

УДК 576.893 + 576.895

КОНЦЕПЦИЯ ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКОЙ ТИПИЗАЦИИ ОЗЕР

© Е. А. Румянцев

Предложена биологическая классификация озер на основе паразитологических данных (применительно к Карело-Кольской лимнологической обл.). Выделены четыре типа озер — олиготрофные, эвтрофированные, дистрофные и ацидотрофные, которые распадаются на более мелкие единицы — классы. Дана характеристика фауны паразитов рыб каждого из них. Паразитологическая типизация озер опирается на известную трофическую систему Герда (1949), но отличается от нее тем, что в основу ее положено прежде всего биоразнообразие фауны паразитов рыб. Кроме того, объединены в единую типологическую схему так называемые ряды озер — светлые и кислые. Имеются и другие отличительные особенности.

По вопросу типологии озер имеется обширная литература. В основу ее разные авторы кладут различные элементы их экосистемы — морфометрию и термику водоемов (Абросов, 1967; Hutchinson, 1969; Китаев, 1984), химический состав воды (Баранов, 1958), способ донных накоплений (Россолимо, 1964) и др. Одно из центральных мест в классификации озер занимает трофический подход (Thienemann, 1922; Naumann, 1932; Герд, 1947, 1949, 1962, 1965; Винберг, 1959; Жадин, Герд, 1961, и др.). Все же нельзя не согласиться с мнением Жакова (1984), считающего, что озера классифицируются не по биоценозам и не по средообразующим организмам-эдификаторам, как это имеет место в наземной биоценологии, а либо по среде обитания (экотопам), либо по интенсивности продукционных процессов, протекающих в несколько абстрактных трофических уровнях. По мнению Абросова (1967), путь к созданию биолимнологической классификации лежит если не через типизацию водных биоценозов, что чрезвычайно сложно, то через их существенные структурно-функциональные особенности.

Классификация озер Герда основана на трофическом (продукционном) подходе и выделении «руководящих» видов. Она разработана применительно к условиям Карело-Кольской лимнологической области. В ней имеются два эволюционных ряда озер. Первый из них — светлые озера, с переходом от олиготрофных к эвтрофным водоемам. Другой ряд образуют кислые озера, с переходом от олиготрофных к дистрофированным, среди которых различаются олиго-, мезо- и полигумозные. Позднее Александров (1968) описал группу так называемых ацидотрофных (ацидных) озер. Биологическая система озер Герда в значительной мере отражает естественное состояние водоемов. Однако она не лишена некоторых недостатков. Один из них, на наш взгляд, это разбивка озер на отдельные параллельные ряды, как бы обособленные друг от друга в своем эволюционном развитии. Кроме того, в классификации озер используются преимущественно количественные (продукционные) критерии развития фауны и флоры и мало учитываются качественные характеристики, т. е. видовой состав гидробионтов.

Чтобы лучше понять, в чем состоит сходство и различие паразитологической типизации озер от биономической системы Герда, мы приводим последнюю полностью, но с некоторыми изменениями, внесенными нами в соответствии с современным уровнем знаний (табл. 1). Два ряда озер, выделяемые им, соответствуют в

Таблица 1

Классификация озер С. В. Герда (с некоторыми изменениями)

Table 1. The classification of lakes according to S. V. Gerd (with some change)

Ряды	Классы	Озера
1-й — от олиготрофных до эвтрофных (светлые)	1. Ультраолиготрофные	Ладожское, Онежское, Сегозеро
	1.1. Гаммаракантовые	
	2. Олиготрофные (в узком смысле)	
	2.1. Ортокладининовые	Керетьозеро, Ковдозеро, Сандал
	2.2. Понтопорейные	Пертозеро, Укшезеро, Путкозеро
	2.3. Олигохетные	Куйто, Выгозеро
	3. Семиолиготрофные	
	3.1. Хирономиновые (мезотрофные)	Сямозеро, Шотозеро, Вагатозеро, Крошн-озеро, Водлозеро
	3.2. Хаоборусовые	Имат, Выгозеро, Павшойла
	4. Эвтрофные	
2-й — гумифицированные (кислые)	5. Эвтрофно-заморные	
	6. Олигогумозные	Куйто, Шотозеро
	7. Мезогумозные (дистрофные)	Многие озера Карелии
	8. Полигумозные	Крюкламба

