

УДК 566.195.1

**ФОРМИРОВАНИЕ ПАЗАРИТОФАУНЫ
ОБЫКНОВЕННОГО ПОДКАМЕНЩИКА (*COTTUS GOBIO L.*)
(PISCES: COTTIDAE)**

© Е. А. Румянцев, Е. П. Иешко, Б. С. Шульман

Представлены данные по фауне паразитов обыкновенного подкаменщика (*Cottus gobio L.*) в реках и озерах бассейнов Балтийского, Белого и Баренцева морей. Выявлены некоторые особенности ее формирования. Наибольшее разнообразие паразитов у подкаменщика, включая специфические виды, наблюдается в крупнейших озерах — Онежском и Ладожском. Именно в этих водоемах Балтийского бассейна в послеледниковую эпоху происходило становление обыкновенного подкаменщика и его специфических паразитов.

Обыкновенный подкаменщик (*Cottus gobio L.*) населяет водоемы Европы, кроме Испании, Италии, Греции, Кавказа. На востоке не переходит за Уральские горы. Отсутствует на Кольском п-ве, в северной Финляндии, Норвегии и северной Великобритании. Обитает в бассейне Каспийского моря (рр. Волга, Урал), в водоемах европейского Севера России (рр. Северная Двина и Печора, водоемы Карелии) (рис. 1). Живет обычно в реках с быстрым течением и каменистым дном, а также в чистых озерах. Это один из многочисленных представителей рода, населяющих пресные воды умеренного пояса Голарктики. Центром возникновения сем. Cottidae признается Центральная Сибирь (бассейн Тихого океана) (Берг, 1949; Никольский, 1950). Переход подкаменщиков к жизни в пресных водах происходил, по-видимому, в разное время, начиная с третичного периода (эндемики Байкала) и позднее — в межледниковое время. Близкие виды обыкновенного подкаменщика обитают в Европе и Азии.

Фауна паразитов подкаменщиков в Сибири подробно изучена Пугачевым (1984). Недавно нами получены данные о паразитофауне обыкновенного подкаменщика в Онежском и Ладожском озерах, реках Тено и Кереть. Еще раньше паразитофауна этого вида рыб была исследована в Невской губе (Догель, Петрушевский, 1933), Сямозерской группе озер (Сямозеро и др.) (Шульман, 1962) и Селигере (Шульман, Чернышева, 1969). Данные по паразитам подкаменщика из бассейнов рр. Северной Двины и Печоры приведены Доровских (1997 и др.) (см. таблицу).

Проведено общее сравнение фауны паразитов обыкновенного подкаменщика из различных водоемов в пределах его ареала. Оно свидетельствует о том, что наибольшее разнообразие паразитов, в том числе специфических видов, наблюдается в самых крупных олиготрофных озерах Европы — Онежском и Ладожском (см. таблицу). Некоторые виды паразитов отмечены только в двух водоемах. Среди них выделяются *Glugea* sp., *Dermocystidium* sp., *Eimeria piraudi*, *Gyrodactylus onegensis*, *G. hradei*, *Plagioporus angusticollis*. Может быть, сюда же можно включить инфузорию *Apiosoma cotti* и *Trichodina* sp., приуроченных к подкаменщику. Другую группу паразитов, характерную также в основном для этих озер, образуют сравнительно холодовыносливые виды, специфические для лососевидных рыб. Это *Phyllodistomum simile*, *Echinorhynchus borealis*, *Crepidostomum farionis*, *Capillaria salvelini*. Третью группу образуют

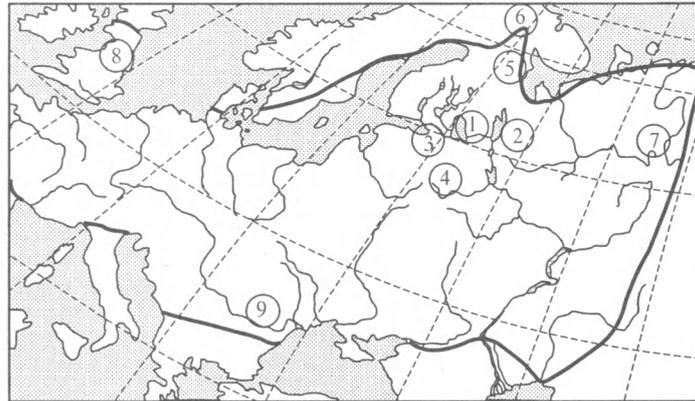


Рис. 1. Карта-схема ареала обыкновенного подкаменщика и водоемов, в которых проведено исследование.

