

УДК 574.57 (470.22)

## НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ОНЕЖСКОГО И ЛАДОЖСКОГО ОЗЕР (краткий обзор)

**З. С. КАУФМАН**

*Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН*

Рассматриваются основные группы фауны Ладожского и Онежского озер: рыбы, моллюски, ракообразные и олигохеты, пути их формирования. Они были различными не только в этих озерах, но и в каждом из них и зависели от климатических и геологических характеристик. В ряде случаев особенности фауны не подтверждают принятую в настоящее время плейстоценовую или голоценовую геологическую обстановку района. Большая морфологическая схожесть реликтовых ракообразных и рыб Ладожского озера со своими морскими предшественниками рядом авторов объясняется более длительной связью его с морем, но она может быть обусловлена и в два раза большей минерализацией его вод, по сравнению с онежскими. Показано, что ряд морских реликтов таковыми не являются.

**Ключевые слова:** Ладожское озеро, Онежское озеро, фауна, рыбы, моллюски, ракообразные, олигохеты, формирование, регрессия моря, трансгрессия моря, оледенения.

### **Z. S. Kaufman. SOME ASPECTS OF THE FAUNA FORMATION IN LAKES ONEGO AND LADOGA (review)**

Characteristic representatives of the fauna of lakes Ladoga and Onego are considered: fishes, molluscs, crustacea and oligochaeta. The pathways of their formation varied not only between the lakes, but also within them depending on the geological history and climate. In some cases, characteristics of the fauna disagree with the presumable Pleistocene or Holocene age of the geological conditions of the area. Some authors attribute the great morphological similarity of relic crustaceans and fishes of Lake Ladoga with the marine predecessors to its longer connection to the sea, but it may be due also to the twice greater mineralization of its waters as compared with Onego. It is shown that some of the sea relicts are not in fact sea relicts.

**Key words:** lake Ladoga, lake Onego, fauna, fish, mollusks, Crustacea, Oligochaeta, origin, regress of the sea, transgression of the sea, freezing.

---

Несмотря на то что Онежское и Ладожское озера расположены рядом и соединяются между собой р. Свирью, их фауна имеет некоторые существенные различия. Ряд видов, обитающих в Ладожском озере, в Онежском не встречаются: например, тюлень, морской таракан, некоторые виды рыб, дафний и др., а многие виды, общие для обоих озер, имеют разные пути проникновения и обнаруживают заметные морфологические различия. Более того, фау-

на каждого из этих озер также неоднородна по своему происхождению и времени заселения.

Как хорошо известно [Кудерский, 1971, 1972, 1990а, б, 2005; Квасов, 1975, 1986, 1990 и др.], важнейшим фактором формирования и генезиса пресноводной фауны Фенноскандии являются масштабные голоценовые геологические преобразования, имевшие место в бассейнах Белого и Балтийского морей, и вызванные ими трансгрессии и регрессии морей.

Так, между Датским и Готским оледенениями (13 тыс. лет назад) вследствие таяния ледников Балтийская котловина наполнилась тальми водами и превратилась в огромное Балтийское Ледовое море-озеро, или Рыбное озеро. На востоке оно соединялось с Ладожским озером и достигало бассейна Волги. Но вследствие отступления ледника образовался сток через озеро Веттерн к озеру Веннер, которое в то время было морским заливом. При этом уровень Ледового озера понизился до уровня океана, и в него с Северного моря стали поступать массы холодной морской воды, что привело к образованию Йольдиевого моря (названного по характерному для него холодолюбивому морскому моллюску *Yoldia arctica*). В отношении распространения моря в северо-восточном направлении и до настоящего времени нет единого мнения. Одна группа исследователей [Герд, 1946; Гордеев, 1949 и др.] считает, что Ладожское и Онежское озера через Йольдиевое море соединялись с Белым морем (Ловенов пролив), что создало возможность для проникновения в эти озера холодолюбивых высокоарктических морских форм. Однако другие авторы [Ломакина, 1952; Бискэ, 1959; Ярвекюльг, 1962; Кудерский, 1971, 1972, 1990б; Квасов, 1990 и др.] отрицают существование такого пролива да и вообще самого Йольдиевого моря [Квасов, 1990]. Они считают, что если оно и было, то не распространилось дальше Ладожского озера.

По их представлениям, во время последнего межледниковья (Микулинского, или Рисс-Вюрмского) произошло погружение Балтийского щита, вызвавшее сильнейшую трансгрессию, в результате которой территория Карелии и на юг вплоть до Валдайской возвышенности была залита водами огромного Мгинского моря, и именно это был единственный случай осолонения вод Онежского и Ладожского озер. Во время отступления ледников последнего оледенения их котловины заполнились тальми водами приледниковых бассейнов, что и привело к их полному опреснению.

На территории Балтийского бассейна в период от бореальной фазы и до субатлантической возникло и исчезло еще несколько морей и озер-морей (Анциловое озеро-море, Мастоговое, Литториновое и другие моря). Тем не менее наличие в Онежском и особенно в Ладожском озере значительного количества морских реликтов в значительной степени затрудняет понимание происхождения их биоты. Так, в позднеледниковых отложениях этих озер обнаружена относительно богатая морская диатомовая флора [Давыдова, 1968, 1976; Лак, 1976, 1980 и др.], что свидетельствует о том, что мор-

ские воды и после существования Мгинского моря все же доходили до котловин этих озер.

Если принять теорию об отсутствии пролива между Балтийским и Белым морями, то остается малопонятным происхождение гидробионтов, общих для этих морей, но отсутствующих в Баренцевом море или даже в Норвежском. Причем среди них имеются не только арктические холодноводные формы, но и бореальные теплолюбивые (морская трава *Zostera marina*, перидиния *Pyrophacus horologicus*, диатомея *Caetocerus danicum*, очень крупные формы теплолюбивой полихеты *Nereis virens* и др.) [Зенкевич, 1963].

Особый интерес представляют ископаемые онежско-ладожские морские реликты. Так, в почве в окрестностях Петрозаводска в большом количестве встречаются хорошо сохранившиеся раковины морских двустворчатых моллюсков амфибореальных *Macoma baltica* (L. 1758) и *Tellina calcarea* (Chemn. 1780) – возможных реликтов Литторинового моря – и холодолюбивых высокоарктических *Cardium ciliatum* Fabr., *Yoldia (Portlandia) arctica* (Gray 1842) и др. [Берг, 1962], что также может служить еще одним доказательством связи Онежского озера с холодноводным морем, возможно, Йольдиевым. Кроме того, на территории бывшего Литторинового моря обнаружены ископаемые остатки тюленей (*Phoca groenlandica*, *Ph. hispida*, *Ph. phoetida*, *Ph. vitulina* и *Halichoerus gripus*) [Зенкевич, 1963]. Три первых вида являются ледовитоморскими, обитателями Крайнего Севера, а два последних распространены в умеренных и холодных водах Северной Атлантики, но имеют балтийские подвиды. Такое сочетание североморских (беломорских) и балтийскоморских подвидов может служить еще одним доказательством существования связи Белого и Балтийского морей. В настоящее время тюлень (*Phoca hispida*) существует лишь в Ладожском озере. Причина отсутствия нерпы в Онежском озере не ясна. Ее связывают с менее продолжительным, по сравнению с Ладожским озером, контактом с Йольдиевым морем. Л. С. Берг [1962] предполагает, что это море захватывало Ладожское озеро, но не распространялось на Онежское. Однако трудно себе представить, как Йольдиево море, распространяясь в северном направлении, захватив Ладожское озеро, обошло Онежское. Многочисленные голоценовые ископаемые представители морской флоры и фауны, обнаруженные на побережье Онежского озера, также не согласуются с этим предположением. К тому же в Онежском озере представители арктического фаунистического комплекса рыб составляют 21,6 %, а в

Ладожском – 17,8 %, понтического – соответственно 13,5 и 20 %, т. е. в Онежском озере холодолюбивый комплекс представлен богаче, чем в Ладожском. Больше и рыб морского комплекса – 10,8 и 8,9 % [Китаев, Стерлигова, 2001]. И это также может свидетельствовать о связи Онежского озера с ледовитоморской областью.

