УДК 591-69:576,89(28)

ОСОБЕННОСТИ РАССЕЛЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ МИКСОСПОРИДИЙ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ ПАЛЕОАРКТИКИ

© В. К. Митенев,[1] З. С. Донец[2]

[1] Полярный НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии
ул. Книповича, 6, Мурманск, 183763
E-mail: paralab@pinro.ru
[2] Ярославский государственный университет
Поступила 07.09.2007

Приведен полный таксономический состав (158 видов) пресноводных миксоспоридий европейской части Палеоарктики. Показано их распределение по фаунистическим комплексам и группам. Проведен анализ сходства фауны миксоспоридий по зоогеографическим округам и участкам. Обсуждаются исторические предпосылки расселения и формирования пресноводной фауны.

Впервые зоогеографический анализ миксоспоридий с применением метода фаунистических комплексов и экологических групп (Никольский, 1947, 1953; Яковлев, 1964; Сычевская, 1983) был проведен Донец (1967, 1979). Эта проблема подробно рассматривается в монографии, посвященной классу миксоспоридий мировой фауны (Шульман и др., 1997). Вместе с тем за последние годы значительно пополнились материалы по миксоспоридиям в ряде европейских регионов. Обобщение и анализ имеющихся данных, на наш взгляд, позволит раскрыть некоторые черты различия (сходства) и характер расселения фауны пресноводных миксоспоридий по зоогеографическим округам и участкам европейской части Палеоарктики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве материала использованы основные сводки по миксоспоридиям пресноводных рыб (Шульман, 1966; Донец, 1979; Донец, Шульман, 1984; Шульман и др., 1997) и ряд работ, опубликованных за последнее десятилетие (Бурякина, 1995; Колесникова, 1996; Доровских, 1997; Румянцев, Иешко, 1997; Тирахов, 1998; Керимова, 1998; Митенев, 2002; Авдеева, Евдокимова, 2004; Тирахов и др., 2004; Кирюшина, 2004).

Сравнительный эколого-географический анализ фауны пресноводных миксоспоридий проведен по зоогеографическим округам (по Бергу). Одна-

ко, учитывая геоклиматические различия северных природных регионов, Невский и Европейский округи разделены на участки. В Невский округ включено 2 участка. В один из них вошли водоемы Западной Двины, Невы и Невской губы (Балтийский бассейн), в другой — Южная Карелия с бассейнами Ладожского и Онежского озер. Европейский округ разграничен на 4 участка: Баренцевоморский (водоемы Баренцевоморского бассейна Кольского п-ова), Беломорский (водоемы Беломорского бассейна Кольского п-ова и Северной Карелии), бассейны рек Северная Двина и Печора. Анализ сходства состава фауны миксоспоридий по зоогеографическим округам и участкам проведен методом построения дендрограмм на основе коэффициента Серенсена-Чекановского (Песенко, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени в водоемах европейской части Палеоарктики зарегистрировано 158 видов миксоспоридий, относящихся к 6 фаунистическим комплексам (см. таблицу). Из них бореальный равнинный в результате выявленной корреляции с ранее установленными верхнетретичным и понто-каспийским комплексами (по Никольскому, 1947) разделен на ряд экологических групп (Яковлев, 1964; Донец, 1979; Шульман и др., 1997). К ним относятся палеоарктическая, понто-каспийская, амфибореальная, рионская, неясные бореальные равнинные, известные для водоемов Европы. Часть миксоспоридий (15 видов), встречающаяся в различных геоклиматических условиях со слабо изученной экологией не отнесена к какому-либо комплексу.

В расселении и формировании пресноводной фауны на территории европейской части Палеоарктики важную роль сыграли геоклиматические события. Так, в эпоху плейстоцена территории Европейского Северо-запада и Западной Сибири подвергались великим оледенениям, чередующимся с межледниковыми трансгрессиями и регрессиями Мирового океана, что сопровождалось сменой климатических фаз. В максимальную стадию оледенения последнего Евроазиатского ледника образовавшаяся великая приледниковая система стока через приледниковые озера и ложбины сбрасывала пресные воды в бассейны южного склона Евразии. Вместе с тем на протяжении тысячелетий (вплоть до беллинга) приледниковые озера на огромной территории в тот или иной период оледенения соединялись между собой и принадлежали бассейнам то Черного и Каспийского, то Балтийского и Белого морей. За последние 13—12 тыс. лет многократно чередовались климатические фазы и гидрографические сети Балтики и Европейского Севера (Квасов, 1963; Гричук, 1965; Лавров, 1977; Никонов, 1977; Евзеров, Кошечкин, 1980; Гросвальд, 1983; Блажчишин, 1984, и др.). Это в свою очередь обусловило обмен, смешивание пресноводной фауны различных водных систем и распространение ее по регионам как в широтном, так и в долготном направлениях. В результате водоемы южного склона дополнительно приобрели арктическую пресноводную фауну, водоемы северного склона обогатились бореальной эврибиотной и теплолюбивой фауной, в Европейский зоогеографический округ проникли сибирские эндемики (Никольский, 1947; Шульман, 1958; Берг, 1962; Кудерский, 1969,

