящее время достаточно изучены (Румянцев, 1996), что и позволяет провести их сравнение. Как известно, котловины Онежского и Ладожского озер имеют тектоническое происхождение и преобразованы воздействием четвертичных ледников. Озера образовались на окраине Балтийского кристаллического щита и относятся к одному географическому типу — Ладожско-Лаврентьевскому. На берегах и в самих котловинах многочисленны ледниковые формы рельефа — шхеры, моренные гряды, фьорды. Озера хорошо проточные, входят в состав крупной озерно-речной системы реки Невы.

По биологической классификации Онежское и Ладожское озера относятся к олиготрофному типу и наряду с еще немногими внутренними водоемами Фенноскандии (Веттерн, Венерн) образуют класс гаммаракантовых озер (Герд, 1965). Помимо общности происхождения и типологии, Онежское и Ладожское озера занимают одинаковое географическое положение, находясь на стыке двух зоогеографических подобластей Голарктики — Циркумполярной и Средиземноморской, вблизи водоразделов речных бассейнов трех морей — Каспийского, Балтийского и Белого. Наконец, эти озера-гиганты, по справедливому замечанию Герда (1965), представляют собой как бы отдельные биолимнологические районы, состоящие из многих и различных озер. Однако при всем этом озера сохраняют свой типологический статус.

Эти основополагающие обстоятельства, перечисленные выше, обусловили все основные черты исключительного сходства фаун Онежского и Ладожского озер. Они сложились в послеледниковую эпоху за счет иммигрантов из смежных регионов и имеют весьма гетерогенный характер. Озера объединяет то, что в них обитают такие виды рыб, как озерный лосось (*Salmo salar*), паляя (*Salvelinus alpinus lepechini*), форель (*Salmo trutta*), хариус (*Thymallus thymallus*), четырехрогая рогатка (*Moxococephalus quadricornis*), глубоководная форма сига (*Coregonus lavaretus widegreni*), крупная быстрорастущая форма ряпушки — килец (*C. albula kiletz*) и рипус (*C. albula ladogensis*). Широкое распространение в озерах получили реликтовые ракообразные — понтопорея (*Pontoporeia affinis*), мизиды (*Mysis oculata relicta*), панцирный бокоплав (*Gammaracanthus lacustris*). Своё название озера получили именно по наличию последнего из них.

Фауна паразитов рыб Онежского и Ладожского озер обнаруживает очень большое сходство и в том, что она имеет максимальное видовое разнообразие, не характерное для других внутренних водоемов Европы. Число обнаруженных видов превышает 300. Учитывая, что процесс инвентаризации фауны паразитов все еще не завершен, можно ожидать некоторого увеличения их числа. Так, в самые последние годы нами было описано четыре новых вида паразитов рыб — миксоспоридий и моногеней (*Muxobolus ladogensis*, *Leptotheca shulmani*, *Gyrodactylus osmeri*, *G. onegensis*).

Основу фауны паразитов рыб Онежского и Ладожского озер составляют три хорошо развитых фаунистических комплекса — бореальный предгорный (более 20 видов), арктический пресноводный (более 40) и бореальный равнинный, на долю которых приходится подавляющее число видов (90 %). Последний из них включает в себя три экологические группы — палеарктическую (более 100 видов), понто-каспийскую (более 35) и амфибореальную (6). Разнообразие и гетерогенный характер фауны этих озер усиливается за счет присутствия ряда видов паразитов из солоноватоводной группы, а также немногих видов, представляющих атлантический фаунистический комплекс (*Muxidium giardi*, *Proteocephalus macrocephalus*, *Bothryocephalus claviceps*, *Ergasilus gibbus*) и индийский равнинный (*Silurodiscoides siluri*, *S. vistulensis*, *Silurotaenia siluri*). К лососевым рыбам приурочено 35 видов паразитов. Среди них выделяются *Muxidium salvelini*, *Gyrodactylus* sp. (*Salvelinus*), *Tetraonchus borealis*, *Salmincola salmoneus*, *S. thymalli*, *S. edwardsii*. Подробная характеристика фауны паразитов рыб этих озер дана Румянцевым (1996).

Хотя Ладожское озеро в большей степени, чем Онежское, подверглось загрязнению и эвтрофикации в литоральной зоне, в целом оно сохраняет свой олиготрофный статус. По имеющимся данным (Lavrentieva e. a., 1999), за последние несколько десятилетий видовой состав планктона, бентоса и рыб в Ладожском озере не изменился. Биоразнообразие паразитов рыб также сохранилось в полной мере. Сведения некоторых авторов (Богданова, 1999) о сокращении видового состава паразитов рыб в Ладожском озере за последние 50 лет не подтверждаются нами.

