

## СОВРЕМЕННАЯ ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ГОЛЬЦОВ В ОЗЕРАХ ЗАБАЙКАЛЬСКОГО СЕВЕРА

Т. Е. БУТОРИНА <sup>1</sup>, О. Ю. ГОРОВАЯ <sup>1</sup>, А. Н. МАТВЕЕВ <sup>2</sup>,  
В. П. САМУСЕНКО <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет (Владивосток)

<sup>2</sup> Иркутский государственный университет

Изучена фауна паразитов гольцов в 4 горных озерах Забайкалья, в том числе оз. Фролиха, типовом местообитании даватчана. Выявлены определенные различия между популяциями разных озер по видовому составу паразитов и количественным показателям зараженности (особенно *Proteocephalus longicollis* и *Diphyllbothrium ditremum*), что связано с разным происхождением озер и составом их ихтиофауны. Гольцы оз. Фролиха, где доминируют рыбы равнинного комплекса, наиболее сильно отличаются от рыб других популяций. В оз. Большое Леприндо отмечены 2 группировки гольцов, неодинаковые по уровню потребления планктона и бентоса, одна из которых единично, а другая сильно заражена *P. longicollis*. Гольцы исследованных озер испытывают заметный пресс гельминтов, которые могут выступать в качестве одного из регуляторов их численности.

T. E. BOUTORINA, O. YU. GOROVAYA, A. N. MATVEEV, V. P. SAMUSENOK.  
RECENT PARASITOLOGICAL SITUATION AND ECOLOGICAL DIFFERENCES  
BETWEEN CHARS IN LAKES OF NORTHERN TRANSBAIKALIA

The fauna of char parasites of Baikalian mountains and peculiarities of their ecology in four mountain lakes of Transbaikalia are studied, including Frolikha Lake – the typical location of davatchan. The certain differences between populations in these lakes are revealed in species composition of parasites and in quantitative characteristics of fish infestation with parasites (first of all with *Proteocephalus longicollis* и *Diphyllbothrium ditremum*). This is due to specificity, pattern of origin of different lakes and composition of their ichthyofaunas. Frolikha Lake is dominated by fish of plain faunistic complex. The chars of this lake are the most different from chars of all other populations. Two chars assemblages which differ from each other in the level of consumption of plankton and benthos are registered in Bol'shoe Leprindo Lake. The chars of the first group are characterized by small indices of invasion with cestodes *P. longicollis*, the fish of the second group, unlike those of the first one, are heavily infected by this parasite. Our results show that chars from 4 surveyed lakes can experience considerable pressure of helminthes, which are pathogenic for these fish and can be one of regulators of their population density.

Ключевые слова: *Salvelinus alpinus erythrinus*, даватчан, Забайкалье, паразитофауна.

## Введение

Забайкалье является одним из центров формообразования гольцов в Восточной Сибири (Алексеев и др., 2000; Осинов, 2002; Самусенок и др., 2006). Забайкальский голец, или «даватчан», был описан как *Salmo erythrinus* Георга в 1775 г. по 1 экземпляру из оз. Фролиха в бассейне Байкала. А. Гюнтер (Gunther, 1866, по: Савваитова и др., 1977) привел дополнительное описание еще одного экземпляра в каталоге рыб Британского музея (Лондон). Л. С. Берг (1948) отнес его к роду *Salvelinus* как подвид арктического гольца *S. alpinus erythrinus* Georgi. В работах Ф. Б. Мухамедиярова (1942), Г. Х. Шапошниковой (1971) и И. Ю. Редкозубова и В. А. Мовчана (1974) содержатся сведения о морфологии, возрастном составе, питании и других особенностях биологии этого гольца из типового местообитания. К. А. Савваитовой с соавторами (1977) проведен анализ морфологической изменчивости, даны биологическая характеристика и первое описание карликового самца гольца из оз. Фролиха. Специальная работа Д. Н. Павлова с соавторами (1990) посвящена изучению особенностей размножения и развития этих рыб.

В настоящее время гольцов Забайкалья нельзя рассматривать в рамках одного подвида (Савваитова, 1989; Алексеев и др., 1997, 2000; Алексеев, Пичугин, 1998 и др.), поскольку выявлены существенные различия между популяциями из разных озер и формами в пределах одного и того же озера по морфологическим, кариологическим и другим характеристикам. Их таксономический статус требует уточнения.

По данным К. А. Савваитовой с соавторами (1977), в оз. Фролиха возраст гольцов в уловах составляет от 5 до 11, в основном 8–9 лет. Их нерест происходит осенью в р. Лево́й Фролихе и, возможно, других. Гольцы используют в пищу как рыбу (молодь гольяна, широколобки, окуня и др.), так и беспозвоночных (ветвистоусых ракообразных родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Chydorus*, веслоногих рачков рода *Cyclops*, личинок хирономид, мелких двустворчатых моллюсков рода *Sphaerium*) (Мухамедияров, 1942; Редкозубов, Мовчан, 1974; Савваитова и др., 1977). Они питаются и на мелководье, и на глубине и даже во время нерестового хода (воздушными насекомыми) (Мухамедияров, 1942).

Информация о паразитофауне гольцов Забайкалья ограничена исследованиями, проведенными в 60-е годы прошлого века (Пронин, 1966, 1967). Это побудило нас изучить фауну паразитов гольцов озер Байкальской горной страны и особенности их экологии в четырех горных озерах Забайкалья.

Ранее (более 40 лет назад) гольцы встречались в северной части акватории Байкала, вплоть до Чивыркульского залива, но с тех пор они не отмечены в составе фауны Байкала и включены в Красную книгу Бурятии как редкий и исчезающий вид (Биоразнообразие Байкаль-

ской Сибири, 1999). Однако в последние годы удалось установить (Алексеев и др., 1999, 2000; Самусенок и др., 2006 и др.), что гольцы более широко распространены в Забайкалье, чем принято было считать, они встречаются в 52 озерах (Алексеев и др., 1999). Большинство исследованных популяций приурочено к бассейнам притоков р. Лены – озерам Олекмо-Витимской горной страны на северо-западе Забайкалья (Самусенок и др., 2006) и значительно меньшая часть – к бассейну самого Байкала. Некоторые из этих небольших по численности популяций гольцов уже исчезли, в озерах произошло сокращение числа форм в результате браконьерства, и они нуждаются в охране (Алексеев и др., 1999).

## Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили результаты паразитологического обследования гольцов, пойманных в августе – сентябре 2005 г. в бассейне р. Олекмы (приток р. Лены) – озерах Большое Леприндо (11 экз. длиной АС 13,4–17,4 см), Леша и Камна (в последнем в августе 2001 г.) (7 экз. длиной 12,4–14,2 см) и в июле 1999 г. в бассейне Байкала – оз. Фролиха (5 экз. длиной 31,5–35,4 см). Рыбы были пойманы жаберными сетями и зафиксированы 10%-ным формальдегидом. В оз. Фролиха обследована крупная форма в возрасте около 9 лет, в оз. Большое Леприндо – карликовая и озерах Леша и Камна – мелкая форма (названия форм гольцов приведены по: Алексеев и др., 1999).

