

Министерство образования и науки Российской Федерации  
ГОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет»

**Г.Н. Доровских**

**В.Г. Степанов**

# **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПАРАЗИТОЛОГИЯ**

## **Часть I**

Учебное пособие

Сыктывкар

2010

УДК 576.8  
ББК 28.083  
Д 69

*Печатается по постановлению редакционно-издательского совета  
ГОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет»*

Рецензенты:

**В.Ф. Юшков**, д-р биол. наук, Институт биологии  
Коми научного центра УрО РАН;

**В.Н. Гурьев**, канд. биол. наук, Коми филиал Кировской  
государственной медицинской академии

*Работа выполнена в рамках программы  
«Развитие научного потенциала высшей школы на 2009-2010 годы»*

**Доровских Г.Н., Степанов, В.Г.**

Д69 Экологическая паразитология : учебное пособие. Часть I. Сыктывкар: Изд-во  
Сыктывкарского государственного университета, 2010. 208 с.

ISBN 978-5-87237-730-6

В учебном пособии рассматриваются вопросы зависимости паразитофауны и структуры сообществ паразитов рыб от ряда экологических факторов: сезона года, возраста хозяина, физиологического состояния хозяина и др. Учебное пособие предназначено для студентов биологов и экологов, специалистов в области экологии, зоологии, рыбного хозяйства.

**УДК 576.8**  
**ББК 28.083**

ISBN ISBN 978-5-87237-730-6

© Доровских Г.Н., Степанов В.Г., 2010  
© Доровских Г.Н., фото на обложке  
© ГОУ ВПО «Сыктывкарский  
государственный университет, 2010

## СОДЕРЖАНИЕ

1. ИСТОРИЯ ИХТИОПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ.....	5
1.1. Фаунистические и зоогеографические исследования.....	5
1.2. Эколого-фаунистические и экологические исследования .....	8
1.3. Изучение сообществ ихтиопаразитов.....	10
2. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА ПАРАЗИТОВ И ИХ РАЗМЕРЫ .....	14
2.1. Определение относительного возраста червей р. <i>Dactylogyrus</i> и диплозоеид.....	14
2.2. Структура паразитофауны гольяна обыкновенного в связи с размерами паразитов .	16
3. ЗАВИСИМОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПАРАЗИТОВ ОТ ВОЗРАСТА И РАЗМЕРА ХОЗЯИНА .....	30
3.1. Зависимость длины антенн <i>Ergasilus sieboldi</i> (Copepoda, Ergasilidae) от возраста хозяина .....	30
3.2. Зависимость морфометрических признаков <i>Ergasilus sieboldi</i> Nordmann, 1832 (Copepoda, Ergasilidae) от размера и возраста хозяина.....	31
4. ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОТ ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА .....	40
4.1. Возраст хозяина и структура компонентных сообществ паразитов гольяна обыкновенного <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.).....	40
4.2. Зависимость структуры компонентных сообществ паразитов от возраста хозяина .....	53
4.3. Изменение структуры компонентных сообществ паразитов с возрастом хозяина .....	68
4.4. Показатели паразитарной нагрузки на гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) разного возраста .....	74
5. ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОТ СЕЗОНА ГОДА .....	79
5.1. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.).....	79
5.2. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) в бассейне верхнего течения реки Северной Двины .....	89

5.3. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов молоди гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) .....	100
5.4. Опыт применения метода динамического фазового портрета для анализа структурных перестроек в компонентных сообществах паразитов гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) .....	112
5.5. Компонентные сообщества паразитов <i>Gobio gobio</i> (L.) в бассейнах рек Северной Двины и Мезени .....	122
5.6. Структура сообщества паразитов ерша <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758) в разные сезоны года .....	140
<b>6. ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОТ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ХОЗЯИНА .....</b>	<b>148</b>
6.1. Встречаемость опухолей у <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) из верхнего течения реки Печоры и их влияние на организм гольяна, его паразитофауну и компонентное сообщество его паразитов .....	148
6.2. Встречаемость опухолей у гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) из бассейнов рек Северной Двины и Печоры .....	167
6.3. Сезонная встречаемость, локализация, размеры и микобиота опухолей у гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) из бассейнов рек Северной Двины и Печоры .....	177
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК .....</b>	<b>187</b>

# 1. ИСТОРИЯ ИХТИОПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

## 1.1. Фаунистические и зоогеографические исследования

Начало ихтиопаразитологическим исследованиям в бассейне С. Двины положено в 1926-1927 гг., когда здесь работали 32-я и 38-я Союзные гельминтологические экспедиции под руководством академика К.И. Скрябина. В ходе этих работ обнаружено 13 видов гельминтов (Скрябин, Баскаков, 1926; Гнедина, 1927; Скрябин, 1930; Гнедина, Савина, 1930), в том числе опасный паразит человека *Opisthorchis felineus*, наличие которого здесь подтверждено А.М. Левиным и Т.Н. Щукиной (1979).

В 1930-1950-х гг. велось изучение паразитофауны молоди сёмги р. Пинеги (Догель, Петрушевский, 1935), возрастной динамики паразитофауны хариуса рек Пинеги, Явзоры, Сойны (Дубинин, 1936), гельминтофауны рыб Кубенского озера (Дулькин, 1940; 1941) и паразитофауны рыб и ледовитоморской миноги дельты С. Двины (Шульман, 1957; Шульман, Шульман-Альбова, 1953).

Большой вклад в исследование ихтиопаразитофауны района внесла Е.С. Кудрявцева (1954а; 1954б; 1955а; 1955б; 1957а; 1957б; 1957в; 1959а; 1959б; 1960; 1962; 1963; 1971). Ею обследовано 20 видов рыб из р. Сухоны и Кубенского оз., у которых выявлено 96 видов паразитов. В 1980-1990-х гг. работы на Кубенском оз. продолжила Н.М. Радченко (1989; 1990; 1996; 1999. 2005; Лебедев и др., 1989; Доровских, Радченко, 1993).

Е.А. Богданова (1971) у годовиков хариуса из р. Емцы обнаружила возбудителя вертежа лососевых *Myxosoma cerebrale*.

В 1960-е гг. исследования велись и в бассейне р. Вычегды - главного притока С. Двины, где изучена паразитофауна 9 видов рыб из р. Куломью и отмечено 23 вида паразитов (Сидоров, 1965; 1970). Тогда же здесь обнаружен широкий лентец (Акименко, Левин, 1964).

С 1978 г. ихтиопаразитологические исследования в этом бассейне становятся планомерными. Они были начаты в 1978 г. под руководством И.В. Екимовой и с 1981 г. продолжены Г.Н. Доровских\*. В ходе почти тридцатилетних работ обследовано 23 вида рыб и найдено около 130 видов паразитов (Доровских, Ошибов, 1984; Доровских, 1985; 1986а; 1986б; 1988; Доровских, Степанов, 1996; 1998; Доровских, Голикова, 1998; Доровских и др., 2009; Степанов, Доровских, 1990, 2008; Степанов, Ошибов, 1990; Бознак и др., 1995а; 1995б; Голикова, 1998, 2005; Макарова, 2003; Степанов, 2007; и др.).

В 1990-е годы возобновлены исследования в бассейнах р. Юга и р. Сухоны (Ивашевский, Доровских, 1993; Ивашевский, 1994; 1995; 1996а; 1998; Доровских, 1996б), а также на р. Лузе (Ивашевский, 1996а; 1996б; 1996в; 1999), р. Стриге, р. Хайме, р. Ямже (притоки С. Двины) и протоке Рязанихе.

---

\* Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России. (Фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : дис. ... докт. биол. наук. 2002б. 761 с.

*В ходе перечисленных работ у рыб бассейна р. С. Двины выявлено 279 видов паразитов, относящихся к 12 типам. Наличие здесь еще 4 видов требует проверки.*

Первые сведения о паразитах рыб р. Печоры появились в 1940-1950-х гг. (Сциборская, 1947; Петроченко, 1958; Спасский, Ройтман, 1958). Эти материалы собраны Печорской экспедицией института зоологии Московского университета в 1941-1944 гг. и 265-й Союзной гельминтологической экспедицией в 1947 г. В первом случае обследовано 7 видов рыб и найдено 18 видов паразитов, во втором случае вскрыто 12 видов рыб и обнаружено, к ранее уже известным, 11 видов паразитов.

М.И. Владимирская (1957) отметила у молоди сёмги р. Печоры рачков *Lepophtheirus salmonis*, но И.В. Екимова (1976) считает, что это *Argulus coregoni*. В 1959 г. вышла публикация А.А. Спасского и В.А. Роймана (1959) со списком нематод хариуса из этой реки. Сведения о паразитофауне хариуса этого и других бассейнов обобщены в работе В.К. Митенева и Б.С. Шульмана (1984). Е.И. Лукин (1962) сообщил об обнаружении пиявки *Acanthobdella pelledina* на хариусе р. Усы (приток Печоры). Результаты исследований паразитов язя и окуня в среднем течении р. Печоры опубликовал Г.П. Сидоров (1965; 1970). В эти же годы изучали эпидемиологию дифиллоботриоза в Коми республике и, в частности, в бассейне р. Печоры (Левин, Щукина, 1971; 1979).

Наиболее обстоятельное исследование ихтиопаразитофауны р. Печоры провела И.В. Екимова (1962; 1969; 1971а; 1971б; 1976). Ею вскрыто 692 экз. рыб 19 видов, у которых найдено 123 вида паразитов.

В ходе наших изысканий в бассейне р. Печоры, начатых в 1988 г., обнаружено свыше 20 новых для этого района видов паразитов (Доровских, Мартемьянов, 1993; 1994; Мартемьянов, 1995; 1996; 1998; Доровских, Степанов, 2004; Доровских, Турбылева, 2007; Доровских и др., 2004, 2005, 2008, 2009; Смольянинова, Доровских, 1999; Степанов, 2003, 2007; Степанов, Доровских, 2008).

*К настоящему времени у рыб этого бассейна отмечено 166 видов паразитов из 8 типов. Наличие здесь еще 9 видов надо проверить.*

В отличие от бассейнов рек С. Двины и Печоры о паразитах рыб бассейна р. Мезени до последнего времени ничего не было известно. Работы в этом районе начаты в 1986 г., но полученные сведения почти не публиковали (Даниленко и др., 1995; Бознак и др., 1995а).

*Всего в бассейне р. Мезени обнаружено 129 видов паразитов 9 типов. Присутствие здесь еще 3 видов требует проверки.*

Результаты перечисленных исследований, а также неопубликованные материалы, обобщены в ряде публикаций (Доровских, 1997а; 1997б; 1997в; 1997г; 1997д; 1998; 1999; 2000а; 2000б; 2000в; Смольянинова, 1998; Юшков, Ивашевский, 1999).

*К настоящему времени в бассейнах рек С. Двины, Мезени и Печоры известно 349 видов ихтиопаразитов из 12 типов организмов. Наличие здесь 9 видов нуждается в подтверждении.*

Проводили работы и в северо-восточной части Волжского бассейна. Сведения о паразитах рыб бассейна р. Волги до зарегулирования ее стока содержатся в обобщающей работе Е.А. Богдановой и Н.П. Никольской (1965), а данные по ихтиопаразитофауне

Волжских водохранилищ в работе Н.А. Изюмовой (1977). Непосредственно изучением паразитофауны рыб бассейна р. Камы занимались В.А. Захваткин (1935; 1936; и др.), В.В. Кашковский (1971; и др.), Г.Ф. Костарев (1969; и др.). Г.Ф. Костарев (1974) обобщил результаты ихтиопаразитологических исследований, проведенных здесь до 1972 г., и указал 192 (?) вида паразитов. В 1960-1970 гг. в бассейне р. Вятки проводила исследования ихтиогельминтофауны М.А. Гревцева (1974; 1976; 1979; Гревцева, Грачева, 1971). Ею найдено 102 вида гельминтов от 21 вида рыб. Нами (материалы не опубликованы) в 1980 г. собран материал по паразитофауне щуки и плотвы из бассейна р. Кобры, которая относится к Камскому бассейну. В 1997 и 2000 гг. со В.Г. Степановым изучали паразитофауну голяна обыкновенного из р. Ивкинка – приток р. Вятки и из рр. Сулем, Расья и Каменки (басс. р. Чусовая) (Степанов, Доровских, 2007; Доровских и др. 2009). В 1999-2000 гг. из этого бассейна совместно с О.Я. Дерябиной исследовали паразитофауну карася золотого.

*Всего к настоящему времени у рыб бассейна р. Камы достоверно зарегистрировано 189 видов паразитов из 12 типов.*

Наиболее слабо изучена ихтиопаразитофауна пресных водоемов Арктических островов.

В 1937 г. опубликована работа В.А. Догеля и Г.С. Маркова о возрастных изменениях паразитофауны гольца *Salvelinus alpinus* из рек о.Новая Земля.

В 1990 и 1994 гг. нами проведены исследования на о. Колгуеве (Доровских, 2001в). Изучена морфология (Бознак и др., 1993) и паразитофауна сига и обнаруженного здесь впервые голяна обыкновенного из оз. Кривого (Аникиева, Доровских, 2001; Доровских и др., 2009). Из ряда рек острова собран материал о паразитах колюшки девятиглазой.

Несмотря на значительное число публикаций, посвящённых изучению фаун паразитов рыб рассматриваемых бассейнов, все же она исследована недостаточно полно. Прежде всего это касается р. Мезени, а затем р. Печоры. Действительно, еще не все виды рыб и группы водоемов подвергнуты паразитологическому анализу. В бассейне р. Печоры не обследовано пока ни одно крупное озеро (небольшие материалы обработаны по оз. Урдюжскому, оз. Шапкино, оз. Лаято). В бассейне р. С. Двины в паразитологическом отношении не изучено само русло, а в бассейне р. Вычегда почти не исследованы древние озера Донты и Синдор, мало данных и по р. Выми (Титова, 2005, 2007; Доровских и др., 2009). Многие виды рыб изучены только в 1-2 пунктах, а это не дает полного представления об их паразитофауне. В бассейне р. Мезени работы пока проведены только в верхнем течении самой Мезени (вниз до с. Кослан Удорского района) и верхнем течении р. Пыссы, а также в среднем течении р. Вашки - главного притока р. Мезени (у с. Вашка и с. Ертом) и нижнем течении р. Ертом. Из всех групп паразитов, видимо, достаточно полно в бассейнах рр. С. Двины и Печоры выявлен видовой состав трематод, цестод, нематод, паразитических раков и пиявок. Во всех бассейнах слабо изучен видовой состав простейших, особенно паразитических инфузорий.

Полное выявление ихтиопаразитофауны указанных бассейнов затруднено еще и тем, что численность ряда видов рыб (лососевые, сиговые и др.) значительно снизилась.

Эти и другие сведения необходимы для проведения зоогеографического анализа рассматриваемой территории, решения вопросов истории формирования паразитофауны

северо-востока Европы. Несмотря на то, что этим вопросам посвящено достаточно много работ (Шульман, 1958; Екимова, 1976; Гусев, 1978; Доровских, 1988; 1990; и др.), все же только в последние годы, когда появились новые данные о видовом составе паразитов рыб бассейнов рек С. Двины, Мезени, Печоры (Доровских, 1997а; 1997б; 1997в; 1999; 2000а; 2000б; Юшков, Ивашевский, 1999; и др.), водоемов о. Колгуева (Доровских, 2001в), опубликованы новые сведения о четвертичной истории этой территории (Лосева, 1992; Кочев, 1993; Дурягина, Коноваленко, 1993; Андреичева и др., 1997; *Astakhov et al.*, 1999; *Mangerud et al.*, 1999; *Tveranger et al.*, 1999; и др.), появилась возможность снять ряд спорных моментов в этих вопросах, уточнить зоогеографическое районирование территории. Используя часть названных источников, эти вопросы попытались решить в отношении ихтиопаразитофауны В.К. Митенев (1997; 1998; 2000а; 2000б), ихтиофауны - А.П. Новоселов (2000), Э.И. Бознак (2001; *Boznak*, 2001). Зоогеографический анализ ихтиопаразитофауны бассейна р. С. Двины, историю ее формирования, рассмотрел Г.А. Ивашевский (1997). Однако, говоря об этих работах, следует подчеркнуть, что названные авторы, рисуя историю формирования гидрофауны района, исходят из нынешнего состава ихтиофауны и ихтиопаразитофауны, учитывая фаунистические элементы, проникшие сюда через каналы, соединяющие бассейн р. С. Двины с Волжским бассейном. Имеются ошибочные указания на наличие здесь некоторых видов рыб и их паразитов. Таким образом, поставленные здесь вопросы еще далеки от своего окончательного решения. Появились новые данные, подтверждающие сделанный ранее вывод о приуроченности лентецов, ремнецов и диплостоматид к реликтовым участкам Северо-Двинского бассейна (Доровских, 1988а; 1990а). Учитывая резко усилившуюся пораженность населения, проживающего на территории рассматриваемых бассейнов, дифиллоботриозом и описторхозом, этот вывод приобретает важное медико-профилактическое значение. Зоогеографический анализ позволяет выявить такие участки, где возможно ожидать присутствие этих паразитов или где они могут закрепиться. Появилась возможность решить и ряд других вопросов.

## **1.2. Эколого-фаунистические и экологические исследования**

В эти же годы проводились и эколого-фаунистические исследования ихтиопаразитофауны.

Рассмотрена возрастная динамика паразитофауны ряда видов рыб (Догель, Петрушевский, 1935; Дубинин, 1936; Доровских, 1986б; 1988; Радченко, 1999; Степанов, 2007; Степанов, Доровских, 2008, 2009), ее изменение в ходе миграции семги (Догель, Петрушевский, 1935), гольца (Догель, Марков, 1937), миноги ледовитоморской (Бознак и др., 1995). Исследовали формирование паразитофауны на разных этапах развития ельца с учетом влияния их покатных миграций (Ивашевский, 1996; 1999).

На примере гольяна разного возраста и его паразитов отмечено, что наибольшее давление паразитов испытывает на себе молодь гольяна. На хозяина старших возрастов паразиты действуют слабее (Доровских и др., 2007; Доровских, Степанов, 2008).

Проведены наблюдения за сезонной (Кудрявцева, 1963; 1971; Доровских, 1988; Степанов, Ошибов, 1990; Степанов, 1993, 2007; Радченко, 1999; Голикова, 2001, 2005а;



Степанов, Доровских, 2008) и многолетней (Доровских, 1988; Степанов, Доровских, 1990; Радченко, 1999) динамикой паразитофауны ряда видов рыб, ее зависимости от гидрологических и геоморфологических условий (Кудрявцева, 1957в; Доровских, Голикова, 1998).

В ходе этих работ исследователи обратили внимание на изменение длины антенн *Ergasilus sieboldi* с возрастом хозяина (Доровских и др., 1985). Позже доказали, что изменяются все части тела паразита, причем эти изменения начинают проявляться с достижением рыбой (щука, язь) половозрелости, т.е. на размеры рачка, видимо, оказывают влияние половые гормоны хозяина и толщина их жаберных лепестков (Доровских, Черняй, 1994).

У *Dactylogyrus intermedius* с золотого карася из озер бассейнов рек Мезени и Печоры обнаружили крупную и мелкую формы, встречающиеся на одной и той же особи хозяина (Доровских, Смольянинова, 1998а). Таксономический статус форм пока не установлен.

Показано (Доровских, 1993а), что в бассейне р. Вычегды карась круглый с малой длиной тела, а также его самцы и самки со средней и наибольшей длиной тела в первой половине 1980-х гг. представляли собой три отличные друг от друга по выполняемой ими роли в поддержании численности *Lernaea cyprinacea* группировки хозяина. Основной из них являлась группа самок со средней и наибольшей длиной тела. После засушливых летних сезонов в середине 1990-х гг. зараженность лернеями рыб снизилась, а значение обоих полов карася в поддержании численности рачков стало достаточно близким (Доровских, Смольянинова, 1998б).

Выяснили, что в поддержании численности *Cystidicoloides ephemeridarum* (syn. *Cystidicoloides tenuissima*), по крайней мере в бассейне р. Мезени, основную роль играет хариус европейский, у которого он преимущественно локализуется в желудке. Соотношение полов у этой нематоды близко 1 : 1. Собранные и проанализированные материалы позволили отнести *C. ephemeridarum* к бореальному предгорному фаунистическому комплексу (Доровских, 1996б).

Параллельно сказанному изучали сезонную динамику зараженности отдельными видами паразитов рыб (Доровских, 1988а; Степанов, 1993; Голикова, 2000; и др.). Полученные данные, а также разработанная методика определения относительного возраста яйцекладущих моногеней (Доровских, Ерохина, 1990) дали возможность накопить сведения о жизненных циклах, числе генераций в году и времени их смены у *Dactylogyrus amphibothrium* (Доровских, 1990б), *D. similis* (Доровских, 1987; Степанов, 1993), диплозоид (Доровских, 1989). Выявлены особенности жизненных циклов в бассейне р. Вычегды у *Lernaea cyprinacea* (Доровских, 2001а), нескольких видов микроспоридий, *Ergasilus sieboldi* и ряда других видов паразитов (Доровских, 1988).

Изучали и другие моменты биологии отдельных видов паразитов. В частности, исследована микролокализация *Lernaea cyprinacea* на теле золотого карася (Доровских, 1996в), микробиотопическое распределение жаберных паразитов рыб, ее зависимость от содержания кислорода в воде, пола и возраста хозяина и самого паразита, типа водоема, сезона года, интенсивности инвазии и от присутствия других видов паразитов (Доровских, 1985; 1988; 1990; 1991а; 1991б; 1997е; 1999б; Доровских, Торба, 1985; 1988; Доровских, Матрохина, 1987; Доровских, Степанов, 1993; и др.). Эти работы позволили установить способность рачков (Доровских, 1988) и моногеней (Доровских, Торба, 1985; Доровских,

1987; 1988; Доровских, Матрохина, 1987; и др.) образовывать скопления на жабрах своих хозяев. Как предположили, у моногеней – это адаптация к перекрестному оплодотворению, а у рачков - к питанию. Показана (Доровских, 1991а; 1991б) связь между интенсивностью заражения дактилогирусами рыб и числом групп, образованных этими червями, а также и числом червей в этих группах. Установлено, что эти группы могут состоять не только из червей одного вида, но и из особей разных видов. Дактилогирусы в разные периоды летнего сезона года образуют неодинаковое число групп, а также меняется и доля червей, участвующих в их образовании, что, по-видимому, связано с изменением возрастного состава популяций этих видов червей.

С помощью статистических методов зарегистрированы конкурентные отношения между диплозоидами и дактилогирусами (с плотвы и красноперки), миксоспоридиями и дактилогирусами (с ерша, красноперки, плотвы), миксоспоридиями и диплозоидами (с красноперки), миксоспоридиями и глохидиями (с ерша), глохидиями и дактилогирусами (с ерша). Имеющиеся материалы позволили сделать предположение о наибольшей конкурентоспособности миксоспоридий, затем глохидий, диплозид, дактилогирусов (тетраонхусов) и эргазирид. Выяснилось, что сила взаимодействия паразитов меняется на протяжении весенне-летнего сезона года. Основная роль в смягчении конкуренции между жаберными паразитами одной особи хозяина принадлежит их пространственно-временному разделению. Последнее, по-видимому, играет наибольшее значение на стадии личинок. Анализ собственных и опубликованных материалов позволил сформулировать основные принципы сосуществования жаберных паразитов в одном виде хозяина (Доровских, 1988). Это, в свою очередь, привело к заключению об относительной самостоятельности жаберной части паразитоценоза и подтолкнуло к изучению сообществ паразитов, их организации, формирования, специфики по сравнению с таковыми свободноживущих организмов.

### **1.3. Изучение сообществ ихтиопаразитов**

Основы изучения многовидовых совокупностей паразитов и их сообществ заложены в 1920-1950-х гг. (Скрябин, 1923; Догель, 1927, 1933, 1941, 1948, 1958; Павловский, 1934; Филипченко, 1937; Беклемишев, 1951, 1956). Работы в этом направлении продолжались и в последующие годы (Беклемишев, 1970; Бауер, 1980; Контримавичус, 1982, Иешко, 1988; Евланов, 1993; Добровольский и др., 1994; и др). В 1960-х гг. начались исследования паразитарных сообществ за рубежом (Holmes, 1961; 1990; Holmes et al., 1979; Holmes, Price, 1980; 1986; и др.).

Итог вышеперечисленным работам подвел О.Н. Пугачев (1997, 1999, 2000, 2002; Pugachev, 2000). Он же заложил методологические основы дальнейшего изучения паразитарных сообществ в России.

Для описания компонентных сообществ многоклеточных ихтиопаразитов О.Н. Пугачев (1997; 1999; 2000; 2001) применил индексы видового разнообразия, использующиеся для характеристики сообществ свободноживущих организмов (Мэггаран, 1992). Проанализировав структуру и разнообразие сообществ многоклеточных паразитов многих видов пресноводных рыб из водоемов Северной Азии, Кольского п-ова и Карелии, О.Н. Пугачев

(1999; 2000) показал наличие для них двух состояний: сбалансированного или зрелого и несбалансированного или незрелого.

В целом О.Н. Пугачевым (1999) показано, что индексы доминирования, выравненности видов по обилию и Шеннона отражают условия существования компонентных сообществ, а в пространстве географических координат – ареал хозяина и условия его существования, т.е. являются чувствительными интегральными показателями; компонентные сообщества (компонентное сообщество - группа видов паразитов, населяющая популяцию хозяина) вполне предсказуемы, что выражается в закономерном распределении показателей их структуры и разнообразия в пространстве географических координат; структура их определяется факторами внешней среды и биологии хозяина.

О.Т. Русинек (2003, 2005), изучая паразитов рыб из оз. Байкал, отметила, что по значениям индексов видового разнообразия компонентные сообщества многоклеточных паразитов 33 видов рыб из оз. Байкал являются зрелыми, а 9 – незрелыми. На этом материале автором разработана оригинальная классификация сообществ паразитов рыб, основанная на соотношении количества видов-специалистов и видов-генералистов в составе сообществ паразитов. В результате выделено 5 вариантов зрелых и 2 варианта незрелых сообществ паразитов рыб из оз. Байкал.

Г.Н. Доровских (1996б, 1998а, 1998б, 1999б, 1999в, 2000в, 2000г, 2000д, 2001, 2002а, 2002б, 2002в, 2002г; 2003а, 2003б, 2003в; Dorovskikh, 2000; 2001; 2003) предложил при исследовании компонентных сообществ паразитов учитывать все группы организмов, включая одноклеточных, и использовать данные не только по числу их особей, но и по их биомассе или условной биомассе. Биомасса - это более универсальная мера обилия и более прямая оценка использования ресурса, чем число особей (Мэггаран, 1992). Биомасса позволяет сравнивать разнообразие организмов разного таксономического уровня от инфузорий до ленточных червей. За основу получения представлений о весе тела организмов паразитов взят приведенный линейный размер вида (Численко, 1981). Приведенный линейный размер, умноженный на число найденных особей паразита, дает представление об его "условной биомассе" (Доровских, 2001).

Для анализа структуры и разнообразия сообществ, помимо уже сложившихся подходов к их описанию (Пугачев, 1999, 2000, 2001; Pugachev, 2000), использованы индексы, рассчитанные по значениям условных биомасс паразитов (Доровских, 2001). Разработан способ графического отображения видовой структуры сообщества паразитов (Доровских, 1996в). В его основе лежит модель развития биологических систем (Жирмунский, Кузьмин, 1990). На базе "графической" структуры показано, что сообщества паразитов, как и свободноживущих организмов, состоят из групп видов, отличающихся по аллометрическим показателям, что обусловлено неслучайностью размеров и веса тела паразитических видов и соотношения их условных биомасс внутри сообщества (Доровских, 1996в, 1999б, 2000в, 2000г, 2000д). Для получения количественной оценки состояния структуры компонентного сообщества предложено вычислять ошибку уравнений регрессии для каждой группы видов в отдельности с последующим суммированием значений ошибки по всем группам сообщества (Доровских, 2001).

Проанализировав структуру и разнообразие компонентных сообществ паразитов гольяна, карася, пескаря и щуки из водоемов северо-востока европейской части России,

Г.Н. Доровских (2002б) подтвердил их разделение на две группы, названные О.Н. Пугачевым (1999) как зрелые и незрелые. К незрелым сообществам, в отличие от зрелых, автор отнес паразитарные сообщества рыб из водоемов, расположенных на молодых в геологическом отношении территориях (Доровских, 2002б). Установлено (Доровских, 2002б; Доровских, Голикова, 2004; Доровских, Степанов, 2009), что сообщества ихтиопаразитов в течение года последовательно проходят стадии формирования, сформированности, разрушения и вновь формирования, что обусловлено закономерной сменой их поколений в течение года.

При изучении сезонной динамики компонентных сообществ паразитов рыб в целом (Доровских, 2002б; Доровских, Голикова, 2004а, 2004б; Доровских, Степанов, 2006, 2009; Степанов, 2007; Степанов, Доровских, 2008) и кишечных гельминтов (Kennedy, 1997; Жохов, 2003) выяснено, что сроки формирования сообществ в разных географических зонах не совпадают. В водоемах бассейна среднего течения р. Вычегды, бассейнов верхнего течения рек Лузы и Печоры сообщества паразитов гольяна в июне являются сформированными, в июле – августе происходит процесс их разрушения, в конце августа отмечено начало формирования сообществ. Соответственно и максимальное видовое богатство паразитарных сообществ этого вида рыб отмечено в июне, минимальное – в августе (Доровских, 2002б; Доровских, Голикова, 2004а, 2004б; Доровских, Степанов, 2006, 2009; Степанов, 2007; Степанов, Доровских, 2008). Формирование сообществ кишечных гельминтов угря (*Anguilla anguilla*) в Англии (Kennedy, 1997) и язя (*Leuciscus idus*) Рыбинского водохранилища (Жохов, 2003) начинается в начале лета. В мае их видовое богатство минимально, в августе – максимально.

Исследовали также зависимость структуры паразитарных сообществ рыб от возраста хозяина (Пугачев, 1999; Доровских, 2002б; Русинек, 2005; Доровских, Степанов, 2005, 2006а, 2007, 2008а, 2008б, 2008в). В этих работах показано, что структура и разнообразие паразитарных сообществ, если не происходит существенных изменений в экологии возрастных групп хозяина, вполне подчиняется правилу В.А. Догеля (1958), что интенсивность и экстенсивность инвазии, в общем, увеличиваются с возрастом хозяина. Если же такие изменения происходят, то параметры сообществ паразитов достаточно резко реагируют на происходящие изменения в биологии хозяина (Пугачев, 1999; Доровских, 2002б; Русинек, 2005; Доровских, Степанов, 2005, 2006а, 2007, 2008а, 2008б, 2008в).

На примере гольяна разного возраста и его паразитов отмечено, что наибольшее давление паразитов испытывает на себе молодь гольяна. На хозяина старших возрастов паразиты действуют слабее (Доровских и др., 2007; Доровских, Степанов, 2008).

Ю.Ю. Барская (2001), обследовав сообщество многоклеточных паразитов хариуса из р. Оланга (Карелия), установила, что через 20 лет после первого исследования (Румянцев, Пермяков, 1994) изменились величины описывающих его индексов. Значения индексов Шеннона и выравненности видов возросли, а индекс доминирования уменьшился, т. е. сообщество стало более разнообразным.

При оценке состояния гидробиоценоза или популяции хозяина выяснено (Доровских, 2001; 2002а; 2002б; 2002в; Доровских, Макарова, 2003; Доровских, Степанов, 2009; Голикова, 2001а; Макарова, 2003; Голикова и др., 2003; Доровских и др., 2005а, 2005б; 2005в, 2005г,

2006, 2007; Степанов, 2007; Степанов, Доровских, 2007; Golikova, 2001; Makarova, 2003, Dorovskikh et.al., 2005; Dorovskikh, Stepanov, 2009), что компонентные сообщества паразитов рыб в экологически благополучных водоемах образованы по единому принципу, а именно путем согласования отношений биомасс формирующих их видов. В таких сообществах ихтиопаразитов на стадии сформированности отмечается по три группы видов, сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс видов, формирующих сообщество, не превышает 0.250. Однако доминирующие виды и группы видов в сообществах могут меняться, как и значения индексов, их описывающих. На воздействие загрязняющих веществ сообщество реагирует перестройкой структуры, изменяя число групп видов, уменьшая согласованность отношений биомасс формирующих его видов. Последнее выражается в увеличении сумм ошибок уравнений регрессии, снижении значений индекса Шеннона, индекса выравненности видов, повышении значений индекса доминирования (Доровских, 1999а; 1999б; 2002б; Голикова, 2005а; и др.). Подобным же образом оно откликается и на падение численности своего хозяина (Доровских, Степанов, 2004).

Исследовали и вопросы бластомогенного (syn.: онкогенное, опухолеродное) загрязнения среды. Для этого проводили регистрацию и анализ опухолей у гольяна из бассейнов рр. С. Двины и Печоры (Доровских и др., 2006, 2007, 2009). При выяснении частоты встречаемости опухолей у гольяна из верхнего течения р. Печоры и среднего течения р. Вычегды и воздействия новообразований на его паразитофауну и структуру компонентного сообщества его паразитов отмечено, что наибольших частоты встречаемости и размеров опухоли у гольяна достигают в конце июня – в первой половине июля. При этом чаще других опухолями поражен гольян конца первого – начала второго года жизни (Доровских и др., 2006, 2007, 2009). С поверхности и из содержимого опухолей выделено 9 видов микромицетов (Доровских и др., 2009).

Итак, из сделанного обзора публикаций, посвященных изучению компонентных сообществ ихтиопаразитов, следует:

1. Компонентные сообщества паразитов рыб могут быть незрелыми и зрелыми. Первые находятся в водоемах, расположенных на молодых в геологическом отношении территориях, вторые – на более старых.
2. Сообщества паразитов рыб в течение года последовательно проходят фазы формирования, сформированности, разрушения и вновь формирования.
3. Структура сообществ паразитов рыб изменяется в зависимости от сезона года, географического положения водоема, физиологического состояния организма хозяина, его возраста, степени загрязнения водоема, состояния популяции хозяина.
4. Компонентные сообщества паразитов в состоянии сформированности у разных видов пресноводных рыб из экологически благополучных водоемов состоят из трех групп видов и сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс видов, формирующих сообщество, не превышает 0.250.

## 2. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА ПАРАЗИТОВ И ИХ РАЗМЕРЫ

### 2.1. Определение относительного возраста червей

#### *P. Dactylogyrus* и диплозоид<sup>\*</sup>

Г.Н. Доровских, В.В. Ерохина

При изучении жизненных циклов паразитов р. *Dactylogyrus* и диплозоид возникла необходимость определять возраст и физиологическое состояние фиксированных в растворе формалина особей. Обычно при определении возраста дактидогирусов учитывают степень зрелости желточников и развитость хитиноидных структур. Однако эта методика не позволяет определить возраст у особей, заключенных в препарат. На примере трех видов дактидогирусов с плотвы, отловленной в бассейне р. Вычегды, попытались найти критерии для определения относительного возраста у таких паразитов. Для этого у живых червей определяли степень зрелости желточников, а после заключения их в препарат по истечении нескольких месяцев и даже лет выделяли структуры, хорошо сохраняющиеся, а также несущие информацию о состоянии особи. Наиболее удобным для этой цели оказались яичник и яйцеклетки. У дактидогирусов яйцеклетки в ходе развития меняют форму и размеры от мелких полигональных через крупные полигональные к округлым (рис. 1). Сочетание этих форм яйцеклеток в яичнике дает представление о степени зрелости паразита и его готовности к яйцекладке. Черви, имеющие яичник, не поделенный на яйцеклетки, а также имеющие в яичнике только мелкие полигональные яйцеклетки, отнесены к группе молодых, не готовых к яйцекладке особей. Паразиты, имеющие в яичнике мелкие полигональные и крупные полигональные яйцеклетки, отнесены к группе зрелых червей (рис. 2а, в). Моногенеи, у которых в яичнике найдены округлые яйцеклетки, могут быть отнесены к яйцекладущим особям (рис. 2б, г). Удастся выделить и такую стадию червей, которая уже закончила откладку яиц. Последние имеют атрофированный яичник, в котором либо отсутствуют яйцеклетки, либо имеются единичные яйцеклетки неправильной формы.

---

<sup>\*</sup> Результаты работы представлены в тезисах 11-й Коми республик. молодеж. научн. конференции (Сыктывкар, 1990. С. 127).

Рисунки заимствованы из:

Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России. (Фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): дис. ... докт. биол. наук. 2002б. 761 с.

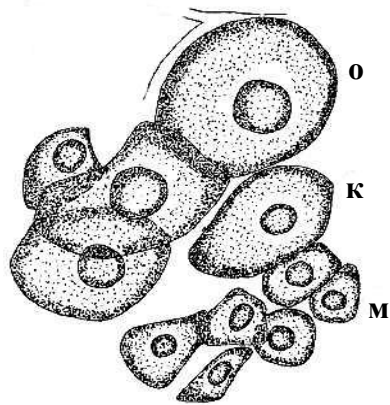
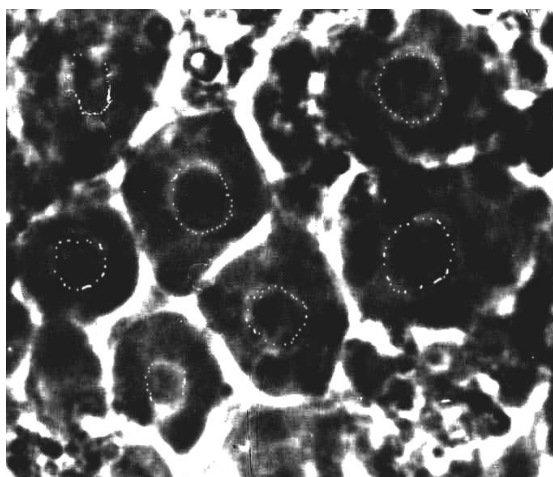
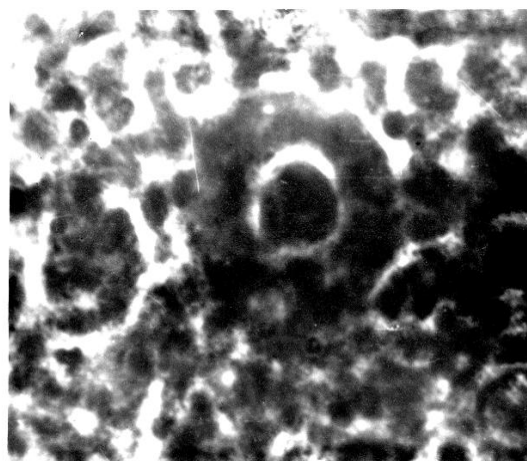


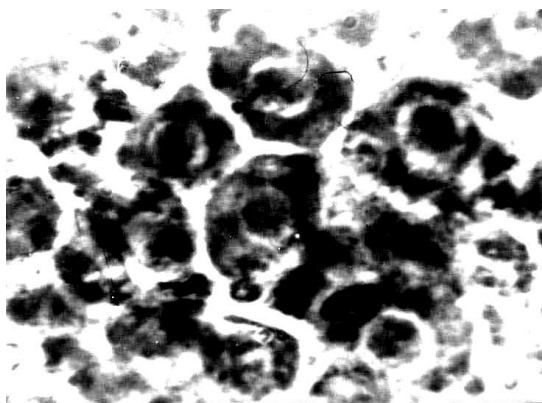
Рис. 1. Яичники *Dactylogyrus crucifer* с находящимися в них округлой (о), мелкими полигональными (м) и крупными полигональными (к) яйцеклетками.



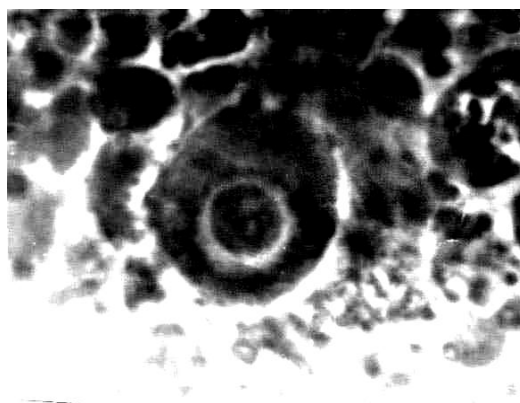
а



б



в



г

Рис. 2. Яйцеклетки в яичниках *Dactylogyrus crucifer* (а, г), *D. similis* (б) и *D. nanus* (в).

## 2.2. Структура паразитофауны гольяна обыкновенного в связи с размерами паразитов

Г.Н. Доровских

Основной вопрос, рассматриваемый в этой работе, заключается в выяснении существования системы реального взаимодействия таксонов в составе паразитофауны определенного вида хозяина. Доказательством существования такой системы может стать обнаружение некоторой определенной структуры их свойств или отношений. Структура же выявляется лишь как что-то общее в различных объектах (Овчинников, 1969: с.116). В качестве основной элементарной единицы паразитофауны является вид, поэтому основной характеристикой ее должно служить распределение видов. В качестве характеристики видов выбрали их размеры, которые являются не случайным признаком, а фундаментальной и, в известном смысле, интегральной характеристикой вида (Численко, 1981). Размер тела – это биологически важный, принципиально сопоставимый и легко измеримый признак, известный для большинства видов ихтиопаразитов.

Паразитофауна хозяина по самой своей природе является множеством, т.е. совокупностью отдельных единиц: особей, видов и т.д. Как множество она может быть охарактеризована только статистически. Из статистических характеристик наиболее наглядны и вместе с тем просты кривые распределения элементов множества. Вершины распределения характеризуют концентрацию видов определенного (оптимального?) размера и выступают в качестве точки отсчета для характеристики расстояния между оптимумами размеров.

Паразитофауна рассматривается как совокупность видов. Датой является максимальная длина тела или приведенный линейный размер тела для каждого из видов, которые характеризуются однозначно.

Чтобы избежать искажений, вызванных неточностью, грубостью измерений организмов, округлениями, кривые выравнивались способом скользящей средней: всегда по трем размерным классам с величиной классового промежутка 0.1 л.е. (логарифмическая единица).

Размеры тела паразитов почерпнуты из "Определителя..." (1984; 1985; 1987). Далее для сопоставления взяты максимальная длина тела и средняя геометрическая из длины, ширины и высоты тела (приведенный линейный размер). Максимальный размер вида - неслучайная характеристика. Она выражает асимптоту, к которой приближается размер каждого вида, ибо процесс роста есть процесс асимптотический (Численко, 1981).

Для получения значений высоты тела плоских червей использованы средние из отношений ширины и высоты тела червей, полученные по собственным препаратам, фотографиям и рисункам срезов. Среднее значение отношений ширины и высоты тела у цестод равно 3.68, трематод - 3.10, моногеней - 3.10. У нематод и скребней высота тела равна ширине. У микроспоридий использованы размеры цист. *Argulus coregoni* имеет среднюю высоту тела 1.0 мм, средние размеры глохидий сем. *Unionidae* - 0.12 мм.

Графики построены в двойном логарифмическом масштабе. Используются натуральные логарифмы.



## ВИДОВАЯ РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ПАРАЗИТОФАУНЫ ГОЛЬЯНА ОБЫКНОВЕННОГО

В ареале у гольяна найдено 122 вида паразитов (Определитель ..., 1984; 1985; 1987).

В начале рассмотрим распределение видов паразитов гольяна обыкновенного по линейным размерам тела. Паразитофауна взята по всей территории обитания гольяна в пределах бывшего СССР и прилежащих территорий. Перечень видов, их максимальные размеры приведены в табл. 1.

Распределение видов по максимальной длине тела выглядит как многовершинная кривая (рис. 1). Расчет критических значений длины тела сделан от максимальной длины тела *Ligula intestinalis* (1000 мм) путем деления ее на величину  $e^e=15.15$ . Критические значения попали на разрывы между отдельными группами данных, т.е. оказались не оккупированными реальными видами. К границе 1.472 л.е. подходят *Allocreadium isoporum* (1.386 л.е.) и *Phyllodistomum elongatum* (1.504 л.е.), к границе -1.246 л.е. приближаются *Gyrodactylus minimus* (-1.204 л.е.) и *Diplostomum phoxini* (-1.204 л.е.). Здесь виды с близкими размерами имеют разную локализацию, т.е. они разделены пространственно.

Таблица 1

### Максимальные и приведенные линейные размеры (мм) паразитов гольяна

Вид паразита	L	B	H	ln L	ln l
1	2	3	4	5	6
<i>Eimeria carpelli</i>	0.085	0.005	0.005	-4.768	-5.121
<i>Myxidium rhodei</i>	0.018	0.0065	0.0065	-4.017	-4.700
<i>M. macrocapsulare</i>	0.012	0.006	0.006	-4.423	-4.885
<i>Zschokkella nova</i>	0.012	0.007	0.0065	-4.423	-4.807
<i>Neomyxobolus olae</i>	0.011	0.007	0.006	-4.510	-4.863
<i>Sphaerospora elegans</i>	0.017	0.012	0.0106	-4.075	-4.348
<i>Myxosoma ndulatum</i>	0.0105	0.0085	0.006	-4.556	-4.813
<i>M. dujardini</i>	0.013	0.008	0.0046	-4.343	-4.851
<i>Myxobolus strelkovi</i>	0.0122	0.011	0.007	-4.406	-4.626
<i>M. muelleri</i>	0.013	0.010	0.006	-4.343	-4.688
<i>M. bramae</i>	0.0135	0.0108	0.0074	-4.305	-4.580
<i>M. musculi</i>	0.013	0.011	0.0067	-4.343	-4.620
<i>M. cybinae</i>	0.0145	0.0112	0.008	-4.234	-4.518
<i>M. dispar</i>	0.014	0.010	0.007	-4.269	-4.612
<i>M. lomi</i>	0.013	0.009	0.0079	-4.343	-4.631
<i>Henneguya zschokkei</i>	0.014	0.011	0.006	-4.269	-4.632
<i>Thelohanellus oculileucisci</i>	0.013	0.0074	0.0055	-4.343	-4.817
<i>Hemiophrys branchiarum</i>	0.120	0.072	0.072	-4.423	-2.461
<i>Chilodonella hexastricha</i>	0.065	0.050	0.050	-2.737	-2.908

Таблица 1 (продолжение 2)

1	2	3	4	5	6
<i>C. piscicola</i>	0.100	0.060	0.060	-2.303	-2.643
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	0.070	0.045	0.045	-2.659	-2.954
<i>Capriniana piscium</i>	0.120	0.071	0.070	-2.120	-2.475
<i>Rhabdostyla pyriformis</i>	0.033	0.025	0.025	-3.411	-3.596
<i>Epistylis lwoffii</i>	0.084	0.054	0.054	-2.477	-2.771
<i>E. phoxini</i>	0.064	0.024	0.024	-2.749	-3.403
<i>Apiosoma peculiariforme</i>	0.0441	0.0183	0.0183	-3.121	-3.708
<i>A. miniciliatum</i>	0.040	0.020	0.020	-3.219	-3.681
<i>A. poteriforme</i>	0.064	0.027	0.027	-2.749	-3.324
<i>A. pisciculum</i>	0.086	0.036	0.036	-2.453	-3.034
<i>A. phoxini</i>	0.058	0.026	0.026	-2.847	-3.382
<i>A. amurense</i>	0.083	0.040	0.040	-2.489	-2.975
<i>A. doliare</i>	0.052	0.036	0.036	-2.956	-3.202
<i>A. compactum</i>	0.065	0.042	0.042	-2.733	-3.025
<i>A. siewingi</i>	0.085	0.035	0.035	-2.465	-3.057
<i>A. lopuchinae</i>	0.039	0.017	0.017	-3.244	-3.798
<i>A. filiforme</i>	0.050	0.025	0.025	-2.996	-3.458
<i>Trichodina intermedia</i>	0.059	0.059	0.034	-2.830	-3.014
<i>T. mutabilis</i>	0.106	0.106	0.062	-2.244	-2.423
<i>T. nemachili</i>	0.084	0.084	0.049	-2.477	-2.657
<i>T. mira</i>	0.140	0.140	0.082	-1.966	-2.144
<i>T. nigra</i>	0.1028	0.1028	0.061	-2.275	-2.449
<i>T. pediculus</i>	0.1039	0.1039	0.061	-2.264	-2.442
<i>T. janovice</i>	0.080	0.080	0.047	-2.526	-2.703
<i>T. rectangli rectangli</i>	0.057	0.057	0.034	-2.865	-3.035
<i>T. acuta</i>	0.110	0.110	0.065	-2.207	-2.383
<i>T. domerguei domerguei</i>	0.090	0.090	0.053	-2.408	-2.584
<i>T. reticulata</i>	0.095	0.095	0.056	-2.354	-2.530
<i>Paratrichodina incisa</i>	0.0545	0.0545	0.032	-2.910	-3.087
<i>P. phoxini</i>	0.044	0.044	0.026	-3.124	-3.299
<i>Tripartiella copiosa</i>	0.049	0.049	0.029	-3.016	-3.191
<i>T. lata</i>	0.042	0.042	0.025	-3.170	-3.343
<i>Trichodinella epizootica</i>	0.0515	0.0515	0.030	-2.966	-3.146
<i>T. subtilis</i>	0.046	0.046	0.027	-3.079	-3.257
<i>Dactylogyrus yinwenyingae</i>	0.500	0.120	0.067	-0.693	-1.839
<i>D. borealis</i>	0.800	0.200	0.110	-0.223	-1.347
<i>D. phoxini</i>	0.500	0.100	0.056	-0.693	-1.959

Таблица 1 (продолжение 3)

1	2	3	4	5	6
<i>Pellucidhaptor merus</i>	0.400	0.090	0.051	-0.916	-2.100
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	0.600	0.172	0.097	-0.511	-1.535
<i>G. laevis</i>	0.350	0.100	0.056	-1.050	-2.078
<i>G. limneus</i>	0.400	0.115	0.065	-0.916	-1.937
<i>G. llewellyni</i>	0.350	0.100	0.056	-1.050	-2.078
<i>G. macronychus</i>	0.450	0.129	0.072	-0.799	-1.826
<i>G. magnificus</i>	0.600	0.172	0.097	-0.511	-1.535
<i>G. malmbergensis</i>	0.550	0.1576	0.089	-0.598	-1.622
<i>G. minimus</i>	0.300	0.086	0.048	-1.204	-2.231
<i>G. pannonicus</i>	0.400	0.115	0.065	-0.916	-1.937
<i>G. phoxini</i>	0.400	0.115	0.065	-0.916	-1.937
<i>Paradiplozoon zeller</i>	2.900	0.545	0.306	1.065	-0.242
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	40.000	2.500	0.680	3.689	1.406
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	35.000	4.000	1.100	3.555	1.679
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	380.00	6.000	1.630	5.940	2.740
<i>Ligula intestinalis</i>	1000.0	15.000	4.100	6.908	3.676
<i>L. colymbi</i>	110.00	7.000	1.900	4.700	2.429
<i>Schistocephalus nemacheli</i>	90.000	7.000	1.902	4.500	2.363
<i>Proteocephalus exiguus</i>	38.000	1.200	0.330	3.638	0.904
<i>P. torulosus</i>	600.00	2.300	0.630	6.397	2.256
<i>Bucephalus polymorphus</i>	2.300	0.350	0.110	0.833	-0.808
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	1.100	0.300	0.097	0.095	-1.147
<i>Phyllodistomum folium</i>	3.200	0.800	0.260	1.163	-0.136
<i>P. elongatum</i>	4.500	0.900	0.290	1.504	0.053
<i>Allocreadium isoporum</i>	4.000	0.900	0.290	1.386	0.014
<i>A. transversale</i>	2.600	0.800	0.260	0.956	-0.205
<i>A. baueri</i>	1.800	0.600	0.190	0.588	-0.528
<i>Nicolla skrjabini</i>	3.000	1.100	0.350	1.099	0.048
<i>Sphaerostomum bramae</i>	6.000	1.300	0.420	1.792	0.396
<i>S. globiporum</i>	3.250	1.030	0.330	1.179	0.033
<i>Diplostomum phoxini</i>	0.300	0.190	0.061	-1.204	-1.887
<i>D. commutatum</i>	0.440	0.240	0.077	-0.821	-1.604
<i>D. mergi</i>	0.460	0.170	0.055	-0.777	-1.816
<i>D. helveticum</i>	0.460	0.210	0.068	-0.777	-1.675
<i>D. paracaudatum</i>	0.460	0.180	0.058	-0.777	-1.780
<i>D. spathaceum</i>	0.390	0.160	0.052	-0.942	-1.910
<i>Tylodelphys clavata</i>	0.740	0.200	0.065	-0.301	-1.548

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5	6
<i>Ornithodiplostomum scardini</i>	0.510	0.240	0.077	-0.673	-1.555
<i>Apharhyngostrigea sogdiana</i>	0.730	0.490	0.158	-0.315	-0.958
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	0.770	0.570	0.184	-0.261	-0.839
<i>I. variegatus</i>	0.510	0.490	0.158	-0.673	-1.077
<i>I. pileatus</i>	1.000	0.600	0.194	0.000	-0.717
<i>I. erraticus</i>	0.430	0.400	0.129	-0.844	-1.269
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	0.570	0.410	0.132	-0.562	-1.160
<i>Clonorchis sinensis</i>	0.400	0.120	0.0387	-0.916	-2.096
<i>Opisthorchis felineus</i>	1.360	0.300	0.0968	0.307	-1.077
<i>Metagonimus yokogawai</i>	0.400	0.100	0.0323	-0.916	-2.217
<i>Nanophyetus salmincola</i>	0.650	0.340	0.1097	-0.431	-1.240
<i>Capillaria tomentosa</i>	17.700	0.090	0.090	2.874	-0.647
<i>C. salvelini</i>	13.400	0.080	0.080	2.595	-0.819
<i>Rhabdochona phoxini</i>	14.960	0.230	0.230	2.705	-0.078
<i>R. denudata</i>	14.200	0.250	0.250	2.653	-0.040
<i>Philometra ovata</i>	120.00	1.200	1.200	4.787	1.717
<i>P. abdominalis</i>	120.00	1.000	1.000	4.787	1.596
<i>Cucullanus dogieli</i>	12.900	0.560	0.560	2.557	0.466
<i>Raphidascaris acus</i>	36.000	0.690	0.690	3.584	0.947
<i>Contracaecum iovle</i>	4.100	0.250	0.250	1.411	-0.454
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	12.000	1.680	1.680	2.485	1.174
<i>Acanthocephalus lucii</i>	21.000	1.700	1.700	3.045	1.369
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	28.000	3.000	3.000	3.332	1.843
<i>Ergasilus sieboldi</i>	1.900	0.500	0.543	6.419	-0.221
<i>E. briani</i>	1.000	0.250	0.230	0.000	-0.952
<i>E. tumidus</i>	0.730	0.320	0.209	-0.315	-1.007
<i>E. tissensis</i>	1.200	0.430	0.343	0.182	-0.577
<i>Tracheliastes polycolpus</i>	6.000	1.420	1.412	1.792	0.829
<i>Argulus coregoni</i>	12.000	10.000	3.000	2.485	1.962

Результаты работы представлены в тезисах Всероссийской научной конференции "Взаимоотношения паразита и хозяина" (М., 1998. С. 21).

Более подробно результаты этого исследования изложены в:

Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России. (Фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): дис. ... докт. биол. наук. 2002б. 761 с.

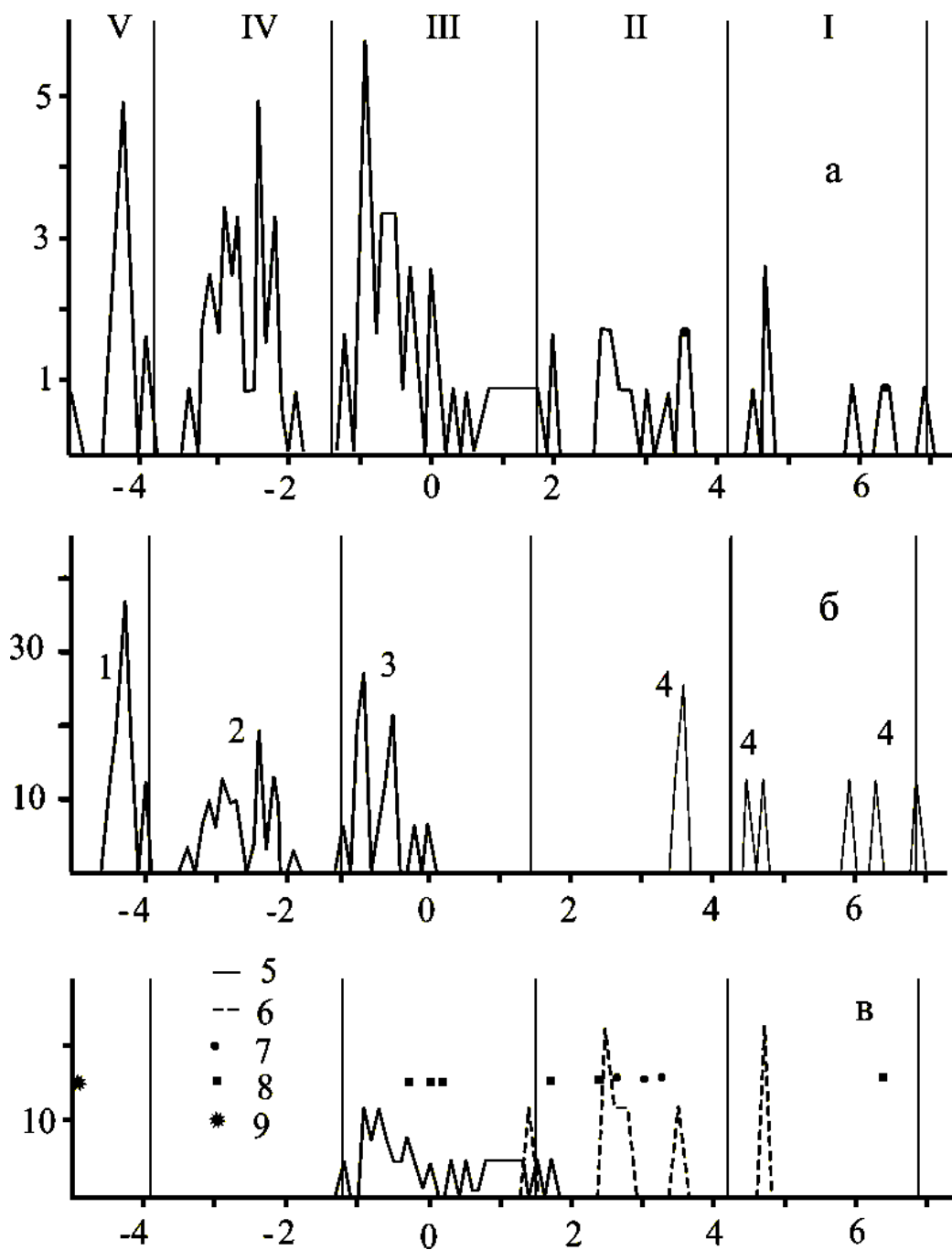


Рис. 1. Процентное распределение числа видов в зависимости от длины тела для паразитофауны гольяна.

По оси абсцисс – процент от числа видов в паразитофауне; по оси ординат – логарифм длины тела.

а – распределение всех видов в составе паразитофауны; б – в – распределение по классам, взвешенных числом составляющих их видов.

1 – *Myxosporidia*; 2 – *Peritricha*; 3 – *Monogenea*; 4 – *Cestoda*; 5 – *Trematoda*; 6 – *Nematoda*; 7 – *Coccidiomorpha*; 8 – *Acanthocephala*; 9 – *Crustacea*.

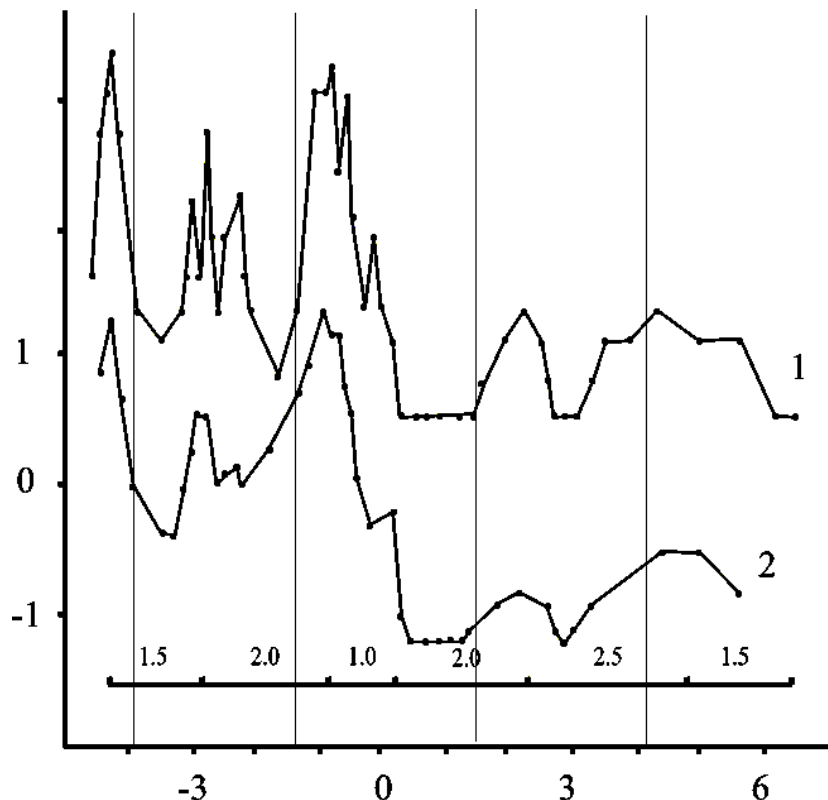


Рис. 2. Процентное распределение числа видов в зависимости от длины тела для паразитофауны гольяна после однократного (1) и двукратного (2) усреднения данных методом скользящей средней (по: Доровских, 2000ж).

Обозначения, как на рис. 1.

Разобьем паразитов по классам и построим графики, отражающие процент видов с определенной длиной тела (рис. 1).

Каждый класс паразитов занимает свой размерный отрезок. Миксоспоридии, инфузории и моногенеи образуют многовершинные кривые. Богатые видами классы одного размерного интервала характеризуются разной локализацией (*Monogenea - Trematoda*). Классы, бедные видами, но со сходными размерами тела, могут иметь одинаковую локализацию (*Nematoda - Acanthocephala - Cestoda*).

Таким образом, наблюдается достаточно выраженная упорядоченность длины тела паразитов гольяна, что особенно заметно при проведении однократного и двукратного усреднения данных (рис. 2) методом скользящей средней (Терентьев, Ростова, 1977). Все вершины кривой приурочены к определенному размерному интервалу, лежащему между расчетными критическими значениями. Только отрезок, принадлежащий цестодам несколько искажает общую картину.

Проведем ту же работу с приведенными линейными размерами тела паразитов гольяна (рис. 3). В этом случае данные имеют более компактное расположение и в участках критических значений разрывы кривой выражены менее ясно. К границе 0.958 л.е. приближаются *Proteocephalus exiguus* (0.904 л.е.) и *Raphidascaris acus* (0.947 л.е.), к границе -1.761 л.е. подходит *Diplostomum phoxini* (-1.887 л.е.), *D. commutatum* (-1.604 л.е.), *D. mergi* (-1.816 л.е.), *D. helveticum* (-1.675 л.е.), *D. paracaudatum* (-1.780 л.е.). Вблизи этой

границы находятся и размеры моногеней. Диплостоматиды и моногенеи расходятся по локализации. Инфузории составляют один размерный класс, но разбиты на 2 группы, как и миксоспоридии, у которых из общего ряда выходит *Sphaerospora elegans* (-4.348).

Итак, критические значения не оккупированы видами. Приведенные размеры дают более упорядоченную картину, говорящую о неслучайности размеров тела паразитов. Это подтверждается и при сглаживании кривых методом скользящей средней (рис. 4). Некоторое нарушение в общую картину, как и в предыдущем случае, вносят цестоды. О неслучайности размеров тела видов в паразитофауне гольяна говорит упорядоченное расположение вершин и провалов на кривых их распределений. В случае длин тела (рис. 2) вершины отстоят друг от друга на 1.5, 2.0, 1.0, 2.0, 2.5 л.е. Во 2-м интервале, где находится вершина инфузорий, имеется небольшой пик, отстоящий от основного на 0.5 л.е. На графике приведенных линейных размеров более ярко выражена упорядоченность в расположении прогибов кривой (рис. 4). Если начать отсчет, как и в предыдущем случае, от 1-й вершины, принадлежащей миксоспоридиям, то прогибы следуют с интервалом 1.0, 1.0, 0.5, 1.5, 2.0 л.е., очерчивая границы размеров тела основных групп паразитических видов. Напомним, что каждый класс паразитов занимает свой отрезок на шкале размеров. Вершины идут через 1.6, 0.6, 0.5, 0.9, 1.0, 1.0 л.е. В последнем случае хотя закономерность и проглядывает, но все же нарушена.

В качестве замечания отметим, что 1.0 л.е. равна значению числа Непера, т.е. вершины кривой (рис. 2) в одном случае и прогибы (рис. 4) в другом следуют с интервалом кратным 0.5 е. Однако в этом случае размеры тела рассматриваются не индивидуально у каждого вида, а по принадлежности к размерным интервалам (0.1 л.е.). Последнее, видимо, и вызывает некоторую размытость границ между группами паразитов. Чтобы избежать последнего, рассмотрим распределение видов по размерам тела в зависимости от их порядкового номера (рис. 5а). Длина тела паразитов, для которых гольян является обычным хозяином, близка к используемой, длина же паразитов, для которых гольян случайный или редкий хозяин, существенно отличается от указанной в “Определителе...” (1984; 1985; 1987). Благодаря этому отмеченные виды паразитических организмов не вписываются в общую размерную структуру паразитофауны гольяна. В природных условиях эти виды организмов у гольяна не достигают известных размеров, да и, как правило, не получают развития.

Для разбивки паразитических организмов на группы их расположили в порядке уменьшения размеров тела. Построили график, где по оси ординат отложили значения размеров тела паразитов, по оси абсцисс - их порядковый номер (обе шкалы логарифмические). На графике получили пять групп точек (рис. 5а), лежащих каждая на отдельном отрезке, наклон которого отличается от наклона отрезков, соединяющих предыдущие или последующие точки. Каждая группа точек отрывается от предыдущей и последующей. Границы между их группами проходят на расстоянии, равном 15.15. Действительно, если разделить максимальное значение длины тела паразита, которое отмечено для *Ligula intestinalis* (1000 мм), на 15.15, а затем полученную величину опять разделить на 15.15 и т.д. и через полученные точки провести прямые параллельные оси абсцисс, то они пройдут как раз через разрывы между группами точек. Это и сделано на графике (рис. 5а).

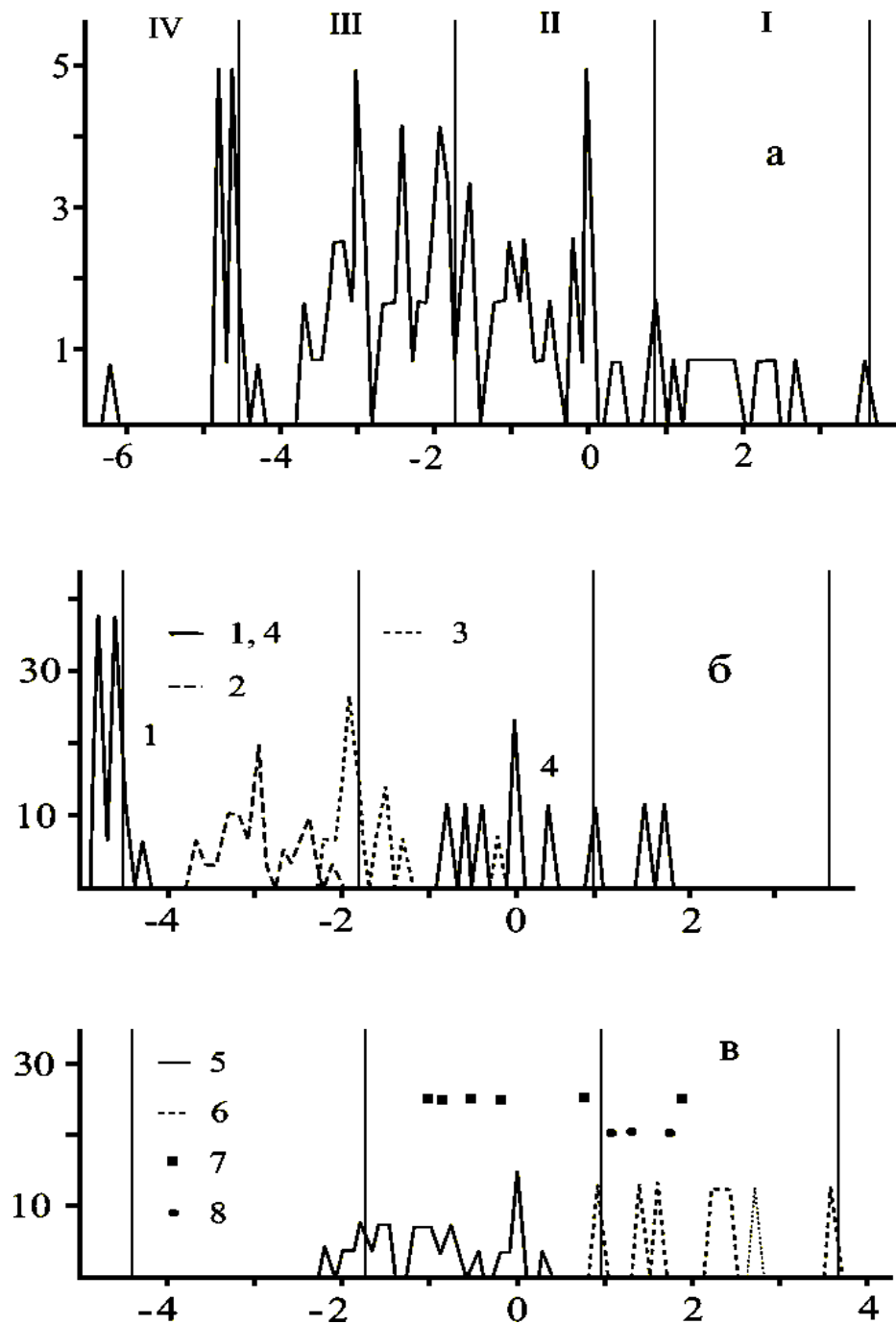


Рис. 3. Процентное распределение числа видов в зависимости от приведенных линейных размеров тела для паразитофауны гольяна.

По оси абсцисс – процент от числа видов в паразитофауне; по оси ординат – логарифм приведенных линейных размеров тела.

а – распределение всех видов в составе паразитофауны; б – в – распределение по классам, взвешенных числом составляющих их видов.

1 – *Myxosporidia*; 2 – *Peritricha*; 3 – *Monogenea*; 4 – *Nematoda*; 5 – *Trematoda*; 6 – *Cestoda*; 7 – *Crustacea*; 8 – *Acanthocephala*.



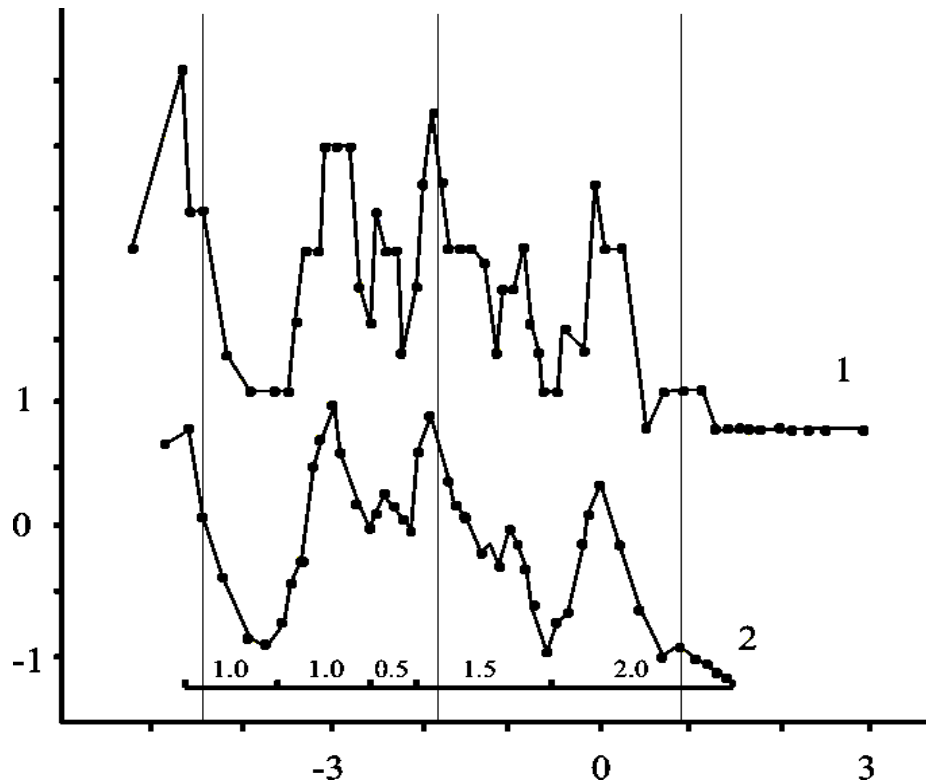


Рис. 4. Процентное распределение числа видов в зависимости от приведенных линейных размеров тела для паразитофауны гольяна после однократного (1) и двукратного (2) усреднения данных методом скользящей средней (по: Доровских, 2000ж).