нашем понимании двум типам озер: олиготрофному и дистрофному, а семиолиготрофные озера — водоемам эвтрофированного типа. Тендипединовые озера именуется как хирономусовые (хирономиновые), а коретровые — хаоборусовые. Как видно, в классификации Герда некоторые озера оказались одновременно в двух рядах. Например, оз. Куйто попало и в олигохетный олиготрофный, и олигогумозный классы. Паразитологическая классификация устраняет этот недостаток. Нами выделяется самостоятельный тип дистрофных озер тогда, когда процесс дистрофикации заходит слишком далеко и вызывает коренные изменения гидрофауны, а именно резкое снижение продуктивности и видового разнообразия фауны. Паразитологическая типизация озер направлена на то, чтобы приблизить нас к созданию естественной системы озер, от которой мы все еще далеки. Достаточно напомнить, что такие крупные озера, как Онежское и Ладожское, относящиеся к олиготрофному типу, на самом деле не являются столь уж бедными в отношении гидробионтов, имея в составе фауны значительное число реликтовых ракообразных и многие виды лососевидных рыб.

Целевая установка необходимости разработки биологической классификации озер с использованием паразитологических данных возникла давно. Ближе всех к пониманию этой актуальной проблемы, находящейся на стыке паразитологии и гидробиологии, подошли Шульман и Рыбак (1964). Однако тогда еще отсутствовали необходимые предпосылки для ее решения. Они сложились позднее. Самая важная из них — это достаточная изученность озер разного типа в паразитологическом отношении. Таким регионам стала уникальная в своем роде Карело-Кольская лимнологическая обл. Усилиями автора и других паразитологов многие водоемы ее были подробно исследованы за последние десятилетия. Без накопления экологических данных по

Таблица 2
 Паразитологическая классификация озер
 Table 2. The parasitological classifications of lakes

Тип	Класс	Озеро
Олиготрофный	1. Первичные олиготрофные	
	2. Олиготрофные (без выраженной эвтрофикации и дистрофикации)	
	2.1. Ортокладиновые	Ковдозеро, Имандра, Пяозеро
	2.2. Гаммаракантовые	Онежское, Ладожское
	2.3. Понтопорейные	Пертозеро, Укшезеро
Эвтрофированный	3. Олиготрофные эвтрофирующиеся	Мунозеро, Габозеро
	4. Олиготрофные дистрофирующиеся (олигохетные)	Куйто, Выгозеро, Ньюозеро, Янисъярви
	5. Олиготрофные эвродистрофирующиеся	Кончезеро
	6. Мезотрофные (без выраженной дистрофикации), или хиромининовые	Сямозеро, Вендюрское
	7. Мезотрофные дистрофирующиеся	Шотозеро, Вагатозеро
	8. Наиболее эвтрофированные (без выраженной дистрофикации), или эвтрофированные (в узком смысле)	Святозеро, Крошнозеро, Миккельское
	9. Эвтрофированные дистрофирующиеся (хаборусовые)	Иматозеро
	10. Эвтрофные	
Дистрофный	11. Дистрофированные	Салонъярви
	12. Дистрофные (в узком смысле)	Крюкламба, Корбламба
Ацидотрофный (ацидный)	13. Ацидотрофные	Пиоржуламба, Тервуламба

паразитологии рыб наши усилия также были бы тщетными. Паразиты — важные экологические индикаторы состояния водоемов и во многих случаях более надежные, чем их хозяева (Румянцев, 1997). Автору повезло, что озера данного региона оказались одними из наиболее изученных в гидробиологическом и типологическом отношениях.