Математическую обработку данных проводили с помощью пакета прикладных статистических программ Statistica 6.0. Для оценки степени экологической однородности гольцов озер Забайкалья проведено сравнение всех рыб в общей выборке по зараженности паразитами. При сравнении гольцов разных озер или рыб из одного и того же озера применяли кластерный анализ, в котором признаками служили показатели интенсивности инвазии гольцов всеми видами паразитов. При построении дендрограмм сходства (или различий) гольцов применяли метод Уорда, сходный с дискриминантным анализом (минимизирует дисперсию внутри отдельных кластеров и усиливает – между кластерами). Результаты кластерного анализа подтверждали методом К-средних для выделенных группировок рыб, который позволяет выявить дифференцирующие признаки.

## Результаты и обсуждение ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Фролиха расположено в бассейне Байкала в северной части Баргузинского хребта в 8 км к северо-востоку от Байкала на высоте 15 м над уровнем моря и на 60 м выше уровня Байкала (Редкозубов, Мовчан, 1974). Длина

озера – 12 км, ширина – 4–5 км, максимальная глубина – 80 м (Алексеев и др., 1999). Одна часть озера глубоководная с обрывистыми скалистыми берегами, другая, мелководная, имеет пологие берега. В озеро впадает р. Левая Фролиха длиной около 40 км (Савваитова и др., 1977). Гольцы обитают в глубоководной части озера. Это самая южная и самая западная из популяций забайкальских гольцов. Предполагается (Савваитова и др., 1977), что гольцы поднимаются в верховья Левого Фролиха и, возможно, других рек только для нереста, все остальное время находятся в самом озере.

Ихтиофауна озера, помимо гольца, представлена следующими видами: плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus), обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus), озерный голянь *P. perenurus* (Pallas), речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, налим *Lota lota* (Linnaeus), каменная широколобка *Paracottus knerii* (Dybowski), ленок *Brachymystax lenok* (Pallas), обыкновенный таймень *Hucho taimen* (Pallas) и недавно описанный подвид (Матвеев и др., 2005) байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baikalolensis* Matveev, Samusenok, Pronin et Tel'pukhovskiy, а также, возможно, сибирский елец *Leuciscus leuciscus baikalensis* (Dybowski) и язь *L. idus* (Linnaeus).

Озеро Большое Леприндо расположено на высоте 984 м над уровнем моря в бассейне р. Чары, притока р. Олекмы (бассейн р. Лены). Длина озера – 11,5 км, ширина – 2,8 км, максимальная глубина – 64,5 м. Ихтиофауна озера представлена ленком, сигом-пыжьяном *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), байкалоленским хариусом, щукой, обыкновенным голянком, голянком Лаговского *Phoxinus lagowskii* Dybowski, сибирской щиповкой *Cobitis melanoleuca* Nichols, сибирским гольцом *Barbatula toni* (Dybowski), налимом, речным окунем, пестроногим подкаменщиком *Cottus poecilopus* Heckel, а также, возможно, тайменем и плотвой (Алексеев и др., 1999). Гольцы держатся на глубине не менее 18 м (Алексеев и др., 2000).

Озеро Леша расположено на высоте около 1300 м над уровнем моря в бассейне р. Олондо, приток р. Хани (бассейн р. Олекмы). Длина озера – 0,25, ширина – 0,15 км, максимальная глубина – 11,0 м. Кроме гольца в озере встречается только байкалоленский хариус (Алексеев и др., 1999), который занимает преимущественно мелководную зону, а голец – более глубоководную (Алексеев и др., 2000). Данные об оз. Камна в литературе отсутствуют, это небольшое озеро находится рядом с оз. Леша. Все гольцовые озера Забайкалья – горные, холодноводные, гляциальные, олиготрофные или ультраолиготрофные.

Согласно данным Н. М. Пронина (1966), в 60-е годы XX в. у даватчана из оз. Большое Леприндо было найдено 10 видов паразитов, в

оз. Малое Леприндо – 12 (единая популяция с гольцами оз. Большое Леприндо) и в оз. Леприндокан – 3 вида. В связи с усилившейся антропогенной нагрузкой на экосистемы озер в период строительства БАМа и снижением ее в дальнейшем интересно было выяснить, изменилась ли и как паразитологическая ситуация за прошедшие годы.

У гольцов из исследованных озер нами найдено 14 видов паразитов (табл.), а с учетом литературных данных (Пронин, 1966) – 19 видов. Краткая характеристика паразитофауны гольцов из исследованных озер дана нами ранее (Буторина и др., 2007). Из общего списка паразитов мы исключили *E. crassum*, отмеченный Н. М. Прониным (1966) у гольцов оз. Леприндо, как чисто эстуарный вид (Куперман, 1978). Обращает на себя внимание большое видовое разнообразие гельминтов (11 видов) и сильная инвазия ими гольцов, в первую очередь, цестодами *P. longicollis* (табл.), учитывая мелкие размеры рыб. *P. longicollis* оказался доминирующим во всех озерах. Этот вид (как *P. exiguus*) известен как самый многочисленный среди гельминтов рыб бассейна Байкала, а его облигатным хозяином является байкальский омуль (Пронина, Пронин, 1988). Во всех озерах отмечен и *E. salvelini*, в оз. Фролиха гольцы заражены им на 100%. Находки в массе ювенильных и молодых неполовозрелых особей названных видов цестод длиной до 15–18 мм свидетельствуют о том, что во всех озерах основное питание гольцов составляет планктон, что подтверждает и изучение содержимого желудочно-кишечных трактов. На севере Забайкалья гольцы населяют множество изолированных друг от друга озер с хорошо развитым планктонным сообществом (Алексеев и др., 2000). Все найденные нами виды цестод патогенны для гольцов, так как в настоящее время в указанных озерах, за исключением оз. Фролиха, сохранились лишь карликовая и мелкая формы этих рыб. Крупная форма гольцов исчезла из оз. Большое Леприндо в период строительства БАМа (Алексеев и др., 2000), браконьерский вылов нанес непоправимый ущерб этой популяции. Триэнтофороз с сильным поражением печени цестодами выявлен нами только у гольцов оз. Фролиха. Ранее Н. М. Пронин (1966) отмечал это заболевание у гольцов оз. Большое Леприндо, при этом интенсивность инвазии рыб в то время была в среднем в 5 раз ниже, чем установлено нами.

Нами отмечен дифиллоботриоз карликовой формы гольцов в оз. Большое Леприндо (табл.). Возбудителем служит *D. ditremum*, дефинитивные хозяева – гагары, поганки и другие рыбацкие птицы (Делямуре и др., 1985). Второй вид *D. dendriticum* нами у гольцов не обнаружен, хотя встречается у других лососевых в самом озере Байкал (Пронин, 1966).

