

## ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ИХТИОФАУНЫ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

Л. А. КУДЕРСКИЙ

*Институт озераведения РАН*

Ихтиофауна Онежского озера неоднородна в экологическом отношении и состоит из трех основных групп видов: холодноводных, относительно тепловодных и фоновых. Совместный анализ экологии рыб, особенности видового состава рыбного населения озера (а также прилежащих водных бассейнов) и палеолимнологические материалы позволили наметить следующую схему появления этих групп рыб. Вселение осуществлялось двумя основными волнами. Первая из них, наиболее древняя, включает холодноводные (микулинские реликты) и некоторые фоновые виды. Они появились в позднеледниковье во время существования Южно-Онежского приледникового водоема. Вторая волна, более молодая, представлена относительно тепловодными видами (Волго-Каспийские иммигранты). Они проникли в озеро в пльвиальную эпоху голоценового климатического оптимума из Верхне-Волжской водной системы через бассейн Белого озера непосредственно или (что более вероятно) через бассейн реки Онеги.

L. A. KUDERSKY. PATHWAYS OF THE FISH FAUNA FORMATION IN LAKE ONEGO

The fish fauna of Lake Onego is ecologically heterogeneous, composed of three major groups of species: psychrophilic, relatively thermophilic and background fishes. Drawing upon the combined analysis of the fish ecology, species composition of the fish population in the lake (as well as in adjacent basins) and palaeolimnological materials the following scheme of emergence of the fish species groups was outlined. The species arrived in two major waves. The first, most ancient one comprised cold-water (Eemian relicts) and some background species. They arrived here in the Late Glacial, when there existed the South Onego periglacial lake. The second, younger wave of arrivals is represented by relatively thermophilic species (immigrants from the Volga and Caspian areas). They penetrated the lake in the pluvial period of the Holocene climatic optimum from the Upper Volga water system via the Lake Beloye catchment, either directly or (more likely) via the Onega River watershed.

### **Введение**

Ихтиофауна Онежского озера и водоемов его бассейна изучена достаточно подробно. Фактические материалы по этому вопросу накапливаются в литературе и уточняются, начиная с конца XVIII века (Озерецковский, 1812; Кесслер, 1868; Данилевский, 1875; Пушкарев, 1900; Покровский Смирнов, 1932; Покровский, 1939;

1947; Александров и др., 1959; Кудерский, 1961а; Гуляева, Покровский, 1984; Китаев, 1999 и др.). В подавляющем большинстве перечисленных и других публикаций основное внимание уделяется промысловой части рыбного населения, которая рассматривается с точки зрения состояния численности облавливаемых популяций, полноты использования при рыболовстве имеющихся запасов рыб и охраны сырье-

вых ресурсов. Анализу таксономических, зоогеографических и иных особенностей рыбного населения, как комплекса организмов характерного для озера в современный период его существования, внимания почти не уделяется. Лишь в отдельных случаях (например, Кудерский, 1961а; 2001) сопоставляются особенности видового состава рыб Онежского озера и соседних водных объектов.

В литературе практически отсутствуют также обсуждения проблемы о путях формирования рыбного населения Онежского озера. Нами по этой проблеме опубликовано краткое сообщение и она попутно вытекала как очевидное следствие из анализа происхождения фауны водоемов Северо-Запада Европейской части России в целом и путей расселения отдельных видов рыб (Кудерский, 1969; 1971; 1977а; 1977б; 1990; 2003 и др.). Между тем вопрос об истории формирования ихтиофауны занимает важное место в совокупности знаний о фауне рыб конкретных водоемов. Он имеет не только общее теоретическое, но и практическое значение. В частности, понимание путей расселения рыб в прошлом необходимо при разработке обоснований к акклиматизации рыб, сохранению биоразнообразия рыбного населения и др.

Настоящая статья посвящается анализу истории становления ихтиофауны Онежского озера и его бассейна на протяжении конца плейстоцена и в голоцене. Этот вопрос представляет интерес в связи с географическим размещением рассматриваемой территории. Она занимает пограничное положение в бассейне Балтийского моря, соседствуя на западе с бассейном Ладожского озера. На севере и востоке эта территория соприкасается с бассейнами рек Выг и Онега, впадающих в Белое море, на юге с бассейном р. Волги относящимся к Каспийской водной системе. Такое положение озера и его бассейна не может не сказываться на особенностях современной ихтиофауны и, следовательно, особенностях ее формирования в прошлом. Рассмотрение последнего вопроса в свою очередь может способствовать прояснению проблемы становления рыбного населения водоемов, расположенных на территории Карелии к северу от Онежского озера и освободившихся от ледникового покрова несколько позже последнего. Но эта задача выходит за рамки настоящей статьи.

*Видовой состав рыбного населения озера и его особенности.* В Онежском озере и водоемах его бассейна зарегистрировано 36 видов круглор-

ротых и рыб (табл. 1). Из них в озере встречались 33 вида и три вида (минога ручьевая, голавль, синец) обитают в водоемах бассейна. В то же время в водоемах бассейна не обнаружено восемь видов известных непосредственно из озера (минога речная, лосось озерный, форель озерная, паляя, красноперка, чехонь, рогатка онежская и подкаменщик пестроногий). Кроме приведенных в таблице 1 видов, в озере отмечались стерлядь *Acipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758), радужная форель *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), байкальский омуль *Coregonus autumnalis migrstorius* (Georgi, 1775), пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789). Эти виды оказывались в водоеме при проведении акклиматизационных работ или в результате ухода из нагульных и питомных озер, садков или прудов. В озере и водоемах бассейна встречается несколько форм сига, ряпушки, палии, корюшки, налима.

В таблице 1 перечисленные внутривидовые различия не выделяются. Но для кумжи приводятся две формы: озерная и ручьевая, так как первая представлена в озере, а вторая лишь в водоемах его бассейна.

В зоогеографическом отношении рыбное население Онежского озера неоднородно. Исходя из задач настоящей работы, его целесообразно подразделить на три основные группы: 1) холодноводные (северные) виды; 2) относительно тепловодные (южные) виды; 3) широко распространенные (фоновые) достаточно эвритермные виды. К первой группе относятся такие гляциальные и гляциально-морские реликты, как лосось, форель (кумжа), паляя, ряпушка, многочисленные формы сига, хариус, корюшка, налим, онежская рогатка, речная и ручьевая миноги. Основная часть ареала большинства из них (кроме налима) приурочена к бассейнам Балтийского, Белого и Баренцева морей. Здесь встречаемость их наивысшая и здесь же обитают наиболее многочисленные популяции. Эта часть территории страны может рассматриваться как зона оптимума для видов первой группы. Но некоторые из них (ручьевая минога, форель, ряпушка, хариус, корюшка) могут встречаться в водоемах бассейна Верхней Волги, а форель распространена и в бассейнах южных морей (Кудерский, 1974), что обусловлено историей расселения видов первой группы в позднем плейстоцене в период существования водного стока из приледниковых водоемов в бассейны южных морей.