Формирование фауны паразитов рыб Онежского и Ладожского озер в послеледниковую эпоху происходило сходным образом. Основное насыщение их гидробионтами протекало за счет иммигрантов с юга, через бассейн Волги и существующую систему приледникового стока. Это касается не только представителей сравнительно теплолюбивой фауны, но и многих ледовитоморских и других видов. Более подробно этот вопрос нами будет рассмотрен в специальной работе. Так, в суббореальное время уровень Онежского озера оказывался временами выше современного, и верховья рек, впадающих с юга в Онежское и Ладожское озера, с одной стороны, и рек, впадающих в Белое озеро и Рыбинское водохранилище — с другой, могли входить в тесное соприкосновение друг с другом и перекрываться водами. Они и сейчас находятся близко друг к другу и не имеют выраженных водоразделов. Это обстоятельство благоприятно сказывалось на проникновении рыб и паразитов в эти озера из сопредельных регионов. Таким путем проникли в озера многие виды рыб, представляющие, в частности, понто-каспийский фаунистический комплекс (чехонь, густера, синец, судак). Вместе с ними произошло расселение на север многих специфических видов паразитов — *Muxobolus ladogensis*, *Dactylogyrus simplicimalleata*, *D. chraniilovi*, *Phyllodistomum angulatum* и др. Однако среди иммигрантов были и представители холодноводных комплексов. Мы не знаем, в какой последовательности происходило заселение озер, но, скорее всего, они были в числе первых вселенцев.

Общность типологии Онежского и Ладожского озер и большое сходство их фауны вовсе не означает их идентичности. В фаунах имеются и весьма существенные различия. В первую очередь, Ладожское озеро по сравнению с Онежским имеет большее разнообразие фауны. В первом из них обитает 53 вида (с разновидностями) рыб, тогда как во втором — 47 (Озера Карелии..., 1959). Видовое разнообразие паразитов рыб в Ладожском озере также оказывается более богатым (см. таблицу).

Самое главное отличие состоит в том, что в Ладожском озере сохраняются некоторые морские реликты, такие как морской таракан (*Mesidothea entomon vatterensis*),

Некоторые черты различий фауны паразитов рыб Онежского и Ладожского озер
Some differences of parasite fauna in fishes of the Onega and Ladoga lakes

Паразит	Онежское	Ладожское	Паразит	Онежское	Ладожское
Гляциальные реликты			Морские виды		
<i>Leptotheca schulmani</i> *	+		<i>Brachyphallus crenatus</i>		+
<i>Gyrodactylus</i> sp. (<i>alvelinus</i>)*	+		<i>Echinorhynchus gadi</i>		+
<i>Acanthobdella peledina</i>	+		<i>Thynnascaris adunca</i>		+
			<i>Cucullanus cirratus</i>		+
Морские реликты			Недавние иммигранты		
<i>Corynosoma semerme</i>		+	<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>		+
<i>C. strumosum</i>		+	<i>Neoergasilus japonicus</i>		+
			<i>Anauillicola</i> sp.		+

Примечание. Виды, помеченные звездочкой, включены предположительно.

нерпа (*Phoca hispida ladogensis*). Из паразитов ладожских рыб к морским реликтам относятся скребни *Corynosoma semerme* и *C. strumosum*, которых нет в Онежском озере.

В Ладожское озеро периодически проникают морские паразиты вместе с проходными рыбами — обыкновенным лососем (*Salmo salar*) и балтийским осетром (*Acipenser sturio*). Это трематода *Brachyphallus crenatus*, скребень *Echinorhynchus gadi* и нематода *Thynnascaris adunca*. Некоторые представители фауны явно тяготеют к Черноморскому и Рейнскому округам и проникли в Ладожское озеро через Балтийскую провинцию. Это сырть (*Vimba vimba*), линь (*Tinca tinca*), жерех (*Aspius aspius*) и их специфичные паразиты — *Dactylogyrus tincae*, *D. haplogonus*, *Gyrodactylus vimbi*, *Asymphylogora tincae* и др. В то же время следует отметить, что находки скребня *Pomphorhynchus laevis*, сделанные Яскелайненом (Jaaskelainen, 1921), в нашем материале не находят подтверждения. Его не отмечали также Барышева и Бауер (1957). Скорее всего, этот вид был ошибочно указан для Ладожского озера.