Из трематодозов наиболее выражен диплостомоз, вызванный *D. gaviium*, с локализацией

Вид паразита	Все исследованные озера		Большое Леприндо	Леша, Камна	Фролиха
	Экстенсивность инвазии, % (ЭИ)	Интенсивность (И): пределы (lim)/средн. (И <sub>ср.</sub> )	ЭИ И lim/И <sub>ср.</sub>	ЭИ И lim/И <sub>ср.</sub>	ЭИ И lim/И <sub>ср.</sub>
<i>Myxobolus arcticus</i>	73,9	–	100	6 из 7	0
<i>Capriniana piscium</i>	17,4	–	36,4	2 из 7	0
<i>Trichodina</i> sp.	4,4	–	9,1	0	0
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	17,4	2–18/11,0	0	0	4 из 5 2–18/11,0
<i>Eubothrium salvelini</i>	52,2	1–46/11,2	54,5 1–3/2	1 из 7 2	5 из 5 3–46/24,0
<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	34,8	7–43/24,5	72,7 7–43/24,5	0	0
<i>Proteocephalus longicollis</i>	78,3	1–584/77,2	72,7 2–168/59,1	5 из 7 1–584/131,6	5 из 5 11–151/51,8
<i>Crepidostomum farionis</i>	39,1	1–12/4,2	27,3 1–6/2,7	5 из 7 2–10/5,8	1 из 5 1
<i>Phyllodistomum umblae</i>	17,4	4–41/16,8	36,4 4–41/16,8	0	0
<i>Azygia robusta</i>	13,0	1–20/7,7	0	0	3 из 5 1–20/7,7
<i>Diplostomum gavium</i>	30,4	1–66/16,7	36,4 1–3/2,0	3 из 7 14–66/36,3	0
<i>D. volvens</i>	13,0	2–8/4,3	0	3 из 7 2–8/4,3	0
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	13,0	1–57/19,7	9,1 57	2 из 7 1/1,0	0
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	4,4	4	0	1 из 7 4	0

паразитов в стекловидном теле глаз у мелкой формы гольцов озер Леша и Камна, слабее он заражает карликовую форму в оз. Большое Леприндо. Этот паразит имеет очаговое распространение в местах гнездования окончательных хозяев – гагар (Судариков и др., 2002). В оз. Большое Леприндо впервые зарегистрировано поражение почек (мочеточников) гольцов *P. umblae*. У крупной формы гольцов в оз. Фролиха найден патогенный для рыб вид трематод *A. robusta*. Паразиты были найдены в желудке и пилорическом отделе кишечника, а также прикрепленными к наружной и внутренней поверхности жаберных крышек, в жабрах и ротовой полости. Голец является новым хозяином паразита в бассейне Байкала, ранее отмеченного у тайменя, ленка, байкало-ленского хариуса (Пронин, 1966). Необычная локализация трематод объясняется их активной миграцией у погибших рыб в ротовую полость и жабры и отмечена для разных видов этого рода.

Практически у всех мелких и карликовых гольцов нами впервые обнаружен паразит мозга миксоспоридия *M. arcticus*, в оз. Большое Леприндо на жабрах рыб отмечены также сосущие инфузории и единично – триходины (табл.).

Наиболее редкими гельминтами гольцов Забайкалья являются нематоды. Мы впервые обнаружили у них *P. salvelini*, интенсивность инвазии которой достигала 57 экз./рыбу, что свидетельствует об активном питании олигохетами, хотя этот паразит и был найден только у одной рыбы. Новым хозяином служат гольцы и

для нематоды *C. ephemeridarum*, ранее отмеченной Н. М. Прониным только у хариуса. Эти находки, а также анализ содержимого пищеварительных трактов гольцов показывают, что в их рацион, наряду с планктонными ракообразными, входят беспозвоночные бентоса: личинки поденок, олигохеты, а также падающие в воду воздушные насекомые. Полученные данные согласуются с литературными об эврифагии даватчана в оз. Фролиха (Савваитова и др., 1977) и новыми сведениями о разнообразном питании гольцов Забайкалья (Самусенок и др., 2006 и др.). Наши материалы свидетельствуют также о том, что гольцы исследованных озер испытывают заметный пресс гельминтов, которые являются патогенными для них и могут выступать в качестве одного из регуляторов их численности. Особенно сильное влияние они оказывают на мелкие и карликовые формы гольцов, которые, как правило, имеют невысокую численность, но интенсивно заражены паразитами (табл.).

Нами изучены особенности заражения рыб в конкретных озерах. В оз. Фролиха у крупной формы гольцов сильно выражена инвазия цестодами *P. longicollis* (до 151 экз./рыбу), *E. salvelini* (до 46 экз./рыбу) и *T. nodulosus* (до 18 экз./рыбу) практически всех исследованных гольцов (табл.). Заражение последним определяется присутствием в озере щуки (окончательного хозяина). Гольцы, наряду с окунем, налимом, щукой и ленком, выполняют роль вторых промежуточных, или дополнительных хозяев паразита (Пронина, Пронин, 1988). Тринофороз вызывает разрушение печени рыб

(Пронина, Пронин, 1988). Ранее (Пронин, 1966) он был отмечен у крупной формы гольца в оз. Большое Леприндо. Это заболевание характерно только для крупной формы гольцов, которая экологически связана со щукой и входит в общий для них прибрежный комплекс гидробионтов. Отсутствие этого паразита у гольцов из других исследованных озер объясняется тем, что голец в них пространственно изолирован от щуки (оз. Большое Леприндо) или щука в них отсутствует (озера Леша и Камна). Высокие показатели инвазии гольцов *E. salvelini* свидетельствуют об ихтиофагии крупных гольцов, что согласуется с литературными данными о питании даватчана рыбой (Мухамедияров, 1942; Редкозубов, Мовчан, 1974; Савваитова и др., 1977). Крупным рыбам в большей степени свойственно питание рыбой как энергетически более выгодной пищей. Это подтверждается и при сравнении интенсивности инвазии гольцов разных озер *E. salvelini* (табл.). В оз. Фролиха она на порядок выше, чем в остальных, при более высокой экстенсивности заражения. Трематоды у гольцов оз. Фролиха представлены 2 видами, один из которых (*C. farionis*) является редким. *Azygia robusta* найдена только в оз. Фролиха у 3 из 5 исследованных гольцов. Инвазия гольцов *A. robusta* связана с присутствием в оз. Фролиха его основных хозяев: тайменя, ленка, хариуса, а гольцы играют второстепенную роль как хозяева паразита. Необходимо отметить патогенность этого паразита, который вызывает у рыб изъязвления стенок желудка и пищевода (Пронин, 1967). Таким образом, гольцы оз. Фролиха отличаются от гольцов других озер зараженностью двумя патогенными видами гельминтов – *T. nodulosus* и *A. robusta*. Кроме того, у них единично найдены споры микроспоридий рода *Chloromyxum*. Состав паразитофауны гольцов в этом озере определяется более разнообразной гидро- и ихтиофауной по сравнению с остальными исследованными озерами.

В оз. Большое Леприндо у гольцов карликовой формы найдено 10 видов паразитов (табл.). Только в этом озере нами отмечен очаг дифиллоботриоза, ситуация по другим цестодам сходна с таковой в остальных озерах.