Таблица 1. Видовой состав рыбного населения Онежского озера и его бассейна

Вид	Встречаемость	
	в озере	в бассейне
1. Минога речная <i>Lampetra fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758)	+	—
2. Минога ручьевая <i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784)	—	+
3. Лосось озерный <i>Salmo salar</i> m. <i>sebago</i> Girard, 1853	+	—
4а. Форель озерная <i>Salmo trutta</i> m. <i>lacustris</i> Linnaeus, 1758	+	—
4б. Форель ручьевая <i>Salmo trutta</i> m. <i>fario</i> Linnaeus, 1758	—	+
5. Паляя <i>Salvelinus lepechini</i> (Gmelin, 1788)	+	—
6. Ряпушка <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
7. Сиг <i>Coregonus lavaretus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
8. Хариус <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
9. Корюшка, снеток <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1757)	+	+
10. Щука <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	+	+
11. Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
12. Елец <i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758) —	+	+
13. Голавль <i>Leuciscus cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	—	+
14. Язь <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
15. Гольян <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
16. Красноперка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	+	—
17. Пескарь <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
18. Уклея <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
19. Густера <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
20. Синец <i>Abramis ballerus</i> (Linnaeus, 1758)	—	+
21. Лещ <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
22. Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758)	+	—
23. Карась золотой <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
24. Голец усатый <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
25. Щиповка <i>Cobitis taenia</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
26. Сом <i>Silurus glanis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
27. Угорь <i>Anquilla anquilla</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
28. Налим <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
29. Колюшка трехиглая <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	+	+
30. Колюшка девятииглая <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
31. Судак <i>Stizostedion lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
32. Окунь <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	+	+
33. Ерш <i>Gimnocephalus cernua</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
34. Рогатка онежская <i>Trigloporus quadricornis onegensis</i> Berg et Popov, 1932	+	+
35. Подкаменщик <i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758	+	+
36. Подкаменщик пестроногий <i>Cottus poecilopus</i> Heckel, 1836	+	+

Вторую группу составляют такие относительно тепловодные виды, как синец, густера, голавль, чехонь, красноперка, пескарь, карась, щиповка, сом, а также судак и лещ. Они относятся к волго-каспийскому комплексу рыб и приуроченная к водоемам Карелии часть ареала является для них северной краевой зоной. Поэтому встречаемость видов второй группы (кро-

ме леща) здесь невысокая, численность обычно невелика и лишь лещ и судак (изредка синец) в некоторых озерах имеют большое промысловое значение. Кроме того, лещ в отличие от других видов этой группы оказался способным проникать в водоемы Северной Карелии вплоть до Полярного круга.

В третью группу включены такие широко распространенные эврибионтные виды, как щука, язь, плотва, елец, укляк, голяк, трехиглая и девятииглая колюшки, окунь, ерш, подкаменщик. Кроме того, три вида (голец усатый, угорь, подкаменщик пестроногий) не включены ни в одну из выделенных трех групп. Широко распространенные (фоновые) и не включенные в группы виды рыб не имеют определяющего значения при рассмотрении вопросов о путях формирования ихтиофауны Онежского озера и ниже рассматриваются (при необходимости) с иллюстративными целями в качестве дополнительного материала.

Приведенное разделение круглоротых и рыб Онежского озера на группы рельефно выявляет существенную неоднородность ихтиофауны этого водоема, сочетание в ее составе типичных северных и относительно тепловодных элементов. Последнее обусловлено сложной историей становления самого водоема и его органического мира.

Исходя из анализа современного видового состава рыбного населения Онежского озера и его бассейна, можно считать, что формирование ихтиофауны не было одноактным. Наиболее вероятно, что имели место две основные волны вселения рыб одну из которых составили северные холодноводные виды относящиеся к первой группе и вторую относительно тепловодные южные виды второй группы, связанные с Волго-Каспийским бассейном. Эпохи вселения каждой из этих групп были тесно приурочены к определенным палеолимнологическим состояниям водоемов и климатическим изменениям на территориях Северо-Запада Европейской части России в позднем плейстоцене и голоцене. Учитывая особенности экологии современных рыб, их географическое распространение, палеолимнологические данные и палеонтологические (археологические) материалы можно считать, что виды первой группы появились в возникшем в котловине Онежского озера водоеме в позднем плейстоцене сразу после начала ее освобождения от ледника, в то время как виды волго-каспийского комплекса в период голоценового климатического оптимума.

*Видовой состав рыбного населения озера и сопредельных водных систем.* При обсуждении путей формирования рыбного населения Онежского озера для более ясного понимания рассматриваемых вопросов целесообразно иметь общее представление о видовом составе рыб (и круглоротых) встречающихся в водных объектах сопредельных к бассейну озера, так как некоторые из этих водоемов (или их предшественники) могли служить донорами по отношению к

онежской ихтиофауне. В таблице 2 приведены сведения по всем водным системам, соприкасающимся с бассейном Онежского озера: на западе Ладожского озера, на севере и востоке Выгозера, малых притоков Онежского залива Белого моря на участке от устья р. Выг до устья р. Онега (в табл. 2 – малые притоки), р. Онеги, на юге Белого озера и Рыбинского водохранилища. При этом для большей компактности изложения материалы по рыбному населению Рыбинского водохранилища и Белого озера объединены. Такое объединение (несмотря на некоторые различия в видовом составе рыб) не нарушает смысловой стороны изложения, но делает его более четким и прозрачным. Для водоемов измененных в результате гидростроительства (Выгозеро, Белое озеро, Рыбинское водохранилище) видовой состав рыбного населения приводится для периода, предшествовавшего коренному антропогенному преобразованию. Последовательность расположения видов в таблице 2 в основном сохранена в соответствии с «Атласом пресноводных рыб России» (2002).

Для большей четкости последующего анализа вид *Salmo salar* рассматривается как две формы озерный лосось и семга, *Salmo trutta* как проходная кумжа и чисто пресноводная ручьевая форель, *Coregonus lavaretus* как европейский сиг и сибирский сиг пыжьян (или близкий к нему пыжьяновидный сиг), *Triglopsis quadri-cornis* как ледовитоморская рогатка и реликтовая (онежская) рогатка. Такое разделение оказывается полезным при зоогеографическом анализе. Так в бассейне р. Выг лосось *Salmo salar* представлен озерной формой в Выгозере и Сегозере и проходной формой семгой заходившей (до гидростроительства) из Белого моря в р. Выг на нерест. Но в других беломорских реках (малые притоки Онежского залива, р. Онега) эта рыба представлена только проходной семгой. Сиги из оз. Выгозера и его бассейна (Сегозеро) относятся к европейской форме, но в р. Выг в период нерестовых миграций до гидростроительства заходил сиг пыжьян. В малых притоках Онежского залива встречается только сиг пыжьян. В р. Онеге также обычен сиг пыжьян, заходящий из Белого моря в нерестовый период. В некоторых озерах расположенных в бассейне этой реки есть европейская форма сига и близкий к пыжьяну пыжьяновидный сиг. Рогатка в бассейне Выгозера представлена реликтовой (онежской) формой (озера Сегозеро, Остер), а в нижних участках беломорских рек (р. Выг, малые реки, впадающие в Онежский залив, р. Онега) ледовитоморской. Отмеченные детали внутри-видовой

дифференциации позволяют использовать перечисленные формы в качестве индикаторов при обсуждении путей формирования ихтиофауны.

Таблица 2. Видовой состав ихтиофауны бассейнов Онежского озера и сопредельных водоемов