Обозначения, как на рис. 1.

Наиболее правильно и компактно расположены точки в 4-й и 5-й группах. В 4-ю вошли инфузории, в 5-ю один вид инфузорий (*Hemiophrys branchiarum*), кокцидии (*Eimeria carpelli*) и все миксоспоридии. В остальных группах точки образуют изломанную линию, что производит впечатление отсутствия какой-либо связанности этих видов. В пределах каждой такой группы выделяются отдельные подгруппы точек. Особенно это характерно для 1-й и 2-й групп.

Проведем ту же работу, но с применением приведенных линейных размеров тела паразитов (рис. 5б). Компактность в расположении точек увеличилась, усилилась и упорядоченность их положения. Число групп сократилось до четырех, изменился их состав. Теперь в 4-ю группу вошли кокцидии и все миксоспоридии, в 3-ю - инфузории, дактилогирусы, гиродактилюсы, *Pellucidhaptor*, метацеркарии (кроме р. *Ichthyocotylurus*); во 2-ю - *Dactylogyrus borealis*, *Paradiplozoon*, трематоды и метацеркарии р. *Ichthyocotylurus*, нематоды, раки; в 1-ю - скребни, цестоды, нематоды р. *Philometra*, раки р. *Argulus*.

Разрывы между названными группами видов не попадают на расчетные значения границ между ними, они проходят на 0.2 л.е. выше. В образовавшиеся промежутки между 1-й и 2-й группами попали *Proteocephalus exiguus*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Raphidascaris acus*; 2-й - 3-й - *Gyrodactylus malmbergensis*, *Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*; 3-й-4-й - *Sphaerospora elegans*. Находки последнего вида у гольяна ставятся под сомнение (Оп-

ределитель.., 1984); *Proteocephalus exiguus* обычный паразит сиговых, также указан для голец и дальневосточных лососей. У голяна отмечен из р. Охоты (Пугачев, 1984) и оз. Кривого на о. Колгуеве (Доровских, 2002б), но черви у этого хозяина достигают минимальных размеров (подтверждено Л.В. Аникиевой), как и *Neoechinorhynchus rutili* и личинки *Raphidascaris acus*. Расположение точек, принадлежащих *Gyrodactylus malmbergensis*, *Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*, позволяет отнести их к 2-й группе.

Интересно, что в 1-й группе сформировались две подгруппы видов. Это подгруппа, в состав которой входят плероцеркоиды *Triaenophorus nodulosus* (N2), *Ligula colymbi* (N3), *Schistocephalus nemacheli* (N4) и последующие виды, чьи точки легли на эту прямую.

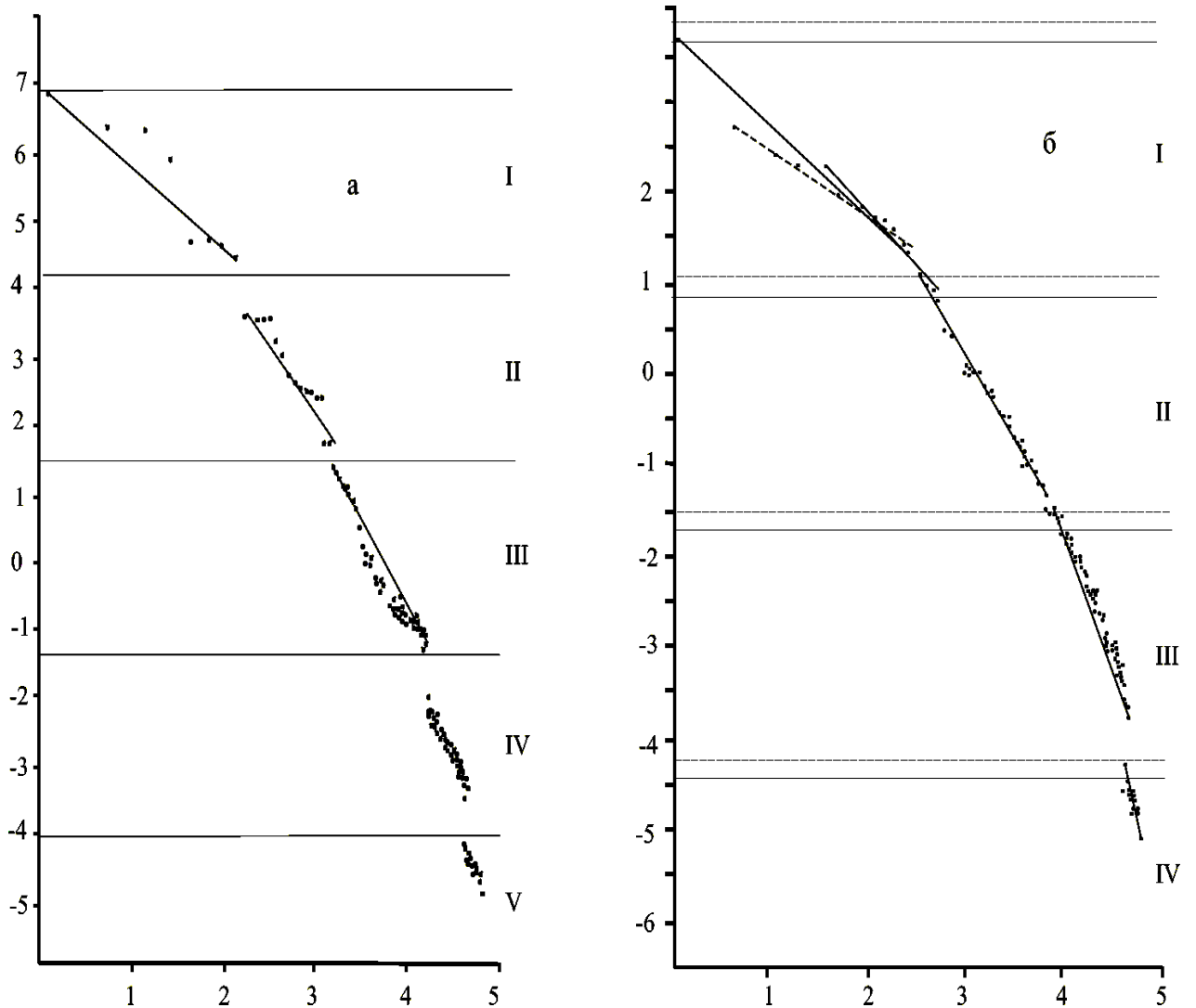


Рис. 5. Вариационные ряды длин тела (а) и приведенных линейных размеров тела (б) видов в составе паразитофауны голяна речного.

По оси абсцисс – длина тела и приведенные линейные размеры тела; по оси ординат – порядковые номера видов.

Прямые параллельные абсциссе – рассчитанные критические уровни.

Шкала логарифмическая.

Вторая подгруппа возглавляется *Proteocephalus torulosus* (N5), и на прямую здесь попадают точки *Proteocephalus exiguus*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Raphidascaris acus*, т.е. видов, оказавшихся в промежутке между 1-ой и 2-ой группами. Возможно, это группы видов, по-разному адаптированных к обитанию в хозяине и по-разному “относящиеся к его судьбе”. В эти ряды видов почему-то не вписывается *Ligula intestinalis*.

Итак, видовая структура паразитофауны действительно проявляется, только представители 1-й группы вносят в нее некоторый сбой. Это плероцеркоиды *Triaenophorus nodulosus* (N2), *Ligula colymbi* (N3), *Schistocephalus nemacheli* (N4), *Proteocephalus torulosus* (N5). В рассматриваемом случае их размеры должны быть 947 мм, 215, 110, 395 мм соответственно. Если их максимальные размеры иные, то изменится порядок расположения этих видов в структуре паразитофауны. Так, у гольяна и гольца р. Ертом найдены плероцеркоиды *Schistocephalus nemacheli* длиной 150 мм. Следовательно, нарушение правильности в расположении видов в 1-й группе, возможно, может быть вызвано неточностью сведений об их максимальных размерах. Тем более что размеры плероцеркоидов *Ligula intestinalis* превышают 1000 мм (Решетников и др., 1982), указанные в "Определителе..." (1987). Это, видимо, одна из причин, которая могла привести к искажениям в расположении соответствующих вершин на рис. 2, 3. Другая причина в том, что большинство представителей первой группы используют гольяна как промежуточного хозяина, заканчивая свое развитие в хищных рыбах и рыбоядных птицах, к обитанию в которых они в основном и приспособлялись, “стремясь” обеспечить большую вероятность попадания в них. Такая наблюдаемая в настоящее время несогласованность размеров этих видов, возможно, обеспечивает неустойчивость системы и тем самым большую уязвимость хозяина перед хищником.

## ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ВИДОВОЙ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ ПАРАЗИТОФАУНЫ ГОЛЬЯНА

Во всех рассмотренных случаях распределение видов по максимальной длине тела и приведенным линейным размерам выглядит как многовершинная кривая, критические значения размеров не оккупированы видами. При этом приведенные линейные размеры показывают более компактное расположение. Каждый класс паразитов в основном занимает свой отрезок на шкале размеров.

Богатые видами классы одного размерного интервала характеризуются разной локализацией (например, *Trematoda - Monogenea*), как и отдельные виды с близкими размерами тела. Например, *Gyrodactylus minimus* и *Diplostomum phoxini* у гольяна. Первый поселяется на жабрах, второй - в нервной системе. Представители р. *Diplostomum* и низшие моногенеи обладают одинаковыми приведенными линейными размерами и часто одинаковой длиной тела, но первые заселяют глаза хозяина, а вторые - его жабры и покровы тела. Показательно, что уравнения для расчета сырого веса тела моногеней (Доровских, 1998в) применимы и для определения веса тела метацеркарий р. *Diplostomum*.

Классы с небольшим числом видов, но со сходными размерами тела (*Nematoda - Cestoda - Acanthocephala*) могут иметь одинаковую локализацию как друг с другом, так и

с представителями классов с большим числом видов (*Trematoda*). Однако здесь, видимо, надо отметить, что паразиты разных групп находясь в(на) одном органе зачастую расходятся по разным его участкам (Догель, 1949; Кеннеди, 1978; и др.), чем, возможно, смягчают конкуренцию за ресурсы.

Ряд классов имеют многовершинное распределение размеров. Это характерно для классов *Ciliophora*, *Myxosporidia*, *Trematoda*, *Monogenea*, что согласуется с расхождением их представителей по разным частям тела своего хозяина, о чем говорилось выше. Поскольку размеры тела в определенной мере определяют отношение организмов к среде, дифференциация размеров является одним из возможных путей устранения конкуренции. Тогда виды или таксоны, представленные видами со сходными размерами тела, резко различаются по локализации, и, наоборот, виды или таксоны более высокого ранга с одинаковой локализацией резко различаются размерами своего тела. Полученные результаты согласуются с выводом Л.Л. Численко (1981) о том, что группы с большим числом видов обнаруживают большую упорядоченность, чем группы невысокого ранга и небогатые видами. При более или менее точных характеристиках размеров виды, входящие в таксоны высокого ранга, обнаруживают упорядоченные отношения размеров, приблизительно равные или кратные 0.5 л.е. (табл. 2). За регулярными отношениями размеров скрываются реально существующие связи свойств реально существующих видов и таксонов. По-видимому, основа этих отношений – экологическая, связанная с ослаблением и ликвидацией конкуренции.

Таблица 2

**Последовательность пиков в распределении  
линейных размеров тела паразитов гольяна**

Максимальная длина тела (л.е.)	Приведенные линейные размеры тела (л.е.)
1.5, 2.0, 1.0, 2.0, 2.5	1.6, 0.6, 0.5, 0.9, 1.0, 1.0

В распределении видов в зависимости от максимальной длины тела выделяется 5 групп видов, различающихся по аллометрии, в зависимости от приведенных линейных размеров тела выделяется 4 группы видов. В большей части случаев последовательность размеров тела видов, формирующих вторую группу, плавно переходит в последовательность размеров организмов третьей группы. Наиболее правильно и компактно расположены точки видов в 4-й и 5-й группах, в состав которых входят, прежде всего, инфузории, споровики, миксоспоридии. Точки необычных видов для данного вида хозяина, как правило, не ложатся на общий с другими видами отрезок прямой или оказываются у границы между группами видов, различающихся по аллометрии, «размывая» их. Как, например, *Proteocephalus exiguus* и *Sphaerospora elegans* у гольяна.

Наибольшее несогласование размеров тела отмечено у видов, входящих в 1-ю группу. У гольяна 1-я группа разделилась также на две подгруппы, одна из которых включила в себя плероцеркоидов цестод, использующих гольяна в качестве промежуточного хозяина, вторую подгруппу образовали личиночные стадии *Raphidascaris acus*, паразит

сиговых и лососевых, скребень и цестода, относящиеся к бореальному равнинному фаунистическому комплексу.

Итак, размеры видов в составе паразитофауны своих хозяев, видимо, вполне согласованы и имеются определенные “предпочитаемые” размеры тела, отличающиеся друг от друга на величину, равную или кратную 0.5 л.е. Поскольку 1.0 л.е. равна числу Непера (e), то оптимумы размеров различаются на величину, равную или кратную 0.5e. Однако мы не располагаем пока достаточным объемом материала для доказательства наличия такой связи.

Сделанный вывод удивительно согласуется с выводом Л.Л. Численко (1981) о том, что таксоны высокого ранга, обитающие в приблизительно сходных биотопах, при большом числе видов и при более или менее точных характеристиках размеров обнаруживают упорядоченные отношения размеров, приблизительно равные или кратные разнице в 0.5 л.е.

В этой части работы попытались выяснить существование системы реального взаимодействия видов, относящихся к разным классам, в составе паразитофауны определенного вида хозяина. Доказательством существования такой системы могло бы стать обнаружение некоторой определенной структуры их свойств или отношений. Структура же выявляется лишь как что-то общее в различных объектах (Овчинников, 1969: с.116). Таким общим стало регулярно повторяющееся отношение иногда чуть большее или чуть меньшее, равное или кратное 0.5 л.е., но присутствующее во всех четырех исследованных Г.Н. Доровских (2002б) паразитофаунах (гольян, карась, пескарь, щука) представленных как распределение размеров тела видов. Этот вывод мы рассматриваем как рабочую гипотезу о согласованности размеров тела видов в составе паразитофауны хозяина.

### 3. ЗАВИСИМОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПАРАЗИТОВ ОТ ВОЗРАСТА И РАЗМЕРА ХОЗЯИНА

#### 3.1. Зависимость длины антенн *Ergasilus Sieboldi* (Copepoda, Ergasilidae) от возраста хозяина \*

Г. Н. Доровских, И. В. Екимова, С. А. Рочева

Одним из вопросов, связанных с изучением взаимоотношений в системе «паразит-хозяин», является влияние возраста и размера хозяина на морфологию паразита. Прямая зависимость морфологических признаков от возраста хозяина была показана на моногенезах (Glaser, 1965; Гусев, Кулемина, 1971а, 1971б, и др.) и на *Apiosoma baueri* из перитрих (Чернышева, 1976). Специальных работ, касающихся зависимости морфологии паразитических рачков от возраста хозяина, мы не обнаружили.

Наша работа представляет собой результат специальной обработки измерений антенн 120 экз. *Ergasilus sieboldi* с жабр щуки в возрасте 2+-5+. С каждого из указанного возраста щуки для измерений брали по 30 экз. рачков, у которых измерялась общая длина антенн. Критерий достоверности различий Стьюдента вычислялся по формуле:

$$t_{st} = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 - m_2^2}}$$

Результаты обработки материалов показали, что достоверных различий в длине антенн рачка, снятого со щуки в возрасте 2+ и 3+, нет (см. таблицу). В то же время у рачка со щуки в возрасте 3+-5+ различия в длине антенн достоверны. Таким образом, можно заключить, что длина антенн рачка с возрастом хозяина увеличивается (см. таблицу). При этом увеличение длины антенн рачка с хозяев разного возраста идет неравномерно. Так, длина антенн рачка с хозяев в возрасте 4+ больше длины антенн эргазиллюса с рыб в возрасте 3+- на 5.2 % , а длина антенн рачка со щуки в возрасте 5+ больше длины антенн такового со щуки в возрасте 4+ на 6.0 %. Таким образом, изменения хозяина сказываются на морфологии паразита. Эти изменения, по-видимому, лишь внешнее проявление каких-то процессов и реакций, ведущих к выгодным для паразита и хозяина адаптациям (Гусев, Кулемина, 1971б).

Известно, что с возрастом у рыб жаберные лепестки становятся толще, поэтому удлинение антенн эргазиллюса, вероятнее всего, можно связать с увеличивающимися размерами жаберных филламентов щук разного возраста.

---

\* Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 1985. Т. 19. Вып. 6. С. 483-484.

**Результаты биометрической обработки длины антенн  
*Ergasilus sieboldi* со щуки разных возрастов**

Возраст рыбы	Колебания размеров (в мк)	M±m	Критерии Стьюдента ( $t_{st}$ )	Оценка точности (P)
2+	0.561-0.875	0.691±0.014	$t_{2+3+}$	P>0.05
3+	0.611-0.864	0.696±0.011	$t_{3+4+}$	0.02<P<0.05
4+	0.533-0.866	0.733±0.012	$t_{4+5+}$	0.001<P<0.01
5+	0.688-0.877	0.777±0.009	-	-

**3.2. Зависимость морфометрических признаков *Ergasilus Sieboldi* Nordmann, 1832 (Copepoda, Ergasilidae) от размера и возраста хозяина\***

Г.Н. Доровских, М.И. Черная

Известно (Доровских и др., 1985), что длина антенн *Ergasilus sieboldi* изменяется с возрастом хозяина, но, как ведут себя другие части тела рачка и отдельные членики антенн, остается до сих пор неизвестным. Последнее и подтолкнуло нас провести это исследование.

Сбор материала проводили в бассейне средней Вычегды (Корткеросский район Республики Коми) в 1978-1988 гг. Со щуки и язя собрано и промерено 307 экз. рачков (рис. 1). Ошибка измерений 0.002 мм. Все материалы подвергнуты статистической обработке (Лакин, 1980; Зайцев, 198Д; Череданов, 1986; Мазер, Джинкс, 1985). Возраст рыб определен по чешуе (Правдин, 1936). Определения возраста рыб проверены Г.П.Сидоровым, за что авторы искренне ему признательны.

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**

Для рачков с язей и щук отмечена одна и та же закономерность: размеры частей тела паразита коррелируют с возрастом и размерами рыб (табл. 1, 2), причем достоверное изменение размеров частей тела копепод отмечено со щук возраста не менее 3+, а с язей - возраста не менее 2+ (рис.2, 3). Это касается в обоих случаях длины антенн, а также отдельных их члеников (длина когтя и предпоследнего членика антенн у рачков со щук; длина концевой членика антенн у рачков с язей). Достоверные различия в длине яйцевых мешков найдены у паразитов со щук возраста 1+ и 2+. Статистически достоверное увеличение остальных признаков зарегистрировано у эргазилид со щук возраста 4+, а с язей возраста 3+ - 4+.

\* Результаты работы представлены в Трудах Коми научн. центра УрО РАН (Сыктывкар, 1994. № 136. С. 121-132).

Несколько иная зависимость длины частей тела копепод наблюдается от длины тела хозяина (рис. 4, 5). Статистически достоверные изменения размеров частей тела и отдельных члеников антенн эргазилид отмечены со щук с длиной тела не менее 28.0 см, а язей – 24.5 см. Исключение в обоих случаях составила длина антенн, которая достоверно изменялась у раков со щуки и язя с длиной тела 16.0 см, причем если у паразитов со щук

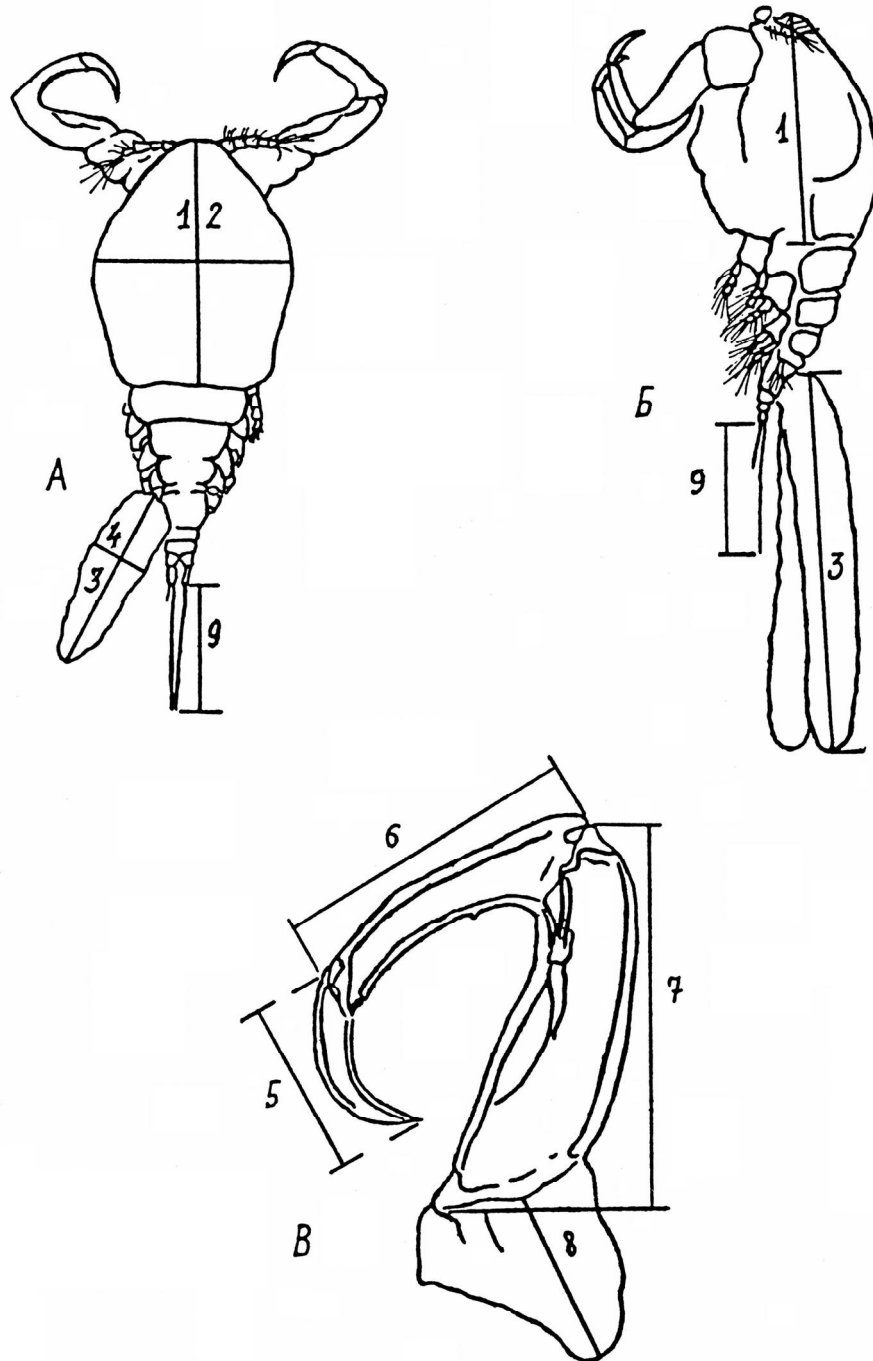


Рис. 1. Схема промеров эргазилид: А- вид со спинной стороны; Б - вид сбоку; В - антенна. 1 - длина головогруды; 2 - ширина головогруды; 3 - длина яйцевых мешков; 4 - ширина яйцевых мешков; 5 - длина когтя; 6 - длина конечного членика антенн; 7 - длина предпоследнего членика антенн; 8 - длина базиподита; 9 - длина щетинок фурки.



Таблица 1

**Значение коэффициента ранговой корреляции Спирмена  
между возрастом щуки (щ) и язя (я) и длиной частей тела рачков**

Признак	$r_s$		P	
	щ	я	щ	я
Длина головогруди	+0.95	+0.89	<0.01	<0.01
Длина антенн	+0.90	1.00	<0.05	<0.001
Длина когтя	+0.95	+0.92	<0.01	<0.01
Длина конечного членика антенн	+0.25	+0.91	<0.05	<0.001
Длина предпоследнего членика антенн	+1.00	+0.88	<0.001	<0.01
Длина базиподита	+0.80	+0.93	<0.05	<0.001
Длина яйцевых мешков	+0.90	+0.81	<0.05	<0.001

Таблица 2

**Значение коэффициента ранговой корреляции Спирмена  
между длиной тела щуки (щ) и язя (я) и длиной частей тела рачков**

Признак	$r_s$		P	
	щ	я	щ	я
Длина головогруди	+0.85	+0.89	<0.05	<0.01
Длина антенн	+0.80	1.00	<0.05	<0.001
Длина когтя	+0.85	+0.89	<0.05	<0.01
Длина конечного членика антенн	+0.40	+0.97	<0.05	<0.001
Длина предпоследнего членика антенн	+0.90	+0.88	<0.05	<0.01
Длина базиподита	+0.65	+0.97	<0.05	<0.001
Длина яйцевых мешков	+0.70	+0.86	<0.05	<0.01

Таблица 3

**Результаты дисперсионного анализа по выяснению влияния  
вида и возраста хозяина на морфометрию эргазилд**

Признак	Влияние возраста хозяина			Влияние вида хозяина		
	$d_f$	$F_1$	$P_1$	$d_f$	$F_1$	$P_1$
Длина антенн	3	5.667	>0.05	1	3.333	>0.05
Длина головогруди	4	1.500	>0.05	1	10.000	>0.05
Длина яйцевых мешков	3	4.000	>0.05	1	3.571	>0.05
Длина щетинок фурки	3	7.250	>0.05	1	4.241	>0.05
Ширина головогруди	3	4.615	>0.05	1	8.434	>0.05
Ширина яйцевых мешков	3	2.941	>0.05	1	2.941	>0.05

**Сравнительный анализ длины головогруды и антенн рачков  
с хозяев соответствующих возрастов, а также сравнение ширины  
жаберных лепестков у щуки и язя одного возраста**

Признаки – $\sigma^2$ , М		Возраст рыб					
		1+	2+	3+	4+	5+	6+
Длина головогруды	$\sigma^2$	$\frac{1.38}{> 0.05}$	$\frac{1.44}{> 0.05}$	$\frac{1.07}{> 0.05}$	$\frac{1.28}{> 0.05}$	$\frac{1.19}{> 0.05}$	-
	М	$\frac{0.27}{> 0.05}$	$\frac{0.52}{> 0.05}$	$\frac{0.31}{> 0.05}$	$\frac{0.32}{> 0.05}$	$\frac{0.48}{> 0.05}$	-
Длина антенн	$\sigma^2$	$\frac{1.63}{> 0.05}$	$\frac{1.21}{> 0.05}$	$\frac{1.56}{> 0.05}$	$\frac{1.50}{> 0.05}$	$\frac{2.03}{> 0.05}$	-
	М	$\frac{0.45}{> 0.05}$	$\frac{0.11}{> 0.05}$	$\frac{0.27}{> 0.05}$	$\frac{0.25}{> 0.05}$	$\frac{0.13}{> 0.05}$	-
Ширина жаберных лепестков	$\sigma^2$	-	$\frac{9.00}{< 0.001}$	-	-	$\frac{1.36}{> 0.05}$	$\frac{1.28}{> 0.05}$
	М	-	$\frac{5.55}{< .001}$	-	-	$\frac{1.02}{> 0.05}$	$\frac{0.04}{> 0.05}$

*Примечание.* Дисперсии сравнивали по методу Фишера (F), средние арифметические с помощью критерия Стьюдента (t). В числителе значение соответствующего критерия, в знаменателе – “Р”.

статистически достоверных изменений в длине отдельных члеников не зарегистрировано, возможно, благодаря равномерному удлинению всех члеников, то у копепод с язей, видимо, увеличение длины антенн достигается в основном за счет удлинения концевого и предпоследнего члеников.

Ранее (Доровских и др., 1985) было высказано предположение о зависимости длины антенн эргазилд от толщины жаберного лепестка хозяина. Для проверки этого предположения измерили толщину этих структур у щук и язей разного возраста. Проведенный анализ подтвердил наличие корреляции между толщиной жаберного лепестка и длиной антенн рачков (для рачков со щуки  $r_s=+0.5$ ,  $P<0.05$ ; для рачков с язя  $r_s=+1.0$ ,  $P<0.05$ ).

При обработке материалов по щуке выяснилось, что щуки возраста 3+ в наших сборах крупнее щук возраста 4+, но тем не менее у эргазилд с хозяев возраста 4+ оказались более длинными антенны, а также длина их когтя и предпоследнего членика (рис. 2, 4).

Этот факт, а также результаты дисперсионного анализа (табл. 3) показывают, что ни вид хозяина, ни его возраст не оказывают статистически достоверного влияния на размеры рачков. О том, что вид хозяина не оказывает существенного влияния на фенотип рачков и закономерности их роста, говорят и результаты расчетов показателей фенотипического различия ( $d_{щуки}=3.40$ ;  $d_{язя}=3.17$ ) и множественных коэффициентов корреляции для эргазилд с обоими видами хозяев ( $R_{щуки}=0.72$ ;  $R_{язя}=0.77$ ). Сказанное позволяет предположить, что изменение размеров частей тела рачков со щуки и язя вызвано одними и теми

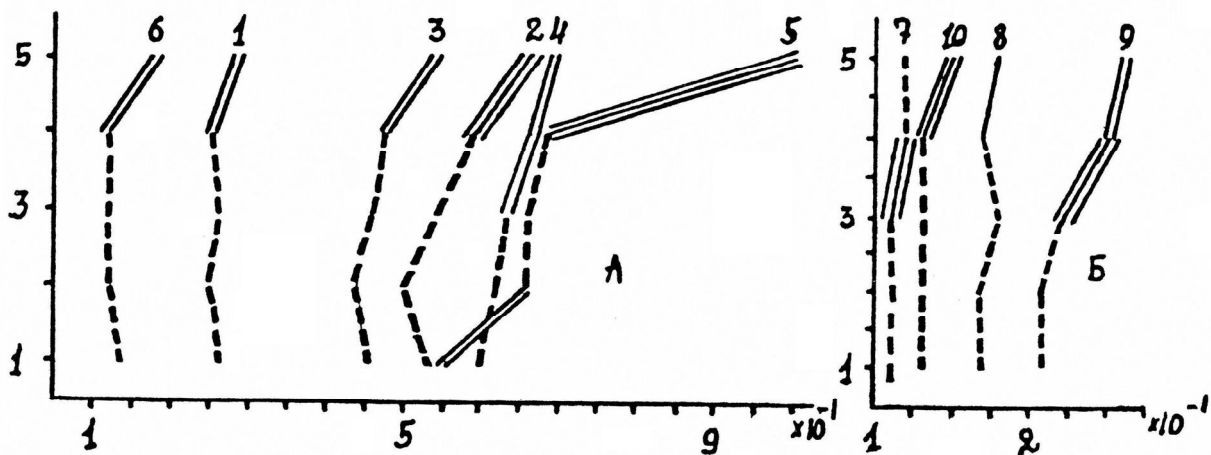


Рис. 2. Зависимость длины и ширины частей тела (А) и отдельных члеников антенн (Б) рачков от возраста щуки. По оси ординат - возраст рыб (лет), по оси абсцисс - размеры тела и их частей у рачков (мм).

1 - длина щетинок фурки; 2 - длина головогруды; 3 - ширина головогруды; 4 - длина антенн; 5 - длина яйцевых мешков; 6 - ширина яйцевых мешков; 7 - длина когтя; 8 - длина конечного членика антенн; 9 - длина предпоследнего членика антенн; 10 - длина базиподита.

Пунктирная линия - различия недостоверны ( $P > 0.05$ ); одна линия - различия достоверны на первом уровне значимости ( $P < 0.05$ ) две линии - различия достоверны на втором уровне значимости ( $P < 0.01$ ); три линии - различия достоверны на третьем уровне значимости ( $P < 0.001$ ).

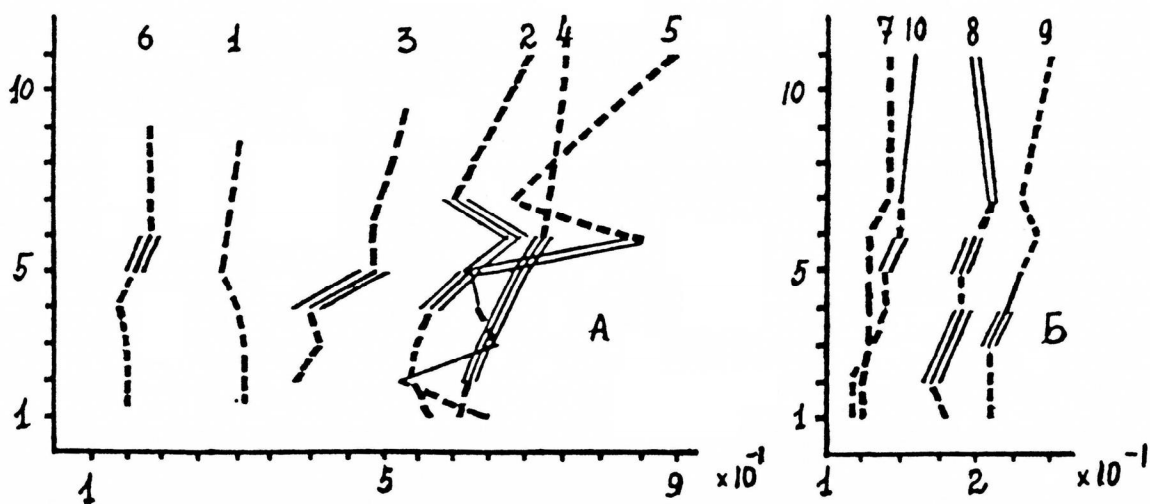


Рис. 3. Зависимость длины и ширины тела и отдельных члеников антенн рачков от возраста язя. Усл. обозн. те же, что и на рис. 2.

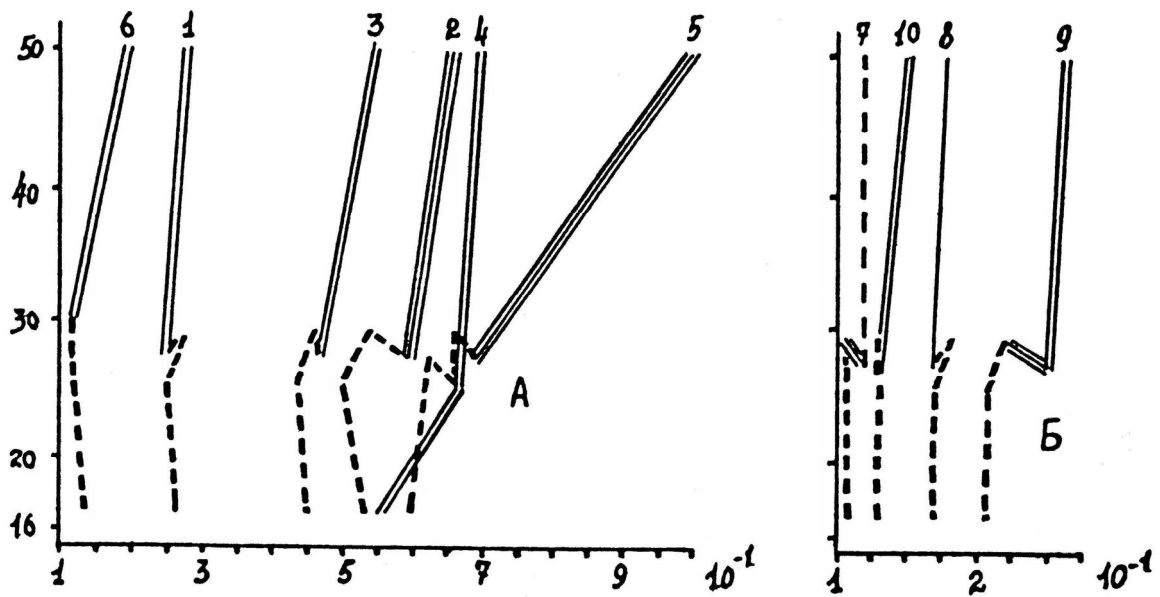


Рис. 4. Зависимость длины и ширины тела и отдельных члеников антенн рачков от длины тела щуки. По оси ординат - полная длина тела рыбы (см), по оси абсцисс - размеры тела и их частей у рачков (мм). Остальные усл. обозн. те же, что и на рис. 2.

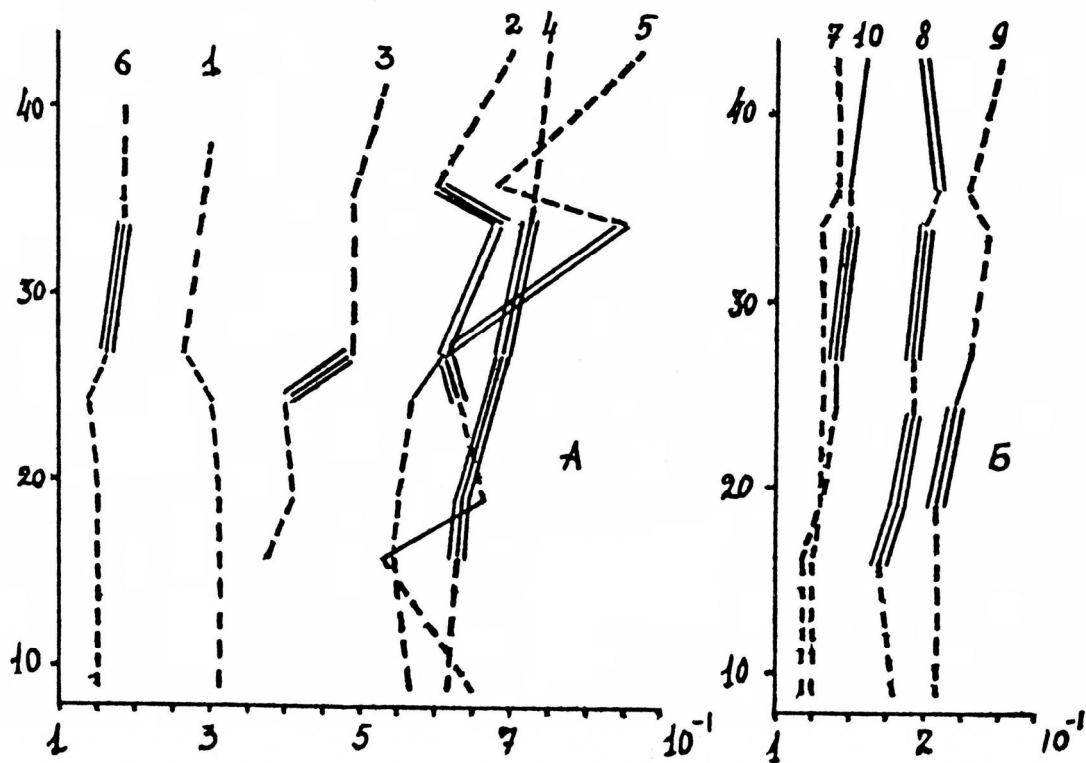


Рис. 5. Зависимость длины и ширины тела и отдельных члеников антенн рачков от длины тела язя. Усл. обозн. те же, что и на рис. 2 и 4.

же причинами. Проанализируем это предложение. Для этого сравним дисперсии и средние значения длины головогруды и антенн у копепод с обоих видов хозяев одного возраста (рис. 6; табл. 4). Оказалось, что различия рачков по этим признакам статистически недостоверны, т.е. паразиты с язя и щуки одного возраста (от 1+ до 5+) имеют одинаковый размах изменчивости указанных частей тела. Исключение составили только рачки с хозяев возраста 5+, у которых дисперсии длины антенн значимо различны, но в то же время средние значения этого признака статистически одинаковы.

Выше было показано, что длина частей тела паразитов коррелирует с шириной жаберных лепестков, поэтому сравним ширину этих структур у щуки и язя одного возраста (табл. 4). Ширина лепестков различна по обоим показателям только у рыб возраста 2+. Поскольку при измерении ширины лепестков вариабельность признака могла быть усилена искусственно за счет разной придавленности препарата, то были рассчитаны уравнения регрессии их роста, а затем сравнили эти уравнения, чтобы оценить степень близости линий регрессии, которые они представляют. Оказалось, что рост жаберных лепестков щуки (уравнение 1) и язя (уравнение 2) описывается одинаковыми уравнениями регрессии. Последние не отличаются друг от друга ни по одному критерию для свободного члена уравнения  $t=0.0001$ ,  $P>0.05$ ; для  $m_{xy}$   $F=0.104$ ,  $P>0.05$ :

$$y=0.02+0.19x; m_{yx}=0.07; \quad (1)$$

$$y=0.06+0.19x; m_{yx}=0.21; \quad (2)$$

где  $y$  - теоретически ожидаемая ширина жаберного лепестка;  $x$  - возраст рыбы;  
 $m_{yx}$  - ошибка уравнения.

Из вышесказанного можно сделать вывод, что закономерности и темп роста жаберных лепестков у щуки и язя одни и те же. Последнее и может обуславливать их одинаковую толщину у рыб разных видов, но одного возраста. Все это и предполагает одинаковую длину антенн рачков, которыми они обхватывают жаберный лепесток хозяина во время нахождения на рыбе.

Сказанное дает нам основание рассматривать эргазилид с язей и щук как представителей двух линий, различающихся по произвольному числу генов и выращенных в двух разных средах (хозяев разных возрастов) (Мазер, Джинкс, 1985). Результаты расчетов приведены в табл. 5-7. Значимые средовые эффекты ( $e_1$ ) для антенн проявляются у рачков с рыб возраста 2+. Это и понятно, так как именно у рыб этого возраста отмечены статистически достоверные различия в толщине жаберных лепестков (табл. 4). Для головогруды и антенн также обнаружен значимый средовой эффект, но уже для копепод с хозяев возраста 4+ по сравнению с эргазилидами с рыб возраста 3+, далее средовые различия проявляются для головогруды и длины яйцевых мешков у рачков с рыб возраста 4+ по сравнению с паразитами с хозяев возраста 5+. Для последнего случая исключение составили антенны. При этом отношение длины головогруды к длине антенн у рачков со всех возрастов хозяев остается примерно постоянным и равно 0.8-0.9, что говорит о хорошей сбалансированности роста этих частей тела паразита. Известно (Никольский, 1971), что щука первый раз идет на нерест в возрасте 3+-4+, а язь - в возрасте 3+-5+. Сопоставляя эти данные с наши-

ми, можно утверждать: влияние среды (хозяев разного возраста) на размеры частей тела эргазилид начинает проявляться с достижением рыбами такого возраста, когда они достигают половозрелости, т.е. на размеры рачка оказывают, видимо, влияние половые гормоны хозяина и толщина их жаберных лепестков.

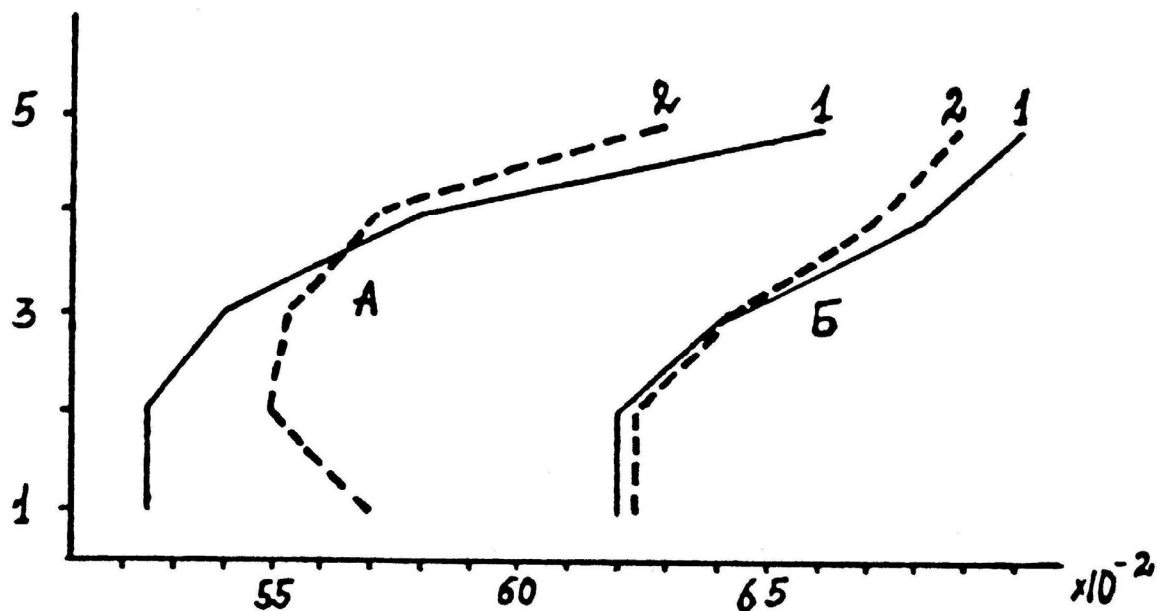


Рис. 6. Зависимость длины головогруди (А) и антенн (Б) рачков от возраста хозяина.

По оси ординат - возраст рыб, по оси абсцисс - длина головогруди и антенн рачков от щуки (1) и язя (2).

Таблица 5

**Отличие средних значений длины головогруди рачков с рыб разных возрастов (попарное сравнение) от общего для этих сред среднего ( $m$ )**

Сравниваемые возрасты хозяев	$m \pm s$	$e_1$
1+-2+	$0.53 \pm 0.002$	0.003 $t=1.087$ $P>0.05$
2+-3+	$0.536 \pm 0.007$	0.007 $t=1.000$ $P>0.05$
3+-4+	$0.570 \pm 0.002$	-0.028 $t=16.470$ $P<0.001$
4+-5+	$0.607 \pm 0.001$	-0.009 $t=6.429$ $P<0.001$

Таблица 6

**Отличие средних значений длины антенн рачков с рыб разных возрастов  
(парное сравнение) от общего для этих сред среднего (m)**

Сравниваемые возрасты хозяев	$m \pm s$	$e_1$
1+-2+	$0.613 \pm 0.007$	-0.021 $t=3.100$ $P<0.01$
2+-3+	$0.635 \pm 0.004$	-0.001 $t=0.286$ $P>0.05$
3+-4+	$0.660 \pm 0.004$	-0.024 $t=6.154$ $P<0.001$
4+-5+	$0.684 \pm 0.004$	0.001 $t=0.128$ $P>0.05$

Таблица 7

**Отличие средних значений длины яйцевых мешков рачков с рыб разных возрастов  
(парное сравнение) от общего для этих сред среднего (m)**

Сравниваемые возрасты хозяев	$m \pm s$	$e_1$
1+-3+	$0.628 \pm 0.033$	0.032 $t=0.962$ $P>0.05$
3+-4+	$0.658 \pm 0.033$	-0.002 $t=0.061$ $P>0.05$
4+-5+	$0.763 \pm 0.032$	-0.107 $t=3.336$ $P<0.001$

## 4. ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОТ ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА

### 4.1. Возраст хозяина и структура компонентных сообществ паразитов гольяна обыкновенного *Phoxinus Phoxinus* (L.)<sup>\*</sup>

© Г.Н.Доровских, В.Г.Степанов

#### ВВЕДЕНИЕ

Итог работам 1920-х – 1990-х гг. по изучению паразитарных сообществ подвел О.Н. Пугачев (1999, 2000, 2002), он же заложил методические основы их дальнейшего изучения. К настоящему времени выяснили (Доровских, 2002а, 2002б, 2002в, 2003, 2005; Доровских, Голикова, 2004а, 2004б; Голикова и др., 2003), что для компонентных сообществ паразитов половозрелых рыб из экологически благополучных водоемов в период, когда сообщество содержит максимальное число видов, характерно наличие трех групп видов, каждая из которых занимает интервал, равный 15-кратной разнице между максимально и минимально возможными величинами биомасс видов, составляющих эту группу сообщества; критической величиной суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс видов в таком сообществе, следует считать 0.250; большая величина ошибки свидетельствует о значительной разбалансировке отношений биомасс видов в сообществе. Всегда ли компонентные сообщества паразитов рыб при названных условиях соответствуют приведенному описанию, и отличается ли от этого описания структура сообщества паразитов молоди хозяина? Известно (Пугачев, 1999), что компонентные сообщества паразитов молоди рыб характеризуются как несбалансированные. В то же время показано наличие состояний формирования, сформированности и разрушения у сообществ паразитов от неполовозрелых (Доровских, 2002а) и половозрелых (Доровских, 2002а; Доровских, Голикова, 2004а, 2004б) особей гольяна, которые они проходят в течение года. Следовательно, сообщества паразитов молоди рыб могут быть как сбалансированными, так и несбалансированными.

Цель работы – на примере компонентных сообществ паразитов гольяна выяснить, насколько стабильны названные характеристики компонентных сообществ паразитов, и выявить особенности структуры сообществ паразитов молоди рыб.

Под сообществом будем понимать «...совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющую собой экологическое единство...» (Биологический ..., 1986, с. 595).

В этой работе, помимо использования общепринятого описания компонентных сообществ (Пугачев, 1999, 2000), учли одноклеточных паразитов не только по числу особей, но и по данным об их условной биомассе, использовали графический способ отражения

---

<sup>\*</sup> Результаты работы представлены в журнале: Биология внутренних вод. 2007. №. 1. С. 95-103.



структуры сообщества и количественную оценку ее состояния (Доровских, 2001, 2002а, 2002б).

Условная биомасса - приведенный линейный размер вида, умноженный на число найденных его особей. Приведенный линейный размер - среднее геометрическое из максимальных значений длины, ширины и высоты тела паразита данного вида.

Понятия, используемые в работе (Пугачев, 1999): «компонентное сообщество» - группа видов паразитов, населяющая популяцию хозяина; «автогенные виды» – виды, заканчивающие жизненный цикл в пределах гидробиоценоза; «аллогенные виды» – используют рыб и беспозвоночных как промежуточных хозяев, завершая развитие в птицах и млекопитающих, либо в позвоночных в основном связанных с сушей; «виды-специалисты» – виды, встречающиеся только у рыб одного вида, рода или даже семейства; «виды-генералисты» – обычно приурочены к нескольким родам или семействам рыб.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала произведен в 2000, 2001 и 2003 гг. из русла верхнего течения р. Печоры (территория Печоро-Илычского биосферного государственного природного заповедника, Троицко-Печорский р-н, Республика Коми) в районе пос. Якша (исследовано 65 экз. рыб) и устья р. Гаревки (45 экз.). Координаты пос. Якша - 56° 50' 46" в.д., 61° 49' 05" с.ш., стационара в устье р. Гаревки - 58° 28' 05" в.д., 62° 03' 41" с.ш. В районе р. Гаревки гольян отловлен 15 августа 2003 г. в течение часа из одного участка длиной около 3 м. Всего исследовали 110 экз. гольяна возрастом от 0+ до 3+. Рыбу сразу фиксировали в 10%-ном растворе формалина. Гольяна разного возраста помещали в разные емкости. Рыбу вскрывали по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) с учетом поправок для работы с фиксированной рыбой (Пугачев, 1999). На наличие паразитов просматривали и осадок, образовавшийся в материальных банках, в которых держали рыбу до вскрытия.

Для описания сообществ использованы:

- 1) индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона

$$H_p = - \sum p_{i1} \ln p_{i1}, \quad H_b = - \sum p_{i2} \ln p_{i2},$$

- 2) индекс выравненности видов в сообществе по обилию

$$E_p = H_p / \ln S, \quad E_b = H_b / \ln S,$$

- 3) индекс доминирования Бергера-Паркера

$$d_p = N_{\max} / N_T, \quad d_b = V_{\max} / V_T,$$

где  $S$  – количество видов,  $N_T$  – общее количество особей паразитов всех видов в сообществе,  $N_{\max}$  – число особей доминантного вида, для миксоспоридий – цист,  $V_T$  – общая биомасса или условная биомасса всех особей паразитов всех видов в сообществе,  $V_{\max}$  – биомасса или условная биомасса всех особей доминантного вида,  $p_i$  – число особей  $i$ -го вида,  $b_i$  – биомасса или условная биомасса  $i$ -го вида,  $p_{i1}$  – относительное обилие  $i$ -го вида равное  $p_i/N$  и  $p_{i2}$  – относительное обилие  $i$ -го вида равное  $b_i/V$ .

При построении графиков применены натуральные логарифмы. Нумерация видов в сообществах произведена от вида с максимальным значением биомассы к виду с ее минимальным значением.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У гольяна из русла р. Печоры в районе пос. Якша отметили 20 видов паразитов (табл. 1). У рыбы возраста 0+ нашли 4 их вида, у особей хозяина возраста 2+-3+ - 12-19 видов.

У рыбы из русла р. Печоры в районе устья р. Гаревки нашли 16 видов паразитов (табл. 2). У гольяна возраста 0+ отметили 3 их вида, у рыб возраста 1+ - 7 видов, у хозяев возраста 3+ - 15 видов паразитов.

У гольяна из района пос. Якша, где река приобретает равнинный характер, в паразитофауне присутствуют *Trichodina sp.*, *Gyrodactylus macronychus*, *G. magnificus*, *Schistocephalus nemachili*, *Allocreadium isoporum*, *Rhipidocotyle campanula*, *Unionidae gen. sp.* Наличие этих видов, видимо, связано со снижением скорости течения воды в реке, появлением песчаных и заиленных участков дна в ее русле, водной растительности, возрастанием числа и разнообразия пойменных водоемов. Это способствует увеличению видового разнообразия и численности водных беспозвоночных – промежуточных хозяев паразитов, закреплению *Unionidae*, ведущих роющий образ жизни. Особенно велика в этом районе зараженность гольяна метацеркариями *Rhipidocotyle campanula*, промежуточные хозяева которых, двустворчатые моллюски, предпочитают заиленные пески (Лешко, 1983). Здесь же держатся водоплавающие и околоводные птицы – окончательные хозяева для видов *Schistocephalus*, *Diplostomum* и др.

У гольяна из района устья р. Гаревки, где р. Печора носит предгорный характер, нашли *Mухobolus bramae* и *Philometra abdominalis*. Эти виды, наверняка, будут найдены и у гольяна из равнинных участков реки.

В сообществе паразитов гольяна из района пос. Якша во всех случаях отмечено по три группы паразитов (рис. 1; табл. 3). Суммы ошибок уравнений регрессии (табл. 4), описывающих разброс значений условных биомасс видов в составе сообщества, не превышают критического значения 0.250 (Доровских, 2001, 2002а, 2002б). В сообществе паразитов гольяна старшего возраста по численности и биомассе доминирует *Rhipidocotyle campanula*, в сообществе паразитов гольяна 0+ по численности преобладает *Diplostomum phoxini*. В сообществе лидируют автогенные виды и виды - генералисты (табл. 4). Индексы, подсчитанные по данным о численности и биомассе паразитов, близки по своим значениям. В начале июня значения индексов доминирования Бергера-Паркера низкие, индексов Шеннона и выравненности видов – высокие. В конце июня, наоборот, индексы доминирования Бергера-Паркера высокие, индексы Шеннона и выравненности видов – низкие. В середине августа сообщества паразитов у рыб 0+ имеют средние значения индекса Бергера-Паркера, высокие - индекса выравненности видов, низкие – индекса Шеннона.

В сообществе паразитов гольяна 1+ из района устья р. Гаревки виды по значениям своих условных биомасс поделились на три группы, в сообществе паразитов гольяна 3+ - на четыре, в сообществе паразитов хозяев 0+ - на две группы (рис. 2; табл. 5). Суммы ошибок уравнений регрессии ниже критического значения (табл. 6). В сообществе по численности и биомассе лидирует *Diplostomum phoxini*, преобладают аллогенные виды и виды-специалисты (табл. 6). Индексы, подсчитанные по данным о численности и биомассе паразитов, близки по своим значениям. Индексы доминирования Бергера-Паркера высокие, индексы Шеннона и выравненности видов – низкие.

Итак, характеристики сообществ паразитов рыб разных возрастов в условиях устья р. Гаревки близки, различны только показатели числа видов, особей и биомассы паразитов у хозяев разного возраста, что подтверждает известное правило В.А. Догеля (1958) о качественном и количественном нарастании зараженности паразитами хозяина с возрастом.

Таблица 1

**Паразитофауна голяна из русла р. Печоры у пос. Якша**

Вид паразита	Возраст рыбы и даты ее отлова			
	0+	2+ - 3+		
	16.08.2001	30.06.2000	6.06.2003	8.06.2003
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	1(1)	-	-	3(1-8)
<i>Myxobolus musculi</i> Keysselitz, 1908	-	-	3(3-9)	2(11-18)
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	-	-	3(6-8)	4(2-22)
<i>Trichodina</i> sp	-	-	+	+
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	-	1(1)	1(1)	3(1-1)
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	-	(8)	(2.27)	(10.5)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	-	(2)	(0.67)	(1.9)
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	-	(5)	(0.13)	(0.4)
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	-	-	-	(0.07)
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	-	-	-	(0.13)
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	-	(2)	(0.93)	(1.07)
<i>Schistocephalus nemachili</i> Dubinina, 1959 (larvae).	-	1(1)	1(1)	-
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	-	3(1-5)	2(1-3)	7(1-3)
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	1(1)	6(1-4)	7(1-2)	5(1-3)
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	15(2-48)	20(9-96)	15(4-43)	15(4-126)
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845)	15(7-38)	20(21-499)	15(13-66)	15(3-141)
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	-	-	-	1(1)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	-	4(1-4)	10(1-4)	4(1-5)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	-	1(1)	4(1-2)	6(1-5)
<i>Unionidae</i> gen. sp	-	-	2(1-1)	4(1-5)

*Примечание.* Здесь и далее за скобками число зараженных данным видом паразита рыб; в скобках – интенсивность инвазии или индекс обилия.

## Паразитофауна гольяна из русла р. Печоры в районе устья р. Гаревки

Вид паразита	Возраст рыбы		
	0+	1+	3+
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	-	1(1)	2(1-3)
<i>Myxobolus bramae</i> Reuss, 1906	-	-	3(1-3)
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	-	4(1-2)	4(1-2)
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	-	2(1-2)	4(1-5)
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	-	-	4(1-13)
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	-	-	(21)
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	-	-	(1)
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	-	-	(3)
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	-	-	(4)
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	-	1 (2)	3(1-2)
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	15(3-47)	15(22-236)	15(88-1061)
<i>Apatemon sp. larvae</i>	5(2-5)	-	-
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	-	-	1(1)
<i>Philometra abdominalis</i> Nybelin, 1928	-	-	1(1)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	2(1-2)	6(1-5)	5(1-2)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	-	1(1)	5(1-2)

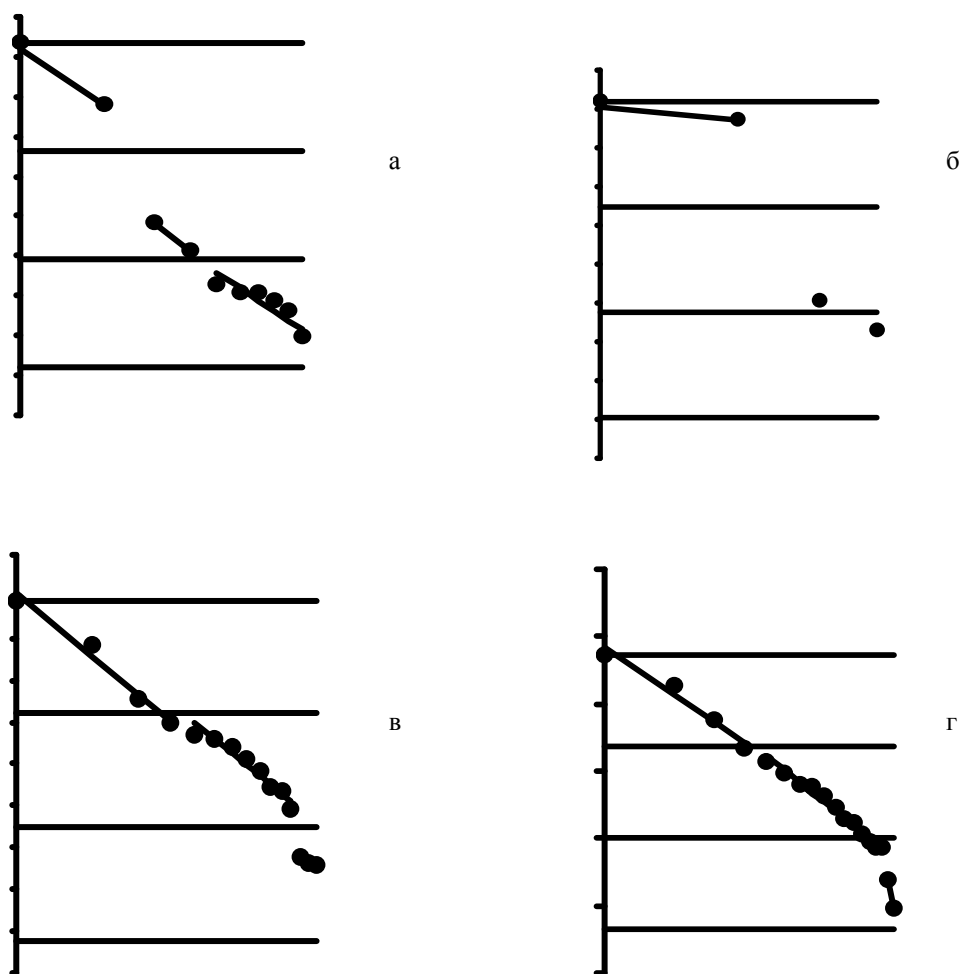


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов голяна обыкновенного разного возраста из русла р. Печоры у п. Якша (Центральная усадьба Печоро-Илычского биосферного заповедника).

а – рыба отловлена 30.06.2000 г., возраст рыбы 2+ - 3+; б – рыба отловлена 16.08.2001 г., возраст рыбы 0+; в – рыба взята 6.06.2003 г., возраст рыбы 2+ - 3+; г – голяна отловили 8.06.2003 г., возраст голяна 2+ - 3+.

По оси абсцисс – натуральные логарифмы порядковых номеров последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда; по оси ординат – натуральные логарифмы значений условных биомасс видов паразитов образующих компонентное сообщество. Прямые, параллельные оси абсцисс, – теоретически рассчитанные критические уровни.

Таблица 3

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов голяна из р. Печора в районе пос. Якша

Вид паразита	Средние размеры			l	Возраст рыбы и даты ее отлова							
					0+		2+ - 3+					
	L	B	H		16.08.2001 г.		30.06.2000 г.		6.06.2003 г.		8.06.2003 г.	
					N	ln (IN)	N	ln (IN)	N	ln (IN)	N	ln (IN)
<i>Myxidium rhodei</i>	0.6	0.3	0.3	0.38	1	-0.973	-	-	0	-	13	1.59
<i>M. musculi</i>	0.84	0.13	0.13	0.24	0	-	0	-	17	1.41	29	1.95
<i>M. lomi</i>	0.6	0.16	0.16	0.25	0	-	0	-	20	1.60	40	2.30
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.80	0.20	0.11	0.26	0	-	1	-1.35	1	-1.35	3	-0.25
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	0.60	0.17	0.10	0.22	0	-	8	0.55	34	2.00	158	3.53
<i>G. macronychus</i>	0.45	0.13	0.07	0.16	0	-	2	-1.14	10	0.47	29	1.53
<i>G. laevis</i>	0.35	0.1	0.06	0.13	0	-	0	-	0	-	1	-2.06
<i>G. limneus</i>	0.40	0.12	0.07	0.15	0	-	5	-0.29	2	-1.21	6	-0.11
<i>G. pannonicus</i>	0.40	0.12	0.07	0.15	0	-	0	-	0	-	2	-1.21
<i>G. magnificus</i>	0.60	0.17	0.10	0.22	0	-	2	-0.84	14	1.11	16	1.24
<i>Schistocephalus nemachili l.</i>	150	7	1.9	12.6	0	-	1	2.53	1	2.53	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.60	0.25	0.08	0.23	0	-	9	0.72	4	-0.09	11	0.92
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.42	0.24	0.06	0.18	1	-1.703	10	0.60	8	0.38	10	0.60
<i>Diplostomum phoxini l.</i>	0.30	0.20	0.06	0.15	262	3.693	812	4.82	311	3.86	627	4.57
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	0.64	0.33	0.10	0.28	239	4.191	3838	6.97	497	4.92	825	5.43
<i>Rhabdochona phoxini</i>	11.5	0.20	0.20	0.77	0	-	0	-	0	-	1	-0.26
<i>Raphidascaaris acus l.</i>	1.28	0.03	0.03	0.11	0	-	8	-0.18	22	0.84	11	0.14
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2.50	0.70	0.70	1.07	0	-	1	0.07	5	1.68	14	2.71
<i>Unionidae gen. sp.</i>	0.12	0.12	0.12	0.120	0	-	0	-	2	-1.43	13	0.44

Примечание. L – длина тела паразита; B – ширина тела; H – высота тела; N – число собранных особей паразита (для ксоспоридий – цист); l – приведенный линейный размер вида; ln – натуральный логарифм.

**Характеристика компонентных сообществ паразитов голяяна  
из р. Печора у пос. Якша**

Показатели	Даты отлова рыбы			
	16.08.2001	30.06.2000	6.06.2003	8.06.2003
Исследовано рыб	15	20	15	15
Возраст рыбы	0+	2+ -3+	2+ -3+	2+ -3+
Общее число видов паразитов	4	12	15	18
Общее число особей паразитов	503	4697	948	1809
Общее значение условной биомассы	106.8	1207.2	229.6	413.3
Количество автогенных видов	3	10	13	17
Количество аллогенных видов	1	2	2	1
Доля особей автогенных видов	0.479	0.827	0.671	0.653
Доля биомассы автогенных видов	0.624	0.886	0.738	0.765
Доля особей аллогенных видов	0.521	0.173	0.329	0.347
Доля биомассы аллогенных видов	0.376	0.114	0.262	0.235
Количество видов специалистов	1	6	7	10
Доля особей видов специалистов	0.521	0.177	0.414	0.488
Доля биомассы видов специалистов	0.376	0.106	0.284	0.366
Количество видов генералистов	3	6	8	8
Доля особей видов генералистов	0.479	0.823	0.586	0.512
Доля биоимассы видов генералистов	0.624	0.894	0.716	0.634
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>
Характеристика доминантного вида	ал/с; ав/г	ав/г	ав/г	Ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.521	0.817	0.524	0.456
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.619	0.879	0.598	0.552
Выравненность видов по числу особей	0.518	0.215	0.482	0.499
Выравненность видов по биомассе	0.502	0.180	0.503	0.496
Индекс Шеннона по числу особей	0.718	0.535	1.306	1.442
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.698	0.448	1.362	1.439
Сумма ошибок уравнений регрессии	-	0.115	0.217	0.200

*Примечание:* ал – аллогенный вид; ав – автогенный вид; с – вид-специалист; г – вид-генералист.

Характеристики сообществ паразитов гольяна из района пос. Якша близки между собой только в начале июня 2003 г. Сообщества паразитов в конце июня 2000 г. и в августе 2001 г. не похожи ни на одно из сообществ перечисленных выше, что требует своего объяснения.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Структура компонентных сообществ ихтиопаразитов в значительной мере определяется возрастом паразитов. В связи с этим предложено различать сообщества в состояниях формирования, сформированности и разрушения (Доровских, 2002а; Доровских, Голикова, 2004а, 2004б).

*Сформированное сообщество* характеризуется небольшими величинами индекса доминирования, высокими – индексов Шеннона и выравненности видов. Индексы, полученные по данным о числе особей и биомассе видов, близки по своим значениям.

Число видов максимально для водоемов. Оно отличается наличием в структуре, выделенной по соотношению условных биомасс составляющих его видов, трех групп паразитов. Точки условных биомасс видов в экологически благополучных водоемах точно ложатся на отрезки прямых линий. Виды в основном представлены зрелыми особями и личиночными стадиями паразитов, использующих рыбу как промежуточного хозяина.

*Сообществу в состоянии формирования* присуще малое видовое разнообразие, низкие значения индекса Шеннона, часто высокие – индекса доминирования; наличие двух-четырех групп паразитов в структуре, описываемой вариационными кривыми условных биомасс видов; отклонение точек условных биомасс видов от прямой регрессии; суммы ошибок уравнений регрессии ниже порогового значения; сообщество состоит из молодых особей и личиночных стадий паразитов.

*Сообщество паразитов гольяна в состоянии разрушения* отличается низкими значениями индекса доминирования и относительно небольшим видовым разнообразием. Это сообщество образовано одной-двумя группами видов, ошибки уравнений регрессии, описывающих разброс точек условных биомасс паразитов, высоки. Паразиты представлены зрелыми, яйцекладущими и отмирающими особями; имеются личиночные стадии паразитов, использующих рыб в качестве промежуточных хозяев.

В начале июня в условиях верхнего течения р. Печоры паразиты зрелые, яйцекладущие, личиночные стадии паразитов, использующих гольяна в качестве промежуточного хозяина, достигают максимальных размеров. Характеристики сообщества паразитов в начале июня совпадают с таковыми для сформированных сообществ. В начале июля гольян идет на нерест (Королев, 2000). В 2000 г. это произошло в последней декаде июня. В это время часть паразитов заканчивают яйцекладку или отрождение молоди, как, например, *Philometra abdominalis* (Определитель ..., 1987).

Начинается процесс разрушения сообщества. Значения индексов доминирования возрастают, индексов выравненности видов и Шеннона – падают, в сообществе увеличивается доля видов–генералистов.

В августе появляются особи паразитов новой генерации, значительно возрастает интенсивность инвазии *Diplostomum phoxini* рыбы (табл. 2).



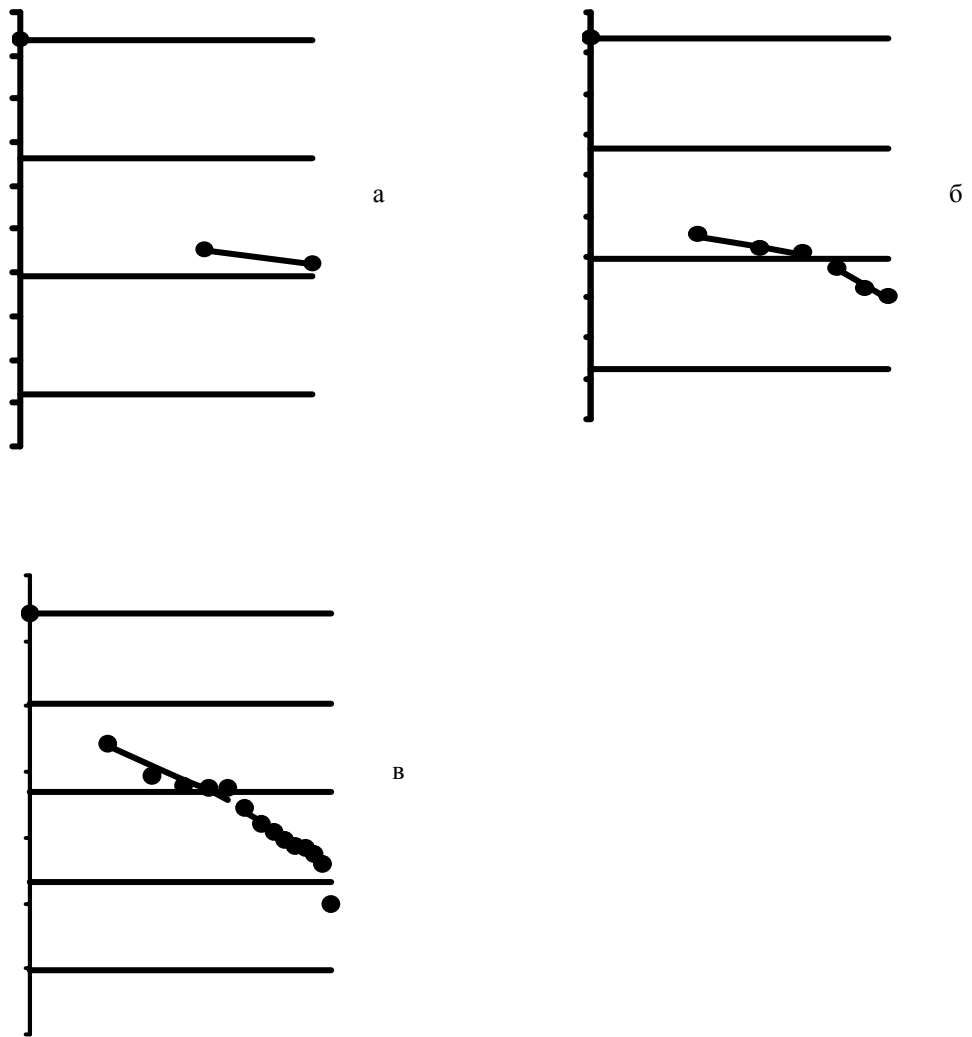


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна обыкновенного разного возраста из русла р. Печоры в районе устья р. Гаревки (рыба отловлена 15.08.2003 г.).