В этом плане определенный интерес представляет анализ ихтиофауны. Так, ее общий характер на северо-западе Европы, по-видимому, уже сложился в плиоцене на основе Западно-Сибирского и Понто-Арало-Каспийского ихтиологических комплексов. Однако наступившие оледенения резко изменили характер всей биоты района, сдвинув ее ареалы далеко на юг. Особенно чувствительно это затронуло теплолюбивые формы. Их ареал был фрагментирован и сильно сокращен. Рефугиями для холодолюбивых форм служили приледниковые или околледниковые озера, а также высокогорные холодные озера. В этих водоемах находили убежище лососи, сиги, палии, форели и др. В них же сформировались и различные формы сигов, а также европейская ряпушка, озерные корюшки, онежская рогатка и др. В послеледниковое время вслед за отступанием ледников этот холодноводный комплекс продвигался на север Фенноскандии, а за ними восстанавливали бывшие ареалы и бореальные формы [Кудерский, 1990а, 2003, 2005]. В Ладожском озере и его бассейне обитает 43 вида рыб и круглоротых, в Онежском – 38 [Кудерский, 1990а, 2005]. В Онежском озере и в его бассейне нет ни одного вида рыб, не встречающегося в Ладожском. Белоглазка *Abramis sapa* (Pallas 1814), жерех *Aspius aspius* (L. 1758), верховка *Leucaspilus delineatus* (Heckel 1843), сырть *Vimba vimba* (L. 1756) и выюн *Misgurnus fossilus* (L. 1756) в Онежском озере отсутствуют. Для этих видов Ладожское озеро является северной границей их ареала, и здесь они весьма немногочисленны. Несмотря на большую общность видового состава, его генезис в обоих озерах различен. Вся их ихтиофауна четко делится на северные холодолюбивые, относительно теплолюбивые (бореальные) и широко распространенные эврибионты. К первой группе относятся такие гляциальные и гляциально-морские реликты, как лосось, форель (кумжа), палия, ряпушка, сиги, хариус, корюшка, налим (единственный пресноводный представитель трескообразных), рогатка, речная и ручьевая миноги. Их ареал, кроме налима, приурочен к бассейнам Белого, Баренцева и Балтийского морей.

Бореальную группу составляют синец, густера, голавль, линь, чехонь, красноперка, пескарь, карась, щиповка, сом, судак и лещ. Они

относятся к волго-каспийскому комплексу. Северная граница их ареала проходит через Карелию и Архангельскую область [Первозванский, 2009 и др.].

Наконец, эврибионтами являются щука, плотва, елец, уклейка, голянь, трехиглая и девятииглая колюшки, окунь, ерш и подкаменщик. Три вида – голец усатый, угорь и подкаменщик пестроногий – фоновые, широко распространенные виды, не входящие ни в одну из этих групп [Кудерский, 2005].

При отступании ледников обитание рыб первой группы было связано с приледниковыми водоемами и их бассейнами. В Онежское и Ладожское озера они проникли из разных источников: в Онежское – из Верхневолжского бассейна приледниковых водоемов через Белозерскую озерно-речную систему, а в Ладожское – из Привалдайской.

Виды первой группы начали заселение Онежского озера в позднем плейстоцене, после освобождения его котловины ото льда. Поскольку воды озера в то время были холодными, то первыми вселенцами могли быть лососевые. Позже, в период голоценового климатического оптимума, ихтиофауна Онежского озера пополнилась видами второй группы, т. е. относительно теплолюбивыми. Первая группа должна рассматриваться как гляциальные реликты Микулинского времени, а вторая – как волго-каспийские иммигранты [Кудерский, 1969, 2003, 2005].

К морским реликтам, населяющим озера Карелии, относится четырехрогий бычок, или рогатка *Triglopsis (Myoxocephalus) quadricornis onegensis* Berg et Popov 1932. Исходная морская форма имеет широкое циркумполярное распространение. В ряде крупных озер Северной Америки и Севера Европы встречаются чисто пресноводные реликтовые формы. Морская форма имеет на голове четыре грибовидных образования (рога). Но при переходе к пресноводной жизни эти выросты дегенерируют до полного исчезновения. Именно такая форма обитает в шведских озерах Веннер и Веттерн, а в Карелии отмечена лишь в шести холодноводных озерах: Ладожском, Онежском, Остер, Сегозере, Маслозере и в Среднем Куйто, представляя реликт анцилового времени (она могла образоваться при опреснении Анцилового моря). В Онежском и Ладожском озерах сформировались свои подвиды [Кудерский, 1969; Дятлов, 2002 и др.]. Бычки остальных озер очень схожи с онежскими и отличаются от ладожских. Ладожская рогатка и рогатка, обитающая в озере Мелар (Швеция), сохраняет больше сходства с морской формой, чем рогатки из других

озер. У нее значительно больше масса и длина тела, крупнее голова с четырьмя выраженными буграми и острыми шипами, имеет выросты, но слабо выраженные, т. е. является промежуточной между морскими и пресноводными формами. Д. Д. Квасов [1990] считает, что еще на стадии, когда Ладожское озеро было приледниковым водоемом, озером Рамзая, в него вселилась рогатка, постепенно приняв форму онежской. Позже вселившиеся рогатки еще не успели принять онежскую форму и остались на ладожской и в настоящее время являются типичными для этого озера. Т. е. ладожская форма существовала еще до ее вселения в Ладожское озеро, а не образовалась в нем. М. А. Дятлов [2002] считает, что большая схожесть ладожской рогатки с морской обусловлена более длительной – на несколько тысяч лет – связью Ладожского озера с морем, чем Онежского. Поскольку обе формы рогатки являются представителями арктической холодолюбивой фауны, то в эти водоемы они могли проникнуть только из холодного моря, а таким было Йольдиево. Но сохранение в Ладожском озере формы, больше схожей с морской, может объясняться и совсем другим фактором, а именно: значительно большей минерализацией его вод (почти в два раза) по сравнению с онежскими.

Сиговые рыбы являются холодолюбивыми полиморфными видами. В озерах западной части бассейна Белого моря широкое распространение получили выходцы со стороны Балтийского моря. Так, ряпушка имеет две формы: европейскую *Coregonus albula* (Linnaeus 1756) и сибирскую *C. sardinella* Valenciennes 1848. Первая является холодолюбивой, аркто-бореальной формой, ее ареал ограничен в основном бассейнами Балтийского и Белого морей. В Карелии населяет почти весь бассейн р. Кеми, озера Куйто, Выгозеро, Сегозеро, Топозеро, Пяозеро (бассейн Белого моря), встречается и в малых озерах. Сибирская форма – ледовитоморская, арктическая, свойственная лишь бассейну Белого моря, и в остальных водоемах Фенноскандии, как и во всем Невском районе, не встречается. Исключение составляет Водлозеро (восточная часть бассейна Онежского озера). Генетическая близость водлозерской ряпушки с сибирской подтверждена методами молекулярной филогении (Боровикова, 2009; Боровикова, Махров, 2009). Центром происхождения ряпушки, как и многих других сиговых рыб, по-видимому, является Восточная Сибирь, Сибирское море-озеро [Боровикова, Махров, 2009], откуда она в голоцене, во время последнего оледенения (9–1 млн лет назад), по мере отступления ледника,

огибая Уральский хребет с юга, через приледниковые водоемы, проникла в бассейн Балтийского моря. Это стало возможным и потому, что этот огромный сибирский пресноводный водоем соединял верховья Дона, Днепра, Западной Двины, Волги и Восточной Двины, а сток многих сибирских рек шел в направлении Понто-Каспийского бассейна [Решетников, 2010]. (Возможно, что именно это было важнейшим условием и проникновения нерпы в Байкал и Каспий.) Считается, что сибирская ряпушка в бассейн Балтийского моря проникла из бассейна Белого моря [Махров, Болотов, 2006]. Во время отступления ледника южнее или юго-восточней Онежского озера образовался огромный приледниковый водоем, куда проникла сибирская ряпушка и который служил для нее рефугиумом. Здесь и возник эндемический озерный вид и отсюда произошло его заселение Онежского озера, а далее и водоемов восточной части бассейна Балтийского моря и западного побережья Северного Ледовитого океана [Боровикова, 2009].