Вид	Онежское оз.	Ладожское оз.	Выгозеро	Малые притоки	р. Онега	Белое оз. и Рыбинское в-ще
1. Минога речная	+	+	–	–	–	–
2. Минога ручьевая	+	+	–	–	–	+
3. Минога тихоокеанская	–	–	+	+	+	–
4а. Лосось озерный	+	+	+	–	–	–
4б. Семга	–	–	+	+	+	–
5а. Кумжа	+	+	+	+	+	–
5б. Форель ручьевая	+	+	–	–	–	–
6. Палия	+	+	+	–	–	–
7. Ряпушка	+	+	+	+	+	+
8а. Сиг европейский	+	+	+	–	+	+
8б. Сиг пыжьян	–	–	+	+	+	–
9. Нельма	–	–	+	+	+	–
10. Хариус	+	+	+	+	+	+
11. Корюшка европейская	+	+	–	–	–	+
12. Корюшка беломорская	–	–	+	+	+	–
13. Щука	+	+	+	+	+	+
14. Угорь	+	+	–	–	–	–
15. Синец	+	+	–	+	–	+
16. Лещ	+	+	+	+	+	+
17. Белоглазка	–	+	–	–	–	+
18. Быстрянка	–	–	–	–	–	+
19. Уклея	+	+	+	+	+	+
20. Жерех	–	+	–	–	–	+
21. Густера	+	+	–	–	+	+
22. Карась серебряный	–	–	–	–	–	+
23. Карась золотой	+	+	–	–	+	+
24. Подуст волжский	–	–	–	–	–	+
25. Пескарь	+	+	–	–	+	+
26. Пескарь белоперый	–	–	–	–	–	+
27. Верховка	–	+	–	–	–	+
28. Голавль	+	+	–	–	+	+
29. Язь	+	+	+	+	+	+
30. Елец	+	+	+	+	+	+
31. Чехонь	+	+	–	–	–	+
32. Гольян	+	+	+	+	+	+
33. Плотва	+	+	+	+	+	+
34. Красноперка	+	+	–	–	–	+
35. Линь	–	+	–	–	–	+
36. Сырть	–	+	–	–	–	–
37. Голец усатый	+	+	+	+	+	+
38. Щиповка	+	+	–	–	–	+
39. Вьюн	–	+	–	–	–	+
40. Сом	+	+	–	–	–	+
41. Налим	+	+	+	+	+	+
42. Колюшка трехиглая	+	+	+	+	+	–
43. Колюшка девятииглая	+	+	+	+	+	–
44. Ерш	+	+	+	+	+	+
45. Окунь	+	+	+	+	+	+
46. Судак	+	+	–	–	–	+
47. Берш	–	–	–	–	–	+
48. Подкаменщик	+	+	+	+	+	+
49. Подкаменщик пестроногий	+	+	–	–	–	–
50а. Рогатка ледовитоморская	–	–	+	+	+	–
50б. Рогатка реликтовая	+	+	+	–	–	–
<i>Всего видов и форм</i>	<i>37</i>	<i>43</i>	<i>27</i>	<i>24</i>	<i>29</i>	<i>37</i>

К таблице 2 необходимо сделать следующее примечание. В результате акклиматизационных работ в некоторых водоемах натурализовались отсутствовавшие ранее рыбы (судак и корюшка в Выгозере, корюшка в оз. Сегозеро, судак в озерах бассейна р. Онеги, стерлядь в р. Онеге и др.). Такие виды в таблице 2 не отражены и они не рассматриваются при дальнейшем обсуждении проблемы формирования ихтиофауны Онежского озера.

Как видно из таблицы 2, наиболее богата в качественном отношении ихтиофауна Ладожского озера. В ее состав входит 43 вида и формы рыб. В бассейнах Онежского озера и Белого озера с Рыбинским водохранилищем зарегистрировано по 37, р. Онеги 29, Выгозера 26 и малых притоков Онежского залива Белого моря 24 вида и формы.

К приведенным цифрам необходимо добавить следующее. Видовое разнообразие рыбного населения малых притоков Онежского залива на участке между устьями рек Выг и Онега изучено слабо. Поэтому в будущем можно, по-видимому, ожидать некоторого увеличения числа обнаруженных здесь видов. Такое допущение вполне правомочно учитывая, что сравнительно недавно в одном из подобных притоков (бассейн р. Нюхчи) был найден синец (Петрова, Бабий, 2001), считавшийся давно вымершим в этом регионе.

Представляет интерес такой показатель, как число видов и форм рыб, общих для Онежского озера и смежных с ним водоемов. Он равен при сравнении с ихтиофауной Ладожского озера 37 (100,0%), Выгозера 21 (58,3%), малых притоков Онежского залива Белого моря 18 (50,0%), р. Онеги 23 (63,9%) и Белого озера с Рыбинским водохранилищем 26 (72,2%). На основании этих показателей рыбное население Онежского озера выглядит как обедненный вариант ладожской ихтиофауны. В Онежском озере и его бассейне нет ни одного вида, не встречающегося в соста-

ве рыбного населения Ладожского озера. Ихтиофауна Онежского озера близка также к верховолжской, представленной в таблице 2 материалами по Белому озеру и Рыбинскому водохранилищу и имеет определенное сходство с рыбным населением бассейна р. Онеги. Наименее сходна ихтиофауна Онежского озера с рыбным населением бассейнов р. Выг и малых притоков Онежского залива Белого моря. Однако приведенные уровни сходства нельзя рассматривать как безусловные показатели генетического родства сравниваемых ихтиофаун. Дело в том, что по формальным признакам (удельный вес общих видов рыб) ихтиофауну Онежского озера следовало бы рассматривать как производную от ладожской. Но близость видовых списков далеко не всегда свидетельствует о генетической близости фаун. В частности, хотя ихтиофауна Онежского озера целиком охватывается ладожской по списочному составу видов, но фактически она происходит из других источников, как будет показано в следующем разделе. В этой связи можно считать, что вывод о происхождении рыбного населения Онежского озера от ладожского кажется верным только в формальном отношении, но он ошибочный по существу. Поэтому при сопоставлении ихтиофаун различных водоемов с целью установления генетических связей между ними необходимы не внешнее сопоставление и констатация формального сходства, а углубленный анализ причин отмечаемых явлений.

Из материалов таблицы 2 следует вывод о целесообразности осмотрительно подходить к оценкам наблюдаемых сходств ихтиофаун сравниваемых водоемов. В этом отношении материалы таблицы 2 помимо справочного значения и следствий из их анализа имеют также большое методическое значение.

В зоогеографическом отношении представляет интерес место, занимаемое в ихтиофауне всех шести водных объектов карповыми рыбами:

	Онежское озеро	Ладожское озеро	Выгозеро	Малые притоки	р. Онега	Белое море и Рыбинское водохранилище
Число видов карповых рыб	13	18	6	7	10	21
%% от общего числа рыб	35,1	41,9	22,2	29,2	34,5	56,8

Как видно из этих данных, минимальное количество видов карповых рыб характерно для Выгозера и малых притоков Онежского залива Белого моря, что связано, во-первых, с историей формирования ихтиофауны этих водоемов и, во-вторых, относительной теплолюбивостью карповых.

Нелишне отметить, что из 54 видов и форм, составляющих общий список рыб встречающихся во всех шести рассматриваемых бассейнах на долю карповых приходится 22 вида, или 40,7%.

При рассмотрении таблицы 2 представляют интерес следующие два вопроса. Один из них – специфичность ихтиофауны каждого водного объекта в рамках анализируемых бассейнов. Как следует из предыдущего обсуждения, ихтиофауна Онежского озера не имеет видов рыб встречающихся только в нем и целиком перекрывается ладожской. Поэтому она лишена специфичности. В ладожской ихтиофауне имеется один вид (сырть) встречающийся только в этом озере, а в ихтиофауне Белого озера с Рыбинским водохранилищем таких видов пять (быстрянка, карась серебряный, подуст волжский, пескарь белоперый, берш). В этой связи особое положение характерно для бассейнов Выгозера, малых притоков Онежского залива Белого моря и р. Онеги. В них нет видов рыб характерных только для одного из этих водных объектов. Но все три бассейна имеют шесть видов и форм (минога тихоокеанская, семга, сиг пыжьян, корюшка беломорская, нельма, рогатка ледовитоморская) встречающихся только в них и отсутствующих в трех остальных водных объектах. Из этих шести видов и форм пять соответствуют близким ры-

бам в бассейнах Онежского и Ладожского озер и совместно с ними образуют пары: минога тихоокеанская – минога речная, семга – лосось озерный, сиг пыжьян – сиг европейский, корюшка беломорская – корюшка европейская, рогатка ледовитоморская – рогатка реликтовая. Интересно отметить, что в остальных трех водных бассейнах также выделяется группа видов рыб встречающихся только в каждом из них. В эту группу входят следующие шесть видов: минога ручьевая, чехонь, красноперка, щиповка, сом, судак.

Второй вопрос представляющий интерес при анализе таблицы 2 – видовые отличия ихтиофауны Онежского озера от ихтиофаун остальных пяти водных бассейнов. Они представлены в таблице 3.