Ладожское озеро за последние несколько десятилетий испытывает сильное антропогенное воздействие. Имеются в виду процессы загрязнения и эвтрофикации, протекающие в литоральной зоне, а также завоз ряда гидробионтов в связи с проведением рыбоводных работ в бассейне этого водоема. Из паразитов — недавних иммигрантов можно отметить рачка *Neoergasilus japonicus* и нематоду *Anguillicola* sp., единичные находки которых имели место. Ранее они указывались в основном для рыб бассейнов Тихого океана. Сходным образом, очевидно, проник и скребень *Paracanthocephalus tenuirostris*. Из рыб в Ладожском озере оказались такие виды, как чукучан (*Catostomus catostomus*), сибирский осетр (*Acipenser baeri*), чир (*Coregonus nasus*), пелядь (*C. peled*) и другие, которые, по сведениям Кудерского (2000), не натурализовались в водоеме, несмотря на неоднократные вселения. О появлении в Ладожском озере новых видов свидетельствуют также данные гидробиологов (Слепухина и др., 2000). По их сведениям, в прибрежных биотопах на глубине 6—7 м, где ранее обитал *Gammarus lacustris*, теперь господствует *Gmelinoides fasciatus*, завезенный из Байкала. В планктоне южной части Ладожского озера обнаружены также личинки моллюска *Dreissena polymorpha*.

Фауна паразитов рыб Онежского озера имеет свои отличительные черты. Одна из них — присутствие в водоеме ледовитоморских реликтов. В первую очередь имеется в виду щетинковая пиявка *Acanthobdella peledina*. Она хорошо известна в Сибири и является ледниковым реликтом. В настоящее время этот вид в Онежском озере находится на грани исчезновения (может быть, уже исчез). В последние годы (Румян-

цев, 1996) этот паразит не обнаруживается. Не отмечал его и Петрушевский (1940). Это был единственный случай, когда ареал данного паразита выходил за пределы Циркумполярной подобласти (Шульман, 1958). Данный реликт сохраняется только в водоемах с условиями, близкими к первичным олиготрофным озерам. Из других ледовитоморских реликтов — паразитов рыб, по-видимому, можно назвать моногенею *Gyrodactylus* sp. у палии (*Salvelinus alpinus lepechini*) и микоспоридию *Leptotheca schulmani* у сига (*Coregonus*).

Присутствие ледовитоморских элементов в фауне Онежского озера и морских реликтов в Ладожском озере свидетельствует о том, что первый из этих водоемов в отличие от второго не испытал в послеледниковую эпоху столь сильного влияния трансгрессии моря и не имел обширных связей с ним. Это новое подтверждение точки зрения тех авторов, которые не признают существования некогда обширного Балтийско-Беломорского водного соединения. Кроме того, Онежское озеро, вероятно, имело более тесные связи с существовавшей системой приледниковых озер.

Еще одно различие между Онежским и Ладожским озерами состоит в том, что в первом из них в отличие от второго наблюдается более широкое распространение и более высокая зараженность рыб теми паразитами, жизненный цикл которых связан с реликтовыми ракообразными. Приведем пример с зараженностью сига лудогийской скребнем *Echinorhynchus salmonis* и нематодой *Cystidicola farionis*. Так, в Онежском озере сиг инвазирован *E. salmonis* на 100 % с интенсивностью 150 экземпляров, тогда как в Ладожском — на 93 % с интенсивностью 95 экземпляров. В отношении *C. farionis* эти цифры составляли соответственно 87 % и 16 экз. в Онежском и 27 % и 1.5 экз. в Ладожском. На наш взгляд, эти различия являются отражением тех изменений экосистемы, которые испытывают оба водоема в последние годы. В Онежском озере, по имеющимся данным (Филатов, 1999), естественный процесс эвтрофикации сопровождается увеличением численности реликтовых ракообразных, в частности *Pontoporeia affinis*. Это привело к тому, что в Онежском озере за последние 50 лет зараженность рыб паразитами, которые развиваются при участии реликтовых ракообразных, имела тенденцию к нарастанию (Румянцев, 1996). В Ладожском озере, в котором более выражены процессы антропогенного эвтрофирования и загрязнения, численность и биомасса реликтовых раков, по данным Слепухиной и др. (2000), не претерпевает сколько-нибудь заметного увеличения. Естественно, эта особенность не могла не сказаться на паразитах рыб, связанных в жизненном цикле с реликтовыми раками. В результате количественные показатели зараженности ими не испытывают роста и оказываются более низкими, нежели таковые в Онежском озере.

Нам пока трудно оценивать понто-каспийскую фауну в силу слабой изученности ее в Онежском озере. Возможно, в нем она не менее разнообразна, чем в Ладожском. Заметим лишь, что зараженность леща моногенами рода *Dactylogyrus* и судака трематодой *Phyllodistomum angulatum* в Онежском озере оказывается выше, чем в Ладожском. Приведем один конкретный пример. Инвазированность судака *Ph. angulatum* в Онежском озере составляла 93 % при интенсивности 105 экз., в Ладожском — 60 % и 2 экз.