Распределение миксоспоридий по округам и участкам европейской части Палеоарктики

Distribution of Myxosporidia by areas and districts of the European Part of Paleoarctic

Виды миксоспоридий	Чо	Ко	Ро	Но		Ео			
				ЗДН	ЮК	Бар. уч.	Бел. уч.	СД	П
БОРЕАЛЬНЫЙ РАВНИННЫЙ КОМПЛЕКС									
Палеоарктическая группа									
Myxidium rhodei Léger	+	+	+	+	+		+	+	+
M. lieberkuehni Bütschli	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. macrocapsulare Auerbach	+	+	+		+		+	+	+
M. pfeifferi Auerbach	+	+	+	+			+	+	+
M. giardi Cépède	+	+	+	+	+				
Zschokkella nova Klokačewa	+	+	+	+	+	+	+		
Sphaerospora carassii Kudo	+	+		+					+
S. pectinacea Botscharova et Donec		+					+		
S. renicola Lom et Dykova	+		+	+					
S. molnari Lom, Dycova, Pavlascova, Grupcheva	+								
Chloromyxum cristatum Léger	+	+	+	+	+		+	+	
Ch. esocinum Dogiel		+	+	+	+	+	+	+	
Ch. fluviatile Thélohan	+	+	+	+	+		+	+	
Ch. mitenevi Schulman						+	+	+	
Myxosoma anurum (Cohn)	+	+	+	+	+	+	+	+	
M. dujardini Thélohan	+	+	+	+	+		+	+	
M. basilamellaris (Lom et Molnar)	+								
Hoferellus schulmani Golikowa			+						
Myxobolus albovae Krassilnikova	+								
M. bramae Reuss	+	+	+	+	+		+	+	+
M. carassii Klokačewa	+	+	+	+	+			+	
M. dispar Thélohan	+	+	+	+	+		+	+	
M. donecae Kaschkowsky	+	+			+		+		
M. diversicapsularis Sluchai	+	+	+	+	+		+	+	
M. musculi Keysselitz	+	+	+	+	+		+	+	+
M. obesus Gurley	+	+	+	+	+		+		
M. oviformis Thélohan	+	+	+	+	+		+	+	
M. permagnus Wegener	+	+	+	+				+	+
M. improvisus Isjumova	+	+	+	+			+		
M. nemeczeki Schulman	+	+	+	+	+		+		
M. elegans Kaschkowsky	+	+	+	+			+		+
M. ellipsoides Thélohan	+	+	+	+	+		+	+	+
M. intimus Zaika	+	+							
M. muelleri Bütschli	+	+	+	+	+		+	+	+
M. muelleriformis Donec et Tozyjakova	+	+	+	+				+	

Продолжение таблицы

Виды миксоспоридий	Чо	Ко	Ро	Но		Ео			
				ЗДН	ЮК	Бар. уч.	Бел. уч.	СД	П
M. pseudodispar Gorbunova	+	+	+	+	+		+	+	+
M. gobii Lom	+	+							
Henneguya creplini (Gurley)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
H. lobosa (Cohn)	+	+	+	+	+		+	+	+
H. oviperda (Cohn)	+	+	+	+	+			+	+
H. psorospermica Thélohan	+	+	+	+	+	+	+	+	+
H. schizura (Gurley)	+	+	+	+					
H. donecae Schulman			+						
Thelohanellus fuhrmanni (Auerbach)	+	+	+	+					
T. oculileucisci (Trojan)	+	+	+	+	+	+	+		+
T. pyriformis (Thélohan)	+	+	+	+	+		+		+
Понто-каспийская группа									
Chloromyxum légeri (Touraine)	+	+	+		+		+		
Myxosoma multiplicata (Reuss)	+	+	+						
M. ergensi (Lom)	+								
M. lomi Chernova	+								
Hoferellus cyprini Doflein	+	+	+	+					
Myxobolus alburni Donec	+	+							
M. bliccae Donec et Tozyjakova	+	+	+	+	+			+	
M. chondrostomi Donec	+	+							
M. cycloides Gurley	+	+	+	+					
M. exiguus Thélohan	+	+	+	+	+				
M. gigas Auerbach	+	+	+	+	+				
M. kuleminae Donec	+	+	+						
M. karelicus Petruschewsky	+	+	+	+	+				
M. magnus Awerinzev	+	+	+	+	+			+	
M. minutus Nemeczek	+	+	+	+	+				
M. rotundus Nemeczek	+	+	+	+	+				
M. rutili Donec et Tozyjakova	+	+	+	+	+		+		
M. sandrae Reuss	+	+	+	+	+			+	
M. schulmani Donec	+	+	+		+				
M. subepithelialis Weiser	+	+	+						
Henneguya acerinae Schröder	+			+					
H. gigantea Nemeczek	+	+		+					
Амфибореальная группа									
Zschokkella sturionis Tripathi	+	+							
Sphaerospora gobiensis Lom, Pavlaskova, Dykova	+								
Chloromyxum misgurni Cudo	+								