Сиги из Сибири в Европу попали давно, даже раньше сибирской ряпушки, вероятно еще в плейстоцене, и так же южным путем по системе приледниковых озер. Между обычной формой сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus) и эндемическими *C. baerii* и *C. ludoga* из бассейна Ладожского озера генетических различий не выявлено [Sendek, 2004].

Корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus 1757), как сиги и ряпушка, входит в состав арктического пресноводного комплекса. Распространена в Ладожском озере и по всей территории Карелии, имеет западное балтийскоморское происхождение, а в ряде карельских озер (Сегозеро, Сямозеро, Маслозеро, Выгозеро) – антропогенное. Корюшка, обитающая в Ладожском и Онежском озерах, имеет две формы – крупную и мелкую. Крупная форма преимущественно обитает в Ладожском озере, мелкая – в Онежском. Первая рассматривается как реликт Анцилового озера, а мелкая – как происходящая из приледниковых водоемов.

Таким образом, сиги, ряпушки и корюшки бассейна Белого моря имеют балтийскоморское происхождение. Заселение северо-запада Европы сиговыми и корюшковыми могло произойти в послеледниковое время по гидрографической сети, но, возможно, и в результате осолонения огромного Анцилового озера-моря, превращения его в Мастоглоево, а затем и в Литториновое море, что привело к вытеснению его пресноводной фауны в водоемы бассейна, сохранившие пресноводность. Ряпушка и корюшка из бассейна Балтики вселились в бассейн Волги [Махров, Болотов, 2006].

Из лососевых рыб отметим палию *Salvelinus lepechini* (Gmelin 1758) – пресноводную форму арктического гольца *S. alpinus* L., обитающего по всему побережью Северного Ледовитого океана. Палия населяет озера Фенноскандии. В Карелии обитает в Ладожском и Онежском озерах, а также в озерах сегозерской группы. Наличие гольца в Онежском озере можно рассматривать как свидетельство былой связи озера с ледовитоморским бассейном. Не исключено, однако, что заселение гольцами юга Карелии происходило из Центральной Европы, из альпийских озер Швейцарии и Австрии. Прежде гольцы, видимо, заселяли всю Фенноскандию, но в результате последнего оледенения были оттеснены далеко на юг и нашли убежище в холодных горных озерах Альп. На это указывает морфологическое сходство гольцов (палии) Карелии и гольцов Альп [Савваитова, 1981]. Вторичное заселение гольцами севера Европы могло происходить как с юга, так и с севера. Позже гольцы из северной части Онежского озера проникли в бассейн Сегозера, где также существовал приледниковый водоем со стоком в Онежское озеро. О существовании такого пути может свидетельствовать и наличие в сегозерском бассейне онежской рогатки. Заселение гольцами Ладожского озера происходило из Онежского [Первозванский, 1986]. По генетическим исследованиям последнего времени можно предположить, что лосось в бассейн Белого моря (и далее – в Печору) вселился через водораздел Онежского озера и р. Онеги, из рефугиума в восточной части бассейна Балтики [Махров, Болотов, 2006].

Заселение пресноводной ихтиофауны происходило с юга и с запада по мере отступления ледника. Более теплолюбивые виды рыб (карповые, окуневые и др.) проникли в анциловое время, 10 000 лет тому назад. Холодолюбивые (лососи, гольцы, сизи и др.) заселили эти водоемы раньше, в йольдиевое время [Берг, Правдин, 1961]. Однако, по другим представлениям, проходные и полупроходные лососевые, осетровые и некоторые карповые и все виды, обитающие в море, но нерестящиеся в пресных водах, имеют первоначально пресноводное происхождение. Исключение составляет сельдь черноспинка – морской вид, перешедший к нересту в реках.

Синец *Abramis ballerus* (Linnaeus 1758) – теплолюбивая форма. Карелия – это северная граница его ареала. До 1935 г. в Водлозере отмечен не был. В настоящее время распространен в Онежском озере, Сямозере и других водоемах бассейна р. Шуи, а также встречается в Архангельской области (бассейн р. Онеги). Его

распространение на север, вероятно, связано с потеплением климата. Это же относится к красноперке *Scardinius trythrophthalmus* Linnaeus 1758, белоглазке *Abramis sapa* Pallas 1814, жереху *Aspius aspius* Linnaeus 1758 и чехони *Pelecus cultratus* L. Северная граница их ареала обычно проходит по южной и юго-западной части Ладожского озера [Богущая и др., 2004; Первозванский, 2009 и др.].

В формировании ихтиофауны Ладожского и Онежского озер определенную роль играла и антропогенная интродукция. Так, из Байкала был интродуцирован байкальский омуль *Coregonus autumnalis* Pallas 1776, из оз. Ендырь – пелядь *Coregonus peled* Gmelin 1789, а из бассейна Волги в Онежское озеро была завезена нельма *Stenodus leucichthys* Gldenstdt 1772 [Кудерский, 2001]. В 1960 г. в Онежское и Ладожское озера вселили севанскую форель *Salmo ischchan*, а в 1932 г. в Онежское озеро из бассейнов Волги и Урала – белорыбицу *Stenodus leucichthys*, в Ладогу – сибирский чукучан *Catostomus catostomus rostratus*. Однако последние виды не прижились [Кудерский, 2001].

Интереснейшими объектами фауны Онежского и Ладожского озер являются гляциально-морские реликтовые ракообразные. Это высшие раки, которые сами или их родственные формы обитают в Белом или Балтийском море. Они представлены родственными парами, один член которой населяет пресные воды, другой – морские. Такими парами являются *Limnocalanus macrurus* Sars 1863 – *L. grimaldi* Sars 1867, *Mysis relicta* Loven 1868 – *M. oculata* Loven 1868, *Monoporeia (Pantoporeia) affinis* Lindstr (Bousfield) 1855 – *M. femorata* Kroyer, *Relictocanthus (Gammareocanthus) lacustris* Sars 1863 – *R. forficatus* (Sabine), *Saduria (Mesidotea) entomon* (Linne 1758) – *S. entomon* (Linne 1758), *Pallasiola (Pallasea) quadrispinosa* (Sars 1867) – ?. Предполагается, что пресноводные представители этих пар являются остатками фауны послеледникового Йольдиевого моря.

По поводу путей их проникновения в пресные воды нет единого мнения. Одна группа исследователей [Герд, 1946; Гордеев, 1949, 1952, 1965 и др.] считает, что благодаря Ловеновому проливу эти ракообразные проникли в Йольдиево море. После его регрессии какая-то их часть приспособилась к условиям пресных вод и в виде реликтов заселила Ладожское и Онежское озера. Эта теория, однако, не может объяснить распространение этих ракообразных за пределами йольдиевой трансгрессии – в Прибалтике, Северной Польше, Германии, Белоруссии, в верховье Волги. Кроме того,

некоторые озера, где обнаружены эти реликты, находятся выше уровня Йольдиевого моря. Эти и другие факты серьезно осложняют это представление, низведя его роль лишь к исторической, хотя термин «реликты Йольдиевого моря» все еще встречается в литературе.

