

УДК 576.895.597.5

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

© О. Т. Русинек

Паразитофауна рыб Байкала представлена 5 фаунистическими комплексами: бореальным равнинным, бореальным предгорным, арктическим пресноводным, байкальским и сино-индийским. По количеству видов доминируют паразиты, принадлежащие бореальному равнинному фаунистическому комплексу (43 %). На основе данных о составе паразитов и распределении их по хозяевам, а также на основе ихтиопалеонтологических данных предложены гипотезы происхождения современной ихтио- и паразитофауны Байкала. Показано, что вселение в Байкал новых видов рыб и их паразитов привело к изменению состава природных фаунистических комплексов рыб, а также и паразитарных систем. В паразитарных системах Байкала рыбы-вселенцы исполняют роль промежуточных и окончательных хозяев паразитов, что привело к изменению первоначальной структуры этих систем.

Берг (1949) на основе ихтиологических данных впервые выделил в Голарктической области оз. Байкал (без притоков) в отдельную зоогеографическую подобласть с одной Байкальской провинцией. Догель и др. (1949) провели ревизию паразитофауны рыб оз. Байкал и пришли к заключению, что и по паразитологическим данным Байкал вполне соответствует рангу Байкальской подобласти.

За единицу зоогеографического анализа паразитов рыб Байкала нами был взят фаунистический комплекс (ФК) (Никольский, 1953; Пугачев, 1984, 1990; Сычевская, 1986, и др.). Согласно теории фаунистических комплексов, условия окружающей среды являются определяющими в формировании ФК. В результате адаптации организмов к новым условиям, в том числе путем специализации по нишам, формируется новый ФК, перестраиваются существующие ФК.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Геологические и климатические события, сопровождавшие возникновение и становление оз. Байкал и его фауны

Многочисленные литературные данные о геологических (Мартинсон, 1961; Лут, 1964; Геолого-геофизические..., 1979; Базаров и др., 1981; Попова, 1981; Подражанский, 1982; Кононов, Мац, 1986; Мац, 1986; Попова и др., 1989; Зоненшайн и др., 1993; Бухаров, Фиалков, 1996; Карабанов и др.,

2001, и др.) и климатических событиях (Литология..., 1972; Белова, 1975, 1985; Кайнозойские..., 1976; Баранова, Бискэ, 1979; Ясаманов, 1982; Будыко, 1984; Фрадкина, Жарикова, 1984; Попова и др., 1989, Zubakov, Bogzenkova, 1990; Гранина и др., 1993; Палеогеографическая..., 1994; Karabanov, 1998; Безрукова, 2000; Безрукова и др., 2002, и др.) в районе Байкала на протяжении палеоцена—голоцена позволили нам представить их в следующем виде.

Хронология геологических событий:

- палеоцен (60 млн лет назад) — начало формирования рифтовой системы;
- поздний олигоцен (25 млн лет назад) — начало образования Южной и Средней котловин Байкала;
- вторая половина миоцена (10 млн лет назад) — образование Северной котловины и формирование Байкала как единого водоема;
- поздний плиоцен (2—1.5 млн лет назад) — образование Пра-Манзурского стока Байкала в Лену;
- ранний плейстоцен (780—400 тыс. лет назад) — закрытие Пра-Манзурского стока;
- средний плейстоцен — сток вод Байкала через Култучно-Ильчинскую долину в р. Иркут и через Иркут связь Байкала с Енисеем;
- вторая половина позднего плейстоцена — закрытие стока через р. Иркут, образование Лиственничного залива и открытие Ангарского стока (18—14 тыс. лет назад).

Хронология климатических событий:

- конец мела—палеоген — климат близок к влажному тропическому и субтропическому;
- олигоцен—миоцен — климат теплый;
- средний миоцен — постепенное снижение температуры и степени увлажнения;
- поздний миоцен—плиоцен характеризуется многократными чередованиями аридных и гумидных фаз при общем усилении аридизации;
- плейстоцен сопровождался климатическими изменениями, которые приводили к чередованию ледниковых и межледниковых периодов; последнее оледенение на территории Восточной Сибири было 22(23)—14 тыс. лет назад;
- голоцен—современный межледниковый период характеризуется периодами потеплений и похолоданий различной степени.

Линдберг (1986) выдвинул гипотезу, согласно которой понижение уровня океана приводит к понижению уровня крупных озер, расположенных на равнинах в пределах изогипс от 0 до 200 м и входящих в бассейны рек, впадающих в океан или в связанные с ним моря. Байкал в прошлом был связан с северными морями через озерную и речную сеть, о чем может свидетельствовать фауна рыб *Cottoidei* и байкальский тюлень, имеющие морское происхождение. В какое время Байкал мог испытывать воздействие океана? Как свидетельствуют геологические данные по Прибайкалью, непосредственных связей морских бассейнов и Байкала не было (Кононов, Мац, 1986). Вероятно, следует говорить об опосредованном воздействии трансгрессий океана на формирование фауны озера Байкал (Верещагин, 1935, 1940а, б; Мартинсон, 1961; Старобогатов, 1970, и др.). Трансгрессии океана в плиоцене и в четвертичном периоде вполне могли способствовать заселению р. Лена, а также других водотоков морскими и эстуарными видами гидробионтов, а затем через реку Пра-Манзурку и Байкала.

Гипотеза Линдберга позволяет понять, как в удаленном от морских водоемов Байкале могли появиться животные организмы, современные родственники которых являются обитателями морей.