Виды миксоспоридий	Чо	Ко	Ро	Но		Ео			
				ЗДН	ЮК	Бар. уч.	Бел. уч.	СД	П
Myxosoma acuta Fujita	+								
M. circulus (Achmerov)	+	+	+		+				
Myxobolus cyprini Doflein	+	+	+	+	+		+	+	
M. dogieli I. et B. Bychowsky	+	+	+	+	+			+	
M. kubanicus I. et B. Bychowsky	+	+							
M. macrocapsularis Reuss	+	+	+	+	+		+	+	+
M. pseudorasborae Achmerov			+	+					
M. cyprinicola Reuss	+	+	+				+	+	
M. squamae Keysselitz	+	+							
Henneguya cutanea Dogiel et Petruschewsky	+	+	+	+	+			+	+
Рионская группа									
Chloromyxum colchicum Chernova	+	+							
Myxobolus baueri Chernova	+	+	+						
M. crassus Chernova	+		+						
Неясные бореальные равнинные									
Myxidium schulmani Chernova	+	+	+	+					
Zschokkella costata Kaschkowsky		+	+		+		+		
Sphaerospora galinae Evlanov			+						
S. poljanski Kulemina		+							
S. sapae Donec	+	+							
S. markevitschi Donec	+								
Chloromyxum kabanovae Schaova	+	+	+						
Myxobilatus legeri (Cépède)		+	+	+	+		+		
M. gobii Evlanov			+						
Hoferellus conifer Gavrilova	+	+							
Myxobolus gobiorum Donec	+	+							
M. gujenoty Naville	+	+	+						
M. marginatus Kulemina		+							
M. strelkovi Kostarev et Kulemina	+	+							
M. thelohanellus Schulman et Wichrova		+		+					
БОРЕАЛЬНЫЙ ПРЕДГОРНЫЙ КОМПЛЕКС									
Myxidium barbatule Cépède	+	+	+	+	+				
M. truttae Léger	+	+	+	+					

Виды миксоспоридий	Чо	Ко	Ро	Но		Ео			
				ЗДН	ЮК	Бар. уч.	Бел. уч.	СД	П
Chloromyxum thymalli Lebzelter	+				+		+		
Ch. truttae Léger	+	+		+	+	+	+		
Myxosoma cerebralis (Hofer)	+		+	+			+		
M. undulata (Lom)	+								
Myxobolus cybinae Mitenev					+	+	+		+
M. infundibulatus Donec et Kulakowskaja	+	+							
M. lomi Donec et Kulakowskaja	+		+	+				+	+
M. nemachili Weiser	+	+	+						
M. neurobius Schuberg et Schröder			+			+	+		+
БОРЕАЛЬНЫЙ ГОРНЫЙ КОМПЛЕКС									
Myxidium salmonis Kulakowskaja	+	+			+	+	+		
Myxobolus salmonis Donec,Wartanjan, Mkrtschan	+	+							
АРКТИЧЕСКИЙ ПРЕСНОВОДНЫЙ КОМПЛЕКС									
Myxidium salvelini Konovalov et Schulman					+				
Sphaerospora cristata Schulman		+	+	+	+	+	+		
Chloromyxum dubium Auerbach		+	+	+	+	+	+		
Ch. mucronatum Gurley	+	+	+	+	+	+	+		
Ch. pseudomucronatum Kaschkowsky		+			+	+	+		
Ch. coregoni Bauer		+			+	+	+		
Ch. wardi Kudo							+		
Caudomyxum nanum Bauer	+	+	+	+					
Myxobolus lotae Mitenev		+			+	+	+	+	+
Henneguya zschokkei (Gurley)			+	+	+	+	+	+	+
ПЕРЕДНЕАЗИАТСКИЙ КОМПЛЕКС									
Neomyxobolus olae Miroshnichenko	+								
Chloromyxum varicorhini Gogebaschwili		+							
Ch. barbi Dogiel	+		+						
Ch. donecae Gogebaschwili		+							
Myxosoma branchialis Markewitsch	+	+							
Myxobolus caudatus Gogebaschwili	+	+							