Интерес представляет теория А. G. Högbohm [1917]. Она предполагает, что предковая морская фауна обитала в межледниковом Мгинском море, существовавшем на месте современных Балтийского и Белого морей. Во время таяния ледников талые воды его распреснили. При этом наиболее эврибионтная часть биоты смогла приспособиться к новым условиям. Уровень воды в этих водоемах достигал отметки водоразделов между Балтийским и Белым морями, а также Каспийским и Черным. Этим «шлюзовым поднятием» объясняется нахождение реликтов в водоемах с высокой отметкой. Поскольку сток при отступании ледника распространялся с востока на запад, то реликты смогли заселить водоемы Западной и Северо-Западной Европы с хорошо развитой гидрографической сетью. В котловине Ладожского озера эти ракообразные появились более 11 тыс. лет назад, когда там размещались воды Ладожского плеса приледникового озера Рамзая, а затем Ладожский залив Балтийского Ледникового озера, т. е. рачки появились в Ладожском озере еще до образования на месте современной Балтики послеледникового Йольдиевого моря. В бассейн Ладоги ракообразные могли проникнуть как из приледниковых водоемов, размещенных южнее, так и из Балтийского Ледникового озера [Кудерский, 1971, 1972, 1990б]. Таким образом, эти гипотезы ведущую роль в формировании реликтового комплекса Фенноскандии отводят ледниковым озерам-посредникам.

Е. Ф. Гурьянова [1939, 1946], S. G. Segestråle [1962] и др. центром возникновения реликтовой фауны также считают ледниковые озера, но расположенные в Сибири. Таким могло быть огромное ледниковое Сибирское озеро-море, существовавшее на территории Западно-Сибирской низменности в период предпоследнего оледенения (около 100 тыс. лет назад). В него из Карского моря и из моря Лаптевых – центров возникновения морских автохтонов – еще во время предпоследнего межледниковья проникли отдельные эврибионты и адаптировались к новым условиям существования. При отступании ледника реликтовые элементы заселили межледниковое море и через него внедрились в Белое море, а затем и в пресноводные водоемы.

Из района Белого моря в послеледниковое время реликты распространились по терри-

тории Северо-Западной Европы. Исключение составляет *Pallasiola quadrispinosa*, которая из Сибирского озера проникла в Байкал (где в настоящее время обитают и остальные представители этого рода), а оттуда реками, преодолев Уральский хребет, достигла Северо-Западной Европы. Из реликтовой фауны Северо-Восточной Европы в Западную первыми мигрировали *Monoporeia affinis*, *Mysis relicta*, *Limnocalanus grimaldi* и *Pallasiola quadrispinosa*. Значительно позже в бассейн Балтийского моря и в озера Европы проникли *Saduria entomon* и *Relictocanthus locustris*.

Разновременность миграции реликтовых рачков подтверждают и некоторые физиологические данные. Так, *M. affinis* и *M. relicta* в эксперименте обнаруживают большую устойчивость к опреснению и большую способность поглощать натрий из сильно разбавленных сред (см. ниже), т. е. в пресные воды они проникли давно, и у них было достаточно времени для выработки соответствующих адаптаций. Их можно отнести к древним, типично пресноводным видам. Но наиболее древней, палеолимнической, формой следует считать палласеолу. Она имеет самое широкое распространение, далеко выходящее за пределы трансгрессий Йольдиевого и Литторинового морей, и наиболее высокую адаптацию к существованию в условиях пресных вод. Ее морской предшественник давно вымер и неизвестен. Этот вид сформировался, видимо, еще до плейстоценового оледенения и уже поэтому не может рассматриваться как реликт Йольдиевого моря. Тем не менее, несмотря на выраженную пресноводность, палласеола в экспериментальном галоградиенте избирает соленость 5 ‰ – самую высокую из соленостей, избираемых другими исследованными ракообразными [Кауфман, 1995]. Этот интересный факт еще ждет своего объяснения. Возможно, здесь имеет место феномен «спящих генов», отвечающих за морской период жизни рачка и проявляющихся при восстановлении прежних условий.

Из калянид особый интерес представляет *Limnocalanus macrurus*. Он населяет пелагиаль крупных водоемов бассейна Балтийского моря и Северного Ледовитого океана, т. е. районы трансгрессии Йольдиевого моря. В связи с его регрессией возник ряд озер, которые постепенно опреснялись. По мере опреснения обитающая в них морская форма лимнокалянуса выжила, но несколько изменилась ее морфология – форма цефалоторокса. Наступившая позже трансгрессия Литторинового моря вновь вызвала его прежнее морское строение. Именно такое произошло с лимнокалянусами,

населяющими Ладожское озеро, в свое время сообщавшееся с водами Литторинового моря и пережившее солоноватоводную фазу. Строение цефалоторокса ладожского *L. macrurus* меньше отклонилось от морской формы, чем у представителей популяции из Онежского озера, Сегозера и других озер Карелии, избежавших длительного осолонения. Для некоторых исследователей [Ломакина, 1952] это служит еще одним доказательством более длительного контакта Ладожского озера с морем, чем Онежского.

*Mysis relicta* населяет крупные холодноводные озера Фенноскандии, некоторые озера Белоруссии, Смоленской области и Северной Америки, а также Балтийское море и многие северные и западные реки Европы. В Карелии этот рачок встречается в 37 озерах. Происхождение этих озер в большинстве случаев связано с трансгрессиями Белого и Балтийского морей в послеледниковое время. В распространении мизид выделяются два крупных ареала: Беломорско-Онежский и Ладожский, включающий Приладожье и Коткозеро на Онежско-Ладожском перешейке. В остальных озерах он, как и другие представители «гляциально-реликтового комплекса», не обнаружен. Это в определенной степени может служить доказательством отсутствия в послеледниковое время сплошного пролива, соединявшего Белое и Балтийское моря.

Важно отметить, что мизиды в Ладоге крупнее, чем в Онежском озере и других пресноводных водоемах, и в большей степени близки к предковым морским формам. Онежские мизиды имеют более выраженный пресноводный характер [Деньгина, Стальмакова, 1968 и др.], что также объясняется более длительной исторической связью Ладоги с Балтийским морем: связь Онежского озера и некоторых других карельских озер с морем была разорвана раньше, чем Ладожского, т. е. она была менее продолжительной. Ладожские реликты, как и реликты послеледниковой Литторинового моря, значительно моложе, чем таковые из Онеги и других карельских озер. Здесь они рассматриваются как остатки фауны более древнего позднеледникового Йольдиевого моря. Все это приводится как доказательство отсутствия сплошного Беломорско-Балтийского (Ловенового) пролива [Ломакина, 1952; Кудерский, 1990б и др.].

Определенный интерес представляют и их осморегуляторные возможности. Показано, что морская форма мизид способна выдержать распреснение лишь до 4 ‰. У пресноводной формы скорость потери солей ниже, чем у морской. Это может свидетельствовать о том, что

пресноводные мизиды, по-видимому, сформировались давно и успели лучше приспособиться к пресноводным условиям. На это указывает и то, что полунасыщение их натрийтранспортирующей системы происходит при концентрации NaCl в среде около 0,15 мМ/л. Такая величина характерна для пресноводных организмов [Виноградов, 1973, 1976]. Вероятно, мизиды, как и другие гляциально-реликтовые ракообразные, эвригалинность приобрели в эстуариях северных рек или в огромном Сибирском ледниковом озере-море еще в доледниковое время.

Тем не менее молекулярно-биологические исследования [Väinölä, Varsio, 1986; Väinölä, 1986, 1990] показали, что ответвление *M. relicta* от морской предковой формы произошло очень давно, вероятно в олигоцене, т. е. на десятки миллионов лет раньше последнего оледенения, что нарушает всю стройность теории их гляциально-реликтового происхождения. Предполагается, что оледенение они пережили в бассейне Балтики [Махров, Болотов, 2006]. Гляциально-реликтовыми эти формы можно рассматривать лишь в зоогеографическом смысле.