Характеристика фаунистических комплексов рыб и их паразитов

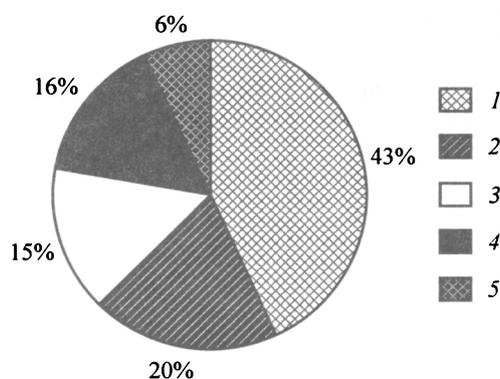
В результате анализа собственных и литературных данных установлено, что фауна паразитов рыб оз. Байкал представлена 5 фаунистическими комплексами (ФК): бореальным равнинным, бореальным предгорным, арктическим пресноводным, байкальским и сино-индийским равнинным.

По времени возникновения в пресных водоемах Палеарктики одним из наиболее древних является бореальный равнинный ФК, его формирование проходило в олигоцене—миоцене; бореальный предгорный ФК сложился в неогене, арктический пресноводный — в четвертичный период (Никольский, 1953; Яковлев, 1961, 1964; Стрелков, Шульман, 1971; Донец, 1979; Шульман и др., 1997). Байкальский ФК, вероятно, формировался в плиоцене—плейстоцене, когда в озере бурно эволюционировали рогатковидные рыбы (Талиев, 1955; Кирильчик и др., 1995). Сино-индийский равнинный ФК появился в Байкале благодаря хозяйственной деятельности человека в течение последних 70 лет.

Фаунистические комплексы паразитов рыб озера Байкал (по систематическим группам)

Из общего числа 255 видов и подвидов паразитов рыб, отмеченных в оз. Байкал, распределены по фаунистическим комплексам 185 таксонов, или 72.5 % всей фауны паразитов (см. рисунок). Доминируют паразиты бореального равнинного ФК (43 %). Эндемиков — 37 видов, или 14.5 % всей фауны. Ранг эндемизма соответствует видовому и подвидовому уровням.

Бореальный равнинный комплекс представлен 79 видами. Доминирующее положение в нем занимают простейшие — 40 видов; гидроидных — 1 вид, моногений — 13, цестод — 8, амфилинид — 1, трематод — 5, нема-



Соотношение фаунистических комплексов паразитов рыб в оз. Байкал.

1 — бореальный равнинный, 2 — байкальский, 3 — бореальный предгорный, 4 — арктический пресноводный, 5 — сино-индийский.

The ratio of different faunistic complexes of fish parasites in Lake Baikal.

тод — 4, скребней — 1, пиявок — 1, ракообразных — 5 видов. Наибольшим морфологическим разнообразием характеризуется фауна моногеней, доминируют в ней представители отряда Dactylogyridea — паразиты карповых, окуневых, щуковых и осетровых рыб.

Байкальский фаунистический комплекс объединяет 37 эндемичных видов и подвидов паразитов, среди которых простейшие составляют — 25, моногеней — 4, нематоды — 1, скребни — 1, пиявки — 3, ракообразные — 3. В основном это паразиты рыб подотряда Cottoidei, за исключением 2 подвидов (*Contracaecum osculatum baicalensis* и *Echinorhynchus salmonis baicalensis*), которые отмечены у многих рыб Байкала.

Бореальный предгорный фаунистический комплекс состоит из 27 видов и подвидов паразитов: простейших — 2, моногеней — 22, цестод — 1, нематод — 1, ракообразных — 3. В основном это паразиты ленка, тайменя, хариуса и голяна, узко специфичные к хозяевам.

Арктический пресноводный фаунистический комплекс объединяет 30 видов паразитов, среди которых простейших — 5, моногеней — 1, цестод — 7, трематод — 3, нематод — 6, скребней — 4, ракообразных — 4. Все они — паразиты сиговых рыб и налима.

Сино-индийский равнинный фаунистический комплекс состоит из 12 видов, среди которых моногеней составляют 8, аспидогастриды — 1, цестоды — 3 вида.

Наиболее многочисленна паразитофауна карповых рыб Cyprinidae, у них отмечено 88 таксонов паразитов, среди которых только 2 эндемичные; меньше всего паразитов в сем. Cobitidae (вьюновые) — 15, включая 1 эндемика (табл. 1).

Данные о современном составе и распределении паразитов по фаунистическим комплексам рыб отражают их специфику и целостность. Но в отличие от рыб—хозяев с весьма высокой долей эндемиков (56 %) у паразитов отмечено только 15,4 % эндемичных видов и подвидов. Это свидетельствует об отличии паразитов от других групп организмов, эндемизм которых составляет 56—100 % (рыбы, моллюски, ракообразные).

Таблица 1

Зоогеографическая характеристика паразитов рыб из оз. Байкал
Table 1. Zoogeographical characteristic of fish parasites from Lake Baikal

Семейства рыб	Количество видов паразитов	Палеарктические виды	Неарктические виды	Байкальские эндемики	Количество видов с неопределенным положением
Acipenseridae	17	13	3	1	0
Salmonidae	34	31	0	1	2
Coregonidae	44	16	17	3	8
Thymallidae	43	19	14	4	6
Esocidae	35	27	6	2	0
Cyprinidae	88	71	6	2	8 + 1 космополит
Cobitidae	15	9	3	1	2
Lotidae	28	27	0	1	0
Percidae	25	15	5	2	3
Cottidae	66	12	9	26	17 + 2 космополита
Abyssocottidae	38	6	9	16	6 + 1 космополит
Comphoridae	20	5	6	7	2

Учитывая то, что в Байкале обитают специфичные паразиты лососевых, сиговых, хариусовых рыб, налима и речного гольяна, можно прийти к заключению, что по паразитологическим данным Байкал соответствует олиготрофным озерам Северо-Запада России. Такие озера характеризуются наибольшим разнообразием паразитов, относящихся к нескольким фаунистическим комплексам (в отличие от других типов водоемов) (Румянцев, 1996, 2002). Попадание в экосистему Байкала несвойственных ей гидробионтов — рыб-интродуцентов и их паразитов на фоне значительного вылова лососевидных рыб, по нашему мнению, следует расценивать как признак эвтрофикации.