Продолжение таблицы

Виды миксоспоридий	Чо	Ко	Ро	Но		Ео			
				ЗДН	ЮК	Бар. уч.	Бел. уч.	СД	П
M. lobatus Dogiel	+	+							
M. impressus Miroshnichenko	+	+							
M. musajevi Kandilov		+							
M. pfeifferi Thélohan	+	+	+						
M. rachmani Allamuratov	+	+							
M. samgoricus Gogebaschwili		+							
M. tauricus Miroshnichenko	+								
M. cristatus Schulman		+	+						
M. cordis Keysselitz	+	+	+						
M. azerbaidzhanicus Ibragimov		+							
СОЛОНОВАТОВОДНЫЙ КОМПЛЕКС									
Sphaerospora elegans Thélohan	+	+	+	+	+		+		
Myxobilatus schulmani Mitenev							+		
M. medius (Thélohan)	+	+		+	+				
M. gasterostei (Parisi)	+	+	+	+	+	+	+	+	
Henneguya pungitii Achmerov							+		
НЕОПРЕДЕЛЕННЫЕ									
Chloromyxum carassii Achmerov		+							
Ch. kovaljovae Evlanov			+						
Myxobilatus fragilicaudus R. Schulman					+				
Myxosoma tisae (Lom)	+								
Myxobolus isakovi Schaova	+								
M. evdokimovae Evlanov			+						
M. musseliusae Jakowtschuk	+								
M. stepanovi Allamuratov et Iscov		+							
M. alievi Gasimagomedov		+							
M. lencorani Kerimova		+							
M. parvus Schulman		+							
M. saidovi Gasimagomedov		+							
M. koi Kudo	+								
Henneguya chaibulaevi Gasimagomedov		+							
Thelohanellus misgurni (Kudo)		+							

Примечание. Чо — Черноморский округ, Ко — Каспийский округ, Ро — Рейнский округ, Но — Невский округ (ЗДН — Западная Двина, Нева и Невская Губа, ЮК — водоемы Южной Карелии), Ео — Европейский округ (Бар. уч. — водоемы северной части Кольского п-ова, Бел. уч. — водоемы южной части Кольского п-ова и Северной Карелии, СД — Северная Двина, П — Печора).

1971; Линдберг, 1972; Донец, 1979; Решетников, 1980; Жаков, 1984; Митенев, 1997, 1998; Шульман и др., 1997; Румянцев, 2001, и др.). Поэтому, не вдаваясь в спорные детали, мы полагаем, что геоклиматические события позднего плейстоцена и их влияние на расселение и формирование пресноводной фауны достаточно достоверны.

Однако многие вопросы данной проблемы остаются не решенными и нуждаются в дополнительных исследованиях. В этой связи предлагаемые нами суждения по расселению пресноводных миксоспоридий и установлению сходства их фауны по регионам европейской части Палеоарктики представляют определенный интерес.

Проведенный анализ (см. таблицу) показал значительную гетерогенность в распределении миксоспоридий по регионам. Ярко выраженная таксономическая неоднородность проявляется на уровне фаунистических комплексов и групп. Самый многочисленный бореальный равнинный комплекс включает в себя 5 групп. Преобладающей среди них (46 видов из 99) является эврибионтная палеоарктическая группа. Значительным таксономическим разнообразием она представлена в водоемах бассейнов Каспийского, Черного и Балтийского морей. Среди них многие виды (*Myxidium pfeifferi, Sphaerospora carassii, S. renicola, Myxobolus albovae, M. permagnus, M. improvisus, M. elegans, M. muelleriformis, Henneguya schizura, Thelohanellus piriformis*) неизвестны для водоемов Южной Карелии. Хотя почти все они, за исключением *S. renicola, H. schizura*, встречаются в ряде водоемов Европейского округа. И только *Myxobolus danecae*, известный из бассейнов Понто-Каспия, Южной Карелии не отмечен в водоемах Балтики. Тем не менее фауна миксоспоридий палеоарктической группы в водоемах Южной Карелии, расположенных на стыке западных, северо-восточных и южных крупных пресноводных систем, наиболее близка к таковой бассейнов Каспийского (83.6 %), Балтийского (81.8 %) морей и беломорского участка Европейского округа (82.8 %). Соотношение общих видов этой группы Южной Карелии, Северной Двины и Печоры составляет 74.5—61.2 %. Примерно на этом уровне отмечено сходство палеоарктических видов этих рек с Каспийским бассейном. В баренцевоморской палеоарктической группе известно лишь 8 видов и мера их сходства с фауной миксоспоридий других регионов колеблется в пределах 30 %, и только с Беломорским участком она составляет 42.1 %. Наибольшее количество общих видов миксоспоридий палеоарктической группы отмечено в водоемах Понто-Каспия и Балтийского бассейна (90 %). Видовое сходство миксоспоридий Каспийского бассейна и Беломорского участка, а также Балтийского бассейна и Беломорского участка составляет около 80 %.