Для изучения биоразнообразия фауны паразитов рыб в озерах разного типа использован метод фаунистических комплексов Никольского (1947) с изменениями, внесенными в него позднее рядом авторов. Ранее этот метод не раз применялся паразитологами. В нашем исследовании принята за основу классификация озер Герда (1949), но она изменена с учетом паразитологических данных.

Выделено четыре типа озер — олиготрофные, эвтрофированные, дистрофные и ацидотрофные, которые в свою очередь разделены на более мелкие единицы —

классы (табл. 2). Так, олиготрофный тип распадается на пять классов. Озера дистрофного типа и дистрофирующиеся по степени гумификации подразделяются на олиго-, мезо- и полигумозные (в табл. 2 не приводятся). Ниже дается краткая характеристика озер по паразитологическим данным. Более подробно эти данные изложены в монографии Румянцева (1996). Исходным типом всех озер являются первичные олиготрофные водоемы, которые образовались сразу после отступления последнего ледника, т. е. 10—15 тыс. лет назад. В чистом виде их сейчас нет. К ним ближе всего стоят олиготрофные ортокладиновые озера, которых сравнительно много на Кольском п-ве и в северной Карелии. Это преимущественно субарктические водоемы, фауна которых сравнительно молода и отличается наиболее высоким развитием холодноводных и оксифильных представителей бореального предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов среди всех олиготрофных озер. Специфичные для карповых рыб паразиты, представляющие бореальный равнинный комплекс, за редким исключением, отсутствуют. Очень характерно присутствие в озерах рачков рода *Salmincola* и пиявки *Acanthobdella peledina*.

Гаммаракантовые озера олиготрофного типа, а именно Онежское и Ладжское, характеризуются самым большим разнообразием фауны паразитов (около 300 видов), основу которой составляют три хорошо развитых фаунистических комплекса — бореальный предгорный, арктический пресноводный и бореальный равнинный, включающий в себя палеарктическую, понто-каспийскую и амфибореальную экологические группы. Гетерогенный характер фауны этих озер усилен также за счет присутствия видов паразитов некоторых других комплексов — солоновато-водного, атлантического, индийского равнинного. В паразитофауне лососевых рыб очень характерно наличие таких видов паразитов, как *Myxidium salvelini*, *Gyrodactylus* sp. (*Salvelinus*), *Tetraonchus borealis*, *Salmincola salmoneus*, *S. thymalli*, *S. edwardsii*. Большое разнообразие фауны этих озер несомненно во многом обусловлено их крупными размерами и наличием многих экологических ниш. Гаммаракантовые озера, хотя и близки к исходному типу первичных олиготрофных водоемов, все же отстоят от последних дальше, чем ортокладиновые озера. В них имеются уже значительно измененные отдельные акватории, подвергшиеся в большей или меньшей степени воздействию процессов эвтрофикации и дистрофикации. В эти озера проникли многие представители бореального равнинного и других комплексов, которые в ледниковый период были оттеснены в рефугиумы и освоили в них преимущественно отчлененные плесы и заливы. Несмотря на то что эти изменения были весьма существенными и привели к образованию наиболее богатой в видовом отношении фауны паразитов рыб, по сравнению с другими озерами все же они не были столь значительны, чтобы исключить принадлежность этих водоемов к олиготрофному типу. Как бы ни было, эти озера настолько велики, что Герд (1965) считает возможным относить их даже к самостоятельным биолимнологическим районам.

Понтопорейные озера олиготрофного типа (Пертозеро и др.) отличаются сильным развитием реликтовых раков (понтопорей). Это обеспечивает необходимые условия для высокой численности паразитов (*Metechinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*), жизненный цикл которых протекает при участии понтопорей. За последние десятилетия эти озера значительно продвинулись по пути эвтрофикации. При этом повышение их продуктивности происходило не столько за счет видов бореального равнинного, сколько представителей арктического пресноводного комплекса, а именно объектов зообентоса — реликтовых раков. Озера понтопорейного класса сохраняют свой статус до определенного предела нарастания процесса эвтрофикации и связанных с ним экологических изменений, за которым начинается перестройка гидрофауны. Продуктивность реликтовых раков снижается вплоть до полного их исчезновения. Сиговые рыбы выпадают или, сохраняясь определенное время, теряют свою численность. Исчезают виды паразитов, связанных с этими хозяевами — реликтовыми раками и сиговыми рыбами. Тем самым озера переходят в новое эвтрофированное состояние (эвтрофированный тип), когда рост продуктивности их