История формирования паразитофауны озера Байкал

История формирования современной ихтиофауны озера Байкал. Все известные к настоящему времени предположения о происхождении байкальских рыб относятся или к отдельным видам (осетр, налим, хариус, омуль), или к группе рогатковидных рыб. Ихтиофауна как единое целое, сформированное в процессе определенного исторического времени, не рассматривалась.

На основе собственных и литературных данных о фаунистических комплексах рыб и их паразитах сформулирована синтетическая гипотеза происхождения современной ихтиофауны Байкала. Известно, что в процессе эволюции земной поверхности и климата расселялись не просто отдельные виды, принадлежащие к различным систематическим группам, а целые фауны, которые формировались в сходных экологических условиях определенных физико-географических зон. Разные систематические группы эволюционировали и расселялись совместно; в то же время известно, что близкородственные виды с разными экологическими потребностями могут развиваться и эволюционировать в составе разных фаунистических комплексов (Яковлев, 1964; Никольский, 1953; Гусев, 1955; Шульман, 1958; Banareescu, 1970, 1992; Стрелков, Шульман, 1971; Донец, 1979; Пугачев, 1984, 1990, 1999; Ермолаенко, 1992, и др.).

Соответствие ФК паразитов ФК рыб позволяет предположить, что появление в Байкале должно соответствовать времени их формирования и возможности проникновения.

В олигоцене—миоцене на большей части нашей планеты господствовал теплый климат. В районе Байкала и в самом Байкале обитали представители бореального равнинного фаунистического комплекса — древние осетровые, шуковые, карповые и окуневые рыбы (Егоров, 1961; Яковлев, 1961, 1964; Карасев, 1977). Позднее понижение температуры и активизация геологических процессов способствовали тому, что какие-то теплолюбивые группы видов погибали, а другие переселялись в более пригодные для них условия (миграции карповых, шуковых на запад и на восток).

Предки современных рогатковидных рыб предположительно попали в Байкал в плиоцене—плейстоцене. Их заселению мог способствовать сток Байкала в реку Пра-Манзурку, которая соединялась с р. Лена, а значит и с морями Северного Ледовитого океана. Возможно, что и по другим водотокам происходило заселение Байкала предками современных Cottoidei. Они могли заселить пресные воды и в процессе перестройки речной сети попасть в Байкал непосредственно с тихоокеанского побережья (Дорогостайский, 1923; Шмидт, 1948; Талиев, 1955). О сравнительно молодом возрасте (2.5—2 млн лет назад) эволюции Cottoidei в Байкале свидетельствуют

данные С. В. Кирильчика и др. (1995) на основании молекулярно-биологических исследований. Во время плиоценовых похолоданий представители бореального равнинного комплекса испытывали определенные трудности: сужалась их кормовая база и ухудшались условия размножения, что могло привести к их исчезновению из Байкала.

Зная об относительных сроках возникновения бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов рыб, которые приходятся на неоген и четвертичный период (Яковлев, 1964), можно предположить, что заселение им Байкала вполне могло произойти в то время.

Для представителей бореального предгорного комплекса — ленка, тайменя, хариуса, речного голяна — материнскими водоемами служили горные реки с быстрым течением, низкими температурами воды и высокой насыщенностью кислородом. Поскольку у рыб этого фаунистического комплекса фактически отсутствуют эндемичные паразиты, то вполне можно предположить, что его вселение в озеро произошло относительно недавно, когда условия в притоках и в самом Байкале стали благоприятными для совершения миграций рыб в участки озера, прилежащие к устьям рек.

Рыбы арктического пресноводного комплекса — омуль, сиг, налим, подкаменщики сем. Cottidae — могли проникнуть в Байкал через Енисей и Ангару в голоцене, когда озеро уже сформировалось как олиготрофный водоем и имелись все условия для обитания этих рыб. Наличие свободных пространств в Байкале, позволило омулю образовать здесь несколько морфо-экологических групп.

Рыбы бореального равнинного фаунистического комплекса проникли в Байкал, когда здесь наступили благоприятные для их обитания условия окружающей среды. Учитывая обедненный видовой состав рыб этого фаунистического комплекса, а также тот факт, что большинство из них (за исключением серебряного карася) находятся на краю своего ареала, можно констатировать, что современный Байкал не самый подходящий водоем для их обитания.

Таким образом, байкальский фаунистический комплекс рыб — наиболее древний, сложившийся в Байкале в результате длительной изоляции в озере рогатковидных рыб.

Гипотеза происхождения и становления паразитофауны рыб озера Байкал. Проведенный нами анализ паразитов байкальских рыб показал, что среди них преобладают представители бореального равнинного комплекса, хозяевами которых являются осетр, щука, карповые рыбы, окунь и щиповка. У рыб этого ФК отмечено 3 эндемичных паразита — это кровепаразиты окуня и ельца, основные этапы их жизненного цикла проходят в пиявках (это может свидетельствовать о попадании паразитов окуню и ельцу через пиявок), а также микроспоридия *Sphaerospora rota*, зоогеографический статус которой требует уточнения (табл. 2).

Обеднение в целом состава специфичных паразитов рыб бореального равнинного и арктического пресноводного ФК отражают то, что все эти рыбы (кроме серебряного карася) находятся на краю своего ареала. Эндемичные таксоны паразитов отмечены в основном у эндемичных рыб — рогатковидных, байкальских омуля и хариусов, а также у водного млекопитающего — байкальского тюленя (*Phoca sibirica*).