Иная географическая картина вырисовывается у теплолюбивой понто-каспийской группы миксоспоридий. Представителями этой малочисленной (22 вида) группы освоены главным образом водоемы бассейнов Каспийского, Черного и Балтийского морей. Относительно меньшее количество видов известно в Южной Карелии, по 2, 3 вида соответственно в Беломорском участке и Северной Двине, и вовсе не встречаются в Печоре и Баренцевоморском участке (см. таблицу). Сходство фауны миксоспоридий Понто-Каспия и водоемов Балтики составляет 90.0 %. Многие виды из этих бассейнов (*Myxosoma multiplicata, Hoferellus cyprini, Myxobolus cycloides, M. kuleminae, M. subepithelialis, Henneguya acerinae, H. gigantea*) не

встречаются ни в Южной Карелии, ни в водоемах Европейского округа. Однако для Южной Карелии, если сохраняется одинаково высокое сходство фауны миксоспоридий с водоемами Каспийского и Балтийского бассейнов (75.8 %), то для Южной Карелии и Беломорского участка это соотношение составляет лишь 30.8 %.

Амфибореальная теплолюбивая группа (13 видов) миксоспоридий в отличие от понто-каспийской получила более широкое (амфибореальное) распространение. Бóльшим количеством видов этой группы освоены водоемы южных и юго-западных бассейнов. Меньшее число их встречается в северо-восточной европейской части Палеоарктики, и вовсе они отсутствуют в Баренцевоморском участке (см. таблицу). Высокое сходство амфибореальных видов отмечено между Балтийским бассейном и Южной Карелией (83.3 %), относительно ниже — между Каспийским округом, Южной Карелией и Северной Двиной (71.4 %). Сходство фауны миксоспоридий этой группы между Южной Карелией и Беломорским участком составляет 50.0 %.

В рионскую группу выделено 3 вида миксоспоридий (*Chloromyxum colchicum, Myxobolus baueri, M. crassus*), которые ранее были известны только в водоемах Колхидской низменности (Шульман и др., 1997). Позднее в бассейне р. Неман были обнаружены *M. baueri, M. crassus* у рыбца (Авдеева, Евдокимова, 2004), а в бассейне Волги — *Ch. colchicum* у плотвы (собственные данные) и *M. baueri* у красноперки (Колесникова, 1966). Таким образом, ареал этой группы расширился вплоть до Рейнского округа.

Мало изученные миксоспоридии (15 видов) отнесены к неясной бореальной равнинной группе. Почти все они, за исключением *Sphaerospora markevitschi и Myxobolus gujenoti*, встречаются у эврибионтных равнинных и теплолюбивых карповых рыб и приурочены главным образом к водоемам Каспийского, Черноморского и Рейнского округов.

Для анализа общей картины соотношения видового состава миксоспоридий бореального равнинного комплекса по округам и участкам построена дендрограмма сходства (рис. 1). В ней выделяется 2 группы. В одну из них вошли с относительно высокой мерой сходства водоемы Каспийского, Черноморского округов, Балтийского бассейна и Южной Карелии Невского округа. К ним примыкает Беломорский участок Европейского округа. Самостоятельную группу образуют Северная Двина и Печора. По сходству эта группа ближе к Беломорскому участку. Отдельно выделяется Баренцевоморский участок Европейского округа с обедненной фауной миксоспоридий.

Таким образом, проведенный сравнительный анализ сходства фауны миксоспоридий бореального равнинного комплекса показал более тесные связи фаун между водоемами Понто-Каспийской провинции, Балтийского бассейна и Южной Карелии. Также следует отметить, что в водоемах южного и северного склонов четко прослеживается обеднение видового состава миксоспоридий бореального равнинного комплекса и входящих в него групп в восточном и северо-восточном направлениях.

Для миксоспоридий бореального предгорного комплекса, помимо оксифильности и реофильности, свойственна холодолюбивость. Однако большинством видов освоены водоемы Черноморского округа и Балтийского бассейна (см. таблицу). Сходство предгорной фауны между ними состав-