Забайкальские гольцы относятся к многотычинковым формам (Савваитова и др., 1977; Алексеев и др., 2000). Известна связь между наличием у рыб большого числа жаберных тычинок и планктофагией (Савваитова, 1989 и др.). По данным С. С. Алексеева с соавторами (2000), карликовые гольцы из оз. Большое Леприндо в среднем имеют значительно большее число жаберных тычинок (около 40), чем рыбы из озер Леша, Камна (в среднем 32) и Фролиха (31). В связи с этим интересно отметить, что дифиллоботриоз обнаружен у наиболее многотычинковой формы гольцов. Раньше, когда в озере обитала крупная форма гольца, она была

на 93% инвазирована *Triaenophorus nodulosus* (Пронин, 1966). Однако нам не удалось обнаружить у гольцов этого паразита, хотя в озере обитает его окончательный хозяин – щука, которая заражена паразитом на 81% (Пронин, 1967). Кроме нее, этот паразит найден у ленка, сига и хариуса. Его отсутствие у гольца можно объяснить тем, что карликовый голец в этом озере занимает нишу глубоководного планктофага (Алексеев и др., 2000) и пространственно разобщен со щукой. Инвазия гольцов *D. ditremum* и *D. gavium* связана с присутствием здесь гагар – окончательных хозяев паразитов. *D. gavium* широко распространен в водоемах Забайкалья (Пронин, 1967), хотя, по-видимому, автор объединял под таким названием разные виды диплостоматид из внутренней среды глаз гольцов.

Сравнение наших данных с полученными Н. М. Прониным (1966) для оз. Большое Леприндо показывает, что здесь длительное время (уже более 40 лет) сохраняются очаги инвазии рыб дифиллоботридами и диплостоматидами, только с исчезновением крупной формы гольцов паразиты перешли на карликовых гольцов, что может отразиться на них сильнее и привести к более отрицательным последствиям.

В озерах Леша и Камна исследована мелкая форма гольцов и найдено 9 видов паразитов (табл.). Ее паразитофауна достаточно разнообразна, хотя здесь встречается только 2 вида рыб. Микроспоридии и инфузории найдены нами у гольцов только в высокогорных мелководных озерах. В этих озерах триэнофороз не отмечен из-за отсутствия щуки (Пронина, Пронин, 1988). В то же время здесь возникли очаги диплостомоза, не выраженные в такой степени в других исследованных озерах.

Кластерный анализ общей выборки гольцов из 4 обследованных озер по интенсивности инвазии паразитами показывает (рис. 1), что в целом фауна паразитов сходна, поскольку эти гольцы представлены небольшими локальными популяциями из одного региона. Исключение составили 3 экз. рыб под номерами Ф 354, ЛК 140, БЛ 139, которые выделяются максимальным заражением *P. longicollis*. Это может быть связано как с интенсивным потреблением планктона (для мелких и карликовых форм озера Большое Леприндо, Леша и Камна), так и с ихтиофагией (для крупной формы в оз. Фролиха). В то же время можно отметить хорошо выраженные различия между гольцами разных популяций по видовому составу паразитов и по интенсивности инвазии ими рыб (рис. 2, 4). Они особенно заметны при использовании в качестве признаков для сравнения трех основных показателей инвазии ( $ЭИ$ ,  $I_{cp}$  и индекса обилия паразитов  $ИО$ ) (рис. 3). Наиболее четкие различия по экстенсивности инвазии гольцов дают цестоды *P. longicollis* и *Diphyllobothrium ditremum* (рис. 5).

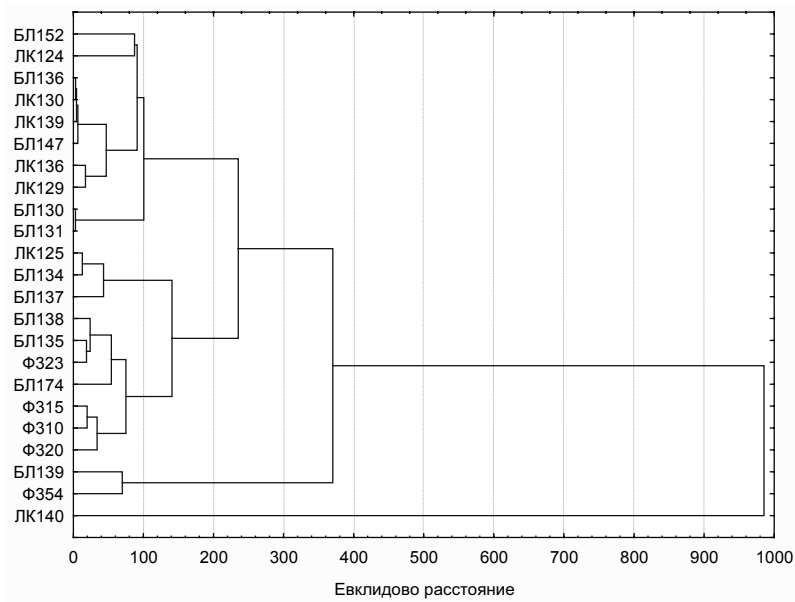


Рис. 1. Дендрограмма сходства гольцов озер Забайкалья по интенсивности инвазии паразитами, построенная методом Уорда:

по оси ординат – номера рыб. Обозначения: БЛ – Большое Леприндо, ЛК – Леша, Камна, Ф – Фролиха

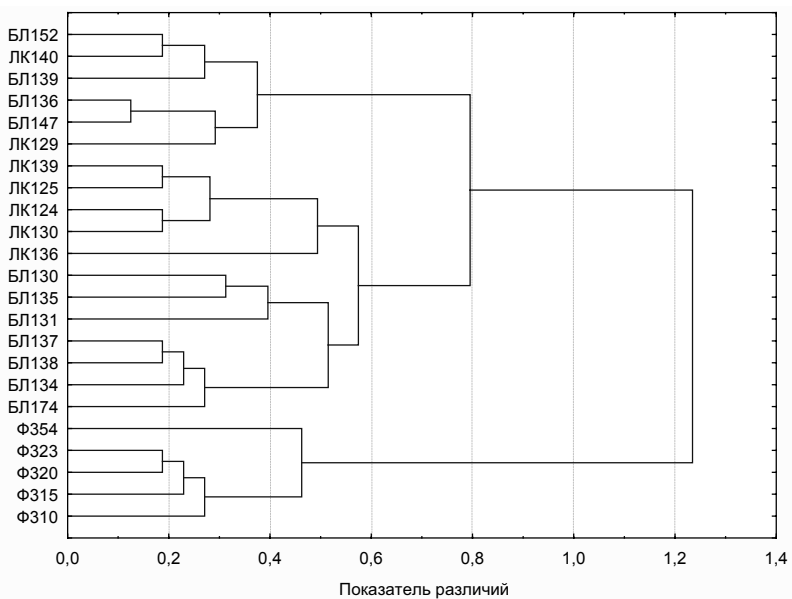


Рис. 2. Дендрограмма различий гольцов озер Забайкалья по интенсивности инвазии паразитами, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