уже идет только за счет представителей бореального равнинного фаунистического комплекса и не связан с арктическим пресноводным. Пяозеро, по-видимому, ошибочно отнесено нами (Румянцев, 1996) к понтопорейному классу. Численность реликтовых ракообразных в нем, вспышка которых произошла после зарегулирования и наблюдалась нами в момент исследования, в дальнейшем стабилизировалась на прежнем уровне.

В олиготрофных дистрофирующихся озерах, каких немало в Карелии (озера Куйто, Выгозеро, Янисъярви и др.), преимущественное развитие получают процессы, связанные с дистрофикацией и гумификацией. Происходит обеднение фауны паразитов за счет видов бореального предгорного комплекса, приуроченных к лососевидным рыбам. Начинают выпадать такие виды, как *Tetraonchus borealis*, *Dactylogyrus borealis*, *Gyrodactylus thymalli*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Salmincola thymalli*. Однако обеднение арктической пресноводной фауны менее выражено и касается не столько видового состава паразитов, сколько количественных показателей зараженности ими. Особенно заметно ограничивается развитие видов паразитов, промежуточными хозяевами которых являются реликтовые раки (*Metechinorhynchus salmonis*). Сокращается разнообразие и численность паразитов, связанных с зообентосом, так как развитие последнего лимитируется железорудными отложениями на дне этих водоемов. Становятся редкими и сходят на нет *Cucullanus truttae*, *Comphoronema oschmarini*, *Rhipidocotyle campanula* и др. В то же время паразиты, жизненный цикл которых протекает при участии зоопланктона, не отличаются низкой численностью. Это цестоды родов *Proteocephalus*, *Triaenophorus*, *Diphyllobothrium*.

Озера эвтрофированного типа характеризуются снижением общего видового разнообразия паразитов (табл. 3). В первую очередь это касается бореального, предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов. Первый, за редкими исключениями, исчезает полностью, а второй — теряет большинство своих представителей, включая и тех из них (*Metechinorhynchus salmonis*), жизненный цикл которых протекает при участии реликтовых ракообразных. Отсутствие их — одна из самых характерных черт озер эвтрофированного типа. Выпадают также многие виды паразитов с прямым циклом развития, например рачки рода *Salmincola*. Это тоже характернейшая особенность данного типа озер. Отсутствуют представители солоновато-водной группы. Роль бореального равнинного комплекса возрастает. При общей потере видового разнообразия паразитов увеличивается численность отдельных видов и групп. Это инфузории родов *Apiosoma* и *Trichodina*, активно инвазирующие виды трематод рода *Diplostomum*, рачки *Ergasilus* и др.

Озера эвтрофированного типа разделяются на 5 классов. Первый — мезотрофные озера. Для них характерно крайнее обеднение фауны бореального предгорного комплекса. Исключение, может быть, составляют лишь единичные представители паразитов, связанные с подкаменщиком. Природные условия мезотрофных озер, даже таких крупных, как Семозеро, не являются благоприятными для развития видов паразитов этого комплекса.

Озера дистрофного типа включают в себя два класса — дистрофированные и собственно дистрофные. Основное отличие между ними сводится к тому, что первые из них обычно имеют сравнительно крупные размеры (например, Салонъярви), более богатую фауну, включая паразитов рыб. В них все еще сохраняются единичные представители арктического пресноводного комплекса. Эти озера обнаруживают родство с исходным эвтрофированным типом озер, от которого произошли. Дистрофикация и гумификация их связаны с поступлением болотных вод и приводят к снижению продуктивности и разнообразия видов. Озера собственно дистрофного класса, классическим примером которых служат полигумозные ламбы, характеризуются резким сокращением разнообразия видов паразитов и падением их численности. Остаются только представители одного фаунистического комплекса — бореального равнинного. В целом паразитофауна рыб в этих озерах составляет в среднем 10—15 видов.