а – возраст гольяна 0+; б – возраст рыбы 1+; в – возраст гольяна 3+.

Обозначения как на рис. 1.

Таблица 5

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов гольяна из р. Печоры в устье р. Гаревки

Вид паразита	Средние размеры			l	Возраст рыбы					
					0+		1+		3+	
					n=15		n=15		n=15	
	L	B	H		N	ln (IN)	N	ln (IN)	N	ln (IN)
<i>Myxidium rhodei</i>	0.6	0.3	0.3	0.378	-	-	1	-0.973	4	0.413
<i>M. bramae</i>	4.5	4.5	4.5	4.500	-	-	-	-	4	2.890
<i>M. musculi</i>	0.84	0.13	0.13	0.242	-	-	5	0.191	5	0.191
<i>M. lomi</i>	0.6	0.16	0.16	0.249	-	-	3	-0.293	10	0.911
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.8	0.2	0.11	0.260	-	-	-	-	18	1.544
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	0.6	0.17	0.1	0.217	-	-	-	-	21	1.516
<i>G. laevis</i>	0.35	0.1	0.06	0.128	-	-	-	-	1	-2.055
<i>G. limneus</i>	0.4	0.12	0.07	0.150	-	-	-	-	3	-0.80
<i>G. pannonicus</i>	0.4	0.12	0.07	0.150	-	-	-	-	4	-0.512
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.6	0.25	0.08	0.229	-	-	2	-0.781	4	-0.088
<i>Diplostomum phoxini l.</i>	0.3	0.2	0.06	0.153	384	4.075	1401	5.369	5999	6.824
<i>Apatemon sp. l.</i>	0.66	0.34	0.06	0.238	17	1.397	-	-	-	-
<i>Rhabdochona phoxini</i>	11.5	0.2	0.2	0.772	-	-	-	-	1	-0.259
<i>Philometra abdominalis</i>	120	1	1	4.932	-	-	-	-	1	1.596
<i>Raphidascaris acus l.</i>	1.28	0.03	0.03	0.105	3	-1.16	16	0.517	7	-0.310
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2.5	0.7	0.7	1.070	-	-	1	0.068	6	1.859

Таблица 6

**Характеристика компонентных сообществ паразитов голяяна  
из р. Печоры в районе устья р. Гаревки**

Показатели	Возраст рыбы		
	0+	1+	3+
Исследовано рыб	15	15	15
Общее число видов паразитов	3	7	15
Общее число особей паразитов	404	1429	6088
Общее значение условной биомассы	63.21	220.26	966.81
Количество автогенных видов	1	6	14
Количество аллогенных видов	2	1	1
Доля особей автогенных видов	0.007	0.020	0.015
Доля биомассы автогенных видов	0.005	0.025	0.049
Доля особей аллогенных видов	0.993	0.980	0.985
Доля биомассы аллогенных видов	0.995	0.975	0.951
Количество видов-специалистов	1	2	8
Доля особей видов-специалистов	0.950	0.983	0.995
Доля биомассы видов-специалистов	0.931	0.978	0.965
Количество видов-генералистов	2	5	7
Доля особей видов-генералистов	0.050	0.017	0.005
Доля биомассы видов-генералистов	0.069	0.022	0.035
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.951	0.980	0.985
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.931	0.975	0.951
Выравненность видов по числу особей	0.198	0.063	0.041
Выравненность видов по биомассе	0.245	0.082	0.109
Индекс Шеннона по числу особей	0.218	0.122	0.110
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.269	0.160	0.294
Сумма ошибок уравнений регрессии	-	0.124	0.248

Сообщество паразитов гольяна из района устья р. Гаревки по своим характеристикам соответствует сообществу в состоянии формирования (табл. 6). При этом характеристики сообщества паразитов гольяна разного возраста совпадают, различаются только показатели числа видов, особей и биомассы паразитов. Число групп видов в сообществе в этот период колеблется от двух до четырех.

Сообщество паразитов рыб 0+ из района п. Якша отличается от сделанных описаний. Однако по числу видов, показателям зараженности *D. phoxini* рыб, “графической” структуре оно похоже на сообщество паразитов гольяна 0+ из района устья р. Гаревки. Следовательно, можно предположить, что сообщество паразитов гольяна 0+ из района п. Якша находится в состоянии формирования. На это указывает и наличие в нем двух видов-доминантов.

Итак, сообщество паразитов гольяна в начале июня сформировано, в конце июня, видимо, находится в начале фазы разрушения, в середине августа сообщество формируется.

Ранее (Доровских, 2002в) сделано описание 6 компонентных сообществ паразитов половозрелого гольяна из оз. Кривом на о. Колгуеве, водоемов Печорского и Мезенского бассейнов. В этих сообществах лидируют аллогенные виды и виды специалисты; доминирует аллогенный специалист *D. phoxini*; в компонентном сообществе паразитов гольяна отмечено по три группы видов; сумма ошибок уравнений регрессии не превышает 0.250. Эти признаки присущи и сообществам паразитов гольяна из района устья р. Гаревки (табл. 6; рис. 2).

В двух экологически благополучных участках р. Колвы в компонентных сообществах паразитов половозрелого гольяна лидируют автогенные виды и виды-специалисты; доминирует автогенный специалист *Thelohanellus oculileucisci*; по значениям условных биомасс виды разбиты на три группы; суммы ошибок уравнений регрессии менее 0.250 (Доровских, 2002в).

В сообществах паразитов гольяна 2+ - 3+ из района п. Якша в июне отмечено по три группы паразитов (рис. 1); суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений условных биомасс видов в составе сообщества, не превышают 0.250; по численности и биомассе доминирует *Rhipidocotyle campanula*; лидируют автогенные виды и виды-генералисты (табл. 4).

Таким образом, доминирующие виды и группы видов в сообществах паразитов могут меняться, как и значения индексов, их описывающих. Этот вывод согласуется с результатами исследований О.Н. Пугачева (2000) компонентных сообществ паразитов гольяна из водоемов Евразии. В то же время число групп паразитов, выделенных по соотношению условных биомасс, остается постоянным, как и значения сумм ошибок уравнений регрессии, характеризующих сообщества, всегда ниже 0.250.

Компонентные сообщества паразитов молоди рыб отличаются от сообществ паразитов половозрелых рыб меньшим видовым богатством, меньшей биомассой и количеством особей паразитов. Сообщества паразитов рыб 0+ характеризуются порой меньшим числом групп паразитов, выделенных по соотношению их биомасс, наличием двух видов-доминантов, невозможностью подсчитать сумму ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс составляющих их видов.

## 4.2. Зависимость структуры компонентных сообществ паразитов от возраста хозяина\*

Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов

Исследования зависимости паразитофауны рыб от возраста хозяина начаты в 1930-х гг. (Столяров, 1934; Горбунова, 1936; Догель, 1936; Дубинин, 1936). Обобщением полученных сведений стало правило, гласящее, «что интенсивность и экстенсивность инвазии, в общем, увеличивается с возрастом хозяина» (Догель, 1958; с. 17). Начало изучению закономерностей формирования структуры паразитарных сообществ с возрастом хозяина положено в 1990-х гг. Показано (Пугачев, 1999; Русинек, 2005), что структура и разнообразие паразитарных сообществ, если не происходит существенных изменений в экологии возрастных групп хозяина, вполне подчиняются правилу В.А. Догеля (1958). Если же такие изменения происходят, то параметры сообществ паразитов достаточно резко реагируют на происходящие изменения в биологии хозяина. Так, компонентные сообщества паразитов гольяна возраста от 1- до 1+ из р. Човью (приток р. Вычегды) характеризуются низкими значениями индекса Шеннона, индекса выравненности видов по обилию и высокими значениями индекса доминирования, тогда как сообщества паразитов гольяна возраста 3+ отличаются противоположными значениями индексов видового разнообразия (Доровских, 2002).

Поскольку изучение вопроса проведено на небольшом числе видов хозяев, часто без рассмотрения паразитарных сообществ их младших возрастов, то требуются дополнительные исследования структуры сообществ паразитов с хозяев разного возраста, включая самые младшие.

Содержание понятий, использованных в работе, а также размеры паразитов приведены в ряде публикаций (Пугачев, 2000; 2002; Доровских, 2005).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Хариус *Thymallus thymallus* (L.) отловлен из р. Илыч. Кроме того, использованы данные о его паразитофауне из р. Пинеги, относящейся к бассейну р. С. Двины (Дубинин, 1936). Гольян *Phoxinus phoxinus* (L.) взят из верховий рек Печоры (район устья р. Гаревки) и Вычегды (у с. Помоздино, Усть-Куломский р-н, Республика Коми). Объемы выборок и сроки сбора материала отражены в соответствующих таблицах.

Сбор материала произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Обработка данных по компонентным сообществам паразитов рыб изложена в ряде публикаций (Пугачев, 2000; 2002; Доровских, 2001; 2005).

---

\* Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 2008. Т. 42. Вып. 2. С. 101-113.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У гольяна 0+ - 1<sup>+</sup> из верхнего течения р. Вычегды в конце июня 2004 г. без учета инфузорий р. *Trichodina* нашли 9 видов паразитов, у рыбы 1+ - 10, 2+-3+ - 16 их видов (табл. 1). При этом рыба старшего возраста поражена рядом паразитов (*Gyrodactylus aphyae*, *Diplostomum phoxini*, *Neoechinorhynchus rutili*, глехидии) существенно более интенсивно, чем молодые ее особи. С возрастом гольяна на нем нарастает число особей паразитов и их биомасса. Однако пораженность метацеркариями *Rhipidocotyle campanula* с возрастом хозяев падает. В сообществе паразитов лидируют метацеркарии *Diplostomum phoxini*, автогенные виды по числу видов, виды специалисты по числу особей, биомассе и у хозяина 1+ и старше по числу видов (табл. 2). Для этих сообществ характерны низкие значения индексов доминирования и выравненности видов и достаточно высокие – индекса Шеннона. Величины индексов, рассчитанных по числу особей и биомассе, заметно разнятся, что указывает на вхождение сообществ паразитов в фазу разрушения (Доровских, Голикова, 2004). Сообщество паразитов гольяна 0+ - 1<sup>+</sup> состоит из двух групп видов, у хозяина 1+ наметилась третья группа, у 2+-3+ - три группы видов паразитов (рис. 1). Суммы ошибок уравнений регрессии в случае сообществ паразитов у рыбы 1+ ниже 0.250, у хозяев 0+ - 1<sup>+</sup> и 2+-3+ выше этого значения (табл. 2), что в последних случаях говорит о нарушении соотношений биомасс видов внутри сообщества.

У гольяна из верхнего течения р. Печоры в районе устья р. Гаревки с возрастом увеличивается видовое разнообразие, число и биомасса паразитов (табл. 3, 4). В сообществе по числу особей и биомассе доминируют метацеркарии *D. phoxini*, виды специалисты и аллогенные виды (табл. 4). Во всех случаях отмечены высокие значения индексов доминирования, низкие – индексов выравненности видов и Шеннона. Сообщество паразитов гольяна 0+-1<sup>+</sup> в июне и 0+ в августе из района устья р. Гаревки состояло из двух групп видов, у хозяина 1+ - трех. У хозяина старшего возраста в июне виды делились на три группы, в августе – на четыре (рис. 2, 3). Различия в структуре сообщества в эти два периода обусловлены тем, что в конце июня начинается процесс разрушения сообщества вследствие отмирания особей паразитов генерации прошлого года, а в августе - процесс заселения хозяина паразитами генерации этого года (Доровских, 2002; Доровских, Голикова, 2004). Кроме того, особи хозяина 0+-1<sup>+</sup>, исследованные в июне, - это гольян прошлого года рождения, рыба 0+ , вскрытая в августе, имеет возраст менее 2 месяцев. Первые, прожив дольше, сильнее поражены паразитами.

Итак, сообщества паразитов молоди гольяна состоят из 2-х групп видов. Число видов, их особей и биомасса в них всегда ниже, чем в сообществах паразитов рыб старшего возраста, но вид-доминант у них общий.

Для сообщества паразитов гольяна из верховий р. Вычегды характерны низкие значения индексов доминирования и выравненности видов и достаточно высокие – индекса Шеннона, тогда как для сообщества паразитов гольяна из верховий р. Печоры отмечены высокие значения индексов доминирования, низкие – индексов выравненности видов и Шеннона. По классификации сообществ О.Н. Пугачева (1999), первое – это зрелое сообщество, второе – незрелое.

Таблица 1

## Паразитофауна голяна разного возраста из верхнего течения р. Вычегды

Вид паразита	Возраст рыбы		
	0+ - 1· 24.06.2004 г.	1+ 25.06.2004 г.	2+-3+ 26.06.2004 г.
<i>Myxobolus musculi</i> Keysselitz, 1908	1(0.13)	4(1.3)	5(1.3)
<i>M. albovae</i> Krassilnikova in: Schulman, 1966	1(0.07)	-	-
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	-	5(1.9)	2(2.7)
<i>Trichodina</i> sp.	+	+	+
<i>Dactylogyryus borealis</i> Nybelin, 1936	-	-	2(0.2)
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	1(0.07)	?(1.3)	?(31.7)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	1(0.07)	-	?(5.2)
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	-	-	?(0.8)
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	-	1(0.07)	?(0.3)
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	-	?(0.13)	?(2.13)
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	1(0.07)	?(0.13)	?(0.13)
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	-	-	1(0.13)
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845), larvae	13(2.3)	11(2.8)	2(0.6)
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918, larvae	15(4.5)	15(15.7)	15(111.5)
<i>D. helveticum</i> Dubois, 1929, larvae	-	1(0.07)	-
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	-	-	2(0.3)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779), larvae	4(0.3)	7(1.5)	5(0.9)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	2(0.2)	-	7(1.8)
<i>Unionidae</i> gen. sp.	-	-	3(3.1)

Примечание. Здесь и далее за скобками число рыб, зараженных данным видом паразита; в скобках – индекс обилия.

**Характеристика компонентных сообществ паразитов голяна  
разного возраста из верхнего течения р. Вычегды**

Показатели	Возраст рыбы		
	0+ - 1· 24.06.2004 г.	1+ 25.06.2004 г.	2+-3+ 26.06.2004 г.
Исследовано рыб	15	15	15
Общее число видов паразитов	9	10	16
Общее число особей паразитов	117	373	2442
Общее значение условной биомассы	25.3	67.0	439.8
Количество автогенных видов	8	8	15
Количество аллогенных видов	1	2	1
Доля особей автогенных видов	0.419	0.367	0.315
Доля биомассы автогенных видов	0.588	0.460	0.417
Доля особей аллогенных видов	0.581	0.633	0.685
Доля биомассы аллогенных видов	0.412	0.540	0.583
Количество видов-специалистов	4	6	10
Доля особей видов-специалистов	0.607	0.772	0.952
Доля биомассы видов-специалистов	0.432	0.719	0.901
Количество видов-генералистов	5	4	6
Доля особей видов-генералистов	0.393	0.228	0.048
Доля биомассы видов-генералистов	0.568	0.281	0.099
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.581	0.630	0.685
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.412	0.538	0.583
Выравненность видов по числу особей	0.518	0.564	0.395
Выравненность видов по биомассе	0.604	0.624	0.481
Индекс Шеннона по числу особей	1.137	1.298	1.095
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.328	1.436	1.334
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.586	0.111	0.297



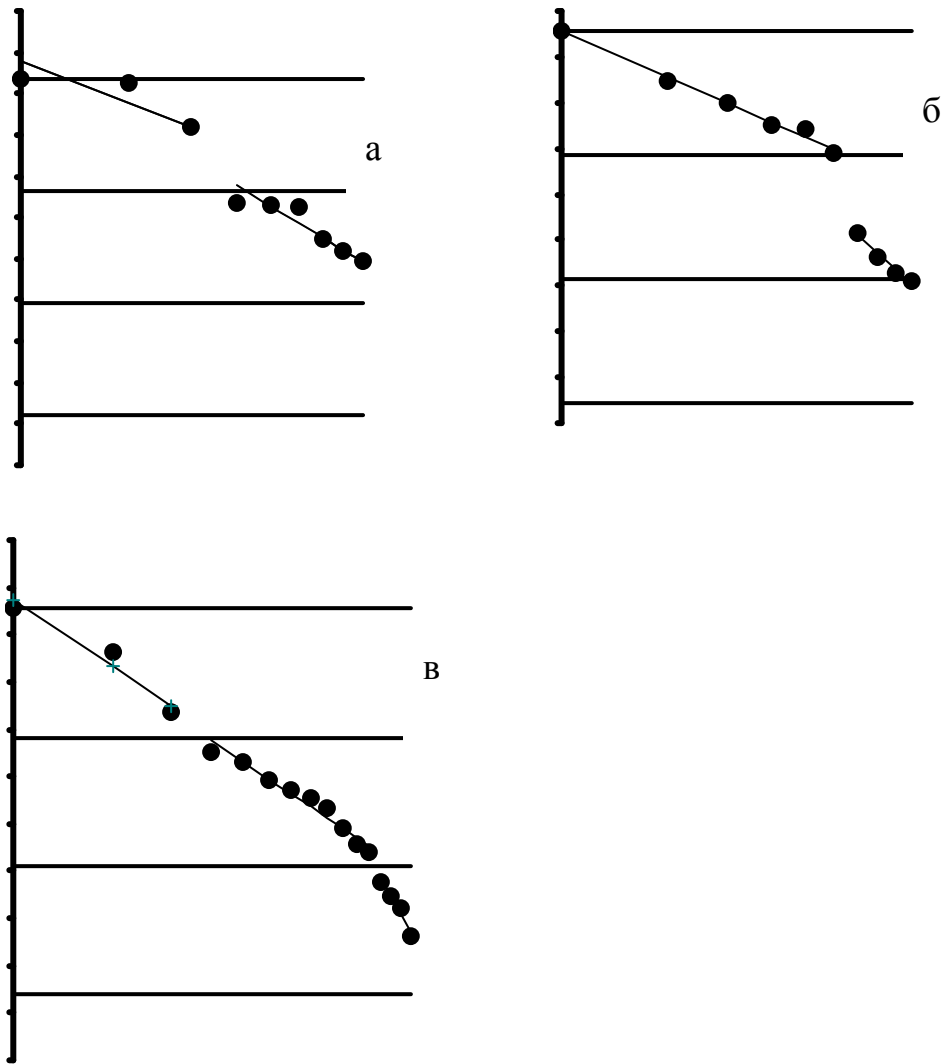


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна разного возраста из р. Вычегды в районе с. Помоздино. Рыба отловлена 24.06.2004 г.

Возраст рыбы: а – 0+1•; б – 1+; в – 2+- 3+.

По оси абсцисс – порядковые номера последовательных (по значению условных биомасс) членов ряда; по оси ординат – упорядоченный ряд значений условных биомасс видов, образующих компонентное сообщество. Прямые, параллельные оси абсцисс, теоретически рассчитанные критические уровни. Прямые, проведенные через точки каждого структурного уровня – теоретически рассчитанные линии регрессии.

## Паразитофауна гольяна разного возраста из р. Печоры в районе устья р. Гаревки

Вид паразита	16-18.06.2004 г.			15.08.2003 г.		
	0+ - 1•	1+	2+-3+	0+	1+	3+
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	-	4(1.3)	2(1.3)	-	1(0.07)	2(0.27)
<i>Myxobolus bramae</i> Reuss, 1906	-	-	-	-	-	3(0.27)
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	1(0.2)	2(0.13)	3(0.2)	-	4(0.33)	4(0.33)
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	6(1.3)	2(0.13)	3(0.5)	-	2(0.2)	4(0.7)
<i>Trichodina</i> sp.	-	+	+	-	-	-
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	1(0.13)	1(0.07)	3(0.27)	-	-	4(1.2)
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	1(0.07)	?(9.2)	?(35.7)	-	-	?(1.4)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	-	?(2.8)	?(7.1)	-	-	-
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	-	?(0.2)	?(2.4)	-	-	-
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	-	?(0.33)	?(0.13)	-	-	?(0.07)
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	-	?(1.4)	?(1.7)	-	-	?(0.2)
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	-	?(0.13)	?(0.13)	-	-	?(0.27)
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	-	-	2(0.2)	-	1(0.13)	3(0.27)
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	-	2(0.2)	-	-	-	-
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918, larvae	15(18.0)	15(88.5)	15(242.7)	15(25.6)	15(93.4)	15(399.9)
<i>Apatemon</i> sp. l.	1(0.13)	-	-	5(1.13)	-	-
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	-	1(0.07)	2(0.13)	-	-	1(0.07)
<i>Philometra abdominalis</i> Nybelin, 1928	-	-	-	-	-	1(0.07)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779), larvae	4(0.4)	11(2.1)	11(4.3)	2(0.2)	6(1.07)	5(0.47)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	-	-	8(0.8)	-	1(0.07)	5(0.4)

Таблица 4

## Паразитофауна гольяна разного возраста из р. Печоры в районе устья р. Гаревки

Вид паразита	16-18.06.2004 г.			15.08.2003 г.		
	0+ - 1•	1+	2+-3+	0+	1+	3+
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	-	4(1.3)	2(1.3)	-	1(0.07)	2(0.27)
<i>Myxobolus bramae</i> Reuss, 1906	-	-	-	-	-	3(0.27)
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	1(0.2)	2(0.13)	3(0.2)	-	4(0.33)	4(0.33)
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	6(1.3)	2(0.13)	3(0.5)	-	2(0.2)	4(0.7)
<i>Trichodina</i> sp.	-	+	+	-	-	-
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	1(0.13)	1(0.07)	3(0.27)	-	-	4(1.2)
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	1(0.07)	?(9.2)	?(35.7)	-	-	?(1.4)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	-	?(2.8)	?(7.1)	-	-	-
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	-	?(0.2)	?(2.4)	-	-	-
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	-	?(0.33)	?(0.13)	-	-	?(0.07)
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	-	?(1.4)	?(1.7)	-	-	?(0.2)
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	-	?(0.13)	?(0.13)	-	-	?(0.27)
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	-	-	2(0.2)	-	1(0.13)	3(0.27)
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	-	2(0.2)	-	-	-	-
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918, larvae	15(18.0)	15(88.5)	15(242.7)	15(25.6)	15(93.4)	15(399.9)
<i>Apatemon</i> sp. l.	1(0.13)	-	-	5(1.13)	-	-
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	-	1(0.07)	2(0.13)	-	-	1(0.07)
<i>Philometra abdominalis</i> Nybelin, 1928	-	-	-	-	-	1(0.07)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779), larvae	4(0.4)	11(2.1)	11(4.3)	2(0.2)	6(1.07)	5(0.47)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	-	-	8(0.8)	-	1(0.07)	5(0.4)

У хариуса из р. Илыч с возрастом увеличивается число видов паразитов и усиливается зараженность ими хозяина (табл. 5). В сообществе его паразитов преобладают автогенные виды и виды специалисты (табл. 6). У особей 1+ по числу особей доминирует *Tetraonchus borealis*, по биомассе - *Cystidicoloides ephemeridarum*, у 2+ вид-доминант *Muxobolus neurobius*, у 3+ - *Cystidicoloides ephemeridarum*. В сообществе хозяина 2+, отловленного 16 июля, значения индексов, рассчитанных по числу особей паразитов и их биомассе, существенно разнятся. Это может быть связано с процессом смены генераций паразитов. На это указывают большое число особей паразитов при относительно малой их биомассе на хозяине этого возраста (табл. 6), а также значение суммы ошибок уравнений регрессии более 0.250. У хариуса 3+, отловленного 4 июля, этот показатель ниже критического (табл. 6). Материал по сообществу паразитов с рыбы 3+ собран почти на 2 недели раньше такового с хозяев 1+ и 2+. То есть сообщество паразитов у рыбы 1+ и 3+ в момент сбора материала находилось в сформированном состоянии, 2+ - в состоянии разрушения. В последнем случае вследствие начавшегося процесса смены генераций паразитов связь между видами в сообществе ослабла, что привело к существенной разнице значений индексов, рассчитанных по числу особей и биомассе. Для сообщества паразитов хариуса из р. Илыч отмечены низкие значения индекса доминирования, высокие – индексов выравнивания видов и Шеннона. «Графическая» структура сообщества паразитов хариуса 1+ состоит из одной группы видов, у хозяина 2+ и 3+ - из трех (рис. 4).

У хариуса возраста 2+ из р. Пинеги в августе отмечено 10 видов паразитов, у рыбы других возрастов - по 7 их видов (табл. 7). Число особей паразитов и их биомасса с возрастом хозяина неуклонно возрастают (табл. 8). В сообществах паразитов хозяина 0+ и 1+ доминируют *Rhabdochona denudata*, автогенные виды и виды генералисты. У них низкие значения индекса доминирования, высокие – индексов выравнивания видов и Шеннона. «Графическая» структура сообщества в обоих случаях состоит из двух групп видов (рис. 5а, б). В сообществах паразитов хариуса 2+ и старше доминируют *Cystidicoloides ephemeridarum*, автогенные виды и виды специалисты. Для этих сообществ отмечены высокие значения индекса доминирования, низкие – индексов выравнивания видов и Шеннона. Во всех случаях у рыб старшего возраста сообщества паразитов состоят из трех групп видов (рис. 5). Суммы ошибок уравнений регрессии ниже критического значения и только у сообщества паразитов рыбы 0+ она близка этой величине (табл. 8).

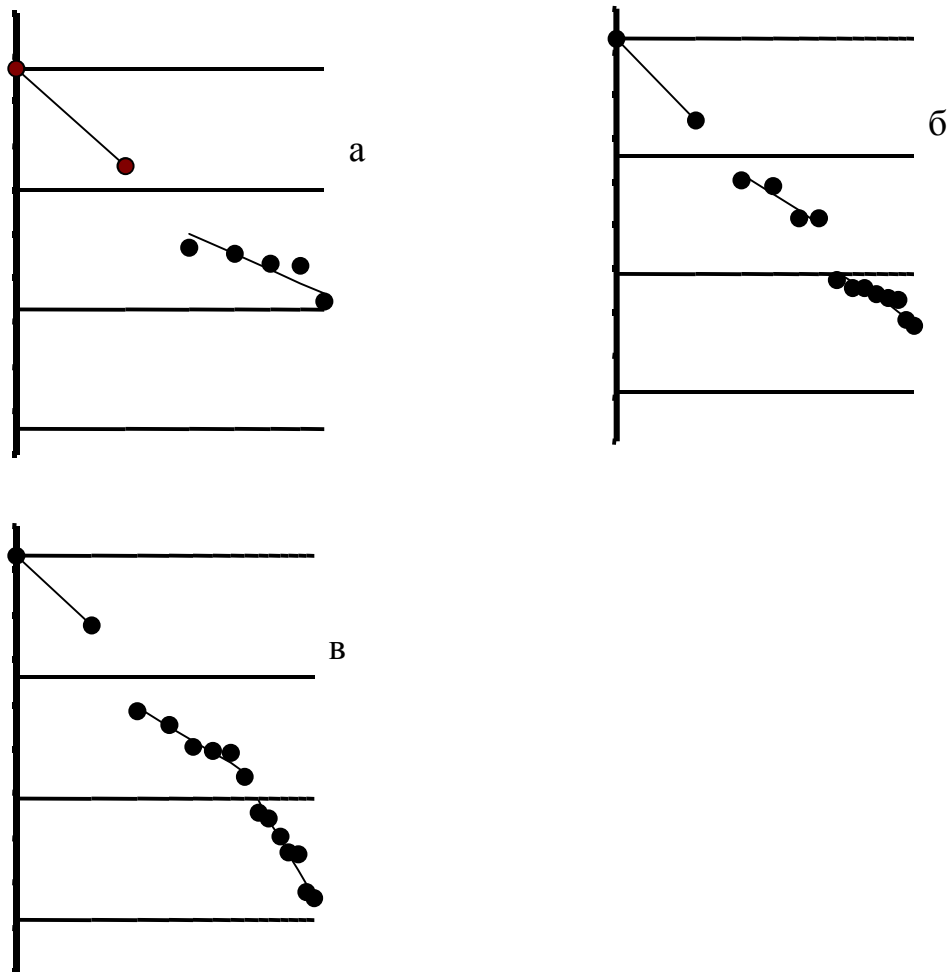


Рис. 3. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна разного возраста из р. Печоры в районе устья р. Гаревки. Рыба отловлена 16.06.2004 г.  
 Возраст рыб: а - 0+1•; б - 1+; в - 2+ - 3+.  
 Обозначения, как на рис. 1.

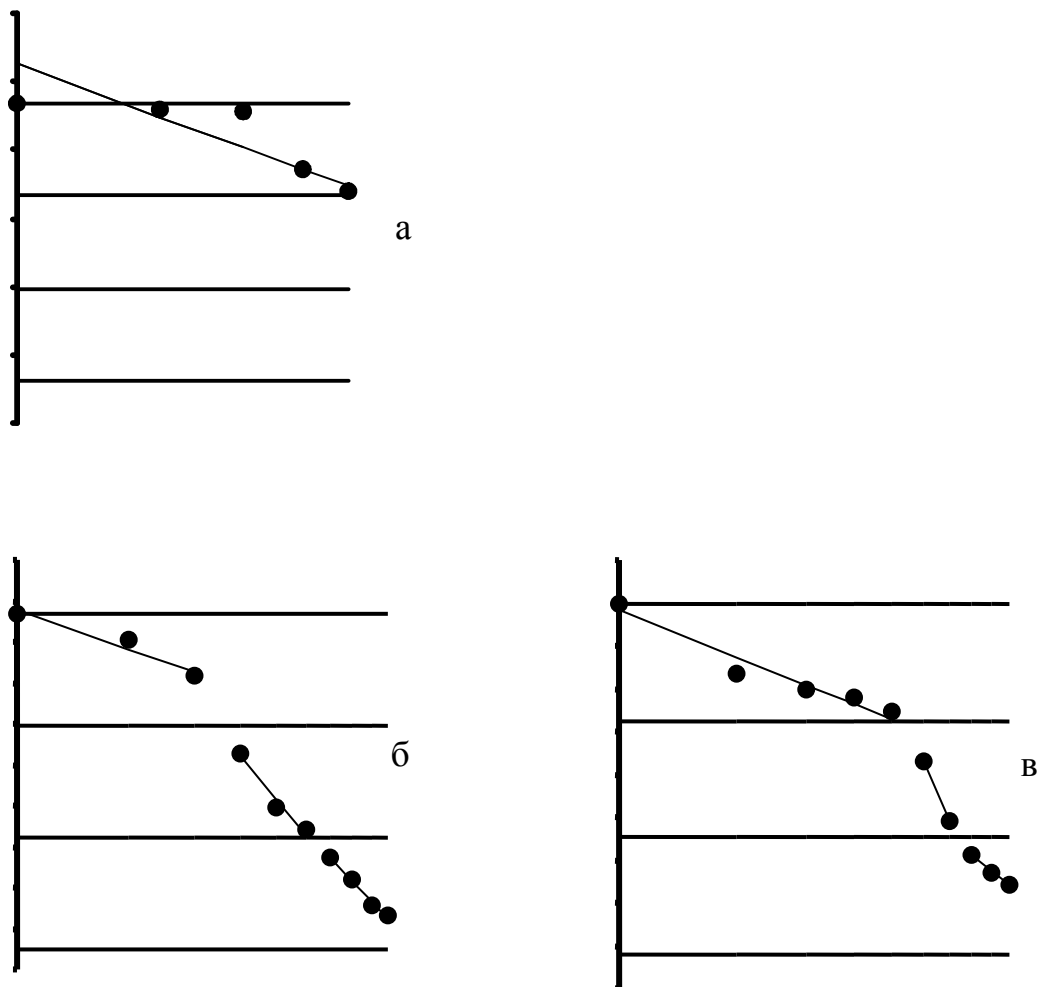


Рис. 4. Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса разного возраста из р. Илыч (басс. р. Печоры).

а – рыба возраста 1+, отловлена 16.07.2003 г.; б – 2+, отловлена 16.07.2003 г.; в – 3+, отловлена 4.07.2003 г.

Обозначения, как на рис. 1.

**Паразитофауна хариуса разного возраста из р. Илыч**

Вид паразита	1+ 16.07.2003 г.	2+ 16.07.2003 г.	3+ 4.07.2003 г.
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	+
<i>Myxobolus neurobius</i> Schuberg et Schroder, 1905	2(7.5)	4(96.2)	2(10.6)
<i>Tetraonchus borealis</i> (Olsson, 1893) f. <i>typica</i>	12(4.7)	13(12.3)	14(14.4)
<i>Tetraonchus borealis</i> (Olsson, 1893) f. <i>minor</i> Pugachev, 1983	6(0.8)	5(0.5)	3(0.3)
<i>Proteocephalus thymalli</i> (Annenkova-Chlopina, 1923)	-	-	5(1.0)
<i>Crepidostomum farionis</i> (Mueller, 1780)	-	5(0.4)	9(2.2)
<i>Phyllodistomum simile</i> Nybelin, 1926	-	1(0.07)	1(0.4)
<i>Diplostomum helveticum</i> Dubois, 1929, larvae	-	2(0.3)	3(0.2)
<i>D. volvens</i> Nordmann, 1832, larvae	-	2(0.2)	10(1.1)
<i>Apatemon sp.</i>	1(1.2)	1(0.07)	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i> (Zeder, 1800)	6(1.7)	14(9.2)	15(23.0)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779), larvae	-	1(0.07)	-
<i>Salmincola thymalli</i> (Kessler, 1868)	-	-	2(0.2)

Итак, сообщества паразитов хариуса 0+ и 1+ характеризуются наличием либо двух видов-доминантов, либо вида-доминанта, отличного от такового у сообществ паразитов с хозяина старшего возраста. С возрастом рыбы в сообществе ее паразитов возрастает число особей и биомасса, но число видов может оставаться неизменным. Виды в сообществах паразитов с хозяев младших возрастных групп делятся на 1-2 группы, в сообществах паразитов рыб старшего возраста на 3 группы. Сообщества паразитов молоди хариуса характеризуются низкими величинами индексов доминирования, высокими – индексов выравненности видов и Шеннона.

На примере сообществ паразитов гольяна и хариуса из бассейнов рек С. Двины и Печоры показано, что паразитарные сообщества с младших возрастных групп хозяев отличаются от таковых с рыб старшего возраста меньшим количеством особей и биомассы паразитов, числа их групп выделенных по соотношению биомасс, часто меньшим набором видов. Значения же индексов видового разнообразия, описывающих сообщества паразитов от хозяина разного возраста в пределах участка сбора материала, почти всегда одинаковы. Это наблюдение требует проверки, так как у сообществ паразитов хариуса разного возраста из р. Пинеги и гольяна из р. Човью (Доровских, 2002) величины индексов, характеризующих паразитарные сообщества разновозрастных рыб, различны.

**Характеристика компонентных сообществ паразитов  
хариуса разного возраста из р. Илыч**

Показатели	1+ 16.07.2003 г.	2+ 16.07.2003 г.	3+ 4.07.2003 г.
Исследовано рыб	15	15	15
Общее число видов паразитов	5	10	10
Общее число особей паразитов	239	1789	801
Общее значение условной биомассы	83.1	524.3	609.9
Количество автогенных видов	4	7	8
Количество аллогенных видов	1	3	2
Доля особей автогенных видов	0.925	0.996	0.975
Доля биомассы автогенных видов	0.948	0.997	0.995
Доля особей аллогенных видов	0.075	0.004	0.025
Доля биомассы аллогенных видов	0.052	0.003	0.005
Количество видов-специалистов	4	4	6
Доля особей видов-специалистов	0.925	0.991	0.926
Доля биомассы видов-специалистов	0.948	0.973	0.905
Количество видов-генералистов	1	6	4
Доля особей видов-генералистов	0.075	0.009	0.026
Доля биомассы видов-генералистов	0.052	0.027	0.095
Доминантный вид по числу особей	<i>Tetraonchus borealis</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с ав/с	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.473	0.807	0.431
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.353	0.550	0.637
Выравненность видов по числу особей	0.808	0.298	0.621
Выравненность видов по биомассе	0.828	0.472	0.531
Индекс Шеннона по числу особей	1.300	0.685	1.430
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.352	1.086	1.223
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.407	0.268	0.194



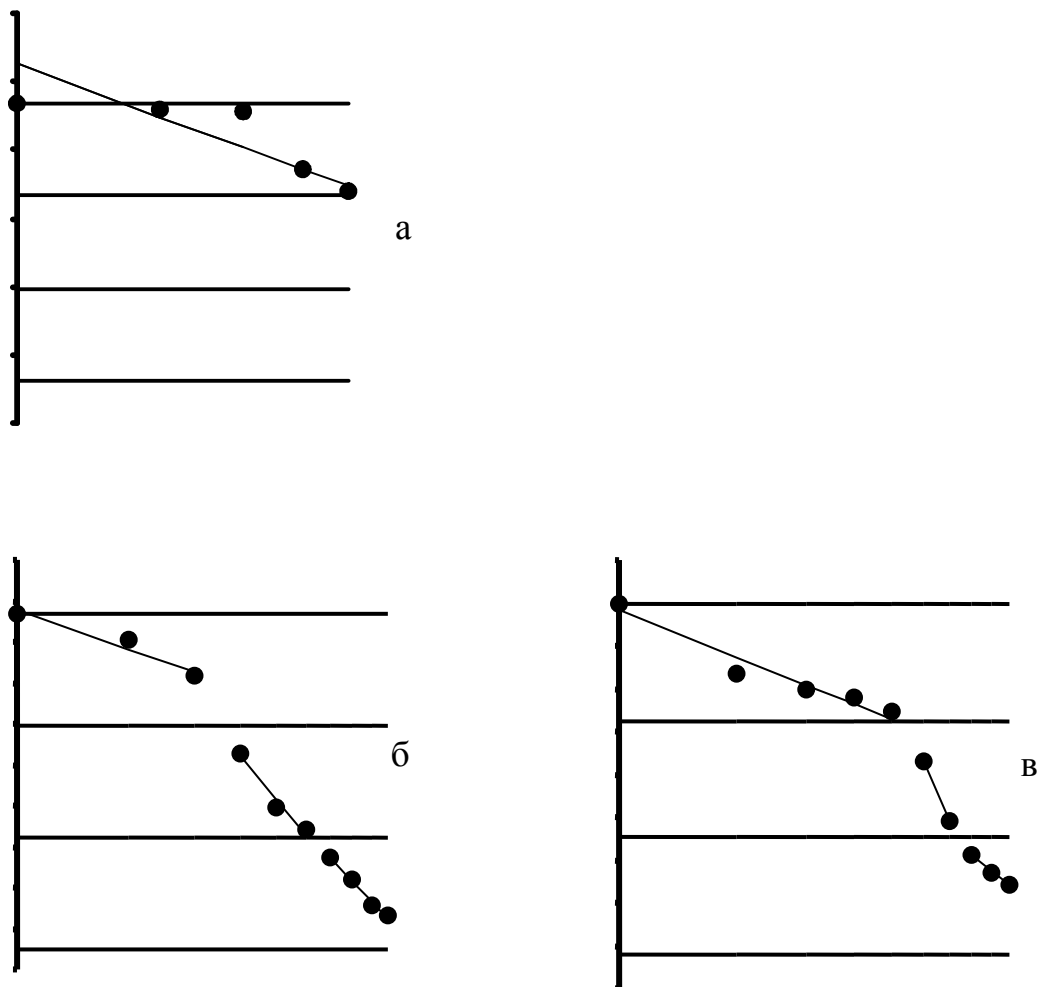


Рис. 4. Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса разного возраста из р. Илыч (басс. р. Печора).

а – рыба возраста 1+, отловлена 16.07.2003 г.; б – 2+, отловлена 16.07.2003 г.; в – 3+, отловлена 4.07.2003 г.

Обозначения, как на рис. 1.

## Паразитофауна хариуса разного возраста из р. Пинеги в августе 1930 г.

Вид паразита	Возраст хозяина				
	0+	1+	2+	3+	4+
<i>Trichodina</i> sp.	-	-	+	-	-
<i>Myxobolus</i> sp	1(0.02)	-	1(0.03)	-	-
<i>Tetraonchus borealis</i> (Olsson, 1893)	17(0.7)	13(1.1)	9(0.5)	1(0.2)	1(0.2)
Плерицеркоид <i>B</i>	-	-	-	-	3(0.5)
<i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder, 1800)	-	-	-	1(0.3)	6(1.8)
<i>Crepidostomum farionis</i> (Mueller, 1780)	4(0.1)	7(0.4)	14(0.5)	4(0.4)	-
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	-	-	1(0.03)	-	-
<i>Phyllodistomum conostomum</i> (Olszen, 1876)	1(0.02)	2(0.1)	3(0.1)	1(0.1)	-
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819), larvae	12(0.4)	8(0.7)	9(0.6)	3(0.6)	4(1.0)
<i>Cystidicola farionis</i> Fischer, 1798	-	-	1(0.03)	-	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i> (Zeder, 1800)	-	4(0.2)	24(20.3)	11(251.0)	10(251.5)
<i>Rhabdochona denudata</i> (Dujardin, 1845)	20(1.4)	13(2.2)	7(0.7)	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	4(0.2)	1(0.06)	1(0.03)	-	-
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> (Linstow, 1901)	-	-	-	-	1(0.1)
<i>Salmincola thymalli</i> (Kessler, 1868)	-	-	-	2(0.4)	2(1.0)

Примечание. Видовой состав паразитов хариуса и данные для расчета показателей зараженности его паразитами заимствованы из работы В.Б. Дубинина (1936).

Таблица 8

## Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса разного возраста из р. Пинеги

Показатели	0+	1+	2+	3+	4+
Исследовано рыб	42	18	29	11	10
Общее число видов паразитов	7	7	10	7	7
Общее число особей паразитов	124	85	661	2781	2561
Общее значение условной биомассы	114.2	70.3	724.9	3141.2	2932.2
Количество автогенных видов	6	6	9	6	6
Количество аллогенных видов	1	1	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0.855	0.859	0.973	0.998	0.996
Доля биомассы автогенных видов	0.977	0.975	0.996	0.9997	0.999
Доля особей аллогенных видов	0.145	0.141	0.027	0.002	0.004
Доля биомассы аллогенных видов	0.023	0.025	0.004	0.0003	0.001
Количество видов-специалистов	1	2	2	3	3
Доля особей видов-специалистов	0.242	0.282	0.911	0.995	0.987
Доля биомассы видов-специалистов	0.112	0.186	0.922	0.994	0.977
Количество видов-генералистов	6	5	8	4	4
Доля особей видов-генералистов	0.758	0.718	0.089	0.005	0.013
Доля биомассы видов-генералистов	0.888	0.814	0.078	0.006	0.023
Доминантный вид по числу особей	<i>Rhabdochona denudata</i>	<i>Rhabdochona denudata</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Rhabdochona denudata</i>	<i>Rhabdochona denudata</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/г	ав/г	ав/с	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.484	0.459	0.890	0.993	0.982
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.505	0.533	0.913	0.990	0.966
Выравненность видов по числу особей	0.702	0.752	0.232	0.028	0.060
Выравненность видов по биомассе	0.660	0.741	0.191	0.037	0.096
Индекс Шеннона по числу особей	1.366	1.464	0.535	0.055	0.117
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.285	1.441	0.439	0.071	0.187
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.251	0.101	0.127	0.168	0.009

### 4.3. Изменение структуры компонентных сообществ паразитов с возрастом хозяина\*

Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов

Исследование зависимости паразитофауны рыб от возраста хозяина начаты в 1930-х гг. (Столяров, 1934; Горбунова, 1936; Догель, 1936; Дубинин, 1936). Обобщением полученных сведений стало известное правило об увеличении интенсивности и экстенсивности инвазированности хозяина с возрастом (Догель, 1958). Начало изучению закономерностей формирования структуры паразитарных сообществ с возрастом хозяина положено в 1990-х гг. Показано (Пугачев, 1999; Русинек, 2005), что параметры сообществ паразитов достаточно резко реагируют на происходящие изменения в биологии хозяина.

Цель работы – проследить становление паразитофауны и структуры сообщества паразитов с возрастом гольяна, определить момент их окончательного формирования.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Гольян *Phoxinus phoxinus* (L.) в количестве 105 экз. отловлен из верховой Печоры в районе устья р. Гаревки (58° 28'05'' в.д., 62° 03'41'' с.ш.) в летние периоды 2003-2004 гг. Все выборки объемом по 15 экз. рыб. Сроки сбора материала приведены в таблицах.

Сбор материала произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Порядок обработки данных по компонентным сообществам паразитов рыб, содержание понятий, использованных в работе, и размеры паразитов даны в ряде публикаций (Пугачев, 2000; 2002; Доровских, 2002; 2005; Доровских, Голикова, 2004).

Вскрытых рыб распределили по абсолютным возрастам, отсчет которых произведен от наиболее ранних и поздних сроков нереста гольяна (Королев, 2000) в районе сбора материала. Для каждого из возрастов дана средняя длина тела рыбы и ее ошибка (табл. 1).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У рыб возрастом около месяца отмечено 2 вида паразитов, спустя 2 недели - 3. Это личиночные стадии трематод и нематод. У гольяна второго года жизни наряду с личиночными стадиями названных червей появились микроспоридии, инфузории и моногенеи. Разнообразие его паразитофауны возрастает до 7-8 видов. У рыб третьего года жизни, исследованных 18 июня 2004 г., обнаружено 15 видов паразитов (табл. 1). У рыбы этого возраста отмечено наивысшее видовое разнообразие моногеней. Видимо, это время завершения формирования паразитофауны гольяна. Действительно, здесь 15 августа 2003 г. у рыбы возраста 3+ тоже нашли 15 видов паразитов (Доровских, Степанов, 2006). Отличительной чертой паразитофауны этих рыб было большее число метацеркарий *Diplostomum*

---

\* Результаты работы представлены в журнале: Экология. 2008. Т. 39. № 3. С. 227-232.

*phoxini* и присутствие скребней *Neoechinorhynchus rutili*. Это объясняется большими размерами этих рыб и переходом их на питание более крупными организмами – промежуточными хозяевами скребней.

К середине августа у рыбы возрастов 0+ и 1+ возрастает число особей паразитов и их биомасса, что связано с появлением новой их генерации. В середине июня сообщество паразитов, состоящее из особей генерации прошлого года, находится в сформированном состоянии. В течение июля сообщество паразитов входит в состояние разрушения, а затем и формирования. В этот месяц отмирают особи паразитов генерации прошлого года и появляются особи этого года рождения. В середине августа сообщество состоит из особей паразитов только новой генерации. Из предыдущей генерации сохраняется лишь часть личиночных стадий паразитов, использующих гольяна в качестве промежуточного хозяина. В августе процесс заражения паразитами хозяина продолжается. В это время сообщество характеризуется максимальными значениями индекса доминирования, минимальными – индексов выравненности видов и Шеннона. Здесь в этот период года такие значения индексов видового разнообразия были отмечены для сообщества паразитов с рыбы возраста 3+ (Доровских, Степанов, 2006). К середине июня следующего года сообщество паразитов вновь находится в сформированном состоянии и имеет более низкие значения индексов доминирования, более высокие – индексов выравненности видов и Шеннона (табл. 2).

Паразиты с рыбы возраста 0+ и 0+-1· по соотношению условных биомасс разделились на две группы. В июле в сообществе паразитов с гольяна 1+ начинается формирование третьей группы, этот процесс продолжается и в августе. Сообщество паразитов, состоящее из хорошо выраженных трех групп паразитов, отмечено 18 июня 2004 г. у рыбы возраста 1+-2· (табл. 3; рис.). В это время, видимо, завершается не только формирование паразитофауны, но и структуры паразитарного сообщества. Она становится такой же, как структура сформированного сообщества паразитов у рыбы старших возрастов (Доровских, Голикова, 2004).

Таблица 1

## Паразитофауна голяна разного возраста из р. Печоры

Вид паразита	Даты отлова рыбы, ее возраст и длина тела (мм)						
	30.07.2004	15.08.2003	16.06.2004	2.07.2004	30.07.2004	15.08.2003	18.06.2004
	1 месяц	1.5 месяца	10-11 месяцев	11-12 месяцев	12-13 месяцев	13-14 месяцев	22-23 месяца
	14.5±0.4	16.0±0.5	21.6±0.4	21.9±0.5	30.6±0.4	48.0±0.7	46.0±0.5
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	-	-	-	-	-	1(0.07)	4(1.33)
<i>Myxobolus bramae</i> Reuss, 1906	-	-	-	-	1(0.20)	-	-
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	-	-	1(0.20)	3(0.20)	-	4(0.33)	2(0.13)
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	-	-	6(1.27)	1(0.13)	1(1.73)	2(0.20)	2(0.13)
<i>Trichodina</i> sp.	-	-	-	+	-	-	+
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	-	-	1(0.13)	-	-	-	1(0.07)
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	-	-	1(0.07)	?(0.27)	?(0.27)	-	?(9.20)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	-	-	-	-	?(0.13)	-	?(2.80)
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	-	-	-	1(0.07)	-	-	?(0.33)
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	-	-	-	-	?(0.13)	-	?(1.40)
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	-	-	-	-	-	-	?(0.20)
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	-	-	-	-	-	-	?(0.13)
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	-	-	-	-	-	1(0.13)	-
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	-	-	-	-	-	-	2(0.20)
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918, larvae	15(20.40)	15(26.6)	15(18.0)	15(14.27)	15(28.2)	15(93.4)	15(88.53)
<i>Apatemon</i> sp., larvae	6(0.67)	5(1.1)	1(0.13)	4(0.40)	4(0.40)	-	-
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	-	-	-	-	-	-	1(0.07)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779), larvae	-	2(0.2)	4(0.40)	4(0.67)	3(0.40)	2(0.33)	11 (2.07)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	-	-	-	-	-	1(0.07)	-

Примечание. За скобками число рыб зараженных данным видом паразита; в скобках – индекс обилия.

Таблица 2

## Характеристика компонентных сообществ паразитов гольяна из р. Печора

Показатели	Даты отлова и возраст рыб						
	30.07.2004	15.08.2003	16.06.2004	2.07.2004	30.07.2004	15.08.2003	18.06.2004
	1 месяц	1.5 месяца	10-11 месяцев	11-12 месяцев	12-13 месяцев	13-14 месяцев	22-23 месяца
Общее число видов паразитов	2	3	7	7	8	7	14
Общее число особей паразитов	316	404	303	240	472	1429	1599
Общее значение условной биомассы	49.3	63.21	48.7	37.5	88.3	220.26	258.3
Количество автогенных видов	0	1	5	5	6	6	13
Количество аллогенных видов	2	2	2	2	2	1	1
Доля особей автогенных видов	0	0.007	0.102	0.083	0.091	0.020	0.169
Доля биомассы автогенных видов	0	0.005	0.140	0.087	0.250	0.025	0.212
Доля особей аллогенных видов	1.0	0.993	0.898	0.917	0.909	0.980	0.831
Доля биомассы аллогенных видов	1.0	0.995	0.860	0.913	0.750	0.975	0.788
Количество видов-специалистов	1	1	4	4	5	2	10
Доля особей видов-специалистов	0.968	0.950	0.964	0.921	0.968	0.983	0.965
Доля биомассы видов-специалистов	0.952	0.931	0.962	0.915	0.824	0.978	0.954
Количество видов-генералистов	1	2	3	3	3	5	4
Доля особей видов-генералистов	0.032	0.050	0.036	0.079	0.032	0.017	0.035
Доля биомассы видов-генералистов	0.048	0.069	0.038	0.085	0.176	0.022	0.046
Доминантный вид по числу особей	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	<i>ал/с</i>	<i>ал/с</i>	<i>ал/с</i>	<i>ал/с</i>	<i>ал/с</i>	<i>ал/с</i>	<i>ал/с</i>
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.968	0.951	0.891	0.892	0.896	0.980	0.831
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.952	0.931	0.850	0.875	0.734	0.975	0.788
Выравненность видов по числу особей	0.203	0.198	0.249	0.263	0.235	0.063	0.275
Выравненность видов по биомассе	0.279	0.245	0.309	0.297	0.429	0.082	0.320
Индекс Шеннона по числу особей	0.140	0.218	0.485	0.513	0.488	0.122	0.725
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.191	0.269	0.601	0.582	0.892	0.160	0.844
Сумма ошибок уравнений регрессии	-	-	0.195	0.112	0.099	0.124	0.234

Примечание: ал – аллогенный вид; с – вид-специалист.

Таблица 3

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов гольяна из р. Печоры

Вид паразита	l	Даты отлова и возраст рыб													
		0+		0+		0+-1·		0+-1·		0+-1·		1+		1+-2·	
		30.07.2004		15.08.2003		16.06.2004		2.07.2004		30.07.2004		15.08.2003		18.06.2004	
	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	
<i>Myxidium rhodei</i>	0.38	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	1	-0.97	20	2.02
<i>Myxobolus bramae</i>	0.90	0	-	0	-	0	-	0	-	3	2.60	0	-	0	-
<i>M. musculi</i>	0.24	0	-	0	-	3	-0.32	3	-0.32	0	-	5	0.19	2	-0.73
<i>M. lomi</i>	0.25	0	-	0	-	19	1.55	2	-0.70	26	1.87	3	-0.29	2	-0.70
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.26	0	-	0	-	2	-0.65	0	-	0	-	0	-	1	-1.35
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	0.22	0	-	0	-	1	-1.53	4	-0.14	4	-0.14	0	-	138	3.40
<i>G. macronychus</i>	0.16	0	-	0	-	0	-	0	-	2	-1.14	0	-	42	1.91
<i>G. laevis</i>	0.13	0	-	0	-	0	-	1	-2.06	0	-	0	-	5	-0.44
<i>G. limneus</i>	0.15	0	-	0	-	0	-	0	-	2	-1.21	0	-	21	1.15
<i>G. pannonicus</i>	0.15	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	2	-1.21
<i>G. magnificus</i>	0.22	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	3	-0.43
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.23	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	2	-0.78	0	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.18	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	3	-0.60
<i>Diplostomum phoxini l</i>	0.15	306	3.85	384	4.08	270	3.72	214	3.49	423	4.17	1401	5.37	1328	5.32
<i>Apatemon sp. l.</i>	0.24	10	0.87	17	1.40	2	-0.74	6	0.36	6	0.36	0	-	0	-
<i>Rhabdochona phoxini</i>	0.77	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	1	-0.26
<i>Raphidascaaris acus l.</i>	0.11	0	-	3	-1.16	6	-0.46	10	0.05	6	-0.46	16	0.52	31	1.18
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1.07	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	1	0.07	0	-

Примечание. N – число собранных особей паразита (для микроспоридий – цист); l – приведенный линейный размер вида; ln – натуральный логарифм.



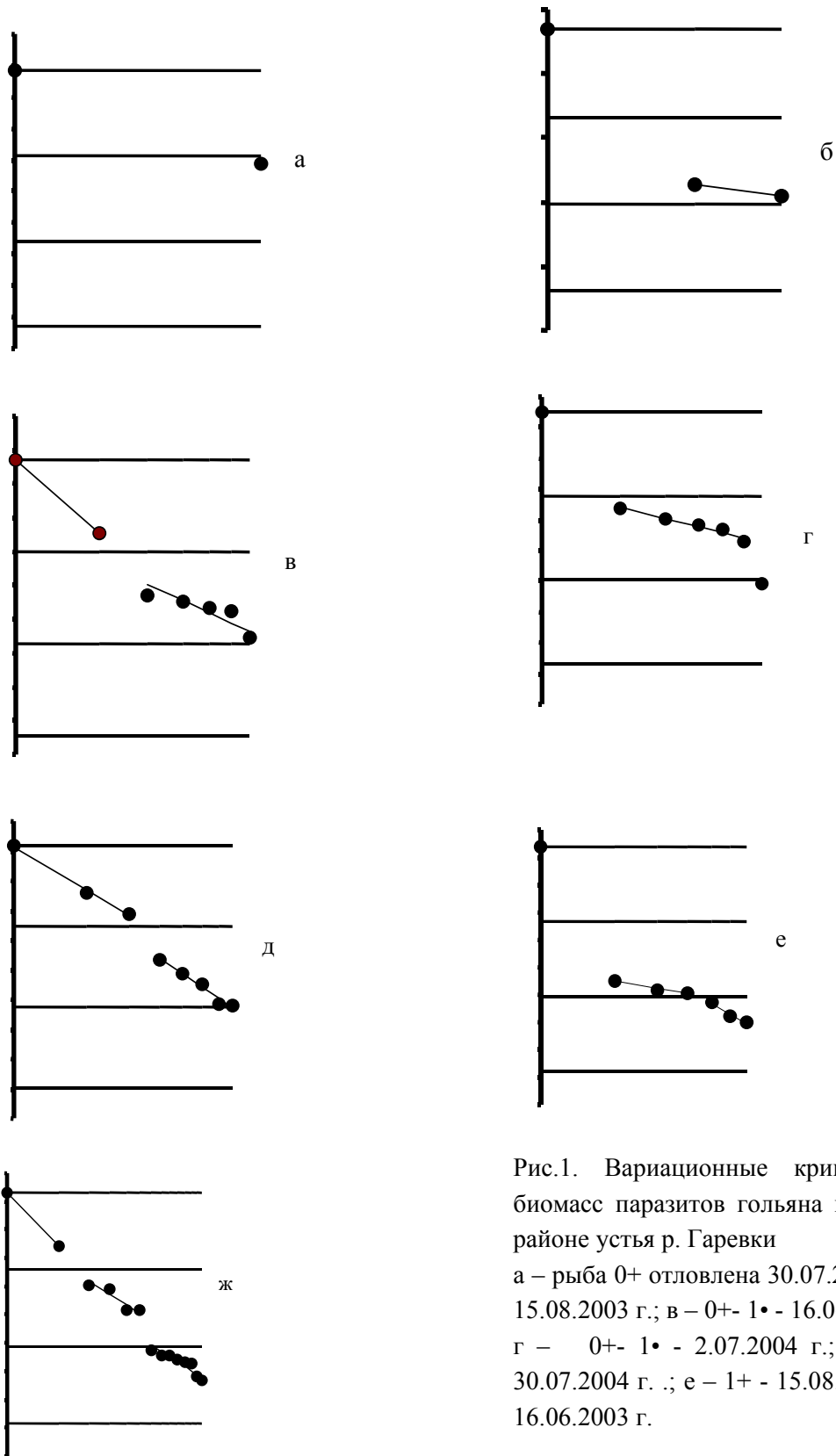


Рис.1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из р. Печора в районе устья р. Гаревки  
а – рыба 0+ отловлена 30.07.2004 г.; б – 0+ - 15.08.2003 г.; в – 0+- 1• - 16.06.2004 г.;  
г – 0+- 1• - 2.07.2004 г.; д – 0+ - 1• - 30.07.2004 г.; е – 1+ - 15.08.2003 г.; ж – 1+ - 16.06.2003 г.

Итак, становление паразитофауны и структуры сообщества паразитов гольяна, сопровождаемое увеличением видового разнообразия паразитов, числа их особей и биомассы, завершается в конце 2-го – начале 3-го года его жизни.

#### 4.4. Показатели паразитарной нагрузки на гольяна *Phoxinus Phoxinus* (L.) разного возраста\*

Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов

Процессы саморегуляции жизни практически во всех экосистемах не обходятся без участия болезнетворных и условно-патогенных организмов (Беклемишев, 1945). Они выступают в роли регуляторов численности и плотности популяции своего хозяина (Пронина, Пронин, 1988). Регуляция, в основном, осуществляется за счет большей смертности хозяина младших возрастных групп. И хотя определение влияния паразитов на численность рыб, в том числе молоди, начаты еще в 1930-х гг., однако до сих пор не понятно, как паразиты вызывают большую смертность именно младших возрастных групп хозяина. Для ответа на этот вопрос требуется оценить паразитарную нагрузку на организм хозяина разного возраста. Наиболее полно этот параметр характеризует показатель массы или числа паразитов (для одинаковых по массе паразитов) на единицу массы тела хозяина (Бисерова, 2007).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

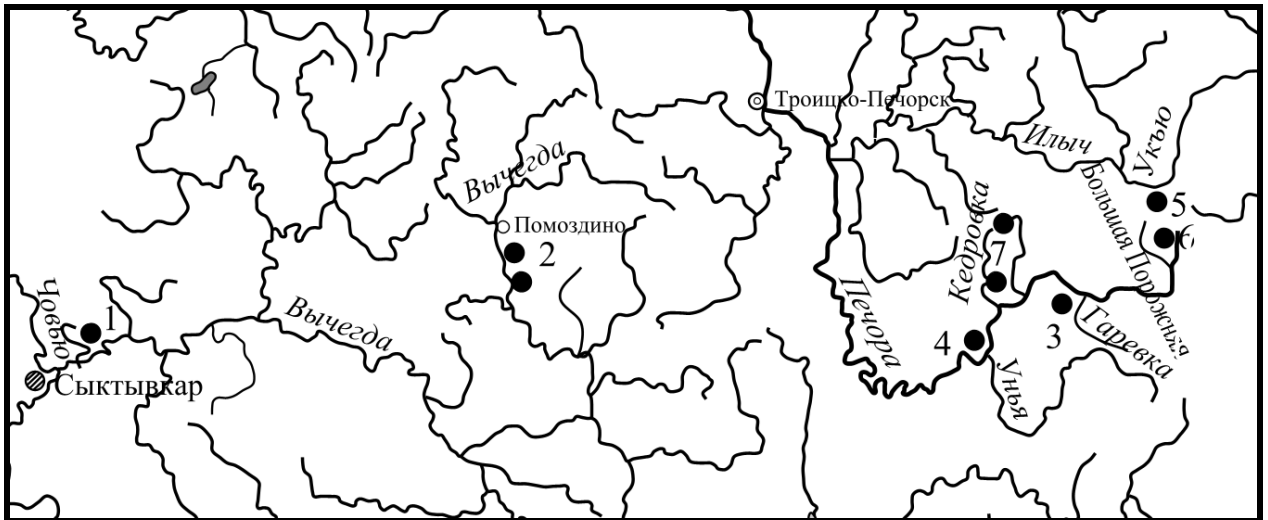
Сбор материала осуществлен из русла р. Печоры в районе впадения в нее рр. Гаревки, Кедровки, Унья, из русла р. Кедровки и р. Б. Порожня, из притока р. Илыч – р. Укью (Троицко-Печорский район), верхнего течения р. Вычегды выше с. Помоздино (Усть-Куломский район), из притока среднего течения р. Вычегды (окрестности г. Сыктывкара) – р. Човью (рис. 1). Рыбу трех возрастов отлавливали из одного участка водоема в течение 15-20 мин. Исключение составили выборки гольяна за июнь 2004 г. из верхнего течения р. Вычегды, где рыба старшего возраста выловлена выше места отлова младших возрастных групп. Методом полного паразитологического вскрытия обработано 33 выборки по 15 экз. рыб в каждой и 3 выборки по 25 экз. рыб из р. Б. Порожня, выловленных в 2004 г. Всего просмотрено 570 экз. гольяна.

Поскольку определение массы тела, особенно мелких организмов, весьма сложно и технически, и методически, то для получения представлений о весе тела организмов воспользовались приведенными линейными размерами вида. Под ними понимается среднее геометрическое из максимальных значений длины, ширины и высоты тела паразита данного вида. Условная биомасса - приведенный линейный размер вида, умноженный на число найденных его особей. Полученную величину можно использовать как характеристику вида в составе рассматриваемого сообщества, характеризующегося имеющейся выборкой.

Возраст рыб определен по чешуе и отолитам. Для оценки достоверности различий числа видов паразитов, их особей и биомассы у хозяина разного возраста, а также количества особей и биомассы паразитов на единицу массы тела хозяина применен однофакторный дисперсионный анализ.

---

\* Результаты работы представлены в материалах Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, 2008. С. 276-277).



Пункты сбора материала в бассейнах рек Вычегды и Печоры.

Реки: 1 – Човью, 2 – Вычегда, 3 – Печора (устье р. Гаревка), 4 – Печора (устье р. Унья), 5 – Укью, 6 – Большая Порожня, 7 – Кедровка.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты изучения паразитофауны гольяна разного возраста подтвердили, что по мере роста хозяина возрастает ее видовое разнообразие ( $F=12.0$ ;  $P < 0.01$ ), экстенсивность и интенсивность зараженности большинством видов паразитов рыбы, увеличивается общее число особей паразитов на ней ( $F=10.4$ ;  $P < 0.01$ ) и их биомасса ( $F=10.0$ ;  $P < 0.01$ ). В то же время число особей паразитов ( $F=9.7$ ;  $P < 0.01$ ) и их биомасса ( $F=7.1$ ;  $P < 0.01$ ) на 1 г веса тела с возрастом хозяина уменьшаются (табл. 1). Все перечисленные показатели с возрастом гольяна изменяются статистически достоверно. Выявленную закономерность отмечали в августе-сентябре, когда происходит заселение хозяина новыми генерациями паразитов, и в июне, когда сообщество паразитов отличается наибольшим видовым разнообразием, числом их особей и биомассы (Доровских, Голикова, 2004а).

Из общей картины выбиваются данные, собранные в июне 2004 г. из р. Б. Порожня и верхнего течения р. Вычегды. Здесь, как и в предыдущих примерах, общее число видов паразитов, их особей и биомасса с возрастом рыбы растут. Однако у гольяна из р. Б. Порожня наименьшую «паразитарную нагрузку» испытывают наиболее молодые его особи, а в верховьях р. Вычегды особи конца второго года жизни.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Становление паразитарного сообщества гольяна начинается спустя некоторое время после выклева личинок из икры, а завершается в конце 2-го – начале 3-го года его жизни (Доровских, Степанов, 2008). То есть состояние известного равновесия в названной системе устанавливается только по достижении гольяном возраста 1+. До этого времени у

рыбы еще не успевают выработаться морфофизиологические адаптации к паразиту (Бауер и др., 1981). Как следствие, реактивность ее тканей к паразиту (Пронина, Пронин, 1988), а также антагонизм во взаимоотношениях молоди хозяина и паразитов (Иешко и др., 1991) выражены сильнее, а сама система «паразит-молодь хозяина» отличается меньшей устойчивостью (Лопухина и др., 1973), чем у взрослых рыб. Кроме того, способность к иммунному ответу появляется у рыбы только спустя некоторое время после выклева (Вихман, 1996). Сказанное ведет к тому, что у хозяина младших возрастных групп под воздействием паразитов снижается резистентность к неблагоприятным факторам (Dunsmore, 1981), что вызывает гибель сильно зараженной молоди рыб, особенно в начале развития (Комарова, 1982). В первую очередь гибнут недомерки (Бауер и др., 1981), поскольку паразитарная нагрузка на единицу массы тела у них больше, чем у рыбы нормальных размеров и массы.

Исключение из выявленной закономерности составили голяян 0+ из р. Б. Порожня и рыба 1+ из верховой р. Вычегды, отловленные в июне 2004 г.

В 1-м случае свободным от паразитов был голяян возрастом не более недели. Действительно, после выклева из икры молодь какое-то время остается стерильной в паразитарном отношении (Юнчис, 1972). Подобное уже отмечено и для голяяна из этих мест (Доровских, Степанов, 2008).

Во 2-м случае наибольшая удельная нагрузка паразитов отмечена для особей голяяна конца второго года жизни. Это объясняется, видимо, тем, что его особи старшего возраста принадлежат к другому стаду, поскольку выловлены выше места сбора особей младших возрастов.

**Выводы.** Приведенные факты свидетельствуют, что наибольшее давление паразитов испытывает на себе молодь голяяна. На хозяина старших возрастов этот фактор действует слабее.

Таблица 1

## Зараженность паразитами голяна разного возраста

Водоем	Дата отлова рыбы	Возраст рыб	Количество		Условная биомасса паразитов, г	На 1 г веса тела рыбы приходится	
			видов паразитов	особей паразитов, экз.		особей паразитов, экз.	условной биомассы паразитов, г
1	2	3	4	5	6	7	8
Р. Б. Порожня	Июнь 2004 г.	0+ – 1•	1	1	0.13	0.09	0.01
		1+ – 2•	6	71	13.0	14.2	2.6
		2+ – 3+	16	1807	390.0	14.0	3.1
	Июнь 2006 г.	0+ – 1•	7	298	47.3	363.4	57.7
		1+ – 2•	10	1219	195.7	63.8	10.3
		2+ – 3+	16	1669	285.4	25.1	4.3
Р. Печора (устье р. Гаревки)	Август 2003 г.	0+	3	404	63.2	299.3	46.8
		1+	7	1429	220.3	55.3	8.1
		3+	15	6088	966.8	77.5	12.3
	Июнь 2004 г.	0+ – 1•	7	303	48.7	112.2	18.0
		1+	14	1599	258.3	78.0	12.6
		2+ – 3+	15	4463	735.9	57.8	9.5
	Июнь 2006 г.	0+ – 1•	14	1125	201.6	160.7	28.8
		2+	14	3252	527.6	86.1	14.1
		3+	15	8025	1300.5	82.1	13.3
Р. Печора (устье р. Уньи)	Август 2004 г.	0+	5	803	135.7	100.3	17.0
		1+	9	1021	157.2	42.4	6.5
		2+ – 3+	13	4314	665.6	59.3	9.1
Р. Кедровка (0.2 км от устья)	Июнь 2006 г.	0+ – 1•	10	1782	282.1	191.6	30.3
		1+ – 2•	12	2290	356.1	102.7	15.9
		2+ – 3+	15	5544	932.5	110.4	18.5

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
Р. Кедровка (17 км от устья)	Июнь 2006 г.	0+ – 1•	9	721	117.8	167.7	27.4
		1+ – 2•	12	1325	214.8	87.3	14.2
		2+ – 3+	15	1850	302.9	61.4	10.1
Р. Укью (при- ток р. Илыч)	Август 2007 г.	0+	6	99	20.0	157.1	31.7
		1+	13	372	107.3	26.4	7.6
		2+ – 3+	15	1006	178.0	30.2	5.4
Р. Вычегда (р-н с. Помоздино)	Июнь 2004 г.	0+ – 1•	9	117	25.3	24.9	5.4
		1+ – 2•	10	373	67.0	10.2	1.7
		2+ – 3+	16	2442	439.8	29.7	5.3
Р. Човью	Сентябрь 2000 г.	0+	3	121	23.6	142.4	27.8
		1+	5	579	86.1	81.5	12.1
		2+ – 3+	11	1008	133.9	36.9	4.9
	Сентябрь 2001 г.	0+	5	386	45.5	101.6	12.0
		1+	10	569	53.8	69.4	6.6
		2+ – 3+	13	1119	111.6	40.0	3.9

Примечание. Цифра с точкой – начало следующего года жизни рыбы.

## 5. ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОТ СЕЗОНА ГОДА

### 5.1. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.)\*

Г.Н.Доровских, Е.А.Голикова

Первые данные по сезонной динамике ихтиопаразитофауны получены в 1920-х гг. (Быховский, 1929), а уже в 1950-х и 1970-х гг. появились обобщения данных по сезонной динамике паразитофауны рыб и зараженности отдельными видами паразитов своих хозяев (Догель, 1958; Chubb, 1977; 1982; и др.). Такие работы выполнялись и выполняются в Карелии (Шульман и др., 1974; и др.), Ленинградской области (Гуркина, 1983; Лосева, 1983; и др.), Азербайджане (Гулиев, 2003), на Волжских водохранилищах (Тютин, 1996а; 1996б; и др.), на озерах Вологодской области (Тирахов, 1998; и др.) и т.д. Проведены такие исследования и в бассейне среднего течения р. Вычегды (Доровских, 1986; 1987; 1988; 1989; 1990; 2001а; Степанов, 1993; и др.). Показано, что здесь в мае-июне паразиты наиболее многочисленны, они откладывают яйца или производят молодь, в июле происходит отмирание их старых особей, и этот процесс постепенно сходит на нет, завершаясь обычно в августе. Где-то в июле начинается заражение новой генерацией паразитов рыб, этот процесс постепенно набирает темпы, достаточно заметным становится в сентябре и может продолжаться у некоторых видов вплоть до мая следующего года.

Изучать, как компонентные сообщества кишечных гельминтов и паразитов рыб в целом реагируют на смену сезонов года, стали недавно (Kennedy, 1997; Доровских, Голикова, 2001; Жохов, 2003). Установлено, что компонентные сообщества ихтиопаразитов в течение года последовательно проходят состояния формирования, сформированности, разрушения и вновь состояние формирования (Доровских, 2002а; 2002б). Поскольку этот вывод сделан на материалах собранных в разные годы и из разных водоемов, то было решено уточнить характеристики компонентного сообщества паразитов гольяна в разные сезоны одного года из одного и того же участка одного водоема.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) с июня по сентябрь 2000 г. из р. Човью (приток р. Вычегды) в районе п. Верхний Чов (микрорайон г. Сыктывкара). Исследовали 75 экз. гольяна речного возраста 2+ - 2+.

Для описания сообществ использованы ( $S$  – количество видов;  $N$  – число особей всех видов, для миксоспоридий - цист;  $n_i$  – число особей  $i$ -го вида;  $B$  – биомасса или условная биомасса всех видов;  $b_i$  – биомасса или условная биомасса  $i$ -го вида;  $p_{i1}$  – относительное обилие  $i$ -го вида равное  $n_i/N$  и  $p_{i2}$  – относительное обилие  $i$ -го вида равное  $b_i/B$ ):

\* Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 2004. Т. 38. Вып. 5. С. 413-425.