*Monoporeia affinis* в Фенноскандии отмечена в 70 озерах. Монопорея, обитающая в Ладожском озере, по своим морфологическим особенностям также ближе к солоноватоводным формам Арктического бассейна, чем к видам из Онежского озера. Н. Б. Ломакина [1952] и это объясняет сохранением Ладогой более длительного морского режима. Генетические исследования обнаружили высокий уровень дивергенции пресноводной формы и морской [Махров, Болотов, 2006]. Кариологические исследования показали, что механизмом происхождения *M. affinis* была полиплоидия [Salemaa, 1984; Salemaa, Heino, 1990]. Насыщение систем активного транспорта ионов у монопореи может происходить при очень незначительных концентрациях натрия в среде [Виноградов, 1973, 1976]. Все это свидетельствует об очень высокой степени ее приспособления к условиям пресных вод, на что потребовалось значительное количество времени. Молекулярно-филогенетические исследования [Väinölä, Varsio, 1986; Väinölä, 1986, 1990] также показывают, что ответвление пресноводной формы монопореи от морской произошло также очень давно, десятки миллионов лет тому назад, в третичное время, а не в позднем плейстоцене, как это предполагают большинство исследователей, и ее нельзя отнести к ледниковым или йольдиевым реликтам. Распространение монопореи по пресноводным водоемам произошло также очень давно, вероятно, еще в доледниковое время, через эстуарии северо-западных рек.

Завоевание реликтовыми ракообразными пресных водоемов, по-видимому, шло не по пути Йольдиево море – пресные водоемы, а по пути морские воды Северного Ледовитого океана – солоноватые воды эстуариев – приледниковые озера и предшественники современных водоемов [Виноградов, 1973, 1976]. Такой путь их развития не позволяет называть их морскими гляциальными реликтами, тем более реликтами Йольдиевого моря. Этот термин оправдан лишь по отношению к *Monoporeia femorata* и *Mysis relicta*, являющихся остатками эстуарной полупресноводной фауны Мгинского моря и не проходивших пресноводного этапа (см.: [Кауфман, 2005]).

*Relictocanthus lacustris* – холодолюбивый вид, населяющий глубокие олиготрофные озера Фенноскандии. Встречается редко, преимущественно на больших глубинах. Механизм осморегуляции развит слабо. Рачок не способен существовать в воде, содержание натрия в которой ниже 6–8 мг/л. Осмотические условия в его марзупии не отличаются от таковых в гемолимфе, что обеспечивает условия развития личинки при солености не ниже 10 ‰ и служит важнейшим механизмом его эвригалинности. По степени развития осморегуляции пресноводная форма реликтокантуса очень близка к морской. Все это свидетельствует о его сравнительно недавнем вселении в пресные водоемы и еще недостаточной адаптации к условиям существования в них. Именно это определяет их малочисленность и редкую встречаемость. В настоящее время реликтокантус рассматривается как исчезающий вид и занесен в Красную книгу Карелии. Онежская популяция реликтокантуса также отличается от ладожской. Последняя менее уклоняется от морской формы, что также объясняется более длительным солоноватоводным периодом в истории Ладожского озера и более ранним опреснением вод Онежского озера. Но, возможно, что и в этом случае это различие обусловлено степенью минерализации их вод.

Из изопод отметим *Saduria (Mesidotea) entomon* (L.) (морской таракан). Эндемик полярного бассейна. Вне пределов Арктики (Каспийское, Балтийское, Охотское, Берингово моря, ледниковые и реликтовые озера) представляет собой реликт, сохраняющий выраженную холодолюбивость. Заселяет эстуарии крупных сибирских рек и бассейна Белого моря. В Фенноскандии известен для Ладожского озера и для шведских озер Веттерн и Мелар, но отсутствует в Онежском, Саймаа и Пяйянне (юг Финляндии). Его пресноводная форма почти ничем не отличается от морской, что свидетельствует

о сравнительно недавнем проникновении этого вида в пресные воды. Это подтверждает и факт высокого содержания солей в моче – до 30 % и потери ионов натрия с мочой, т. е. ренальная реабсорбция у морского таракана еще находится на начальном этапе становления. Садурия и реликтокантус являются сравнительно молодыми неолимиическими формами. В пресные воды они проникли из эстуариев рек, впадающих в северо-восточные моря (Обь, Енисей), в более позднее послеледниковое время и не могут считаться гляциальными реликтами [Кауфман, 2005]. В Ладожское озеро этот вид, вероятно, проник из Балтийского моря или является реликтом Йольдиевого моря. На это указывает его выраженная холодолюбивость. Заселению им Онежского озера, по-видимому, препятствует низкая минерализация его воды, к которой он еще не успел адаптироваться.

Из ветвистоусых ракообразных следует отметить вид *Daphnia magna* Straus 1826. В Карелии встречается редко. Его отсутствие в Онежском озере, по-видимому, вызвано не столько степенью теплолюбивости, сколько низкой минерализацией воды. В Ладожском озере с большей минерализацией он встречается. Дафнии относятся к очень древним палеолимиическим формам. За время своего существования они успели приспособиться к различным типам материковых водоемов, включая и такие экстремальные, как лужи. Показано, что у *D. magna* скорость потери ионов натрия в дистиллированной воде сравнительно высокая, но их покровы способны препятствовать потере ионов из организма, имеет место и реабсорбция ионов из продуктов экскреции. Это дает возможность рачку существовать в водоемах с низкой минерализацией, хотя в экспериментальном галоградиенте он обнаруживает четкое предпочтение к слабосоленой морской воде. Его эфиппиумы не развиваются в водах с низкой минерализацией. Для их развития необходима добавка катионов [Кауфман, 1995, 1996; Кауфман, 2005 и др.]. Возможно, что именно это и служит основным препятствием для развития *D. magna* в Онежском озере.

В последнее время в Ладожском и Онежском озерах в больших количествах появилась байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1898), вероятно проникшая из бассейна Верхней Волги по Волго-Балтийскому каналу. Не имея серьезных ограничений и будучи эврибионтной, эта амфипода не только образовала устойчивые популяции, но и успешно увеличивает свою численность, заселяя всю прибрежную полосу озер, заметно изменяя сложившуюся структуру ее сообществ.

Появился также и китайский мохнорукий краб *Eriocheir sinensis* (Milne-Edwards 1854). Его размножение и эмбриональное развитие происходит в море, но ювенильные и неполовозрелые особи обитают в реках, нередко поднимаясь на огромные расстояния, до нескольких сотен километров. В пресной воде мохнорукий краб, как и другие катадромные крабы, может существовать главным образом за счет низкой проницаемости покровов для воды и солей, удаления избытков воды в виде мочи и способности жабрами поглощать ионы из очень разбавленных растворов. Однако полностью освоить пресные воды он не может. Этому препятствует неразвитость осморегуляторного аппарата у молодых личиночных форм [Кауфман, 2005]. Первоначальный ареал краба ограничивался Желтым морем, откуда он благодаря деятельности человека расселился почти по всему миру. В р. Вуоксе, впадающей в Ладожское озеро, и в районе Пухтинских островов в Онежском озере он впервые был обнаружен в первой половине 1990-х гг. [Наумов, Бергер, 2004]. Его вселение в Ладожское и Онежское озера, видимо, существенно не отразится на их экосистемах, так как он в них не может создать устойчивую саморазмножающуюся популяцию.