Анализ гольцов исследованных популяций свидетельствует о том (рис. 3), что гольцы оз. Фролиха наиболее сильно отличаются от гольцов других популяций. Это связано со специфической и происхождением озер. В Забайкалье выделяют два типа озер (Биоразнообразие Байкальской Сибири, 1999): первый – с преобладанием рыб равнинного комплекса (плотвы, окуня и щуки), примером которого может служить оз. Фролиха; второй – с доминированием рыб бореального предгорного комплекса (лен-

ка и хариуса), к которому относятся озера Леша и Камна. Озера второго типа имеют тектоническое происхождение, связанное «со специфическим процессом прогибания дна межгорных котловин байкальского типа» (Биоразнообразие Байкальской Сибири, 1999). В оз. Большое Леприндо представлены рыбы обоих комплексов. Выборка гольцов оз. Фролиха представлена сходными по зараженности рыбами (рис. 6). В отличие от последних, карликовые гольцы оз. Большое Леприндо неодно-

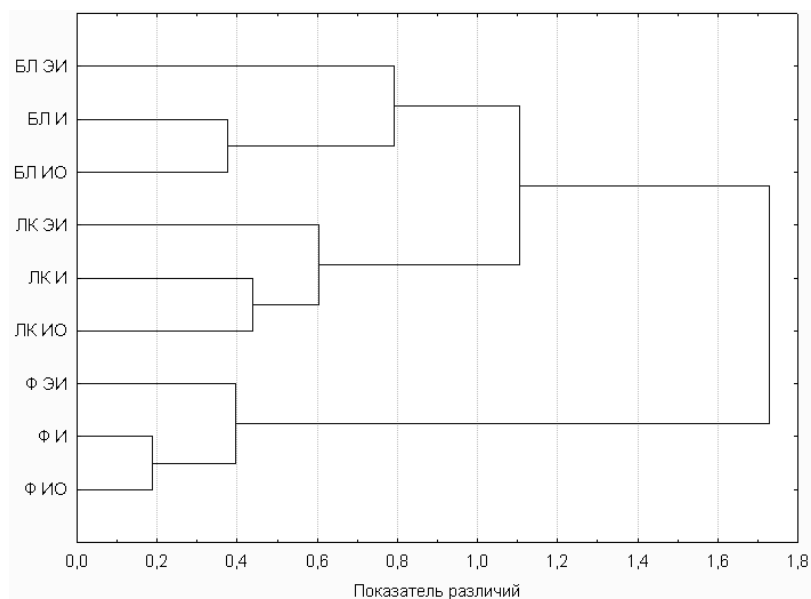


Рис. 3. Дендрограмма различий между популяциями гольцов озер Забайкалья по экстенсивности инвазии (ЭИ), средней интенсивности (И<sub>ср.</sub>) и индексу обилия (ИО) паразитов, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

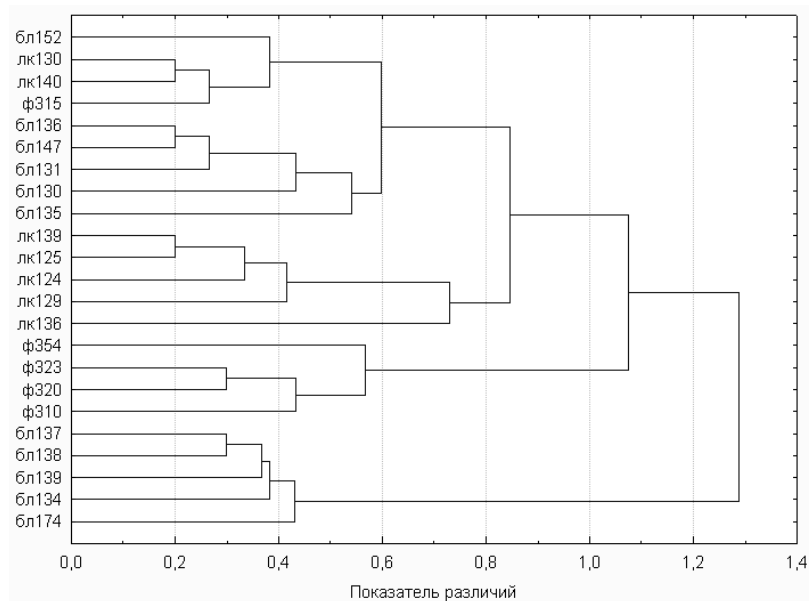


Рис. 4. Дендрограмма различий между популяциями гольцов озер Забайкалья по интенсивности инвазии гельминтами, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

родны по этому признаку. Как видно из рисунков (рис. 7, 8), они представлены двумя группировками, которые различаются между собой прежде всего по уровню инвазии *P. longicollis* (единичная – 0–4 экз. и высокая – 24–168 экз.). При этом все рыбы второй группы характеризуются зараженностью и другими цестодами – *E. salvelini* и дифиллоботридами, которые единично встречаются у рыб первой группы. Кроме того, рыбы второй группы, в противополож-

ность первой, имеют контакт с моллюсками, на что указывает их заражение двумя видами трематод (табл.). Гольцы первой группы, напротив, характеризуются низкими показателями инвазии цестодами *P. longicollis* и *E. salvelini* и трематодами *C. farionis*. Инвазия гольцов дифиллоботридами, по-видимому, связана с существованием в озере очага дифиллоботриоза. Среди гольцов первой группы оказался экземпляр, очень сильно зараженный

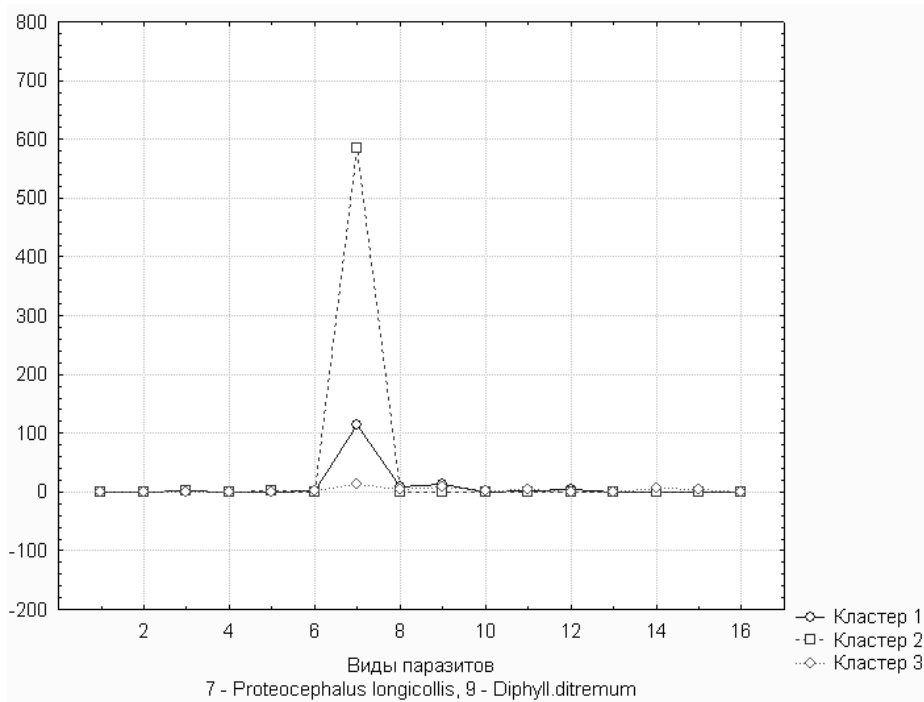


Рис. 5. Различия между популяциями озер Забайкалья по зараженности гельминтами, выявленные методом К-средних