- 1) индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона

$$H_p = - \sum p_{i1} \ln p_{i1}, \quad H_b = - \sum p_{i2} \ln p_{i2};$$

- 2) индекс выравненности видов в сообществе по обилию

$$E_p = H_p / \ln S, \quad E_b = H_b / \ln S;$$

- 3) индекс доминирования Бергера-Паркера

$$d_p = N_{\max} / N_T, \quad d_b = B_{\max} / B_T,$$

где  $N_T$  – общее количество особей паразитов всех видов в сообществе, для микроспоридий - цист,  $N_{\max}$  – число особей доминантного вида,  $B_T$  – общая биомасса или условная биомасса всех особей паразитов всех видов в сообществе,  $B_{\max}$  – биомасса или условная биомасса всех особей доминантного вида.

Количественная оценка состояния структуры компонентного сообщества получена вычислением ошибок уравнений регрессии для всех групп видов в отдельности с последующим их суммированием (Доровских, 2001б; 2002в). При построении графиков применены натуральные логарифмы. Нумерация видов в сообществах произведена от вида с условной максимальной биомассой к виду с ее минимальным значением.

Для того чтобы иметь возможность получить дополняющие друг друга данные, расчет индексов разнообразия и прочих показателей произвели только для многоклеточных паразитов и для всего сообщества, включая простейших.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На протяжении всего срока наблюдений (табл. 1) в компонентном сообществе многоклеточных паразитов гольяна доминировал аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*. Наивысшие численность и биомасса паразитов были в сентябре, низшие – в августе. Доля аллогенных видов всегда больше 0.5, наибольших значений она достигла в июле-сентябре, весь период наблюдений аллогенных видов было 2 (*Diplostomum phoxini*, *Ichthyocotylurus platycephalus*). Весь срок проведения работ лидерами оставались и виды специалисты, их доля в сообществе с июня по сентябрь почти не менялась, число их видов колебалось с 5 в июне до 1 в августе. Низшие значения индекса доминирования отмечены в конце июня, высшие – в июле и сентябре. Наименьшее значение индекса выравненности видов было в июле и сентябре, наивысшее – в июле. Величина индекса Шеннона снижалась от июня к июлю, в августе поднималась, в сентябре падала (табл. 2). Не оставалось постоянным в сообществе с июня по сентябрь и число групп видов, выделенных по соотношению их биомасс (табл. 3; рис. 1). В середине июня их было две, в конце июня и в июле - три, в августе - вновь две, в сентябре – три. В июне сумма ошибок уравнений регрессии изменялась от 0.240 до 0.388 (табл. 2), в июле ее невозможно было подсчитать, в августе она равнялась 0.887, в сентябре – 0.0001.

Итак, сообщество многоклеточных паразитов гольяна из р. Човью в июне находится в сформированном состоянии и состоит из яйцекладущих паразитов и видов, использующих гольяна в качестве промежуточного хозяина. Его характеристики почти полностью соответствуют ранее опубликованным показателям (Доровских, 2002а). Исключение составили число групп видов, которых в середине июня было 2, вместо 3-х, в конце июня несколько ниже была доля условной биомассы аллогенных видов и значение индекса доминирования, вычисленного по значениям условных биомасс видов, составляющих анализируемое сообщество.



В июле, когда усиливается отмирание особей паразитов, особенно заметное по гидроактилюсам, и начинается процесс заражения *Diplostomum phoxini* рыбы, оно переходит в состояние разрушения. В августе это состояние углубляется, из выборки исчезают сильно инвазированные хозяева. Однако оба эти периода сообщество не соответствует характеристикам сообщества в состоянии разрушения, опубликованным ранее (Доровских, 2002а). По своим характеристикам оно похоже на незрелое (несбалансированное) сообщество, выделенное Пугачевым (1999). Таким образом, учитывая, что в этот период в сообществе идет процесс отмирания особей паразитов, можно с уверенностью утверждать, что это сообщество в состоянии разрушения, а его характеристики несколько шире, чем предполагали ранее. Последнее связано с тем, что степень разрушения сообщества может быть различной.

В сентябре идет процесс заселения гольяна новыми поколениями паразитов, что выражается в увеличении видового разнообразия его паразитофауны и усилении инвазивности аллогенными видами паразитов рыбы. Сообщество входит в состояние формирования. Характеристики этого сообщества полностью соответствуют ранее опубликованным характеристикам сообщества в состоянии формирования (Доровских, 2002а).

Для проверки сделанных выводов проведем анализ состояний сообщества паразитов гольяна из р. Човью с использованием данных об инвазивности одноклеточными паразитами рыбы.

В июне в сообществе доминировал автогенный генералист *Apiosoma piscicolum*, в июле-августе - аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*, в сентябре по числу особей – *A. piscicolum*, по биомассе – *D. phoxini* (табл. 4). Число особей паразитов и их биомасса уменьшались от середины июня к августу и затем возрастали в сентябре. В июне в сообществе лидировали автогенные виды и виды-генералисты, в июле и августе их сменили аллогенные виды и виды-специалисты. В сентябре по числу особей преобладали автогенные виды и виды-генералисты, по биомассе – аллогенные виды и виды-специалисты. Низшие значения индекса доминирования были в сентябре, в конце июня и в августе, высшие – в июле. Наименьшая величина индекса выравнивания видов зарегистрирована в июле. Величина индекса Шеннона снижается от середины июня к июлю, затем в августе и сентябре возрастает. Изменялось в сообществе и число групп видов, выделенных по соотношению их биомасс (табл. 3; рис. 2). Весь июнь и в июле их было три, хотя число видов в группах не оставалось постоянным, в августе их стало две, в сентябре вновь три. Закономерно менялась и сумма ошибок уравнений регрессии (табл. 4). В середине июня при максимальной численности и биомассе паразитов ошибка была 0.221, что ниже пороговой 0.250 (Доровских, 2001б), затем к 30 июня, при снижении числа особей и биомассы паразитов и возрастании численности *Gyrodactylus aphyae*, ошибка подскочила до 0.488. Последнее свидетельствует о произошедшем нарушении количественных отношений видов в сообществе. Это можно заметить и по состоянию паразитофауны гольяна (табл. 1). Индексы обилия большинства видов к 30 июня падают, в то время как у *G. aphyae* он поднимается в 2.5 раза. Таким образом, в конце июня начинается процесс разрушения сообщества. В июле уменьшается его видовое разнообразие, исчезают инфузории, зараженность паразитами гольяна продолжает снижаться, а инвазивность *Diplostomum phoxini* рыбы усиливается. Процесс разрушения старого сообщества продолжается. Индекс доминирования достигает максимальных, а индексы выравнивания видов и Шеннона – минимальных значений.

## Паразитофауна голяна речного из р. Човью в 2000 г.

Вид паразита	Даты отлова рыбы и объемы выборок				
	16 июня	30 июня	8 июля	9 августа	18 сентября
	n=15				
<i>Myxobolus bramae</i> Reuss, 1906	0	0	0	0	1 (0.1)
<i>M. cybinae</i> Mitenev, 1971	0	1 (0.1)	1 (0.2)	0	0
<i>M. albovae</i> Krassilnikovain: Schulman, 1966	2 (0.2)	1 (0.1)	2 (0.1)	1 (0.1)	3 (0.4)
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	1 (0.1)	1 (0.3)	3 (0.5)	1 (0.1)	1 (0.1)
<i>Apiosoma piscicolum</i> Blanchard, 1885	6 (219)	3 (119)	0	3 (2)	7 (92)
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	2 (0.1)	3 (0.5)	2 (0.2)	0	1 (0.1)
<i>Gyrodactylus macronychus</i> Malmberg, 1957	6 (0.6)	0	0	0	0
<i>G. aphyae</i> Malmberg, 1957	10 (5.7)	13 (15)	9 (1.2)	0	4 (0.3)
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	7 (1.2)	2 (0.1)	1 (0.1)	0	0
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	0	0	0	9 (1.1)	1 (0.1)
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845) larvae	3 (0.3)	2 (0.2)	0	0	0
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	5 (1.2)	4 (0.6)	1 (0.1)	0	0
<i>Sphaerostomum globiporum</i> (Rudolphi, 1802)	0	2 (0.3)	0	1 (0.1)	1 (0.1)
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	15 (28)	15 (25)	15 (40)	15 (21)	15 (53)
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (Creplin, 1852) larvae	9 (1.9)	7 (1.7)	7 (1.1)	8 (2.2)	9 (2.6)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	3 (0.5)	3 (0.3)	0	7 (0.6)	2 (0.2)

Примечание. За скобками – число зараженных рыб, в скобках – индекс обилия.

Таблица 2

## Характеристика компонентных сообществ многоклеточных паразитов гольяна из р. Човью в 2000 г.

Показатели	Даты				
	16 июня	30 июня	8 июля	9 августа	18 сентября
Исследовано рыб	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	9	9	6	5	7
Общее число особей паразитов	598	662	644	376	848
Общее значение условной биомассы	107.08	129.59	103.71	67.19	140.15
Количество автогенных видов	7	7	4	3	5
Количество аллогенных видов	2	2	2	2	2
Доля особей автогенных видов	0.244	0.387	0.045	0.070	0.011
Доля условной биомассы автогенных видов	0.291	0.474	0.065	0.081	0.024
Доля особей аллогенных видов	0.756	0.613	0.955	0.930	0.989
Доля условной биомассы аллогенных видов	0.709	0.526	0.935	0.919	0.976
Количество видов-специалистов	5	5	4	1	3
Доля особей видов-специалистов	0.899	0.968	0.972	0.843	0.945
Доля условной биомассы видов-специалистов	0.825	0.841	0.928	0.708	0.864
Количество видов-генералистов	4	4	2	4	4
Доля особей видов-генералистов	0.101	0.032	0.028	0.157	0.055
Доля условной биомассы видов-генералистов	0.175	0.159	0.072	0.292	0.136
Доминантный вид по числу особей	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Доминантный вид по значению условной биомассы	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	с/ал	с/ал	с/ал	с/ал	с/ал
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.707	0.574	0.929	0.843	0.943
Индекс Бергера-Паркера по значению условной биомассы	0.593	0.440	0.865	0.708	0.856
Выраненность видов по числу особей	0.483	0.468	0.191	0.371	0.137
Выравненность видов по значению условной биомассы	0.592	0.586	0.305	0.538	0.262
Индекс Шеннона по числу особей	1.061	1.029	0.343	0.597	0.266
Индекс Шеннона по значению условной биомассы	1.302	1.287	0.547	0.865	0.509
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.240	0.388	-	0.887	0.0001

Таблица 3

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов голяна из р. Човью

Вид паразита	l	Даты									
		16 июня n=15		30 июня n=15		8 июля n=15		9 августа n=15		18 сентября n=15	
		N	ln(l*N)	N	ln(l*N)	N	ln(l*N)	N	ln(l*N)	N	ln(l*N)
<i>Myxobolus bramae</i>	0.48	0	-	0	-	0	-	0	-	2	-0.04
<i>M. cybinae</i>	0.26	0	-	1	-1.35	3	-0.25	0	-	0	-
<i>M. albovae</i>	0.50	3	0.41	1	-0.69	2	0	1	-0.69	6	1.1
<i>M. lomi</i>	0.25	1	-1.39	4	0	8	0.69	1	-1.39	4	0
<i>Apiosoma piscicolum</i>	0.05	3284	5.10	1795	4.5	0	-	30	0.41	1382	4.2
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.26	2	-0.65	7	0.60	9	0.85	0	-	1	-1.35
<i>Gyrodactylus macronychus</i>	0.16	9	0.36	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>G. aphyae</i>	0.22	86	2.94	226	3.91	18	1.38	0	-	4	-0.13
<i>G. magnificus</i>	0.22	18	1.38	2	-1.51	1	-1.51	0	-	0	-
<i>G. laevis</i>	0.13	0	-	0	-	0	-	16	0.73	1	-2.04
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	0.28	5	0.34	3	-0.17	0	-	0	-	0	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.18	18	1.18	9	0.48	1	-1.71	0	-	0	-
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	1.48	0	-	4	1.78	0	-	1	0.39	1	0.39
<i>Diplostomum phoxini l.</i>	0.15	423	4.15	380	4.04	598	4.5	317	3.86	800	4.8
<i>Ichthyocotylurus platycephalus l.</i>	0.43	29	2.52	26	2.41	17	1.99	33	2.65	39	2.82
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.21	8	0.52	5	0.05	0	-	9	0.64	3	-0.46

Примечание. N – число собранных особей паразита (для миксоспоридий – цист); l – приведенный линейный размер вида (корень кубический из произведения длины, ширины и высоты тела); ln – натуральный логарифм; l\*N – условная биомасса.

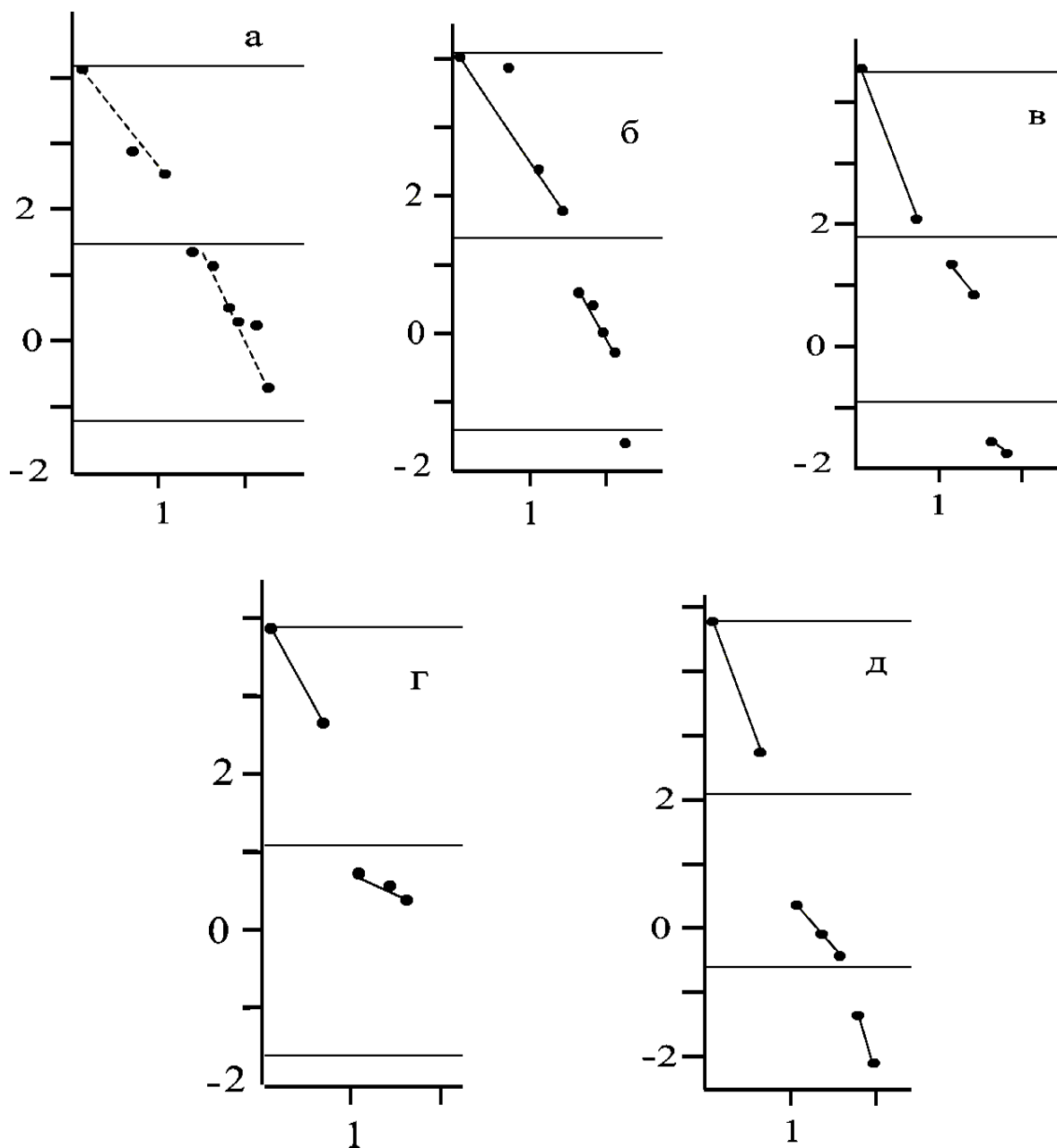


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс многоклеточных паразитов гольяна речного из р. Човью в разные сезоны 2000 г.

а – 16 июня; б – 30 июня; в – 8 июля; г – 9 августа; д – 18 сентября.

По оси абсцисс – упорядоченный ряд значений условных биомасс видов паразитов образующих компонентное сообщество; по оси ординат – порядковые номера последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда. Шкала логарифмическая. Прямые, параллельные оси абсцисс – теоретически рассчитанные критические уровни.

Таблица 4

## Характеристика компонентных сообществ паразитов голяна речного из р. Човью в 2000 г.

Показатели	Даты отлова рыбы				
	16 июня	30 июня	8 июля	9 августа	18 сентября
Исследовано рыб	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	12	13	9	8	11
Общее число особей паразитов	3886	2463	657	408	2243
Общее значение условной биомассы	273.03	221.10	107.49	69.44	214.21
Количество автогенных видов	10	11	7	6	9
Количество аллогенных видов	2	2	2	2	2
Доля особей автогенных видов	0.884	0.835	0.064	0.142	0.626
Доля условной биомассы автогенных видов	0.722	0.692	0.098	0.111	0.362
Доля особей аллогенных видов	0.116	0.165	0.936	0.858	0.374
Доля условной биомассы аллогенных видов	0.278	0.308	0.902	0.889	0.638
Количество видов-специалистов	6	7	6	2	4
Доля особей видов-специалистов	0.139	0.262	0.970	0.779	0.361
Доля условной биомассы видов-специалистов	0.324	0.499	0.921	0.691	0.566
Количество видов-генералистов	6	6	3	6	7
Доля особей видов-генералистов	0.861	0.738	0.030	0.221	0.639
Доля условной биомассы видов-генералистов	0.676	0.501	0.079	0.309	0.434
Доминантный вид по числу особей	<i>A. piscicolum</i>	<i>A. piscicolum</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>A. piscicolum</i>
Доминантный вид по значению условной биомассы	<i>A. piscicolum</i>	<i>A. piscicolum</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	г/ав	г/ав	с/ал	с/ал	г/ав; с/ал
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.845	0.729	0.910	0.777	0.616
Индекс Бергера-Паркера по значению условной биомассы	0.601	0.406	0.834	0.685	0.560
Выраненность видов по числу особей	0.242	0.342	0.207	0.408	0.334
Выравненность видов по значению уловной биомассы	0.491	0.577	0.326	0.484	0.452
Индекс Шеннона по числу особей	0.601	0.877	0.455	0.848	0.801
Индекс Шеннона по значению условной биомассы	1.220	1.480	0.717	1.007	1.085
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.221	0.486	0.072	0.448	0.706

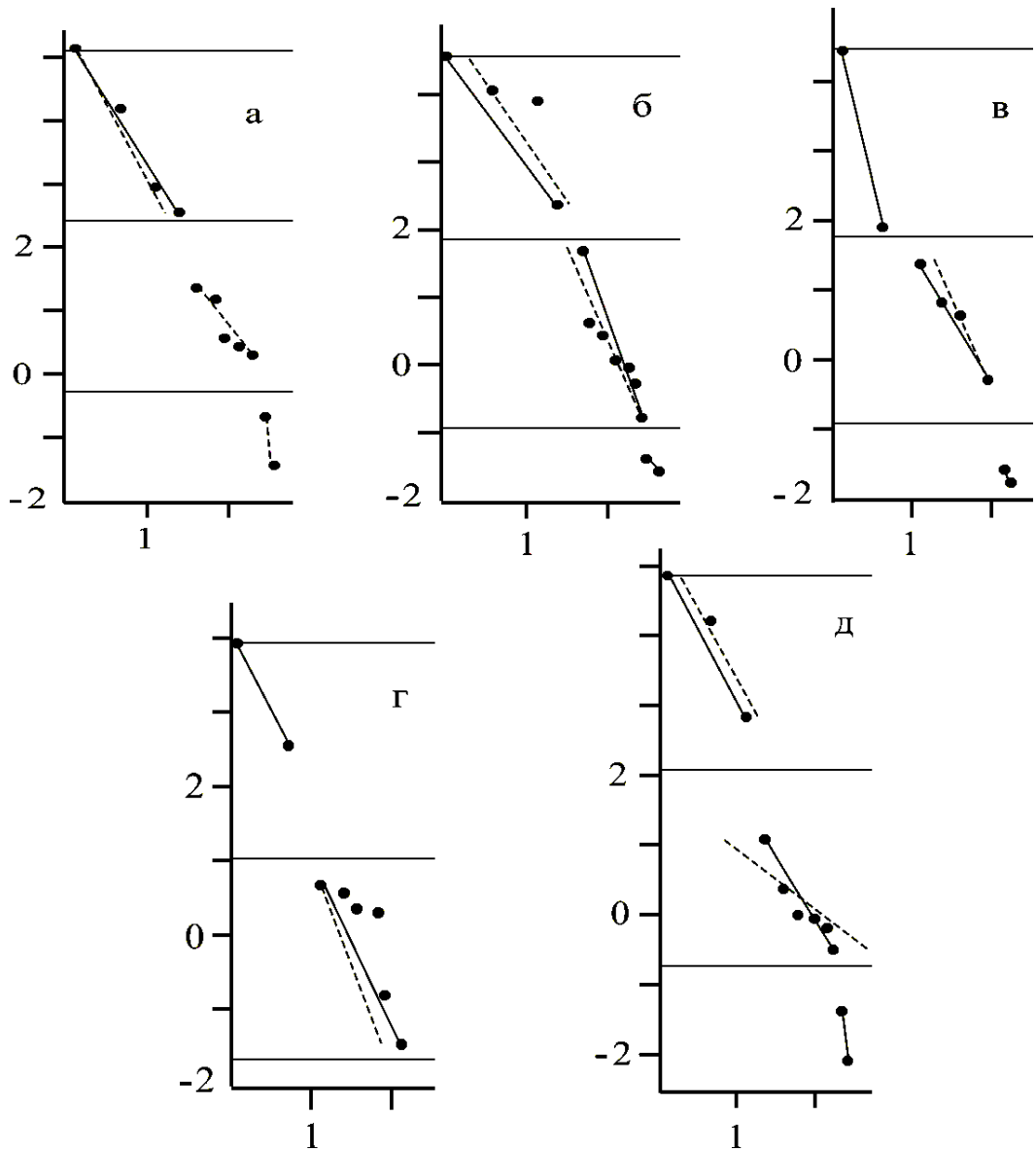


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов (простейшие и многоклеточные) гольяна речного из р. Човью в разные сезоны 2000 г.  
 Обозначения как на рис. 1.

Сумма ошибок уравнений регрессии в это время минимальна, что показывает хорошую сбалансированность по биомассе оставшихся 4 видов 2-й группы (*Gyrodactylus aphyae*, *Dactylogyrus borealis*, *Muxobolus lomi*, *M. cybinae*). В августе паразитофауна гольяна опять пополняется инфузориями, нематодами, *Gyrodactylus laevis*, но исчезают другие виды низших моногеней, падает уровень инвазированности *Diplostomum phoxini* рыб. Вторая половина июля – это время “цветения” воды в р. Човью, прозрачность ее вод в этот период такова, что дно невозможно рассмотреть уже на глубине 20-30 см. Видимо, в это время наиболее инвазированные рыбы погибают, что и вызывает падение индекса обилия *D. phoxini*. Следовательно, в августе завершается разрушение старого сообщества и начинает формироваться новое. Это переходное его состояние выражается, несмотря на минимальное видовое богатство, в росте ошибки уравнения регрессии до 0.448. В сентябре увеличивается разнообразие паразитофауны гольяна, число особей паразитов взрывообразно вырастает. Это время формирования нового сообщества, где связи видов, судя по сумме ошибок уравнений регрессии, еще не установились. Действительно, характеристики сообщества в сентябре почти полностью соответствуют значениям индексов, характеризующих сообщество в состоянии формирования (Доровских, 2002а). Величины индексов и других показателей, описывающих состояние сообщества в июне, в значительной мере соответствуют характеристикам сообщества в сформированном состоянии (Доровских, 2002а). Характеристики же сообщества в июле и августе по своим значениям занимают промежуточное положение между величинами показателей, свойственных сообществу в состояниях разрушения и формирования, что соответствует действительности. В это время особи одних видов паразитов отмирают, а у других их видов начинается процесс заселения хозяина новым поколением.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Итак, в обоих случаях как при рассмотрении только многоклеточных паразитов, так и всего видового состава последних отмечается наличие трех состояний компонентного сообщества. Это сформированное сообщество в июне, разрушающееся в июле и августе, формирующееся в сентябре. При работе со всем видовым составом удалось уловить начало разрушения сообщества еще 30 июня, а начало процесса его формирования в августе. При рассмотрении только многоклеточных паразитов сообщество в июне определяется (по: Пугачев, 1999) как зрелое (сбалансированное), в июле, августе и сентябре оно по своим характеристикам приближается к незрелому (несбалансированному) состоянию. При учете одноклеточных паразитов это же сообщество в июне, августе и сентябре, по индексам вычисленным по биомассе паразитов, характеризуется как зрелое, по числу особей – больше как незрелое, а в июле обе группы индексов позволяют отнести его к незрелому состоянию. Однако эти незрелые состояния по существу различны. В июле – это результат отмирания особей паразитов прошлой генерации, в августе и сентябре – результат появления нового их поколения. Видимо, эти состояния следует различать, что и достигается при выделении состояний формирования, разрушения и сформированности.



В случае рассмотрения всего видового состава паразитов отмечаем большую, чем с многоклеточными паразитами, разницу значений индексов вычисленных по данным о числе особей паразитов и их биомассе. Особенно это заметно в середине июня в период сформированного состояния сообщества. Этот факт вместе с высокими ошибками уравнений регрессии и наличием высокой численности апиозом указывает на нарушение структуры компонентного сообщества паразитов гольяна из р. Човью. Это вполне объяснимо, так как р. Човью – это загрязненный водоем, куда попадают стоки с прилегающих сельскохозяйственных полей, с поселка, коровника и свинарника. Однако загрязнение носит сезонный характер. Наиболее сильная загрязненность отмечается в мае-июне, затем она снижается и с началом дождей в конце августа, в сентябре вновь усиливается.

Из обзора следует, что работа только с многоклеточными паразитами, позволяя выявить общую картину динамики сообщества за период наблюдений, не дает возможности уловить начало процессов его разрушения и формирования, а также указать на имеющиеся нарушения в структуре сообщества, вызванные загрязнением водоема, особенно если это загрязнение, как в р. Човью, носит сезонный характер.

Таким образом, названные три состояния компонентного сообщества паразитов рыб существуют. Они приурочены к срокам отличным от таковых для сообществ кишечных гельминтов рыб умеренной зоны. Формирование сообществ кишечных гельминтов угря (*Anguilla anguilla*) в Англии (Kennedy, 1997) и язя (*Leuciscus idus*) Рыбинского водохранилища (Жохов, 2003) начинается в начале лета. В мае их видовое богатство минимально, в августе – максимально. В условиях бассейна среднего течения р. Вычегды видовое богатство сообщества паразитов гольяна максимально в июне, минимально – в августе, когда оно начинает формироваться.

## **5.2. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне верхнего течения реки Северной Двины\***

Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов

В 1920-х гг. были получены первые данные по сезонной динамике ихтиопаразитофауны (Быховский, 1929), а уже в 1950-х и 1970-х гг. появились обобщения сведений по сезонной динамике паразитофауны рыб и зараженности отдельными видами паразитов своих хозяев (Догель, 1958; Chubb, 1977, 1982). Такие работы выполнялись и выполняются в Карелии (Шульман и др., 1974; Румянцев, 2007), Республике Коми (Доровских, 1988; Степанов, Доровских, 2008), Ленинградской области (Лосева, 1983), Азербайджане (Гулиев, 2003), на Волжских водохранилищах (Тютин, 1996), на озерах Вологодской области (Тирахов, 1998) и т.д. Проведены такие исследования и в бассейне р. С. Двины (Доровских, 1988).

---

\* Результаты работы представлены в журнале: Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2009. № 3. С. 33-43

Установлено, что в бассейне среднего течения р. Вычегды (приток р. С. Двины) в мае-июне паразиты наиболее многочисленны, они откладывают яйца или производят молодь, в июле происходит отмирание их старых особей, и этот процесс постепенно сходит на нет, завершаясь обычно в августе. В июле начинается заражение новой генерацией паразитов рыб, этот процесс постепенно набирает темпы, достаточно заметным становится в сентябре и может продолжаться у некоторых видов вплоть до мая следующего года.

Изучать, как сообщества кишечных гельминтов и паразитов рыб в целом реагируют на смену сезонов года, стали недавно (Kennedy, 1997; Пугачев, 1999, 2000; Жохов, 2003; Русинек, 2005, 2007). Показано, что сообщества ихтиопаразитов в течение года последовательно проходят несколько состояний (Доровских, 2002; Голикова, 2005; Степанов, 2007): первое отличается максимальными значениями числа видов, количества особей и биомассы паразитов, второе характеризуется отмиранием особей паразитов генерации прошлого года рождения, третье - появлением новой генерации паразитов.

Поскольку этот вывод сделан на материалах, собранных в разные годы из разных водоемов, включая и загрязненные, то было решено уточнить характеристики сообщества паразитов гольяна в разные сезоны года из одного и того же участка экологически благополучного водоема.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор материала произведен по общепринятой методике с мая по август 2003 г. из р. Улчекша, притока р. Лузы (Прилузский р-н, Республика Коми). Объем всех выборок по 15 экз. рыб. Вскрыто 120 экз. гольяна возраста 2+-3+. Расчет структуры сообщества паразитов произведен без учета представителей р. *Trichodina*.

Возраст рыбы определен по чешуе и отолитам.

Для того чтобы иметь возможность получить дополняющие друг друга данные, расчет индексов разнообразия и прочих показателей произвели только для многоклеточных паразитов и для всего сообщества, включая простейших.

Под сообществом понимается "...совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющая собой экологическое единство..." (Биологический... 1986, с. 595). В таком смысле сообщество может включать как организмы всех трофических уровней, так и только консументов (Несис, 1977), каковыми являются паразиты. В работе использованы следующие понятия (Пугачев, 1999): "автогенные виды" – виды, заканчивающие жизненный цикл в пределах гидробиоценоза; "аллогенные виды" – используют рыб и беспозвоночных как промежуточных хозяев, завершая развитие в птицах и млекопитающих либо в позвоночных, в основном связанных с сушей; "виды-специалисты" – виды, встречающиеся только у рыб одного вида, рода или даже семейства; "виды-генералисты" – обычно приурочены к нескольким родам или семействам рыб.

Для описания сообществ использованы:

1) индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона

$$H_p = - \sum p_{i1} \ln p_{i1}, \quad H_b = - \sum p_{i2} \ln p_{i2};$$

2) индекс выравненности видов в сообществе по обилию

$$E_p = H_p / \ln S, \quad E_b = H_b / \ln S;$$

3) индекс доминирования Бергера-Паркера

$$d_p = N_{\max} / N_T, \quad d_b = B_{\max} / B_T,$$

где  $N_T$  – общее количество особей паразитов всех видов в сообществе, для миксоспоридий – цист;  $N_{\max}$  – число особей доминантного вида;  $B_T$  – общая биомасса или условная биомасса всех особей паразитов всех видов в сообществе;  $B_{\max}$  – биомасса или условная биомасса всех особей доминантного вида;  $S$  – количество видов;  $n_i$  – число особей  $i$ -го вида;  $b_i$  – биомасса или условная биомасса  $i$ -го вида;  $p_{i1}$  – относительное обилие  $i$ -го вида равно  $n_i / N_T$  и  $p_{i2}$  – относительное обилие  $i$ -го вида, равно  $b_i / B_T$ .

При построении графиков, характеризующих структуру сообществ, по оси абсцисс откладывали порядковые номера последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда, по оси ординат – упорядоченный ряд значений условных биомасс видов, образующих сообщество. Обе шкалы логарифмические. Применены натуральные логарифмы. В итоге все виды разбивались на группы (рис. 1, 2). Количественная оценка состояния структуры сообщества получена вычислением ошибок уравнений регрессии для полученных групп видов в отдельности с последующим их суммированием (Доровских, 2002).

Продемонстрируем описание сообществ. В табл. 1 приведены качественные и количественные характеристики паразитофауны гольяна, в табл. 2 – значения индексов, подсчитанных по данным о числе и условной биомассе особей, найденных видов паразитов. В табл. 3 даны размеры тела и логарифмы условных биомасс паразитов. На основе последних данных построены графики (рис. 1). Пограничные, между полученными группами видов, значения биомасс отсчитываются от вида с максимальной биомассой путем деления ее на 15.15, полученное значение вновь делим на 15.15 и т.д. (Жирмунский, Кузьмин, 1990). Отсчет границ названных интервалов производится от величины биомассы вида – доминанта, так как именно популяционные свойства доминантов определяют функциональные свойства сообществ (Данилов, Шварц, 1972). Таким образом, каждая из групп видов в сообществе паразитов рыб занимает интервал, равный 15-кратной разнице между максимально и минимально возможными величинами биомасс видов, составляющих эту группу сообщества.

Условная биомасса – среднее геометрическое из произведения максимальных значений длины, ширины и высоты тела паразита данного вида, умноженное на число найденных его особей.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У гольяна из р. Улчекша нашли 20 видов паразитов, из них 14 видов многоклеточные (табл. 1). Их число колебалось от 16 в середине июня до 8 в конце августа, многоклеточных 12 и 6 видов соответственно. На протяжении всего периода исследований у рыб присутствовали только личиночные стадии *Raphidascaris acus* и *Diplostomum phoxini*.

Таблица 1

## Паразитофауна гольяна из р. Улчекша

Вид паразита	Дата отлова рыбы							
	17 мая	1 июня	15 июня	29 июня	13 июля	27 июля	10 августа	24 августа
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	1(0.2)	-		1(0.33)	2(15.6)	-	-	-
<i>Myxobolus bramae</i> Reuss, 1906	-	-	-	-	1(0.2)	1(0.07)	2(0.47)	1(0.07)
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	4(0.93)	4(0.93)	5(12.3)	-	3(0.47)	4(0.47)	4(1.1)	2(0.53)
<i>M. cybinae</i> Mitenev, 1971	-	-	-	-	1(0.07)	1(0.07)	-	-
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	-	-	2(1.93)	2(6.33)	-	-	-	-
<i>Trichodina</i> sp.	+	-	+	+	-	-	-	-
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	1(0.07)	-	1(0.13)	3(0.27)	4(0.47)	6(1.0)	3(0.4)	1(0.13)
<i>Pellucidhaptor merus</i> (Zaika, 1961)	-	-	-	?(0.13)	1(0.07)	-	-	-
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	?(3.47)	?(9.87)	?(70.8)	?(106.4)	?(32.1)	?(1.0)	?(0.27)	1(0.07)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	?(4.33)	?(2.67)	?(9.8)	?(3.13)	?(0.47)	?(0.33)	?(0.27)	-
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	1(0.07)	1(0.07)	?(0.2)	?(0.27)	-	-	-	-
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	?(0.4)	?(0.47)	?(0.47)	?(0.33)	1(0.07)	-	?(0.13)	-
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	?(0.2)	?(0.33)	?(0.87)	?(1.07)	?(0.13)	-	1(0.07)	-
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	?(1.27)	?(3.27)	?(4.13)	?(5.53)	?(0.08)	?(0.13)	?(0.8)	-
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	4(0.27)	2(0.2)	4(0.27)	2(0.2)	3(0.2)	2(0.13)	1(0.07)	-
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	-	-	1(0.07)	-	-	-	1(0.07)	-
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	15(58.6)	15(49.6)	15(50.73)	15(67.8)	15(56.87)	15(52.9)	15(58.3)	15(46.8)
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845) larvae	-	5(0.33)	1(0.07)	-	4(1.27)	1(0.07)	2(0.4)	5(0.73)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	15(10.4)	15(10.33)	15(60.5)	11(2.93)	15(4.2)	11(3.93)	10(3.1)	13(4.1)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	1(0.13)	-	-	-	-	1(0.07)	-	1(0.07)

Примечание: за скобками число зараженных данным видом паразита рыб; в скобках – индекс обилия; ? – паразиты собраны из осадка в материальной банке, в которой рыба хранилась до вскрытия.

Таблица 2

## Характеристика компонентного сообщества многоклеточных паразитов гольяна из р. Улчекша

Показатели	Дата отлова рыбы							
	17 мая	1 июня	15 июня	29 июня	13 июля	27 июля	10 августа	24 августа
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	11	10	12	11	11	9	11	6
Общее число особей паразитов	1188	1157	2160	2821	1419	893	958	784
Общее значение условной биомассы	181.5	183.3	399.2	538.1	253.8	137.8	147.1	120.4
Количество автогенных видов	10	9	11	10	10	8	10	5
Количество аллогенных видов	1	1	1	1	1	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0.260	0.357	0.648	0.639	0.411	0.112	0.087	0.098
Доля биомассы автогенных видов	0.258	0.378	0.708	0.710	0.485	0.118	0.088	0.095
Доля особей аллогенных видов	0.740	0.643	0.352	0.361	0.589	0.888	0.913	0.902
Доля биомассы аллогенных видов	0.742	0.642	0.292	0.290	0.515	0.882	0.912	0.905
Количество видов-специалистов	8	7	8	9	8	5	7	3
Количество видов-генералистов	3	3	4	2	3	4	4	3
Доля особей видов-специалистов	0.864	0.859	0.952	0.983	0.941	0.929	0.944	0.906
Доля биомассы видов-специалистов	0.894	0.901	0.971	0.990	0.951	0.943	0.953	0.912
Доля особей видов-генералистов	0.136	0.141	0.048	0.017	0.059	0.071	0.056	0.094
Доля биомассы видов-генералистов	0.106	0.099	0.029	0.010	0.049	0.057	0.047	0.088
Доминантный вид по числу особей	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ав/с	ав/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.740	0.643	0.492	0.566	0.589	0.888	0.913	0.895
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.742	0.622	0.577	0.643	0.515	0.882	0.912	0.894
Выравненность видов по числу особей	0.390	0.506	0.493	0.416	0.415	0.225	0.178	0.235
Выравненность видов по биомассе	0.413	0.525	0.454	0.385	0.427	0.252	0.191	0.264
Индекс Шеннона по числу особей	0.935	1.166	1.224	0.998	0.994	0.494	0.427	0.421
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.991	1.209	1.129	0.924	1.023	0.553	0.459	0.473
Ошибка уравнений регрессии	0.303	0.076	0.261	0.056	0.080	0.141	0.111	0.021

Таблица 3

## Приведенные линейные размеры паразитов гольяна из р. Улчекша, мм

Вид паразита	<i>l</i>	Дата отлова рыбы															
		17 мая		1 июня		15 июня		29 июня		13 июля		27 июля		10 августа		24 августа	
		<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )
<i>Myxidium rhodei</i>	0.38	3	0.13	0	-	9	1.22	5	0.64	234	4.48	0	-	0	-	0	-
<i>Myxobolus musculi</i>	0.24	14	1.22	14	1.22	184	3.80	0	-	7	0.53	7	0.53	16	1.35	8	0.66
<i>M. bramae</i>	0.90	0	-	0	-	0	-	0	-	3	0.99	1	-0.11	7	1.84	1	-0.11
<i>M. cybinae</i>	0.20	0	-	0	-	0	-	0	-	1	-1.61	1	-1.23	0	-	0	-
<i>M. lomi</i>	0.25	0	-	0	-	29	1.98	95	3.16	0	-	0	-	0	-	1	-1.39
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.26	1	-1.35	0	-	2	-0.65	4	0.04	7	0.60	15	1.36	6	0.45	0	-
<i>Pellucidhaptor merus</i>	0.33	0	-	0	-	0	-	2	-0.41	1	-1.11	0	-	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	0.22	52	2.42	148	3.47	1062	5.44	1596	5.85	481	4.65	15	1.18	4	-0.14	1	-1.53
<i>G. macronychus</i>	0.16	65	2.34	40	1.86	147	3.16	47	2.02	7	0.11	5	-0.22	4	-0.45	0	-
<i>G. laevis</i>	0.13	1	-2.06	1	-2.06	3	-0.96	4	-0.67	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>G. limneus</i>	0.15	6	-0.11	7	0.05	7	0.05	5	-0.29	1	-1.90	0	-	2	-1.21	0	-
<i>G. pannonicus</i>	0.15	3	-0.80	5	-0.29	13	0.67	16	0.87	2	-1.21	0	-	1	-1.90	0	-
<i>G. magnificus</i>	0.22	19	1.42	49	2.36	62	2.60	83	2.89	12	0.96	2	-0.84	12	0.96	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.23	0	-	0	-	1	-1.47	0	-	0	-	0	-	1	-1.47	0	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.18	4	-0.32	3	-0.60	4	-0.32	3	-0.60	3	-0.60	2	-1.01	1	-1.70	0	-
<i>Diplostomum phoxini</i>	0.15	879	4.90	744	4.74	761	4.76	1017	5.05	853	4.87	793	4.80	875	4.90	702	4.68
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	0.28	0	-	5	0.32	1	-1.29	0	-	19	1.66	1	-1.29	6	0.51	11	1.11
<i>Raphidascaris acus</i>	0.11	156	2.79	155	2.79	97	2.32	44	1.53	63	1.89	59	1.82	46	1.57	61	1.86
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1.07	2	0.76	0	-	0	-	0	-	0	-	1	0.07	0	-	1	0.07

Примечание: *n* – число собранных особей паразита (для микроспоридий – цист); *l* – приведенный линейный размер вида; ln – натуральный логарифм.

Таблица 4

## Характеристика компонентного сообщества паразитов гольяна из р. Улчекша

Показатели	Дата отлова рыбы							
	17 мая	1 июня	15 июня	29 июня	13 июля	27 июля	10 августа	24 августа
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	13	11	15	13	15	12	13	8
Общее число особей паразитов	1205	1171	2382	2921	1694	902	981	787
Общее значение условной биомассы	186.0	186.6	454.4	563.5	346.8	140.7	157.3	121.7
Количество автогенных видов	12	10	14	12	14	11	12	7
Количество аллогенных видов	1	1	1	1	1	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0.271	0.365	0.681	0.652	0.496	0.121	0.108	0.108
Доля биомассы автогенных видов	0.276	0.389	0.743	0.723	0.623	0.136	0.147	0.116
Доля особей аллогенных видов	0.729	0.635	0.319	0.348	0.504	0.879	0.892	0.892
Доля биомассы аллогенных видов	0.724	0.611	0.257	0.277	0.377	0.864	0.853	0.884
Количество видов-специалистов	8	7	9	10	9	6	7	3
Количество видов-генералистов	5	4	6	3	6	6	6	5
Доля особей видов-специалистов	0.851	0.849	0.876	0.987	0.806	0.921	0.922	0.896
Доля биомассы видов-специалистов	0.872	0.884	0.869	0.983	0.697	0.925	0.892	0.890
Доля особей видов-генералистов	0.149	0.151	0.124	0.013	0.194	0.079	0.078	0.104
Доля биомассы видов-генералистов	0.128	0.116	0.131	0.017	0.303	0.075	0.108	0.110
Доминантный вид по числу особей	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ав/с	ав/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.729	0.635	0.446	0.546	0.504	0.879	0.892	0.892
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.724	0.611	0.507	0.614	0.377	0.864	0.853	0.884
Выравненность видов по числу особей	0.391	0.507	0.543	0.437	0.479	0.222	0.212	0.215
Выравненность видов по биомассе	0.427	0.533	0.530	0.420	0.515	0.266	0.277	0.257
Индекс Шеннона по числу особей	1.003	1.217	1.472	1.120	1.296	0.552	0.543	0.447
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.095	1.278	1.436	1.078	1.393	0.661	0.711	0.534
Ошибка уравнений регрессии	0.307	0.072	0.235	0.116	0.139	0.135	0.163	0.055

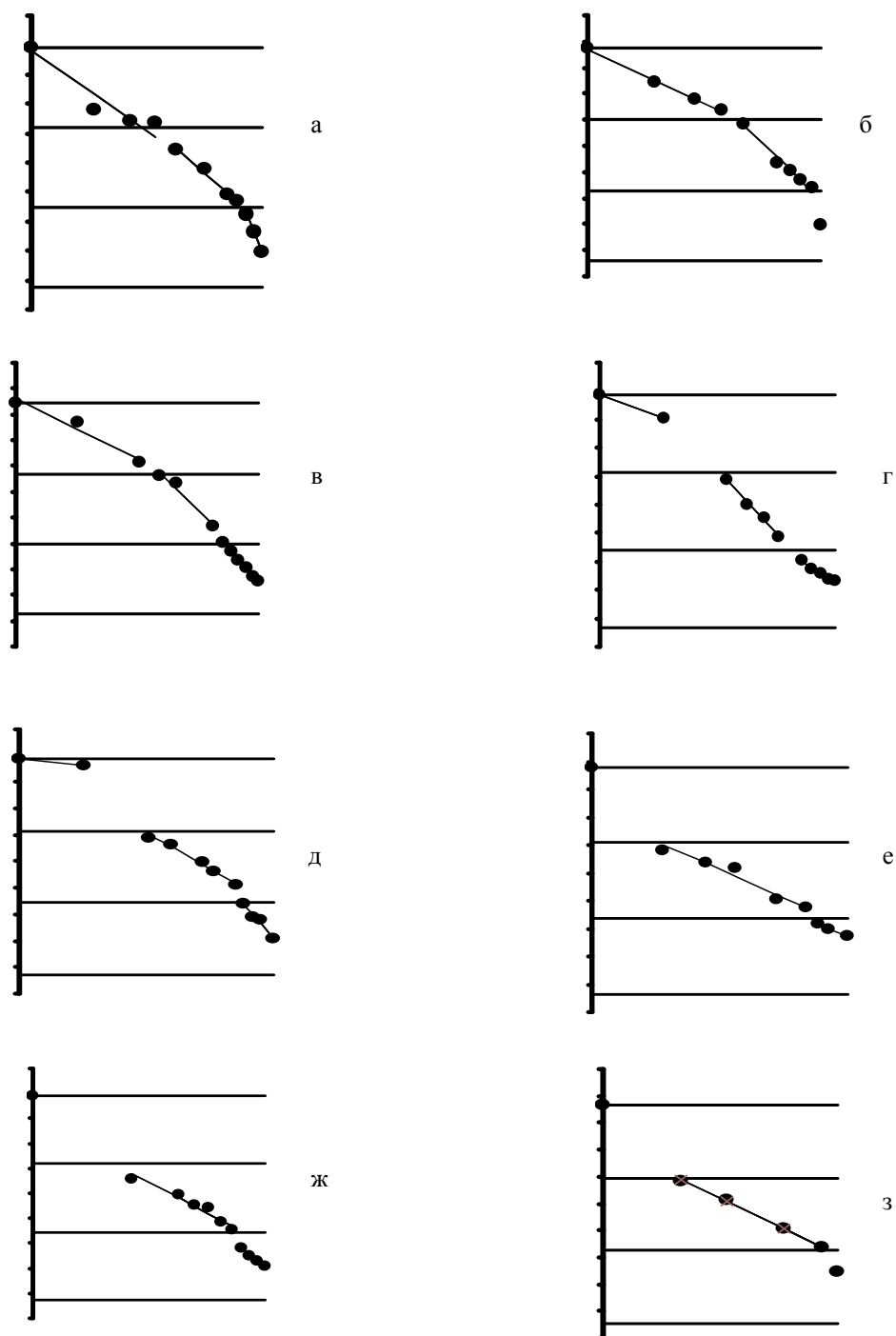


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс многоклеточных паразитов гольяна.

Рыба отловлена: а – 15.05.2003 г.; б – 1.06.2003 г.; в – 15.06.2003 г.;

г – 29.06.2003 г.; д – 13.07.2003 г.; е – 27.07.2003 г.; ж – 10.08.2003 г.; з – 24.08.2003 г.

По оси абсцисс – натуральные логарифмы порядковых номеров последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда; по оси ординат – натуральные логарифмы значений условных биомасс видов паразитов, образующих компонентное сообщество. Прямые, параллельные оси абсцисс, – теоретически рассчитанные критические уровни.



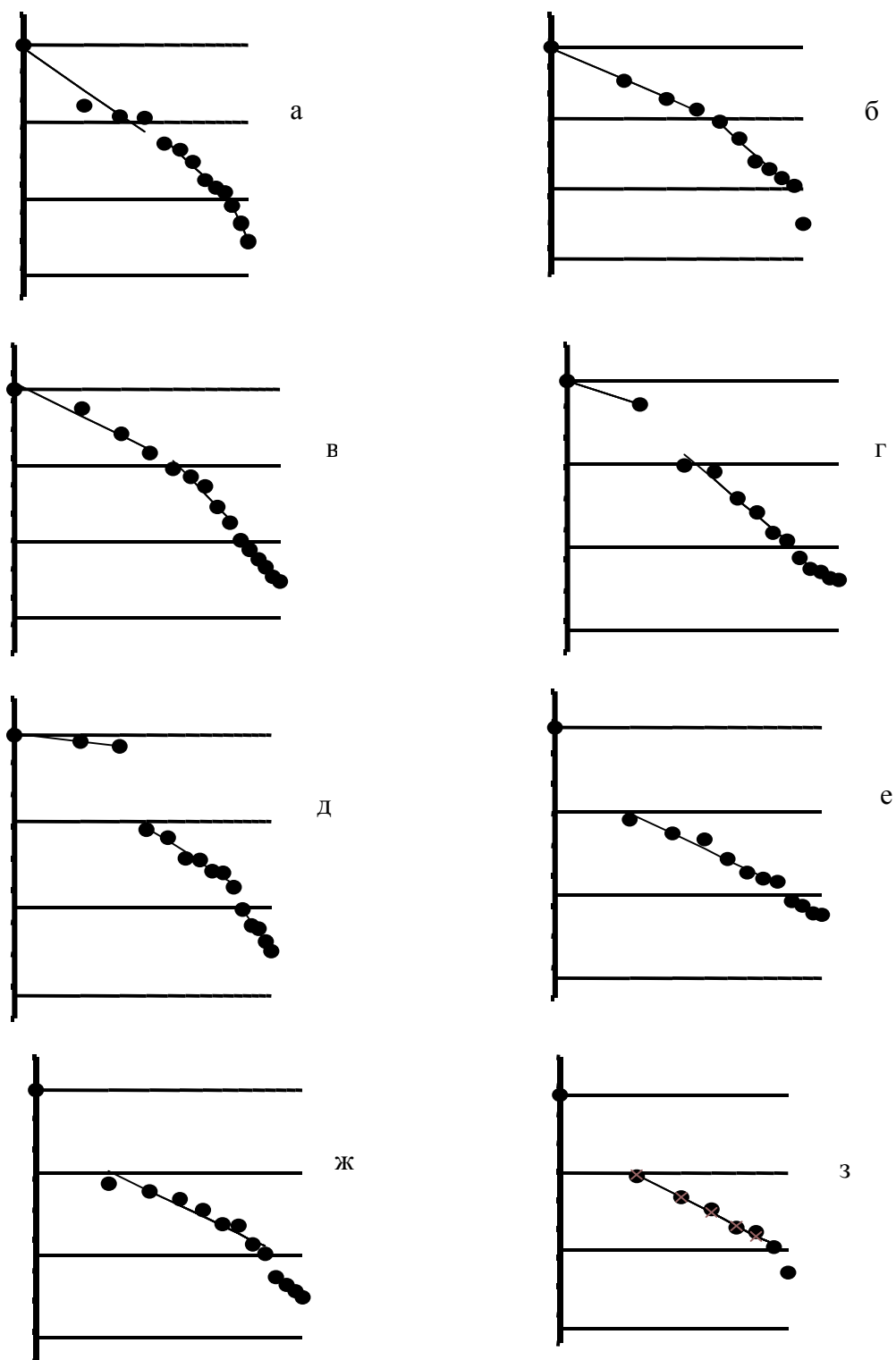


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из р. Улчекша.  
 Рыба отловлена: а – 15.05.2003 г.; б – 1.06.2003 г.; в – 15.06.2003 г.; г – 29.06.2003 г.; д – 13.07.2003 г.; е – 27.07.2003 г.; ж – 10.08.2003 г.; з – 24.08.2003 г.

Параметры, характеризующие сообщества как многоклеточных паразитов, так и всего их состава изменяются синхронно. На протяжении всего срока наблюдений, кроме

2-й половины июня, когда в сообществе лидирует автогенный вид *Gyrodactylus aphyae*, доминирует аллогенный вид *Diplostomum phoxini* (табл. 2, 4).

Наивысшие численность и биомасса паразитов были во 2-й половине июня, низшие – в конце августа. Весь период наблюдений аллогенные виды были представлены только *D. phoxini*. Наиболее высокие значения доли аллогенных видов отмечены в конце июля – августе, автогенных – в конце июня. Лидерами оставались и виды-специалисты, их доля в сообществе с мая по август почти не менялась, тогда как число их видов колебалось с 3 в августе и до 9 в июне (3 и 10 видов многоклеточных соответственно). Низшие значения индекса доминирования отмечены в середине июня, высшие – в конце июля и августе. Наименьшее значение индекса выравненности видов было в конце июля и августе, наибольшее – в июне. Величина индекса Шеннона снижалась от июня к августу (табл. 2, 4). Число групп видов в сообществе, выделенных по соотношению их биомасс, оставалось постоянным с мая по август и равнялось трем (табл. 3; рис. 1, 2). В мае – начале июня в 1-ю группу паразитов входили 4 вида, в конце июня – 2, середине июля – 3 (2), в конце июля – августе – 1 вид. Значительно более вариабельной по числу видов является 3-я группа паразитов, образованная малочисленными видами.

Сумма ошибок уравнений регрессии превышало свое критическое значение, равное 0.250 (Доровских, 2002), только в мае и в случае с сообществом многоклеточных паразитов еще в середине июня (табл. 2, 4).

Характеристики рассматриваемых сообществ во 2-й половине июня отличаются от ранее опубликованных показателей сообщества паразитов гольяна из р. Човью (Доровских, Голикова, 2004), тоже относящейся к бассейну р. С. Двины. Это касается видов доминантов, значений долей автогенных и аллогенных видов, величин индексов видового разнообразия и числа групп видов, выделенных по соотношению их биомасс. Зато в июле и августе показатели, характеризующие эти два сообщества, очень близки, особенно у сообществ многоклеточных паразитов. Однако в 1-й декаде августа сообщество паразитов гольяна из р. Улчекша состояло из трех групп видов, р. Човью – двух. Последнее, видимо, связано с меньшим числом видов многоклеточных паразитов, входящих в состав сообщества паразитов из р. Човью (Доровских, Голикова, 2004) и, как следствие, минимальными показателями числа особей и биомассы паразитов.

Отмеченные сезонные изменения характеристик сообщества паразитов гольяна из р. Улчекша вполне объяснимы. Действительно, в мае – начале июня идет процесс увеличения зараженности рыбы микроспоридиями *Myxobolus musculi*, моногенеями р. *Gyrodactylus* и личинками нематоды *Raphidascaris acus* (табл. 1). Паразиты в это время представлены размножающимися гиродактилюсами, не приступившими к яйцекладке дактилогирисами, трематодами, скребнями и личиночными стадиями гельминтов, использующих рыб как промежуточных хозяев. В мае биомассы видов, вошедших в первую группу сообщества, не сбалансированы (рис. 1, 2), что обеспечивает высокие значения суммы ошибок уравнений регрессии (табл. 2, 4).

В середине июня, в период, близкий к максимальному насыщению сообщества видами и особями паразитов, из-за увеличения зараженности гольяна гиродактилюсами отношения биомасс видов вновь дестабилизируются и сумма ошибок уравнений регрессии поднимается до величины, близкой пороговому значению или в случае сообщества мно-

гоклеточных паразитов превышающей его. *Diplostomum phoxini* уступает лидерство *Gyrodactylus aphyae*. В это время сообщество состоит из размножающихся особей дактилогирид, трематод, скребней и видов паразитов, для которых рыба служит промежуточным хозяином. Такое сообщество характеризуется самыми высокими значениями индексов Шеннона и выравненности видов, низкими – индекса доминирования (табл. 2, 4).

Во 2-й половине июня продолжился рост численности и биомассы вида доминанта *Gyrodactylus aphyae*, исчезли цисты *Muxobolus musculi*, снизилась зараженность личинками нематод гольяна. Сообщество достигло максимальных значений числа особей и биомассы паразитов. В составе первой группы видов остались только *Gyrodactylus aphyae* и *Diplostomum phoxini*. Это привело к снижению величины суммы ошибок уравнений регрессии. Значения индекса доминирования несколько увеличились, а индексов выравненности видов и Шеннона – снизились.

К середине июля упала численность гиродактилюсов, появились закончившие яйцекладку дактилогирусы и трематоды, увеличилась зараженность миксоспоридиями и личинками нематод рыбы. Отмечено значительное падение числа особей и биомассы паразитов. Доминирующее положение в сообществе вновь занял *Diplostomum phoxini*.

В конце июля и августе появляются молодые особи *Allocreadium isoporum*, *Dactylogyrus borealis* с атрофированными яичниками, малочисленными становятся черви р. *Gyrodactylus*, и только инвазированность метацеркариями *Diplostomum phoxini* гольяна сохраняется на прежнем уровне. Число особей и биомасса паразитов продолжают снижаться. Значения индекса доминирования увеличились, индексов выравненности видов и Шеннона – снизились и на таком уровне сохранялись до конца наблюдений. В конце августа в составе сообщества отмечено минимальное число видов паразитов.

Итак, сообщество паразитов гольяна из р. Улчекша в мае – начале июня еще пополняется новыми особями паразитов. В середине июня оно уже состоит из яйцекладущих паразитов и видов, использующих гольяна в качестве промежуточного хозяина. В июле, когда усиливается отмирание особей паразитов, особенно заметное по гиродактилюсам, и начинается процесс заражения *D. phoxini* рыбы, увеличивается ее зараженность миксоспоридиями, сообщество обедняется видами и в 1-й группе вплоть до конца наблюдений остается один вид *D. phoxini*. В августе сообщество состоит всего из 6 (8) видов, исчезают сильно инвазированные хозяева. Продолжают появляться особи паразитов новой генерации.

Итак, в обоих случаях, как при рассмотрении только многоклеточных паразитов, так и всего видового состава последних, отмечается наличие трех состояний сообщества. Переход сообщества из одного состояния в другое, как и было показано ранее на примере паразитов гольяна из р. Човью (Доровских, Голикова, 2004), обусловлен сменой генераций паразитов.

Таким образом, названные три состояния сообщества паразитов рыб существуют. Они приурочены к срокам, отличным от таковых для сообществ кишечных гельминтов рыб умеренной зоны. Формирование сообществ кишечных гельминтов угря (*Anguilla anguilla*) в Англии (Kennedy, 1997) и язя (*Leuciscus idus*) Рыбинского водохранилища (Жохов, 2003) начинается в начале лета. В мае их видовое богатство минимально, в августе – максимально. Число особей паразитов, их биомасса, а также видовое богатство сообществ паразитов гольяна из р. Улчекша, как и из р. Човью (Доровских, Голикова, 2004), максимальны в июне, минимальны – в августе.

## ВЫВОДЫ

В условиях бассейна верхнего течения р. С. Двины в течение весенне-летнего сезона года сообщество паразитов гольяна проходит три стадии развития, обусловленных сменой генераций составляющих его видов. Во 2-й половине июня сообщество отличается максимальными значениями числа видов, количества особей и биомассы паразитов, в июле оно характеризуется отмиранием особей паразитов генерации прошлого года рождения, в мае – самом начале июня и в конце августа – появлением молоди паразитов.

### 5.3. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов молоди гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.)<sup>\*</sup>

Г.Н. Доровских, Е.А. Голикова

Основные закономерности формирования паразитофауны с возрастом хозяина уже установлены (Столяров, 1934; Горбунова, 1936; Дубинин, 1936; Догель, 1936; 1958; Кулемина, 1969; Стрелков и др., 1981; и др.). Проведены такие исследования и в бассейне среднего течения р. Вычегды (Доровских, 1988; Голикова, 2005), где осуществлен сбор материала для этой работы. Достаточно хорошо исследована здесь и сезонная динамика ихтиопаразитофауны (Доровских, 1986; 1987; 1988; 1989; 1990; 2001а; Степанов, 1993; Голикова, 2005). На примере компонентных сообществ паразитов половозрелого гольяна из этих мест показано, что с июня по сентябрь они последовательно проходят состояния сформированности, разрушения и формирования (Доровских, 2002; Доровских, Голикова, 2004а, б). Установлено (Доровских, Степанов, 2006), что такие сообщества паразитов молоди этого вида рыб в бассейне верхнего течения р. Печоры отличаются от сообществ паразитов половозрелых рыб меньшим видовым богатством, биомассой и количеством особей паразитов. Сообщества паразитов рыб 0+ нередко характеризуются меньшим числом групп паразитов, выделенных по соотношению их биомасс, наличием двух видов - доминантов.

Цель работы: выяснить специфику формирования паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов молоди гольяна в условиях малой реки, относящейся к бассейну среднего течения р. Вычегды.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) с мая по сентябрь 2000 г. из р. Човью (приток р. Вычегды) в районе пос. Верхний Чов (микрорайон г. Сыктывкара). Рыбу отлавливали из одного и того же места на 120 м выше точки сбросов из коллектора. Исследовали 90 экз. гольяна возраста 0+ - 1+.

<sup>\*</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 2009. Т. 43. Вып. 2. С. 161-171.

Длина р. Човью 60 км, ширина русла 2-10 м, средняя глубина 0.5-1.0 м, на плесах до 3 м, на перекатах до 0.15. Русло захламлено бытовым и строительным мусором. В воде повышено содержание железа (до 4.0 мг/л),  $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$  и органики (ХПК до 32.5 мг  $\text{O}_2$ /л; окисляемость до 13.4 мг  $\text{O}_2$ /л), эпизодически - Pb и Zn, фенолов, нефтепродуктов. Понижено содержание фтора. Цветность воды в реках достигает 57-80 град. Содержание  $\text{NH}_4$  в воде этих рек, особенно в мае-июне, повышается до 1.9-2.7 мг/л (Лапицкая, 2002), зафиксированы микроорганизмы тифо-паратифозной группы и кишечная палочка (Молодкина, 2002). Таким образом, вода р. Човью может быть охарактеризована как грязная и очень грязная (Гусева и др., 1999).

Описание компонентного сообщества паразитов сделано по опубликованной схеме (Пугачев, 2000; 2002; Доровских, 2001б; 2005).

Возраст рыбы определен по чешуе и отолитам, измерения произведены по общепринятой методике (Правдин, 1966).

Для того чтобы иметь возможность получить дополняющие друг друга данные, расчет индексов разнообразия и прочих показателей произвели только для многоклеточных паразитов и для всего сообщества, включая простейших.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение всего срока наблюдений (табл. 1) в сообществе среди многоклеточных доминировал аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*, в августе и сентябре по биомассе лидировал аллогенный генералист *Ichthyocotylurus platycephalus*. Наивысшие численность и биомасса паразитов были в июле, низшие – в сентябре. Доля аллогенных видов всегда больше 0.5, наивысших значений она достигла в июне-июле и сентябре. Весь период наблюдений было 2 аллогенных вида (*Diplostomum phoxini*, *Ichthyocotylurus platycephalus*). Весь срок проведения работ лидерами оставались и виды специалисты, их доля в сообществе с мая по июль почти не менялась. В августе снизилась в 2 раза, а затем в сентябре поднялась. Число их видов колебалось с 1 в сентябре, 2 в мае, июне и августе, до 5 в конце июня и в июле. Низшие значения индекса доминирования отмечены в августе и сентябре, высшие – в остальное время исследования. Наименьшее значение индекса выравнивания видов по числу особей было в июле, наивысшее – в августе и сентябре. Наименьшее значение индекса выравнивания видов по биомассе было в июне и июле, наивысшее – в сентябре. Величина индекса Шеннона колебалась волнообразно от более высоких значений в мае к более низким в июне, и т.д. Наивысшее его значения отмечены в августе (табл. 2). Не оставалось постоянным в сообществе с мая по сентябрь и число групп видов, выделенных по соотношению их биомасс (табл. 3; рис. 1). С мая по август их было две, в сентябре – одна. В мае и июне ошибка уравнений регрессии изменялась от 0.215 до 0.146, в июле ее невозможно было подсчитать, в августе она равнялась 0.243, в сентябре – 0.462 (табл. 2).

Таблица 1

## Паразитофауна гольяна из р. Човью в 2000 г.

Вид паразита	Даты отлова рыбы и объемы выборок					
	26 мая	15 июня	30 июня	11 июля	9 августа	18 сентября
	n=15					
<i>Myxobolus bramae</i>	0	0	0	1 (0.06)	1 (0.13)	0
<i>M. musculi</i>	7 (2.26)	2 (0.13)	2 (0.26)	3 (0.67)	0	2 (0.33)
<i>M. lomi</i>	2 (0.2)	0	0	0	0	0
<i>Apiosoma piscicolum</i>	1 (0.6)	5 (27.5)	0	1 (1.0)	0	7 (53.5)
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0	1 (0.06)	2 (0.13)	2 (0.2)	0	0
<i>Gyrodactylus macronychus</i>	0	0	3 (0.26)	1 (0.06)	0	0
<i>G. aphyae</i>	0	0	1 (0.06)	7 (1.0)	1 (0.13)	0
<i>G. magnificus</i>	2 (0.33)	0	1 (0.06)	2 (0.13)	5 (0.6)	0
<i>G. laevis</i>	5 (0.86)	7 (0.73)	4 (0.46)	0	7 (2.86)	0
<i>Gyrodactylus sp.</i>	0	3 (0.26)	1 (0.06)	3 (0.2)	0	0
<i>Allocreadium isoporum</i>	0	0	3 (0.2)	0	0	0
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	1 (0.06)	0	0	0	0	2 (0.13)
<i>S. bramae</i>	0	0	0	1 (0.06)	0	0
<i>Diplostomum phoxini l.</i>	15 (13.7)	15 (16.7)	15 (16.4)	15 (26.0)	10 (4.7)	12 (5.6)
<i>Ichthyocotylurus platycephalus l.</i>	3 (0.2)	4 (0.33)	7 (0.8)	3 (0.53)	10 (2.26)	10 (2.13)
<i>Raphidascaris acus l.</i>	1 (0.13)	0	1 (0.06)	0	0	0
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2 (0.47)	0	0	0	0	0

Примечание. За скобками – число зараженных рыб, в скобках – индекс обилия.

Таблица 2

## Характеристика компонентных сообществ многоклеточных паразитов гольяна из р. Човью в 2000 г.

Показатели	Даты					
	26 мая	15 июня	30 июня	11 июля	9 августа	18 сентября
1	2	3	4	5	6	7
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	7	4	9	7	5	3
Общее число особей паразитов	236	272	279	423	160	118
Общее значение условной биомассы	43.30	42.01	45.50	68.02	31.41	29.32
Количество автогенных видов	5	2	7	5	3	1
Количество аллогенных видов	2	2	2	2	2	2
Доля особей автогенных видов	0.114	0.059	0.075	0.059	0.350	0.017
Доля условной биомассы автогенных видов	0.257	0.053	0.076	0.089	0.201	0.101
Доля особей аллогенных видов	0.886	0.941	0.925	0.941	0.650	0.983
Доля условной биомассы аллогенных видов	0.743	0.947	0.924	0.911	0.799	0.899
Количество видов-специалистов	2	2	5	5	2	1
Доля особей видов-специалистов	0.894	0.926	0.910	0.979	0.450	0.712
Доля условной биомассы видов-специалистов	0.739	0.902	0.975	0.929	0.348	0.430
Количество видов-генералистов	5	2	4	2	3	2
Доля особей видов-генералистов	0.106	0.074	0.090	0.021	0.550	0.288
Доля условной биомассы видов-генералистов	0.261	0.098	0.025	0.071	0.652	0.570
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Доминантный вид по значению условной биомассы	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>

Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
Характеристика доминантного вида	с/ал	с/ал	с/ал	с/ал	с/ал г/ал	с/ал г/ал
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.873	0.923	0.882	0.922	0.438	0.712
Индекс Бергера-Паркера по значению условной биомассы	0.714	0.896	0.811	0.860	0.465	0.469
Выраненность видов по числу особей	0.294	0.237	0.253	0.184	0.786	0.605
Выравненность видов по значению уловной биомассы	0.518	0.306	0.341	0.311	0.680	0.864
Индекс Шеннона по числу особей	0.573	0.328	0.557	0.357	1.264	0.665
Индекс Шеннона по значению условной биомассы	1.008	0.424	0.751	0.605	1.093	0.949
Ошибка ( $m_{y \cdot x}$ ) уравнений регрессии	0.215	0.146	-	-	0.243	0.462

*Примечание:* ал – аллогенный вид; с – вид-специалист; г – вид-генералист.



Таблица 3

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов голяна из р. Човью

Вид паразита	l	Даты											
		26 мая		15 июня		30 июня		11 июля		9 августа		18 сентября	
		n=15											
		N	ln(l*N)	N	ln(l*N)	N	ln(l*N)	N	ln(l*N)	N	ln(l*N)	N	ln(l*N)
<i>Myxobolus bramaе</i>	0.48	0	-	0	-	0	-	1	-0.73	2	-0.04	0	-
<i>M. musculi</i>	0.26	34	2.18	2	-0.65	4	0.04	9	0.85	0	-	5	0.26
<i>M. lomi</i>	0.25	3	-0.29	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Apiosoma piscicolum</i>	0.05	9	-0.80	413	3.03	0	-	15	-0.29	0	-	835	3.73
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.26	0	-	1	-1.35	2	-0.65	3	-0.25	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus macronychus</i>	0.16	0	-	0	-	4	-0.45	1	-1.83	0	-	0	-
<i>G. aphyae</i>	0.22	0	-	0	-	1	-1.50	15	1.19	2	-0.82	0	-
<i>G. magnificus</i>	0.22	5	0.095	0	-	1	-1.50	2	-0.82	9	0.68	0	-
<i>G. laevis</i>	0.13	13	0.53	11	0.67	7	-0.09	0	-	45	1.77	0	-
<i>Gyrodactylus sp.</i>	?	0	-	4	?	1	?	3	?	0	-	0	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.18	0	-	0	-	4	-0.33	0	-	0	-	0	-
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	1.48	1	0.39	0	-	0	-	0	-	0	-	2	1.09
<i>S. bramaе</i>	1.40	0	-	0	-	0	-	1	0.34	0	-	0	-
<i>Diplostomum phoxini l.</i>	0.15	206	3.43	251	3.63	246	3.61	390	4.07	70	2.35	84	2.53
<i>Ichthyocotylurus platycephalus l.</i>	0.43	3	0.25	5	0.77	12	1.64	8	1.24	34	2.68	32	2.62
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.21	2	-0.87	0	-	1	-1.60	0	-	0	-	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1.07	6	1.86	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-

Примечание. N – число собранных особей паразита (для микроспоридий – цист); l – приведенный линейный размер вида (корень кубический из произведения длины, ширины и высоты тела); ln – натуральный логарифм; l\*N – условная биомасса.