Паразиты рыб подотряда Cottoidei, развивающиеся с участием промежуточных хозяев, представлены паразитами лососевидных рыб и налима. Вероятно, паразиты лососевидных рыб еще только осваивают рогатковидных рыб в качестве определенной группы хозяев. Цестоды рода *Proteocephalus* не развиваются у этих рыб и используют их пока как резервуарных хозяев;

Таблица 2

Видовой состав эндемичных паразитов рыб оз. Байкал
(Догель и др., 1949; Заика, 1965; наши данные, и др.)

Table 2. Species composition of the endemic fish parasites from Lake Baikal

Виды паразитов	Хозяева
Kinetoplastida	
<i>Tripanosoma magna</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>Cryptobia zaikai</i>	То же
<i>C. lomakini baicalensis</i>	Cottidae
<i>C. litoralis</i>	»
<i>C. litoralis percae</i>	<i>Perca fluviatilis</i>
<i>C. cotti</i>	Cottidae, Abyssocottidae
Coccidea	
<i>Eimeria leucisci</i>	<i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i>
Myxosporidia	
<i>Myxidim perniciosum</i>	Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae
<i>M. omuli</i>	<i>Coregonus autumnalis migratorius</i>
<i>Myxobilatus paragasterostei</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>M. baicalensis</i>	То же
<i>Myxobolus spatulatus</i>	Cottidae
<i>M. talievi</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>M. korjakovi*</i>	Comephoridae
<i>Henneguya bayerii*</i>	»
<i>Leptoteca subsphaerica*</i>	<i>C. a. migratorius</i> , <i>Thymallus arcticus baicalensis</i> , <i>Th. a. brevipinnis</i>
<i>Sphaerospora rota*</i>	<i>Brachymystax lenok</i> , <i>Cobitis melanoleuca</i> , <i>L. l. baicalensis</i>
Oligohymenophorea	
<i>Apiosoma baicalensis</i>	Cottidae
<i>A. paracotti</i>	»
<i>A. kesslerii</i>	»
<i>A. ushkani</i>	<i>Paracottus knerii</i>
<i>A. mucusani</i>	<i>Leocottus kesslerii</i>
<i>Trichodina baicalensis</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>T. cottocomephori</i>	<i>Cottocomephorus grewingkii</i>
<i>T. tenuiformis</i>	Cottidae
Monogenea	
<i>Dactylogyrus colonus</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>Gyrodactylus baicalensis</i>	Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae
<i>G. bychowskianus</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>G. comephori</i>	Comephoridae
Nematoda	
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (1)	Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae, Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae
Acanthocephala	
<i>Echinorhynchus salmonis baicalensis</i>	То же

Таблица 2 (продолжение)

Виды паразитов	Хозяева
Hirudinea	
<i>Baicalobdella torquata</i>	Cottidae, <i>Acipenser baerii</i>
<i>B. cottidarum</i>	Cottidae
<i>Codonobdella truncata</i>	Abyssocottidae
Crustacea	
<i>Salmincola cottidarum</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>S. thymalli baicalensis</i>	<i>Th. a. baicalensis</i> , <i>Th. a. brevipinnis</i>
<i>Coregonicola baicalensis</i>	<i>Limnocottus bergianus</i>

Примечание. * — зоогеографический статус видов требует уточнения.

плероцеркоиды дифиллоботриид не формируют типичной толстостенной капсулы (цисты) подобно той, что образуется в полости тела лососевидных рыб (это мы связываем с недавним проникновением этих рыб в Байкал); *Comphoronema werestschagini*, наиболее часто встречающаяся у налима и рогатковидных рыб, вероятно, попала в Байкал во время вселения налима.¹

Эти факты позволяют предположить, что рыбы бореального равнинного комплекса стали заселять прибрежную зону Байкала, когда здесь сформировались благоприятные для их обитания экологические условия (возможно, это происходило многократно). При этом рыбами были потеряны некоторые специфичные виды паразитов, свойственные им в других водоемах (например, в Западной Сибири).

Среди позвоночных животных в Байкале выделяются следующие группы эндемиков:

- многочисленные в видовом отношении рогатковидные рыбы с эндемизмом на уровне семейств, родов, видов и подвидов;
- байкальский подвид омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*);
- 2 подвида (или формы) байкальских хариусов (*Thymallus arcticus baicalensis* и *T. arcticus brevipinnis*);
- байкальский тюлень (*Phoca sibirica*).

У этих животных в основном и отмечаются эндемичные виды и подвиды паразитов; для паразитов рыб подотряда Cottoidei и омуля характерен видовой ранг эндемизма; у сига и хариуса — подвидовой. Эти данные, по нашему мнению, являются свидетельством того, что именно предки рогатковидных рыб, омуля, хариуса были одними из первых в процессе заселения Байкала, что позволило сформироваться эндемичной паразитофауне. Этому могло способствовать разнообразие свободных экологических ниш. Паразитофауна рыб бореального равнинного и бореального предгорного фаунистических комплексов претерпела весьма незначительные изменения (в целом в сторону обеднения), что может быть объяснено недавним проникновением их хозяев в Байкал. Эндемизм хозяев и их паразитов в Байкале, по нашему мнению, связан с экологической дифференциацией рыб в связи с наличием в озере свободных ниш; низкий ранг эндемизма паразитов рогатковидных рыб не соответствует эндемизму хозяев (виды, подвиды, роды и

¹ Несмотря на проведенные исследования (Трофименко, 1974), считаем, что необходимо продолжить изучение зоогеографического статуса этого вида с использованием различных методов.