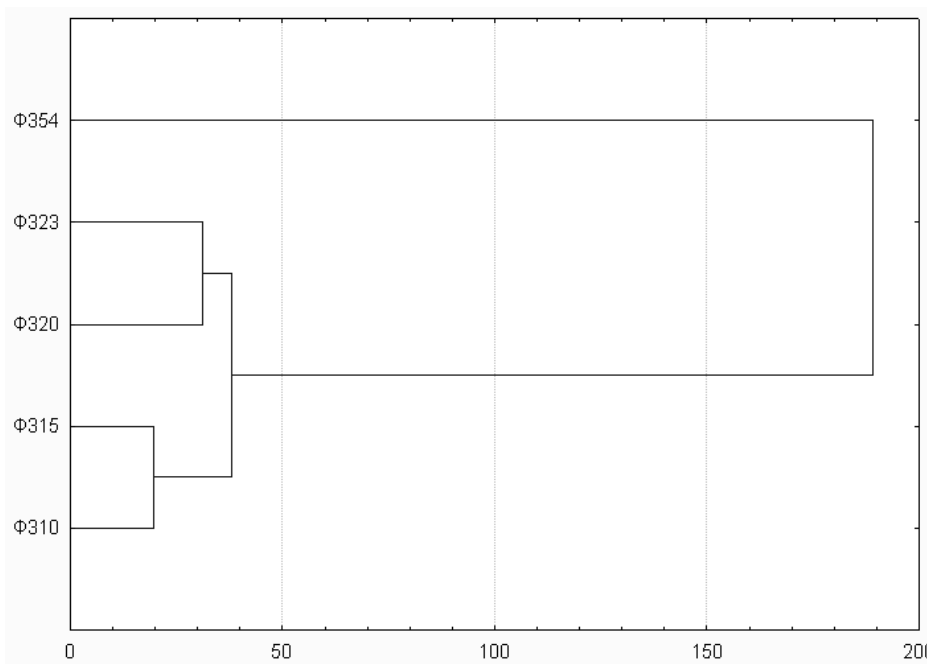


Рис. 6. Дендрограмма сходства голец оз. Фролиха по зараженности паразитами, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

нематодой *P. salvelini*, не обнаруженной у гольцов второй группы. Инвазия этой нематодой связана с потреблением олигохет. Таким образом, анализ зараженности двух группировок гольцов гельминтами дает основание говорить о тенденции к расхождению по характеру питания особей, представляющих карликовую фор-

му гольцов в оз. Большое Леприндо. Полученные нами данные показывают, что гольцы выделенных группировок в разной степени потребляют веслоногих ракообразных. Они различаются также и по степени потребления бентоса (разная инвазия трематодами и нематодой *P. salvelini*). В целом это согласуется



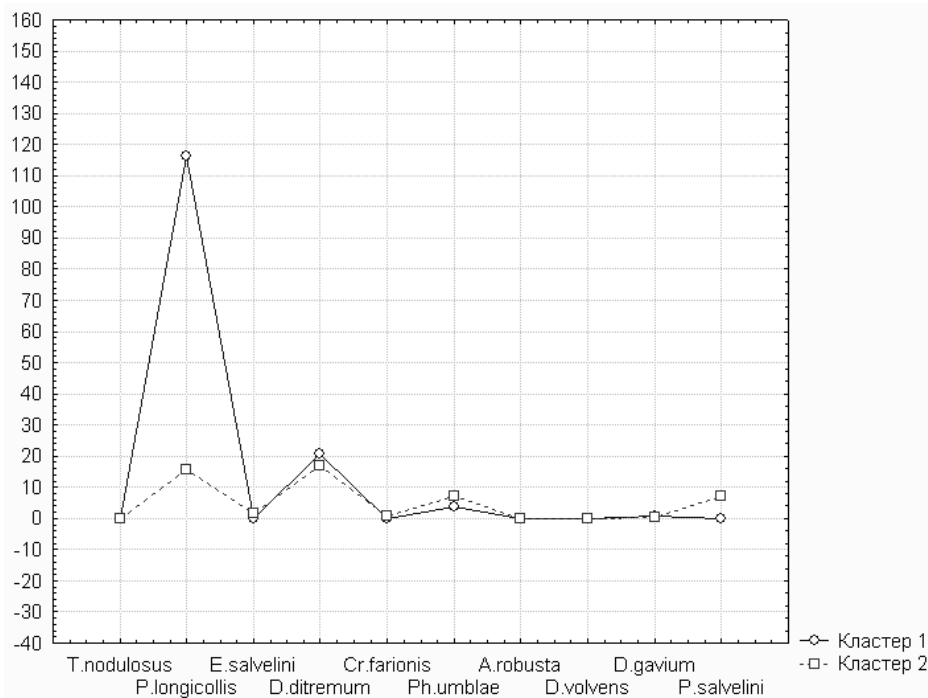


Рис. 7. Различия в зараженности двух групп гольцов оз. Большое Леприндо, выявленные методом К-средних

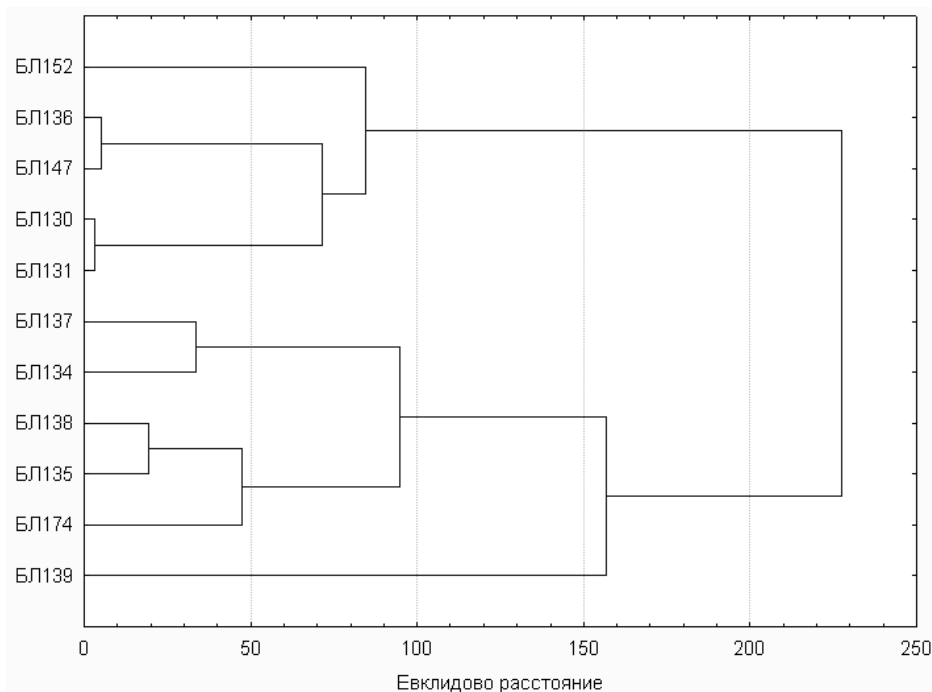


Рис. 8. Дендрограмма сходства гольцов оз. Большое Леприндо по зараженности паразитами, построенная методом Урда

Усл. обозн. см. на рис. 1

с обычным для гольцов озер Забайкалья явлением, когда симпатрические формы гольцов различаются соотношением планктонных и бентосных организмов в питании (Самусенок и др., 2006).