Основу малакофауны Онежского и Ладожского озер составляют виды с европейским (52 %) или западносибирским (24 %) ареалом. В Онежском озере насчитывается 18 видов двустворчатых моллюсков. В основном это представители холодолюбивых родов *Pisidium*, *Neopisidium* и *Euglesa*. Ареал *Neopisidium conventus* (Clessin 1877) связан с низкими температурами, с местами бывших оледенений, населенных реликтовыми ракообразными. Все это делает возможным предположить, что этот вид является реликтом. Северную природу имеют *Euglesa lilljeborgi* (Clessin 1886) и *E. hibernica* (Westerlund 1684). Их распространение ограничивается северными районами, имеющими среднеиюльскую температуру воздуха менее 17–18 °С [Александров, 1965]. *E. lilljeborgi* и *N. conventus* известны в Восточной Сибири начиная с нижнечетвертичных отложений. Следовательно, они пережили оледенение, которое было в то время на этой территории, но оно не было покровным. Вслед за отступанием ледника моллюски проникли на запад. Во время европейских оледенений эти виды двигались впереди наступающего ледника и оказались далеко на юге Западной Европы. Такие холодолюбивые виды, как *Euglesa ruut* и *N. conventus*, как и некоторые холодолюбивые лососевые рыбы (голец), нашли себе пристанище в альпийских холодных озерах. Об этом свидетельствует их

современный аркто-альпийский ареал [Старобогатов, 1970]. Последующее потепление (атлантическое время) восстановило их прежние ареалы. Расселение происходило по речным долинам Днепра, Волги, Камы и по другим соединениям речных бассейнов, возникших при таянии ледника. Проникновение моллюсков на северо-запад Русской долины, а затем и в Ладожское озеро произошло еще в аллерёде, когда оно стало заливом Балтийского Ледникового озера. Первая волна вселения в основном представлена холодолюбивыми *Euglesa subtruncata* (Malm 1855), *E. nitida* (Jenyns 1832) и др., а также гастроподами *Anisus acronicus* (Ferussac 1807), *A. stroemi* (Westerlund 1881), *Lymnaeidae* и др. Вторая связана с бореальным временем, когда Ладожское озеро представляло собой залив Анцилового озера-моря. На это время приходится вселение как холодолюбивых, так и бореальных форм. Максимального развития достигают планорбиды. Вселяются и двустворчатые теплолюбивые *Unio* и *Anadonta*. Последнее массовое заселение моллюсками водоемов северо-запада Европы произошло в атлантическое время, когда в результате опускания юго-западной части Балтики устанавливается связь с океаном и ее воды осолоняются, превращаясь в Литториновое море. Оставшаяся пресноводная фауна вытесняется в водоемы бассейна. После этого Балтика перестает служить источником пополнения моллюсками материковых водоемов Фенноскандии. Развитие макрофитов в суббореале и в субатлантическое время делает возможным обогащение малакофауны и максимальное развитие теплолюбивых гастропод *Planorbis carinatus* (Müller 1774), *Lymnaea peregra* (O. F. Müller 1774) и др. В это время окончательно сложился современный облик этой области [Старобогатов, 1970; Петрова, Старобогатов, 1990 и др.]. В прибойных районах крупных озер и в порожистых карельских реках раковина *Lymnaea stagnalis* (Linne 1758) принимает своеобразную уховидную форму. Обширная площадь профундали с холодными водами, слабое развитие высшей водной растительности и низкая минерализация, особенно в Онежском озере, делают этот район малопривлекательным для моллюсков. Так, средняя численность бивальвий Онежского озера составляет всего 72,5 экз./м<sup>2</sup>, а гастропод – 16,2 экз./м<sup>2</sup> [Рябинкин, Полякова, 2008 и др.]. В основном они заселяют литораль и побережье озер. Профундаль заселяет небольшое количество мелких холодолюбивых *N. conventus*. Этому способствует их самооплодотворение, прямое развитие, неотения, а также живорождение – вынашивание молоди

в сумках (овисаках), расположенных на полу-жабрах.

Как упоминалось, в отложениях вокруг Мги и Петрозаводска обнаружен высокоарктический морской моллюск *Yoldia (Portlandia) arctica*. Его возникновение связано с Карским морем. В межледниковое время он по краевым районам Полярного бассейна заселил Северную Атлантику, а затем и бассейн Балтийского моря, а из Баренцева и сибирских морей проник и в Белое море и даже в Каспийское, образовав там «йольдиевый комплекс» [Гурьянова, 1951]. Его остатки, найденные на территории Карелии, свидетельствуют в пользу существования Йольдиевого моря, куда он проник или из Балтийского, или из Белого моря. Но такая неопределенность не может ни доказать, ни опровергнуть идею существования Ловенового пролива.

В последнее время были зафиксированы единичные случаи нахождения в Ладожском и Онежском озерах понто-каспийской бивальвии дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pallas) (личное сообщение С. П. Китаева). Ее исторический ареал (в раннем голоцене) связан с эстуариями и нижним течением рек понто-каспийской области. Однако трансгрессия Черного и Каспийского морей и образование обширной гидрографической сети в верхних течениях рек Днепра, Дона и Волги в периоды таяния ледников в предпоследнем или последнем межледниковье способствовали ее расселению в восточную, центральную и, возможно, в западную Европу. Быстрое расширение ареала дрейссены связано как с ее широкой эврибионтичностью, со способностью гамет и молоди переносить опреснение, так и с развитием судоходства и образованием искусственных межбассейновых каналов. Судя по генетическим исследованиям, на Европейский Север дрейссена попала как непосредственно из бассейна Каспия, так и из Западной Европы [Махров, Болотов, 2006]. Она проникла во все подходящие по минерализации крупные водоемы (содержащие не меньше 20–28 мг/л растворенного в воде кальция) по трассе волжского каскада и волго-балтийского пути [Орлова и др., 2004]. В оккупированных водоемах дрейссена, будучи одним из наиболее активных пресноводных фильтраторов, способна произвести существенные перестройки не только в бентосных, но и в планктонных сообществах. Активное заселение ею Великих озер Европы вряд ли возможно. Этому в первую очередь препятствует их низкая минерализация.

Изучение становления фауны олигохет Онежского и Ладожского озер, да и всей Фенноскандии, связано с большими трудностями, вызванными полным отсутствием ископаемого

материала. Восстанавливать пути ее формирования приходится по косвенным данным – экологии, зоогеографии и другим характеристикам рецентных форм. Фауна олигохет Европейского Севера сравнительно молодая и сформировалась в позднеледниковое время, в течение последних 13–15 тыс. лет. Решающую роль, несомненно, играли плейстоценовые оледенения, оттеснившие олигохет далеко на юг Европы, в холодные альпийские озера и другие водоемы, где они, как и некоторые другие гидробионты, нашли себе рефугии. Потепление климата и отступление ледников привело к восстановлению прежних ареалов. Водоемы, образовавшиеся по мере отступления ледника, заселялись из нетронутых ледником гор Средней Европы и из равнин Восточной. Первыми вселенцами в крупные озера были, по-видимому, холодолюбивые стенотермы из сем. Lumbriculidae (*Lampodrilus*, *Stylodrilus*, *Rhynchelmis*). Они продвигались из высокогорных холодных водоемов Европы вслед за отступанием материкового льда. Огромное Днепровское оледенение, покрывшее север Евразии, соединило приледниковые озера Западной Сибири и Европы и сделало возможным вселение олигохет и из востока. Такими пришельцами в Ладожское озеро являются *Tubifex kessleri* Hr., *T. smirnowi* Last, *Alexandrovia onegensis* Hr., *Lampodrilus isoporus* Svetl. Основная часть фауны представлена космополитами, голарктическими и палеоарктическими видами. В Балтийском Ледниковом озере-море фауна малоцифровых червей сформировалась за счет западноевропейских и сибирских видов, перенесших ледниковую эпоху. Этот водоем послужил важной трассой расселения олигохет. Пути заселения его бассейна были крупные реки, главным образом Днепр, имевший связь с Неманом, Западной Двиной и Великой, а также Дон и Дунай. Олигохеты, попав в бассейн Балтики, могли продвинуться и далее, в водоемы Швеции и Норвегии. Таким образом, Балтийское море-озеро вместе с приледниковыми водоемами стало важнейшим центром формирования пресноводной фауны и, в частности, олигохет. По гидрографической цепи в Ладожское озеро проникли виды родов *Mesenchytraus*, *Rhynchelmis*, *Stylodrilus*, *Tricodrilus*, *Rhyacodrilus* и др. Фауна олигохет Онежского озера происходит из приледниковых озер бассейна Волги. Черви проникли в бассейн озера через водораздел рек Ковжи и Вытегры. Первыми вселились холодолюбивые и бореальные стенотермы, такие как *Nais alpina* Sperber и некоторые виды *Tatriella*, *Trichodrilus*, *Stylodrilus* и *Rhynchelmis*. Обогащение фауны шло за счет восточносибирских элементов и проходило