семейства). В отличие от точки зрения В. А. Догеля и др. (1949), связывающих эндемизм паразитов прежде всего с обитанием в Байкале рогатковидных рыб, считаем, что формирование эндемичной паразитофауны рыб Байкала происходило в процессе освоения хозяевами (Cottoidei, Salmonoidei) и паразитами разнообразных экологических условий. Эндемичные байкальские пиявки родов *Baicalobdella* и *Codonobdella* не являются исключительно паразитами рогатковидных рыб, поскольку отмечены также на гаммаридах и моллюсках, что допускает их вторичный переход на бентосных рыб (Cottoidei, осетр). Паразиты-эндемики со сложным жизненным циклом в Байкале весьма малочисленны, они представлены двумя эндемичными подвидами (*E. salmonis baicalensis*, *C. osculatum baicalensis*). Итак, поскольку рогатковидные рыбы в Байкале имеют наибольшее количество эндемичных паразитов, то, вероятнее всего, эта группа рыб раньше других была изолирована в Байкале, что позволило эволюционировать и рыбам, и паразитам. Преобладание среди эндемиков паразитов с простым жизненным циклом (простейшие, моногенеи, пиявки, ракообразные) свидетельствует о том, что на протяжении доголоценовой истории Байкал мало заселялся другими рыбами, а значит и их паразитами. Заселение Байкала рыбами других фаунистических комплексов в плейстоцене—голоцене привело к формированию новых ценотических связей. Рогатковидные рыбы включились в жизненные циклы цестод, трематод, нематод, скребней бореального предгорного, бореального равнинного и арктического пресноводного комплексов в качестве резервуарных, промежуточных и окончательных хозяев.

Большие глубины Байкала способствовали формированию паразитарных систем подобных морским и океаническим паразитарным системам (Русинек, 1987). Рогатковидные рыбы реализовали в Байкале свои морфофизиологические особенности, успешно эволюционировали в различных направлениях в соответствии с экологическими условиями озера (Талиев, 1955; Сиделева, 1982, 1993), что позволило паразитам использовать их в качестве промежуточных, резервуарных и окончательных хозяев.

Паразиты бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов, освоив промежуточных хозяев, по пищевым цепям попали к рогатковидным рыбам.

С рогатковидными рыбами в Байкал попали и их специфичные паразиты. К ним вполне можно отнести *Myxidium perniciosum*, *Dactylogyrus colonus*, а также 3 вида рода *Gyrodactylus*. Считается, что эволюция рода *Myxidium* идет с мелового периода и связана с морскими водоемами (Шульман и др., 1997).

Эндемичные миксоспоридии, отмеченные у рогатковидных рыб, принадлежат к родам *Myxobolus*, *Myxobilatus* и *Henneguaya*, вероятнее всего, являются недавно образовавшимися видами, поскольку эти роды — эволюционно молодые, формирование которых, согласно С. С. Шульману и др. (1997), проходило в плейстоцене—голоцене. Специфичный паразит жабр рогатковидных рыб Байкала — копепода *Salmincola cottidarum*, по предположению З. П. Кабаты и Е. А. Корякова (1974), морфологически близок к паразиту даватчана *S. edwardsii*.

Ряд исследователей (Безрукова и др., 1991; Гранина и др., 1993; Grachev et al., 1998; Хурсевич и др., 2001; Лихошвай, 2004), оценивая различные природные процессы, высказали предположения о том, что пелагическое сообщество Байкала, отдельные представители которого имеют древнюю эволюционную историю, могло сформироваться около 11 тыс. лет назад. Наши данные по составу и структуре современных паразитарных сообществ рыб озера подтверждают эти предположения.

Полученные результаты молекулярно-биологических исследований паразитов рыб (Русинек, 2000; Rusinek et al., 2000; Русинек, Кузнецов, 2001, 2002а, б) в связи с обсуждаемыми гипотезами являются основой, на которую можно опереться в дальнейшем, чтобы оценить скорость и направленность процессов видообразования у паразитов и их хозяев в Байкале. Это, по нашему мнению, позволит выявить генетические связи байкальских паразитов и представить их происхождение.

Представленные обобщенные данные по паразитам, а также оценка мнений об их происхождении и становлении в оз. Байкал дают возможность в дальнейшем рассматривать фауну Байкала как составную часть более общих фаунистических комплексов, что, по нашему мнению, позволит иначе взглянуть на проблему несмешиваемости байкальской, сибирской и сибирско-байкальской фаун.

Таким образом, можно констатировать, что в определенной степени завершился длительный этап сбора и систематизации данных по составу паразитов рыб Байкала. По сравнению с первой ревизией (Догель и др., 1949), видовой состав паразитов увеличился в 4 раза. В настоящее время имеются сведения о паразитофауне 47 видов рыб Байкала. Эти результаты получены благодаря исследованиям многих людей, среди которых ведущее место занимают Э. М. Ляйман, В. А. Догель, И. И. Боголепова, К. В. Смирнова, В. Е. Заика, Н. М. Пронин.

Несмотря на определенные результаты, полученные в ходе изучения паразитов рыб оз. Байкал, остается немало важных нерешенных вопросов:

1) отсутствуют данные по паразитофауне целого ряда редких видов рыб, обитающих в оз. Байкал: *Salvelinus alpinus erhytrinus* — даватчана, *Bathrachocottus talievi* — широколобки Талиева, *Cottocomephorus alexandrae* — северо-байкальской широколобки, *Abyssocottus elochini* — елохинской широколобки, *Asprocottus korjakovi* — шершавой широколобки Корякова, *A. k. minor* — карликовой шершавой широколобки Корякова, *Cyphocottus eurytomus* — ширококрылой широколобки, *Procottus gotoi* — широколобки Гото;

2) остаются неизвестными филогенетические отношения между эндемичными и неэндемичными таксонами паразитов;

3) отсутствуют обоснования эндемизма кровепаразитов рыб, основные этапы жизненных циклов которых проходят в пиявках;

4) не проведена оценка направленности и скоростей эволюции паразитов рыб Байкала с использованием классических и современных методов исследований;

5) нет данных о характере адаптаций паразитов-интродуцентов к новым условиям обитания.