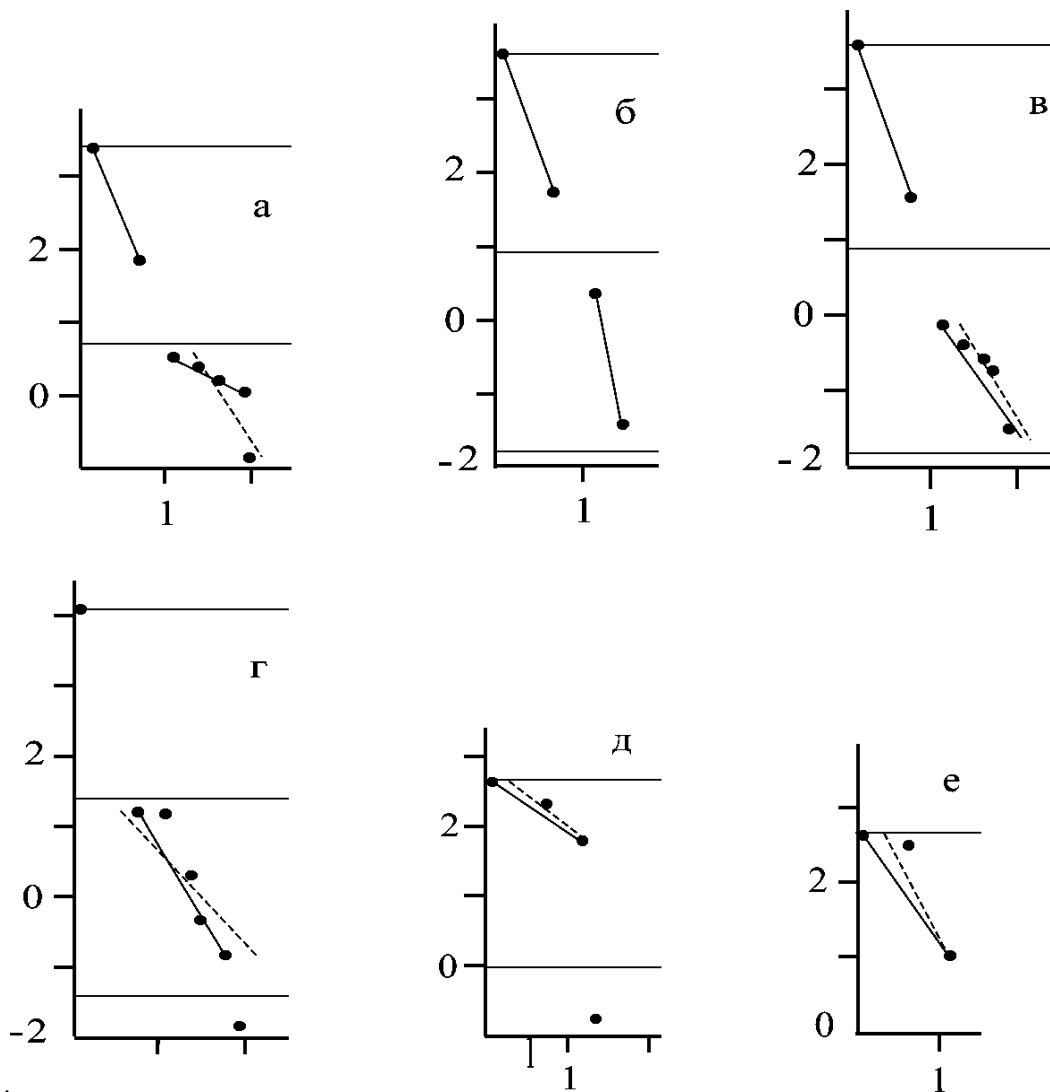


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс многоклеточных паразитов гольяна из р. Човью в разные сезоны 2000 г.  
а – 26 мая; б – 15 июня; в – 30 июня; г – 11 июля; д – 9 августа; е - 18 сентября. По оси абсцисс – упорядоченный ряд значений условных биомасс видов паразитов, образующих компонентное сообщество; по оси ординат – порядковые номера последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда. Шкала логарифмическая. Прямые, параллельные оси абсцисс – теоретически рассчитанные критические уровни.

Итак, сообщество многоклеточных паразитов молоди гольяна из р. Човью может считаться зрелым только в августе, но из-за присутствия двух доминирующих видов, одного по числу особей, другого – по биомассе, из-за наличия только двух групп видов, выделенных по соотношению их биомасс, большой разнице в значениях индексов, рассчитанных по числу особей паразитов и их биомассе, этот вывод сомнителен. В июне и июле его можно отнести к незрелому. В мае и сентябре значения индексов вычисленных по данным о числе особей паразитов и их биомассе столь разнятся, что определить состояние сообщества паразитов молоди гольяна невозможно.

Интересно, что в сообществе многоклеточных паразитов половозрелого гольяна от июня к августу идет снижение численности паразитов и их видового богатства, а затем к сентябрю эти показатели возрастают (Доровских, Голикова, 2004а). В сообществе паразитов молоди гольяна численность паразитов возрастает в июле, а в августе и сентябре она резко снижается. Рост уровня инвазии обеспечивается *Diplostomum phoxini* и *Gyrodactylus aphyae*. У половозрелого гольяна в это время также отмечен рост численности *Diplostomum phoxini*, тогда как зараженность *Gyrodactylus aphyae* его падает. В августе видовое богатство и степень инвазированности паразитами обоих групп хозяина выравнивается, а в сентябре сообщество паразитов взрослого гольяна становится намного богаче видами (Доровских, Голикова, 2004б). В сентябре инвазированность *Diplostomum phoxini* половозрелых рыб гораздо выше таковой молоди гольяна. В остальное время их инвазированность этим паразитом вполне сравнима. Однако переход в сентябре сообщества паразитов молоди гольяна в состояние формирования произошел. Об этом свидетельствует изменившийся видовой состав ее паразитофауны (табл. 1) и резко возросшая ошибка уравнения регрессии (табл. 2), указывающая на разбалансированность количественных отношений видов в сообществе.

Таким образом, сообщество многоклеточных паразитов молоди рыб с мая по июль находится в состоянии формирования, в августе – разрушения, в сентябре вновь в состоянии формирования.

Для проверки сделанных выводов проведем анализ состояний сообщества паразитов молоди гольяна из р. Човью с использованием данных об инвазированности одноклеточными паразитами рыбы.

В мае в сообществе доминировал аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*, в середине июня по числу особей лидировал автогенный генералист *Apiosoma piscicolum*, по биомассе - *Diplostomum phoxini*, в конце июня и июле - *Diplostomum phoxini*, в августе по числу особей – *D. phoxini*, по биомассе – аллогенный генералист *Ichthyocotylurus platycephalus*, в сентябре по обоим показателям преобладал *A. piscicolum* (табл. 4). Число особей паразитов и их биомасса увеличивались от мая к середине июня, затем уменьшались к концу июня, вновь увеличились в июле, значительно снизились в августе и резко выросли в сентябре. Большую часть времени в сообществе лидировали аллогенные виды, в середине июня по числу особей их обошли автогенные виды, которые в сентябре стали лидерами по обоим показателям. В мае, конце июня и в июле доминировали виды-специалисты, в середине июня и в сентябре их сменяли виды-генералисты. Минимальные значения индекса доминирования были в августе, высшие – в конце июня, в июле и, по

числу особей в сентябре. Наименьшая величина индекса выравненности видов зарегистрирована в конце июня, в июле и, по числу особей, в сентябре. Величина индекса Шеннона снижается от мая к июлю, затем в августе значительно понижается и в сентябре по числу особей резко падает, сохраняя прежнее значение по биомассе (табл. 4). Изменялось в сообществе и число групп видов, выделенных по соотношению их биомасс (табл. 3; рис. 2). В июле их было три, в мае, весь июнь, август и сентябрь - две, не оставалось постоянным и число видов в группах. Закономерно менялась и ошибка уравнений регрессии (табл. 4). В середине июня и сентябре при возрастании численности *Apiosoma piscicolum* она становилась значительно выше пороговой 0.250. Последнее свидетельствует о нарушении количественных отношений видов в сообществе. В конце июня на фоне падения числа особей паразитов и их биомассы увеличивается видовое разнообразие сообщества. Видимо, начинается процесс созидания нового сообщества, которое завершается в июле. Оформляются три группы видов, ошибка уравнения регрессии уменьшается до 0.153. В июле сообщество, видимо, становится сформированным, но характеризуется как незрелое. Выход сообщества из этого состояния начинается в следующий месяц. В августе параметры и величина ошибки регрессии, равной 0.243, позволяют отнести его к зрелым. Действительно индекс доминирования достигает минимальных, а индексы выравненности видов и Шеннона – максимальных значений. Однако резко падает видовое разнообразие сообщества, число особей паразитов и их биомасса, количество групп становится две. То есть в августе паразитофауна молоди гольяна изменяется в том же направлении, что и у половозрелых рыб (Доровских, Голикова, 2004а). Возможно, во второй половине июля, в период “цветения” воды в р. Човью, наиболее инвазированные рыбы погибают, что и вызывает падение индекса обилия *D. phoxini*. Следовательно, в августе происходит разрушение сформировавшегося в июле сообщества, начинается формирование нового и этот процесс продолжается в сентябре. Состояние формирования выражается в смене большей части видового состава паразитофауны, росте числа особей и биомассы паразитов. Величина ошибки уравнений регрессии превышает пороговое значение.

Таблица 4

## Характеристика компонентных сообществ паразитов гольяна из р. Човью в 2000 г.

Показатели	Даты отлова рыбы					
	26 мая	15 июня	30 июня	11 июля	9 августа	18 сентября
1	2	3	4	5	6	7
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	10	6	10	10	6	5
Общее число особей паразитов	282	687	283	448	162	958
Общее значение условной биомассы	53.34	63.18	46.54	71.59	32.37	72.09
Количество автогенных видов	8	4	8	8	4	3
Количество аллогенных видов	2	2	2	2	2	2
Доля особей автогенных видов	0.259	0.627	0.088	0.112	0.358	0.879
Доля условной биомассы автогенных видов	0.396	0.370	0.096	0.135	0.224	0.634
Доля особей аллогенных видов	0.741	0.373	0.912	0.888	0.642	0.121
Доля условной биомассы аллогенных видов	0.604	0.630	0.904	0.865	0.776	0.366
Количество видов-специалистов	3	2	5	5	2	1
Доля особей видов-специалистов	0.759	0.367	0.897	0.944	0.444	0.088
Доля условной биомассы видов-специалистов	0.614	0.600	0.806	0.883	0.338	0.175
Количество видов-генералистов	7	4	5	5	4	4
Доля особей видов-генералистов	0.241	0.633	0.103	0.056	0.556	0.912
Доля условной биомассы видов-генералистов	0.386	0.400	0.194	0.117	0.662	0.825
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>
Доминантный вид по значению условной биомассы	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>

Таблица 4 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
Характеристика доминантного вида	с/ал	г/ав с/ал	с/ал	с/ал	с/ал г/ал	г/ав
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.730	0.601	0.869	0.841	0.432	0.871
Индекс Бергера-Паркера по значению условной биомассы	0.579	0.596	0.793	0.817	0.452	0.575
Выраненность видов по числу особей	0.455	0.458	0.270	0.259	0.734	0.239
Выравненность видов по значению уловной биомассы	0.603	0.535	0.363	0.355	0.669	0.710
Индекс Шеннона по числу особей	1.047	0.821	0.622	0.597	1.315	0.385
Индекс Шеннона по значению условной биомассы	1.388	0.959	0.836	0.817	1.198	1.143
Ошибка ( $m_{y \cdot x}$ ) уравнений регрессии	0.258	0.413	0.160	0.153	0.243	0.269

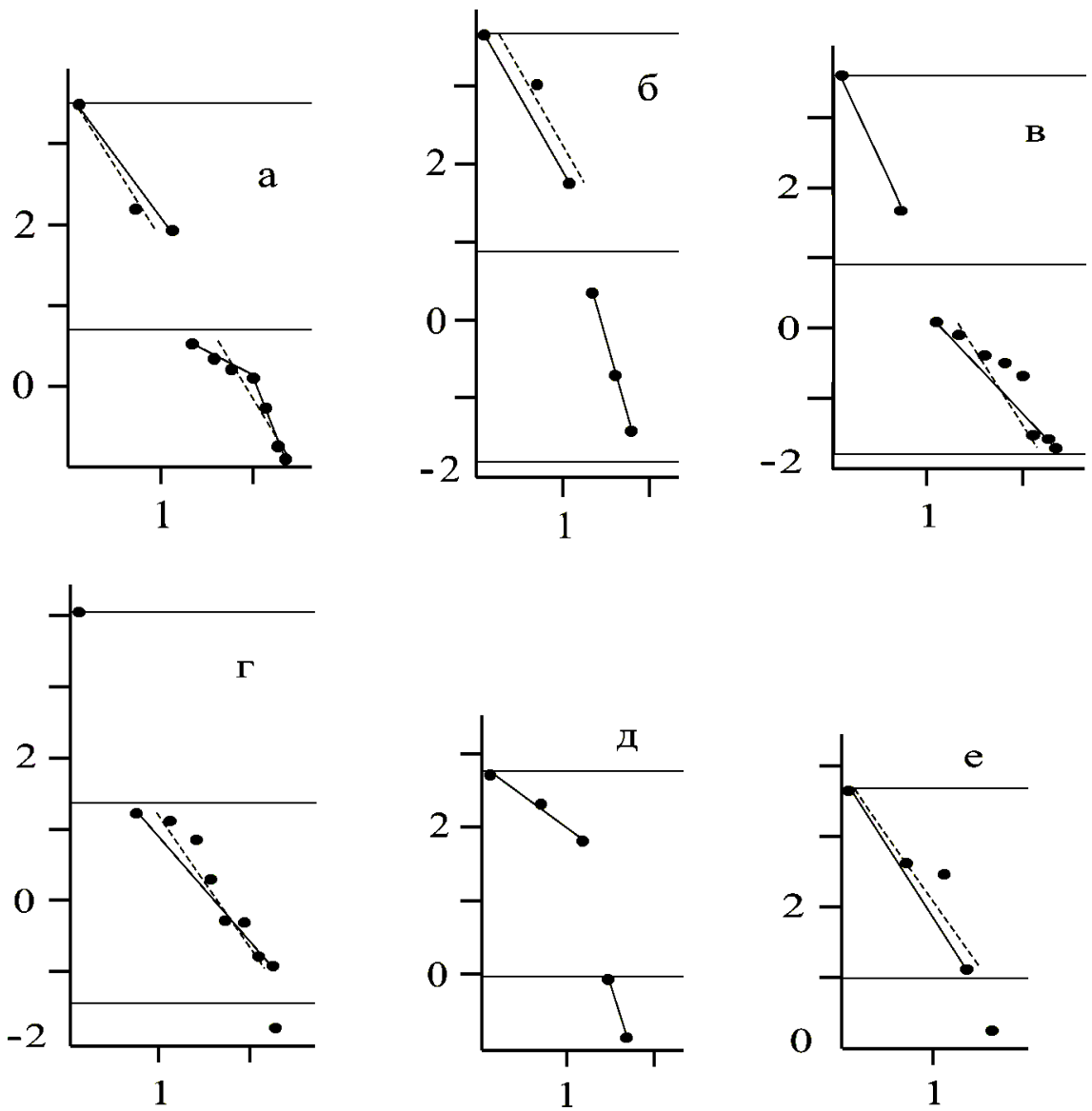


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов (простейшие и многоклеточные) гольяна из р. Човью в разные сезоны 2000 г. Обозначения те же, что на рис. 1.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, в обоих случаях, как при рассмотрении только многоклеточных паразитов, так и всего видового состава последних, отмечается наличие трех состояний сообщества. Это сообщество в состоянии формирования в мае-июне, сформированности - в конце июня - июле, разрушения - в августе, формирования - в сентябре.

Таким образом, названные три состояния имеются и у компонентного сообщества паразитов молоди гольяна и они так же приурочены к определенным временным промежуткам, но отличным от таковых у сообщества паразитов взрослых рыб примерно на 2.5-3.5 недели. В связи с этим выводом становится понятным, почему 8 мая 1998 г. сообщество паразитов гольяна возраста 2• из р. Човью по соотношению биомасс составляющих его видов и величине ошибки уравнений регрессии, описывающих эти отношения биомасс, находилось еще в состоянии формирования. Дело, видимо, в том, что осенью (наблюдения за 28 сентября) 1997 г. сообщество паразитов гольяна возраста 1+ не успело сформироваться, и этот процесс продолжился весной следующего года, что и было зафиксировано 8 мая 1998 г.

Из приведенных данных следует, что компонентное сообщество паразитов гольяна в возрасте 1• - 1+, в отличие от такового рыб возраста 2• - 2+, с конца мая по июль включительно имеет значения индексов характерные для незрелых сообществ, в августе – зрелых (по Пугачев, 1999а).

### **5.4. Опыт применения метода динамического фазового портрета для анализа структурных перестроек в компонентных сообществах паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.)\***

Г.Н. Доровских, В.Г. Терещенко

Защитные реакции организма хозяина более выражены в момент заражения и роста паразита, т.е. тогда, когда численность гемипопуляций инвадентов максимальна (Иешко и др., 1991). Это период смены генераций паразитов, вызывающей перестройку видовой структуры их сообщества. В это время осуществляется наибольший отход рыбы. В среднем потери рыбы от заболеваний достигает 15-18 %, а при вспышках эпизоотий – 30-80 % (Смирнова и др., 2005). Смена генераций паразитов и стабилизация интенсивности заражения ими хозяина проходит за определенное время путем последовательных преобразований, т.е. реакция сообщества паразитов в значительной мере обусловлена его инерционностью (Романовский и др., 1975). Последнее позволяет отнести сообщество паразитов к сложным динамическим системам (Антомонов, 1977).

---

\* Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. Т. 43. Вып. 1. 2009.С. 46-56.



Один из эффективных методов анализа динамической системы состоит в получении ее «фазового портрета» (Волькенштейн, 1981). Он дает возможность выявить равновесные (стационарные) состояния системы и характер ее динамики при отклонении от них. Под стационарным состоянием понимается состояние с нулевой скоростью изменения параметра, т.е. это состояние функционирования сообщества, при котором процессы воспроизводства (заселения хозяина) и смертности, входящих в него популяций находятся в относительном динамическом равновесии, стабилизируются относительное обилие видов, и интегральные индексы структуры (Терещенко, 2005).

Цель работы – изучение возможностей метода фазовых портретов для исследования структурных перестроек в сообществах паразитов рыб.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для анализа послужила собственная информация по видовому составу и количественному соотношению видов в сообществах паразитов гольяна из р. Човью (приток р. Вычегды - бассейн среднего течения р. С. Двины) и р. Улчекша (приток р. Лузки - бассейн верхнего течения р. С. Двины), исследованных соответственно в 1998 и 2003 гг.

Для анализа сообщества паразитов рыб использованы доли видов по биомассе и числу особей. Во всех случаях расчет начат с 1 мая.

Для построения фазового портрета необходимы данные, взятые с определенной дискретностью по времени. Интервал дискретности определяется динамическими свойствами системы и должен быть меньше, чем время ее перестройки в ответ на воздействие (Levin, 1992). По нашим наблюдениям, время перестройки сообщества паразитов составляет несколько недель. При анализе сообщества паразитов пробы взяты с интервалом в 2 недели.

Суть метода динамического фазового портрета состоит в рассмотрении траектории системы в координатах  $x$ ,  $dx/dt$ , где  $x$  — исследуемый параметр,  $t$  — время,  $dx/dt$  - скорость изменения параметра. Этот метод применялся в математической экологии для анализа динамики численности популяций (Волькенштейн, 1981; Свирижев, Логофет, 1978) и сообществ (Айламазян, Стась, 1989; Терещенко, 2005).

Как правило, динамический фазовый портрет системы строится по уравнениям, описывающим ее динамику. Для анализа структурных перестроек в сообществах паразитов рыб необходимо было конкретизировать метод применительно к анализу не математических моделей, а реальных биологических систем.

Для количественной характеристики структуры сообщества использовали индекс разнообразия, найденный по формуле Шеннона:

$$H = - \sum_{i=1}^N p_i \times \log_2 p_i ,$$

где  $H$  - разнообразие структуры сообщества, бит;  $p_i$  – доля  $i$  - го вида по численности или массе;  $N$  - число видов паразитов у хозяина.

Из большого числа индексов разнообразия он наиболее оптимален, поскольку отвечает условию аддитивности информации о разнообразии различных иерархических уровней организации сообщества (Pielou, 1977; Терещенко и др., 1994).

При формальном использовании количественных методов может показаться, что этот индекс плохо отражает структурные перестройки в сообществах. Например, при смене ролей доминанта и субдоминанта он может не измениться. Однако процесс перестройки в сообществе происходит не одномоментно, а имеет некоторую протяженность во времени и сопровождается изменениями численности обоих видов. Все это сказывается на динамике индекса разнообразия, что хорошо выявляется при достаточно частом отборе проб.

Поскольку анализируемый параметр - индекс разнообразия, то динамическим фазовым портретом структуры сообщества будет кривая, отражающая его поведение в координатах  $H$  и  $dH/dt$ . Для исключения влияния случайных изменений проводили сглаживание динамики разнообразия. Весь интервал времени наблюдения разбивали на 500 отрезков и по исходным данным параболическим окном проводили аппроксимацию и интерполяцию. Скорость изменения разнообразия определяли как отношение разности значений в соседних точках к интервалу дискретности интерполяции.

Анализ основан на поиске стационарных или равновесных точек (зон), имеющих нулевую скорость изменения разнообразия. Индикатором реакции системы на воздействие могут служить переход сообщества в другое устойчивое состояние, нарушение плавности кривой фазового портрета и смена типа кривой, описывающей траекторию сообщества.

Изучение структурных перестроек зоопланктона и рыбного населения показало, что при нахождении сообщества в равновесном состоянии динамический фазовый портрет структуры имеет вид закручивающейся спирали (особая точка - устойчивый фокус), раскручивающейся спирали (особая точка - неустойчивый фокус) и циклической траектории небольшой амплитуды (особая точка - центр) (Терещенко, Вербицкий, 1997; Терещенко, Надиров, 1996; Терещенко, Стрельников, 1997; Попова, Решетников, Терещенко, 1997; Терещенко и др., 2004). Первый тип фазового портрета характерен для сообщества, находящегося в равновесном состоянии в случае отсутствия на него воздействия, т.е. при стабилизации системы. Второй тип отмечен при усилении воздействия на зоопланктон и рыбное население, а третий - для сообществ, находящихся в равновесии в случае небольшого воздействия на них.

При нахождении сообщества вдали от равновесного состояния (формирующееся сообщество) его динамический фазовый портрет имеет вид выпуклой дуги (от исходного состояния к новому, имеющему большее разнообразие) или вогнутой дуги (от исходного к новому состоянию, имеющему меньшее разнообразие). Первый тип характерен для формирования зоопланктона пруда и рыбного населения водохранилищ озерного типа и для восстанавливающихся систем после прекращения "мягкого" (обратимого) угнетающего воздействия. Второй тип динамического фазового портрета наблюдался при действии на зоопланктон хищника, формировании рыбного населения водохранилищ предгорного типа и при "мягких" воздействиях (низкие концентрации тяжелых металлов и пестицидов).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим сезонную динамику структуры сообщества паразитов гольяна, возраст 2+–3+, из р. Улчекша. При анализе соотношения обилия паразитов по биомассе в мае отмечен процесс формирования сообщества. В это время происходило заселение паразитами рыбы. При этом, судя по скорости изменения разнообразия, видно, что вначале шло ускорение структурных перестроек, а затем их замедление (рис. 1*а*). На 50 – 55 сутки (19 – 24 июня) сообщество пришло в равновесное состояние с максимальным видовым разнообразием 1.8 бит, минимальной скоростью изменения разнообразия и значительной численностью паразитов (рис. 1*а*, *в*). Однако, это равновесное состояние неустойчиво. На 55–60 сутки (24–29 июня) межпопуляционные связи паразитов привели к дальнейшим перестройкам в их сообществе в сторону уменьшения разнообразия, т.е. увеличения относительного обилия небольшого числа видов. До 80 суток наблюдения (до 19 июля) скорость структурных перестроек возрастала (увеличивалась по модулю скорость изменения разнообразия). Затем структурные перестройки стали замедляться, что указывает на приближение сообщества к равновесному состоянию с уровнем разнообразия 0.6 бит (рис. 1*в*) при минимальных значениях численности паразитов. На 110 сутки (18 августа) в функционировании сообщества паразитов вновь наступила критическая точка. Об этом свидетельствует резкое изменение хода кривой фазового портрета в виде пика. Очевидно, это связано с заселением в августе–сентябре хозяина новой генерацией паразитов, что и вывело сообщество из равновесного состояния.

Аналогичную картину дает анализ численности составляющих анализируемое сообщество видов. Равновесное состояние с уровнем разнообразия 1.8 бит отмечено на 43 (12 июня) сутки. Далее наблюдается процесс стабилизации – траектория системы на фазовом портрете принимает вид закручивающейся спирали. Однако на 60 сутки (29 июня) в функционировании сообщества наступил критический момент. Дополнительный фактор (межпопуляционные взаимоотношения) вывел его из равновесного состояния, начались структурные перестройки в сторону уменьшения разнообразия. Максимальная скорость структурных перестроек наблюдалась на 80 сутки (19 июля). Затем структурные перестройки стали замедляться, что указывает на приближение сообщества к равновесному состоянию с уровнем разнообразия 0.8 бит (рис. 1*б*, *г*) при минимальных значениях численности паразитов. Затем на 102 сутки (10 августа) в функционировании сообщества паразитов вновь отмечена критическая точка, но уже с уровнем разнообразия 0.7 бит (рис. 1*г*).

В сообществе многоклеточных паразитов гольяна возраста 2+ из р. Човью, при анализе соотношения обилия паразитов по биомассе, входящих в него видов, видно, что, первые 80 суток (1 мая – 19 июля) шел переходный процесс от состояния с разнообразием 2.4 бит к состоянию 1.6 бит (рис. 2*а*). До 19 июня (50-е сутки) его структурные перестройки ускорились, а затем замедлились (рис. 2*в*). На 75 сутки (14 июля) при уровне разнообразия 1.6 бит система достигает стационарного состояния. На 70 – 100 сутки наблюдения (8 июля – 8 августа) траектория

системы на фазовом портрете приняла вид закручивающейся спирали (рис. 2в). Это указывает на процесс стабилизации сообщества паразитов в данный период. На 100 сутки (8 августа) в функционировании сообщества отмечена критическая точка. Закручивающаяся спираль перешла в вогнутую дугу, что указывает на начавшиеся структурные перестройки в сторону уменьшения разнообразия. Далее к 145 суткам (22 сентября) сообщество пришло к состоянию равновесия с уровнем разнообразия 1.3 бит.

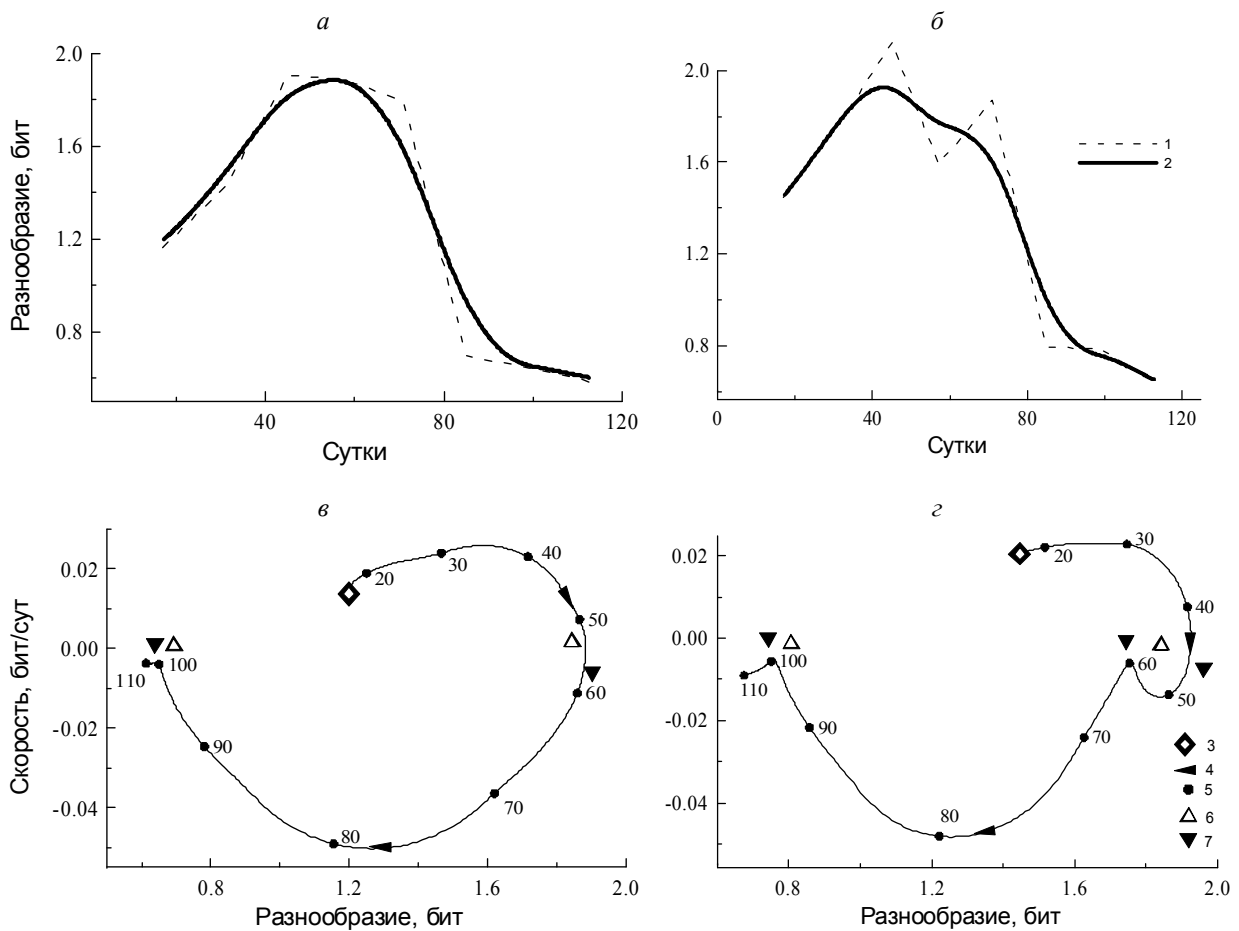


Рис. 1. Динамика разнообразия (а, б) и динамические фазовые портреты структуры сообщества паразитов гольяна возраста 2+-3+ (в, г), описанные соответственно по биомассе и численности особей составляющих его видов, из р. Улчекша.

1 – исходные данные; 2 – сглаженные; 3 – начальное состояние системы; 4 – направление перемещения; 5 – состояние системы в момент времени (сутки), обозначенный цифрой у кривой; 6 – устойчивое состояние системы, 7 – критическая точка в функционировании сообщества.

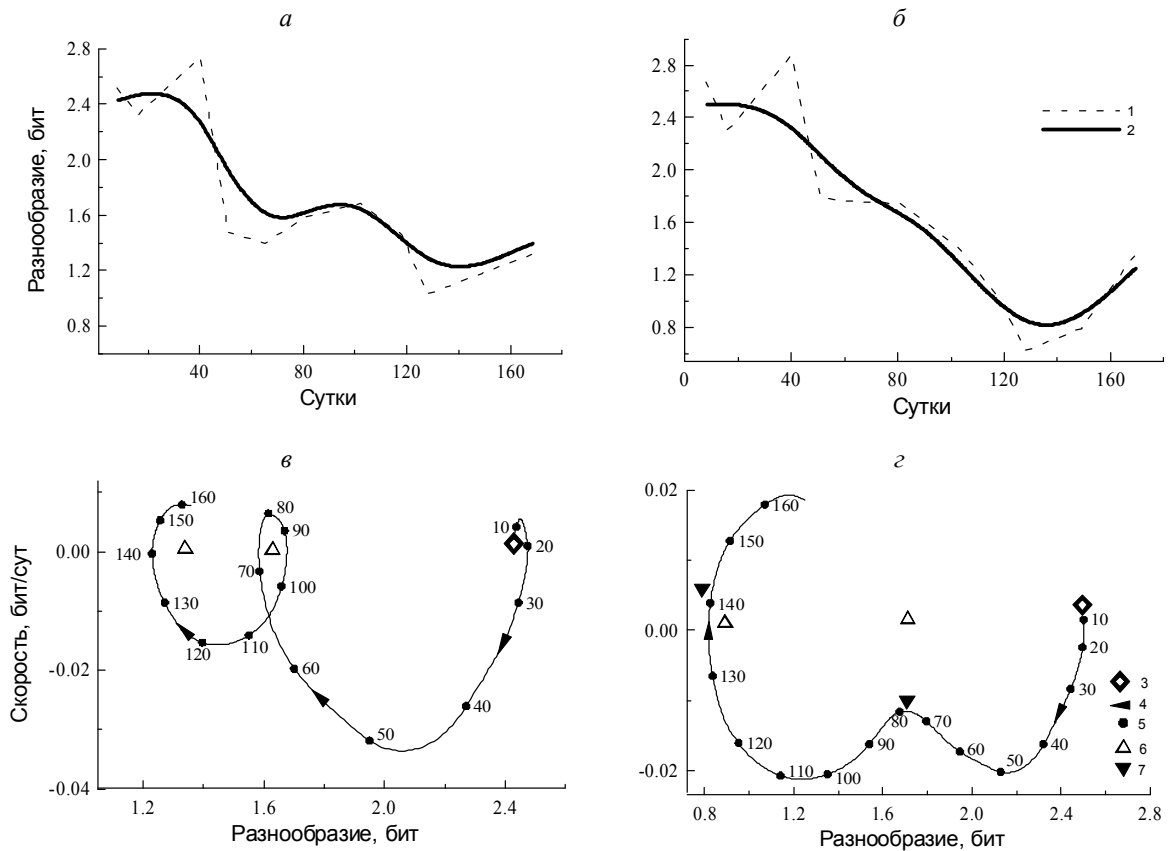


Рис. 2. Динамика разнообразия (а, б) и динамические фазовые портреты структуры сообщества многоклеточных паразитов гольяна возраста 2+ (в, г), описанные соответственно по биомассе и численности особей составляющих его видов, из р. Човью.

Обозначения как на рис. 1.

При анализе соотношения численности особей паразитов в нем, так же видно, что, первые 80 суток (1 мая – 19 июля) перестройки в сообществе шли в сторону уменьшения разнообразия, т.е. увеличения обилия небольшого числа видов (рис. 2 б, з). На 50 сутки (19 июня) скорость изменения (по модулю) структуры сообщества максимальна, т.е. до достижения сообществом разнообразия 1.7 бит, структурные перестройки ускорялись, а потом до 80 суток замедлялись (рис. 2з). На 80-е сутки наблюдения на фазовом портрете одна вогнутая дуга переходит в другую, что указывает на наступление критического момента в функционировании сообщества паразитов. Оно приблизилось к равновесному состоянию, соответствующему разнообразию 1.7 бит, но новый фактор привел к дальнейшим структурным перестройкам в сторону еще большего уменьшения разнообразия. К 140 суткам (17 сентября) наблюдения сообщество пришло к состоянию равновесия с уровнем разнообразия 0.9 бит. Далее отмечена еще одна критическая точка в функционировании сообщества, видимо, связанная с заселением хозяина новой генерацией паразитов.

Сезонная сукцессия сообщества паразитов гольяна из р. Човью возраста 1+ в значительной степени повторяет таковую паразитов гольяна возраста 2+. При анализе соотношения обилия видов по биомассе, видно, что, как и в предыдущих случаях, в мае идет процесс формирования их сообщества. На 30-е сутки (30 мая) сообщество вошло в равновесное состояние с видовым разнообразием 2.45 бит, минимальной скоростью изменения разнообразия и значительной численностью паразитов (рис. 3а, в). Однако это равновесное состояние неустойчиво. На 32-е сутки (1 июня) межпопуляционные связи привели к дальнейшим перестройкам в сообществе паразитов в сторону уменьшения разнообразия, т.е. увеличению обилия небольшого числа видов. К 100-ым суткам наблюдения за сообществом (до начала августа) идет переходный процесс от состояния с разнообразием 2.45 бит к состоянию 1.85 бит. Структурные перестройки сообщества до 50-х суток наблюдения ускоряются, а далее замедляются. На 77-е сутки (16 июля) система пришла в состояние равновесия, но уже с уровнем разнообразия 1.85 бит. Траектория системы на фазовом портрете принимает вид закручивающейся спирали, что указывает на процесс стабилизации сообщества в период с 80-ти суток по 100-е сутки (18 июля - 8 августа). Далее появляется новый экологический фактор, вызвавший на 102-е сутки наблюдения в функционировании сообщества появление критической точки. Сообщество вышло из равновесия, и начался его переход к состоянию с разнообразием 1.5 бит (рис. 3в). На 130-140 сутки (7-17 сентября) сообщество достигает уровня разнообразия 1.5 бит. На 155-е сутки начинается его движение в сторону уменьшения разнообразия.

Аналогичную картину дает анализ численности составляющих сообщество видов (рис. 3б, г). На 80-е сутки наблюдения траектория системы на фазовом портрете имеет вид нарушения хода кривой в виде пика, что указывает на критическую точку в функционировании сообщества. К 140-м суткам (17 сентября) сообщество пришло к равновесному состоянию, которому соответствует уровень разнообразия 1.3 бит.

В сообществе паразитов гольяна возраста 0+ из р. Човью, при анализе соотношения обилия паразитов по биомассе входящих в него видов, видно, что первые 80-90 суток (1 мая – 29 июля) идет снижение разнообразия от 1.6 бит до 0.95 бит (рис. 4а, в). Достигнув на 70-е сутки наблюдения за сообществом (9 июля) уровня разнообразия 0.95 бит, оно входит в равновесное состояние, из которого было выведено на 125-е сутки (2 сентября). Очевидно, это связано с заселением новой генерацией паразитов рыб. Затем структурные перестройки сообщества ускорились и продолжались до конца срока наблюдения (рис. 4 в).

Аналогичная картина структурных перестроек в сообществе паразитов гольяна возраста 0+ из р. Човью отмечена и при анализе соотношения обилия паразитов по численности (рис. 4б, г). Первые 70 суток (1 мая – 19 июля) шло снижение скорости изменения разнообразия от 1.3 бит до 0.8 бит, что указывает на приближение к равновесному состоянию. Далее новый фактор вновь привел к структурным перестройкам (рис. 4з). На 115-е сутки сообщество паразитов пришло к равновесному состоянию с уровнем разнообразия 0.58 бит, в котором оставалось до конца срока наблюдения.

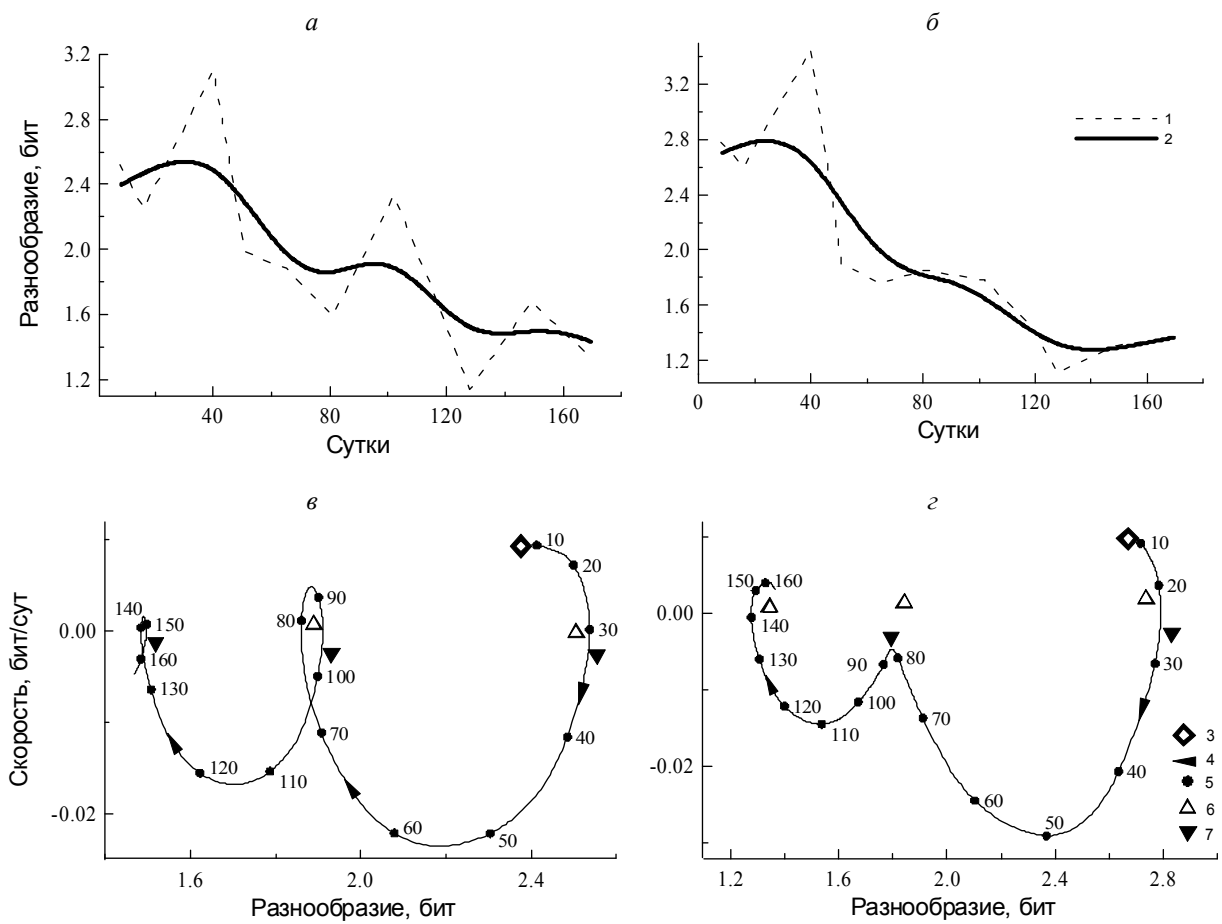


Рис. 3. Динамика разнообразия (а, б) и динамические фазовые портреты структуры сообщества паразитов гольяна возраста 1+ (в, г), описанные соответственно по биомассе и численности особей составляющих его видов, из р. Човью. Обозначения как на рис. 1.

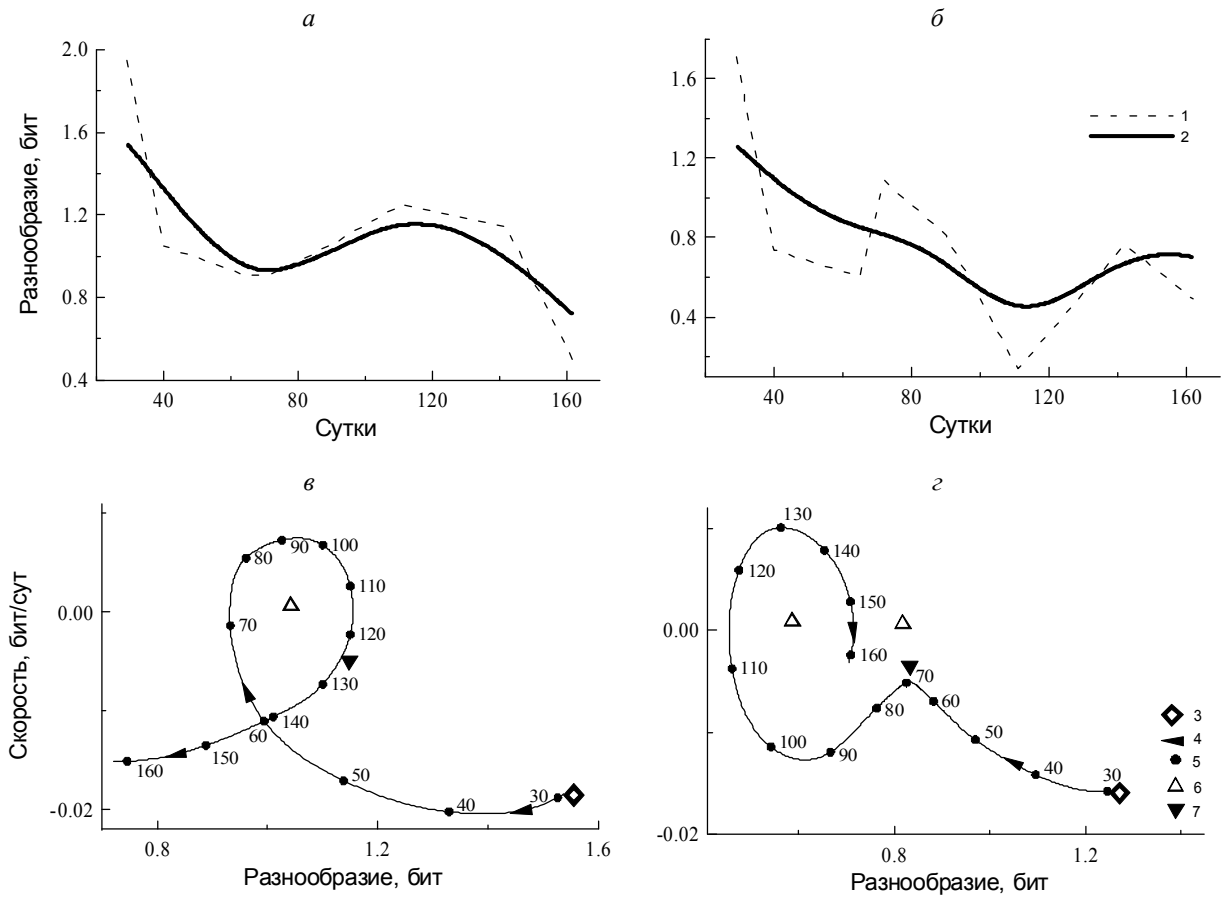


Рис. 4. Динамики разнообразия (а, б) и динамические фазовые портреты структуры сообщества паразитов гольяна возраста 0+ (в, г), описанные соответственно по биомассе и численности особей составляющих его видов, из р. Човью.

Обозначения как на рис. 1.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Показано (Доровских, 2002; Доровских, Голикова, 2004; Доровских, Степанов, 2006), что в августе завершается разрушение старого сообщества паразитов гольяна и начинает формироваться новое. В сентябре резко возрастает число особей паразитов гольяна и видовое богатство его паразитофауны. Это время формирования нового сообщества, где связи видов еще не установились. Состояние сообщества в июне в значительной мере соответствует характеристикам сообщества в сформированном состоянии. Характеристики же сообщества в



июле и августе по своим значениям занимают промежуточное положение между величинами показателей свойственных сообществу в состояниях разрушения и формирования. В это время особи одних видов паразитов отмирают, а у других их видов начинается процесс заселения хозяина новым поколением (Доровских, 1988).

Анализ сезонной динамики структуры сообществ паразитов гольяна возраста 2+-3+, охарактеризованных по биомассе и численности образующих их видов, показал, что критические точки в их развитии наблюдаются в конце июня при уровне разнообразия 1.8 – 1.9 бит и середине августа при величине индекса разнообразия 0.7 бит. У сообществ паразитов с рыб возраста 1+ они отмечены в середине июля при значениях индекса Шеннона 1.8 бит. Сообщество паразитов с рыб возраста 0+ критического состояния достигает в конце первой декады июля при уровне разнообразия 0.8-1.1 бит.

Как видим, даты наступления критических точек в развитии анализируемых сообществ приходится на конец июня – середину июля и середину августа, т.е. на периоды отмирания паразитов прошлой генерации и появления их особей новой генерации. В первый период критические точки в функционировании сообщества отмечены у хозяев возраста 1+-3+, а во второй период - только для сообществ паразитов гольяна возраста 2+-3+.

У этих сообществ в течение весенне-летне-осеннего времени года имеются несколько состояний равновесия, характеризующиеся нулевой скоростью изменения структуры, а траектория системы на фазовом портрете имеет вид закручивающейся спирали.

Первое стационарное состояние у сообществ паразитов с гольяна возраста 1+-3+, характеризующихся по числу особей образующих их видов, отмечено в последней декаде мая – конце июня при значениях индекса Шеннона 1.8-2.4 бит; второе - с середины августа по середину сентября с уровнем разнообразия 0.8-1.4 бит. Сообщество паразитов хозяина возраста 0+ в такое состояние входит в последней декаде августа при значении индекса разнообразия 0.6-1.0 бит.

Минимальные скорости изменения структуры анализируемых сообществ паразитов наблюдали в середине июня и июля, а начало таких трансформаций – в последней декаде июня, во второй половине июля – первой декаде августа.

Итак, независимо от того, по численности или биомассе охарактеризованы сообщества паразитов гольяна, полученные фазовые портреты довольно точно отражают их сезонную сукцессию. Рассматриваемые системы стабильны в мае – июне при максимальном видовом разнообразии, значительной численности и биомассе паразитов, в конце июня – июле при минимальных значениях этих показателей, в августе – сентябре, когда хозяин в преддверии зимы заселяется новой генерацией паразитов. Первые два состояния сообществ паразитов гольяна отличаются значениями индекса разнообразия более 1.6 бит, третье – значением индекса Шеннона менее 1.4 бит. После прохождения каждого из первых двух стационарных состояний у сообществ наблюдается минимальная скорость трансформации структуры.

В отличие от сообществ паразитов хозяина возраста 1+-3+ сообщество гольяна 0+ начинает формироваться в июле. Индекс разнообразия такого сообщества менее 1.2 бит.

Функционирование надорганизменной биологической системы есть результат взаимодействия во времени и пространстве составляющих ее элементов. Выяснение принципов регуляции такой системы представляет собой задачу, которая может быть решена лишь с применением правильно выбранных методов исследования.

Описание кинетического поведения сложной системы сводится к совместному анализу скорости количественных изменений интегральной величины, характеризующей надорганизменную систему, и самой этой величины. Такое описание позволяет подойти к анализу собственных свойств сложной биологической системы, в частности ее инерционности. Кроме того, метод динамического фазового портрета, визуализируя ответные реакции сообщества, дает основу для проведения дополнительных исследований для оценки таких фундаментальных свойств сообщества, как устойчивость и упругость, которые недоступны качественному исследованию. Далее, изучая различные экологические ситуации или проводя дополнительные опыты, используя этот метод, можно видеть ответные реакции сообщества на действие импульсных или ступенчатых воздействий. При этом время реагирования отражает инерционность сообщества, а способность возвращаться в исходное состояние или противостоять увеличению воздействия - устойчивость или упругость.

### **5.5. Компонентные сообщества паразитов *Gobio Gobio* (L.) в бассейнах рек Северной Двины и Мезени \***

Г.Н. Доровских

Паразиты регулируют численность хозяина, охраняют биоценоз от проникновения в него чуждых элементов, выступают катализаторами метаболических процессов и механизмом микроэволюции свободноживущих представителей биома (Скрябин, 1923; Контримавичус, 1982; Воронин, 1991; Сонин, 1997; Шигин, 1997; и др.). Эти функции они выполняют в разных климатических зонах, при разном видовом составе и хозяев, и самих паразитов, не остается постоянной и их количественная представленность. Общность задач, решаемых паразитами, предполагает и наличие общности в организации паразитарных сообществ, входя в состав которых паразиты и могут только выполнить перечисленные функции. Следовательно, в организации компонентных сообществ паразитов рыб из разных водоемов, в разных климатических условиях и т. д. должно быть что-то общее.

Под сообществом будем понимать «...совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющую собой экологическое единство...» (Биологический., 1986: с.595). В таком смысле сообщество может включать как организмы всех трофических уровней, так и только консументов (Несис, 1977), каковыми являются паразиты. В работе использованы

---

\* Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 2005. Т. 39. Вып. 3. С. 221-236.

следующие понятия, заимствованные О.Н. Пугачевым (1999а) из иноязычной литературы: «компонентное сообщество» - группа видов паразитов, населяющая популяцию хозяина; «автогенные виды» – виды, заканчивающие жизненный цикл в пределах гидробиоценоза; «аллогенные виды» – используют рыб и беспозвоночных как промежуточных хозяев, завершая развитие в птицах и млекопитающих, либо в позвоночных в основном связанных с сушей; «виды-специалисты» – виды, встречающиеся только у рыб одного вида, рода или даже семейства; «виды-генералисты» – обычно приурочены к нескольким родам или семействам рыб.

Теоретические основы изучения сообществ паразитов были заложены в 1930-1950-х гг. (Скрябин, 1928; Павловский, 1934; Догель, 1947; Беклемишев, 1951). В 1960-х гг. начались исследования паразитарных сообществ за рубежом (Holmes, 1961; 1990; Holmes et al., 1979; Holmes, Price, 1980; 1986; et al.). Итог этим работам подвел О.Н. Пугачев (1999а; 1999б; 2000; 2002; и др.), он же заложил и методические основы дальнейшего изучения сообществ паразитов.

К исследованию организации компонентных сообществ паразитов в этой работе подошли несколько по-иному, а именно, помимо использования, теперь уже общепринятого и общепризнанного, описания компонентных сообществ (Пугачев, 1999а; 1999б; 2000; 2002), их выполнили с учетом одноклеточных паразитов и не только по числу особей паразитов, но и по данным об их условной биомассе, предложили графический способ отражения структуры сообщества и количественную оценку ее состояния (Доровских, 1996; 2001; 2002а; и др.).

Поскольку определение веса тела, особенно мелких организмов, весьма сложно и технически, и методически, то для получения представлений о весе тела организмов воспользовались приведенными линейными размерами вида (Численко, 1981). Под ними понимается среднее геометрическое из произведения максимальных значений длины, ширины и высоты тела паразита данного вида. Условная биомасса - приведенный линейный размер вида, умноженный на число найденных его особей. Полученную величину можно использовать как характеристику вида в составе рассматриваемого компонентного сообщества, характеризуемого имеющейся выборкой.

Итак, цель работы – на примере компонентных сообществ паразитов пескаря из экологически благополучных водоемов показать наличие общего принципа их организации.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) из рек Шарденыги (вскрыто 12 экз. пескаря), Вычегды (29 экз.), Мезени (25 экз.), Вашки (13 экз.), Ертом (17 экз.). Данные о видовом составе и представленности паразитов у пескаря из р. Сухоны заимствованы из работы Кудрявцевой (1957).

Для описания сообществ использованы ( $S$  – количество видов;  $N$  – число особей всех видов;  $n_i$  – число особей  $i$ -го вида;  $B$  – биомасса или условная биомасса всех видов;  $b_i$  – биомасса или условная биомасса  $i$ -го вида;  $p_{i1}$  – относительное обилие  $i$ -го вида равно  $n_i/N$  и  $p_{i2}$  – относительное обилие  $i$ -го вида равно  $b_i/B$ ):

- 1) индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона  

$$H_p = - \sum p_{i1} \ln p_{i1}, \quad H_b = - \sum p_{i2} \ln p_{i2};$$
- 2) индекс выравненности видов в сообществе по обилию  

$$E_p = H_p / \ln S, \quad E_b = H_b / \ln S;$$
- 3) индекс доминирования Бергера-Паркера  

$$d_p = N_{\max} / N_T, \quad d_b = B_{\max} / B_T,$$

где  $N_T$  – общее количество особей паразитов всех видов в сообществе,  $N_{\max}$  – число особей доминантного вида,  $B_T$  – общая биомасса или условная биомасса всех особей паразитов всех видов в сообществе,  $B_{\max}$  – биомасса или условная биомасса всех особей доминантного вида.

Количественная оценка состояния структуры компонентного сообщества получена вычислением ошибок уравнений регрессии для всех групп видов в отдельности с последующим их суммированием (Доровских, 2002б). При построении графиков применены натуральные логарифмы. Нумерация видов в сообществах произведена от вида с условной максимальной биомассой к виду с ее минимальным значением.

Продемонстрируем описание сообществ на примере компонентного сообщества паразитов пескаря из притока р. Сухоны (бассейн р. С. Двины) р. Шарденьги (табл. 1; 2; рис. 1б). В табл. 1 приведены значения индексов, подсчитанных по данным о числе и условной биомассе особей, найденных видов паразитов у пескаря из р. Шарденьги. В табл. 2 даны размеры тела и логарифмы условных биомасс паразитов пескаря. На основе последних данных построен график (рис. 1б). Теоретические критические уровни отсчитываются от вида с максимальным значением условной биомассы путем деления ее на 15.15, полученное значение вновь делим на 15.15 и т.д. (Жирмунский, Кузьмин, 1990). Отсчет границ названных интервалов производится от величины биомассы вида – доминанта, так как именно популяционные свойства доминантов определяют функциональные свойства сообществ (Данилов, Шварц, 1972). Таким образом каждая из групп видов в сообществе паразитов рыб занимает интервал равный 15-кратной разнице между максимально и минимально возможными величинами биомасс видов, составляющих эту группу сообщества.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

У пескаря из р. Сухоны (бассейн С. Двины) в 1950-е гг. отмечено 8 видов паразитов (табл. 1), среди которых имелось два аллогенных вида, составляющих по численности около 40.0%, а по биомассе 25.4% от всего состава паразитарного сообщества, но доля видов-специалистов невелика (по численности – 19.1%, по биомассе – 48.6%). Последнее вызвано отсутствием в составе паразитофауны гиродактилюсов и дактилогирусов. По численности доминирует автогенный генералист *Allocreadium isoporum*, а по биомассе – автогенный специалист *Diplozoon paradoxum*.

У пескаря из р. Шарденьги (приток р. Сухоны) отмечено 14 видов паразитов (табл. 1). Компонентное сообщество паразитов пескаря р. Шарденьги характеризуется как зрелое, в нем низка доля видов-специалистов, имеется два доминирующих вида, один – метацеркарии *Rhipidocotyle campanula*, другой – *Mухobolus carassii*, возможно развивающийся с участием трубочника. Оба вида автогенные генералисты.

У пескаря из р. Вычегды (приток С. Двины) в районе биостанции СыктГУ (расположена в 60 км от г.Сыктывкара вверх по течению реки) нашли 14 видов паразитов (табл. 1), среди которых отсутствуют аллогенные виды, по численности преобладают виды-специалисты, по биомассе – генералисты. По численности доминирует *Gyrodactylus markakulensis*, по биомассе – *Caryophyllaeides fennica*. Оба вида автогенные специалисты. Величина индекса доминирования, особенно вычисленная по биомассе, невелика, значения индексов выравненности и Шеннона высоки, но имеется некоторый разноряд в показателях, вычисленных по данным о численности и условной биомассе видов.

Компонентные сообщества паразитов пескаря из р. Вычегды и р. Шарденьги состоят каждое из трех групп видов, тогда как из р. Сухоны – из двух (табл. 2; рис. 1). Последнее, видимо, объясняется отсутствием в сборах гиродактилюсов.

Уравнения регрессии для сообщества паразитов пескаря из р. Вычегды имеют сумму ошибок 0.282, что несколько выше установленного ранее на примере компонентных сообществ паразитов гольяна речного (Доровских, 2001) критического уровня 0.250 (табл. 1). Основной прирост ошибки обеспечил *Gyrodactylus markakulensis*, точка условной биомассы которого не легла на соответствующий отрезок прямой. Основная часть особей гиродактилюсов во время сбора материала (с 29 мая по 19 августа 1978-1990 гг. с преобладанием июльских сборов) была представлена экземплярами без зародышей, т.е. значение условной биомассы, видимо, было ниже указанной на рис. 1а. Искажение структуры сообщества вызвано и тем, что материал собирали на протяжении нескольких лет, хотя и из одного и того же места. Из р. Шарденьги данные получены с 15 июня по 15 августа 1990-1993 гг. с преобладанием сборов за август. Сумма ошибок уравнений регрессии 0.184, что ниже выше названного критического значения.

У пескаря из верховий р. Мезени отмечено 7 видов паразитов, представленных единичными особями (табл. 3). Доминирует по численности аллогенный генералист *Diplostomum spathaceum*, а по биомассе – автогенный генералист *Neoechinorhynchus rutili*. В этом сообществе паразитов пескаря велика доля видов-генералистов, а также доля по биомассе автогенных видов.

У пескаря из р. Вашки (приток Мезени) 13 видов паразитов (табл. 3), доминируют по численности и биомассе метацеркарии автогенного генералиста *Rhipidocotyle campanula*, велика доля автогенных видов и видов-генералистов.

Таблица 1

**Характеристика компонентных сообществ паразитов пескаря  
из водоемов бассейна р. С. Двины**

Показатели	Водоемы		
	Р. Сухона	Р. Шарденьга	Р. Вычегда
Исследовано рыб	22	12	29
Общее число видов паразитов	8	14	14
Общее число особей паразитов	63	295	197
Общее значение условной биомассы	30.89	231.67	80.44
Количество автогенных видов	6	13	14
Количество аллогенных видов	2	1	0
Доля особей автогенных видов	0.603	0.946	1.000
Доля биомассы автогенных видов	0.746	0.990	1.000
Доля особей аллогенных видов	0.397	0.054	0.000
Доля биомассы аллогенных видов	0.254	0.010	0.000
Количество видов-специалистов	1	3	3
Доля особей видов-специалистов	0.191	0.031	0.700
Доля биомассы видов-специалистов	0.486	0.006	0.325
Количество видов-генералистов	7	11	11
Доля особей видов-генералистов	0.809	0.969	0.300
Доля биомассы видов-генералистов	0.514	0.994	0.645
Доминантный вид по числу особей	<i>Allocreadium isoporum</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Gyrodactylus markakulensis</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Diplozoon paradoxum?</i>	<i>Myxobolus carassii</i>	<i>Caryophyllaedes fennica</i>
Характеристика доминантного вида	г/ав с/ав	г/ав	с/ав
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.349	0.637	0.584
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.486	0.609	0.265
Выравненность видов по числу особей	0.967	0.467	0.848
Выравненность видов по биомассе	0.980	0.655	0.889
Индекс Шеннона по числу особей	2.149	1.233	2.237
Индекс Шеннона по значениям биомассы	2.122	1.728	2.968
Сумма ошибок уравнений регрессии	-	0.184	0.282

*Примечание:* г – вид-генералист; с – специалист; ав – автогенный вид; ал – аллогенный.

Таблица 2

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов пескаря из бассейна р. С. Двины

Вид паразита	Средние размеры			l	Р. Сухона n=22		Р. Шарденьга n=12		Р. Вычегда n=29	
	L	B	H		N	ln (LN)	N	ln (LN)	N	ln (LN)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Coccidia gen. sp.</i>	0.02	0.02	0.02	0.02	0	-	0	-	1	-3.91
<i>Myxobolus muelleri</i>	1.00	1.00	1.00	1.00	2	0.69	7	1.95	1	0.00
<i>M. musculi</i>	0.84	0.13	0.13	0.26	0	-	0	-	2	-0.65
<i>M. sandrae?</i>	?	?	?	?	+	?	0	-	0	-
<i>M. carassii</i>	3.00	3.00	3.00	3.00	0	-	47	4.95	0	-
<i>M. ellipsoides</i>	1.50	1.50	1.50	1.50	1	0.41	0	-	5	2.01
<i>M. oviformis</i>	2.10	0.70	0.70	1.01	0	-	19	2.95	1	0.01
<i>Dactylogyrus cryptomerus</i>	0.60	0.14	0.05	0.156	0	-	3	-0.76	0	-
<i>Gyrodactylus katharineri</i>	0.90	0.26	0.08	0.27	0	-	0	-	15	1.40
<i>G. gasterostei</i>	0.55	0.16	0.05	0.17	0	-	1	-1.77	0	-
<i>G. gobii</i>	0.55	0.16	0.05	0.165	0	-	4	-0.42	8	0.28
<i>G. markakulensis</i>	0.60	0.17	0.06	0.180	0	-	2	-1.02	115	3.03
<i>Diplozoon paradoxum?</i>	4.30	1.19	0.38	1.25	12	2.71	0	-	0	-
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	40.0	2.50	0.68	4.08	0	-	0	-	2	2.10
<i>Glaridacris limnodrili?</i>	2.50	0.80	0.22	0.76	0	-	0	-	1	-0.27
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	35.00	4.00	1.09	5.33	0	-	0	-	4	3.06
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	0.64	0.33	0.10	0.28	0	-	188	3.96	18	1.62
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.42	0.24	0.06	0.17	22	1.32	3	-0.67	0	-
<i>A. transversale</i>	2.60	0.80	0.26	0.82	0	-	2	0.49	0	-
<i>Sphaerostomum bramae</i>	6.00	1.30	0.42	1.48	0	-	1	0.39	0	-
<i>Diplostomum spathaceum</i>	0.39	0.16	0.05	0.15	0	-	16	0.88	0	-
<i>Tylodelphys clavata</i>	0.74	0.20	0.07	0.21	5	0.05	0	-	0	-

Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	0.51	0.49	0.16	0.34	20	1.92	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus</i>	1.95	0.07	0.07	0.21	0	-	1	-1.56	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2.50	0.70	0.70	1.07	0	-	0	-	5	1.68
<i>Unionidae gen. sp.</i>	0.19	0.19	0.19	0.19	0	-	0	-	19	1.31
<i>Ergasilus sieboldi</i>	1.90	0.50	0.54	0.80	1	-0.22	0	-	0	-
<i>Argulus foliaceus</i>	7.00	5.00	1.75	3.94	0	-	1	1.37	0	-

*Примечание:* L – длина тела; В – ширина тела; Н – высота тела; l – приведенный линейный размер тела (корень кубический из произведения LxВxН); N – число особей паразитов (для миксоспоридий – цист); ln(lN) – натуральный логарифм произведения l x N; n – число вскрытых рыб.



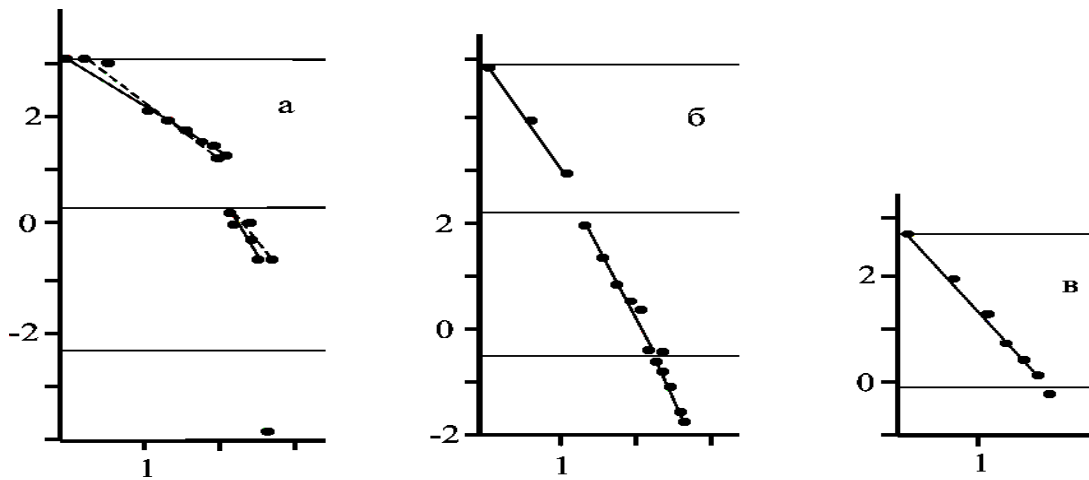


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов пескаря из р. Вычегды (а), р. Шарденыги (б), р. Сухоны (в).

По оси абсцисс – упорядоченный ряд значений условных биомасс видов образующих компонентное сообщество; по оси ординат – порядковые номера последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда. Шкала логарифмическая. Прямые, параллельные оси абсцисс, - теоретически рассчитанные критические уровни.

У пескаря из р. Ертом (приток Вашки) нашли 22 вида паразитов (табл. 3), в их числе кокцидии, микроспоридии, инфузории, *Dermocystidium sp.*, пиявки и трематоды. Доминируют по численности и биомассе метацеркарии автогенного генералиста *Rhipidocotyle campanula*. В сообществе велика доля автогенных видов, много видов-генералистов. Показатели доминирования, выравненности видов и Шеннона, вычисленные по биомассе и численности видов, согласованы.

В компонентном сообществе паразитов пескаря из верховой р. Мезени (4-25 августа 1989 г., июль 1990 г.) почти совершенно отсутствуют эктопаразиты, что объясняется нарушением методики фиксации рыбы для сбора паразитов. Рыбу помещали в материальные банки после ихтиологической обработки. Однако эндопаразиты сохранились, точки их условных биомасс довольно точно легли на соответствующий отрезок прямой. Сумма ошибок их уравнений регрессии (0.248) близка критическому значению 0.250. Наличие в структуре сообщества всего двух групп видов, выделенных по величине условных биомасс, сравнительно высокая ошибка уравнения регрессии, относительно благополучное экологическое состояние водоема, указывают на погрешности в сборе материала.

Таблица 3

**Характеристика компонентных сообществ паразитов пескаря  
из водоемов бассейна р. Мезени**

Показатели	Водоемы		
	Р. Мезень	Р. Вашка	Р. Ертом
Исследовано рыб	25	13	17
Общее число видов паразитов	7	13	22
Общее число особей паразитов	23	349	403
Общее значение условной биомассы	10.94	102.68	136.70
Количество автогенных видов	6	11	21
Количество аллогенных видов	1	2	1
Доля особей автогенных видов	0.435	0.963	0.990
Доля биомассы автогенных видов	0.822	0.974	0.996
Доля особей аллогенных видов	0.565	0.037	0.010
Доля биомассы аллогенных видов	0.178	0.026	0.004
Количество видов-специалистов	1	5	5
Доля особей видов-специалистов	0.087	0.100	0.298
Доля биомассы видов-специалистов	0.175	0.066	0.173
Количество видов-генералистов	6	8	17
Доля особей видов-генералистов	0.913	0.900	0.702
Доля биомассы видов-генералистов	0.825	0.934	0.827
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum spathaceum</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>
Характеристика доминантного вида	г/ал г/ав	г/ав	г/ав
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.565	0.819	0.558
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.293	0.780	0.461
Выравненность видов по числу особей	0.699	0.487	0.753
Выравненность видов по биомассе	0.869	0.554	0.920
Индекс Шеннона по числу особей	1.362	1.250	2.326
Индекс Шеннона по значениям биомассы	2.439	1.421	2.845
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.248	0.404	0.444

В сообществе паразитов у пескаря из р. Вашки «абберантными» видами оказались *Gyrodactylus magnificus* и *Diplostomum volvens*. Точки, принадлежащие им, не попадают на соответствующие отрезки прямой. Первый – паразит гольяна, явно случайно попавший на несвойственного хозяина. Это утверждение правдоподобно, так как пескаря, гольяна и другие виды рыб часто держали в одной емкости. В случае с *D. volvens* ситуация, видимо, иная. У пескаря из р.Вашки (14-16 июля 1993 г. и 2-30 июня 1994 г.) нашли 10 экз. *Diplostomum sp.* Если сложить вместе условные биомассы всех особей диплостоматид, то логарифм их суммы будет равен 0.875. Это значение очень близко ложится к соответствующему отрезку прямой. Тогда как точка, принадлежащая *Gyrodactylus markakulensis*, наоборот, оказывается далеко отстоящей от отрезка прямой, что легко объяснить потерей части особей этого паразита во время транспортировки рыбы. Однако даже введенные с учетом сказанного соответствующие поправки в структуру сообщества почти не меняют сумму ошибок уравнений регрессии (с 0.404 на 0.408).

Наибольший вклад в сумму ошибок уравнений регрессии дает ошибка значения условной биомассы цист *Muxobolus oviformis* (0.215 и 0.119 соответственно). Это, возможно, связано с потерей части цист. С учетом этой поправки сумма ошибок уравнений регрессии снижается до 0.355 и 0.386 соответственно.

Таким образом, даже с учетом поправок сумма ошибок уравнений регрессии остается выше критического значения 0.250. Учитывая экологически благополучное состояние водоема и отсутствие интенсивного промысла пескаря, такую величину ошибок можно объяснить погрешностями в сборе материала и его неоднородностью, обусловленной растянутостью времени сбора материала (14-16 июля 1993 г. и 2-30 июня 1994 г.).

В компонентном сообществе паразитов пескаря из р. Ертом в структуру не вписываются точки принадлежащие гиродактилюсам, особенно *Gyrodactylus gobiensis* (рис. 2а). Сбор материала произведен со свеж пойманной рыбы, которую транспортировали к месту вскрытия в ведре с водой, что, видимо, привело к потере части гиродактилюсов. Точки, принадлежащие остальным видам, хорошо ложатся на отрезки прямых, характеризующих структуру сообщества. Сумма ошибок уравнений регрессии в этом случае составляет 0.444, что значительно выше критического уровня 0.250. Последнее может быть связано с растянутостью сроков сбора материала (4 февраля, с 20 июня по 27 июля 1994 г.).

Рассмотрим структуру компонентного сообщества паразитов пескаря из р. Ертом по материалам за 4 февраля и 2-5 июля 1994 г. Паразитофауна пескаря в зимний и летний период года представлена 12 и 11 видами соответственно (табл. 5). В июле отмечено резкое падение общей биомассы паразитов при сохранении доминирования автогенных видов (табл. 6). В феврале лидирующее положение в сообществе занимали виды-генералисты, доминировал по численности и биомассе автогенный генералист *Muxobolus oviformis*. В июле лидерами стали виды-специалисты, доминантом – автогенный специалист *Gyrodactylus gobiensis*, близок к нему *G. gobii*. В феврале выше значения индексов Шеннона и выравненности видов, вычисленных по данным численности видов, ниже – индекса Бергера-Паркера, в июле картина об-

ратная. Следовательно, в феврале и июле состояние компонентного сообщества паразитов пескаря из одного и того участка р. Ертом различно. Однако в обоих случаях сообщество состоит из трех групп видов, точки условных биомасс которых довольно точно ложатся на отрезки прямых (табл. 6; рис. 3), что обеспечивает значения сумм ошибок уравнений регрессии в феврале 0.257, в июле – 0.289. Эти величины достаточно близки критическому значению 0.250. Поведение показателей, вычисленных на основе сведений о численности и биомассе видов, и величины индекса Шеннона ведут себя синхронно.