через цепь приледниковых озер Западной Сибири и бассейнов рек Печоры, Северной Двины и Онеги. Во время ранней ультраолиготрофной стадии развития Ладожского озера в него вселились *N. alpina*, *N. behningi*, *N. elinguis* и др., позже, в связи с развитием прибрежной растительности, и фитофильные виды из водоемов Северной и Южной Европы: *N. communis*, *Aelosoma*, *Stilaria lacustris* (L.), *Ripistes parasita* (Schmidt), *Vejdovskyella comata* (Vejd.) и др. Но основная часть олигохет проникла из бассейна Днепра. В голоцене ареал холодолюбивых видов несколько сократился, увеличилась доля элосоматид, наидид и тубифицид. Появились и теплолюбивые виды: *Potamothrix hammoniensis* (Mich.), *Aulodrilus*, *Psammoryctides* и др. В последнее время в связи с антропогенным фактором (создание Мариинской и Вышневолоцкой судоходных систем) в озера проникли понто-каспийские виды (*Potamothrix*, *Isochaetides*, *Psammoryctides*) и заняли доминирующее положение. *Psammoryctides barbatus* (Grube) и *Psammoryctides albicola* (Mich.) заселили все озерные и речные системы бассейнов Ладожского и Онежского озер. Ареал *Potamothrix moldaviensis* Vejd. и *Isochaetides michaelsoni* (Last.) связан с Ладожским озером. Используя судоходные пути, дальше на север, особенно в Ладожское и Онежское озера, продвинулись *Isochaetides newaensis* (Mich.), *Potamothrix bedoti* (Pig.) и *P. hammoniensis*. Распространение в Балтийской провинции пресноводно-гляциального реликта *Lamprodrilus isoporus variabilis* Svetl. ограничено Великими озерами Европы. Ареал некоторых восточных и южных видов (*T. kessleri*, *Lampodrilus archaetus*, *R. granuensis*) также ограничен Онежским озером. С этим озером связано и обитание редкой для мировой фауны олигохеты *Stylodrilus parvus* (Hrabe et Cern.). В Онежском и в меньшей степени в Ладожском озере кроме понто-каспийской фауны олигохет встречаются элементы байкальской, охридской, среднеземноморской и других фаун [Попченко, 1983а, б, 1988, 1990; Тимм, 1987 и др.].

В связи с сильнейшим загрязнением стоками целлюлозно-бумажного комбината Кондопожской губы Онежского озера в местах вблизи выпусков стоков существовать смогли лишь *Potamothrix hoffmeisteri* Clap. и *Tubifex tubifex* (Müll.). Их численность доходит до 8200 экз./м<sup>2</sup>. В Петрозаводской губе и Повенецком заливе в связи с прогрессирующей эвтрофикацией увеличилась доля *Lampodrilus hoffmeisteri* Clap., *P. hammoniensis* и *T. tubifex*.

Как хорошо известно, важнейшим фактором, обуславливающим формирование биоты, несомненно являются геологические преобра-

зования и вызванные ими климатические изменения. Именно они формируют общую флористическую и фаунистическую картины района. Для восстановления более точной геологической обстановки иногда с успехом используют не только палеонтологические данные, но и показатели строения, физиологии, экологии, зоогеографии и другие характеристики рецентных форм. Они могут или подтвердить, или опровергнуть представления геологов.

Так, плиоцен и плейстоцен Фенноскандии характеризуются сложной геологической историей, целым рядом ледниковых периодов, трансгрессий и регрессий морей, их осолонениями и опреснениями. Характер и хронология этих событий, их влияние на биоту не всегда оцениваются однозначно. В частности, такие вопросы, как существование Йольдиевого моря, наличие Ловенового пролива, соединяющего Балтийское море с Белым, связь с морем Ладожского и Онежского озер и др., все еще являются предметом оживленных дискуссий. В последнее время ряд исследователей отвергают идею существования Ловенового пролива, но не в состоянии объяснить, какими путями в Ладожское озеро проникли высокоарктические виды, например, тюлени, а в Белое море – теплолюбивые. Если отрицать существование Йольдиевого моря, то трудно понять факт нахождения на его предполагаемой территории ископаемых высокоарктических холодолюбивых моллюсков (йольдий), обитающих на больших глубинах Белого моря при постоянной отрицательной температуре.

Крайне интересны различия в строении морских реликтовых форм Ладожского и Онежского озер. В Ладожском озере они сохраняют больше общих черт со своими морскими предшественниками. Это объясняется более ранним опреснением вод Онежского озера, чем Ладожского – связь Ладожского озера с морем прекратилась на несколько тысячелетий позже, чем Онежского [Ломакина, 1952; Дятлов, 2002 и др.] – или более ранним их вселением из моря в Онежское озеро, чем в Ладожское, где они еще не успели полностью приобрести пресноводный облик. Но при обсуждении этого вопроса почему-то не учитывается факт почти в два раза большей минерализации вод Ладожского озера, чем Онежского. Возможно, именно это и способствует большему сохранению у ладожских видов сходств с морскими формами. Отсутствие тюленя в Онежском озере, вероятно, также объясняется низкой минерализацией его воды (и, что не исключено, и более бедной кормовой базой). Для успешного содержания ладожского тюленя в океанариуме необходима

более высокая минерализация воды, для чего добавляется морская соль. Возможность существования тюленя в Байкале, наверное, также связана со сравнительно высокой минерализацией его вод. Это же, вероятно, является причиной отсутствия в Онежском озере морского таракана, дафнии магна и др.

Предполагается, что Онежское и Ладожское озера лишь единожды были связаны с морем, вероятно с Мгинским, но нахождение в окрестностях Петрозаводска, даже в поверхностных слоях почвы, хорошо сохранившихся раковин морских моллюсков позволяет предположить и более поздние связи озера с морем. Пока этот вопрос, как и некоторые другие, еще не имеет однозначного решения.