Гольцы озер Леша и Камна, которые обитают в небольших соседних горных озерах с простым двувидовым составом ихтиоценоза, ока-

зались очень сходными между собой (рис. 9). Только у одного экземпляра отмечена чрезвычайно высокая интенсивность инвазии цестодой *P. longicollis* (584 экз.).

Полученные данные показывают, что в каждом из исследованных озер (кроме сходных Леша и Камна) наблюдаются свои особенности инвазии гольцов паразитами, которые

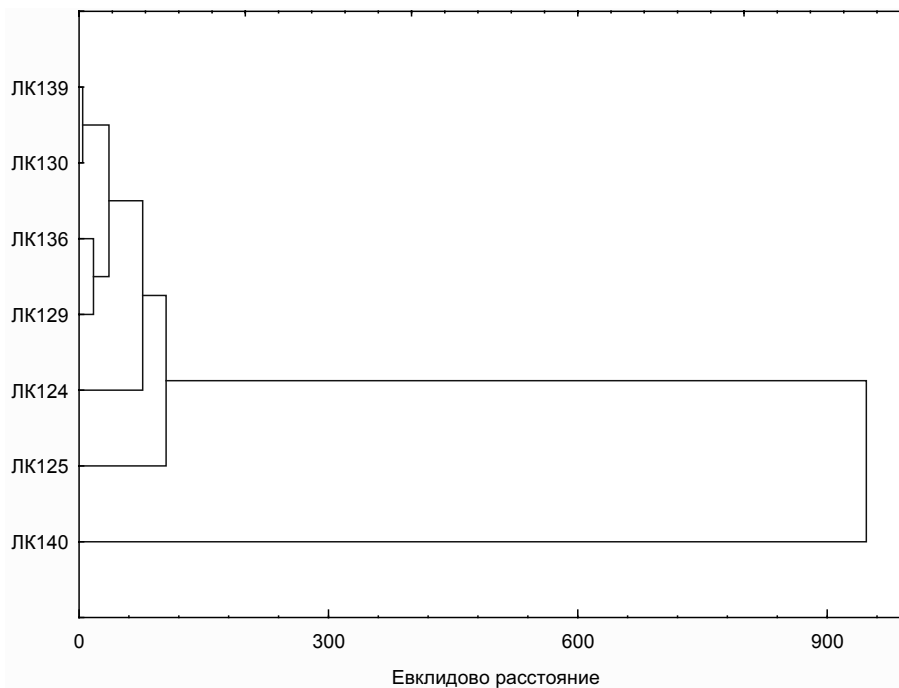


Рис. 9. Дендрограмма сходства гольцов озера Леша и Камна по зараженности паразитами, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

подтверждают заметную изоляцию популяций из разных озер друг от друга (Алексеев и др., 1999). Они определяются составом гидробионтов – первых промежуточных и дополнительных хозяев, наличием окончательных хозяев (рыб, птиц), спецификой и расположением озер. Общая паразитологическая ситуация в исследованных озерах за последние 40 с лишним лет не улучшилась и вызывает опасения за состояние популяций гольцов. Это подтверждает, что в регионе необходимо сохранять режим их охраны. В оз. Большое Леприндо, по-видимому, наметилась тенденция к экологической дифференциации гольцов, что может в дальнейшем привести к формированию двух форм гольцов в этом озере.

Существует две группы гипотез о происхождении забайкальских гольцов. К. А. Савваитова, В. А. Максимов и Е. Д. Васильева-Медведева (1977), вслед за Л. С. Бергом (1949), полагают, что гольцы этого региона происходят от проходного арктического гольца и мигрировали в Забайкалье в период похолодания в конце плиоцена – плейстоцене. Возможны разные пути проникновения предка в бассейн Байкала. Больше всего подтверждений находит гипотеза миграции через бассейн р. Лены: связь Байкала с бассейном Лены через реки и озера Баргузинской и других гидросистем в конце плиоцена – начале плейстоцена; недавние находки гольцов в бассейне среднего (Алексеев, Кириллов, 2001) и верхнего течения р. Лены (Алексеев, Пичугин, 1998; Алексеев и др., 1999, 2000). Гольцы могли мигрировать в Забайкалье и по одной из сибирских рек, в бассейнах кото-

рых найдены популяции гольцов (Алдан, Индигирка, Колыма), и распространиться затем через их водоразделы (Алексеев и др., 2000; Алексеев, Кириллов, 2001). Однако проходной арктический голец, как правило, не совершает протяженных миграций вглубь континента, поэтому была предложена альтернативная версия (Алексеев, Кириллов, 2001) о существовании в Сибири обширного пресноводного водоема, возможно, в среднем течении р. Лены. Он мог возникнуть в результате подпруживания реки ледниками, спускавшимися с Верхоянского хребта (Лунгерсгаузен, 1961), или в результате морской трансгрессии (Линдберг, 1972). Эта гипотеза предполагает, что гольцы могли освоить такие пресноводные водоемы Сибири еще в доледниковый период и выжить там во время оледенений, а в дальнейшем расселиться вплоть до Охотского побережья. В эту схему укладывается и происхождение нейвы *Salvelinus neiva*, распространенной на Охотском побережье, от арктического гольца из бассейна р. Алдан (Глубоковский, 1977; Глубоковский и др., 1979) или р. Колымы (Behnke, 1980, 1984). Находки новых популяций гольцов в Сибири (Алексеев, Кириллов, 2001; Самусенок и др., 2006) делают такое предположение вероятным и показывают, что в труднодоступных горных районах верховьев сибирских рек могут находиться неизвестные пока популяции гольцов. В связи с этим можно отметить, что в горном Приморье (западный склон Сихотэ-Алиня) С. Ф. Золотухин (2003) обнаружил многочисленные локальные популяции мальмы, что свидетельствует о более обширном ареале