Итак, из Северо-Двинского бассейна описано три компонентных сообщества паразитов пескаря, по двум из которых, а именно из р. Вычегды и р. Шарденьги, материалы собраны за длительный промежуток времени с соблюдением одних и тех же требований. Эти сообщества статистически достоверно различаются по долям видов специалистов (по численности  $t_{\text{факт}} = 6.897$ ;  $P < 0.001$ ; по биомассе  $t_{\text{факт}} = 3.667$ ;  $v=39$ ;  $P < 0.001$ ) и видов генералистов (по численности  $t_{\text{факт}} = 6.897$ ;  $P < 0.001$ ; по биомассе  $t_{\text{факт}} = 4.012$ ;  $v=39$ ;  $P < 0.001$ ). Первых больше в сообществе паразитов пескаря из р. Вычегды, вторых – р. Шарденьги. Различны эти сообщества по доминирующим видам. В сообществе из р. Вычегды доминируют автогенные специалисты, из р. Шарденьги автогенные генералисты. В сообществе паразитов пескаря из последней реки имеются аллогенные виды, представленные диплостоматидами, а также здесь выше численность метацеркарий *Rhipidocotyle campanula* (в р. Шарденьге ИО=15.7; в р. Вычегде ИО=0.6) и миксоспоридий. В р. Шарденьге в среднем у одного пескаря найдено 4.4 цисты миксоспоридий, в р. Вычегде – 0.3. Отмеченные различия сообществ не могут быть объяснены только растянутыми сроками сбора материала, тем более, что ранее уже отмечали отсутствие инвазированности диплостомидами рыбы из р. Вычегды (Доровских, 1989), неблагоприятную ситуацию по рипидокотилозу в р. Шарденьге (Ивашевский, Доровских, 1993) и отсутствие или малую численность здесь низших моногеней (Доровских, 1997). Таким образом, найденные различия компонентных сообществ паразитов пескаря из рек Вычегды и Шарденьги связаны с несходством в них экологической ситуации. В р. Шарденьгу поступают стоки с многочисленных животноводческих ферм, что вызвало эвтрофикацию этого водоема, приведшее к росту численности моллюсков сем. *Unionidae*, прудовиков, олигохет и т.д., являющихся промежуточными хозяевами выше перечисленных групп паразитов.

Следовательно, основные характеристики сообществ хорошо отражают общую экологическую ситуацию в местах обитания хозяина. С другой стороны, наличие в структуре паразитарных сообществ пескаря трех групп видов и сравнительно невысокие ошибки уравнений регрессии позволяют говорить о способности сообщества пока противостоять загрязнению среды.

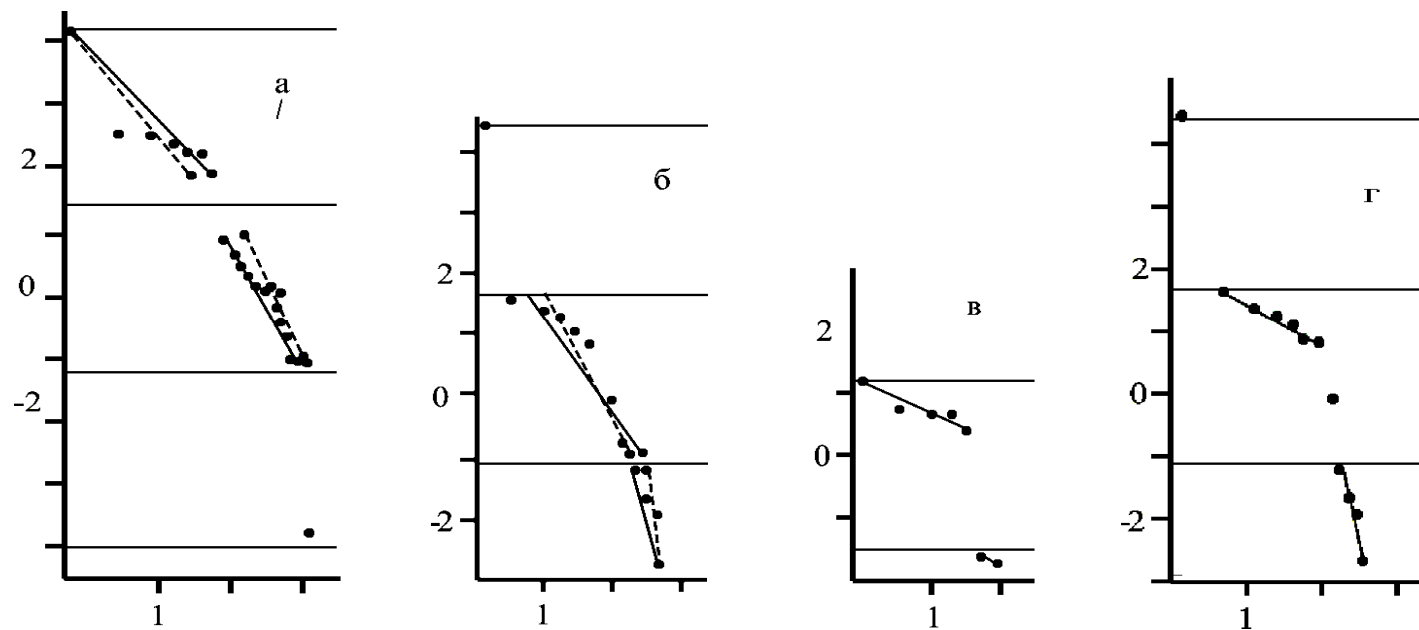


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов пескаря из р.Ертом (а), р. Вашки (б – до преобразования данных; г – после введения поправок на погрешности в сборе материала), р. В. Мезени (в).

Обозначения как на рис. 1.

Таблица 4

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов пескаря из бассейна р. Мезень

Вид паразита	Средние размеры			l	Р. Мезень n=25		Р. Вашка n=13		Р. Ертом n=17	
	L	B	H		N	ln (LN)	N	ln (LN)	N	ln (LN)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Coccidia gen. sp.</i>	0.02	0.02	0.02	0.02	0	-	0	-	1	-3.91
<i>Myxobolus muelleri</i>	1.00	1.00	1.00	1.00	2	0.69	0	-	2	0.69
<i>M. bramae</i>	1.25	1.25	1.25	1.25	0	-	3	1.32	1	0.22
<i>M. albovae</i>	0.50	0.50	0.50	0.50	0	-	0	-	1	-0.69
<i>M. ellipsoides</i>	1.50	1.50	1.50	1.50	0	-	0	-	1	0.41
<i>M. oviformis</i>	2.10	0.70	0.70	1.01	0	-	5	1.62	9	2.21
<i>M. macrocapsularis</i>	1.50	1.50	1.50	1.50	1	0.41	0	-	0	-
<i>Myxobolus sp.</i>	?	?	?	?	0	-	0	-	1	?
<i>Trichodina sp.</i>	0.08	0.08	0.05	0.07	0	-	1	-2.66	4	-1.27
<i>Dermocystidium sp.</i>	1.00	0.18	0.18	0.32	0	-	0	-	1	-1.14
<i>Dactylogyrus cryptomerus</i>	0.60	0.14	0.05	0.156	0	-	1	-1.86	2	-1.16
<i>Gyrodactylus katharineri</i>	0.90	0.26	0.08	0.27	0	-	0	-	4	0.08
<i>G. gobii</i>	0.55	0.16	0.05	0.165	0	-	14	0.84	52	2.15
<i>G. gobiensis</i>	0.75	0.22	0.07	0.225	0	-	13	1.07	56	2.53
<i>G. magnificus</i>	0.60	0.17	0.10	0.22	0	-	2	-0.82	0	-
<i>G. markakulensis</i>	0.60	0.17	0.06	0.180	0	-	5	-0.11	6	0.08
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	40.0	2.50	0.68	4.08	0	-	0	-	3	2.50
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	0.64	0.33	0.10	0.28	0	-	286	4.38	225	4.14
<i>Phyllodistomum simile</i>	2.50	1.30	0.42	1.108	0	-	0	-	1	0.10
<i>P. elongatum?</i>	0.60	0.25	0.08	0.23	0	-	0	-	3	-0.37
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.42	0.24	0.06	0.17	1	-1.77	0	-	14	0.87
<i>A. transversale</i>	2.60	0.80	0.26	0.82	0	-	5	1.41	0	-

Таблица 4 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Diplostomum spathaceum</i>	0.39	0.16	0.05	0.15	13	0.67	0	-	4	-0.51
<i>D. volvens</i>	0.44	0.22	0.07	0.19	0	-	2	-0.97	0	-
<i>Diplostomum sp.</i>	0.44	0.24	0.08	0.20	0	-	10	0.69	0	-
<i>Apatemon sp.</i>	0.73	0.37	0.12	0.32	0	-	1	-1.14	0	-
<i>Rhabdochona denudata</i>	14.2	0.25	0.25	0.96	2	0.65	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus</i>	1.95	0.07	0.07	0.21	0	-	0	-	5	0.05
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2.50	0.70	0.70	1.07	3	1.17	0	-	6	1.86
<i>Piscicola geometra</i>	50.0	4.90	4.90	10.60	0	-	0	-	1	2.36
<i>Unionidae gen. sp.</i>	0.19	0.19	0.19	0.19	1	-1.66	1	-1.66	0	-

**Паразитофауна пескаря из р. Ертом в разные периоды одного года**

Вид паразита	4.02.1994 г. n = 5		2-5.07.1994 г. n = 7	
	Число зараженных рыб	Индекс обилия	Число зараженных рыб	Индекс обилия
<i>Coccidia gen. sp.</i>	-	-	1	0.14
<i>Myxobolus muelleri</i>	1	2.40	1	0.14
<i>M. bramae</i>	1	1.20	-	-
<i>M. oviformis</i>	5	10.40	2	0.29
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	3	0.57
<i>Dactylogyrus cryptomerus</i>	-	-	1	0.14
<i>Gyrodactylus katharineri</i>	2	0.80	-	-
<i>G. gobii</i>	-	-	7	5.86
<i>G. gobiensis</i>	3	2.60	7	6.86
<i>G. markakulensis</i>	2	0.60	1	0.29
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	-	-	1	0.14
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	3	1.00	3	1.86
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	-	1	0.14
<i>P. elongatum?</i>	1	0.60	-	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	1	0.20	-	-
<i>Diplostomum spathaceum</i>	2	0.80	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2	1.60	-	-
<i>Unionidae gen. sp.</i>	1	0.20	-	-



Таблица 6

**Характеристика компонентных сообществ паразитов  
пескаря из р. Ертом**

Показатели	Даты сбора материала		
	4.02.1994 г.	2-5.07.1994 г.	4.02. – 27.07.1994 г.
Исследовано рыб	5	7	17
Общее число видов паразитов	12	11	22
Общее число особей паразитов	112	115	403
Общее значение условной биомассы	88.175	30.229	136.70
Количество автогенных видов	11	11	21
Количество аллогенных видов	1	0	1
Доля особей автогенных видов	0.964	1.000	0.990
Доля биомассы автогенных видов	0.993	1.000	0.996
Доля особей аллогенных видов	0.036	0	0.010
Доля биомассы аллогенных видов	0.007	0	0.004
Количество видов-специалистов	3	5	5
Доля особей видов-специалистов	0.179	0.809	0.298
Доля биомассы видов-специалистов	0.001	0.733	0.173
Количество видов-генералистов	9	6	17
Доля особей видов-генералистов	0.821	0.191	0.702
Доля биомассы видов-генералистов	0.999	0.267	0.827
Доминантный вид по числу особей	<i>Myxobolus oviformis</i>	<i>Gyrodactylus gobiensis</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Myxobolus oviformis</i>	<i>Gyrodactylus gobiensis</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>
Характеристика доминантного вида	г/ав	с/ав	г/ав
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.464	0.417	0.558
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.595	0.357	0.461
Выравненность видов по числу особей	0.744	0.603	0.753
Выравненность видов по биомассе	0.553	0.738	0.920
Индекс Шеннона по числу особей	1.850	1.447	2.326
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.375	1.770	2.845
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.257	0.289	0.444

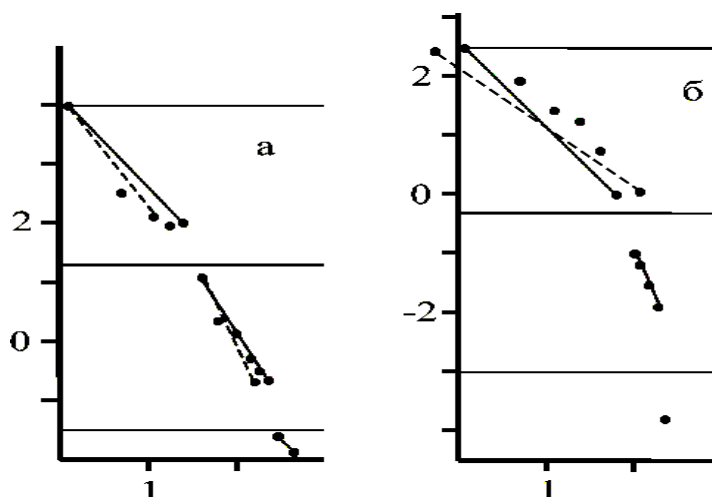


Рис. 3. Вариационные кривые условных биомасс паразитов пескаря из р. Ертом.  
 а – 4 февраля 1994 г.; б – 2-5 июля 1994 г.  
 Обозначения как на рис. 1.

Таблица 7

**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов пескаря из р. Ертом**

Вид паразита	Средние размеры			l	Даты сбора материала			
					4.02.1994 г.		2-5.07.1994 г.	
	L	B	H		N	ln (IN)	N	ln (IN)
<i>Coccidia gen. sp.</i>	0.02	0.02	0.02	0.02	0	-	1	-3.91
<i>Myxobolus muelleri</i>	1.00	1.00	1.00	1.00	12	2.485	1	0.00
<i>M. bramae</i>	1.25	1.25	1.25	1.25	6	2.015	0	-
<i>M. oviformis</i>	2.10	0.70	0.70	1.01	52	3.961	2	0.703
<i>Trichodina sp.</i>	0.08	0.08	0.05	0.07	0	-	1	-1.858
<i>Dactylogyrus cryptomerus</i>	0.60	0.14	0.05	0.156	0	-	1	-1.858
<i>Gyrodactylus katharineri</i>	0.90	0.26	0.08	0.27	4	0.077	0	-
<i>G. gobii</i>	0.55	0.16	0.05	0.165	0	-	41	1.912
<i>G. gobiensis</i>	0.75	0.22	0.07	0.225	13	1.073	48	2.379
<i>G. markakulensis</i>	0.60	0.17	0.06	0.180	3	-0.616	2	-1.022
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	40.0	2.50	0.68	4.08	0	-	1	1.406
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	0.64	0.33	0.10	0.28	5	0.336	13	1.292
<i>Phyllodistomum simile</i>	2.50	1.30	0.42	1.108	0	-	1	-1.470
<i>P. elongatum?</i>	0.60	0.25	0.08	0.23	3	-0.371	0	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.42	0.24	0.06	0.17	1	-1.772	0	-
<i>Diplostomum spathaceum</i>	0.39	0.16	0.05	0.15	4	-0.511	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2.50	0.70	0.70	1.07	8	2.147	0	-
<i>Unionidae gen. sp.</i>	0.19	0.19	0.19	0.19	1	-1.661	0	-

Из бассейна р. Мезени описали пять сообществ паразитов пескаря.

Сообщества из рек Ертом и Вашки похожи между собой, как и в случае с сообществами гольяна речного (Доровских, 2002в). Некоторые расхождения в величинах индексов могут быть объяснены различиями в сроках сбора материала и смешиванием разных выборок. При разделении материалов из р. Ертом по срокам сбора значения индексов стали ниже, и особенно индекс Шеннона сблизился с таковым сообществом из р. Вашки. Следовательно, можно предположить, что сообщества паразитов пескаря из этих водоемов, как и сообщества паразитов речного гольяна из рек Вашки и Ертом (Доровских, 2002в), входят в состав одного компонентного сообщества.

Компонентное сообщество паразитов пескаря из р. Ертом в феврале и начале июля 1994 г., слабо различаясь по величинам индексов Бергера-Паркера, выравненности видов и Шеннона, статистически достоверно отлично по долям входящих в него видов специалистов (по численности  $t_{\text{факт}} = 2.788$ ;  $P < 0.02$ ; по биомассе  $t_{\text{факт}} = 4.357$ ;  $v=10$ ;  $P < 0.01$ ) и генералистов (по численности  $t_{\text{факт}} = 2.788$ ;  $P < 0.02$ ; по биомассе  $t_{\text{факт}} = 4.357$ ;  $v=10$ ;  $P < 0.01$ ). Первых больше летом, вторых – зимой. Число видов в сообществе летом и зимой примерно одинаково, но общих из 18 найденных за оба периода видов всего 5. Интересно, что число особей паразитов примерно одинаково в обоих случаях (112 – зимой, 115 – летом). В пересчете на одну вскрытую рыбку 22.4 зимой и 16.4 летом. Однако биомасса паразитов зимой выше (88.2 – зимой, 30.2 – летом). В пересчете на одну рыбку 17.6 зимой и 4.3 летом. Разные в эти два периода и виды доминанты. Зимой лидирует автогенный генералист *Mухоболус овиформис*, летом – автогенный специалист *Gyrodactylus gobiensis*. Однако и летом, и зимой сообщество сформировано тремя группами видов, и ошибки их уравнений регрессии близки (0.289, 0.257 соответственно).

Итак, в разные сезоны года компонентное сообщество паразитов пескаря из р. Ертом, различаясь по видовому составу, биомассе составляющих его видов, лидирующим группам паразитов и виду-доминанту, имеет одну и ту же структуру сообщества, определяемую соотношением биомасс образующих его видов, что, возможно, необходимо для нормального его функционирования и сохранения равновесных отношений с хозяином. На основе сказанного можно предположить наличие у сообществ паразитов рыб на протяжении годового цикла их существования нескольких стабильных состояний.

Из приведенных материалов следуют общие черты компонентных сообществ паразитов пескаря из водотоков бассейнов рек С. Двины и Мезени:

- В сообществе всегда лидирует группа автогенных видов.
- Видами-доминантами чаще являются виды-генералисты.
- В сообществах паразитов пескаря из бассейна р. Мезени доминирующий вид всегда автогенный, чаще генералист, в р. Вычегде и р. Ертом в первых числах июля – специалист.
- Сообщества паразитов состоят из трех групп видов. При нарушении методики сбора материала в компонентных сообществах паразитов пескаря отмечено уменьшение числа групп видов до двух (рис. 1в; 2в), а при смешивании материала, собранного в разные сроки из экологически благополучного водоема, ошибка уравнений регрессии становится гораздо выше 0.250.

## 5.6. Структура сообщества паразитов ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) в разные сезоны года\*

Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов

Изучение зависимости паразитофауны рыб от сезона года начаты в 1920–х гг. (Быховский, 1929), а в 1940–х уже появились обобщения полученных результатов (Догель, 1947). Исследование закономерностей формирования структуры паразитарных сообществ в течение года начато в 1990–х гг. (Kennedy, 1997; Пугачев, 1999; Жохов, 2003; Русинек, 2005, 2007). Установлено, что сообщества ихтиопаразитов в течение года последовательно проходят состояния формирования, сформированности и разрушения своей видовой структуры (Доровских, 2002; Доровских, Голикова, 2004; Голикова, 2005; Степанов, 2007).

Поскольку этот вывод сделан на материалах по сообществам паразитов представителей бореального предгорного фаунистического комплекса, голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.), то было решено уточнить характеристики сообщества паразитов в разные сезоны года на примере сообщества паразитов ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.), входящего в состав бореального равнинного фаунистического комплекса.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ерш возрастом 2–2+ (всего 120 экз.) отловлен в 2007 г. из курьи напротив д. Парчег (Сыктывдинский р-н, Республика Коми), находящейся в 31 км от г. Сыктывкара вниз по течению р. Вычегды. Объем каждой выборки – 15 экз. рыб. Сроки сбора материала приведены в подписи к рисунку. Сбор материала произведен по общепринятой методике. Порядок обработки данных по сообществам паразитов рыб, содержание использованных понятий приведены в ряде публикаций (Пугачев, 1999; Доровских, Голикова, 2004).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

На протяжении всего срока наблюдений (табл. 1, 2) в сообществе паразитов ерша по численности и биомассе доминировал аллогенный специалист *I. variegatus*. Доля аллогенных видов всегда больше 0.6, наибольших значений она достигла в августе–сентябре. Весь период наблюдений аллогенных видов было 2 (*D. spathaceum*, *I. variegatus*) и только в феврале – 3 (*D. spathaceum*, *D. volvens*, *I. variegatus*). В течение года лидерами оставались и виды–генералисты, их доля в сообществе с февраля по декабрь почти не менялась. Низшие значения индекса доминирования Бергера–Паркера отмечены в марте–мае, высшие – в августе и сентябре. Наименьшее значение индекса выравненности видов было в

---

\* Результаты работы представлены в материалах XXVIII международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Петрозаводск: Изд-во КарелНЦ РАН, 2009. С. 191-195).

августе–сентябре, наибольшее – в марте-июле. Величина индекса Шеннона максимальных величин достигала в марте-мае, далее она закономерно снижалась и опускалась до минимальных значений в сентябре, затем в декабре и феврале вновь увеличивалась. Не оставалось постоянным в сообществе с февраля по декабрь и число групп видов, выделенных по соотношению их биомасс (табл. 3; см. рис.1). В июле и августе их было две, в другие месяцы – три. Сумма ошибок уравнений регрессии, отражающая состояние структуры сообщества, наименьшие значения имела в декабре и феврале, наивысшие – в июле (табл. 2).

Итак, сообщество паразитов ерша в июле–сентябре характеризуется самым низким видовым разнообразием, наименьшими значениями числа особей паразитов и их биомассы. Величины сумм ошибок уравнений регрессии в этот период имеют наиболее высокие значения, что свидетельствует о нарушении в сообществе количественных отношений видов. В сообществе паразитов ерша в июле и августе отмечены две группы видов, в сентябре – 3. В последнем случае 1-я группа образована только метацеркариями *I. variegates*. В эти три месяца дактилологирусы и эргазиллюсы заканчивают яйцекладку и отмирают. В это же время снижают свою численность и исчезают гиродактилюсы, глохидии, *P. folium* и скребни, у *B. luciopercae* появляются особи новой генерации, начинается процесс заражения метацеркариями *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus* рыбы. Это обуславливает увеличение числа особей паразитов и их биомассы от июля к сентябрю.

В декабре, феврале и марте в структуре сообщества паразитов выделяется три группы видов. В декабре в состав 1-й группы входят *I. variegatus* и *G. longiradix*, в феврале *I. variegates* и *N. rutili*, в марте *I. variegates*, *H. creplini*, *N. rutili*, глохидии и *D. amphibotrium*. В эти месяцы возрастают видовое разнообразие сообщества паразитов ерша, число их особей и биомасса (табл. 1, 2), появляются гиродактилюсы, глохидии, молодые особи дактилологирусов (хитиноидные структуры уже сформированы) и скребней (в декабре длина тела червей до 0.3 мм, в феврале–марте – 0.5–1.0 мм). В декабре у *B. luciopercae* найдены только молодые особи, в феврале–марте – у червей этого вида в матке появляются яйца. У *P. folium* в декабре отмечены только отмирающие особи, а в феврале–марте – молодые. В декабре *E. briani* не обнаружен, в феврале–марте рачки были без яйцевых мешков. Повышается зараженность метацеркариями *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus* ерша.

В мае структура сообщества паразитов ерша напоминает таковую в марте, но порядок расположения видов в группах меняется. Так 1-я группа в мае, как и в марте, образована пятью видами, но их состав и порядок расположения уже иной (*I. variegates*, *N. rutili*, *G. cernuae*, *H. creplini*, *D. amphibotrium*). В мае скребни (длина тела до 1.0 мм) зрелые, рачки с яйцевыми мешками, среди дактилологирусов встречены яйцекладущие особи, у червей *B. luciopercae* матки буквально забиты яйцами, *P. folium* по-прежнему представлен незрелыми особями, но с размерами тела большими, чем в феврале-марте.

Рассматриваемое сообщество паразитов ерша в период с декабря по май состоит из наибольшего числа особей и характеризуется наивысшими значениями биомассы и видового разнообразия (табл. 1, 2). Ход описанных выше изменений в сообществе паразитов ерша с декабря по май сопровождается постепенным ростом суммы ошибок уравнений регрессии.

Таблица 1

## Паразитофауна ерша из бассейна среднего течения р. Вычегды

Виды паразитов	Даты отлова рыбы и объемы выборок							
	Февраль	Март	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Декабрь
	n=15							
<i>Trichodina sp.</i>	+	0	+	0	0	0	0	+
<i>Dermocystidium percae</i> Reichenbach-Klinke, 1950	2(0.13)	1(0.07)	1(0.13)	0	0	1(0.07)	0	1(0.07)
<i>Henneguya creplini</i> (Gurley, 1894)	3(1.0)	5(8.2)	3(1.6)	9(2.1)	11(2.2)	6(0.8)	1(0.13)	5(0.8)
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i> Wagener, 1857	12(3.8)	13(4.8)	14(6.3)	13(3.2)	8(0.8)	3(0.3)	1(0.07)	10(1.8)
<i>D. hemiamphibotrium</i> Ergens, 1956	0	1(0.07)	1(0.07)	0	0	0	0	0
<i>Gyrodactylus longiradix</i> Malmberg, 1957	?(0.9)	2(0.2)	?(0.9)	10(0.7)	0	0	0	?(1.6)
<i>Gyrodactylus cernuae</i> Malmberg, 1957	?(0.3)	2(0.5)	?(7.1)	?(2.8)	2(0.3)	0	0	?(0.5)
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781), pl.	0	0	0	0	0	1(0.07)	0	0
<i>Proteocephalus cernuae</i> (Gmelin, 1790)	0	2(0.13)	0	0	0	0	0	1(0.07)
<i>Bunodera luciopercae</i> (Mueller, 1776)	2(0.13)	8(1.2)	6(0.7)	8(0.8)	1(0.07)	2(0.3)	7(0.7)	6(0.9)
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	2(0.13)	2(0.9)	3(0.2)	1(0.07)	0	0	0	1(0.07)
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819), larvae	9(1.5)	11(2.5)	11(2.1)	12(1.9)	10(2.3)	11(1.8)	11(1.9)	13(2.3)
<i>D. volvens</i> Nordmann, 1832, larvae	1(0.07)	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (Creplin, 1825), larvae	15(80.2)	15(44.7)	15(60.8)	14(36.1)	15(14.9)	12(29.7)	15(36.3)	15(54.3)
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	0	1(0.07)	0	0	0	1(0.07)	0	0
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779), larvae	8(1.5)	6(1.2)	1(0.07)	1(0.13)	2(0.5)	0	1(0.2)	2(0.3)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	7(0.8)	6(0.7)	4(0.7)	2(0.13)	0	0	0	6(1.13)
Unionidae gen. sp., larvae	14(10.6)	14(11.5)	13(6.3)	3(0.9)	0	1(0.6)	0	10(1.4)
<i>Ergasilus briani</i> Markewitsch, 1932	1(0.07)	3(0.2)	3(0.3)	1(0.07)	1(0.5)	0	1(0.07)	0

Таблица 2

## Характеристики сообщества паразитов ерша из р. Вычегды

Показатели	Дата отлова рыбы							
	Февраль	Март	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Декабрь
	n=15							
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Общее число:								
видов	14	16	14	12	8	9	7	13
особей	1518	1158	1310	726	323	504	592	978
Общее значение условной биомассы	399.7	396.8	360.9	204.8	100.7	146.9	146.4	302.2
Количество видов:								
автогенных	11	14	12	10	6	7	5	11
аллогенных	3	2	2	2	2	2	2	2
Доля особей видов:								
автогенных	0.191	0.388	0.279	0.215	0.198	0.063	0.030	0.133
аллогенных	0.809	0.612	0.721	0.785	0.802	0.937	0.970	0.867
Доля биомассы видов:								
автогенных	0.248	0.569	0.364	0.328	0.399	0.226	0.053	0.319
аллогенных	0.752	0.431	0.636	0.672	0.601	0.774	0.947	0.681
Количество видов-специалистов	3	5	4	3	2	1	1	4
Доля видов-специалистов:								
особей	0.049	0.074	0.164	0.128	0.050	0.008	0.002	0.061
биомассы видов	0.044	0.070	0.142	0.106	0.036	0.006	0.002	0.063

Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Количество видов-генералистов	11	11	10	9	6	8	6	9
Доля видов-генералистов:								
особей	0.951	0.926	0.836	0.872	0.950	0.992	0.998	0.939
биомассы видов	0.956	0.930	0.858	0.894	0.964	0.994	0.998	0.937
Доминантный вид:								
по числу особей	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>
по значению биомассы	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>	<i>I. variegatus</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г*	ал/г	ал/г	ал/г	ал/г	ал/г	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера:								
по числу особей	0.793	0.579	0.636	0.745	0.697	0.883	0.921	0.832
по биомассе	0.743	0.417	0.623	0.651	0.551	0.747	0.918	0.664
Выравненность видов:								
по числу особей	0.322	0.522	0.448	0.417	0.521	0.246	0.188	0.316
по биомассе	0.387	0.587	0.533	0.498	0.545	0.428	0.201	0.463
Индекс Шеннона:								
по числу особей	0.850	1.447	1.182	1.035	1.083	0.541	0.366	0.810
по значениям биомассы	1.021	1.626	1.405	1.237	1.133	0.940	0.319	1.187
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.214	0.295	0.335	0.274	0.434	0.299	0.319	0.210

Примечание: \* ал – аллогенный вид, г – вид-генералист.



Таблица 3

## Приведенные линейные размеры паразитов ерша из р. Вычегды, мм

Вид паразита	<i>l</i>	Дата отлова рыбы															
		Февраль		Март		Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Декабрь	
		<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )	<i>n</i>	ln( <i>ln</i> )
<i>Henneguya creplini</i>	1.00	15	2.71	123	4.81	24	3.18	31	3.43	33	3.50	12	2.48	2	0.69	12	2.48
<i>Dermocystidium percae</i>	0.68	2	0.31	1	-0.38	2	0.31	0	-	0	-	1	-0.38	0	-	1	-0.38
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	57	2.53	72	2.77	94	3.03	49	2.38	12	0.97	4	-0.12	1	-1.51	27	1.79
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	0	-	1	-1.14	1	-1.14	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	4	-0.02	8	0.68	106	3.26	43	2.36	4	-0.02	0	-	0	-	8	0.68
<i>Gyrodactylus longiradix</i>	0.28	14	1.38	3	-0.16	14	1.38	1	-1.26	0	-	0	-	0	-	24	1.92
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	2	-0.12	2	2.17	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	1	1.48
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	15.71	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	1	2.75	0	-	0	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	0	-	18	2.08	11	1.59	12	1.68	1	-0.81	4	0.58	11	1.59	14	1.83
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	2	-0.18	14	1.76	3	0.22	1	-0.88	0	-	0	-	0	-	1	-0.88
<i>Diplostomum spathaceum</i>	0.15	23	1.22	38	1.72	32	1.55	29	1.45	34	1.61	27	1.38	29	1.45	34	1.61
<i>Diplostomum volvens</i>	0.15	1	-1.92	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	0.25	1204	5.69	671	5.11	912	5.42	541	4.89	225	4.02	445	4.70	545	4.90	814	5.30
<i>Camallanus lacustris</i>	1.04	9	-	1	0.04	0	-	0	-	0	-	1	0.04	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus</i>	0.10	23	0.88	19	0.70	1	-2.26	2	-1.56	7	-0.31	0	-	3	-1.16	4	-0.87
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	13	3.74	11	3.57	11	3.57	2	1.87	0	-	0	-	0	-	17	4.01
Unionidae gen. sp.	0.12	157	2.94	173	3.03	94	2.42	14	0.52	0	-	9	0.08	0	-	21	0.92
<i>Ergasilus briani</i>	0.34	1	-1.07	3	0.03	5	0.54	1	-1.07	7	0.87	0	-	1	-1.07	0	-

Примечание. *n* – число собранных особей паразита (для миксоспоридий – цист); *l* – приведенный линейный размер вида; ln – натуральный логарифм.

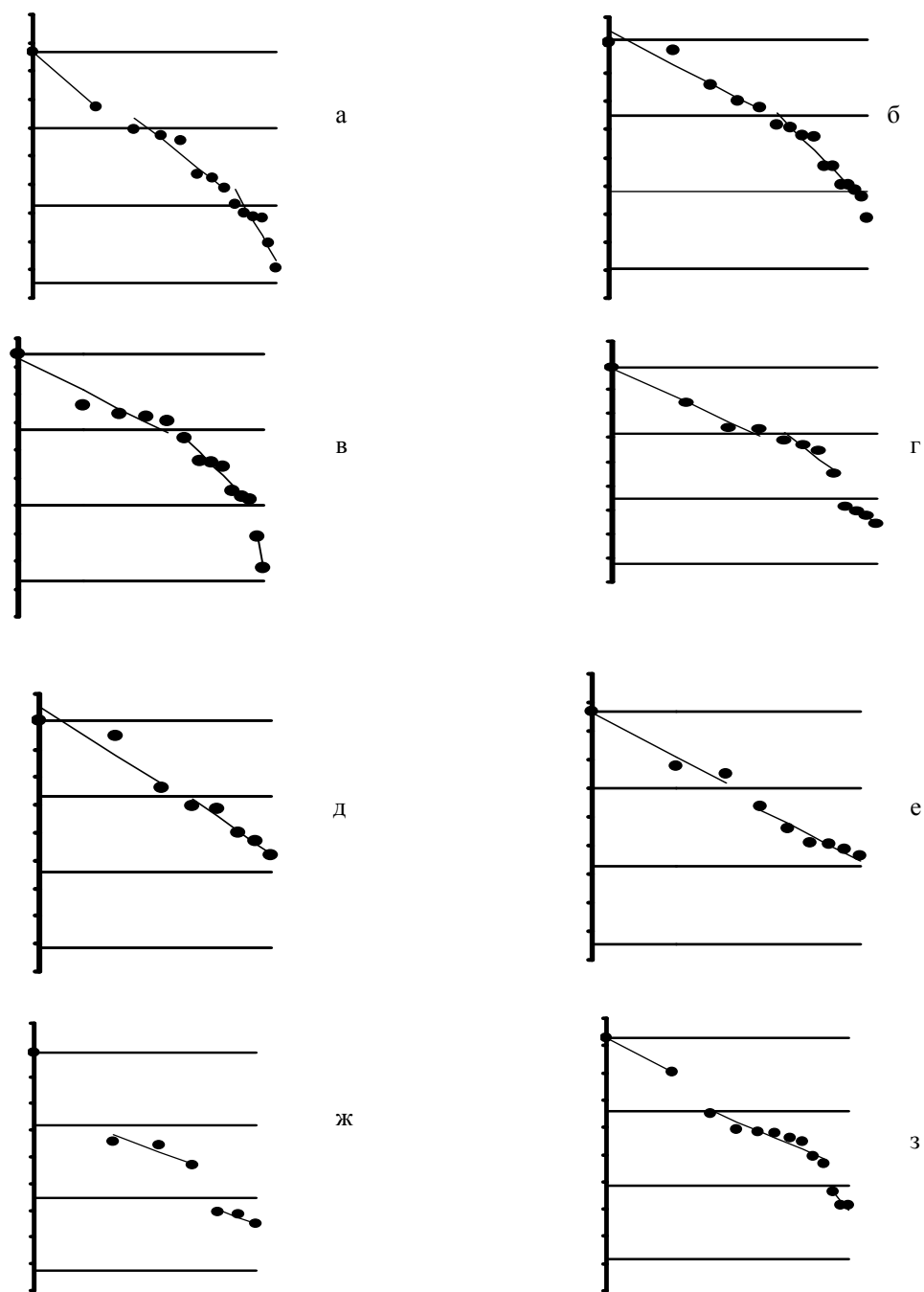


Рис.1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из р. Вычегды:  
а – рыба отловлена 21 февраля; б – 26 марта; в – 21 мая; г – 19 июня; д – 19 июля; е – 18 августа; ж – 20 сентября; з – 21 декабря.

По оси абсцисс – натуральные логарифмы значений условных биомасс видов паразитов, образующих сообщество; по оси ординат – натуральные логарифмы порядковых номеров последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда. Прямые параллельные оси абсцисс, – теоретически рассчитанные критические уровни.

В июне структура сообщества также образована тремя группами видов, но в 1-ю группу входит уже на один вид меньше и порядок расположения оставшихся изменяется

(*I. variegates*, *H. creplini*, *D. amphibotrium*, *G. cernuae*). В это время яйцекладка отмечена у дактилогирусов, *B. luciopercae*, скребней, рачки с яйцевыми мешками, снижается зараженность глосидиями ерша. Сумма ошибок уравнений регрессии, отражающая сбалансированность биомасс входящих в состав сообщества видов, падает до 0.274.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, как и в предыдущих работах, посвященных решению этого вопроса (Доровских, 2002; Доровских, Голикова, 2004; Голикова, 2005; Степанов, 2007), зарегистрированы три плавно переходящих одно в другое состояния паразитарного сообщества.

Первое отмечено в июле–сентябре. Оно отличается средними, по сравнению с другими периодами, значениями всех индексов видового разнообразия и наименьшим числом видов. Сообщество образовано 2–я и в сентябре 3–я группами видов. В последнем случае 1–я их группа образована только метацеркариями *I. variegates*. Паразиты представлены зрелыми, яйцекладущими, отмирающими особями и личиночными стадиями паразитов, использующих рыбу в качестве промежуточного хозяина. В июле у некоторых из видов появляются особи нового поколения. Это сообщество в состоянии разрушения своей видовой структуры.

Второе состояние сообщества паразитов ерша существовало с декабря по март. В это время оно характеризовалось наибольшими значениями видового разнообразия паразитов, числа их особей и биомассы, ростом до максимальных величин индексов Шеннона и выравнивания видов, высокими, но ниже, чем в предыдущий период, значениями индекса доминирования, наличием в своей структуре трех групп паразитов, выделенных по соотношению условных биомасс видов. Сообщество большей частью состоит из молодых особей и личиночных стадий паразитов, у гиродактилюсов имелись зародыши в матке. Это сообщество в состоянии формирования своей видовой структуры.

Третье состояние рассматриваемого сообщества наблюдалось с мая по июнь. Оно отличается наличием в структуре, выделенной по соотношению условных биомасс составляющих его видов, трех групп паразитов, различающихся по аллометрическим показателям. Видовое разнообразие, число особей и биомасса паразитов снижаются от мая к июню, и оно ниже, чем в феврале. Паразиты в основном представлены зрелыми, яйцекладущими особями и личиночными стадиями видов, использующих рыбу как промежуточного хозяина. Это состояние сообщества, имеющего сформированную видовую структуру.

Таким образом, и при сезонных изменениях сообщества паразитов ерша также выделяются три его состояния. Они приурочены к срокам, отличным от таковых для сообществ кишечных гельминтов рыб умеренной зоны, а также сообществ паразитов гольяна и хариуса из бассейнов рек Вычегды и Печоры. Формирование сообществ кишечных гельминтов угря (*Anguilla anguilla*) в Англии (Kennedy, 1997) и язя (*Leuciscus idus*) Рыбинского водохранилища (Жохов, 2003) начинается в начале лета. В мае их видовое богатство минимально, в августе – максимально. В условиях бассейнов рек Вычегды и Печоры видовое богатство сообществ паразитов гольяна и хариуса максимально в июне, минимально – в августе. Формирование их видовой структуры отмечено в течение осенне-зимне-весеннего периода года, а разрушение в июле–сентябре (Доровских, Голикова, 2004; Степанов, 2007). У ерша наибольшее число видов паразитов отмечено в марте, наименьшее – в сентябре. Формирование видовой структуры сообщества паразитов ерша осуществляется в течение зимне-весеннего периода года, а разрушение в июле–сентябре.

## 6. ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОТ ФИЗИОЛОГИЧЕСОГО СОСТОЯНИЯ ХОЗЯИНА

### 6.1. Встречаемость опухолей у *Phoxinus phoxinus* (L.) из верхнего течения реки Печоры и их влияние на организм гольяна, его паразитофауну и компонентное сообщество его паразитов\*

Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрисева В.А., Бознак Э.И.

Все большее значение приобретает комплексная система наблюдений за состоянием среды, что позволяет оценивать и прогнозировать изменения в биосфере или в отдельных ее частях. Для такой оценки используют разные методы исследований. В частности, показателем бластомогенного загрязнения гидросферы может служить регистрация и анализ опухолей у водных животных. Наибольшей информативностью при этом обладает эпизоотологическое изучение опухолевого фона у гидробионтов (Ильницкий и др., 1994).

Опухоль – это своеобразное, реактивное, резко патологическое разрастание ткани какого-либо органа, отличающееся от исходной структуры (Агапова, Бутримова, 1984). Образование опухолей – это процесс, основным проявлением которого служит местное разрастание ткани, которое оказывает патологическое воздействие на организм в целом, вызывая раздражение тканей, воспаление, нарушение обмена веществ и др. (Худолей, 1976).

Цель работы – определение частоты встречаемости опухолей у гольяна из верхнего участка р. Печоры, выяснение воздействия новообразований на его паразитофауну и структуру компонентного сообщества его паразитов.

Под сообществом будем понимать «...совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющую собой экологическое единство...» (Биологический..., 1986: с.595).

В этой работе, помимо использования общепринятого описания компонентных сообществ (Пугачев, 1999; 2000; и др.), учли одноклеточных паразитов и не только по числу особей паразитов, но и по данным об их условной биомассе, использовали графический способ отражения структуры сообщества и количественную оценку ее состояния (Доровских, 2001; 2002а; 2002б; и др.).

Условная биомасса - приведенный линейный размер вида, умноженный на число найденных его особей. Приведенный линейный размер вида - среднее геометрическое из максимальных значений длины, ширины и высоты тела паразита данного вида. Полученную величину можно использовать как характеристику вида в составе рассматриваемого компонентного сообщества, характеризуемого имеющейся выборкой.

Вслед за Пугачевым (1999) в работе использованы понятия: «компонентное сообщество» - группа видов паразитов, населяющая популяцию хозяина; «автогенные виды» –

---

\* Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 2006. Т. 40. Вып. 3. С. 225-243.

виды, заканчивающие жизненный цикл в пределах гидробиоценоза; «аллогенные виды» – используют рыб и беспозвоночных как промежуточных хозяев, завершая развитие в птицах и млекопитающих, либо в позвоночных в основном связанных с сушей; «виды-специалисты» – виды, встречающиеся только у рыб одного вида, рода или даже семейства; «виды-генералисты» – обычно приурочены к нескольким родам или семействам рыб.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Рыбу ловили водным сачком и ловушками из пластиковых бутылок (Бознак, 2002). Обработка ихтиологического материала произведена по общепринятой методике (Правдин, 1966). Возраст рыбы определен по чешуе и отолитам.

Объемы выборок для сбора паразитов и гистологических исследований, характеристики исследованной рыбы приведены в табл. 1. Рыбу сразу фиксировали в 10%-ном растворе формалина и жидкости Буэна. Сбор паразитов произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) с учетом поправок для работы с рыбой, фиксированной в 10%-ном растворе формалина (Доровских, 2002б). На наличие паразитов просматривали и осадок, образовавшийся в материальных банках, в которых держали рыбу до вскрытия. Размеры паразитов заимствованы из работы Доровских (2002в).

При гистологическом исследовании новообразований изготавливали срезы толщиной 0,5 мкм и менее. Полученные препараты окрашивали гематоксилин-эозином, азур – эозином и железным гематоксилином по Гейденгайну. Микрофотосъемку препаратов выполняли с помощью микроскопа МИКМЕД-2, снабженного цифровой фотокамерой NIKON Coolpix 4500.

Для описания сообществ использованы:

- 4) индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона

$$H_p = - \sum p_{i1} \ln p_{i1}, \quad H_b = - \sum p_{i2} \ln p_{i2};$$

- 5) индекс выравненности видов в сообществе по обилию

$$E_p = H_p / \ln S, \quad E_b = H_b / \ln S;$$

- 6) индекс доминирования Бергера-Паркера

$$d_p = N_{\max} / N_T, \quad d_b = V_{\max} / V_T,$$

где  $S$  – количество видов;  $N_T$  – общее количество особей паразитов всех видов в сообществе, для микроспоридий - цист;  $N_{\max}$  – число особей доминантного вида, для микроспоридий – цист;  $V_T$  – биомасса всех особей паразитов всех видов в сообществе;  $V_{\max}$  – биомасса всех особей доминантного вида;  $n_i$  – число особей  $i$ -го вида;  $b_i$  – биомасса  $i$ -го вида;  $p_{i1}$  – относительное обилие  $i$ -го вида равно  $n_i / N_T$  и  $p_{i2}$  – относительное обилие  $i$ -го вида равно  $b_i / V_T$ .

При построении графиков применены натуральные логарифмы. Нумерация видов в сообществах произведена от вида с максимальным значением биомассы к виду с ее минимальным значением.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Встречаемость опухолей у гольяна.* В районе устья р. Гаревки 2 июля 2004 г. среди сеголетков были поражены опухолями около 3% особей, среди рыб старших возрастов – 0.4-1.0%. В районе устья р. Шайтановки 31 июля 2002 г. половозрелые гольяны с опухолями составляли 0.3-0.4%. В первой декаде августа 2002 г. в районе устья р. Гаревки старшевозрастных рыбок с опухолями было 0.15-0.20% от общего числа особей гольяна в стайке; 1 августа 2003 г. – 0.1%; 13 августа 2003 г. пораженность опухолями двухлетнего гольяна в разных стайках колебалась от 0.02-0.2% до 2.0-3.0%; в последней декаде июля и в начале августа 2004 г. доля особей прошлого года рождения с опухолями в стайках была 0.2-1.4%, среди рыб старших возрастов особи с опухолями составляли менее 0.02%.

Исходя из имеющихся данных следует, что опухоли могут встречаться у рыбы всех возрастов, но чаще других ими поражен гольян в возрасте 0+-1+. Экстенсивность поражения его опухолями колеблется от 0.02 до 3%. На рыбе одновременно отмечали от 1 до 3 опухолей.

*Особенности гольяна, пораженного опухолями.* В начале июля гольяны с опухолями в своем поведении ничем не отличаются от здоровых особей. В августе больные особи избегают течения, они осторожны, отходят от сачка или ловушки раньше других, к приманке подходят позже других, держатся на краю стайки, при движении следуют в конце стайки, на течение идут неохотно. Особи с поражением глаз и при наличии опухолей на конце головы имеют более светло-окрашенное тело, чем здоровые особи. Особи без опухолей часто отгоняют больных особей от приманки и изгоняют их из центра стайки.

Гольян (возраст 1+) с опухолями имеет более мелкие размеры и меньший вес тела по сравнению с одновозрастными экземплярами без опухолей, но для него характерна несколько большая упитанность (табл. 2). Последнее, видимо, связано с увеличением веса тела рыбы за счет разросшихся опухолей. Особи возраста 1+ с опухолями имеют и несколько меньший темп роста по сравнению со здоровыми экземплярами 1+, хотя их темп роста выше таковых гольяна из малых рек бассейна среднего течения р. Вычегды (табл. 3).

В то же время различия в весе, длине тела и упитанности сеголетков гольяна с опухолями и без опухолей в оба срока наблюдения статистически недостоверны (табл. 2).

*Локализация и характеристики опухолей.* Опухоли отмечены у гольяна на плавниках, голове, спинной и брюшной сторонах тела (рис. 1). Особенно часто опухоли находятся на голове, где они локализуются на жаберных крышках, глазах, челюстях. Размеры опухолей даны в табл. 4. Опухоли у рыб возраста 1+ несколько крупнее, чем у сеголетков. Относительный вес опухоли, выраженный в процентах от веса тела рыбы, в начале июля выше, чем в конце этого месяца, но вес опухолей и их размеры в начале и конце месяца примерно одинаковы (табл. 4). Опухоли окрашены в интенсивно-черный и серовато-черный цвет.

По периферии серовато-черных опухолей обычно просматривается плотная капсула (рис. 2), четко отделяющая пораженную ткань от мышечных волокон. В опухолях интенсивно-черного цвета наблюдается прорастание клеток опухоли в прилежащую поперечно-полосатую мускулатуру (рис. 3). На всех препаратах новообразований обнаружены резко выраженные некротические процессы. У преобладающего большинства опухолей

происходит интенсивная закладка кровеносных сосудов, причем кровяной поток обнаружен еще до их полного формирования, что, видимо, обеспечивает питание опухоли (рис. 4). У нескольких особей голяна отмечены метастазы в различных органах.

Главными причинами возникновения опухолей у рыб являются вирусы, канцерогенные химические вещества, нарушения генетической или гормональной природы (Боговский, 1997; Жимулев, 2003; и др.). Поскольку в верхнем течении реки Печоры отсутствует значимое антропогенное воздействие, то можно предположить, что возникновение опухолей в популяции голяна здесь связано с реорганизацией генома и различными мутациями в широком смысле этого слова.

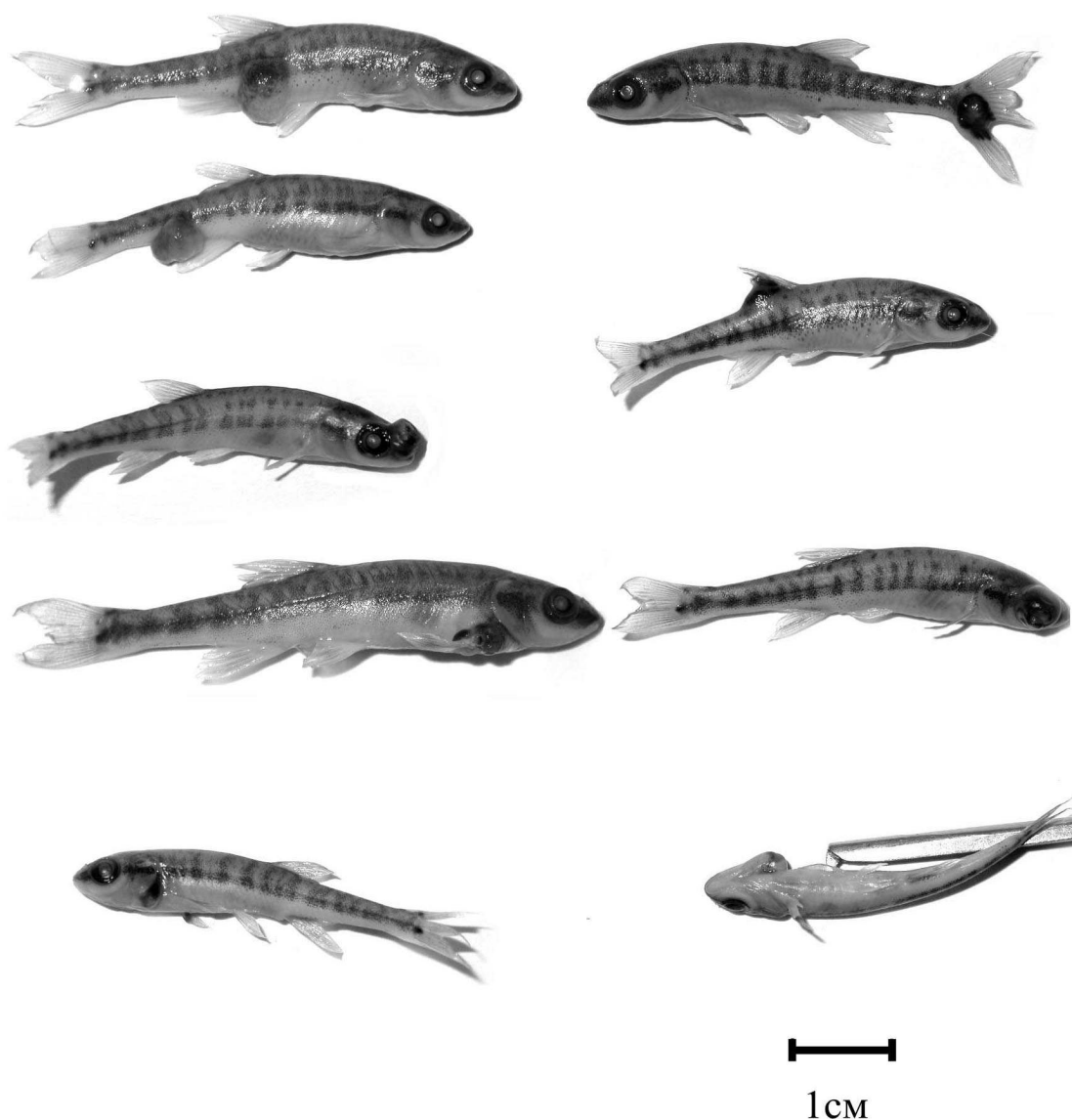


Рис. 1. Локализация опухолей у голяна из верхнего течения р. Печоры

Таблица 1

## Объем исследованного материала и характеристики исследованных особей гольяна

Водоем	Дата лова рыбы	Количество вскрытых рыб	Возраст рыбы	Длина тела (AD), мм		Вес тела, г.	
				Пределы	Средняя и ее ошибка	Пределы	Средняя и ее ошибка
Гольян с опухолями							
Р. Печора (устье р. Гаревки)	4.08.2002	5	1+	29.5-38.0	34.3±1.6	0.20-0.51	0.43±0.06
Р. Печора (устье р. Гаревки)	13.08.2003	18	1+	31.0-61.1	42.3±1.7	0.40-1.70	0.81±0.08
Р. Печора (устье р. Гаревки)	2.07.2004	15	0+	17.9-27.2	21.4±0.7	0.10-0.40	0.17±0.03
Р. Печора (устье р. Гаревки)	29.07.-5.08.2004	23	0+-1+	19.7-40.2	30.2±1.0	0.10-0.90	0.42±0.05
Гольян без опухолей							
Р. Печора (устье р. Гаревки)	15.08.2003	15	1+	41.1-55.0	48.4±0.9	1.50-2.90	1.80±0.12
Р. Печора (устье р. Гаревки)	16.06.2004	15	0+	20.0-24.0	21.6±0.4	-	-
Р. Печора (устье р. Гаревки)	2.07.2004	15	0+	20.0-26.0	21.9±0.5	-	-
Р. Печора (устье р. Гаревки)	30.07.2004	15	0+-1·	28.0-34.0	30.6±0.4	0.32-0.50	0.42±0.02
Р. Печора (устье р. Гаревки)	30.07.2004	15	0+	12.0-18.0	14.5±0.4	-	-
Р. Печора (район п. Якша)	15.06.2004	15	0+-1·	23.0-28.0	25.1±0.4	0.18-0.35	0.23±0.01
Р. Печора (устье р. Унья)	24.08.2004	15	0+	30.0-38.0	32.9±0.6	0.40-0.80	0.54±0.03
Р. Б.Емель	4.07.2000	15	1+	38.0-43.0	40.3±0.5	0.90-2.00	1.32±0.08
Р. Н.Омра	9.07.2002	15	1+	37.0-45.0	40.1±0.6	0.70-1.20	0.95±0.04
Р. Кожим	6.07.2002	5	1+	36.0-48.0	41.2±2.4	0.70-2.20	1.20±0.30
Р. Кожим	6.07.2002	12	0+-1·	26.0-32.0	29.4±0.6	0.25-0.60	0.38±0.03



Таблица 2

**Размеры и вес тела гольяна из верхнего течения р. Печоры в районе устья р. Гаревки**

Показатель	Гольян с опухолями		Гольян без опухолей		t <sub>st</sub>	P
	Пределы	Средняя и ее ошибка	Пределы	Средняя и ее ошибка		
Гольян 1+ (август 2003 г.)						
Длина тела (AD), мм	24.1-55.6	38.0±1.48	39.3-76.0	49.8±1.49	5.619	< 0.001
Вес тела, г	0.3-3.6	1.0±0.14	0.8-5.9	1.9±0.19	3.814	< 0.001
Коэффициент упитанности *	1.22-2.35	1.66±0.07	1.23-1.59	1.40±0.02	3.571	< 0.001
Число исследованных рыб	25		32		-	-
Гольян 0+ (2 июля 2004 г.)						
Длина тела (AD), мм	17.9-27.2	21.4±0.7	20.0-26.0	21.9±0.47	0.447	>> 0.05
Вес тела, г	0.1-0.4	0.17±0.03	-	-	-	-
Коэффициент упитанности	0.92-2.80	1.57±0.12	-	-	-	-
Число исследованных рыб	15		15		-	-
Гольян 0+ (конец июля – начало августа 2004 г.)						
Длина тела (AD), мм	19.7-40.2	30.2±1.0	29.0-34.0	30.5±0.45	0.804	>> 0.05
Вес тела, г	0.1-0.9	0.42±0.05	0.30-0.50	0.34±0.02	0.293	>> 0.05
Коэффициент упитанности	0.91-1.92	1.41±0.06	1.06-1.48	1.21±0.03	0.645	>> 0.05
Число исследованных рыб	20		12		-	-

\* Коэффициент упитанности рассчитан по Фультону.

Таблица 3

## Темпы роста гольяна из разных водоемов

Расчисленные длины	Бассейн р. Печоры				Бассейн р. Вычегды	
	Район устья р. Гаревки		Р.Колва n=34	Р.Кож им n=5	р. Кылтымью n=13	р. Човью n=30
	Гольян с опухолями n=10	Гольян без опухолей n=32				
L1	30.1	32.7	33.9	29.4	26.6	25
L2	-	48.0	47.3	-	41.7	42.7
L3	-	-	65.5	-	-	-

Таблица 4

## Характеристики опухолей от гольяна из р. Печоры в районе устья р. Гаревки

Размеры опухолей, мм		Даты сбора материала, число изученных опухолей			
		4.08.2 002 n = 5	13.08.2003 n = 18	2.07.2004 n = 15	29.07.-5.08. 2004 n = 23
Длина	Пределы	2.9-7.4	2.2-9.2	0.2-4.8	1.1-4.9
	Средняя	5.0±0.8	4.6±0.4	2.6±0.3	3.5±0.2
Ширина	Пределы	2.7-4.7	2.3-6.9	0.2-4.1	0.7-4.5
	Средняя	3.7±0.4	3.8±0.3	1.5±0.3	2.5±0.2
Высота	Пределы	1.3-4.8	0.9-6.8	0.1-4.1	0.5-4.4
	Средняя	3.4±0.7	3.8±0.4	2.4±0.3	2.6±0.2
Вес опухоли, г.	Пределы	-	-	0.01-0.04	0.005-0.10
	Средняя	-	-	0.022±0.002	0.028±0.005
Доля опухоли от веса тела, %	Пределы	-	-	5.0-40.0	1.4-22.2
	Средняя	-	-	16.7±2.4	7.56±1.03
Длина тела рыбы	Пределы	29.5-38.0	31.0-61.1	17.9-27.2	19.7-40.2
	Средняя	34.3±1.6	42.3±1.7	21.4±0.7	30.2±1.0

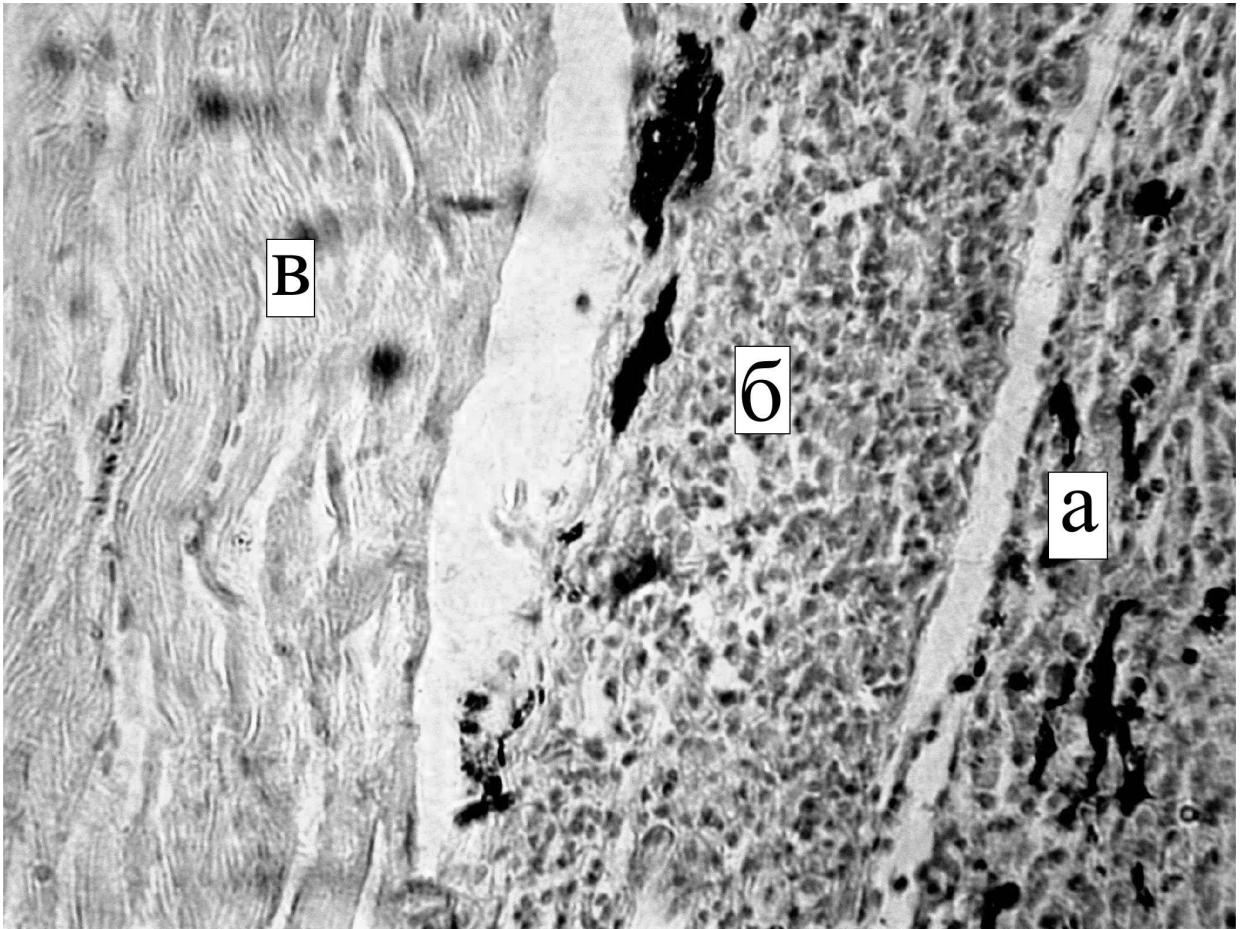


Рис. 2. Капсула, отделяющая опухоль от здоровой ткани.

а – опухоль; б – капсула; в – мышечная ткань.

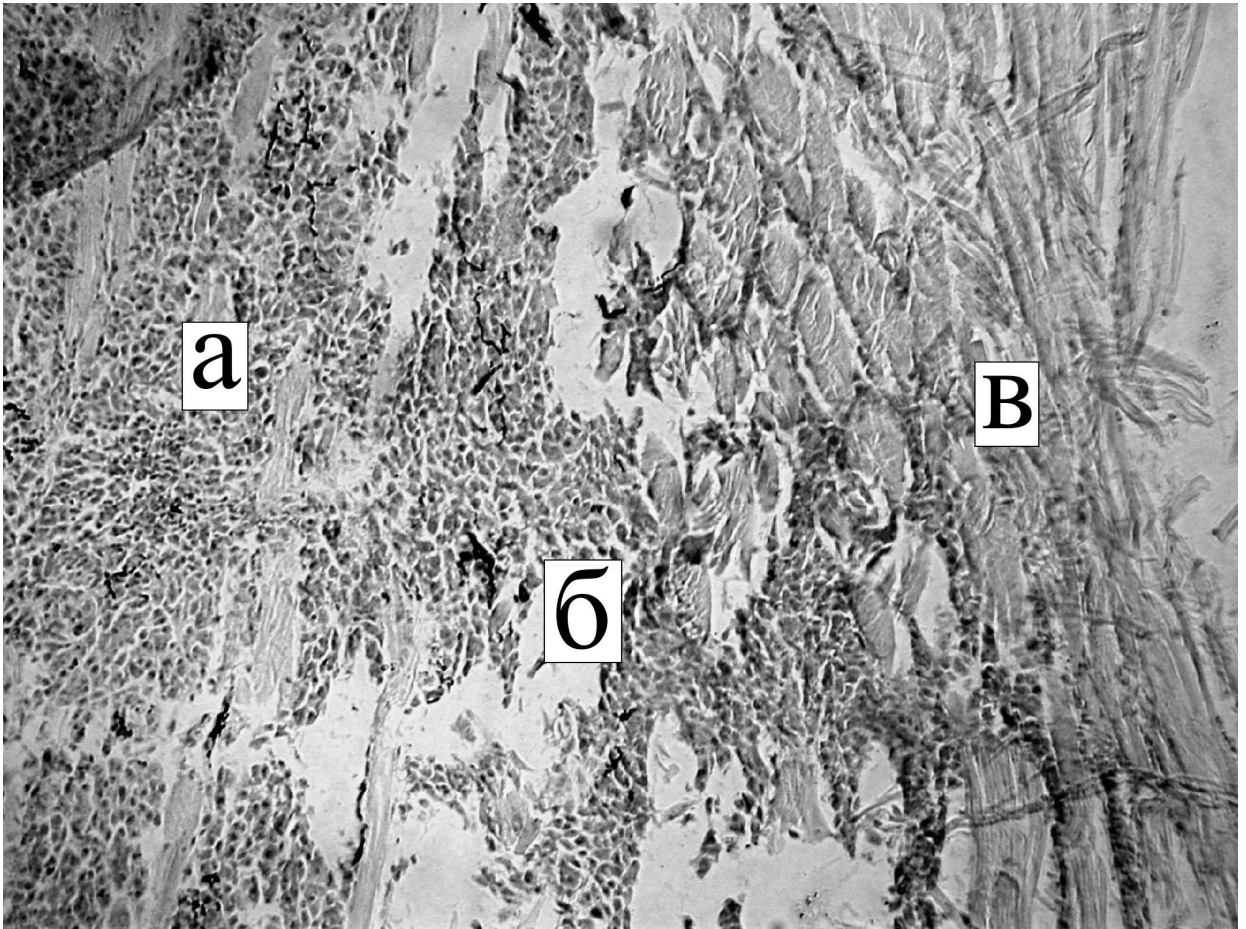


Рис. 3. Прорастание опухоли в мускулатуру.

а – опухоль; б – прорастание опухолевых клеток в мышцы; в – мышечная ткань

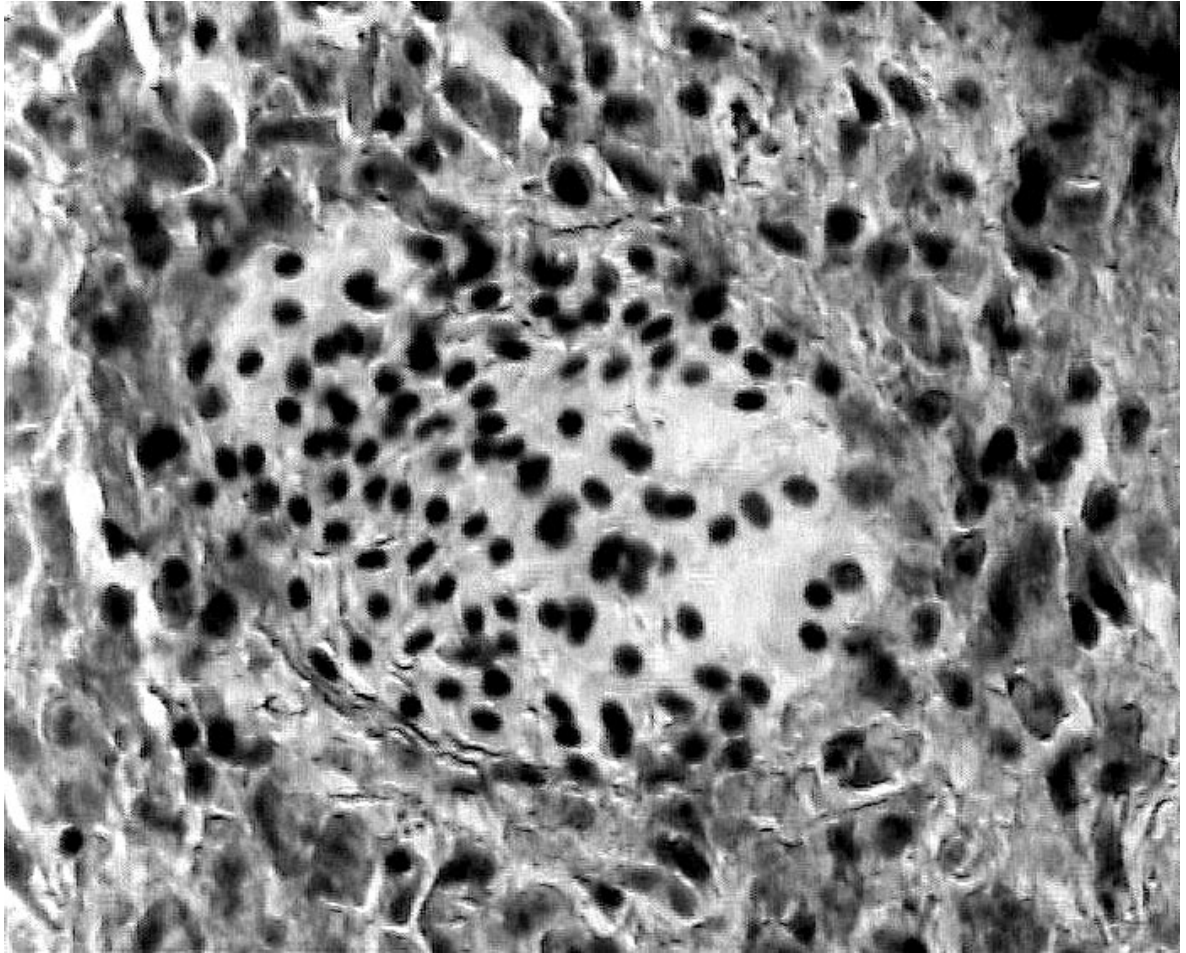


Рис. 4. Срез через кровеносный сосуд, проросший в опухоль.

*Паразитофауна голяна (табл. 5; 6).* В середине июня у сеголетков голяна из района устья р. Гаревки и рыбок возраста 0+-1-из района п. Якша нашли соответственно 7 и 8 видов паразитов. Различия в паразитофауне этих двух групп голяна заключаются прежде всего в большей пораженности рыбы из района п. Якша метацеркариями *Apatemon sp.* В начале июля у сеголетков голяна без опухолей из района устья р. Гаревки отмечено 8 видов паразитов, а у рыб, пораженных опухолями, - 3 их вида.

У рыбы возраста 0+-1-с длиной тела  $30.6 \pm 0.4$  мм, отловленных 30 июля, по-прежнему было 8 видов паразитов. У голяна с длиной тела  $14.5 \pm 0.4$  мм их всего 2 вида. У рыбы с длиной тела  $30.2 \pm 1.0$  мм, пораженной опухолями, отметили 5 видов паразитов. Это особи голяна прошлого года рождения, т.е. вскоре он должен достигнуть возраста 1+, у которого обычно бывает гораздо больше видов паразитов.

В середине августа в районе устья р. Гаревки у голяна без опухолей возраста 1+ нашли 7 видов паразитов, у голяна с опухолями – 8. У рыбы без опухолей из других водоемов бассейна р. Печоры зарегистрировали 11-12 видов паразитов, у голяна из р. Кожим – 6. В последнем случае голян отловлен из водоема, подвергнутого сильнейшему антропогенному воздействию.

Итак, у гольяна в возрасте 0+ и 0+-1• с опухолями и без опухолей число видов паразитов различно, тогда как у рыбы с опухолями и без опухолей в возрасте 1+ число видов паразитов практически одинаково.

*Компонентные сообщества паразитов гольяна.* Все изученные сообщества паразитов двухлетнего гольяна по своим характеристикам могут быть отнесены к незрелым (табл. 7). Для них характерны высокие значения индекса доминирования; низкие – индексов выравненности видов и Шеннона; имеется ярко выраженный вид-доминант. За исключением одного случая, это *Diplostomum phoxini*. В сообществах из всех мест, исключая р. Кожим, преобладают аллогенные виды и виды-специалисты. Сообщество паразитов рыб из р. Кожим отличается от других сообществ преобладанием в нем автогенных видов и видов-генералистов, вид-доминант в нем *Mухobolus musculi*, развивающийся с участием олигохет (Wolf, Markiw, 1984; Corlis, 1985; Успенская, 1993; и др.).

В «графической структуре» паразитарного сообщества гольяна возраста 1+ без опухолей из рек Печора в районе р. Гаревки, Н. Омры, Б. Емель выделяется по три группы видов (рис. 5); в сообществах паразитов гольяна с опухолями – четыре (рис. 6); в сообществе из р. Кожим – две (рис. 5). В этих случаях суммы ошибок уравнений регрессии менее 0.250 (табл. 7), что указывает на сбалансированность биомасс видов, входящих в состав сообществ паразитов двухлетнего гольяна. Наличие в сообществе паразитов менее трех групп видов наблюдается в сообществах молоди рыб, у взрослых рыб из загрязненных или нарушенных водоемов и в зрелых сообществах в состояниях формирования и разрушения (Доровских, 1999а; 1999б; 2000а; 2000б; 2000в; Доровских, Голикова, 2001; и др.).

Сообщества паразитов молоди гольяна (0+), вне зависимости от пораженности опухолями, по значениям индексов (табл. 7) соответствуют таковым у рыб возраста 1+ (табл. 7) и характеризуются как незрелые. Сообщества паразитов хозяев возраста 0+-1• приближаются по значениям индексов к зрелым сообществам, имеющим высокие значения индексов Шеннона и выравненности видов, низкие – индекса доминирования (табл. 7).