Нашедшая отражение в таблице 3 особенность различий видового состава рыб отсутствующих в Онежском озере, как и отмеченные выше группы видов специфичных, с одной стороны, для водоемов относящихся к Беломорскому и, с другой, Балтийскому и Каспийскому бассейнам есть следствие зоогеографической неоднородности рассматриваемого региона. Бассейны Онежского, Ладожского, Белого озер и Рыбинского водохранилища относятся к Средиземноморской подобласти Голарктики, а Выгозера, малых притоков Онежского залива Белого моря и р. Онеги к Циркумполярной подобласти Голарктики в понимании Л. С. Берга (1949). Отмеченное различие – один из аргументов способствующих решению вопроса о путях и времени формирования ихтиофауны Онежского озера.

Таблица 3. Виды рыб отсутствующие в бассейне Онежского озера, но обитающие в сопредельных водных бассейнах

	Бассейны				оз. Белое и Рыбинское в-ще
	Ладожское оз.	Выгозеро	Малые притоки	р. Онега	
Белоглазка	Минога тихоокеанская	Минога тихоокеанская	Минога тихоокеанская	Минога тихоокеанская	Белоглазка
Жерех	Семга	Семга	Семга	Семга	Быстрянка
Верховка	Сиг пыжьян	Сиг пыжьян	Сиг пыжьян	Сиг пыжьян	Жерех
Линь	Нельма	Нельма	Нельма	Нельма	Карась серебряный
Сырть	Корюшка беломорская	Корюшка беломорская	Корюшка беломорская	Корюшка беломорская	Подуст волжский
Вьюн	Рогатка ледовитоморская	Рогатка ледовитоморская	Рогатка ледовитоморская	Рогатка ледовитоморская	Пескарь белоперый
					Верховка
					Линь
					Вьюн
					Берш

*История формирования рыбного населения.* В составе ихтиофауны Онежского озера нет характерных только для него видов рыб, хотя и отмечаются некоторые локальные формы (крупная ряпушка – килец, озерный и озерно-речной налимы, некоторые формы сига). Однако они не играют роли индикаторов при анализе происхождения ихтиофауны этого водоема, так как при современных знаниях о них могут рассматриваться лишь как результат повсеместно наблюдаемой экологической изменчивости. Отсутствие специфичности в рыбном населении Онежского озера и его полная идентичность соответствующей части ладожского рыбного населения затрудняют анализ проблемы формирования ихтиофауны этого водоема. Сравнивая списки рыб обоих водоемов можно прийти к ошибочному мнению, что рыбное население Онежского озера есть как бы обедненный вариант ладожской ихтиофауны (Кудерский, 1961a), хотя, как будет показано ниже, в котловины этих озер рыбы в позднеледниковое время и в голоцене проникали разными путями. Сопоставление материалов по географическому распространению и экологии рыб с имеющимися для рассматриваемого региона палеолимнологическими и геологическими сведениями и реконструкциями позволяет вскрыть основные этапы и пути происхождения современного видового состава рыбного населения Онежского озера.

Как отмечалось нами ранее (Кудерский, 1998), восстановление истории формирования ихтиофауны водоемов рассматриваемого участка Северо-Запада на протяжении плейстоцена при современном уровне информации по палеонтологическим данным не представляется возможным. Образовавшиеся в эпохи оледенений ледниковые щиты при продвижении к югу уничтожали основные массы доледниковых и межледниковых отложений, в связи с чем, как в регионе, так и в бассейне Онежского озера практически не сохранилось каких-либо палеонтологических свидетельств о рыбах в слоях старше позднеледниковых. По существу нет документальных данных в виде отпечатков или хотя бы фрагментарных костных остатков, которые могли бы свидетельствовать об обитании в Онежском бассейне каких-либо видов рыб в межледниковые периоды и тем более в доледниковое время. Поэтому при реконструкции истории формирования ихтиофауны Онежского озера приходится лишь использовать имеющиеся сведения по современному распространению рыб и их экологии совместно с данными по становлению водных систем. Хотя биогеографиче-

ская, экологическая и палеолимнологическая информации носят преимущественно косвенный характер по отношению к рассматриваемой проблеме, но в конкретных условиях бассейна Онежского озера, как и соседнего Ладожского, на основе ее анализа можно получить достаточно обоснованные выводы по обсуждаемому вопросу. Подробные знания по географии и экологии рыб, накопленные при ихтиологических исследованиях, а также истории котловины и сопредельных водных систем оказываются достаточно мощным самостоятельным инструментом, способствующим более объективному анализу палеолимнологических событий и использованию их для раскрытия путей вселения рыб в бассейн Онежского озера (Кудерский, 1987). Анализ рассматриваемой проблемы осуществляется ниже по следующей схеме:

- последнее межледниковье и его роль в формировании первой группы видов рыб, так называемых реликтов микулинского времени;
- приледниковые водоемы как рефугиумы и центры микроэволюционного преобразования видов рыб, переживших последний ледниковый период;
- этапы становления ихтиофауны Онежского озера в позднем плейстоцене по мере отступления последнего ледника и преобразований приледниковых водоемов;
- голоценовый этап формирования ихтиофауны Онежского озера, время и пути вселения второй группы видов рыб.

До возникновения последнего оледенения развитие ихтиофауны этого водоема протекало по схеме, сходной с другими водными объектами Северо-Запада Европейской территории страны. В связи с отсутствием необходимой палеонтологической информации по ранним периодам формирования рыбного населения в четвертичное время, в статье о плейстоценовой истории Ладожского озера в качестве начального этапа анализа этого вопроса принималось последнее (Микулинское) межледниковье (Кудерский, 1998). Этот выбор был обусловлен тем, что по рыбам, обитающим в настоящее время в северных водоемах, накоплены достаточно полные материалы по географическому распространению и экологии. Благодаря этому имеется возможность с высокой степенью достоверности реконструировать рыбное население водоемов существовавших в Микулинское время. Изложенный подход вполне применим и при рассмотрении вопроса о формировании ихтиофауны Онежского озера. Учитывая современное географическое распространение видов входящих в состав его

щих в состав его ихтиофауны можно считать, что к началу четвертичного периода в водоемах Северной Европы уже существовали рыбы, которые принадлежали к современным родам *Salmo*, *Salvelinus*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Osmerus*, *Lota*, *Triglopsis* а из круглоротых *Lampetra*. Какие конкретно виды входили в состав перечисленных родов утверждать трудно, так как на протяжении всего четвертичного периода протекали процессы формообразования и видовая принадлежность рыб, по крайней мере, у части родов могла быть иной, по сравнению с современной. Учитывая наблюдаемые экологические особенности ныне живущих видов этих родов, допустимо считать, что и в начале четвертичного периода представители перечисленных родов были холодноводными и относились частично к проходным, частично к жилым формам. Холодноводность позволила им пережить неоднократно происходившие климатические катаклизмы и сохраниться до настоящего времени в условиях северных водоемов. Вполне возможно, что в ряде североευропейских водоемов (расположенных, по крайней мере, в южной части региона) в те периоды могли обитать также представители родов, включающих современные фоновые виды (например, *Esox*, *Rutilus*, *Leuciscus*, *Gasterosteus*, *Pungitius*, *Perca* и др.). Ареалы родов первой группы и фоновых неоднократно перемещались к югу в периоды развития оледенений и вновь сдвигались к северу при исчезновении ледниковых покровов. Во время межледниковий эти рыбы населяли образующиеся водоемы. Исходя из анализа современного видового состава ихтиофауны Онежского озера, вполне обоснованно считать, что перечисленный набор родов (плюс те в состав которых входили фоновые виды) встречался во время последнего (Микулинского) межледниковья. Ихтиофауна водоемов существовавших в это межледниковье может рассматриваться как наиболее древний предшественник той части ихтиофауны Онежского озера, виды которой отнесены выше к первой группе. В связи с этим есть основания рассматривать первую группу видов в качестве реликтов Микулинского времени.