1 — Ладожское озеро; 2 — Онежское озеро; 3 — Невская губа; 4 — оз. Селигер; 5 — р. Кереть; 6 — р. Тено; 7 — рр. Северная Двина и Печора; 8 — водоемы Великобритании; 9 — бассейн Дуная.

Fig. 1. Scheme of the range of the bullhead and water bodies investigated.

те специфичные виды паразитов обыкновенного подкаменщика, которые встречаются и в эвтрофированных озерах, кроме олиготрофных, — *Myxobilatus fragilicaudus*, *Schistocephalus solidus*, *Apatemon cobitidis*, *Diplostomum gobiorum*.

Наиболее разнообразна у подкаменщика в Онежском и Ладожском озерах фауна трематод (*Diplostomum*, *Apatemon* и др.). Заражению ими благоприятствует придонный образ жизни его, обеспечивающий пространственный контакт рыб с моллюсками — промежуточными хозяевами паразитов. В паразитофауне подкаменщика слабо представлены инфузории, монogeneи и ракообразные.

В озерах эвтрофированного типа, пусть даже крупных по размерам, набор паразитов уменьшается. В первую очередь выпадают сравнительно холодовыносливые представители, такие как *Eimeria piraudi*, *Gyrodactylus*, *Plagioporus angusticollis*, *Echinorhynchus borealis*. Так, если в Онежском озере у подкаменщика отмечены 23 вида паразитов (Румянцев, 1996), то в Сямозере — 14 (Шульман, 1962). В то же время некоторые из специфичных паразитов, о которых говорилось выше, у него остаются в мезотрофных озерах (*M. fragilicaudus*, *Sch. solidus* и *A. cobitidis*). По направлению к северу и югу, а также к западу от Онежского и Ладожского озер видовое разнообразие паразитов у подкаменщика заметно падает. В первую очередь исчезают специфичные виды. В оз. Селигер общее число видов паразитов составляет 11 (Шульман, Чернышева, 1969). Еще большее обеднение паразитофауны подкаменщика наступает на южной границе его ареала. Так, в р. Тиссе (приток Дуная) был отмечен всего один вид скребней *Acanthocephalus clavula* (Ergens e. a., 1975). При движении к северу общее число видов паразитов также убывает. В р. Кереть (бассейн Белого моря) у подкаменщика насчитывается 10 видов паразитов, в р. Тено (бассейн Баренцева моря) — 7. При движении к западу от Онежского и Ладожского озер сохраняется общая тенденция обеднения паразитофауны. В водоемах Великобритании у обыкновенного подкаменщика насчитывается 13 видов паразитов (Kennedy, 1974). При этом видовой состав их становится малоспецифичным и очень несходным с таковым в центре ареала. На востоке своего ареала, в бассейнах рр. Северной Двины и Печоры, подкаменщик имеет большой набор паразитов такой же, как и в Онежском и Ладожском озерах. Но все сходство на этом и заканчивается, так как все виды паразитов, за исключением одного — *Apatemon cobitidis* — не являются специфичными для него, а приурочены к широкому кругу хозяев. Таким образом, краевой эффект ареала, вызывающий обеднение паразитофауны специфичных видов проявляется и здесь.

Фауна паразитов обыкновенного подкаменщика (*Cottus gobio* L.)
Parasitefauna of *Cottus gobio* L.