Анализируемые сообщества молоди гольяна образованы 2-3 группами видов (рис. 7), что согласуется с имеющимися данными (Доровских, 2002а). Суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс видов входящих в сообщество, значительно ниже 0.250 (табл. 7). «Графическая структура» сообществ паразитов сеголетков гольяна с опухолями состоит из трех групп видов (рис. 6), хотя они и образованы меньшим числом видов, чем сообщества паразитов гольяна без опухолей (табл. 5; 7).

Итак, сообщества паразитов гольяна возраста 1+ с опухолями отличаются большим числом групп видов в своем составе, чем сообщества паразитов двухлетних рыб без опухолей. Сообщества же паразитов молоди гольяна с опухолями отличны от сообществ паразитов одновозрастной рыбы без опухолей только числом видов в их составе.

Таблица 5

## Паразитофауна гольяна речного возраста 0+ из разных водоемов бассейна р. Печоры

Вид паразита	Р. Печора в районе р. Гаревки						Р. Печора в районе п. Якша 15.06.2004 n=15	Р. Печора в районе устья р. Унья 24.08.2004 n=15
	Гольян с опухолями		Гольян без опухолей					
	2.07.2004 n=15	29.07.-5.08. 2004 n=23	16.06.2004 n=15	2.07.2004 n=15	30.07.2004 n=15	30.07.2004 n=15		
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	-	+	-	-	+	+
<i>Myxobolus bramae</i> Reuss, 1906	-	-	-	-	1(0.20)	-	-	-
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	-	-	1(0.20)	3(0.20)	-	-	-	-
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	1(0.20)	1(0.17)	6(1.27)	1(0.13)	1(1.73)	-	1(0.33)	-
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	-	-	1(0.13)	-	-	-	-	-
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	-	-	1(0.07)	?(0.27)	?(0.27)	-	?(0.20)	?(0.27)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	-	-	-	-	?(0.13)	-	1(0.07)	-
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	-	-	-	1(0.07)	-	-	-	-
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	-	-	-	-	?(0.13)	-	-	-
<i>Schistocephalus nemachili</i> Dubini- na, 1959	-	-	-	-	-	-	-	1(0.07)
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	-	-	-	-	-	-	1(0.13)	-
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918	14(15.7)	23(14.0)	15(18.0)	15(14.27)	15(28.2)	15(20.40)	15(4.13)	15(52.9)
<i>Apatemon sp. l.</i>	1(0.07)	3(0.30)	1(0.13)	4(0.40)	4(0.40)	6(0.67)	15(5.67)	1(0.07)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	-	4(0.30)	4(0.40)	4(0.67)	3(0.40)	-	2(0.33)	3(0.20)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	-	1(0.04)	-	-	-	-	-	-
Число видов	3	5	7	8	8	2	8	6
Год рождения гольяна	2003	2003	2003	2003	2004	2004	2003	2004
Возраст рыбы	0+	0+-1+	0+	0+	0+-1·	0+	0+-1·	0+
Длина тела рыбы. мм	21.4±0.7	30.2±1.0	21.6±0.4	21.9±0.5	30.6±0.4	14.5±0.4	25.1±0.4	32.9±0.6

Таблица 6

**Паразитофауна гольяна речного возраста 1+ из разных водоемов бассейна р. Печоры**

Вид паразита	Р.Печора в районе р. Гаревки			Притоки р. Печоры		
	Гольян с опухолями		Гольян без опухолей	Р.Б.Емель 4.07.2000 n=15	Р.Н.Омра 9.07.2002 n=15	Р.Кожим 6.07.2002 n=14
	4.08.2002 n=5	13.08.2003 n=18				
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	1(0.2)	-	1(0.07)	-	-	-
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	1(0.2)	2(0.11)	4(0.33)	2(0.2)	1(0.13)	1(7.43)
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	2(0.8)	-	2(0.2)	-	1(0.13)	-
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	-	1(0.05)	-	2(0.2)	-	-
<i>Pellucidhaptor merus</i> (Zaika, 1961)	-	-	-	-	-	1(0.07)
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	-	1(0.05)	-	?(1.1)	?(1.47)	4(0.46)
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	3(0.6)	4(0.39)	-	-	?(0.13)	-
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	-	-	-	?(0.27)	?(0.13)	-
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	-	-	-	?(0.4)	?(0.07)	-
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	-	-	-	?(0.07)	?(0.13)	-
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	-	-	-	?(0.2)	?(0.07)	-
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	-	-	-	1(0.07)	-	1(0.28)
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	-	-	1(0.13)	-	-	-
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918	5(76.8)	18(90.1)	15(93.4)	14(31.5)	15(96.7)	-
<i>Apatemon</i> sp.	1(0.4)	1(0.06)	-	8(1.93)	7(1.07)	-
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	1(0.2)	-	-	-	-	-
<i>Capillaria tomentosa</i> Dujardin, 1834)	-	-	-	-	-	1(0.07)
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	-	-	-	-	-	1(0.07)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	2(0.6)	9(2.28)	6(1.07)	7(0.93)	9(1.4)	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	-	1(0.06)	1(0.07)	-	1(0.07)	-
Число видов	8	8	7	11	12	6



Таблица 7

## Характеристика компонентных сообществ паразитов гольяна возраста 0+ из р. В. Печоры

Вид паразита	Р. Печора в районе р. Гаревки						Р. Печора в районе п. Якша 15.06.2004	Р. Печора в районе устья р. Унья 24.08.2004
	Гольян с опухолями		Гольян без опухолей					
	2.07.2004	29.07.-5.08.2004	16.06.2004	2.07.2004	30.07.2004	30.07.2004		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Исследовано рыб	15	23	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	3	5	7	8	8	2	8	6
Возраст исследованной рыбы	0+	0+-1+	0+	0+	0+-1	0+	0+-1	0+
Длина тела исследованной рыбы	21.4±0.7	30.2±1.0	21.6±0.4	21.9±0.5	30.6±0.4	14.5±0.4	25.1±0.4	32.9±0.6
Год рождения рыбы	2003	2003	2003	2003	2004	2004	2003	2004
Общее число особей паразитов	239	342	303	240	472	316	163	803
Общее значение условной биомассы	73.3	36.1	48.7	37.5	88.3	49.3	32.7	135.7
Количество автогенных видов	1	3	5	5	6	0	5	2
Количество аллогенных видов	2	2	2	2	2	2	2	3
Доля особей автогенных видов	0.012	0.035	0.102	0.083	0.091	0	0.098	0.009
Доля биомассы автогенных видов	0.001	0.291	0.140	0.087	0.250	0	0.090	0.009
Доля особей аллогенных видов	0.988	0.965	0.898	0.917	0.909	1.0	0.902	0.991
Доля биомассы аллогенных видов	0.999	0.709	0.860	0.913	0.750	1.0	0.910	0.991
Количество видов-специалистов	1	1	4	4	5	1	4	2
Доля особей видов-специалистов	0.983	0.944	0.964	0.921	0.968	0.968	0.436	0.994
Доля биомассы видов-специалистов	0.987	0.667	0.962	0.915	0.824	0.952	0.354	0.903
Количество видов-генералистов	4	2	3	3	3	1	3	3
Доля особей видов-генералистов	0.017	0.056	0.036	0.079	0.032	0.032	0.564	0.006

Таблица 7 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Доля биоимассы видов генералистов	0.013	0.333	0.038	0.085	0.176	0.048	0.646	0.097
Доминантный вид по числу особей	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>Apatemon sp.</i>	<i>D. phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>Apatemon sp.</i>	<i>D. phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	с/ал	с/ал	с/ал	с/ал	с/ал	с/ал	г/ал	с/ал
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.983	0.944	0.891	0.892	0.896	0.968	0.521	0.989
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.987	0.067	0.850	0.875	0.734	0.952	0.619	0.897
Выравненность видов по числу особей	0.140	0.183	0.249	0.263	0.235	0.203	0.555	0.047
Выравненность видов по биомассе	0.083	0.175	0.309	0.297	0.429	0.279	0.514	0.233
Индекс Шеннона по числу особей	0.291	0.382	0.485	0.513	0.488	0.140	1.080	0.075
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.239	0.507	0.601	0.582	0.892	0.191	1.001	0.376
Сумма ошибок уравнений регрессии	-	-	0.195	0.112	0.100	-	0.104	-

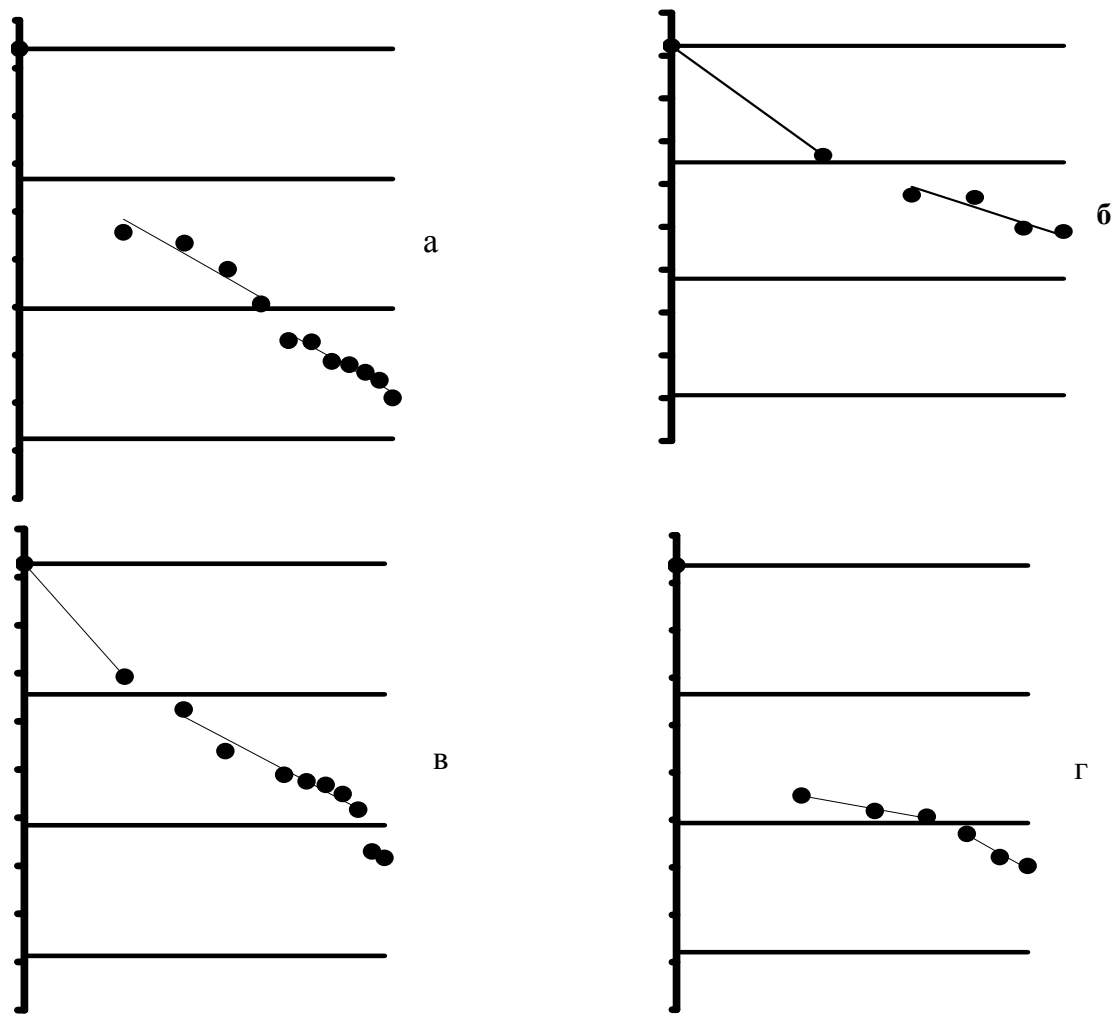


Рис. 5. Вариационные кривые условных биомасс паразитов голяна (возраст 1+) из некоторых участков бассейна р. Печоры: а – р. Н. Омры (9.07.02); б – р. Кожим (06.07.02); в – р. Емель (04.07.00); г – р. Печоры в районе устья р. Гаревки (15.08.03).

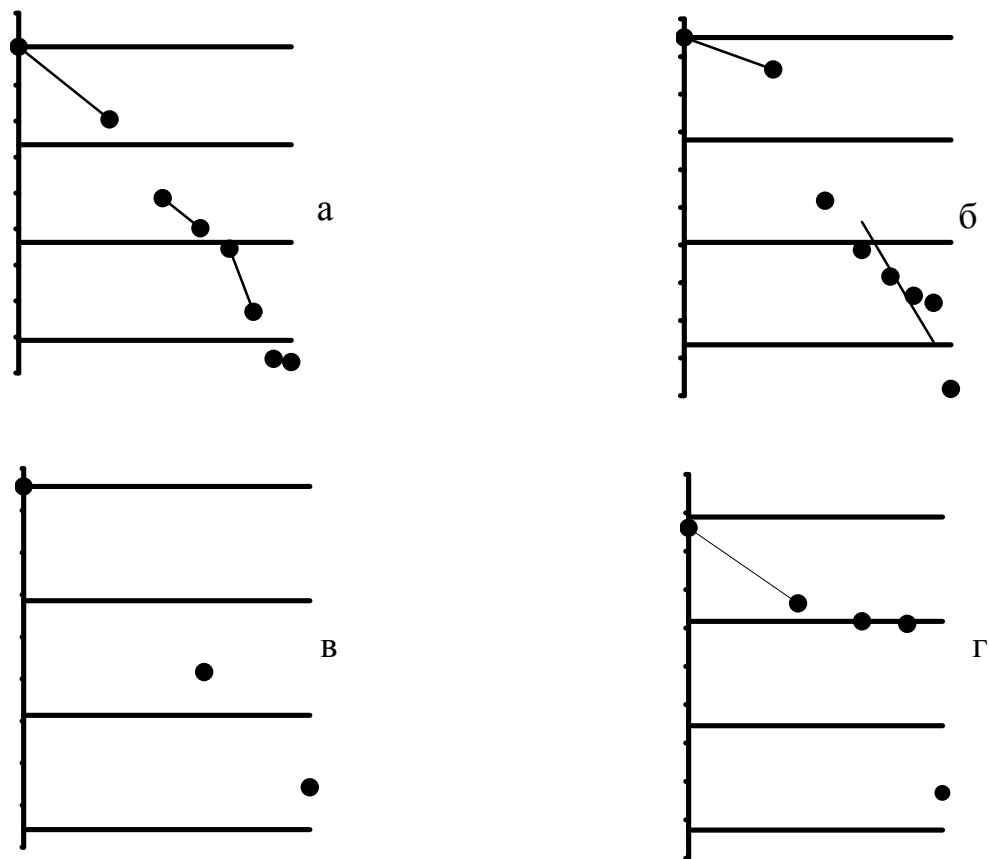


Рис. 6. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна, пораженного опухолями из устья р. Гаревки (бассейн р. Печоры): а – 04.08.02 (n=5); б – 13.08.03 (n=18); в – 02.07.04 (n=15); г – 29.07.04 – 05.08.04 (n=23).

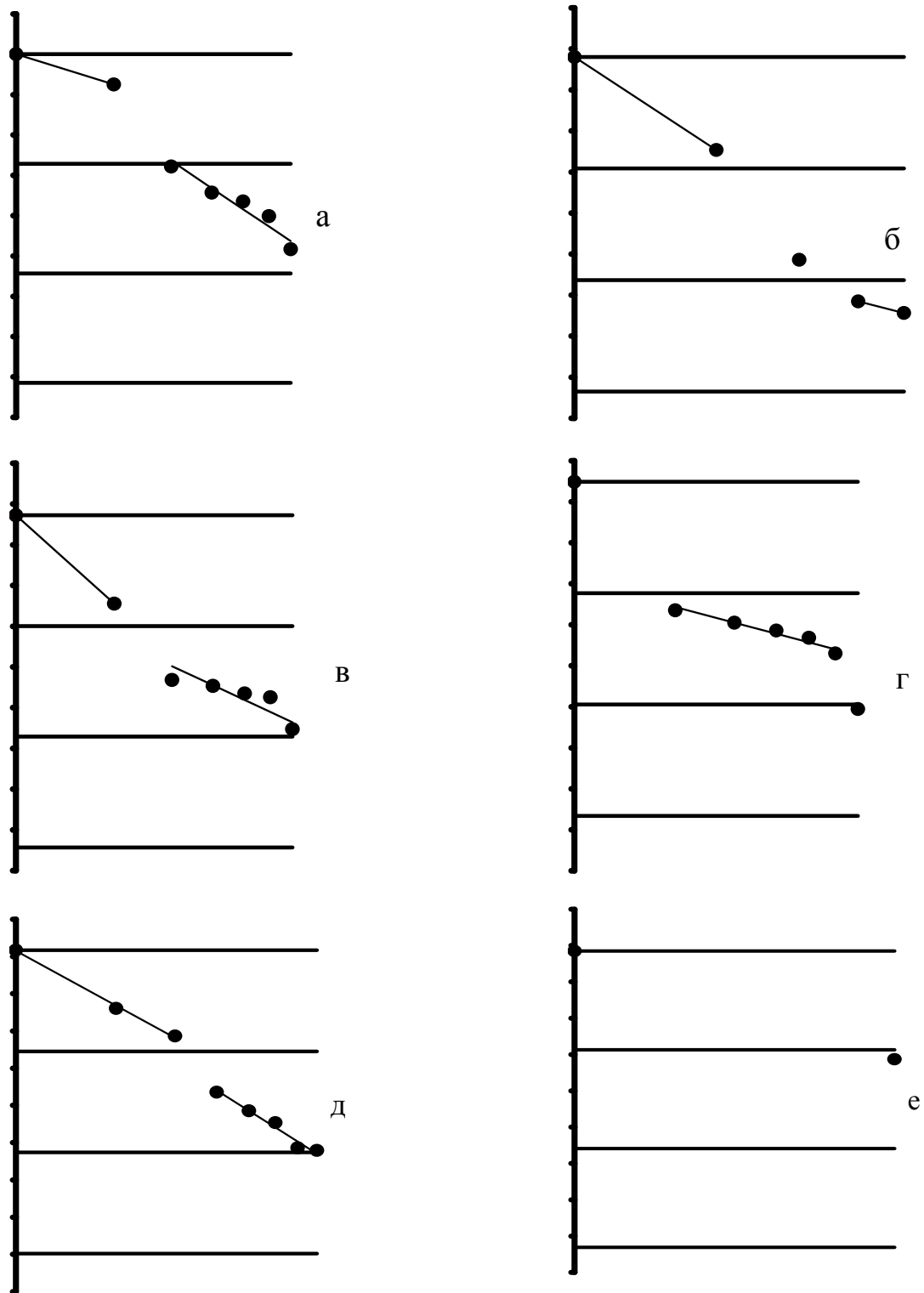


Рис. 7. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна (возраст 0+) из верхнего течения р. Печоры: а – район пос. Якша (15.06.04); б – район устья р. Унья (24.08.04); в – район устья р. Гаревки (16.06.04); г – район устья р. Гаревки (2.06.04); д – район устья р. Гаревки (30.07.04); е – район устья р. Гаревки (30.07.04).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В экологически благополучных районах, где маловероятно воздействие на организмы большинства опухолеродных факторов, частота встречаемости опухолей у организмов не превышает 3%. Так, в чистых и относительно чистых районах частота опухолей у миксин колебалась от 0.6 до 2.8%% (Falkmer et al., 1977 цит. по Ильницкий и др., 1994). Частота встречаемости опухолей у сомиков и радужной форели из чистого лесного озера в Онтарио составляла 1.98% и 0.65% соответственно (Боговский, 1997). У щуки в лесном слабо загрязненном озере лимфосаркомы регистрировали с частотой 0.9% (Brown et al., 1976). По данным вскрытий животных, в том числе рыб, погибших в зоопарках, в 3.0% случаях причиной гибели были опухоли (Демин В., Демин Е., 1975 цит. по Агапова, Бутримова, 1984). Встречаемость опухолей у рыб из водоемов, подверженных загрязнению, гораздо выше и нередко достигает 20% (Старовойтов, 1997; 2003; Старовойтов, Сударев, 2001). Экстенсивность поражения опухольями гольяна из р. Печоры на территории Печоро-Илычского государственного природного заповедника равна 0.02 – 3.0 %%, что характерно для незагрязненных районов.

Найденные опухоли находятся в состоянии прогрессии (Георгиев, 2000), на что указывают вращение в них кровеносных сосудов и образование метастазов у некоторых рыбок.

Опухоль – это автономное патологическое разрастание клеток тканей, характеризующееся рядом особенностей и вызванное определенными нарушениями в регулирующих системах организма, а потому оказывающее патологическое воздействие на организм в целом (Худолей, 1976; 1999). Действительно, исследованный гольян возраста 1+ с опухолями имеет более мелкие размеры и меньший вес тела, и несколько замедленный рост по сравнению с особями двухлетнего гольяна без опухолей. В то же время различия в весе, длине тела и упитанности, пораженных и не пораженных опухольями сеголетков гольяна, статистически недостоверны. Последнее, возможно, объясняется небольшим сроком воздействия процесса роста новообразований на организм рыбы возраста 0+. В конце летнего сезона рыбки с опухолями и без опухолей различны и по поведению.

Изменение физиологического состояния организма гольяна возраста 1+ с опухолями приводит к тому, что на фоне сохранения практически одинакового с двухлетними хозяевами без опухолей набора паразитов и количества их особей (табл. 7), сообщества паразитов рыбы с опухолями имеют четыре группы видов, а сообщества паразитов особей без опухолей - три. Сообщества же паразитов молоди гольяна с опухолями по числу групп видов и количеству особей паразитов в них не отличаются от сообществ паразитов рыбы без опухолей, но число видов паразитов в них различно (табл. 8).

Исходя из вышеизложенного предполагаем, что опухоли рыб благодаря ярко выраженным колебаниям частоты в различных акваториях представляют собой превосходный объект для определения уровня загрязнения водной среды. Последний вывод согласуется с мнением других исследователей (Боговский, 1997; Старовойтов, 1997; и др.). Развитие же опухолей, наряду с хищниками, паразитами, кормовыми организмами и т.д., видимо, представляет собой один из механизмов регуляции численности и плотности исследуемой популяции гольяна.

## 6.2. Встречаемость опухолей у гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из бассейнов рек Северной Двины и Печоры\*

Г.Н. Доровских, В.А. Турбылева, А.В. Вострикова, Н.Н. Шергина

### ВВЕДЕНИЕ

Показателем бластомогенного загрязнения гидросферы может служить регистрация и анализ опухолей у водных животных (Худолей, 1976, 1999; Боговский, 1997; Старовойтов, 1997). Наибольшей информативностью при этом обладает эпизоотологическое изучение опухолевого фона у гидробионтов (Ильницкий и др., 1997). Высокая частота возникновения опухолей, в частности, у рыб позволяет рассматривать последних как удобные и адекватные биологические индикаторы загрязнения гидросферы опухолеродными соединениями (Попова, 2000). Это оправдано еще и тем, что рыба, составляющая значительную часть пищевого рациона человека, может накапливать канцерогены, повышая тем самым риск его заболевания опухолями (Худолей, Боговский, 1982). Тест-объектом в подобных исследованиях ввиду высокой численности, простоты отлова и достаточной чувствительности к растворенным в воде чужеродным примесям может служить гольян (Лукьяненко, 1967; Бейм, Путинцева, 1982).

Цель работы – описание и определение частоты встречаемости опухолей у гольяна из бассейнов рек Печоры и С. Двины.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыбу на наличие опухолей проверяли из бассейна верхнего течения р. Печоры, заповедного участка бассейна р. Илыч, верхнего течения р. Вычегды, рр. Човью, Дырнос, Кылтымью – притоков среднего течения р. Вычегды (рис. 1).

Наиболее подвержены антропогенному воздействию рр. Човью, Дырнос и Кылтымью, относящиеся к бассейну среднего течения р. Вычегды. Длина р. Човью - 60 км, р. Кылтымью – 36, р. Дырнос – 14.4; ширина русла - 2-10 м; средняя глубина - 0.5-1.0 м, на плесах - до 3 м, на перекатах - до 0.15 м. Русла первых двух рек захламлены бытовым и строительным мусором. Воды рек характеризуются низкой кислотностью, высокой цветностью, повышенным содержанием органических веществ и железа, низкого – фтора.

В воде рр. Човью и Дырнос повышено содержание ионов  $\text{NH}_4^{+1}$ ,  $\text{NO}_3^{-1}$ ,  $\text{NO}_2^{-2}$  и органики, эпизодически –  $\text{Pb}^{2+}$  и  $\text{Zn}^{2+}$ , фенолов, нефтепродуктов (табл. 1). Цветность воды в реках достигает 57-80 град. Содержание  $\text{NH}_4^{+1}$  в воде этих рек, особенно в мае-июне, повышается до 1.9-2.7 мг/л (Лапицкая, 2002), зафиксированы микроорганизмы тифо-паратифозной группы и кишечная палочка (Молодкина, 2002). Таким образом, вода рр. Човью и Дырнос может быть охарактеризована как грязная и очень грязная. В отличие от этих рек р. Кылтымью испытывает меньшую антропогенную нагрузку.

\* Результаты работы представлены в журнале: Биология внутренних вод. 2007. №. 4. С. 76-82.

Остальные реки протекают по территории Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника и Коми республиканских заказников.

Гольяна отлавливали мальковым неводом, сачком и ловушками, а затем подсчитывали рыб, пораженных опухолями. В ряде случаев подсчет проводили визуально, учитывая рыб, проплывших через определенный мелководный участок водоема до появления первой пораженной особи. Такой подсчет производили в трех-пяти повторностях.

У пораженных особей гольяна отмечали число опухолей, их локализацию. Опухоли измеряли и взвешивали. Всего проанализировано 308 опухолей.

Определение возраста рыб проведено по чешуе и отолитам.

При гистологическом исследовании новообразований изготавливали срезы толщиной 0.5 мкм и менее. Препараты окрашивали гематоксилин-эозином (по Караччи), азур-эозином, применяли реакцию по образованию берлинской лазури и турнбулевой сини для выявления гемосидерина и реакцию связывания ионов  $Fe^{2+}$  на меланин (Лилли, 1969). Для выявления гифов грибов срезы окрашивали метиленовым синим.

Микобиоту опухолей исследовали у гольяна из р. Човью у г. Сыктывкара в микрорайоне Верхний Чов и из рр. Кедровки и Гаревки (притоки верхнего течения р. Печоры). Одновременно брали пробы воды для фонового микологического анализа. Обработку проб проводили в тот же день. Пораженных опухолями рыб осматривали под микроскопом МБС-2 при увеличении 14x7. Отмечали наличие на теле гольяна опухолей и микозов. Удаление опухолей у рыб проведено стерильно. Их содержимое высевали на поверхность агаризованных питательных сред Чапека, Сабуро с дрожжевым экстрактом, пивное сусло, картофельный агар. Для подавления развития бактерий в стерильную и охлажденную до 45° С питательную среду асептически добавляли стрептомицина сульфат и бензилпенициллина калиевую соль из расчета 1 г активного вещества и 1000000 ЕД на 1л среды соответственно.

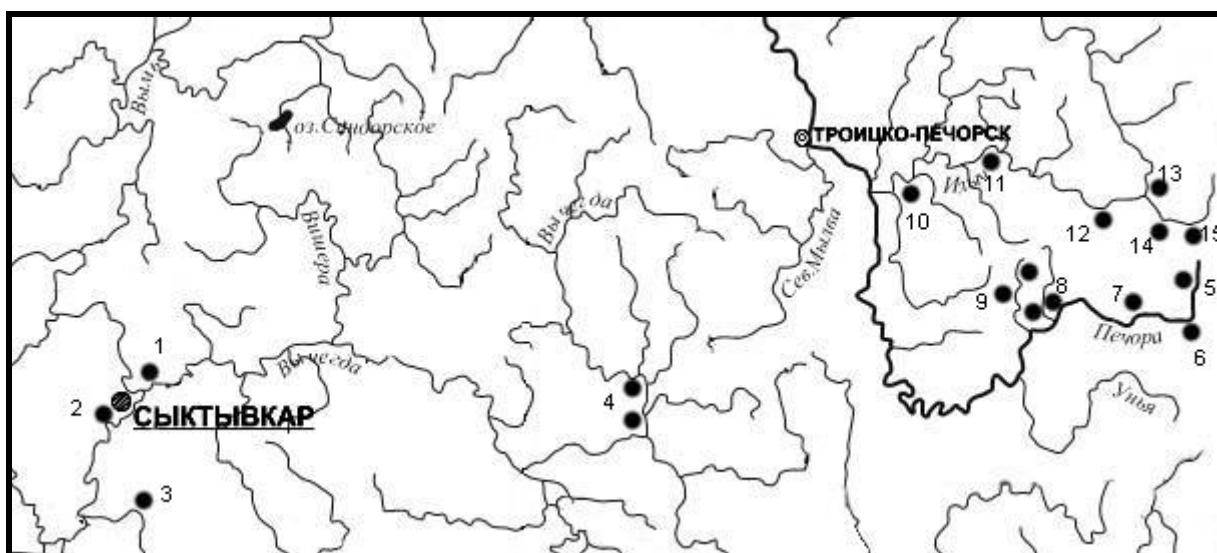


Рис. 1. Пункты сбора материала в бассейнах рек Вычегды и Печоры.

1 – р. Човью; 2 – р. Дырнос; 3 – р. Кылтымью; 4 – р. Вычегда; 5 – р. Б. Порожня; 6 – р. Печора (Кедровая яма); 7 – р. Печора (устье р. Гаревки); 8 – р. Шайтановка; 9 – р. Кедровка; 10 – р. Илыч (устье р. Шежим); 11 – р. Илыч (Шантым); 12 – р. Илыч (устье р. Н. Ваджиги); 13-15 – р. Кожимью.



## РЕЗУЛЬТАТЫ

Из исследованных рек самые загрязненные - р. Дырнос, р. Човью и р. Кылтымью. Однако в первой и третьей реке гольян с новообразованиями не обнаружен. В р. Човью частота встречаемости рыб с опухолями не превышает 3.0%, в верховьях р. Вычегды - 1.0%, в бассейне р. Илыч – 3.5%. Наибольшая доля пораженных новообразованиями рыб отмечена в бассейне р. Печоры, особенно р. Шайтановки в районе кордона (табл. 2), организована стоянка моторных лодок и в изобилии произрастает хвощ речной *Equisetum limosum* L.

Обычно опухолями поражен гольян конца первого - начала второго года жизни. Он имеет более мелкие размеры и меньшую массу тела по сравнению с одновозрастными экземплярами без опухолей (Доровских и др., 2006). На одной рыбе встречается от 1 до 12 опухолей. В большем числе у рыб они регистрируются в конце июня - середине июля (табл. 2), в это же время отмечены и наиболее крупные опухоли (рис. 2).

Новообразования найдены у рыб на плавниках, голове, спинной и брюшной сторонах тела (рис. 3). На голове опухолями чаще поражены глаза, челюсти и жаберные крышки. В случаях, когда на рыбе более одной опухоли, дочерние очаги новообразований обычно находятся на хвостовом и спинном плавниках.

Почти 48.7 % опухолей локализуется на плавниках. Чаще других поражается хвостовой плавник (58.7% случаев), реже всех – брюшные плавники (3.3%), число новообразований на грудных и спинном плавниках примерно одинаково (18.0 и 20.0% соответственно). На теле найдено 30.5% всех опухолей. Существенной разницы в частоте встречаемости опухолей на разных частях тела гольяна не замечено. На голове отмечено 20.8% опухолей от числа найденных.

Опухоли у гольяна могут выступать над поверхностью кожи на 8 мм. В большинстве случаев они имеют узловую, полусферическую, грибовидную форму или форму полипа на широкой ножке с неровными краями. Новообразования, как правило, плотные, поверхность их лишена чешуи, цвет меняется от светло-серого до интенсивно-черного. Довольно часто опухоли пигментированы неравномерно, в пределах одного образования может встречаться несколько цветовых сочетаний.

При окраске гематоксилин–эозином на гистологических препаратах определяется опухолевая ткань из эпителиоподобных клеток полигонально-округлой формы с умеренно выраженной оксифильной цитоплазмой. Клетки 4-6 мкм, расположены рыхло, формируют солидные поля, наблюдаемые и в меланоммах человека (Гольберт, 1975), местами альвеолярные и гнездные структуры. Наряду с ними в составе опухолей встречаются крупные до 14 мкм многоядерные и одноядерные клетки (рис. 4). Клетки пораженной ткани в связи с укрупнением ядер имеют измененный ядерно-цитоплазматический индекс. Их ядра с неровными контурами, чаще округлые, реже лопастные или бобовидные. Митозов в опухолевой ткани гольяна из рр. Гаревки, Б. Порожня, Човью, Вычегды меньше одного на 5 полей зрения большого увеличения микроскопа, из р. Шайтановки – до одного на такое поле зрения. По периферии клеток расположен пылевидный пигмент, что создает так называемый “эффект кольца”, описанный в меланоммах человека (Гольберт, 1975). В структуре новообразования имеется большое количество внеклеточного, очагово-диффузного скопления пигмента бурого цвета, лежащего в виде нитей и гранул различной формы и величины (рис. 5).

Таблица 1

**Показатели качества воды бассейнов рр. Печоры и Вычегды по данным разных авторов  
(Власова, 1988; Зверева, 1969; Лапицкая, 2002; Хохлова, Стенина, 2004)**

Показатели	Бассейн верхнего течения р. Печора					Бассейн р. Илыч	Бассейн р. Вычегда			
	Р. Большая Порожня	Р. Печора в районе "Кедровой ямы"	Р. Печора в районе устья р. Гаревка	Р. Шайта- новка	Р. Кедровка		Р. Вычегда в районе с. Помоздино	Р. Кыл- тымью	Р. Дырнос	Р. Човью
рН	7.2	-	7.9	7.7	7.65	7.8-8.4	7.9-8.1	7.9	7.9	8.0
Цветность, град	11	-	8	-	19	4-16	10-216	-	72-80	57-80
Перманганатная окис- ляемость	5.50	5.9	19.3	4.78-6.38	4.78	-	3.6-30	-	13	13.4
Бихроматная окис- ляемость	6-10	-	44.0	-	13.5	25.7	-	37.7- 41.3	28-70	31.75
Fe, мг/дм <sup>3</sup> (суммарно)	0.19	0.15	0.31	0.10	0.15	0.25	0.03-9.3	1.2	0.6-4.0	1.72
NO <sub>4</sub> <sup>-1</sup> , мг/дм <sup>3</sup>	0.003	-	0.001	-	-	-	-	-	0.19	1.77
NH <sub>4</sub> <sup>+1</sup> , мг/дм <sup>3</sup>	0.37	0.25	0.48	0.22	0.2	0.26	0.02-1.5	0.2	1.9-2.7	0.33
PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> мин, мг/дм <sup>3</sup>	0.004	-	0.04	0.012	0.015	0.03	0.011-0.076	-	-	-
Mn, мкг/дм <sup>3</sup> (суммар- но)	7.6	-	8.7	-	-	-	-	0.2	-	0.244
Zn <sup>2+</sup> , мкг/дм <sup>3</sup>	26.0	-	24.0	-	0.14	0.03	0.011-0.16	-	0.007-0.04	0.016
Pb <sup>2+</sup> , мкг/дм <sup>3</sup>	1.1	-	0.8	-	-	-	-	-	-	0.016
Cd <sup>2+</sup> , мкг/дм <sup>3</sup>	0.003	-	0.2	-	-	-	-	-	-	<0.001
Cu <sup>2+</sup> , мкг/дм <sup>3</sup>	2.8	-	2.6	-	0.02-0.08	0.005	0.01	-	-	0.003
Ni <sup>2+</sup> , мкг/дм	4.7	4.7	4.7	-	-	-	-	-	-	-
Минерализация, мг/дм <sup>3</sup>	35.6	32.8	35.6	-	-	-	30-400	50-200	-	249.35
Фенолы, мг/дм <sup>3</sup>	-	-	0.001-0.02	0.03	0.05	0.006	0.001-0.012	0.008	0.4-0.6	0.0014
Нефтепродукты	-	-	-	-	0.76	0.1	0.04-0.15	-	0.1-0.28	0.043
СПАВ	-	-	-	-	-	-	-	0.04	0.09	0.038

Таблица 2

**Встречаемость опухолей у голяна из бассейнов рек Вычегды и Печоры**

Водоемы	Возраст рыбы	Число рыб с опухолями	Число опухолей у рыбы	Доля пораженных опухолями рыб, %	Число исследованных рыб
1	2	3	4	5	6
<b>Бассейн р. Вычегда</b>					
р. Вычегда (верхнее течение)	1+-3+	0	0	0	920
	1+	2	1	0.67	298
	0+-2+	2	1	0.34	595
р. Човью (среднее течение)	1+	1	1	0.83	120
	1+	5	1-2	2.5	200
	1+	1	1	2.9	35
	1+	2	1	2.9	68
	1·-3+	0	0	0	615
р. Кылымью	1·-3+	0	0	0	166
р. Дырнос	1·-2+	0	0	0	31
	1·-2+	0	0	0	215
<b>Бассейн верхнего течения р. Печора</b>					
р. Б. Порожня	0+-1·	1	1	2.63	38
	1+	1	1	0.20	503
р. Печора (Кедровая Яма)	1·-2·	2	1	1.50	133
р. Печора (район устья р. Гавревка)	0+	1	1	4.76	21
	0+-1·	2	1	3.92	51
	0+	1	1	6.25	16
	0+-1·	20	1-3	3.50	572
	0+	8	1-2	3.00	267
	1·-1+	15	1-2	0.4-1.0	? 2200
	1+-2+	23	1-2	0.02-1.4	? 3300

Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4	5	6
	2+-3+	3	1	0.10	? 3000
	2+-3+	5	1-2	0.15-0.2	? 2960
	2+	25	1-2	0.02-3.0	? 1800
	2+-3·	1	1	0.38	260
	2+-3·	3	1	3.5	86
р. Шайтановка (устье)	2+-3+	1	1	0.3-0.4	? 330
р. Шайтановка (район кор- дона Шайтановка)	0+-1·	17	1-12	7.0-10.0	? 200
	0+	3	1	10.3	29
	1+	21	1-11	36.8±6.4	57
р. Шайтановка (10-й км)	2+-3+	2	1	0.47	421
р. Кедровка	0+	2	1	4.1	49
	1+	2	1	1.0	200
	Бассейн р. Илыч				
р. Шежим (устье)	2+	1	1	0.1	? 1000
р. Илыч (Шантым)	2+	1	1	0.2	? 500
р. Ваджига (нижняя)	?	2	1	1.5	? 135
р. Кожимью (устье)	?	1	1	0.2	? 500
	?	1	1	1.5	? 70
р. Кожимью (8-й км)	?	4	1	3.0-3.5	? 130
р. Кожимью (40-й км)	?	1	1	2.0	? 50

? – произведен подсчет рыб прошедших через створы.

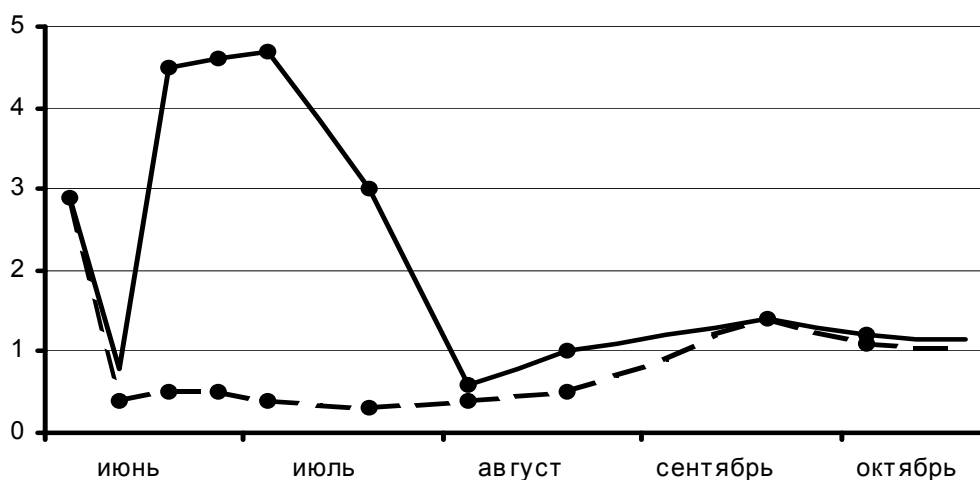


Рис. 2. Сезонная динамика минимальных (пунктирная линия) и максимальных размеров опухолей у гольяна.

По оси ординат – размер опухоли (мм); по оси абсцисс – месяцы.

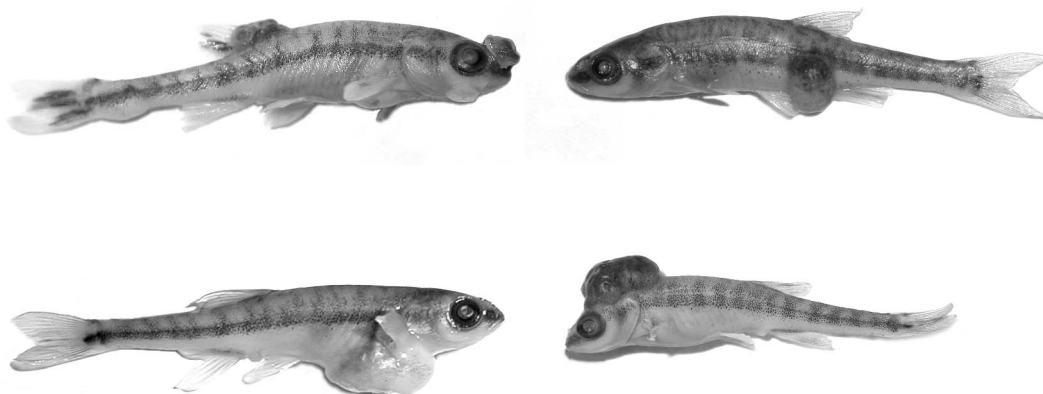


Рис. 3. Локализация опухолей у гольяна.

Описываемые опухоли черного цвета отличает инфильтрирующий рост в мышечную ткань вдоль волокон и кровеносных сосудов. Изредка отмечаются дистрофически-измененные мелкие костные балки и разрушаемые опухолевыми клетками стенки кровеносных сосудов (рис. 6).

При окраске срезов опухолей на гемосидерин получена отрицательная реакция, при окраске на меланин - положительная (пигмент окрасился в темно-зеленый цвет).

Полученные результаты свидетельствуют, что у гольяна найден эпителиоподобный вариант пигментной меланомы. Некоторые из опухолей проросли в подкожную клетчатку и в прилежащие ткани, активно метастазировали, что соответствует заключительной 5 стадии инвазивного роста по Кларку (Clark et al, 1969).

Из содержимого опухолей выделен гриб *Fusarium solani* (Mart.) App. et Wr., относящийся к отделу Deuteromycota, классу Нурфомыцetes. Выделен он также из проб воды р. Човью. В культуре *F. solani* фактически отсутствует воздушный мицелий, макроконидии без выраженной ножки, почти не изогнуты.

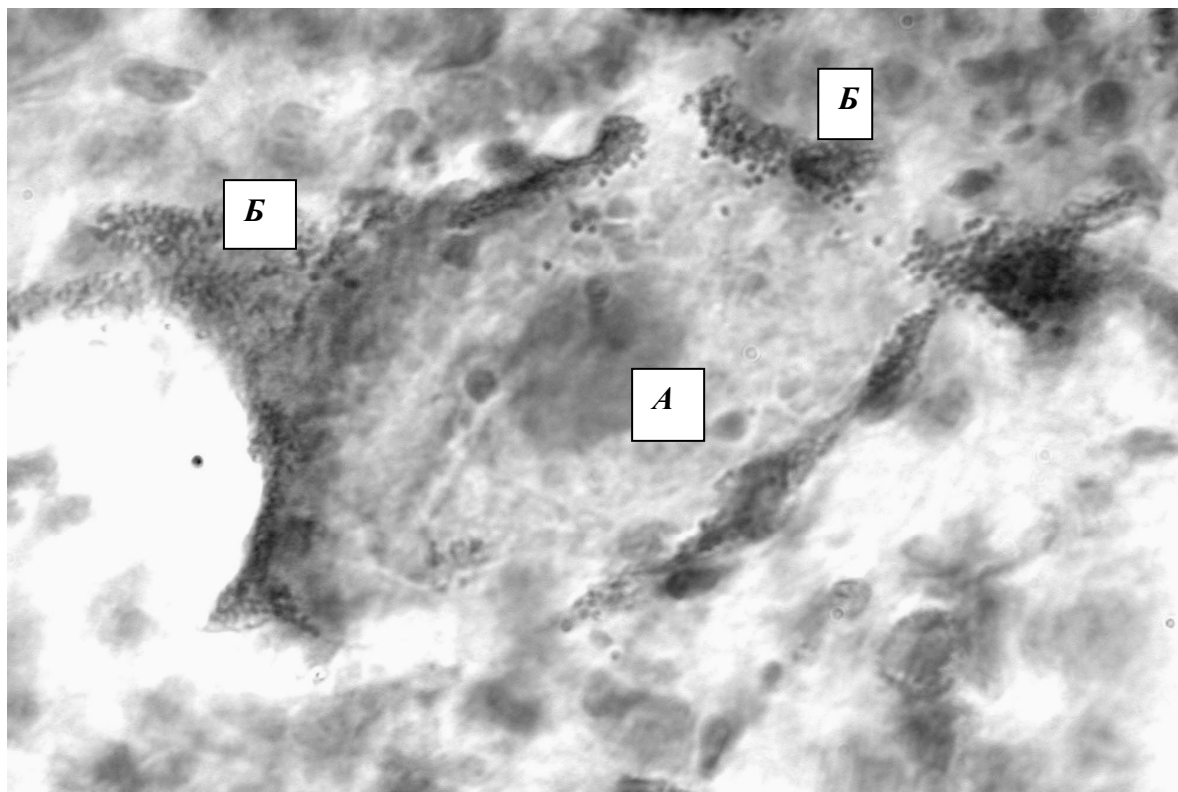


Рис. 4. Гигантская клетка (А) и гранулы бурого пигмента (Б) в ткани опухоли.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В экологически благополучных районах, где маловероятно воздействие на организмы большинства опухолеродных факторов, частота встречаемости опухолей у организмов не превышает 3.0% (Агапова, Бутримова, 1984; Ильницкий и др., 1994), в водоемах, подверженных загрязнению, пораженность опухолями рыб нередко достигает 20% (Старовойтов, 1997, 2003; Старовойтов, Сударев, 2001). Таким образом, учитывая наибольшую частоту встречаемости опухолей и наибольшую интенсивность поражения ими рыб в районе кордона Шайтановка, можно предположить наличие в этом месте бластомогенного загрязнения. В качестве такового могут выступать нефтепродукты (Худолей,

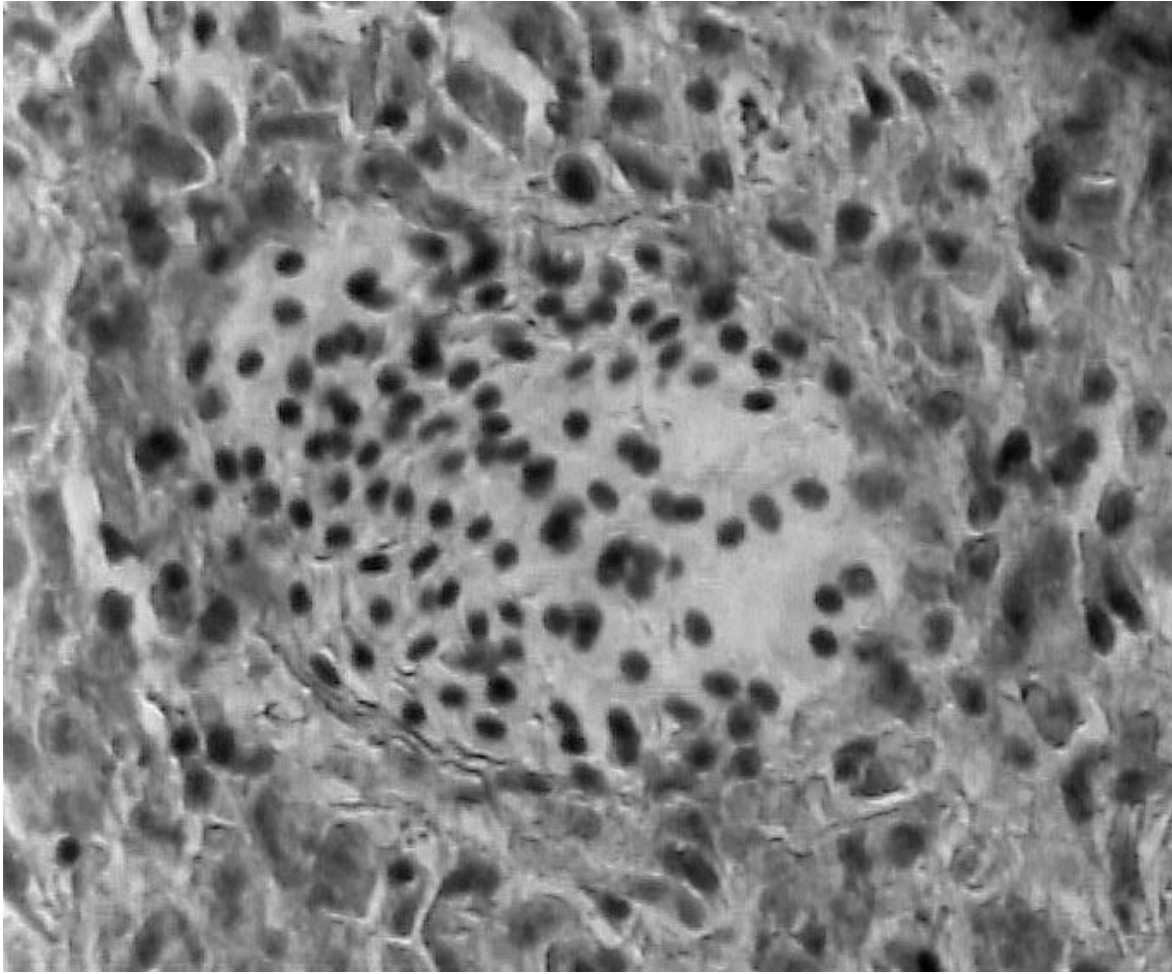


Рис. 5. Кровеносный сосуд, расположенный в опухолевой ткани.

Боговский, 1982) и выделения хвоща. Неблагоприятное влияние зарослей хвоща на рыб и другие группы организмов отмечены ранее (Чернышева, 1979; Юнчис и др., 1983). Выше и ниже указанного района процент и интенсивность поражения новообразованиями гольяна такие же, как и в других участках бассейна верхнего течения р. Печоры (табл. 2). Бытовые стоки и смывы с сельскохозяйственных полей в рр. Човью, Дырнос и Кылтымью, возможно, таким действием не обладают или оказывают слабое влияние на процесс канцерогенеза.

Установлено, что в условиях усиленного антропогенного воздействия на водоемы возникают ранее неизвестные формы патологии, в результате которых наблюдается гибель рыб. Болезни рыб могут быть вызваны сапротрофными и фитопатогенными грибами, которые способны при определенных условиях внешней среды и состояния рыбы переходить к биотрофии (Воронин, 1986). Среди них часто встречаются виды, принадлежащие к р. *Fusarium*. Например *Fusarium avenaceum* var. *herbarum*, *Fusarium culmorum* var. *cereale* (Воронин, 1992).

Однако в исследуемых случаях при окраске гистологических срезов ряда опухолей на выявление гифов грибов последние не обнаружены. Таким образом, сам факт выделения микромицетов в культуру из опухолей еще не говорит о том, что именно грибы являются причиной развития опухолей. Они могут паразитировать и на сформировавшихся новообразованиях. Грибы выделены из опухолей у гольяна как из верхнего течения р. Печоры и ее притоков, так и из загрязненной р. Човью.

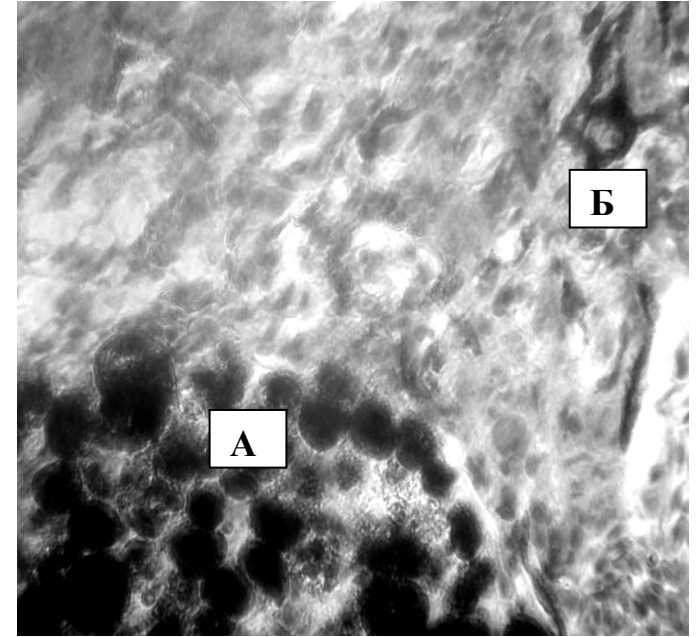
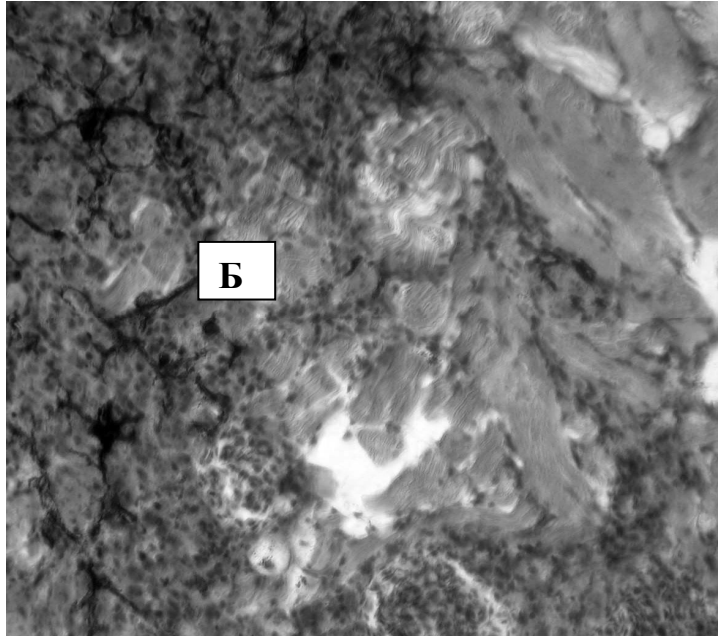
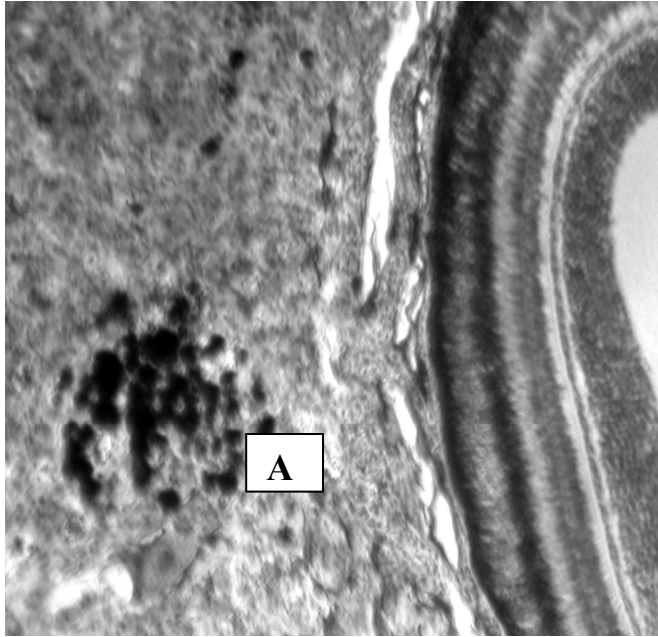


Рис. 6. Скопления внеклеточного, очагово-диффузного пигмента бурого цвета в виде гранул (А) и нитей (Б) различной формы и величины.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У гольяна из бассейнов рр. С. Двины и Печоры найдена пигментная меланома. Установлено, что наибольших частоты встречаемости и размеров опухоли у гольяна достигают в конце июня – в первой половине июля. Из содержимого опухолей выделен гриб *Fusarium solani*. Чаще других опухолями поражен гольян конца первого – начала второго года жизни. Наиболее пораженным новообразованиями оказался гольян из низовий р. Шайтановки в районе кордона, где находится стоянка моторных лодок и в изобилии произрастает хвощ.

### **6.3. Сезонная встречаемость, локализация, размеры и микобиота опухолей у гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из бассейнов рек Северной Двины и Печоры\***

Г.Н. Доровских, Н.Н. Шергина

Регистрация и анализ опухолей у водных животных может служить показателем бластомогенного загрязнения гидросферы (Худолей, 1976; 1999; Боговский, 1997; Старовойтов, 1997). Наибольшей информативностью при этом обладает эпизоотологическое изучение опухолевого фона у гидробионтов (Ильницкий и др., 1994). Высокая частота возникновения опухолей, в частности, у рыб позволяет рассматривать последних как удобные и адекватные биологические индикаторы загрязнения гидросферы опухолеродными соединениями (Попова, 2000). Это оправдано еще и тем, что рыба, составляющая значительную часть пищевого рациона человека, может накапливать канцерогенные соединения, повышая тем самым риск заболевания опухолями в человеческой популяции (Худолей, Боговский, 1982). Тест-объектом в подобных исследованиях ввиду многочисленности, простоты отлова и достаточной чувствительности к растворенным в воде чужеродным примесям может служить гольян (Лукьяненко, 1967; Бейм, Путинцева, 1982).

Ранее у гольяна из бассейнов рек С. Двины и Печоры найден эпителиоподобный вариант пигментной меланомы (Доровских и др., 2006; 2007а). Новообразования черного цвета образуют метастазы, серые – отделены от прилежащих тканей капсулой. Из содержимого меланом выделены грибы *Fusarium solani* (Mart.) App. et Wr. и *Mycelia sterilia* (Доровских и др., 2007б; 2008). Однако остались невыясненными встречаемость опухолей у рыбы по сезонам года, их локализация, размеры, видовой состав поселяющихся в опухолях микромицетов, взаимоотношения опухолей и паразитов.

---

\* Результаты работы представлены в сб. научн. тр. ГосНИОРХ (СПб., 2009. Вып. 338. С. 64-70).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыбу на наличие опухолей проверяли из бассейна верхнего течения р. Печоры, заповедного участка бассейна р. Илыч, верхнего течения р. Вычегды, рр. Човью, Дырнос, Кылтымью – притоков среднего течения р. Вычегды (рис. 1).

Гольяна отлавливали мальковым неводом, сачком и ловушками, а затем производили подсчет рыб, пораженных опухолями. В ряде случаев подсчет пораженных опухолями особей проводили визуально. В этом случае считали рыб, проплывших через определенный мелководный участок водоема, до появления первой пораженной особи. Такой подсчет производили три и более раз.

У пораженных особей гольяна отмечали число опухолей, их локализацию. Опухоли измеряли и взвешивали. Всего проанализировано 442 опухоли.

Определение возраста рыб проведено по чешуе и отолитам (Правдин, 1966).

Микобиоту опухолей исследовали у гольяна из р. Човью у г. Сыктывкара в микрорайоне В. Чов и из верхнего течения р. Печоры в районе впадения в нее р. Гаревки и из р. Кедровки. Обработку проб проводили в тот же день. Пораженных опухолями рыб осматривали под микроскопом МБС-2 при увеличении 14х7. Удаление опухолей у рыб проведено стерильно. Их содержимое высевали на поверхность агаризованных питательных сред Чапека, Сабуро с дрожжевым экстрактом, пивное сусло, картофельный агар. Для подавления развития бактерий в стерильную и охлажденную до 45° С питательную среду асептически добавляли стрептомицина сульфат и бензилпенициллина калиевую соль из расчета 1 г активного вещества и 1000000 ЕД на 1 л среды соответственно.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Новообразования локализуются у гольяна на плавниках, голове, спинной и брюшной сторонах тела (табл. 1; рис. 2). Почти половина всех опухолей была на плавниках. Чаще других ими поражается хвостовой плавник, реже спинной и грудные плавники. На анальном и брюшных плавниках встречены единичные опухоли. Четвертая часть всех опухолей отмечена на голове, где чаще они поражают глаза и челюсти. Примерно столько же опухолей найдено на остальных частях тела. В случаях когда на рыбе фиксировали более одной опухоли, дочерние очаги новообразований находились преимущественно на хвостовом и спинном плавниках.

Опухоли у гольяна могут выступать над поверхностью кожи на 8 мм. В большинстве случаев они имеют узловую, полусферическую, грибовидную форму или форму полипа на широкой ножке. Новообразования, как правило, плотные с неровными краями, поверхность их лишена чешуи, цвет меняется от светло-серого до интенсивно- черного. Довольно часто опухоли пигментированы неравномерно, поэтому в пределах одного такого образования может встречаться несколько цветовых сочетаний (Доровских и др., 2007а).

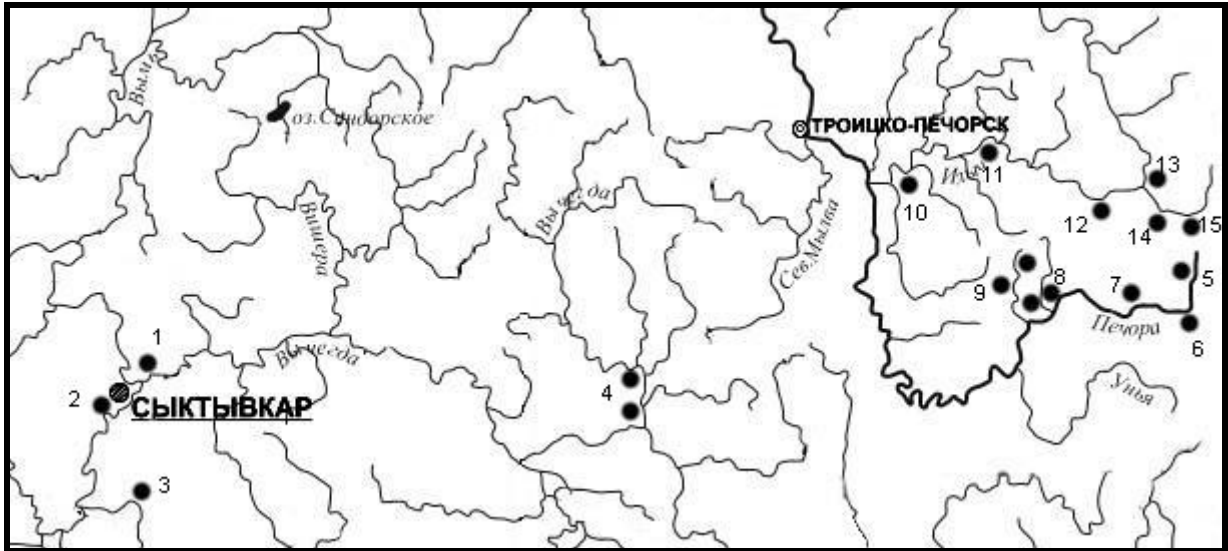


Рис. 1. Пункты сбора материала в бассейнах рек С. Двины и Печоры.

1 – р. Човью; 2 – р. Дырнос; 3 – р. Кылтымью; 4 – р. Вычегда; 5 – р. Б. Порожня; 6 – р. Печора (Кедровая яма); 7 – р. Печора (устье р. Гаревки); 8 – р. Шайтановка; 9 – р. Кедровка; 10 – р. Илыч (устье р. Шежим); 11 – р. Илыч (Шантым); 12 – р. Илыч (устье р. Н. Ваджига); 13-15 – р. Кожимью.

Новообразованиями чаще поражена рыба конца 1-го - начала 2-го года жизни. Такие особи имеют более мелкие размеры и меньшую массу тела по сравнению с одновозрастными экземплярами без опухолей (Доровских и др., 2006). На одной рыбе встречается от 1 до 3 меланом, в нижнем течении р. Шайтановки – до 12. Размеры новообразований 0.2–9.2 x 0.2–6.9 мм, вес 0.005–1.6 г. Наиболее крупные опухоли в бассейне верхнего течения р. Печоры отмечены у рыб в конце июня – начале августа, в бассейне р. Вычегды – во 2-й половине июня и в октябре (рис. 3). В большем числе у рыб опухоли регистрируются в конце июня – 1-й половине июля, в бассейне верхнего течения р. Печоры – еще в конце августа (табл. 2). В декабре и январе на наличие новообразований просмотрели более 1000 экз. голяна, опухоли не найдены.

Во всех исследованных участках водоемов бассейнов рек Вычегды и Печоры, за исключением низовий р. Шайтановки, частота встречаемости меланом у рыб не превышала 3.0% (табл. 2), что характерно для экологически благополучных районов, где маловероятно воздействие на организмы большинства бластомогенных факторов (Brown et al., 1976; Агапова, Бутримова, 1984; Ильницкий и др., 1994). В водоемах, подверженных загрязнению, пораженность опухольями рыб нередко достигает 20% (Старовойтов, 1997; Старовойтов, Сударев, 2001). Исходя из этого можно предположить наличие бластомогенного загрязнения в районе кордона Шайтановка, где пораженность опухольями голяна доходит до 36.8% (Доровских и др., 2007а). Поскольку у кордона организована стоянка моторных лодок и в изобилии произрастает хвощ *Equisetum limosum* L., то в качестве такового могут выступать нефтепродукты (Худoley, Боговский, 1982) и выделения хвоща. На неблагоприятное влияние зарослей хвоща на рыбу и другие группы организмов уже обращали внимание (Чернышева, 1979; Юнчис и др., 1983). Выше и ниже этого места процент и интенсивность поражения новообразованиями голяна такие же, как и в других участках бассейна верхнего течения р. Печоры (Доровских и др., 2007а).

Таблица 1

## Локализация опухолей на теле гольяна

Пораженная часть тела	Число отмеченных опухолей	Процент опухолей от числа отмеченных	Пораженный участок части тела	Число отмеченных опухолей	Процент опухолей от числа отмеченных на конкретной части тела	Процент опухолей от числа отмеченных
Голова	110	24.9±2.1	Передняя часть головы	23	21.0±3.8	5.2±1.1
			Задняя часть головы	5	4.5±2.0	1.2±0.5
			Глаза	14	12.7±3.2	3.2±0.8
			Жаберная крышка	3	2.7±1.5	0.7±0.4
			На голове	65	59.1±4.7	14.7±1.7
Поверхность тела	118	26.7±2.1	Кожа тела кроме головы	96	81.3±3.6	21.7±2.0
			Кожа хвостового стебля	21	17.8±3.4	4.7±1.0
			У ануса	1	0.9±0.8	0.2±0.2
Плавники	214	48.4±2.4	Грудные	39	18.2±2.6	8.8±1.3
			Брюшные	6	2.8±1.1	1.4±0.5
			Спинной	60	28.0±3.1	13.6±1.6
			Хвостовой	108	50.5±3.4	24.4±2.0
			Анальный	1	0.5±0.4	0.2±0.2
Всего	442	100	Итого	442	-	100

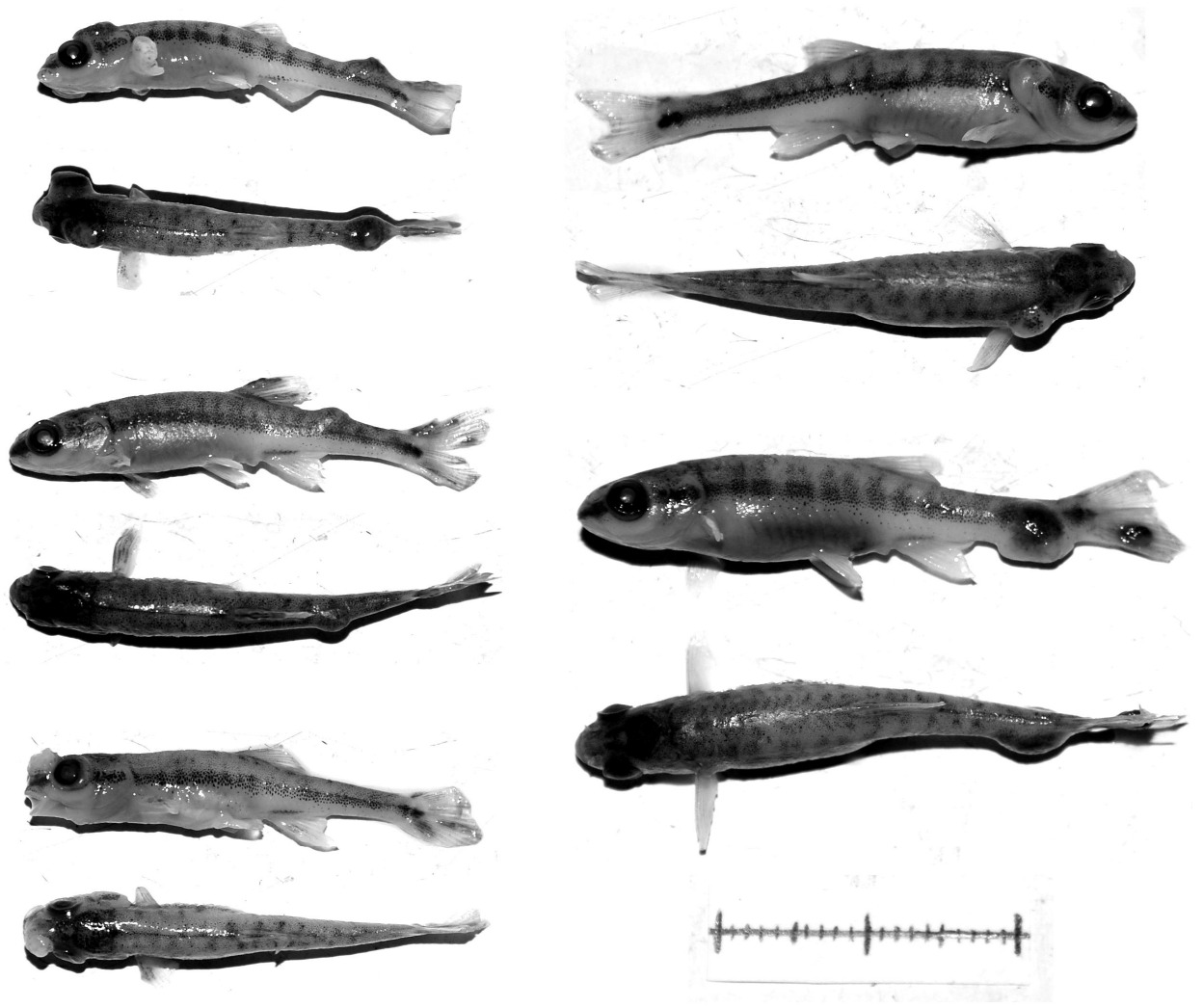


Рис. 2. Локализация опухолей у гольяна

Таблица 2

## Встречаемость новообразований в популяциях гольяна из бассейнов рек С. Двины и Печоры

Год	Месяц															
	Апрель	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Ноябрь		
		I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Количество исследованных (числитель) и пораженных опухолями (знаменатель) рыб (экз.)																
Р. Човью																
2004	-	-	42/0	60/0	120/0	200/5	180/0	-	182/0	-	35/1	68/2	-	-	-	
2005	60/0	52/0	-	120/1	30/0	350/7	150/0	-	-	-	30/0	34/0	-	-	-	
2006	-	89/0	65/0	59/1	172/4	44/2	62/0	27/0	39/0	13/0	210/1	183/0	145/0	-	-	
2007	-	-	121/0	128/2	-	84/2	248/0	20/0	-	-	160/0	-	145/1	-	-	
2008	201/0	190/1	395/0	188/0	150/2	168/1	55/0	89/0	120/0	-	78/0	280/0	300/0	50/0	45/0	
2004-2008	261/0	331/1	623/0	555/4	472/6	846/17	695/0	136/0	341/0	13/0	584/2	565/2	590/1	50/0	45/0	
Р. Печора (район устья р. Гаревки)																
2002-2007	-	-	-	-	1740/46	2300/23	1643/23	3500/6	833/25	-	-	-	-	-	-	
Экстенсивность поражения опухолями гольяна (%)																
Р. Човью																
2004-2008	0+0.4	0.3±0.3	0+0.2	0.7±0.3	1.3±0.5	2.0±0.5	0+0.1	0+0.7	0+0.3	0	0.4±0.3	0.4±0.3	0.2±0.2	0	0	
	0.1±0.1			1.0±0.3			1.1±0.3		0+0.2		0.4±0.3		0.26±0.15		0	
	0.08±0.08				1.4±0.3			0+0.1				0.27±0.12				
Р. Печора (район устья р. Гаревки)																
2002-2007	-	-	-	-	2.6±0.4	1.0±0.2	1.4±0.3	0.2±0.1	3.0±0.6	-	-	-	-	-	-	
Бассейн верхнего течения р. Печоры (без р. Шайтановки)																
2002-2007	-	-	-	-	1.6±0.2	2.2±0.2	0.35±0.1	0.15±0.05	1.8±0.3	-	-	-	-	-	-	

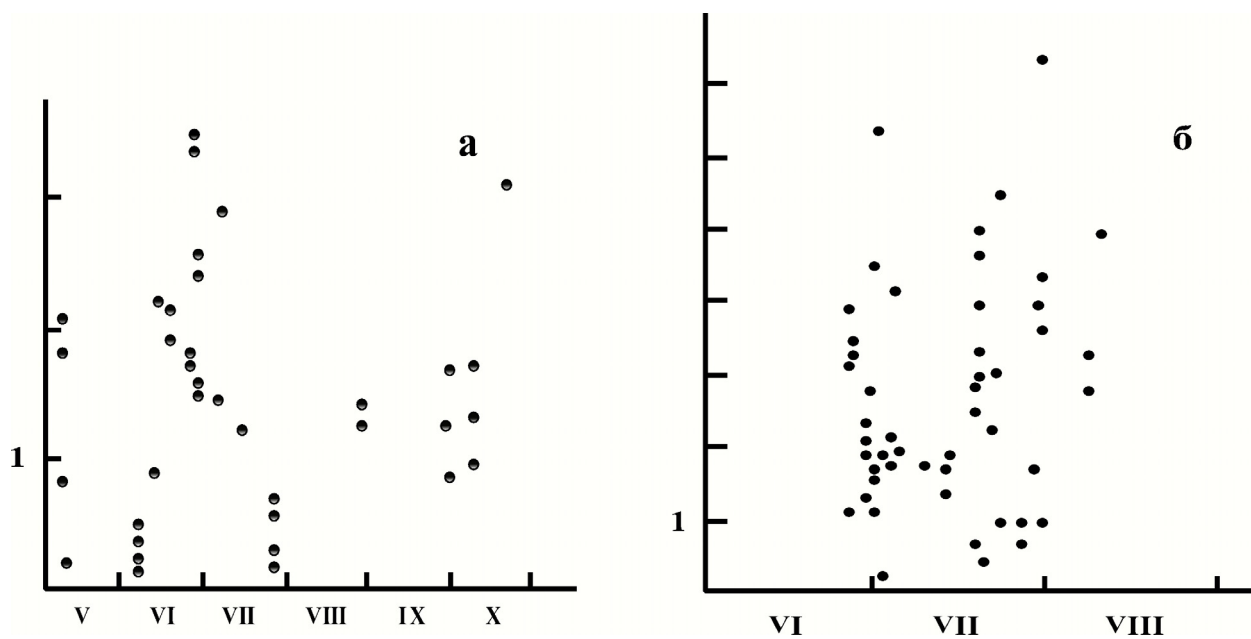


Рис. 3. Размеры опухолей (мм) в разные периоды весенне-летне-осеннего периода года в бассейнах рек С. Двины (а) и Печоры (б).