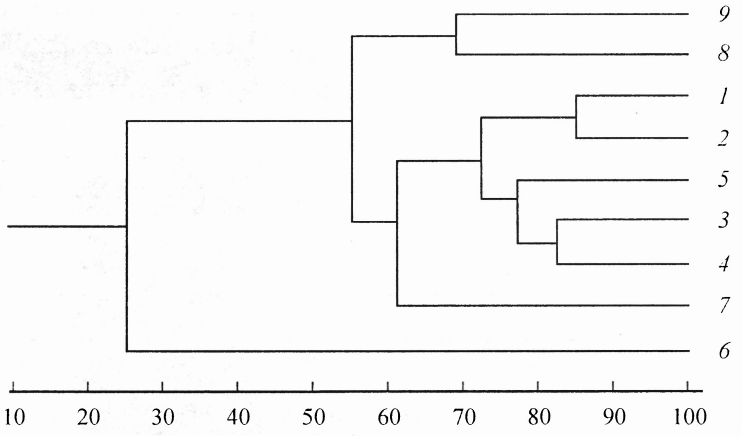

Рис. 1. Дендрограмма сходства фауны миксоспоридий бореального равнинного комплекса водоемов европейской части Палеоарктики.

1 — Черноморский округ, *2* — Каспийский округ, *3* — Рейнский округ, *4* — Западная Двина, Нева и Невская губа, *5* — Южная Карелия, *6* — Баренцевоморский участок, *7* — Беломорский участок, *8* — Северная Двина, *9* — Печора.

Fig. 1. Dendrogram of similarity between Myxosporidia faunas in the boreal plain complex of water bodies in the European Part of Palaearctic.

ляет 75.0 %. В водоемах Каспийского округа и Южной Карелии известно 5 и 4 вида соответственно. Для них общими оказались *Myxidium barbatule* и *Chloromyxum truttae.* Баренцевоморский участок приближен к Беломорскому (75.0 %) и Печоре (66.7 %). В Северной Двине известен только один вид *Myxobolus lomi*. Таким образом, видовой состав миксоспоридий бореального предгорного комплекса Европейского округа оказался беднее Черноморского округа и водоемов Балтийского бассейна.

Из двух видов миксоспоридий бореального горного комплекса только *Myxidium salmonis* получил более широкое распространение (см. таблицу). В водоемах Кольского п-ова он отмечен у проходных лососевых рыб (Митенев, 2002).

Расселение миксоспоридий холодолюбивого арктического пресноводного комплекса в отличие от бореального предгорного произошло главным образом в водоемах Каспийского бассейна, Южной Карелии, Баренцевоморского и Беломорского участков. Отличительной чертой фаун этих регионов является большое число общих видов и высокое сходство (от 80 до 93 %). Относительно беднее видовое разнообразие миксоспоридий этого комплекса в Балтийском бассейне. Менее реофильные, но более холодолюбивые виды арктического пресноводного комплекса оказались редким исключением для Черноморского округа. Пока остается неясным сильное обеднение как арктического пресноводного, так и бореального предгорного комплексов в Северной Двине и Печоре.

Миксоспоридии, вошедшие в переднеазиатский комплекс, сформировавшийся в водоемах горного питания и аридных климатических условиях субтропиков, обладают реофильностью и значительной эврибионтностью в отношении температуры и кислородного режима (Шульман и др., 1997). В европейской части Палеоарктики основное расселение они получили в водоемах Понто-Каспийской провинции. Тем не менее часть миксоспори-

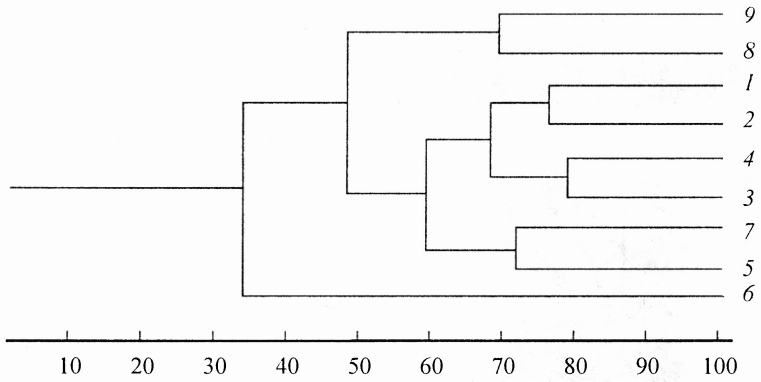

Рис. 2. Дендрограмма сходства общей фауны миксоспоридий водоемов европейской части Палеоарктики.

Обозначения регионов см. рис. 1.

Fig. 2. Dendrogram of similarity between total Myxosporidia faunas in the water bodies of European Part of Palaearctic.

дий этого комплекса с их основным хозяином — усачом проникли вплоть до Рейнского округа.

Миксоспоридии с хорошо выраженной эвригалинностью выделены в солоноватоводный комплекс. Представители этого комплекса встречаются повсеместно, где обитают колюшки. Пока не ясны причины их отсутствия в Печоре.