мальмы в этом регионе в прошлом. Преобладающий у гольцов по ареалу пресноводный тип фауны паразитов (Буторина, 1980) косвенно свидетельствует в пользу версии о существовании в Восточной Сибири крупного пресноводного водоема или озерно-речной системы, которая в дальнейшем распалась на отдельные изолированные популяции, в том числе на северо-западе Забайкалья. Близкая точка зрения (Алексеев, Кириллов, 2001; Behnke, 1980, 1984) заключается в том, что до последнего плейстоценового оледенения существовал обширный сплошной ареал пресноводных гольцов в Сибири (Алексеев, Кириллов, 2001), включая п-ов Таймыр, и Северной Америке (Behnke, 1984), который впоследствии оказался разорванным. Была предложена модель Панарктического ледникового покрова (Гроссвальд, 1999) – покровное оледенение всей полярной области Евразии в период последнего оледенения, которое вызвало подпруживание льдами рек Европы и Сибири, вплоть до дальневосточных. Согласно этой модели, на севере находились морские ледниковые щиты, на юге – Тибетский щит, а между ними – горно-покровные оледенения Сибири и Центральной Азии с двумя системами стока талых вод к западу и к юго-востоку (Гоби-Амурская) в сторону Тихого океана. В результате подпруживания рек образовались обширные озера, связанные каналами сброса вод (спиллвеями). В нее входили Черноморский, Каспийский, Аральский бассейны, а также ледниково-подпрудные озера – Мансийское, Енисейское и Лено-Вилуйское. Таким образом, арктический голец мог иметь обширный пресноводный ареал и обитать в пределах системы холодноводных озер Сибири (районы устьев рек Олекмы, Витима, долина Алдана, верховья рек Яны и Индигирки, связанные между собой через потоки каналов сброса вод).

Выражаем глубокую благодарность д. б. н. Н. М. Пронину (ИОЭБ СО РАН, г. Улан-Удэ) за помощь в получении материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда им. Бориса Купермана за 2006 г.

## Литература

- Алексеев С. С., Кириллов А. Ф., 2001. Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* в бассейне Алдана и ее значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // *Вопр. ихтиол.* Т. 41, № 4. С. 465–480.
- Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., 1998. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // *Вопр. ихтиол.* Т. 38, № 3. С. 328–337.
- Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Крысанов Е. Ю., 1997. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан Забайкалья, внесенных в Красную книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // *Вопр. ихтиол.* Т. 37, № 5. С. 588–602.
- Алексеев С. С., Булдыгер В. В., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П., 1999. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* (Salmonidae) в Забайкалье // *Вопр. ихтиол.* Т. 39, № 1. С. 48–56.
- Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П., 2000. Разнообразие арктических гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // *Вопр. ихтиол.* Т. 40, № 3. С. 293–311.
- Берг Л. С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. 467 с.; 1949. Ч. 3. С. 935–1381.
- Биоразнообразие Байкальской Сибири, 1999 / В. М. Корсунов, Н. М. Пронин, Г. Г. Гончиков и др. Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН. 350 с.
- Буторина Т. Е., 1980. Экологический анализ паразитофауны гольцов (*Salvelinus*) реки Камчатки // *Популяционная биология и систематика лососевых.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 65–81.
- Буторина Т. Е., Горювая О. Ю., Матвеев А. Н., Самусенок В. П., 2007. Фауна паразитов гольцов горных озер Забайкалья // *Ихтиологические исследования на внутренних водоемах: Материалы Международ. науч. конф. (апрель 2007 г., Саранск).* Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. С. 18–20.
- Глубоковский М. К., 1977. Сравнительная остеология и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson // *Основы классификации и филогении лососевидных рыб.* Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 38–44.
- Глубоковский М. К., Черешнев И. А., Черненко Е. В., Викторовский Р. М., 1979. Распространение гольцов (*Salvelinus*, *Salmoniformes*) арктической группы на азиатском побережье Тихого океана // *Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 86–98.
- Гроссвальд М. Г., 1999. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Научный мир. 120 с.
- Делямуре С. Л., Скрябин А. С., Сердюков А. М., 1985. Основы цестодологии. Дифиллоботрииды – ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. Т. XI. М.: Наука. 200 с.
- Золотухин С. Ф., 2003. Нерестовый фонд и современный статус популяций лососей в Приморском крае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.
- Куперман Б. И., 1978. Особенности жизненных циклов и биологии цестод из камчатских лососей // *Биол. моря.* Т. 4. С. 53–60.
- Линдберг Г. У., 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука. 548 с.
- Лунгерсгаузен Г. Ф., 1961. Геологическая история средней Лены и некоторые вопросы стратиграфии четвертичных отложений Восточной Сибири // *Материалы Всесоюз. совещ. по изучению четвертичного периода.* Т. 3. М. С. 209–217.
- Матвеев А. Н., Самусенок В. П., Тельпуховский А. Н. и др., 2005. Новый подвид сибирского хариуса *Thymallus arcticus baikalolensis* ssp. nova (Salmoniformes, Thymallidae) // *Вестник Бурятского ун-та. Сер. 2, Биология.* Вып. 7. Улан-Удэ: БГУ. С. 69–82.

- Мухамедияров Ф. Б., 1942. К биолого-систематической характеристике даватчана // Тр. Вост.-Сиб. ун-та. Биология. Т. 2, вып. 3. С. 119–126.
- Осинов А. Г., 2002. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиол. Т. 42, № 2. С. 149–160.
- Павлов Д. Н., Пичугин М. Ю., Савваитова К. А., 1990. Размножение и развитие даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* и проблема разнообразия особенностей воспроизводства у арктических гольцов // Вопр. ихтиол. Т. 30, № 6. С. 941–956.
- Пронин Н. М., 1966. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины // Вопросы географии и биологии. Чита: Читин. пед. ин-т. С. 120–159.
- Пронин Н. М., 1967. Паразитофауна даватчана и пыжьяна как возможных объектов прудового и озерного рыбоводства // Вопросы сельскохозяйственного рыбоводства и гидробиологии Западной Сибири. Барнаул: Алтайское кн. изд-во. С. 196–200.
- Пронина С. В., Пронин Н. М., 1988. Взаимоотношения в системах гельминты – рыбы (на тканевом, органном и организменном уровнях). М.: Наука. 176 с.
- Редкозубов И. Ю., Мовчан В. А., 1974. К изучению даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* Georgi озера Фролиха // Вопр. ихтиол. Т. 14, № 2. С. 330–332.
- Савваитова К. А., 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 223 с.
- Савваитова К. А., Максимов В. А., Медведева Е. Д., 1977. Даватчан *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) // Вопр. ихтиол. Т. 17, вып. 2 (103). С. 203–219.
- Самусенок В. П., Алексеев С. С., Матвеев А. Н. и др., 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиол. Т. 46, № 5. С. 616–629.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В. и др., 2002. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов центральной России. М.: Наука. 298 с.
- Шапошникова Г. Х., 1971. Сравнительно-морфологическое описание некоторых видов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 48. С. 4–30.
- Behnke R. J., 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Hague: Junk. P. 441–480.
- Behnke R. J., 1984. Organizing the diversity of the Arctic charr // Proc. Int. Symp. Arctic charr / L. Johnson, B. L. Burns (eds.). Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P. 3–21.