В Микулинское время на месте современного Онежского озера располагался межледниковый морской бассейн, который продолжался на запад в котловины Ладжского озера и Балтийского моря и на восток в Беломорскую котловину и восточнее. По условиям среды это был солоноватоводный бореальный водоем. Из современных проходных видов в нем и связанных с ним реках могли обитать

с ним реках могли обитать представители родов *Salmo*, *Salvelinus*, *Coregonus*, *Lampetra*, в солоноватоводных участках рогатка, а в водоемах бассейна и сильно опресненных заливах остальные виды рыб первой группы. Совместно с ними встречались ледниково-морские и ледниковые реликтовые ракообразные (Кудерский, 1971; 1972). Кроме того, в море и водоемах его бассейна обитали некоторые широко распространенные (фоновые) виды третьей группы, а в южной части бассейна бореального моря могли встречаться и некоторые виды второй группы. Какие конкретно представители второй группы обитали в водоемах Микулинского времени определить пока достаточно сложно. Можно лишь полагать, что к таким видам относились те, которые в настоящее время проникают далеко к северу (например, лещ). Населявшие бореальное море и его бассейн рыбы, по-видимому, не были во всем идентичными современным видам. Так, лосось имел возможность широко мигрировать и не был еще подразделен на атлантические, балтийские и (по-видимому) озерные популяции. Этот же вывод относится и к кумже. Рыбы рода *Salvelinus* могли быть представлены и проходными (аналог – современный арктический голец) и жилыми формами (аналог – паляя). В опресненных участках бореального моря к обычным видам относилась рогатка, имеющая в настоящее время циркумполярное распространение и обитающая в ряде крупных озер Евразии (включая Онежское и Ладжское) и Северной Америки. Таким образом, корни современной ихтиофауны Онежского озера уходят в эпоху Микулинского межледниковья и существовавшего в то время бореального моря и его бассейна.

Микулинскому межледниковому морю и водоемам его бассейна мы отводим существенную роль в истории формирования современной ихтиофауны не только Онежского озера, но и других водных систем Северо-Запада Европейской России, а также пресноводного комплекса рыб (включая проходные виды) населяющего заливы Балтийского моря (Кудерский, 2003). Здесь сохранилась от предыдущих межледниковий и консолидировалась та совокупность рыб первой группы, которая на последующих этапах лимногенеза через приледниковые водоемы была как бы передана современным североευропейским водным объектам, включая Онежское озеро. К сожалению, в немногочисленных публикациях по истории ихтиофауны рассматриваемого региона Микулинскому межледниковью и водоемам того времени на придается должного вни-

мания. Обусловлено это не только недостатком фактических материалов характеризующих этот отрезок четвертичной истории севера Европы, но и недооценкой роли Микулинского времени в формировании фауны североевропейских водоемов вообще и Северо-Западной территории, в частности.

Микулинское межледниковье сменилось последним (Валдайским) оледенением, которое оказалось очередным (после предыдущих оледенений) барьером, препятствовавшим сохранению всего разнообразия водной фауны, существовавшей на Севере Европы в доледниковое время. Под влиянием наступавшего ледника обитавшее в водоемах того времени рыбное население либо погибло, либо переместилось далеко к югу, так как край ледникового покрова при максимальном продвижении располагался на Валдайской возвышенности в верховьях р. Волги (Квасов, 1975; 1976; Раукас, Хюваринен, 1992). В этих условиях смогла выжить лишь та холодноводная часть ихтиофауны водоемов Микулинского времени, которая оказалась способной обитать в суровых условиях той эпохи. В современной ихтиофауне Онежского озера это виды первой группы. Среди сохранившихся видов были не только пресноводные жилые, но и те проходные рыбы, которые могли существовать в пресноводной среде на всех этапах жизненного цикла. К последним из современных видов относятся озерный лосось, озерная форель, озерно-речные сиги, речная минога, полупроходная корюшка, озерно-речная форма хариуса и др. Местами обитания или выживания всех этих видов служили обширные приледниковые водоемы, располагавшиеся в понижениях рельефа местности между южным краем ледникового щита и Главным водоразделом Восточно-Европейской равнины. В частности, будущие холодноводные элементы ихтиофауны Онежского озера сохранились в обширной системе Верхневолжских приледниковых озер. Однако приледниковые водоемы играли роль не только убежищ (рефугиумов) обеспечивших выживание части фауны межледниковья. В них протекали также микроэволюционные процессы, благодаря которым в современной ихтиофауне оказались виды-двойники (речная минога – ручьевая минога) и различные формы сегов, ряпушки и др.

При сравнительном анализе нынешней ихтиофауны водоемов от Южной Балтики до Урала следует учитывать, что европейские приледниковые водоемы не были водной системой связанной единым процессом стока. Они распались на ряд групп, каждая из которых имела

самостоятельный сток в южном, северном или западном направлениях (но иногда сток менял направление). Поэтому современная ихтиофауна водоемов расположенных на этом пространстве не совпадает по многим деталям (Кудерский, 1987). Таким образом, некоторые наблюдающиеся различия в видовом составе рыб первой группы из Ладожского и Онежского озер и бассейнов рек Северной Двины, Мезени, Печоры заложились еще на этапе существования приледниковых водоемов. Оценивая роль этих водных объектов в истории формирования ихтиофауны Онежского озера можно считать, что они послужили промежуточным звеном между межледниковым бореальным морем и современным Онежским озером. Отмеченная многогранная роль приледниковых водоемов в формировании североевропейской лимнофауны обычно упускается из вида и тем самым недооценивается значение этих своеобразных водных объектов в становлении современных зоогеографических особенностей рыбного населения (шире – пресноводной фауны) различных северо-западных территорий.

С началом отступления Валдайского ледника система Верхневолжских приледниковых водоемов стала перемещаться в северном направлении и преобразовываться. Вместе с водоемами перемещалась и северная граница распространения населяющей их фауны. В результате этого процесса часть входящих в первую группу видов рыб впервые после оледенения оказалась в южном участке Онежского озера во время существования в нем Вытегорского приледникового водоема (Квасов, 1976; Давыдова и др., 1998). О рыбном населении этого водоема нет никаких сведений. Ясно лишь, что в нем были некоторые виды рыб первой группы, которые перешли впоследствии в Онежское озеро. В это же время в восточной части котловины Онежского озера существовал Водлинский приледниковый водоем. В связи с наличием одновременно двух приледниковых водоемов и отсутствием конкретных данных о рыбном населении каждого из них позднеледниковую историю ихтиофауны Онежского озера целесообразно отсчитывать не с момента появления указанных водных объектов, а со времени возникновения Южно-Онежского приледникового озера образовавшегося в результате слияния Вытегорского и Водлинского и имевшего значительную акваторию. На основе объединения южных и восточных выходцев из обоих водоемов произошла консолидация холодноводных и стенобионтных элементов рыбного населения в единый комплекс рыб, состав-

ляющих современную первую группу видов. Первую не только по условиям принятой выше классификации, но и по времени появления. Именно эти рыбы составили ядро характерного для Онежского озера набора северных холодно-водных видов.

Из последующих этапов развития Онежского озера для ихтиофауны не только этого водоема, но и сопредельных с ним могли иметь некоторые последствия соединения, во-первых, с Сегозерским, во-вторых, Выгозерским приледниковыми водоемами. Это произошло в связи с существенным расширением акватории Онежского озера в северном направлении. В период существования указанных связей рыбы имели возможность мигрировать между тремя водными объектами, хотя преобладал поток вселенцев из Онежского озера, что подтверждается особенностями рыбного населения. Так реликтовая (онежская) рогатка обнаружена в Сегозере и в расположенном между ним и Онежским озером Остерозере (Кудерский, Лотарев, 1964; Китаев, Первозванский, 2001), в Сегозере есть паля аналогичная онежской, и в Сегозере и в Выгозере обитают европейская ряпушка и сиги, относящиеся к европейской форме (Правдин, 1954; Кудерский, 1961б). Учитывая историю становления бассейна Выгозера можно считать, что рыбное население этой водной системы формировалось в тесной связи с ихтиофауной Онежского озера. Более того, ихтиофауну Выгозерского бассейна следует рассматривать по существу как производную от фауны рыб Онежского озера. Относительное сходство ихтиофауны обоих водных систем подчеркивается наличием в бассейне Выгозера таких не встречающихся в других рассматриваемых беломорских водоемах рыб, как озерный лосось, паля, реликтовая (онежская) рогатка, а также отсутствием в Выгозере и Сегозере некоторых видов первой группы (см. ниже), которых нет и в Онежском озере.