Анализ расселения по регионам всей фауны миксоспоридий с построением дендрограммы сходства (рис. 2) показал иную картину по сравнению с таковой бореального равнинного комплекса (рис. 1). Если для бореального равнинного комплекса отмечена высокая общность фауны миксоспоридий между Понто-Каспийской провинцией, водоемами Балтийского бассейна и Южной Карелии, то у общего видового состава наибольшее сходство проявляется между Понто-Каспием и Балтикой. К ним лишь примыкают близкие по сходству Южная Карелия и Беломорский участок. Самостоятельную группу, как и в бореальном равнинном комплексе, образуют Северная Двина и Печора. С относительно низким коэффициентом сходства она приближена к группе Беломорского участка и Южной Карелии. Как и следовало ожидать, отдельно выделяется с обедненной фауной миксоспоридий Баренцевоморский участок.

Таким образом, на основании анализа сходства и различия фауны миксоспоридий по водоемам европейской части Палеоарктики представляется возможным проследить характер расселения ее в недалеком историческом прошлом. Опираясь на геологические гипотезы плейстоценовой эпохи, не вникая в тонкости ее геоклиматических событий, следует полагать, что основное влияние на расселение современной пресноводной фауны, как упоминалось выше, оказал последний — Евроазиатский (Валдайский) ледниковый период, длившийся около 60 тыс. лет. Геологические данные свидетельствуют о сложных процессах формирования и распада ледникового покрова, сопровождавшихся глубокими гидро-геоклиматическими преобразованиями. Увеличение массы ледника обусловливало пресноводные трансгрессии ледниково-подпрудных озер и сбрасывание вод на юг. При

отступлении и распаде его и движении земной коры проявлялись морские трансгрессии. Периодически возникали или перекрывались водные анастомозы между крупными гидросистемами. Например, в аллереде избыток пресных вод сбрасывался из Балтийского ледникового озера в Белое море (Блажчишин, 1984), а в голоцене Кольский п-ов неоднократно подвергался морским трансгрессиям (Кошечкин и др., 1973).

Перемещение водных масс, нестабильность гидрологического режима водоемов, смена климатических фаз в поздне- и послеледниковое время оказали сильное влияние на характер расселения и формирования пресноводной фауны. Следует полагать, что качественный состав фауны в водоемах различных широт в недалеком историческом прошлом мог обогащаться или обедняться. При смене климатических условий в этот период частично адаптировались холодолюбивые формы в водоемах южных широт, теплолюбивые — в водоемах северных широт. Примером такого положения служат находки в бассейне р. Онеги ископаемых остатков четырехтысячилетней давности теплолюбивых понто-каспийских рыб: красноперки, жереха и синца, которые сейчас в бассейне Белого моря не обитают (Никольский, 1943). Поэтому следует полагать, что современная пресноводная фауна моложе той, которая существовала в европейской части Палеоарктики в недалеком историческом прошлом.

Сопоставление фауны миксоспоридий по округам и участкам, полученные оценки сходства и различия позволяют установить возможные пути ее расселения. По-видимому, балтийская фауна обогащалась за счет таковой Понто-Каспийской провинции. Из Балтики проходило расселение фауны в западном и восточном направлениях. Определенную роль в переселении фауны в северные водоемы играл и Волжский бассейн. Как было показано, бореальная равнинная фауна Понто-Каспия по сходству близка как к Балтийскому бассейну, так и Южной Карелии. Однако в целом по всем фаунистическим комплексам и группам отмечено большее сходство фауны Понто-Каспийской провинции с Балтийским бассейном, а Балтийского бассейна с водоемами Южной Карелии. Водоемы севера и северо-востока Европы пополнялись фауной западных водоемов и, возможно, из Волжского бассейна, а также за счет Сибирского округа, что подтверждается обитанием среди паразитов рыб сибирских эндемиков в Печоре (*Azygya robusta, Neoechinorhynchus crassus, Salmincola nordmanni, Coregonicola producta, C. orientalis)* и в Беломорском участке (*Philomena sibirica, N. crassus*). Баренцевоморский участок заселялся атланто-балтийской фауной через опресненный прибрежный норвежский бассейн в аллередский климатический оптимум и беломорской фауной по водным анастомозам в период атлантического климатического оптимума.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность заведующему лабораторией паразитологии и физиологии рыб ПИНРО А. Б. Карасеву за ценные советы при подготовке рукописи.

Список литературы

Авдеева Е. В., Евдокимова Е. Б. Результаты эколого-паразитологического исследования рыб некоторых водоемов Калининградской области: обзор // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии / Под. ред. Ч. М. Нигматуллина. Матер. I и II междунар. чтений, посвящ. памяти и 85-летию со дня рождения С. С. Шульмана. Калининград: Изд-во КГТУ, 2004. С. 188—200.