## Литература

- Александров Б. М. Двустворчатые моллюски озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.; Л.: Наука, 1965. С. 96–110.
- Берг Л. С. О распространении рыбы *Muohoscephalus quadricornis* (L.) из семейства Cottidae и о связанных с этим вопросах // Избр. труды. Т. 5. Общая биология, биогеография и палеоихтиология. М.: АН СССР, 1962. С. 160–174.
- Берг Л. С., Правдин И. Ф. Рыбы Кольского полуострова // Берг Л. С. Избр. труды. Т. 4. Ихтиология. М.; Л.: АН СССР, 1961. С. 336–356.
- Березина Н. А., Панов В. Е. Вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Онежское озеро // Зоол. журн. 2003. Т. 82, вып. 6. С. 731–731.
- Бискэ Г. С. Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. Петрозаводск, 1959. 308 с.
- Богуцкая Н. Г., Кудерский Л. А., Насека А. М., Сподарева В. В. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: ЗИН РАН, 2004. С. 155–171.
- Боровикова Е. А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella Valenciennes* европейского севера России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 28 с.
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки (*Coregonus sardinella Valenciennes* 1848), в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus 1758) Водлозера (бассейн Балтийского моря) // Изв. РАН. Сер. Биологическая. 2009. № 1. С. 95–99.
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) Европы. Генетический подход // Усп. соврем. биологии. 2009. Т. 129, № 1. С. 58–66.
- Виноградов Г. А. Осмотическая регуляция некоторых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 21 с.
- Виноградов Г. А. Осмотическая регуляция некоторых ледниковых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения // Соленосные адаптации водных организмов. Исследование фауны морей. 1976. Т. 17 (25). С. 167–209.
- Герд С. В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии // Тр. Карело-финского отделения ВНИОРХ. 1946. Т. 2. С. 27–139.
- Гордеев О. Н. Реликтовые ракообразные озер Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1949. 14 с.
- Гордеев О. Н. Биология и экология реликтового рачка *Pontoporeia affinis* Linolstr. в озерах Карелии // Учен. зап. Карело-Финск. ун-та. Сер. Биологическая. 1952. Т. 4, № 3. С. 98–109.
- Гордеев О. Н. Высшие ракообразные озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.; Л.: Наука, 1965. С. 153–172.
- Гурьянова Е. Ф. К вопросу о происхождении и развитии фауны Полярного бассейна // Изв. АН СССР. Сер. Биологическая. 1939. Вып. 5. С. 679–704.
- Гурьянова Е. Ф. Индивидуальная и возрастная изменчивость морского таракана и ее значение в эволюции рода *Mesidothea* // Тр. ЗИН АН СССР. 1946. Т. 8 (1). С. 105–146.
- Гурьянова Е. Ф. Бокоплавцы морей СССР и сопредельных стран. М.; Л.: АН СССР, 1951. 1030 с.
- Давыдова Н. Н. Диатомовая флора голоценовых отложений Ладожского озера // Ископаемые диатомовые водоросли СССР. М., 1968. С. 97–102.
- Давыдова Н. Н. Комплекс диатомей в донных отложениях Онежского озера // Палеоолимология Онежского озера. Л., 1976. С. 130–158.
- Деньгина Р. С., Стальмакова Г. А. О реликтовой мизиде Ладожского озера // Биологические ресурсы Ладожского озера (зоология) Л.: Наука, 1968. С. 105–116.
- Дятлов М. А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2002. 281 с.
- Зенкевич Л. А. Некоторые моменты зоогеографии северного Полярного бассейна в связи с вопросом о его палеографическом прошлом // Зоол. журн. 1933. Т. 12, вып. 4. С. 17–34.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М.: АН СССР, 1963. 739 с.
- Кауфман Б. З. Преферентное поведение беспозвоночных. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1995. 205 с.
- Кауфман Б. З. Галопреферентное поведение некоторых водных беспозвоночных // Экология. 1996. № 1–2. С. 52–57.
- Кауфман Б. З. Происхождение биоты континентальных водоемов. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2005. 258 с.
- Квасов Д. Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 278 с.
- Квасов Д. Д. Происхождение котловин современных озер и их классификация // История озер СССР: Общие закономерности возникновения и развития озер. Л.: Наука, 1986. С. 20–27.
- Квасов Д. Д. Ладожское озеро. Развитие представлений об истории озера // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука, 1990. С. 8–11.
- Китаев С. П., Стерлигова О. П. О зоогеографии рыб пресных водоемов Фенноскандии // Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. Б. Вып. 2. Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2001. С. 167–174.
- Кудерский Л. А. Некоторые особенности географического распространения рыб в водоемах западной части бассейна Белого моря // Материалы по зоогеографии Карелии. 1961а. Вып. 1. С. 3–7.
- Кудерский Л. А. Материалы по зоогеографии рыб внутренних водоемов Карелии // Там же. 1961б. С. 19–33.

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»: Тез. докл. 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 // Там же. 1972. Т. 82. С. 111–115.

Кудерский Л. А. История Ладожского и Онежского озер по данным об ихтиофауне // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука, 1990а. С. 63–65, 106–108.

Кудерский Л. А. История Ладожского и Онежского озер по данным о фауне высших ракообразных // Там же. 1990б. С. 66–67, 108–110.

Кудерский Л. А. Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопр. рыб. водства. 2001. № 1 (5). С. 6–85.

Кудерский Л. А. История формирования ихтиофауны больших озер бассейна Финского залива // Охрана и рациональное использование водных ресурсов Ладожского озера и других больших озер. СПб., 2003. С. 468–474.

Кудерский Л. А. Пути формирования ихтиофауны Онежского озера // Тр. Карельского НЦ РАН. Вып. 7. Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2005. С. 128–141.

Лак Г. Ц. Диатомовая флора морских и озерных надморенных отложений в котловине Ладожского озера. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1976. 64 с.

Лак Г. Ц. Экологические особенности ископаемой диатомовой флоры северо-восточного побережья Ладожского озера. Петрозаводск, 1980. 78 с.

Ломакина Н. Б. Происхождение ледниковых реликтовых амфипод в связи с вопросом о позднеледниковом Беломорско-Балтийском соединении // Учен. зап. Карело-Финского ун-та. 1952. Т. 4, вып. 3. С. 110–127.

Махров А. А., Болотов И. Н. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных Севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. 2006. Т. 42, № 10. С. 1319–1334.

Наумов А. Д., Бергер В. Я. Колонизация Белого моря различными видами в голоцене: естественная и антропогенная составляющая // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб., 2004. С. 223–231.

Орлова М. И., Тирриот Т. У., Протасов А. А., Шакирова Ф. М. Основные причины сходства и различия инвазий родственных видов на примере *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Bivalvia, Dreissenidae) // Там же. 2004. С. 130–155.

Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железнорудного месторождения. Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.

Первозванский В. Я. Редкие и охраняемые рыбы в Красной книге Республики Карелия // Тр. Карельского НЦ РАН. 2009. № 1. Сер. Биогеография. Вып. 8. С. 81–89.

Петрова Т. Н., Старобогатов Я. И. Ладожское озеро. История озера по данным о фауне моллюсков

// История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука, 1990. С. 67–70.

Попченко В. И. Зоогеография водных олигохет Европейского Севера СССР // Водные малощетинковые черви: Материалы 4-го всесоюз. симпоз. (Тбилиси, 5–7 окт.). Тбилиси: Мецниереба, 1983а. С. 91–95.

Попченко В. И. История озера по данным о фауне олигохет // Там же. 1983б. С. 70–72.

Попченко В. И. Водные малощетинковые черви севера Европы. Л.: Наука, 1988. 287 с.

Попченко В. И. История Ладожского и Онежского озер по данным олигохет // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука, 1990. С. 70–72, 112–113.

Решетников Ю. С. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г. В. Никольского). М.: КМК, 2010. С. 62–87.

Рябинкин А. В., Полякова Т. Н. Макрозообентос озера и его роль в питании рыб // Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. С. 67–91.

Савваитова А. В. О структуре вида у рыб высоких широт (на примере голецов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes)) // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука, 1981. С. 106–124.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.

Тимм Т. Малощетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин, 1987. 229 с.

Ярвекюльг А. А. К вопросу об арктической фауне и ее истории в Балтийском море // Океанология. 1962. Т. 2, № 2. С. 327–333.

Hogböm A. G. Über die arktische Elemente in der aral-caspischen Fauna, ein tiergeographisches Problem // Bull. Geol. Inst. Upsala. 1917. Vol. 14. S. 241–261.

Salemaa H. Polyploidy in the evolution of the glacial relict *Pontoporeia* sp. (Amphipoda, Crustacea) // Hereditas. 1984. Vol. 100. P. 56–60.

Salemaa H., Heino T. Chromosome numbers of Fennoscandian glacial relict Crustacea // Ann. Zool. Fennici. 1990. Vol. 27, N 3. P. 207–210.

Segestråle S. G. The immigration and prehistory of the glacial relicts of Eurasia and Nord America. A review and discussion of modern views // Intern. Rev. Hydrobiol. 1962. Vol. 47. 1. P. 1–25.

Sendek D. S. The origin of sympatric form of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in Nord-West Russia // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 41. P. 25–39.

Väinölä R. Sibling species and phylogenetic relationships of *Mysis relicta* (Crustacea, Mysidacea) // Ann. Zool. Fennici. 1986. Vol. 23. P. 207–221.

Väinölä R. Molecular and scales for evolution of *Mysis* and *Pontoporeia* // Ann. Zool. Fennici. 1990. Vol. 27, N 3. P. 211–214.

Väinölä R., Varsio S. L. Molecular divergence and evolutionary relationships in *Pontoporeia* (Crustacea, Amphipoda) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 46. P. 705–713.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

### Кауфман Залман Самуилович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН  
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185030  
эл. почта: revzal@mail.ru  
тел.: (8142) 576520; (8142) 570659

### Kaufman, Zalman

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science  
50 A. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: revzal@mail.ru  
tel.: (8142) 576520; (8142) 570659