Наконец, в условиях усиливающейся антропогенной нагрузки на природу Сибири очень важно продолжить исследования паразитов рыб и байкальского тюленя — как индикаторов состояния экосистемы Байкала в целом и популяций их хозяев в частности.

Разработка этих вопросов в будущем позволит глубже оценить роль паразитических организмов в процессах функционирования экосистемы Байкала и других водных экосистем.

ВЫВОДЫ

1. Фаунистические комплексы паразитов Байкала соответствуют фаунистическим комплексам их хозяев—рыб, которые отличаются экологическими характеристиками, соотношением различных групп паразитов, ходом их

жизненных циклов и своеобразным распределением основных параметров компонентных сообществ паразитов, а также, согласно ихтиопалеонтологическим данным и предполагаемым временем формирования. Существование в Байкале эндемичных таксонов рыб (и паразитов), связанных в своем происхождении с бореальным предгорным и арктическим пресноводным фаунистическими комплексами, свидетельствует о том, что байкальский фаунистический комплекс рыб и их паразитов включает не только рогатковидных рыб, но и эндемичных омуля и хариуса, а также их паразитов. Интродукция новых видов рыб и их паразитов в Байкал привела к изменению состава природных фаунистических комплексов (появился новый фаунистический комплекс — сино-индийский, в состав арктического пресноводного ФК добавился один вид — пелядь, в бореальный равнинный комплекс — представитель понтокаспийской фауны — лещ) и изменению структуры байкальских паразитарных систем (расширился состав промежуточных и окончательных хозяев байкальских паразитов, роль которых стали выполнять рыбы-интродуценты).

2. Предложена синтетическая гипотеза происхождения ихтиофауны Байкала, согласно которой в озеро заселялись не отдельные виды рыб, а фаунистические комплексы. В олигоцене—миоцене в водоемах, на месте которых находится современный Байкал, существовала теплолюбивая фауна, представленная рыбами бореального равнинного фаунистического комплекса. В плиоцене в связи с изменениями климата в водоемах Евразии тепловодные фауны рыб заменялись холодноводными. Предположительно в плиоцене—плейстоцене происходило вселение в Байкал предков современных рогатковидных рыб (холодноводного морского происхождения) в составе бореального предгорного ФК. Возможно, что это происходило через р. Пра-Манзурка, которая соединялась с р. Лена. Восточные водотоки также могли быть путями проникновения этих рыб в Байкал. *Cottoidei* в Байкале реализовывали свой морской потенциал и успешно эволюционировали в соответствие с экологическими особенностями озера (сформировали эндемичные семейства, роды и виды) (Талиев, 1955; Сиделева, 1982, 1993). Существование эндемичных таксонов у рыб бореального предгорного (сибирский хариус с эндемичными формами, или подвидами, или видами) и арктического пресноводного (байкальский омуль и сиг) фаунистических комплексов может свидетельствовать о том, что эти рыбы заселили Байкал раньше представителей современного бореального равнинного фаунистического комплекса, среди которых отсутствуют эндемичные таксоны. Рыбы бореального предгорного фаунистического комплекса вполне могли проникать в Байкал в плейстоцене, когда для них стали возможны миграции в устья притоков Байкала и в сам Байкал для нагула. Заселение Байкала рыбами арктического пресноводного комплекса могло произойти в конце плейстоцена—голоцене — по Енисею через возникшую Ангару. Успешному освоению водоема омулем-планктофагом способствовало формирование к этому времени олиготрофной экосистемы Байкала. Рыбы бореального равнинного комплекса заселяли Байкал в конце плейстоцена—голоцене, когда здесь сформировались благоприятные условия для их обитания в связи с потеплением климата.

3. Предложена гипотеза, согласно которой современная паразитофауна рыб Байкала сформировалась в результате заселения озера различными фаунистическими комплексами рыб-хозяев в соответствии со сроками их формирования и возможностями проникновения в Байкал. Значительный (по сравнению с другими группами рыб) эндемизм паразитов рогатковид-

ных рыб (Cottoidei) может свидетельствовать о том, что их хозяева дольше других рыб были изолированы в Байкале. Отсутствие у рогатковидных рыб эндемичных паразитов со сложным жизненным циклом может свидетельствовать о том, что в процессе эволюции Байкала, фауны рыб и их паразитов исчезали (погибали или мигрировали в более благоприятные для своего обитания условия) в результате катастрофических событий и климатических изменений (подобно фауне губок, моллюсков и диатомной флоры). Заселение оз. Байкал рыбами других фаунистических комплексов привело к формированию новых ценологических комплексов. Рогатковидные рыбы как связующее звено в трофических цепях глубоководного Байкала стали резервуарными, промежуточными и окончательными хозяевами паразитов бореального предгорного, бореального равнинного и арктического пресноводного фаунистических комплексов. Простые эндемичные паразитарные системы, связанные с рыбами подотряда Cottoidei, сформировались в результате длительной изоляции их хозяев и поэтому вполне могут быть отнесены к наиболее древним в Байкале по сравнению с другими паразитарными системами.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-48581).