Формирование фаун Онежского и Ладожского озер в голоцене, несмотря на большое их сходство, протекало разными путями и несинхронно. Исследования последних лет, проведенные нами на этих озерах, а также в бассейне Верхней Волги — Рыбинском водохранилище и Белом море (Колесникова, 1996; Тирахов, 1998; Ройтман, Соколов, 1998, и др.), свидетельствуют о наличии весьма значительного сходства фаун этих водоемов, большего, чем нам казалось до сих пор. Оно выражается в первую очередь в отношении видового состава паразитов и их хозяев, представляющих понто-каспийский и бореальный равнинный фаунистические комплексы. Как в южных акваториях Онежского и Ладожского озер, так и в бассейне Верхней Волги широкое распространение получают именно эти виды рыб — лещ, синец, густера, язь, голавль, уклея, пескарь, голец, красноперка, карась, чехонь, судак. Не перечисляя всех их специфичных паразитов, укажем лишь на полную аналогию их расселения со своими хозяевами. Сопоставление паразитологических данных с таковыми из смежных облас-

тей знаний (Segerstråle, 1957; Гросвальд, 1983) убеждает нас в необходимости пересмотреть существующую парадигму, что река Волга не играла большой роли в послеледниковую эпоху как путь расселения гидрофауны с юга на север — в бассейны Онежского и Ладожского озер.

На основании изложенного, мы приходим к следующим выводам.

1) Фауна паразитов Онежского и Ладожского озер несет в себе исключительные черты сходства: максимальное видовое разнообразие паразитов, одинаковый состав фаунистических комплексов, иммиграция видов с юга.

2) Фауна паразитов рыб Онежского и Ладожского озер имеет существенные различия, выражающиеся главным образом в неодинаковом распространении морских и гляциальных реликтов и недавних иммигрантов.

Список литературы

- Барышева А. Ф., Бауер О. Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 175—226.
- Богданова Е. А. Современное эпизоотическое состояние внутренних водоемов Европейского Севера // Матер. II Межд. конф. «Биол. рес. Белого моря и внутр. водоем. Европ. Сев.». Петрозаводск, 1999. С. 24—26.
- Герд С. В. Биотопы и биономия озер Карелии // Фауна озер Карелии. М.; Л., 1965. С. 42—47.
- Гросвальд М. Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 290 с.
- Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 207 с.
- Колесникова И. Я. Экология и фауна паразитических простейших рыб Рыбинского и Шекснинского водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1996. 22 с.
- Кудерский Л. А. Изменения рыбного населения Ладожского озера за последние 50 лет // Ладожское озеро. Петрозаводск, 2000. С. 298—311.
- Озера Карелии, природа, рыбы и рыбное хозяйство (справочник). Петрозаводск, 1959. 620 с.
- Петрушевский Г. К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 2. Паразиты рыб Онежского озера // Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та. 1940. Т. 30. С. 133—186.
- Ройтман В. А., Соколов С. Г. Предварительное исследование таксономического разнообразия моногеней рыб бассейна Верхней Волги // Тез. докл. совещ., посв. 90-летию со дня рождения Быховского. СПб., 1998. С. 76—78.
- Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск, 1996. 188 с.
- Слепухина Т. Д., Барбашова М. А., Расплетина Г. Ф. Многолетние сукцессии и флуктуации макрозообентоса в различных зонах Ладожского озера // Ладожское озеро. Петрозаводск, 2000. С. 249—255.
- Тирахов А. Д. Паразиты рыб озер Белого и Лозско-Азатского (фауна, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 18 с.
- Филатов Н. Н. (ред.). Онежское озеро. Петрозаводск, 1999. 294 с.
- Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958. С. 184—230.
- Jaaskelainen V. Über die Nahrung und die Parasiten der Fische in Ladogasee // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. 1921. Vol. 14, N 3. С. 1—55.
- Lavrentieva G. M., Mitchkevich O. J., Ogorodnikova V. A., Susloparova O. N., Tereshenkova T. V. The structural biota changes in the Southern Lake Ladoga in long-term aspect // 3 Intern. Lake Ladoga Sympos. Petrozavodsk, 1999. P. 11.
- Segerstråle S. G. On the Immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with Remarks on their Prehistory // Comm. Biolog. Scien. Fennica. 1957. Vol. 16, N 16. 118 p.

Институт биологии КНЦ РАН, Петрозаводск, 185610

Поступила 27.12.2000

THE PARASITE FAUNA FROM FISHES OF THE ONEGA AND LADOGA LAKES
(SOME FEATURES OF RESEMBLANCE AND DIFFERENCE)

E. A. Rumyantzev

Key words: parasite fauna, fish, Onega Lake, Ladoga Lake.

SUMMARY

The presence of some glacial species in the parasite fauna of the Onega Lake and relict representatives of the Litorinic sea in the Ladoga Lake leads to the suggestion, that the first water basin did not undertake a strong influence of sea transgression and did not have an extensive connection with the sea.