Следует отметить, что на определенном этапе развития водных систем сток из Онежского приледникового водоема осуществлялся в Выгозерский и далее в Белое море, в котором в тот период существовало море Портландия (Квасов,

1976). Однако такое направление стока не повлияло на ихтиофауну Выгозера и Онежского озера. Указанные в таблице 2 для бассейна Выгозера тихоокеанская минога, семга, кумжа, сиг пыжьян, нельма, беломорская корюшка – проходные рыбы, мигрировавшие в нерестовый период в нижнюю часть течения р. Выг (до гидростроительства) и не достигавшие Выгозера. Что касается ледовитоморской рогатки, то она встречается лишь в устьевом опресненном пространстве р. Выг. В этой связи целесообразно кратко рассмотреть по всем шести анализируемым водным объектам экологические особенности рыб, выделенных в первую группу по аналогии с Онежским озером. Несмотря на вынужденное повторение, приведем для наглядности в таблице 4 фрагмент таблицы 2, касающийся встречаемости видов первой группы, выделив знаком # те из них, которые в современный период относятся к проходным формам или обитают в морских (опресненных) условиях.

Как видно из таблицы, виды первой группы не однородны. Они естественно распадаются на две подгруппы в одну из которых входят жилые (включая озерно-речных) пресноводные формы, во вторую проходные мигрирующие в нерестовый период по схеме море – река или обитающие в опресненной морской зоне (ледовитоморская рогатка). Первая подгруппа характерна для озер Онежского, Ладожского и Белого с Рыбинским водохранилищем, вторая доминирует в водных объектах относящихся к бассейну Белого моря. Первую подгруппу следует считать истинным остатком (реликтом) водоемов Микулинского межледниковья, вторую проникшей в бассейны Выгозера, малых притоков Онежского залива и р. Онеги из морской акватории значительно позднее минувя приледниковые водоемы. Из таблицы 4 следует также, что в Онежском озере (как и в Ладожском) сохранился наиболее полный набор видов перешедших из Микулинского межледникового моря и его бассейна посредством приледниковых водоемов в современные водные объекты рассматриваемого региона.

Таблица 4. Встречаемость рыб первой группы в бассейнах Онежского озера и сопредельных водоемов

Виды и формы	Онежское оз.	Ладожское оз.	Выгозеро	Малые притоки	р. Онега	Белое оз и Рыбинское в-ще
Минога речная	+	+	–	–	–	–
Минога ручьевая	+	+	–	–	–	+
Минога тихоокеанская	–	–	#	#	#	–
Лосось озерный	+	+	+	–	–	–
Семга	–	–	#	#	#	–
Форель озерная	+	+	–	–	–	–
Кумжа	–	–	#	#	#	–
Форель ручьевая	+	+	–	–	–	–
Паляя	+	+	+	–	–	–
Ряпушка	+	+	+	+	+	+
Сиг европейский	+	+	+	–	+	+
Сиг пыжьян	–	–	#	#	#	–
Нельма	–	–	#	#	#	–
Хариус	+	+	+	+	+	+
Корюшка европейская	+	+	–	–	+	+
Корюшка беломорская	–	–	#	#	#	–
Налим	+	+	+	+	+	+
Рогатка ледовитоморская	–	–	#	#	#	–
Рогатка реликтовая	+	+	+	–	–	–

Таким образом, из приведенных в таблице 4 для всех шести рассматриваемых водных объектов 19 видов и форм, отнесенных по аналогии с Онежским озером к первой группе, наибольшее число микулинских реликтов (12) характерно для бассейнов Онежского и Ладожского озер. В остальных водных объектах их число меньше и составляет для Выгозера – 7, малых притоков Онежского залива Белого моря – 3, р. Онеги – 5, оз. Белого с Рыбинским водохранилищем – 6. Отмеченные различия обусловлены, в основном, экологическими факторами, зависящими от особенностей морфологии котловины озер. Онежское и Ладожское озера глубоководные и, как следствие, холодноводные. Это обстоятельство способствовало сохранению наибольшего числа холодноводных и стенобионтных видов рыб из первой группы. Насколько существенно значение глубины для сохранения отдельных элементов рыбного населения видно при сравнении Сегозера и Выгозера. Первое имеет глубины до 97 м и характерный для глубоководных озер

термический режим, аналогичный центральной части Онежского озера. Выгозеро мелководное. Глубины в нем не превышают 18 м. В связи с этим в Сегозере сохранились с позднеледниковья паляя и реликтовая (онежская) рогатка и обычен озерный лосось. В Выгозере первых двух видов нет, а озерный лосось был малочисленным и до гидростроительства. Расположенные в бассейне р. Онеги большие озера Лаче и Воже мелководные (максимальные глубины до 4-5 м) также как и оз. Белое (наибольшие глубины в отдельных ямах до 11-12 м) и реки Волга, Молога, Шексна русла которых частично залиты Рыбинским водохранилищем. В связи с мелководностью во всех этих озерах из видов первой группы сохранились ряпушка, сиг европейский, налим и в притоках с быстрым течением хариус. Есть европейская корюшка, но она представлена не типичной крупной формой свойственной глубоким озерам, а карликовой (снетком) обитающей в мелководных прогреваемых водоемах. Еще более обеднена первая группа видов в бас-

сейнах малых притоков Онежского залива Белого моря, так как имеющиеся здесь озера невелики по площади и мелководны. Приведенные в таблице 4 материалы и их обсуждение имеют значение при анализе особенностей формирования в рассматриваемых водоемах наиболее древних видов рыб, включенных в первую группу. В частности, можно полагать, что на первых этапах формирования ихтиофауны в позднем плейстоцене и древнем голоцене видовой состав рыб относящихся к микулинским реликтам был богаче, но затем сократился в связи с последующими изменениями режима приледниковых водоемов и потеплениями.

Завершая обсуждение позднеплейстоценового и древнеголоценового этапов формирования ихтиофауны Онежского озера связанных с ее обитанием в изменяющихся по местоположению, размерам и водным контактам приледниковых водоемах, следует сформулировать два общих вывода. Во-первых, рыбное население водоемов предшественников Онежского озера было обедненным по сравнению с современной ихтиофауной. Оно включало рыб первой группы и некоторые фоновые виды, но в этот период еще отсутствовали виды второй группы, появившиеся позже в плювиальную эпоху атлантического времени. Во-вторых, комплекс рыб первой группы совместно с некоторыми фоновыми видами вселился в Онежское озеро из Верхневолжской системы приледниковых водоемов. В Ладожское озеро аналогичный набор видов проник из Привалдайского приледникового водоема. Из этого факта следует вывод, что наиболее древняя в современной ихтиофауне первая группа видов вселилась в оба озера из разных источников. Поэтому полное совпадение видового состава первой группы рыб в обоих водоемах не следует рассматривать как аргумент в пользу происхождения рыбного населения Онежского озера от Ладожской ихтиофауны, что специально отмечалось выше.

Существенное преобразование ихтиофауны Онежского озера претерпела в период голоценового климатического оптимума. Благодаря имевшему место потеплению рыбное население озера пополнилось 11 видами второй группы, из которых в настоящее время наиболее многочисленны в озере лещ и судак, а в отдельных водоемах бассейна синец (оз. Водлозеро).