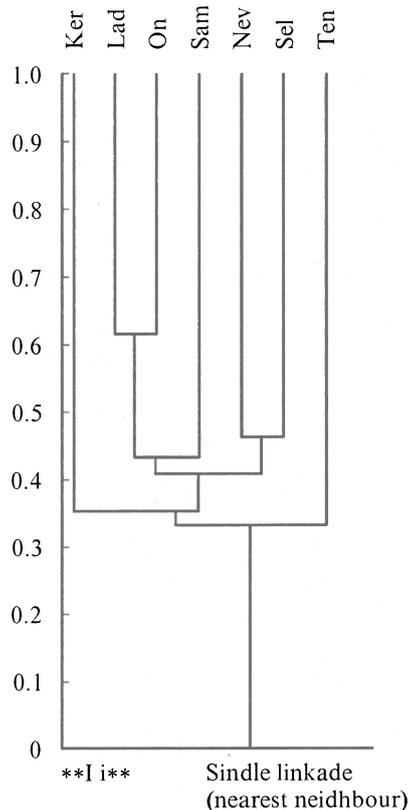
Вид паразита	Бассейны морей						
	Балтийское				Белое	Баренцево	Каспийское
	Ладожское озеро	Онежское озеро	Сямозеро	Невская губа	р. Кереть	р. Тено	оз. Селигер
<i>Glugea</i> sp.	+	+		+			
<i>Dermocystidium</i> sp.	+						
<i>Eimeria piraudi</i>		+					
<i>Zschokkella nova</i>			+				
<i>Myxobilatus fragilicaudus</i>	+	+	+		+	+	+
<i>Myxobolus</i> sp.	+						
<i>Apiosoma cotti</i>	+	+				+	
<i>Trichodina</i> sp.	+	+		+	+		
<i>Epistylis lwoffii</i>		+			+		
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>							+
<i>Gyrodactylus</i> sp.					+		
<i>G. onegensis</i>	+	+					
<i>G. hrabei</i>		+					
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	+			+			+
<i>Diphyllobothrium</i> sp.	+	+	+	+			
<i>Schistocephalus solidus</i>	+	+	+		+	+	
<i>Proteocephalus</i> sp.	+	+	+				+
<i>Phyllodistomum simile</i>	+	+	+	+			+
<i>Crepidostomum farionis</i>		+					
<i>Plagioporus angusticollis</i>	+	+					
<i>Apatemon annuligerum</i>						+	
<i>A. cobitidis</i>	+	+	+		+	+	
<i>Diplostomum gobiorum</i>	+	+	+	+		+	+
<i>Diplostomum</i> sp.	+	+	+		+		
<i>Tylodelphys clavata</i>		+					
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>					+		
<i>Raphidascaris acus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Camallanus lacustris</i>	+		+				+
<i>Philometra ovata</i>		+					
<i>Capillaria salvelini</i>		+					
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+			+		
<i>Acanthocephalus lucii</i>			+				
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+		+			+
<i>Hemiclepsis marginata</i>			+				
<i>Glochidium</i>	+		+	+			+
<i>Ergasilus sieboldi</i>							+
Всего видов	21	23	14	9	10	7	11

Не вызывает сомнений тот факт, что самые крупные озера Европы — Онежское и Ладожское, находящиеся в центре ареала обыкновенного подкаменщика, в силу своих типологических особенностей сохраняют оптимальные условия для его паразитов. Именно в них наблюдается наибольшее число специфических и холодовыносливых видов паразитов. Только здесь недавно обнаружен узкоспецифичный вид монотипной — *Gyrodactylus onegensis*. Паразитофауна подкаменщика этих озер наиболее сходна между собой (рис. 2). При движении к краям ареала она все более отдалается от исходного типа. В этих озерах обитает представитель морской реликтовой

Рис. 2. Дендрограмма, иллюстрирующая степень сходства фауны паразитов обыкновенного подкаменщика из различных водоемов в пределах ареала.

Ker — р. Кереть; Lad — Ладожское озеро; On — Онежское озеро; Sam — Сямозеро; Nev — Невская губа; Sel — оз. Селигер; Ten — р. Тено.

Fig. 2. Dendrogram illustrating the similarity of parasite faunas in the bullheads from different water bodies.



фауны — рогатка (*Myoxocephalus quadricornis*), паразитофауна которого все еще остается слабо изученной. Очевидно, несколько специфичных видов паразитов являются общими для них (*Glugea* sp., *Myxobilatus fragilicaudus*, *Schistocephalus solidus*, *Apatemon cobitidis*, *Gyrodactylus cotti*). Скорее всего, именно в этих крупных озерах происходило формирование как самого обыкновенного подкаменщика, так и основного ядра его паразитофауны. Отсюда шло расселение самого хозяина и его паразитов по водоемам Европы.

По имеющимся данным (Никольский, 1950), центрально-азиатский регион (бассейн Тихого океана) служил основным центром формирования подкаменщикова рыб (*Cottidae*). Здесь же, вероятно, возникли предки амфипод *Gammaridae* и ряд других представителей пресноводной гидрофауны. В послеледниковую эпоху происходило распространение этих гидробионтов на запад. Таким путем, в частности, проник из Байкала в Северную Европу рачок *Pallasea quadrispinosa* (Segestrale, 1957). Позднее эта точка зрения неоднократно повторялась другими исследователями (Камалтинов, 1997, и др.). Система так называемых приледниковых озер способствовала проникновению обыкновенного подкаменщика из Сибири в Северную Европу. Здесь мы видим аналогию с расселением рачка *Pallasea quadrispinosa*.