Список литературы

- Базаров Д.-Д. Б., Резанов И. Н., Будаев Р. Д., Иметхенов А. Б. Геоморфология Северного Прибайкалья и Станового нагорья. М.: Наука, 1981. 197 с.
- Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф. Результаты биостратиграфических исследований третичных континентальных толщ Северо-Восточной Азии и корреляция их континентальными отложениями сопредельных территорий // Континентальные третичные толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1979. С. 163—195.
- Безрукова Е. В. Растительность и климат юга Восточной Сибири в позднем неоплейстоцене и голоцене (по данным непрерывных байкальских разрезов): Автореф. ... дис. д-ра географ. наук. Иркутск, 2000. 45 с.
- Безрукова Е. В., Богданов Ю. А., Вильямс Д. Ф. и др. Глубокие изменения экосистемы северного Байкала в голоцене // Докл. АН СССР. 1991. Т. 321, № 5. С. 1032—1037.
- 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 природные ресурсы. 2002. № 2. С. 68—74.
- Белова В. А. История развития растительности котловин Байкальской рифтовой зоны. М.: Наука, 1975. 142 с.
- Белова В. А. Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. 160 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АГ СССР, 1949. Т. 3. С. 930—1370.
- Будыко М. И. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеоздат, 1984. 488 с.
- Бухаров А. А., Фиалков В. А. Геологическое строение дна Байкала. Взгляд из «Пайсиса». Новосибирск: Наука, 1996. 117 с.
- Верещагин Г. Ю. Два типа биологических комплексов Байкала // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. 1935. Т. 6. С. 199—212.
- Верещагин Г. Ю. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры // Тр. Байкальской лимнол. станции АН СССР. 1940а. Т. 10. С. 73—239.
- Верещагин Г. Ю. Теоретические вопросы, связанные с разработкой проблемы происхождения и истории Байкала // Тр. Байкальской лимнол. станции. 1940б. Т. 10. С. 7—66.
- Геолого-геофизические и подводные исследования оз. Байкал. М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1979. 13 с.

- 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.
- Гусев А. В. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. 1955. Т. 19. С. 171—198.
- Догель В. А., Боголепова И. И., Смирнова К. В. Паразитофауна Байкала и ее зоогеографическое значение // Вестн. Ленинград. ун-та. 1949. № 7. С. 13—34.
- Донец З. С. Зоогеографический анализ микроспоридий южных водоемов СССР // Тр. ЗИН АН СССР. 1979. Т. 86. С. 65—90.
- Дорогостайский В. Ч. К систематике хариусов Байкальского бассейна // Тр. Иркут. общ-ва естествоисп. 1923. Т. 1, вып. 1. С. 75—79.
- Егоров А. Г. Байкальский осетр. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1961. 167 с.
- Ермоленко А. В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток, 1992. 236 с.
- Заика В. Е. Паразитофауна рыб озера Байкал. М.: Наука, 1965. 107 с.
- Зоненшайн Л. П., Казьмин В. Г., Кузьмин М. И. и др. Геология дна Байкала, изученная с подводных аппаратов «Пайсис» // Докл. РАН. Геология. 1993. Т. 330, № 1. С. 84—88.
- Кабата З. П., Коряков Е. А. Морфологическая изменчивость *Salmincola cottidarum* Messjatzeff (Сорепода: Lernaeopodidae) — паразита бычков // Паразитология. 1974. Т. 8, вып. 4. С. 306—311.
- Кайнозойские коры выветривания и осадочные формации Западного Прибайкалья / Под ред. С. Ф. Павлова, С. А. Кашика, Т. К. Ломоносовой и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1976. 154 с.
- Карабанов Е. Б., Пракопенко А. А., Кузьмин М. И., Вильямс Д. Ф., Гвоздков А. Н., Кербер Е. В. Оледенения и межледниковья Сибири — палеоклиматическая запись из озера Байкал и ее корреляция с западно-сибирской стратиграфией (эпоха прямой полярности Брюнес) // Геология и геофизика. 2001. Т. 42, № 1—2. С. 48—63.
- Карасев Г. Л. Проблемы исторического формирования ихтиофауны Байкальского рифта и прилежащих территорий Северной Азии // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири: Тр. Байкал. отд. СибрыбНИИпроект. Улан-Удэ, 1977. Т. 1, вып. 1. С. 142—174.
- Кирильчик С. В., Слободянюк С. Я., Беликов С. И., Павлова М. Е. Филогенетические взаимоотношения среди 16 видов подкаменщиковых рыб оз. Байкал на основе анализа нуклеотидной последовательности фрагмента гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Молекулярная биология. 1995. Т. 29, вып. 4. С. 817—825.
- Кононов Е. К., Мац В. Д. История формирования стока вод Байкала // Изв. высш. учебн. заведений. Геология и разведка. 1986. № 6. С. 91—98.
- Линдберг Г. У. Влияние изменений уровня океана на развитие крупных озер // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 154. С. 5—8.
- Литология третичных отложений впадин юго-западной части Байкальской рифтовой зоны / Под ред. В. Н. Мазилова, Т. К. Ломоносовой, В. Н. Климановой и др. М.: Наука, 1972. 120 с.
- Лихошвай Е. В. Эволюция диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* Thwaites в озере Байкал: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2004. 32 с.
- Лут Б. Ф. Геоморфология дна Байкала и его берегов. М.: Наука, 1964. С. 5—123.
- Мартинсон Г. Г. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений сибирской платформы Забайкалья и Монголии. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 332 с. (Тр. Байкальск. лимнол. станции).
- Мац В. Д. Кайнозой Байкальской впадины: Дис. ... д-ра геол.-мин. наук. Иркутск, 1986. Т. 1. 523 с.
- Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 65—76.
- Палеогеографическая основа современных ландшафтов. М.: Наука, 1994. 205 с.
- Подражанский А. М. Вижу дно Байкала. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 151 с.
- Попова С. М. Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий (систематический состав, биогеография, история малакофауны, палеолимнология). М.: Наука, 1981. 187 с.