Как видно из таблицы 2, вторая группа по составу видов и по их количеству одинакова для озер Онежского, Ладожского и Белого с Рыбинским водохранилищем. По экологии эти рыбы существенно отличаются от представителей

первой группы. Если виды первой группы (кроме миног, хариуса и обоих видов корюшек) осенне- и зимненерестующие, то второй группы весенненерестующие. Размножаются они в основном на мелководных участках откладывая икру на растительность или растительные остатки (кроме судака, который в качестве нерестовых использует широкий спектр субстратов, включая озерную руду). Виды второй группы относительно тепловодные. Они населяют мелководья как в прибрежных зонах глубоких, так и в прибрежных и открытых районах больших мелководных озер, но избегают открытых глубоководных участков характерных для Онежского и аналогичных ему озер (Ладожское, Сегозеро и др.). Отмеченные особенности экологии рыб второй группы не позволяли им, во-первых, сохраняться в приледниковых водоемах, во-вторых, расселяться в северном направлении на протяжении древнего голоцена до наступления атлантического времени. Эти рыбы получили возможность попасть в бассейн Онежского озера только при наступлении существенного потепления в период голоценового климатического оптимума. Роль этого потепления в расселении рыб наглядно показана в статье Е. А. Цепкина (1999; см. также Цепкин, 1995) на основе анализа костного материала найденного в кухонных остатках неолитических стоянок человека в бассейне р. Онеги. Такие тепловодные виды как красноперка, жерех, синец, сом встречались только в слоях, соответствующих голоценовому климатическому оптимуму. Ни до ни после этого времени тепловодные виды рыб не встречались, но обнаруживались остатки щуки, леща, окуня, налима и др. Однако климатические условия в это время способствовали продвижению на север далеко не всех южных видов. Так в Белом озере с Рыбинским водохранилищем есть такие виды аналогичные включенным во вторую группу, как белоглазка, быстрянка, жерех, подуст волжский, пескарь белоперый и др. не имевшие возможности вселиться в бассейн Онежского озера. В Ладожском озере к подобным рыбам относятся белоглазка, жерех, верховка, линь, сырть, вьюн (табл. 2).

Возникает вопрос, какими путями рыбы второй группы проникали в бассейн Онежского озера. Для более предметного обсуждения обозначенной проблемы в таблице 5 приведен (несмотря на неизбежное повторение) фрагмент таблицы 2, отражающий распространение видов второй группы в рассматриваемых шести водных бассейнах. Как видно из этой таблицы, в бассейнах озер Ладожского (как и Онежского) и

Белого с Рыбинским водохранилищем наблюдается полный набор видов второй группы (11), а в бассейне р. Онеги около половины (5). В то же время отмечается резкая обедненность второй группы в таких водных объектах, как Выгозеро и малые притоки Онежского залива Белого моря. Здесь встречаются только лещ, а в малых притоках также синец, обнаруженный в бассейне р. Нюхчи. Можно с высокой степенью достоверности считать, что лещ в обе системы Беломорских водоемов и синец в малые притоки Онежского залива проникли с юга соответственно из бассейнов Онежского озера и р. Онеги. Вместе с тем и Выгозеро и малые притоки Онежского залива могут быть исключены из числа вероятных источников видов второй группы для бассейна Онежского озера.

Остаются три возможных направления расселения рыб второй группы в бассейн Онежского озера: западное (из бассейна Ладожского озера), восточное (из бассейна р. Онеги) и южное (из бассейна Белого озера с Рыбинским водохранилищем). Перечисленные водоемы по такому формальному показателю как общее число видов второй группы могут рассматриваться в качестве возможных доноров этих рыб для ихтиофауны Онежского озера. Из этих направлений, по нашему мнению, наименее вероятное западное, несмотря на большое сходство условий среды в Онежском и Ладожском озерах как в настоящее время, так и в период голоценового климатического оптимума. Малая вероятность вселения видов второй группы со стороны Ладожского озера может быть связана с особенностями гидродинамики р. Свири, на которой до гидростроительства находились бурные пороги трудно проходимые для указанных рыб. Порожистые участки реки не могли преодолеть такие общие для обоих озер рыбы, как синец, густера, чехонь, красноперка, пескарь, золотой карась, сом, щиповка и даже голавль.

Более вероятно проникновение видов второй группы в бассейн Онежского озера из Верхневолжской водной системы по двум направлениям. Одно из них – расселение через верхние участки рек Ковжи и Кемы (бассейн Белого озера), с одной стороны, и Вытегры и Андомы (бассейн Онежского озера), с другой. Их верховья тесно сближены и на этом плоском пространстве расположены обширные болота. Связь между перечисленными речными бассейнами особенно вероятна во время весеннего половодья. Во время пльвиальной эпохи голоценового климатического оптимума связь между перечисленными речными системами могла быть еще более тес-

ной. Благодаря этому относящиеся ко второй группе фитофильные весеннерестующие рыбы (а также сходные в экологическом отношении фоновые виды) получали возможность перемещаться между смежными бассейнами Онежского и Белого озер.

Второе направление вселения относительно тепловодных рыб из Верхневолжского бассейна в Онежское озеро проходит через водную систему р. Онеги. Бассейн этой реки тесно сближен с бассейном Белого озера, во-первых, в районе оз. Воже, во-вторых, на участке оз. Лаче притоки которого близки к верховьям упомянутой выше р. Кемы. Все эти водоемы и водотоки расположены на плоских пространствах насыщенных обширными болотами способствующими расселению рыб во время половодий, а также в периоды характеризующиеся повышенной водностью.

Расселение рыб второй группы в бассейне р. Онеги в пльвиальную эпоху голоценового климатического оптимума подтверждается фактическими материалами: костными остатками рыб, обнаруженными в кухонных отложениях неолитических стоянок человека в районах озер Лаче и Воже (Никольский, 1935; 1943; Цепкин, 1995; 1999). В это время здесь обитали такие впоследствии вымершие рыбы второй группы, как красноперка, жерех, синец, сом. Они были широко распространены в бассейне р. Онеги и соседних водных системах, о чем свидетельствует недавняя находка синца в бассейне р. Нюхчи в озерах Нюхчозеро и Пешозеро, расположенных далеко к северу от озер Лаче и Воже (Петрова, Бабий, 2001). Встречаемость синца в малых притоках Онежского залива Белого моря – хороший показатель обширности расселения (в том числе продвижения в северном направлении) видов второй группы в период голоценового климатического оптимума. Перечисленные рыбы и другие виды второй группы, и некоторые фоновые могли переселяться в Онежское озеро по направлению оз. Кенозеро – его притоки – притоки р. Водлы – р. Водла – Онежское озеро и его бассейн. Расселение по этой системе водоемов было возможно в связи с тем, что притоки оз. Кенозера и р. Водлы тесно сближены в понижениях рельефа, причем в зоне сближения размещаются болота. В современной ихтиофауне бассейна р. Онеги сохранилась лишь часть рыб второй группы (5) проникших сюда из Верхневолжской водной системы во время голоценового потепления (табл. 5). Вместе с вымершими они составляют 8 видов из 11, встречающихся в

Онежском озере и его бассейне в настоящее время. Однако не исключено, что при дальнейших исследованиях удастся обнаружить и некоторые другие отсутствующие виды. В частности, такие находки не исключены в слабо изученных малых притоках Онежского залива Белого моря.

Как следует из изложенных материалов, система р. Онеги занимает особое место среди беломорских водных объектов, играя заметную (может быть даже ведущую) роль в заселении бассейна Онежского озера видами рыб второй группы.

Таким образом, основной поток вселенцев из числа видов второй группы проник в бассейн Онежского озера из Верхневолжских водоемов через бассейн оз. Белого и озерно-речную систему р. Онеги.

В качестве кратких итогов к этапу преобразования ихтиофауны Онежского озера в период голоценового климатического оптимума целесообразно привести следующие общие заключения:

- произошло значительное обогащение ихтиофауны озера за счет относительно тепловодных рыб второй группы;

- изменился зоогеографический состав ихтиофауны в связи с ее обогащением видами второй группы; ихтиофауна приобрела смешанный характер за счет сосуществования реликтов ми-

кулинского времени и относительно тепловодных видов волго-каспийского комплекса;

- в распределении рыб по акватории озера появилась зональность: лососево-сиговые рыбы и другие виды позднеплейстоценового происхождения распределены преимущественно в холодноводных открытых и глубоководных участках, в то время как относительно тепловодные виды главным образом в более прогреваемых прибрежьях, заливах и губах.