Берг Л. С. Обзор распространения пресноводных рыб Европы // Избранные труды. М.: Изд-во АНСССР, 1962. С. 238—319.

Блажчишин А. И. Главные этапы истории Балтийского моря // Геологическая история и геохимия Балтийского моря. М.: Наука, 1984. С. 98—105.

Бурякина А. В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология). Дис. ... канд.биол.наук. СПб.: ГОСНИОРХ, 1995. 384 с.

Гричук В. П. Палеогеография Северной Европы в позднем плейстоцене // Последний европейский ледниковый покров. М.: Наука, 1965. С. 166—175.

Гросвальд М. Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.

Донец З. С. Зоогеографическая характеристика слизистых споровиков (Myxosporidia) пресноводных рыб УССР // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 3. С. 185—190.

Донец З. С. Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. 1979. Т. 87. С. 65—90.

Донец З. С., Шульман С. С. Тип книдоспоридии // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. С. 88—251.

Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Простейшие // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 4. С. 296—305.

Евзеров В. Я., Кошечкин Б. И. Палеогеография плейстоцена западной части Кольского полуострова. Л.: Наука, 1980. 105 с.

Жаков Л. А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.

Квасов Д. Д. Влияние оледенений на развитие гидрографической сети Русской равнины // Тр. Лаб. озероведения АН СССР. 1963. Т. 15. С. 247—286.

Керимова Р. К. Миксоспоридии рыб водоемов Азербайджана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку: Ин-т зоол. АН Азербайджана. 1998. 18 с.

Кирюшина М. В. Паразитофауна основных пресноводных рыб Латвии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: ФТНУ «ГосНИОРХ». 2004. 26 с.

Колесникова И. Я. Экология и фауна паразитических простейших рыб Рыбинского и Шекснинского водохранилищ: Дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН. 1996. 266 с.

Кошечкин Б. И., Каган Л. Я., Кудлаева А. Л., Малясова Е. С., Первунинская Н. А. Береговые образования поздне- и послеледниковых морских бассейнов на юге Кольского полуострова // Палеогеография и морфоструктуры Кольского полуострова. Л.: Наука, 1973. С. 87—133.

Кудерский Л. А. Роль приледниковых водоемов в формировании пресноводной ихтиофауны Северо-Запада Европейской части СССР // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1969. С. 93—94.

Кудерский Л. А. О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-Запада Европейской части СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1971. Т. 76. С. 113—124.

Лавров А. С. Кольско-Мезенский, Баренцевоморско-Печерский и Новоземельско-Колвинский ледниковые потоки // Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы. М.: Наука, 1977. С. 83—100.

Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 548 с.

Митенев В. К. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. 199 с.

Митенев В. К. К истории формирования пресноводной фауны паразитов европейского севера России // Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Сб. науч. тр. ПИНРО. Мурманск, 1998. С. 34—49.
Митенев В. К. Паразитические простейшие пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. 124 с.
Никольский Г. В. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря // Зоол. журн. 1943. Т. 22, вып. 1. С. 27—32.
Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 3. С. 221—232.
Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1953. С. 65—76.
Никонов А. А. Голоценовые и современные движения земной коры. М.: Наука, 1977. 240 с.
Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 302 с.
Румянцев Е. А. К истории формирования фауны паразитов рыб внутренних водоемов Европейского Севера // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 213—220.
Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Паразиты рыб водоемов Карелии: Систематический каталог. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1997. 120 с.
Сычевская Е. К. История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов // Рыбы Монгольской Народной Республики. М., 1983. С. 223—227.
Тирахов А. Д. Паразиты рыб озер Белого и Лозско-Азатского (фауна, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1998. 20 с.
Тирахов А. Д., Донец З. С., Курмашова Л. В., Гаврилова Е. А., Клюканова Л. А. Паразиты рыб озера Плещеево (Ярославская область) // Сб. науч. тр. Болезни рыб. Вып. 79. М., 2004. С. 165—170.
Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб СССР // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 184—230.
Шульман С. С. Миксоспоридии фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 507 с.
Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. Класс миксоспоридий (Myxosporea) мировой фауны. Т. 1. СПб: Наука, 1997. 578 с.
Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 1 (30). С. 10—22.

PECILIARITIES OF THE DISTRIBUTION OF FRESHWATER MYXOSPOREA IN THE EUROPEAN PART OF PALAEARCTIC

V. K. Mitenev, Z. S. Donets

Key words: Myxosporea, Europe, faunistic complexes, zoogeography.

SUMMARY

The complete taxonomic composition (158 species of freshwater Myxosporea inhabiting European Part of Palaearctic is presented. Their distribution by faunistic complexes and groups is established. Analysis of similarity between myxosporean faunas by zoogeographical areas and districts is carried out. Historical background of the distribution and formation of the freshwater myxosporean fauna is discussed.