- Попова С. М., Мац В. Д., Черняева Г. П. и др. Палеолимнологические реконструкции (Байкальская рифтовая зона). Новосибирск: Наука, 1989. 111 с.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии. Л.: Наука, 1984. 115 с.
- Пугачев О. Н. Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука, 1990. С. 5—15.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 50 с.
- Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск, 1996. 187 с.
- Румянцев Е. А. Фауна паразитов рыб Онежского и Ладожского озер (черты сходства и различия) // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 4. С. 310—315.
- Русинек О. Т. О цестодах рода *Proteocerphalus* — паразитах рыб озера Байкал // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 2. С. 127—133.
- Русинек О. Т. Кольчатые черви // Флора и фауна водоемов и водотоков Баргузинского заповедника. Аннотированные списки видов. (Серия: Флора и фауна заповедников). М., 2000. Вып. 91. С. 130—131.
- Русинек О. Т., Кузнецов К. Д. Морфология крючьев сколекса и геносистематика *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidae) из озера Байкал // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 98—104.
- Русинек О. Т., Кузнецов К. Д. Протеоцефалидеи озер Байкал и Хубсугул (морфология и молекулярная биология) // Проблемы цестодологии. Сб. науч. тр. СПб., 2002а. Вып. 2. С. 221—231.
- Русинек О. Т., Кузнецов К. Д. Сравнительный морфологический и геносистематический анализ *Proteocerphalus thymalli* (Cestoda: Proteocerphalidae) — паразита хариусов из озер Хубсугул и Байкал. Паразитология. 2002б. Т. 36, вып. 1. С. 71—78.
- Сиделева В. Г. Сейсмочувствительная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб. Новосибирск: Наука, 1982. 152 с.
- Сиделева В. Г. Эндемичная ихтиофауна Байкала, ее происхождение и условия существования: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 40 с.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 371 с.
- Стрелков Ю. А., Шульман С. С. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитол. сб. 1971. Т. 25. С. 196—305.
- Сычевская Е. К. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. М.: Наука, 1986. 157 с. (Тр. палеонтол. ин-та МНР).
- Талиев Д. Н. Бычки-подкаменщики Байкала (*Cottoidei*). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 603 с.
- Трофименко В. Я. Новые данные о нематодах родов *Cottosomorphonema* и *Cottosomorphonema* — паразитах налима // Тр. ГЕЛАН. М.: Изд-во АН СССР, 1974. Т. 24. С. 199—207.
- Фрадкина А. Ф., Жарикова Л. П. Выделение отложений времени климатического оптимума миоцена на Северо-Востоке СССР по палинологическим данным // Проблемы современной палинологии. Новосибирск: Наука, 1984. С. 136—139.
- Хурсевич Г. К., Карабанов Е. Б., Прокопенко А. А., Вильямс Д. Ф., Кузьмин М. И., Феденя С. Я., Гвоздков А. Н., Кербер Е. В. Детальная диатомовая биостратиграфия осадков озера Байкал в эпоху Брюнес и климатические факторы видоразнообразия // Геология и геофизика. 2001. Т. 42, № 1. С. 108—129.
- Шмидт П. Ю. Рыбы Тихого океана. Очерк современных теорий и воззрений на распространение и развитие фауны рыб Тихого океана. М.: Пищепромиздат, 1948. С. 3—124.
- Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитофауны пресноводных рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 184—231.
- Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. Класс миксоспоридий мировой фауны. СПб.: Наука, 1997. 578 с.
- Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопросы ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 2. С. 209—220.
- Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 1 (30). С. 10—32.
- Ясаманов Н. А. К вопросу о глобальных изменениях температурного режима земной поверхности в кайнозое // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1982. № 10. С. 106—110.

- Banarescu P. Remarks of the genus *Xenocypris* (Pisces, Cyprinidae) with discription of a new subspecies // *Rev. Roum. Biol. Zool.* 1970. Vol. 15, N 6. P. 395—402.
- Banarescu P. A critical updated checklist of Gobioninae (Pisces, Cyprinidae) // *Trav. Mus. His. Natur. «Cirigore Antipa»*. 1992. Vol. 32. P. 303—330.
- Grachev V. A., Vorobyova S. S., Likhoshway Ye. V., Goldberg E. L., Ziborova G. A., Levina O. V., Khlystov O. M. A hight-resolution diatom record of the palaeoclimates of East Siberia for the last 2.5 My from Lake Baikal // *Quat. Sci. Rev.* 1998. Vol. 17. P. 1101—1106.
- Karabanov E. V., Prokopenko A. A., Williams D. F., Colman S. M. Evidence from Lake Baikal from Siberian Glaciation during Oxygen-Isotope Substage 5d // *Quaternary Research*. 1998. Vol. 50. P. 46—55.
- Rusinek O., Kuznedelov K., Rusinek E. Preliminary data on nucleotide sequences of 18S rDNA of two species of crustacean parasites from Lake Baikal // *Bulletin of Scandinavian Society for Parasitology*. Oslo, 2000. Vol. 10. N 2. P. 128.
- Zubakov V. A., Borzenkova I. I. Global palaeoclimate of the Late Cenozoic. *Developments in palaeontology and stratigraphy*. 12. Elsevier. Amsterdam, Netherlands, 1990. 456 p.
- Байкальский музей Иркутского НЦ СО РАН, Поступила 22 VIII 2005
 пос. Листвянка Иркутской обл.

THE HISTORY OF THE FORMATION OF FISH PARASITE FAUNA IN LAKE BAIKAL

O. T. Rusinek

Key words: fish parasites, faunal complexes, ichthyofauna, Lake Baikal, invading species.

SUMMARY

The fauna of fish parasites in Lake Baikal is represented by 5 faunistic complexes, namely the boreal plain, boreal submountain, arctic freshwater, Baikal, and Sino-Indian ones. The parasites of the boreal plain complex are dominant by the number of species (43 %). Hypotheses on the origin of the recent fish and parasite faunas of Lake Baikal were advanced on the base of the data on the parasite species composition and their distribution among hosts, as well as on the base of paleontological data. It is shown that invasion of new fish species and their parasites to Baikal led to the change of the composition of natural faunistic fish complexes and parasite systems. Invading fishes play the roles of intermediate and definitive hosts in parasite systems of Baikal, that led to the change of the initial structure of these systems.