Этапность формирования ихтиофауны бассейна Онежского озера в позднем плейстоцене и голоцене выглядит следующим образом:

- виды первой группы: межледниковое боральное море – приледниковые водоемы – Онежское озеро и его бассейн;

- виды второй группы: 1) Верхневолжский бассейн – бассейн оз. Белого – Онежское озеро и его бассейн; 2) Верхневолжский бассейн – бассейн оз. Белого – бассейн р. Онеги – Онежское озеро и его бассейн (через бассейн р. Водлы).

Время появления видов первой группы в котловине Онежского озера – начало освобождения ее южной части от ледника в позднем плейстоцене, второй группы – пльвиальный этап атлантического времени в среднем голоцене. В зоогеографическом отношении виды первой группы являются реликтами Микулинского времени, второй группы волго-каспийскими иммигрантами.

Таблица 5. Встречаемость рыб второй группы в бассейнах Онежского озера и сопредельных водоемов

Виды и формы	Онежское оз.	Ладожское оз.	Выгозеро	Малые притоки	р. Онега	Белое оз и Рыбинское в-ще
Синец	+	+	–	+	–	+
Густера	+	+	–	–	+	+
Голавль	+	+	–	–	+	+
Чехонь	+	+	–	–	–	+
Красноперка	+	+	–	–	–	+
Пескарь	+	+	–	–	+	+
Карась золотой	+	+	–	–	+	+
Щиповка	+	+	–	–	–	+
Сом	+	+	–	–	–	+
Лещ	+	+	+	+	+	+
Судак	+	+	–	–	–	+

Голоценовое потепление сменилось в бассейне Онежского озера очередным похолоданием и климатические условия приблизились к современным. Вполне возможно, что в ихтиофауне Онежского озера и его бассейна (особенно в той части видов, которая относится к волго-каспийскому комплексу) эти климатические перемены, как показывает пример бассейна р. Онеги, вызвали некоторые изменения (например, сокращение численности и распространения относительно тепловодных видов и изменения противоположного характера у холодноводных, выпадение из состава ихтиофауны отдельных водоемов волго-каспийских вселенцев и т.п.). Хотя конкретные материалы по этому вопросу пока отсутствуют, но его необходимо учитывать при выполнении очередных ихтиологических исследований.

## Литература

- Александров Б. М., Беляева К. И., Дмитренко Ю. С., Покровский В. В., Смирнов А. Ф., Урбан В. В.* Оз. Онежское // Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство (справочник). Петрозаводск, 1959. С. 86-135.
- Атлас пресноводных рыб России* (в двух томах). М: Наука, 2002. Т. 1, 2. 379 с., 253 с.
- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. 3-е. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 929-1382.
- Гуляева А. М., Покровский В. В.* Современный состав ихтиофауны и промысловые уловы рыбы в Онежском озере // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1984. Вып. 216. С. 4-10.
- Данилевский Н. Я.* Описание рыболовства в Северо-Западных озерах // Исследования о состоянии рыболовства в России. Санкт-Петербург, 1875. 151 с.
- Давыдова Н. Н., Хомутова В. И., Демидов И. Н.* Позднеплейстоценовая история Онежского озера // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. Санкт-Петербург: Наука, 1998. С. 147-162.
- Квасов Д. Д.* Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: ЛО Наука, 1975. 278 с.
- Квасов Д. Д.* Происхождение котловины Онежского озера // Палеолимнология Онежского озера по колонкам донных отложений. Л.: ЛО Наука, 1976. С. 7-40.
- Кесслер К.* Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края. Санкт-Петербург, 1868. 144 с.
- Китаев С. П.* Рыбы Онежского озера (история, организация мониторинговых исследований) // Труды Карельского НИЦ РАН. Серия Б «Биогеография Карелии». Петрозаводск, 1999. Вып. 1. С. 120-125.
- Китаев С. П., Первозванский В. Я.* Рыбы // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Центральной Карелии. Петрозаводск: КарНИЦ РАН, 2001. С. 198-205.
- Кудерский Л. А.* Материалы по зоогеографии рыб внутренних водоемов Карелии // Материалы по зоогеографии Карелии. 1961а. Вып. 1. С. 19-33.
- Кудерский Л. А.* Некоторые особенности географического распространения рыб в водоемах западной части бассейна Белого моря // Материалы по зоогеографии Карелии. 1961б. Вып. 1. С. 3-7.
- Кудерский Л. А.* Роль приледниковых водоемов в формировании ихтиофауны Северо-Запада Европейской части СССР // Восьмая сессия ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера», тезисы докладов. Петрозаводск, 1969. С. 93-94.
- Кудерский Л. А.* О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-Запада Европейской части СССР // Известия ГосНИОРХ. 1971. Т. 76. С. 113-124.
- Кудерский Л. А.* О путях проникновения реликтовой фауны в озера Балтийско-Беломорского бассейна // Известия ГосНИОРХ. 1972. Т. 82. С. 111-115.
- Кудерский Л. А.* О происхождении лососей и форелей (*Salmo trutta* L.) в бассейнах Аральского, Каспийского и Черного морей // Известия ГосНИОРХ. 1974. Т. 97. С. 187-216.
- Кудерский Л. А.* О путях проникновения сибирской ряпушки в водоемы Балтийского и Каспийского бассейнов // Известия ГосНИОРХ. 1977а. С. 54-62.
- Кудерский Л. А.* О происхождении озерного лосося // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. 1977б. Вып. 19. С. 34-39.
- Кудерский Л. А.* Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1987. Вып. 258. С. 102-121.
- Кудерский Л. А.* История [Онежского] озера по данным об ихтиофауне // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. – Л.: ЛО Наука, 1990. С. 106-108.
- Кудерский Л. А.* Плейстоценовый этап формирования ихтиофауны Ладожского озера // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. Санкт-Петербург: Наука, 1998. С. 140-147.
- Кудерский Л. А.* Сравнительная характеристика ихтиофауны бассейна Водлозера и прилежащих водных систем // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 229-232.
- Кудерский Л. А.* История формирования ихтиофауны больших озер бассейна Финского залива // Охрана и рациональное использование водных ресурсов Ладожского озера и других больших озер. Санкт-Петербург, 2003. С. 468-474.

- Кудерский Л. А., Лотарев В. А.* Нахождение онежской рогатки (*Myoxocephalus quadricornis onegensis* Berg et Porov) в небольшом озере Онего-Сегозерского перешейка // Рыбное хозяйство Карелии. 1964. Вып. 8. С. 210-214.
- Никольский Г. В.* Список рыб из неолита бассейна р. Онеги // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический. 1934. Т. 44, № 3. С. 113-118.
- Никольский Г. В.* К истории ихтиофауны бассейна Белого моря // Зоологический журнал. 1943. Т. 22, вып. 1. С. 27-32.
- Озерецковский Н. Я.* Путешествие по озерам Ладожскому, Онежскому и вокруг Ильменя. Санкт-Петербург, 1812. 345с.
- Петрова Л. П., Бабий А. А.* Водные экосистемы национального парка «Водлозерский» и их биота // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 71-85.
- Покровский В. В.* Научно-промысловые исследования Онежского озера // Рыбное хозяйство Карелии. 1939. Вып. 5. С. 15-47.
- Покровский В. В.* Онежское озеро и его рыбные запасы // Рыбное хозяйство Карело-Финской ССР. 1947. Вып. 6. С. 150-170.
- Покровский В. В., Смирнов А. Ф.* Очерк рыболовства Онежского озера // Рыбное хозяйство Карелии. 1932. Вып. 1. С. 39-82.
- Правдин И. Ф.* Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
- Пушкарев Н. Н.* Рыболовство на Онежском озере. Санкт-Петербург, 1900. 260 с.
- Раукас А., Хюваринен Х.* (ред) // Геология Финского залива. Таллин, 1992. 422 с.
- Цепкин Е. А.* Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35, № 1. С. 3-17.
- Цепкин Е. А.* Ихтиофауна бассейна реки Онеги – четкий индикатор изменений климата в голоцене // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39, № 1. С. 117-119.