Отсутствие обыкновенного подкаменщика в самых северных водоемах Фенноскандии, а также на севере Великобритании объясняется очень просто. Он не успел в них проникнуть. Заселение Онежского и Ладожского озер происходило из Каспийского моря через систему реки Волги. Как известно (Берг, 1949), верховья этих рек неоднократно имели соединения в историческое время. Бассейн Балтийского моря, а именно Онежское и Ладожское озера, явились теми основными водоемами, в которых сформировалось ядро паразитофауны, включающее в себя основной набор специфических видов. Отсюда и шла послеледниковая иммиграция его по водоемам Балтийского щита (Фенноскандия), а также в западном и южном направлениях, вплоть до Великобритании. В водоемы Швеции и Финляндии подкаменщик проник через Ботанический залив. Такого мнения придерживаются и зарубежные исследователи (Koli, 1969, и др.). В пределах Карелии он распространялся непосредственно из бассейнов Онежского и Ладожского озер. Однако наличие естественных преград, наряду с особенностями биологии самой рыбы (прибрежный образ жизни) привели к тому, что северные районы Балтийского щита, включая Кольский п-в, оказались до сих пор не заселены им. На запад подкаменщик, хотя и проник до Великобритании, но при этом потерял своих специфических паразитов. В связи с изложенным нет никаких оснований признавать так называемый «западный путь» миграции обыкновенного подкаменщика, т. е. вдоль побережья Скандинавского п-ва. Мы не можем также поддержать

мнение некоторых исследователей (Koli, 1969) о наличии двух изолированных ареалов. По нашему мнению, существовал единый ареал, центр которого находился в пределах современных Онежского и Ладожского озер. Конечно, мы допускаем возможность миграции подкаменщика в бассейны рр. Северной Двины и Печоры и непосредственно из Волги. Но как бы ни было, он в этих водоемах потерял (или не приобрел) специфическую паразитофауну.

Таким образом, Балтийский бассейн, а именно Онежское и Ладожское озера, и особенно первый из них, явились теми внутренними водоемами, в которых в послеледниковую эпоху происходило становление обыкновенного подкаменщика (*C. gobio* L.) и его специфических паразитов. Дальнейшее расселение его в пределах ареала шло непосредственно из этих водоемов. По мере удаления от них паразитофауна подкаменщика приобретала все менее специфичный характер. Это наглядный пример проявления краевого эффекта ареала хозяина.

Список литературы

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 929—1382.
- Догель В. А., Петрушевский Г. К. Паразитофауна рыб Невской губы // Тр. Ленингр. общ-ва естествоиспыт. Т. 42, вып. 3. 1933 с.
- Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек Северо-Востока Европейской России. Трематоды (Trematoda) // Паразитология. 1997. Т. 1, вып. 6. С. 551—564.
- Камалтинов Р. М. Итоги экологического сходства амфипод Палеарктики // Матер. Международ. симпоз. «Эколог. эквивалент. виды гидробионт. и велик. оз. мира». Улан-Удэ, 1997. С. 24—26.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 1950. 476 с.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л., 1984. 156 с.
- Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск, 1996. 188 с.
- Шульман С. С. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер // Тр. Сямозерск. компл. экспед. Петрозаводск, 1962. Т. 2. С. 173—244.
- Шульман Р. Е., Чернышева Н. Б., Паразитофауна отдельных видов рыб озера Селигер // Эколого-паразитол. исслед. на оз. Селигер. Л., 1969. С. 13—59.
- Ergens R., Gussev A. V., Izyumova N. A., Molnar K. Parasite Fauna of the Tisa River Basin. Praha; Academia, 1975. 117 p.
- Kennedy C. R. A checklist of British and Irish freshwater fish parasites with notes on their distribution // J. Fish. Biol. 1974. Vol. 6. P. 613—644.
- Koli L. Geographical variabion of *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae) in Northern Europe // Ann. Zool. Fennica. 1969. Vol. 6. P. 353—390.
- Segerstrale S. g. On the Immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with Remarks on their Prehistory // Comm. Biol. Soc. Scien. Fennica. 1957. Vol. 16, N 16. 118 p.
- Институт биологии КНЦ РАН. Петрозаводск, 185610
- Поступила 20.06.2002

THE FORMATION OF PARASITE FAUNA IN THE BULLHEAD *COTTUS GOBIO* (PISCES COTTIDAE)

E. A. Romyantzev, E. P. Ieshko, B. S. Shulman

Key words: parasite fauna, fish, species, formation.

SUMMARY

The formation of parasite fauna in the bullhead *Cottus gobio* L. in different water bodies was examined. The largest number of parasite species including specific parasites was observed in the Onega and Ladoga lakes. It is suggested that the host and their parasites migrated namely from these water bodies to other part of the range of the bullhead.