Таблица 3

Некоторые характерные паразитологические признаки озер различного типа

Table 3. Some parasitological characters of different types of lakes

Паразиты	Типы озер			
	олиготрофные (110)	эвтрофированные (75)	дистрофные (11)	ацидотрофные (3)
Фаунистические комплексы				
бореальный равнинный	56	51	10	3
арктический пресноводный	25	7	0	0
бореальный предгорный	9	1	0	0
солончатово-водный	2	0	0	0
Рачки <i>Salmincola</i>	7	0	0	0
Виды, связанные в жизненном цикле с				
реликтовыми раками	4	0	0	0
лососевыми	18	3	0	0
моллюсками	16	12	3	0

Примечание. В скобках — количество обнаруженных видов. В таблице приводится среднее число видов паразитов.

Ацидотрофный тип озер отличается от дистрофного прежде всего тем, что их низкая продуктивность является результатом исходного (первичного) состояния. Специфические природные условия этих озер (водораздельное положение, небольшие размеры, замкнутость) обуславливают слабую минерализацию воды и отсутствие поступления биогенов, что в свою очередь исключает возможность увеличения трофности естественным путем. Паразитофауна рыб в них характеризуется наименьшим видовым разнообразием (4—5 видов). Выпадают даже такие банальные представители, как трематоды рода *Diplostomum*.

В чем же состоят основные отличия паразитологической типологии озер от системы Герда? Прежде всего в том, что в основу ее положено биоразнообразие фауны паразитов рыб, а не только количественный, чисто продукционный подход. При этом учитываются как отдельные виды-индикаторы, так и оценивается развитие фауны паразитов в целом: изменение общего разнообразия видов, перераспределение доминирующих видов, роль и соотношение отдельных фаунистических комплексов и экологических групп. Именно применение метода фаунистических комплексов и позволило выявить наличие существенных изменений видового состава фауны, которые происходят в озерах разного типа. Другая отличительная особенность — это объединение в единую типологическую схему двух рядов озер Герда — светлые (озера от олиготрофных до эвтрофных) и гумифицированные (от олиготрофных до дистрофных). Оба процесса, определяющие развитие озер, — эвтрофикация и дистрофикация — могут действовать одновременно, но проявляться в разной степени в разных озерах. Так, например, олиготрофный водоем Пяозеро не отличается заметной дистрофикацией и гумификацией, тогда как олиготрофные озера Куйто и др., расположенные также в северной Карелии, подвержены значительному влиянию этих процессов. Мезотрофные озера не выделяются в самостоятельный тип, поскольку они в итоге несут переходный характер от олиготрофных к эвтрофированным и представляют собой лишь первую ступень развития водоемов эвтрофированного типа. Они уже потеряли олиготрофный статус и относятся к мезотрофному классу эвтрофированного типа. На наш взгляд, важно разделять понятия «первичная» и «вторичная» олиготрофность озер. Первая является исходной и характерна в первую очередь для больших озер (по Герду, площадью более 5 км²). Наиболее крупные из них

(Онежское, Ладожское) характеризуются к тому же максимальным разнообразием развития жизни. Вторично низкая продуктивность в озерах возникает под влиянием прогрессирующей дистрофикации их болотными водами. Снижается не только продуктивность, но и разнообразие фауны. Этому процессу могут быть подвержены одинаково все озера независимо от их трофности (как олиготрофные, так и эвтрофированные), но в первую очередь и в максимальной степени все же сравнительно небольшие по размерам водоемы. Сам по себе признак изменения цветности (гумификации) водоемов от олигогумозных до полигумозных не может служить основным критерием для выделения типов и классов озер.

Развитие озер по линии эвтрофикации и рост продуктивности их — это естественный процесс, и трофическая система озер Тинеманна—Науманна—Герда достаточно его отражает. Однако изменения, происходящие в озерах, глубоко затрагивают весь видовой состав организмов. Нам не все равно, за счет каких элементов фауны, например арктического пресноводного или бореального предгорного комплексов, происходит рост трофности (продуктивности) озер. К эвтрофированному типу следует относить только те озера, в которых происходят существенные изменения видовой состава фауны, а не просто олиготрофные озера, в которых начался процесс эвтрофикации. В Карело-Кольской лимнологической обл. вследствие низких температур эвтрофикация озер не достигает такой высокой степени, какая наблюдается в более южных водоемах, за пределами данного региона. В ряде случаев возникает возможность более раннего перехода к дистрофикации водоема независимо от его трофности.

Такова наша концепция биологической типизации озер на основе паразитологических данных. Она учитывает прежде всего специфику озер Карело-Кольской лимнологической обл., подходит к водоемам Фенноскандии и Северной Америки, но некоторые детали ее могут изменяться применительно к другим лимнологическим областям.

Список литературы

- Абросов В. Н. Некоторые проблемы типологии озер // Круговорот в-ва и энергии в озерных водоемах. М., 1967. С. 272—282.
- Александров Б. М. К познанию малых озер южной Карелии в типологическом и гидробиологическом отношении // Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ. 1968. Т. 5, вып. 1. С. 246—256.
- Баранов И. В. Классификация озер Карело-Кольской лимнологической области // Рыбное хоз-во Карелии. Петрозаводск, 1958. Вып. 7. С. 180—193.
- Винберг Г. Г. Значение новых методов лимнологического исследования для разработки типологии озер // Тр. 5-й науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Минск, 1959. С. 21—31.
- Герд С. В. О классификации олиготрофных озер Карелии // Изв. Карело-Финской базы АН СССР. 1947. № 1—2. С. 86—97.
- Герд С. В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии // Тр. Карело-Финского гос. ун-та. Петрозаводск, 1949. Ч. 4. 198 с.
- Герд С. В. К вопросу о биомических типах озер Карелии // Тр. 7-й науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. М.; Л., 1962. С. 24—28.
- Герд С. В. Биотопы и биономия озер Карелии. Фауна озер Карелии. М.; Л.: Наука, 1965. С. 42—47.
- Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Мин. просвещ., 1961. 600 с.
- Жаков Л. А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М., 1984. 144 с.
- Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 207 с.
- Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 3. С. 221—232.
- Россолимо Л. Л. Основы типизации озер и лимнологического районирования // Накопление вещества в озерах. М., 1964. С. 5—46.

- Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск, 1996. 188 с.
Румянцев Е. А. Паразиты рыб как экологические индикаторы эвтрофикации озер // Экология. 1997. Т. 28, вып. 5. С. 347—350.
- Шульман С. С., Рыбак В. Ф. Итоги эколого-паразитологического исследования рыб пресноводных водоемов Карелии // К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.; Л.: Наука, 1964. С. 3—20.
- (Hutchinson G. E.) Хатчинсон Г. Е. Лимнология. М., 1969. 592 с.
Naumann E. Grundzuge der regionalen Limnologie // Die Binnengewasser. 1932. Bd 2. S. 1—176.
Thienemann A. Die beiden Chironomusarten der Tiefenfauna der norddeutschen Seen: Ein hydrobiologischen Problem // Arch. Hydrobiol. 1922. Bd 13. P. 609—646.

Институт биологии КЦ РАН,
Петрозаводск, 185610

Поступила 28.02.1999

THE CONCEPTION OF THE PARASITOLOGICAL TYPOLOGY OF LAKES

E. A. Rumyantsev

Key words: parasites of fishes, formation of parasite fauna, lake typology.

SUMMARY

The parasitological typology of lakes is proposed (with example of the Karelia-Kola limnological region). The characteristics of the main types of lakes with allowance of the parasitological data are given. The parasitological typology of lakes is based on studies of the parasite fauna diversity and differs from the trophical classification for lakes proposed by S. V. Gerd (1949).