По оси абсцисс – приведенные линейные размеры опухолей (корень кубический из произведения длины, ширины и высоты опухоли); по оси ординат – месяцы

Следовательно, можно предположить, что опухоли у гольяна из бассейнов рр. С. Двины и Печоры, прежде всего из р. Шайтановки, могут быть вызваны канцерогенными веществами, природу которых предстоит выяснить.

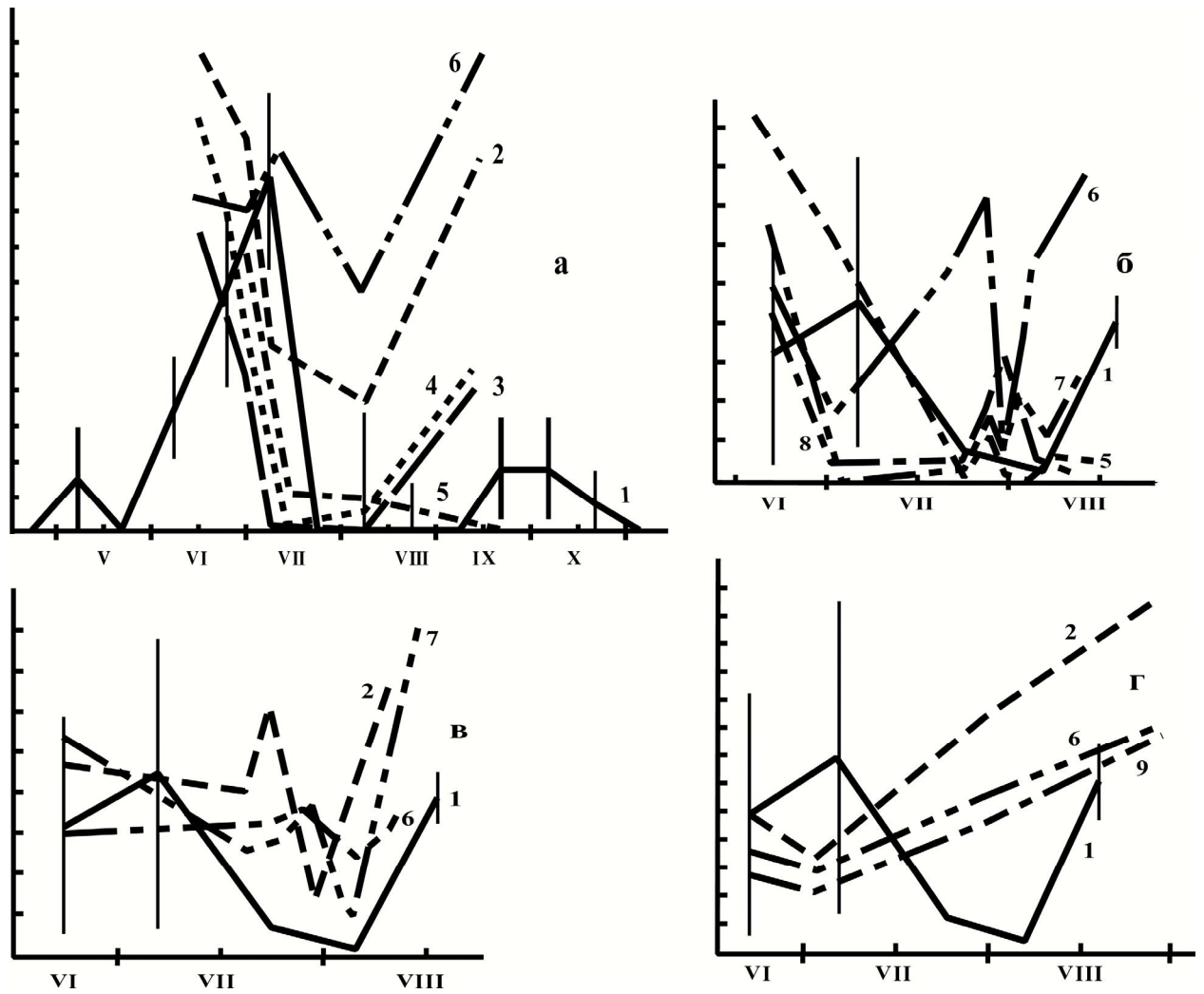


Рис. 4. Встречаемость опухолей и паразитов у гольяна в бассейнах рек С. Двины (а) и Печоры (б, в, г).

а, б, в – половозрелый гольян (2•-3+); г – неполовозрелый гольян (0+-1•).

1 – пораженность опухолями гольяна (%); 2 – биомасса всех групп паразитов; 3 – биомасса всех групп простейших; 4 – биомасса инфузорий р. Apiosoma; 5 – биомасса (а) и индекс обилия (б) моногеней р. Gyrodactylus; 6 – биомасса (а, в, г) и индекс обилия (б) метацеркарий Diplostomum phoxinii; 7 - биомасса (в) и индекс обилия (б) цист микроспоридий; 8 - индекс обилия (б) личинок нематоды Raphidascaris acus; 9 – общее число особей паразитов.

По оси абсцисс – встречаемость опухолей и паразитов; по оси ординат – месяцы.

Однако не всегда наличие в популяции опухолей можно связать с загрязнением водоема. У некоторых видов рыб описаны кожные меланомы – опухоли невrogenного происхождения, которые, как предполагают, передаются по наследству (Головина и др., 2003). У гольяна в описываемых случаях найдена именно пигментная меланома, ее эпителиоподобный вариант (Доровских и др., 2006; 2007а). Таким образом, вопрос о природе бластомогенных факторов в районах проведения работ остается открытым.



С поверхности и из содержимого опухолей, найденных у гольяна из водотоков бассейнов рек С. Двины и Печоры, выделено более 70 штаммов микромицетов, которые представлены 9 видами. При этом с (из) каждой опухоли всегда выделяли только один вид гриба (Доровских и др., 2008). Из опухолей гольяна из р. Човью в июне получены *Mucor hiemalis* Wehmer 1903 var. *hiemalis*, *Penicillium* sp., *Trichoderma viride* Pers. Ex S.F.Gray, *T. harzianum* Rifai, *Fusarium oxysporum* Schlechtendal 1824: Fries 1832, *Mycelia sterilia*. В июле обнаружены *Fusarium solani* (Martius 1824) Saccardo 1881, *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link 1816, *Penicillium* sp., *Rhodotorula aurantiaca* (Saito 1922) Lodder 1934. В бассейне верхнего течения р. Печоры в июне из опухолей гольяна выделены *Fusarium solani* (Martius 1824) Saccardo 1881, *Penicillium verrucosum* Dierckx 1901 var. *cyclopium*, *Mycelia sterilia*, в июле – *Aureobasidium pullulans* (de Bary 1866) Arnaud 1910 var. *melanigenum* Hermandes–Nijhof 1977 и *Mycelia sterilia*, в августе только *Mycelia sterilia*.

Штаммы *Mycelia sterilia* выделены из опухолей у рыб всех исследованных водотоков. Они имеют хорошо развитый мицелий без органов спороношения, но морфологические и культуральные признаки штаммов сильно варьируют, что позволяет сделать предположение об их принадлежности к разным видам.

Среди обнаруженных видов грибов облигатные паразиты рыб отсутствуют, но встречены виды (*Rhodotorula aurantiaca*, *Fusarium solani*, *F. oxysporum*), являющиеся условно патогенными и потенциально опасными для рыб.

При окраске гистологических срезов меланом на выявление гифов грибов последние не обнаружены. Таким образом, сам факт выделения микромицетов в культуру из новообразований еще не говорит о том, что именно грибы являются причиной развития опухолей. Они могут паразитировать и на сформировавшихся новообразованиях. Действительно, кожа и слизь представляют собой как физический, так и биохимический барьер на пути проникновения инфекции, и микромицеты могут беспрепятственно распространяться в рыбе, только если этот барьер преодолен. Чаще это происходит при наличии ран на коже у рыбы (Нейш, Хьюз, 1984; Марченко, 1987). Грибы, проникшие в ткани хозяина через поврежденные кожные покровы, постепенно размножаясь, индуцируют миграцию защитных клеток хозяина и интенсивное разрастание соединительной ткани (Чернышева, Воронин, 2002). Предрасположенность у рыб к глубоким микозам создают стресс-факторы, прежде всего неоптимальная температура воды (Марченко, 1987). В этом случае хозяин может испытывать вредоносное воздействие как со стороны условно-патогенной микрофлоры, населяющей его, так и со стороны микроорганизмов окружающей среды (Котлярчук, Чернова, 2007).

Изменение физиологического состояния организма гольяна, вызванного образовавшейся опухолью, приводит к тому, что у рыбы 1-го года жизни с новообразованиями снижается число видов паразитов по сравнению с особями без опухолей, у гольяна 2-го года жизни с меланомами при сохранении того же состава паразитофауны, что и у рыбы без опухолей, изменяется структура паразитарных сообществ (Доровских и др., 2006). Однако взаимоотношения отдельных групп паразитов и их видов с новообразованиями пока не изучены.

Сопоставление сезонной встречаемости паразитов (Доровских, Голикова, 2004) и опухолей у гольяна из р. Човью показало, что в период максимальной представленности последних биомасса инфузорий р. *Apiosoma*, всех простейших и гиродактилюсов, а также биомасса всех групп паразитов здесь минимальна (рис. 4а). Независимо от встречаемости опухолей ведут себя только метацеркарии *Diplostomum phoxini* Faust, 1918.

В бассейне верхнего течения р. Печоры зараженность личинками *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779), метацеркариями *Diplostomum phoxini* Faust, 1918 и микроспоридиями (рис. 4б,в) половозрелого гольяна (Степанов, 2007) снижается с нарастанием встречаемости новообразований. Пики же числа опухолей и гиродактилюсов по времени совпадают. Биомасса паразитов по отношению к встречаемости опухолей ведет себя не столь однозначно (рис. 4в). При максимальной пораженности опухолями молоди гольяна (возраст 0+–1•), биомасса и численность всех групп паразитов на нем и зараженность метацеркариями *Diplostomum phoxini* его минимальны (рис. 4г).

Интересно, что у гольяна названных возрастов из обоих бассейнов в августе наблюдается рост встречаемости опухолей, биомассы и численности паразитов.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новообразования у гольяна чаще расположены на плавниках. На одной рыбе встречается от 1 до 12 меланом. Наиболее крупные опухоли у рыб из бассейна р. Печоры отмечены в конце июня – начале августа, из бассейна р. Вычегды – во 2-й половине июня и в октябре. В большем числе опухоли у рыб зарегистрированы в конце июня – 1-й половине июля, в бассейне р. Печоры – еще в конце августа. С поверхности и из содержимого опухолей выделено 9 видов микромицетов. В августе у гольяна из обоих бассейнов отмечен рост числа опухолей, биомассы и численности паразитов, в другие периоды весенне-летнего сезона года такой однозначности в их встречаемости не наблюдали.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Агапова А.И., Бутримова Н.П.* К вопросу классификации новообразований у рыб // Биологические основы рыбоводства: паразиты и болезни рыб. М.: Наука, 1984. С. 159-170.
- Айламазян А.К., Стась Е.В.* Информатика и теория развития. М.: Наука, 1989. 174 с.
- Антомонов Ю.Г.* Моделирование биологических систем: Справочник. Киев: Наукова думка, 1977. 260 с.
- Акименко М.В., Левин А.М.* Распространение гельминтозов в Коми АССР и организация борьбы с ними // Сб. работ Сыктывкар. науч. общ-ва Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1964. С.56-63.
- Андреичева Л.Н., Немцова Г.М., Судакова Н.Г.* Среднеплейстоценовые морены севера и центра Русской равнины (литология и палеогеографические реконструкции). Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 86 с.
- Бауер О.Н.* Паразиты и болезни рыб, и меры профилактики при вселении новых видов рыб в водоемы // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1964. Т. 57. С. 295-300.
- Бауер О.Н.* Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы // Паразитол. сб. Л. 1980. № 29. С. 24-34.
- Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А.* Болезни прудовых рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 319 с.
- Бейм А.М., Путинцева В.А.* Резервы гликогена у гольянов при адаптации к лабораторным условиям // Вопросы водной токсикологии и сравнительной физиологии. Ярославль: Ярославский госуниверситет, 1982. С. 97-101.
- Беклемишев В.Н.* О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим // Мед. паразитол. 1945. Т. 14(1). С. 4-11.
- Беклемишев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 1951. Т. 56 (5). С. 3-30.
- Беклемишев В.Н.* Возбудители болезней как члены биоценозов // Зоол. журн. 1956. Вып. 12. С. 1765-1778.
- Беклемишев В.Н.* Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970. - 502 с.
- Биологический энциклопедический словарь* / гл. ред. Гиляров М.С.; редкол.: Баев А.А., Винберг Г.Г., Заварзин Г.А. и др. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
- Бисерова Л.И.* Оценка смертности рыб от паразитов по натурным наблюдениям // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов 2. Расширенные материалы Международной научно-практической конференции. Борок. 17-20 июля 2007 года. М.: Россельхозакадемия, 2007. С. 305-309.
- Богданова Е.А.* Паразитофауна рыб водоемов Европейского Севера и ее особенности // 8-я Сессия учен. совета по проблеме "Биол. ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европ. Севера": Тез. докл. Петрозаводск, 1969. С.177-179.
- Богданова Е.А.* О нахождении возбудителя вертежа у хариуса в бассейне Северной Двины // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР) : тез. докл. Тюмень, 1971. С.1-2.

*Богданова Е.А., Никольская Н.П.* Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Изв. ГосНИОРХ. 1965. Т.60. С.5-110.

*Боговский С.П.* Этиология и распространение опухолей рыб в связи с антропогенным загрязнением // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1997. Вып. 321. С. 17-28.

*Бознак Э.И.* Зоогеографический анализ ихтиофауны бассейна р. С.Двины // Биоразнообразии Европейского Севера : тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 2001. С. 24-26.

*Бознак Э.И.* Использование биологических показателей рыб для характеристики состояния гидробиоценоза (на примере голяна речного) // Экологический мониторинг: учебно-методическое пособие. Сыктывкар, 2002. С. 106-124.

*Бознак Э.И., Доровских Г.Н., Михеева А.В.* Сиг острова Колгуев // Актуальные проблемы химии и биологии Европейского севера России. Сыктывкар, 1993. С.170-175.

*Бознак Э.И., Доровских Г.Н., Зиновьев А.И., Степанов В.Г.* Описание круглоротых Европейского северо-востока России из коллекции зоологического музея Сыктывкарского университета // Сб. науч.тр. химико-биол. ф-та "Актуальные проблемы химии и биологии Европейского севера России". Сыктывкар, 1995. С. 144-149.

*Быховская-Павловская И.Е.* Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 122 с.

*Быховский Б.Е.* Trematodes рыб окрестностей г. Костромы // Тр. Ленингр. общ. естествоисп. 1929. Т. 59, № 1. С. 13-27.

*Вихман А.А.* Системный анализ иммунофизиологической реактивности рыб в условиях аквакультуры. М.: Экспедитор, 1996. 176 с.

*Владимирская М.И.* Нерестилища семги в верховьях р. Печоры и меры для увеличения их производительности // Тр. Печоро-Илычского гос. заповед. 1957. Вып. 6. С.130-200.

*Власова Т.А.* Гидрохимия главных рек Коми АССР. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО АН СССР, 1988. 152 с.

*Волькенштейн М.В.* Биофизика. М.: Наука, 1981. 576 с.

*Воронин Л.В.* Микобиота рыб некоторых пресных водоемов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 23 с.

*Воронин Л.В.* Влияние промышленных стоков на состояние микобиоты леща Рыбинского водохранилища // Микология и фитопатология. 1992. Т. 26. Вып. 1. С. 15-19.

*Георгиев Г.П.* Молекулярно-генетические механизмы прогрессии опухолей // Соросовский образовательный журнал. 2000. Т. 6. № 11. С. 2-7.

*Гнедина М.П.* *Rhabdochona denudata* (Duj., 1845) из карповых рыб Северодвинского Бассейна // Сб. работ по гельминтологии, посвященных К.И.Скрябину. Вятка, 1927. С.62-65.

*Гнедина М.П., Савина И.В.* К фауне паразитических червей рыб бассейна Северной Двины (р. Сухона, р. Юг, р. Вычегда) // Работа 32-й и 38-й Союзных гельминтологических экспедиций (на территории Северо-Двинской губернии в 1926 и 1927 годах). Вятка, 1930. С. 87-106.

Голикова Е.А. Паразитофауна *Phoxinus phoxinus* (L.) малых рек Северо-Двинского бассейна // V молодежн. научн. конференция "Актуальные проблемы биологии" (Тезисы докладов). Сыктывкар, 1998. С.37.

Голикова Е.А. Сезонная динамика *Gyrodactylus aphyae* с гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) из малых рек бассейна Средней Вычегды // VII Молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии» : тез. докл. Сыктывкар, 2000а. С. 49.

Голикова Е.А. Сезонная динамика численности паразитов гольяна речного *Phoxinus phoxinus* L. малых рек бассейна Средней Вычегды // Международная юбилейная конференция по паразитологии : тез. докл. Томск, 2001б. С. 37-38.

Голикова Е.А. Экология паразитов гольяна обыкновенного и их сообществ в условиях малых рек бассейна Вычегды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005а. 25 с.

Голикова Е.А., Макарова Л.Р., Степанов В.Г. Структура зрелых компонентных сообществ паразитов рыб // Проблемы современной паразитологии : Междунар. конф. и III съезд Паразитол. об-ва при РАН. СПб: ЗИН РАН, 2003. С. 126-127.

Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.Н., Головин П.П., Евдокимова Е.Б., Юхименко Л.Н. 2003. Ихтиопатология. М.: Мир, 448 с.

Гольберт З.В. Гистогенез, гистология, классификация пигментных (меланитарных) опухолей кожи // Онкология. Пигментные опухоли у человека. М., 1975. С. 5-81.

Горбунова М.Н. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы // Уч. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1936. Т. 7, вып. 3. С. 5-30.

Гревцева М.А. Особенности гельминтофауны стерляди реки Вятки // Тр. Кировск. с.-х. ин-та. Пермь, 1974. - С.45-49.

Гревцева М.А. Систематический обзор гельминтов рыб бассейна реки Вятки // Тр. Кировск. с.-х. ин-та. Пермь, 1976. С.64-71.

Гревцева М.А. Гельминтофауна и гельминтозы рыб бассейна реки Вятки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 23 с.

Гревцева М.А., Грачева Н.В. К вопросу изучения гельминтозоонозов рыб в Кировской области // Тр. Кировск. с.-х. ин-та. Пермь, 1971. С.123-127.

Гревцева М.А., Грачева Н.В. К вопросу изучения гельминтозоонозов рыб в Кировской области // Тр. Кировск. с.-х. ин-та. Пермь, 1971. С.123-127.

Гулиев Шукюр Аваз оглы. Эколого-географический анализ паразитофауны рыб водоемов Абшеронского полуострова: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 2003. 31 с.

Гуркина Р.А. Сезонные изменения паразитофауны плотвы озера Врево // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 197. С. 85-99.

Гусев А.В. Методика сбора и обработки материалов по моногенеям. М.: ЗИН АН СССР, 1978а. 34 с.

Гусев А.В. *Monogenoidea* пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1978б. Т. 28. С. 96-197.

Гусев А.В. Методика сбора и обработки материалов по моногенеям, паразитирующим у рыб. Л.: Наука, 1983. 47 с.

Гусев А.В., Кулемина И.В. Таксономические признаки некоторых моногеней с хозяев разных возрастов // Паразитология. 1971а. Т. 5, вып. 2. С. 162-178.

Гусев А.В., Кулемина И.В. Анализ изменчивости признаков, поведения и цикла развития моногеней в связи с возрастом хозяев // Паразитология, 1971б. Т. 5, вып. 4. С. 320-329.

Гусева Т.В., Молчанова Я.П., Заика Е.А., Винниченко В.Н. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды : справочные материалы. М.: Эколайн, 1999. 82 с.

Даниленко Д.Г., Зиновьев А.И., Доровских Г.Н. Моногеней - паразиты рыб бассейна реки Мезень // 3-я молодежн. научн. конференция ин-та Биологии (Тез. докл.). Сыктывкар, 1995. С.13.

Данилов Н.Н., Шварц С.С. О биологических макросистемах // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33, № 6. С. 126-145.

Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющих их устойчивость // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 5-45.

Догель В.А. Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев // Сборник в честь проф. Н.М. Книповича. Л., 1927. С. 17-43.

Догель В.А. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Методика и проблемы ихтиопаразитологических исследований // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1933. Т. 62. Вып. 3. С. 247-268.

Догель В.А. Возрастные изменения паразитофауны угря в связи с вопросом о его миграциях // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1936. Вып. 3. С. 114-122.

Догель В.А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1941. 266 с.

Догель В.А. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете // Вест. ЛГУ. 1948. Т. 3. С. 31-39.

Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958. С. 9-54.

Догель В.А. Общая паразитология. Л.: Наука, 1962. 464 с.

Догель В.А., Петрушевский Г.К. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги // Вопросы экологии и биоценологии. 1935. Т. 2. С. 137-169.

Догель В.А., Марков Г.С. Возрастные изменения паразитофауны новоземельского гольца (*Salvelinus alpinus*) // Тр. Ленингр. об-ва естеств. 1937. Т. 66. С. 434-455.

Доровских Г.Н. Морфологическое и эколого-фаунистическое изучение моногеней и кровепаразитов рыб Средней Вычегды // Фауна и экология животных Европейского северо-востока / Сыктывкар. гос. ун-т. Сыктывкар, 1985. С.16-20. Рук. деп. в ВИНТИ 23 августа 1985 г., N 6284-85 Деп.

Доровских Г.Н. Видовой состав паразитов рыб бассейна Средней Вычегды / Сыктывкарский гос. ун-т. Сыктывкар, 1986а. 20 с. Рук. деп. в ВИНТИ 7 мая 1986 г., N 3287 - В86 Деп.

Доровских Г.Н. Морфологическое и эколого-фаунистическое изучение моногеней и кровепаразитов рыб Средней Вычегды // Фауна и экология животных подзоны средней тайги Коми АССР / Сыктывкар. гос. ун-т. Сыктывкар, 1986б. С.19-55. Рук. деп. в ВИНТИ 25 ноября 1986 г., N 8014 - В85 Деп.

Доровских Г.Н. Число генераций в году и микролокализация *Dactylogyrus similis* – паразита плотвы Средней Вычегды // Тезисы 10-й Коми республик. молодежн. научн. конференции. Сыктывкар, 1987. С. 84-85.

Доровских Г.Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988а. 25 с.

Доровских Г.Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография): дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988б. 405 с.

Доровских Г.Н. Некоторые данные по экологии диплозоид (*Monogenea, Diplozoidae*) – паразитов рыб бассейна среднего течения р.Вычегды // Экология редких, малоизученных и хозяйственно важных животных Европейского северо-востока. Сыктывкар, 1989. С.116-124.

Доровских Г.Н. Зоогеографическая характеристика и история формирования паразитофауны рыб Северо-Двинского бассейна // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера. Сыктывкар, 1990а. С.22.

Доровских Г.Н. Изменение возрастного состава популяции *Dactylogyrus amphibothrium* Wagener, 1957 (*Monogenea, Dactylogyridae*) с ерша из среднего течения р.Вычегды в летний период года // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера. Сыктывкар, 1990б. С.46.

Доровских Г.Н. Распределение паразитов на жабрах плотвы // 9-е Всесоюзн совещ. по паразитам и болезням рыб: тез. докл. Л.: Наука, 1990в. С. 35-36.

Доровских Г.Н. Распределение *Dactylogyrus cordus* (*Monogenea: Dactylogyridae*) на жабрах ельца (*Leuciscus leuciscus* [L.]) в условиях нормоксии и гипоксии // Паразитология. 1991а. Т.25, вып.1. С.163-167.

Доровских Г.Н. Зависимость величины групп червей рода *Dactylogyrus* (*Monogenea: Dactylogyridae*) от численности их микропопуляций // Паразитология. 1991б. Т.25, вып.2. С.234-243.

Доровских Г.Н. Распространение *Lernaea cyprinacea* (*Copepoda: Lernaeidae*) в популяции карася // Паразитология. 1993а. Т.27, вып.1. С.90-96.

Доровских Г.Н. Паразитология, мониторинг, охрана природы // Матер. 2-й молодеж. науч. конфер. "Рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов": тез. докл. Сыктывкар, 1993б. С. 16-17.

Доровских Г.Н. Применение концепции ее А.В.Жирмунского и В.И. Кузьмина в паразитологии // Актуальные проблемы химии и биологии Европейского севера России (Сб. научн. трудов химико-биол. ф-та. Вып.4). Сыктывкар, 1995. С. 99-123.

Доровских Г.Н. Наблюдения над паразитами рыб водоемов, расположенных вблизи и в черте городов северо-востока Европейской части России // Паразитологические проблемы больших городов. СПб., 1996а. С. 31.

Доровских Г.Н. *Cystidicoloides tenuissima* (*Nematoda: Ascarophididae*) в популяциях своих хозяев в условиях бассейна реки Мезень // Паразитология. 1996б. Т.30, вып.4. С.357-363.

Доровских Г.Н. Локализация *Lernaea cyprinacea* (*Copepoda: Lernaeidae*) на теле карася // Паразитология. 1996в. Т.30, вып.6. С. 540-544.

Доровских Г.Н. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* (L.) с позиций концепции А.В.Жирмунского и В.И.Кузьмина // Паразитологические проблемы больших городов. СПб., 1996г. С. 31.

Доровских Г.Н. Критические моменты в развитии систем "паразит - хозяин" // Вопросы популяционной биологии паразитов. М., 1996д. С.47-60.

Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Простейшие // Паразитология. 1997а. Т.31, вып.4. С.296-306.

Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Моногенеи (*Monogenea*) // Паразитология. 1997б. Т.31, вып.5. С.427-437.

Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Трематоды (*Trematoda*) // Паразитология. 1997в. Т.31, вып.6. С.551-564.

Доровских Г.Н. Паразитофауна *Carassius carassius* (L.) северо-востока Европейской части России // Экологический мониторинг паразитов. II Съезд Паразитологического общества при РАН. СПб., 1997. С. 45-46.

Доровских Г.Н. Итоги изучения паразитов рыб северо-востока Европейской части России // Роль Российской гельминтологической школы в развитии паразитологии. М., 1997д. С.19.

Доровских Г.Н. Распределение диплозид на жабрах язя в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды // Паразитология. 1997е. Т.31, вып.2. С.170-178.

Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. М., 1998а. С.148-156.

Доровских Г.Н. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* в связи с размерами паразитов // Всероссийская научная конференция "Взаимоотношения паразита и хозяина". М., 1998б. С. 21.

Доровских Г.Н. Определение сырого веса тела пресноводных моногеней // Проблемы систематики и филогении плоских червей. СПб., 1998в. С. 37-38.

Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Нематоды (*Nematoda*) и скребни (*Acanthocephala*) // Паразитология. 1999а. Т.33, вып.5. С.446-452.

Доровских Г.Н. Реакция пресноводных моногеней (*Monogenea*) на гипоксию // 3-й Всероссийский международный симпозиум «Физиологические механизмы природных адаптаций». Иваново, 1999б. С. 45-46.

Доровских Г.Н. Структура сообществ ихтиопаразитов в водоемах с разной степенью загрязнения // Материалы Международного совещания "Жизнь и факторы биогенеза". Ижевск, 1999в. С. 56-58.

Доровских Г.Н. Структура сообществ паразитов как показатель состояния среды // Международная конференция "Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере". Сыктывкар, 1999г. С. 69-70.

Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Пиявки (*Hirudinea*), Моллюски (*Mollusca*), Раки (*Crustacea*), Паукообразные (*Arachnida*) // Паразитология. 2000а. Т. 34, вып. 2. С.158-163.



Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Цестоды (*Cestoda*) // Паразитология. 2000б. Т. 34, вып. 5. С. 441-446.

Доровских Г.Н. Мониторинг гидробиоценозов по данным ихтиопаразитологических наблюдений // Научно-практическая конференция «Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала». Сыктывкар, 2000г. С. 47-49.

Доровских Г.Н. Мониторинг гидробиоценозов водоемов нефтегазоносных районов по данным ихтиопаразитологических наблюдений // Научно-практическая конференция «Геоэкологические аспекты функционирования хозяйственного комплекса Западной Сибири». Тюмень, 2000д. С. 30-33.

Доровских Г.Н. Мониторинг гидробиоценозов по ихтиопаразитологическим исследованиям в бассейне реки Колва // Материалы научн.-практич. конференции

“Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы”. Сыктывкар, 2000е. С. 55-61.

Доровских Г.Н. Универсализм концепций А.В.Жирмунского, В.И.Кузьмина и Л.Л.Численко // 3-ий Международный семинар “Минералогия и жизнь: биоминеральные гомологии”. - Сыктывкар: Геопринт, 2000ж. - С. 27-29.

Доровских Г.Н. *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды // Паразитология. - 2001а. - Т. 35, вып. 2. - С. 154-158.

Доровских Г.Н. Теоретические и методические подходы к изучению компонентных сообществ паразитов пресноводных рыб // Биоразнообразие Европейского Севера. Международная конференция. Тезисы докладов. - Петрозаводск, -2001б. - С.57-58.

Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России. (Фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – 2002а. - 69 с.

Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России. (Фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Дисс. ... докт. биол. наук. – 2002б. - 761 с.

Доровских Г.Н., Голикова Е.А. Особенности заражения паразитами *Phoxinus phoxinus* (L.) из двух малых рек бассейна реки Вычегда // Пятая Всероссийская научн. конференция "Актуальные вопросы медицинской паразитологии". - СПб., 1998. - С. 63.

Доровских Г.Н., Голикова Е.А. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного (*Phoxinus phoxinus* L.) // Российский фонд фундаментальных исследований. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2004. С.175-210.

Доровских Г.Н., Екимова И.В., Рочева С.А. Зависимость длинны антенн *Ergasilus sieboldi* (Copepoda, Ergasilidae) от возраста хозяина // Паразитология. - Т. 19. - Вып. 6. - 1985. – С. 483-484.

Доровских Г.Н., Ерохина В.В. Определение относительного возраста червей рода *Dactylogyrus* (Monogenea) // Тезисы 11-й Коми республик. молодеж. научн. конференции. - Сыктывкар, 1990. - С. 127.

Доровских Г.Н., Макарова Л.Р. Компонентные сообщества паразитов золотого карася *Carassius carassius* (L.) из водоёмов северо-востока Европейской части России // Конференция, посвященная памяти д.б.н., проф. Б.И. Купермана (1933-2002) «Паразиты рыб: современные аспекты изучения»: тез. докл. Борок, 2003. С. 19-20.

Доровских Г.Н., Мартемьянов Ф.Н. Паразитофауна некоторых видов рыб Печорского водохранилища // Материалы II молодежн. научн. конференции "Рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов". Сыктывкар, 1993. С.18-19.

Доровских Г.Н., Мартемьянов Ф.Н. К видовому составу паразитов рыб бассейна реки Печоры // Тр. Коми науч. центра УрО РАН. 1994. № 136. С.117-121.

Доровских Г.Н., Матрохина С.Н. Распределение некоторых видов паразитов на жабрах ерша // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 1. С.64-68.

Доровских Г.Н., Ошибов В.Л. Паразитофауна красноперки в среднем течении реки Вычегды // Животные-компоненты экосистем Европейского Севера и Урала. Сыктывкар, 1984. С.16-21.

Доровских Г.Н., Радченко Н.М. К изучению моногеней крупных озёр Северо-Запада России // IV Симпоз. по паразитам и болезням рыб и гидробионтов Ледовитоморской провинции: тез. докл. Улан - Удэ, 1993. С.45-46.

Доровских Г.Н., Смольянинова Е.Н. Крупная и мелкая формы *Dactylogyrus intermedius* Wegener, 1910 (*Monogenea*, *Dactylogyridae*) с жабр *Carassius carassius* (L.) // Проблемы систематики и филогении плоских червей. СПб, 1998. С. 38-40.

Доровских Г.Н., Смольянинова Е.Н. Распространение *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: *Lernaeidae*) в популяции *Carassius carassius* в условиях среднего течения реки Вычегды // Всероссийская научная конференция "Взаимоотношения паразита и хозяина". М., 1998б. С. 22.

Доровских Г.Н., Седрицева В.А., Степанов В.Г. Паразитофауна гольца усатого *Barbatula barbatula* L. бассейна Верхней Печоры // Всероссийская Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН : тез. докл. Новосибирск: издательская компания «Арт-Авеню», 2004. С. 403-404.

Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Паразитофауна плотвы в бассейне среднего течения реки Вычегды // Тр. Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 1996. № 148. С. 140-146.

Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Паразитофауна плотвы в бассейне среднего течения реки Вычегды // Тр. Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 1998. № 157. С. 123-126.

Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Паразиты рыб рода *Thymallus* CUVIER и их компонентные сообщества из водоемов национального парка «Югыд ва» и Печоро-Илычского государственного природного заповедника // Коми республиканская научно-практическая конференция «Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера (к 10-летию национального парка «Югыд ва»». Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2004. С. 35-39.

Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Видовая структура компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (*Salmoniformes*, *Thymallidae*) и гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (*Cypriniformes*, *Cyprinidae*) из верхнего течения реки Печора // Материалы международной научной конференции «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов». М., 2006б. С. 109-111.

Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Структура компонентных сообществ паразитов у хозяина разного возраста // Труды Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2007в. № 15. С. 114-116.

Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Зависимость структуры компонентных сообществ паразитов от возраста хозяина // Паразитология. 2008б. Вып. 2. Т. 42. С. 101-113.

Доровских Г.Н, Степанов В.Г. Структура компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из верхнего течения реки Печора // Известия РАН. Сер биол. 2009. № 3. С. 1-10.

Доровских Г.Н, Степанов В.Г. Воздействие паразитарного фактора на голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) разного возраста // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия : материалы Всероссийской конференции с международным участием “Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований”. Вологда, 2008. С. 276-277.

Доровских Г.Н, Степанов В.Г., Вострикова А.В. Компонентные сообщества паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из реки Печора // Паразитология. 2007. Вып. 5. Т. 41. С. 381-391.

Доровских Г.Н, Степанов В.Г., Седрицева В.А. Паразитофауна некоторых видов рыб национального парка «Югыд ва» и Печоро-Ильчского государственного природного заповедника // Коми республиканская научно-практическая конференция «Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера (к 10-летию национального парка «Югыд-ва»». Сыктывкар, 2004. С. 39-42.

Доровских Г.Н, Степанов В.Г., Седрицева В.А. Паразиты и их компонентные сообщества как индикаторы состояния гидробиоценозов и популяций рыб и ихтиопаразитологическая обстановка в водоемах северо-востока европейской части // Материалы третьей (XXVI) международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2005. С. 39-85.

Доровских Г.Н, Степанов В.Г., Турбылева В.А. Показатели зараженности паразитами голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) разного возраста // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2007. № 15. С. 114-116.

Доровских Г.Н, Степанов В.Г., Шергина Н.Н. Паразитофауна и микобиота голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из водоемов северо-востока европейской части России: Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2009. 114 с.

Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрицева В.А., Бознак Э.И. Встречаемость опухолей у *Phoxinus phoxinus* (L.), их влияние на организм голяна, его паразитофауну и компонентное сообщество его паразитов // Паразитология. Т. 40. Вып. 3. 2006. С. 225-243.

Доровских Г.Н, Степанов В.Г., Седрицева В.А., Голикова Е.А. Паразиты и их компонентные сообщества как индикаторы состояния гидробиоценозов и популяций рыб и ихтиопаразитологическая обстановка в водоемах северо-востока европейской части России // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы четвертой (XXVII) международной конференции, посвященной памяти профессора Л.А.Жакова (1923-2005). Ч. 1. Вологда, 2005. С. 129-131.

Доровских Г.Н, Степанов В.Г., Седрицева В.А., Макарова Л.Р. Систематический обзор паразитов рыб бассейна верхнего течения реки Печоры // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Изд-во КНЦ УрО РАН, 2005. № 14. С. 281-288.

Доровских Г.Н., Терещенко В.Г. Опыт применения метода динамического фазового портрета для анализа структурных перестроек в компонентных сообществах паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. Т. 43. Вып. 1. 2009. С. 46-56.

Доровских Г.Н., Торба Т.П. Распределение трех видов моногеней рода *Dactylogyrus* на жабрах карася золотого в условиях нормоксии и гипоксии // 8-е Всесоюзн совещ. по паразитам и болезням рыб: тез. докл. Л.: Наука, 1985. С. 47-48.

Доровских Г.Н., Торба Т.П. Распределение видов рода *Dactylogyrus* на жабрах *Carassius carassius* L. // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйинных отношений. Петрозаводск, 1988. С.89-103.

Доровских Г.Н., Турбылева В.А., Степанов В.Г. Видовой состав паразитов рыб бассейна верхнего течения реки Печора // Разнообразие и пространственно-экологическая организация животного населения европейского Северо-Востока (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 184). Сыктывкар, 2008. С. 35-53.

Доровских Г.Н., Турбылева В.А., Вострикова А.В., Шергина Н.Н. Встречаемость опухолей у гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из бассейнов рек Северная Двина и Печора // Биология внутренних вод. №. 4. 2007. С. 76-82.

Доровских Г.Н., Турбылева В.А., Вострикова А.В., Шергина Н.Н. Опухоли у гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из бассейнов рек Северная Двина и Печора // Паразитология. Т. 43. Вып. 3. 2009. С. 259-269.

Доровских Г.Н., Турбылева В.А. Видовой состав паразитов сига, щуки, плотвы, налима, окуня и ерша // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Изд-во КНЦ УрО РАН, 2007. № 15. С. 106-109.

Доровских Г.Н., Черняй М.И. Зависимость морфометрических признаков *Ergasilus sieboldi Nordmann, 1832 (Copepoda, Ergasilidae)* от размера и возраста хозяина // Тр. Коми научн. центра УрО РАН. 1994. № 136. С.121-132.

Доровских Г.Н., Шергина Н.Н. Сезонная встречаемость, локализация, размеры и микобиота опухолей у гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) бассейнов рек Северная Двина и Печора // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. СПб., 2009. Вып. 338. С. 64-70.

Доровских Г.Н., Шергина Н.Н., Вострикова А.В., Турбылева В.А. 2007б. *Mycelia sterilia* из опухолей у гольяна // Ветеринария. № 6. С. 26-29.

Доровских Г.Н., Шергина Н.Н., Поминова А.В. Грибы с (из) опухолей у гольяна *Phoxinus phoxinus* // Современная микология в России. Т. 2. Материалы 2-го съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2008. С. 351-352.

Дубинин В.Б. Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1936. Вып. 3, № 7. С.31-48.

Дулькин А.Л. Гельминтофауна позвоночных в окрестностях города Вологды // Тр. Вологод. с.-х. ин-та. 1940. Вып. 2. С.124-140.

Дулькин А.Л. Гельминтофауна рыб Кубенского озера // Тр. Вологод. с.-х. ин-та. 1941. Вып. 3. С.127-130.

Дурягина Д.А., Коноваленко Л.А. Палинология плейстоцена Северо-Востока европейской части России. СПб.: Наука, 1993. 124 с.

Евланов И.А. Экологические аспекты устойчивости паразитарных систем (на примере паразитов рыб): автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993. 41 с.

- Екимова И.В.* Материалы по паразитофауне рыб р. Печоры // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 3/24. С.542-546.
- Екимова И.В.* Итоги паразитологического исследования рыб р. Печоры // 8-я Сессия учен. совета по проблеме "Биол. ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европ. Севера": тез. докл. Петрозаводск, 1969. С.185-187.
- Екимова И.В.* Паразитофауна рыб реки Печоры: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971а. 21 с.
- Екимова И.В.* Паразитофауна рыб реки Печоры: дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 1971б. 268 с.
- Екимова И.В.* Эколого-географический анализ паразитов рыб Европейского округа // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР): тез. докл. Тюмень, 1971в. С. 26-30.
- Екимова И.В.* Эколого-географический анализ паразитов рыб р. Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1976. С. 50-68.
- Жимулев И.Ф.* Общая и молекулярная генетика: учебное пособие. 2-е изд., испр. и доп. Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2003. 479 с.
- Жирмунский А.В., Кузьмин В.И.* Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука, 1990. 223 с.
- Жохов Е.А.* Сезонная динамика структуры сообщества кишечных гельминтов язя (*Leuciscus idus L.*) в Рыбинском водохранилище // Экология. 2003. № 6. С. 454-458.
- Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Захваткин В.А.* Материалы по фауне паразитов рыб р. Камы // Уч. зап. Пермск. ун-та. 1935. Т.1, вып. 1. С. 83-104.
- Захваткин В.А.* Паразитофауна рыб р. Камы. Часть 1 // Уч. зап. Пермск. ун-та. 1936. Т. 2, вып. 3. С. 175-198.
- Зверева О.С.* Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Л.: Наука, 1969. 280 с.
- Ибрагимов А.Ю.* *Polypodium hydriforme* в икре северодвинской стерляди // Паразитология. 2003. Вып. 2. Т. 37. С. 134-139.
- Ивашевский Г.А.* Видовой состав паразитов некоторых видов рыб бассейна нижнего течения реки Сухоны // Сб. студент. науч. работ: тез. докл. Вологда, 1994. С.51-52.
- Ивашевский Г.А.* Видовой состав паразитов некоторых видов рыб бассейна верховьев Северной Двины // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера: тез. докл. Петрозаводск, 1995. С.93-94.
- Ивашевский Г.А.* Изменение видовой состава паразитов рода *Mухobolus* в урбанизированной среде // Паразитологические проблемы больших городов. СПб., 1996а. С.42.
- Ивашевский Г.А.* Первые данные по паразитофауне рыб р. Лузы // IV молодеж. науч. конфер. ин-та Биологии "Актуальные проблемы биологии": тез. докл. Сыктывкар, 1996б. С.53.

*Ивашевский Г.А.* Видовой состав паразитов и зараженность ими красноперки (*Scardinius erythrophthalmus (L.)* р. Луза // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на Европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996в. С.147-155 (Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 148).

*Ивашевский Г.А.* Паразитарные сообщества золотого карася малых изолированных озер // Международная научн. конференция «Перспективы развития естественных наук на Западном Урале». Пермь, 1996г. С. 42-43.

*Ивашевский Г.А.* Зоогеографический анализ паразитов рыб бассейна Северной Двины. Сыктывкар, 1997. 20 с. (Научные доклады / Коми научный центр УрО РАН. Вып. 392).

*Ивашевский Г.А.* Паразитофауна редких видов рыб бассейна Северной Двины // V молодеж. научн. конфер. ин-та Биологии "Актуальные проблемы биологии": тез. докл. Сыктывкар, 1998. С.79.

*Ивашевский Г.А., Доровских Г.Н.* Паразитофауна гольяна обыкновенного реки Шарденга (бассейн р.Северной Двины) // Матер. 2-й молодеж. науч. конфер. "Рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов": тез. докл. Сыктывкар, 1993. С. 20-21.

*Иешко Е.П.* Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.

*Иешко Е.П., Высоцкая Р.У., Сереженко Л.П.* Паразито-хозяйинные отношения как неспецифический адаптивный синдром // Эколого-популяционный анализ паразитов и кровососущих членистоногих. Петрозаводск: Изд-во Карел. науч. центра РАН, 1991. С.103-109, 172.

*Исюмова Н.А.* Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.

*Ильницкий А.П., Королев А.А., Худoley В.В.* Канцерогенные вещества в водной среде. М.: Наука, 1994. 222 с.

*Кашковский В.В.* Материалы по паразитофауне рыб Верхней Камы // Тр. Уральск. отд. СибНИИРХ. Свердловск, 1971. Т. 8. С. 205-214.

*Кеннеди К.* Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.

*Комарова Т.И.* Паразиты молоди рыб Кременчугского водохранилища и их влияние на организм хозяев. Киев: Наукова думка, 1982. 224 с.

*Контримавичус В.Л.* Современные проблемы экологической паразитологии // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43. № 6. С. 764-774.

*Королев В.В.* Рыбы // Земля девственных лесов (Печоро-Илычский биосферный заповедник) / Под ред. Ануфриева В.М. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2000. С. 95-100.

*Костарев Г.Ф.* Паразитофауна рыб р. Чусовой // Уч. зап. Пермск. ун-та. 1969. Т. 179. С. 230-239.

*Костарев Г.Ф.* Фаунистический обзор паразитов рыб бассейна Камы / Естественнoнауч. ин-т при Перм. ун-те. Пермь, 1974. 32 с. Деп в ВИНТИ 11 апреля 1975 г., № 1048-75 Деп.

*Котлярчук М.Ю., Чернова Е.С.* 2007. Некоторые результаты изучения микробного пейзажа широкопалого рака (*Astacus astacus L.*) в водоемах Калининградской области // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов 2. Расширенные материалы международной научно-практической конференции. Борок, 17-20 июля 2007 года. М.: Россельхозакадемия, С. 366-368.

*Кочев В.А.* Плейстоценовые грызуны Северо-Востока Европы и их стратиграфическое значение. СПб.: Наука, 1993. 112 с.

*Кудрявцева Е.С.* О жаберных сосальщиках рыб р. Сухоны // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1954а. Т. 15. С.315-319.

*Кудрявцева Е.С.* Паразитофауна нельмы *Stenodus leucichthys nelma* и сига *Coregonus lavaretus nelmuschka* Кубенского озера // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1954б. Т.15. С.307-314.

*Кудрявцева Е.С.* Паразитофауна рыб реки Сухоны и Кубенского озера: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1955а. 17 с.

*Кудрявцева Е.С.* Паразитофауна кубенской нельмы как объекта акклиматизации // 8-е Совещ. по паразитол. Проблемам: тез. докл. М., 1955б. С.83.

*Кудрявцева Е.С.* Паразитофауна рыб р. Сухоны и Кубенского озера // Зоол. журн. 1957а. Т. 36, вып. 9. С.1292-1304.

*Кудрявцева Е.С.* Систематический обзор паразитов рыб реки Сухоны и Кубенского озера // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1957б. Т. 20. С.69-136.

*Кудрявцева Е.С.* Зависимость паразитофауны рыб реки Сухоны от изменений гидрологических и геоморфологических условий // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. 1957в. Т. 73, вып. 4. С.193-197.

*Кудрявцева Е.С.* Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера. Сообщение 1 // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1959а. Т. 24. С.175-185.

*Кудрявцева Е.С.* Влияние акклиматизации на формирование паразитофауны судака // 10-е Совещание по паразитологическим проблемам и природноочаговым болезням. М.; Л.: Наука, 1959б. С.184-185.

*Кудрявцева Е.С.* Паразитофауна судака, акклиматизированного в Кубенском озере // Зоол. журн. 1960. Т.39, вып. 2. С.1740-1742.

*Кудрявцева Е.С.* Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера. Сообщение 2 // Уч. зап. Вологодского пед. ин-та. 1962. Т. 27. С.216-254.

*Кудрявцева Е.С.* Сезонная динамика паразитофауны ерша Кубенского озера // Тез. докл. гельминтол. конфер. пед. ин-тов Центр. зоны РСФСР. Калинин, 1963. С.15.

*Кудрявцева Е.С.* Сезонные изменения паразитофауны ерша Кубенского озер // Уч. зап. Калинин. пед. ин-та. 1971. Т. 89. С.26-33.

*Кулемина И.В.* Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. С. 87-137.

*Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 291 с.

*Латицкая В.Ф.* Мониторинг поверхностных вод // Экологический мониторинг : уч.-метод. пособие / под ред. проф. В.М. Тарбаевой. Сыктывкар: Изд. Сыктывкарского ун-та, 2002. С. 38-49.

*Лебедев В.Г., Радченко Н.М., Шабунев А.А.* О роли чайковых птиц в распространении паразитов рыб Кубенского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 293. С.107-112.

*Левин А.М., Щукина Т.Н.* Эпидемиология дифиллоботриоза в Коми АССР // Мед. паразитол. 1971. Т. 40, вып. 2. С.141-145.

*Левин А.М., Щукина Т.Н.* Эпидемиология дифиллоботриоза и описторхоза в Коми АССР // Эпидемиология, диагностика и профилактика инфекционных болезней : метод. пособие для врачей. Калининград: Калинингр. кн. изд-во, 1979. С.78-80.

*Лешко Ю.В.* Пресноводные моллюски бассейна Печоры. Состав, распространение, экология, значение в питании рыб. Л.: Наука, 1983. 128 с.

*Лешко Ю.В.* Современное состояние гидробиологического режима водоемов бассейна р. Мезени // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на Европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. С. 97-106 (Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 148).

*Лилли Р.* Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир, 1969. 647 с.

*Лукин Е.И.* Пиявки бассейна р. Усы и их значение в питании рыб // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С.225-230.

*Лопухина А.М., Стрелков Ю.А., Чернышева Н.Б., Юнчис О.Н.* Метод определения влияния паразитов на численность молоди рыб в озерах // Паразитология. 1973. Т. 7. Вып. 3. С. 270-274.

*Лосева Т.Г.* Сезонная динамика паразитофауны густеры озера Врево // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 197. С. 74-84.

*Лосева Э.И.* Атлас морских плейстценовых диатомей европейского Северо-Востока СССР. СПб.: Наука, 1992. 272 с.

*Лукьяненко В.И.* Токсикология рыб. М., 1967. 216 с.

*Мазер К., Джинкс Д.* Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.

*Малахова Р.П.* Паразитофауна семги *Salmo salar* L., кумжи *Salmo trutta* L., горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и сига *Coregonus lavaretus pidschian* n. *Pidschianoides Pravdin* в бассейне Белого моря // Лососевые (Salmonidae) Карелии. I. Петрозаводск, 1972. С. 21-26.

*Мартемьянов Ф.Н.* Сравнительная характеристика паразитофауны ерша (*Gymnocephalus cernua*) из естественного (оз. Коматы) и рукотворного (Печорское водохранилище) водоёмов // 3-я Молодеж. науч. конфер. ин-та Биологии: тез. докл. Сыктывкар, 1995. С.38-39.

*Мартемьянов Ф.Н.* Сравнительная характеристика паразитофауны голяна обыкновенного (*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus)) некоторых водоемов Печорского бассейна // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на Европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. С.156-164. (Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 148).

*Мартемьянов Ф.Н.* Данные о фауне и экологии метацеркарий трематод – паразитов рыб бассейна Печоры // Эколого-фаунистические исследования на Европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1998. С.114-122. (Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 157).

*Марченко А.М.* 1987. Микозы рыб и причины их возникновения // Вопросы паразитологии и патологии рыб : Тр. ЗИН АН СССР. Т. 171. С.82-91.

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

*Митенёв В.К.* К истории формирования пресноводной фауны паразитов рыб Европейского Севера России // Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна: сб. научн. тр. / ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1998. С. 34-49.



*Митенёв В.К.* Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера (фауна, экология, зоогеография) : дис. ... доктора биол. наук. М., 2000а. 46 с.

*Митенёв В.К.* Паразиты карповых рыб *Cyprinidae* Кольского Севера (фауна, экология, зоогеография). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2000б. 84 с.

*Митенёв В.К., Шульман Б.С.* Эколого-географический анализ паразитофауны европейского хариуса *Thymallus thymallus (L.) (Thymallidae)* в разных частях его ареала // Вопр. ихтиол. - 1984. - Т. 24, вып. 5. - С.843-854.

*Молодкина Н.Н.* Использование численности санитарно-значимых микроорганизмов для характеристики состояния гидробиоценоза // Экологический мониторинг : уч.-метод. пособие / под ред. проф. В.М. Тарбаевой. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2002. С. 125-147.

*Мэггаран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

*Нейш Г., Хьюз Г.* Микозы рыб: пер. с англ. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1984. 96 с.

*Несис К.Н.* Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. Т.2. С. 5-13.

*Никольский Г.В.* Частная ихтиология. М.: Высшая школа, 1971. 471 с.

*Новоселов А.П.* Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах Европейского Северо-Востока России: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 50 с.

*Овчинников Н.Ф.* Структура и симметрия // Системные исследования. М.: Наука, 1969. С. 111-122.

*Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР.* Л.: Наука, 1984. Т.1. 431 с.

*Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР.* Л.: Наука, 1985. Т.2. 425 с.

*Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР.* Л.: Наука, 1987. Т.3. 583 с.

*Павловский Е.Н.* Организмы как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80-91.

*Петров О.В., Попова Э.И., Новикова Е.А., Романов Г.Г. Доровских Г.Н.* Список видов беспозвоночных животных Биостанции СГУ и ее окрестностей (метод. указания). Изд. Сыктывкар. гос. ун-т., 1987. 24 с.

*Петроченко В.И.* Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Т.1. 435 с.

*Попова Н.А.* Модели экспериментальной онкологии // Соросовский образовательный журнал. 2000. Т. 6. № 8. С.33-38.

*Попова О.А., Решетников Ю.С., Терещенко В.Г.* Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 269-277.

*Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1939. 245 с.

*Пронина С.В., Пронин Н.М.* Взаимоотношения в системах гельминты-рыбы (на тканевом, органном и организменном уровнях). М.: Наука, 1988. 176 с.

*Пугачев О.Н.* Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. 155 с.

*Пугачев О.Н.* Сравнительный анализ паразитарных сообществ щуки и речного голяна // Экологический мониторинг паразитов. Паразитарные системы в изменяющейся среде: прогнозирование последствий глобального потепления климата и растущего антропогенного пресса : тез. докл. СПб., 1997. С. 83-85.

*Пугачев О.Н.* Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1999а. 50 с.

*Пугачев О.Н.* О возможном природном очаге филометраза османа (*Cyprinidae: Oreoleuciscus humilis*) в Гобийском озере Бон-Цаган-Нур // Проблемы природной очаговости. СПб., 1999б. С.207-221.

*Пугачев О.Н.* Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus L.*) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 196-209.

*Пугачев О.Н.* Паразитарные сообщества и нерест рыб // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 3-10.

*Радченко Н.М.* Ихтиопаразитологическая характеристика Кубенского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып.293. С.101-106.

*Радченко Н.М.* Изменение в паразитофауне судака (*Stizostedion lucioperca*) в связи с интродукцией в крупных озерах северо-запада России // Паразитология. 1996. Т.30, вып.1. С.53-58.

*Радченко Н.М.* Паразиты сиговых рыб Кубенского озера // Тез. докл. 4-го Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. Л., 1990. С.136-138.

*Радченко Н.М.* Паразиты рыб озер Европейского Севера России (систематика, эколого-фаунистический анализ, зоогеография) : дис. ... докт. биол. наук. М., 1999. 69 с.

*Радченко Н.М.* Ихтиопаразитологический мониторинг крупных озер Вологодской области. Вологда: ВоГТУ, 2005. 108 с.

*Решетников Ю.Г., Попова О.А., Стерлигова О.П., Титова В.Ф., Бушман Л.Г., Иешко Е.П., Макарова Н.П., Малахова Р.П., Помазовская И.В., Смирнов Ю.А.* Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

*Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.* Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975. 344 с.

*Русинек О.Т.* Паразитарные сообщества эндемичных рогатковидных рыб (Cottoidei) озера Байкал // Конференция, посвященная памяти д.б.н., профессора Б.И.Купермана (1933-2002) «Паразиты рыб: современные аспекты изучения» : тез. докл. Борок, 2003. С. 47-48.

*Русинек О.Т.* Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования): автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 2004. 45 с.

*Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Главная редакция физико-математической литературы изд-ва «Наука», 1978. 352 с.

*Сидоров Г.П.* Материалы по паразитофауне промысловых рыб Средней Печоры и Вычегды в районах затопления // Матер. Коми республ. молодеж. конфер.: тез. докл. Сыктывкар, 1965. С.18-19.

*Сидоров Г.П.* Паразитофауна некоторых промысловых рыб Средней Печоры и Вычегды в зоне проектируемых водохранилищ // Изв. Коми филиала географ. общ-ва СССР. 1970. Т.2, вып. 3(13). С.87-90.

*Смирнова И.Р., Козлов Д.В., Колосова Е.В., Колосов В.Н., Крылов А.Н.* Ветеринарно-санитарные исследования рыбохозяйственных водоемов Московской области // Ветеринария. 2005. № 11. С. 41-43.

*Смольянинова Е.Н.* Паразитофауна карася золотого Северо-Востока Европейской проблемы биологии : тез. докл. Сыктывкар, 1998. С.180-181.

Смольянинова Е.Н., Доровских Г.Н. Паразитофауна карася золотого озер среднего и нижнего течений р. Печора // VI молодежн. научн. конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии»: тез. докл. Сыктывкар, 1999. С. 228-229.

Скрябин К.И. Симбиоз и паразитизм в природе. Введение в изучение биологических основ паразитизма. Пг, 1923. 205 с.

Скрябин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.

Скрябин К.И. К вопросу о гельминтологической стерильности северодвинских стерлядей // Работа 32-й и 38-й Союз. гельминтол. экспед. (на территории Северо-Двинской губернии в 1926 и 1927 гг.). Вятка, 1930. С.107-109.

Скрябин К.И., Баскаков В.П. К анализу гельминтофауны рыбацкого населения Северо-Двинской губернии (по матер. 32-й Союз. гельминтол. экспед.) // Рус. журн. тропической медицины. 1926. № 8. С. 23-30.

Сонин М.Д. Роль паразитов в биоценозах // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Издание института паразитологии РАН, 1997. С. 145-157 (Труды института паразитологии РАН, Т. 41).

Спасский А.А., Ройтман В.А. Гельминтофауна рыб реки Печоры // Вопр. ихтиол. 1958. Вып.11. С.192-204.

Спасский А.А., Ройтман В.А. О фауне нематод хариуса // Вопр. ихтиол. 1959. Вып.12. С.177-186.

Старовойтов В.К. Встречаемость опухолей у рыб Куршского залива как один из показателей состояния водоема // Экологический мониторинг паразитов. II Съезд Паразитологического общества при РАН. СПб., 1997. С. 110-111.

Старовойтов В.К. Опухоли пресноводных рыб-бентофагов – маркер состояния водоема // Паразиты рыб: современные аспекты изучения: конференция, посвященная памяти д.б.н., профессора Б.И. Купермана. Борок, 2003. С. 52-53.

Старовойтов В.К., Сударев Р.В. Поражения опухолями карповых рыб Куршского залива // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 2001. Вып. 329. С. 121-122.

Степанов В.Г. Динамика зараженности червями рода *Dactylogyrus* (*Monogenea*, *Dactylogyridea*) плотвы в зимне-весенний период года // Материалы II молодежн. научн. конференции «Рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов». Сыктывкар, 1993. С. 66-67.

Степанов В.Г. Паразитофауна гольяна речного (*Phoxinus phoxinus* L.) из водоемов с охраняемых территорий Урала // Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера»: тез. докл. Сыктывкар, 2003. С. 84-85.

Степанов В.Г. Экология паразитов гольяна гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.) и их компонентные сообщества в бассейнах рек северо-востока европейской части России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2007а. 26 с.

Степанов В.Г. Экология паразитов гольяна гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.) и их компонентные сообщества в бассейнах рек северо-востока европейской части России: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2007б. 281 с.

*Степанов В.Г., Доровских Г.Н.* Исследование паразитофауны красноперки озера Щучье (бассейн среднего течения реки Вычегда) в 1981- 89 годах // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера: тез. докл. Сыктывкар, 1990. С. 35.

*Степанов В.Г., Доровских Г.Н.* Экология паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.) и их компонентные сообщества в бассейнах рек северо-востока европейской части России // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2008. № 7. С. 39-48.

*Степанов В.Г., Доровских Г.Н.* Зависимость паразитофауны рыб от возраста хозяина // Проблемы изучения и охраны животного мира на севере : материалы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием. Сыктывкар, 2009. С. 104-106. (Коми научный центр УрО РАН).

*Степанов В.Г., Ошибов В.Л.* Предварительные данные по зимней паразитофауне рыб бассейна среднего течения реки Вычегды // Тез. 11- ой Коми республ. молодёжн. научн. конференции. Сыктывкар, 1990. С. 128.

*Столяров В.П.* Паразитарная фауна карповых рыб Ропшинского рыбопитомника и ее хозяйственное значение // Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп. 1934. Т. 63, вып. 3. С. 343-351.

*Стрелков Ю.А., Чернышева Н.Б., Юнчис О.Н.* Закономерности формирования паразитофауны молоди пресноводных рыб // Тр. ЗИН АН СССР. 1981. Т. 108. С. 23-30.

*Сциборская Т.В.* Паразитофауна некоторых рыб реки Печоры // Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во Моск.об-ва испытателей природы, 1947. С.209-216.

*Тарбаева В.М., Доровских Г.Н., Молодкина Н.Н., Напалкова А.В., Новаковская Т.В., Орловская Н.В., Шушпанникова Г.С., Бознак Э.И., Власов Н. А., Кротков А.А., Степанов В.Г.* Биологический мониторинг отработанных золотороссыпных месторождений Кожимского района (национальный парк «Югыд ва) / под общ. ред. проф. В.М.Тарбаевой, Т.С.Фомичевой. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского госуниверситета, 2003. 88 с.

*Терентьев П.В., Ростова Н.С.* Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 152 с.

*Терещенко В.Г.* Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ России и сопредельных стран : автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 49 с.

*Терещенко В.Г., Вербицкий В.Б.* Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // Биология внутренних вод. 1997. № 1. С. 23-31.

*Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М.* Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М. ИПЭЭ РАН, 1994. С.86-98.

*Терещенко В.Г., Надиров С.Н.* Формирование структуры рыбного населения предгорного водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1996. Т.36, вып. 2. С. 169 -178.

*Терещенко В.Г., Стрельников А.С.* Анализ многолетних изменений в рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1997. Т.37, вып.5. С. 625-634.

*Терещенко В.Г., Трифонова О.В., Терещенко Л.И.* Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, вып. 5. С. 619-634.

*Тирахов А.Д.* Паразиты рыб озер Белого и Лозско-Азатского (фауна, экология): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 18 с.

Титова И.И. Первые сведения о паразитах рыб реки Вымь // Актуальные проблемы биологии и экологии : тезисы докладов XII молодежной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2005. С. 245.

Титова И.И. Паразитофауна гольяна обыкновенного *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Вымь // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы XIII молодежной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2007. С. 242-244.

Тютин А.В. Популяционная биология трематоды *Bunodera luciopercae*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1996а. 19 с.

Тютин А.В. Роль сеголеток окуня в жизненном цикле трематоды *Bunodera luciopercae* в условиях Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. инф. Бюлл. ИБВВ РАН. 1996б. № 100. С. 34-37.

Успенская А.В. Новые проблемы в изучении *Muxozoa* // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 5. С. 369-374.

Филипченко А.А. Экологическая концепция паразитизма // Учен. зап. Ленингр. гос. ун-та. Сер. биол. 1937. Т. 4. С. 4-14.

Хохлова Л.Г., Стенина А.С. Химический состав вод и диатомовые водоросли водотоков в верхнем течении реки Печора (Печоро-Илычский заповедник) // Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского севера. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН, 2004. С. 173-176

Худолей В.В. Сравнительный анализ опухолевого роста // Журнал общей биологии. 1976. Т. 37. № 2. С. 242-254.

Худолей В.В. Канцерогены: характеристики, закономерности, механизмы действия. СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 1999. 419 с.

Худолей В.В., Боговский С.П. Опухоли гидробионтов и мониторинг канцерогенных загрязнений водной среды // Успехи современной биологии. 1982. Т. 93. № 3. С.466-472.

Черепанов В.В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. Новосибирск: Наука, 1986. 238с.

Чернышева Н.Б. Особенности морфологии и некоторые вопросы биологии представителей рода *Apiosoma* (*Infusoria*, *Peritricha*) с молоди хищных рыб. Паразитология, 1976. Т. 10, вып. 2. С. 170-177.

Чернышева Н.Б. Влияние абиотических и биотических факторов среды на паразитов молоди хищных рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1979. Вып. 140. С. 143-156.

Чернышева Н.Б., Воронин В.Н. 2002. Гистологические исследования белорыбицы, пораженной паразитическими грибами рода *Exophiala* // Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях: материалы научной конференции 14-18 октября 2002 г. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. С. 170-172.

Численко Л.Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 208 с.

Шабунув А.А., Радченко Н.М. Изучение озерных экосистем Вологодской области. Вологда: ВИРО, 2003. 160 с.

Шульман С.С. Обзор фауны паразитов осетровых рыб СССР // Тр. Ленинград. Об-ва естествоисп. 1954. Т. 72, вып. 4. С. 190-254.

Шульман С.С. Материалы по паразитофауне миног бассейнов Балтийского и Белого морей // Изв. Всесоюз. научно-исследовательского ин-та озёрного и речного рыбного хозяйства. 1957. Т.42. С.287-303.

Шульман С.С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 184-230.

Шульман С.С., Малахова Р.П., Рыбак В.Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука, 1974. 108 с.

Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л., 1953. 199 с.

Юнчис О.Н. Формирование паразитофауны плотвы, уклей и язя озера Врево в первый год жизни // Изв. Гос. НИИ озёр. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1972. Т. 80. С. 26-74.

Юнчис О.Н., Нестеренко В.Н., Кононов А.А., Хохлова А.Н. Влияние высших водных растений на паразитофауну молоди плотвы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1983. Вып. 197. С. 55-59.

Юшков В.Ф., Иваишевский Г.А. Паразиты позвоночных животных Европейского Северо-Востока России : каталог. Сыктывкар, 1999. 232 с.

Astakhov V.I., Svendsen J.I., Matiouchkov A., Mangerud J., Maslenikova O., Tveranger J. Marginal formations of the last Kara and Barents ice sheets in northern European Russia // Boreas. An international journal of Quaternary research. 1999. Vol. 28, № 1. S. 23-45.

Boznak E.I. The zoogeographical analysis of the north Dvina river ichthyofauna // International conference "Biodiversity of the European North. The Book of Abstracts. Petrozavodsk, 2001. S. 219-220.

Brown E.R., Dolowy W.C., Sinclair T., Keith L., Greenberg S., Hazdra J.J., Beamer P., Callaghan O. Enhancement of lymphosarcoma transmission in *Esox lucius* and its epidemiologic relationship to pollution // Compar. Leukemia Res. 1975. Bibl. Haematol. 1976. Vol. 43, ed. Clemmsen J., Yohn D.S., Krager, Basel. S. 245-251.

Clark W.H. Jr., From L., Bernardino E.A., Mihm M.C. Jr. The histogenesis and biologic behavior of primary human malignant melanoma of the skin. Cancer Res. 1969. 705-727.

Corliss J.O. Consideration of taxonomic nomenclatural problems posed by report of myxosporidians with a two-host life cycle // Protozoology. 1985. Vol. 32, № 4. P. 589-591.

Golikova E.A. Particularity community structure of parasite fauna *Phoxinus phoxinus* L. of small rivers of Middle Vychegda Basin // International conference: Biodiversity of the European North. Petrozavodsk, 2001. P. 238-239.

Dunsmore J.D. The role of parasites in population regulation of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Australia // Worldwide Furbearer Conf., Frostburg. Md., Aug. 3-11. 1980. Proc. V. 2. S. 1. 1981. P. 654-669.

Dorovskikh G.N., Stepanov V.G. Structure of component parasite communities in the grayling, *Thymallus thymallus* L. (*Salmoniformes*, *Thymallidae*), and minnow, *Phoxinus phoxinus* L. (*Cypriniformes*, *Cyprinidae*), from the upper reaches of the Pechora River // Biology Bulletin. – Vol. 36. - № 3. – 2009 - P. 298-306.

Dorovskikh G.N., Stepanov V. G., Sedriseva V.A. Parasites and their component communities as indicators of the state of hydrobiocenosis of fish populations and ichthyoparasitological situation in water basins of north-eastern european part of Russia // International contact forum on habitat conservation in the Barents region. 4 – th meeting. Abstracts. Syktyvkar: Изд-во КНИЦ УрО РАН, 2005. S. 54.

*Chubb J.C.* Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part 1. Monogenea // *Advances in Parasitology*. 1977. Vol. 15. P. 133-199.

*Chubb J.C.* Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part IV. Adult Cestoda, Nematoda and Acanthocephala // *Advances in Parasitology*. 1982. Vol. 20. P. 1-292.

*Holmes J.C.* Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding // *J. Parasitology*. 1961. Vol. 47. P. 209-216.

*Holmes J.C.* Helminth communities in marine fishes // *Parasite communities: Pattern and Processes* (eds. G.W. Esch, A.O. Bush, J.M. Aho). L.: Chapman and Hall., 1990. P. 101-130.

*Holmes J.C., Bonney R.E., Pacala S.W.* Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // *Ecology*. 1979. Vol. 60. P. 512-520.

*Holmes J.C., Price P.W.* Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology // *Systematic Zoology*. 1980. Vol. 29. P. 203-213.

*Holmes J.C., Price P.W.* Communities of parasites // *Community ecology: patterns and processes*. Blackwell Scientific. Oxford, England. 1986. P. 186-213.

*Glasez H.-J.* Zur Kenntniss der Gattung *Dactylogyrus* Diesing, 1850 (Monogenoidea). - *Ztschr. Parasitenk.*, 1965, Bd 25, S. 439-484.

*Kennedy C.R.* Long-term and seasonal changes in composition and richness of intestinal helminth communities in eels *Anguilla anguilla* of a isolated English river // *Folia Parasitologica*. 1997. Vol. 44. P. 267-273.

*Levin S.A.* The problem of pattern and scale in ecology. The Robert MacArthur award lecture // *Ecology*. 1992. V. 73, № 6. P. 1943-1967.

*Mangerud J., Svendsen J.I., Astakhov V.I.* Age and extent of the Barents and Kara ice sheets in Northern Russia // *Boreas. An international journal of Quaternary research*. 1999. Vol. 28, № 1. S. 46-80.

*Pielou E.C.* *Mathematical Ecology*. N. Y., 1977. 385 p.

*Pugachev O.N.* Infracommunities structure and composition // *Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology: Ecological Parasitology on the Turn of Millennium*. 2000. Vol. 10. N. 2. P. 49-54.

*Tveranger J., Astakhov V.I., Mangerud J., Svendsen J.I.* Surface form of the southwestern sector of the last Kara Sea Ice Sheet // *Boreas. An international journal of Quaternary research*. 1999. Vol. 28, № 1. S. 81-91.

*Stepanov V. G.* Parasites fauna of minnow (*Phoxinus phoxinus* (L.)) in protected reservoirs of the Urals // *Biological resources of the White Sea and inland water bodies of the European North. III (XXVI) International conference. Abstracts. Syktyvkar, 2003*. P. 174.

*Wolf K., Markiw M.E.* Biology contravenes toxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts // *Science*. 1984. Vol. 225. P. 1449-1452.

**Доровских Геннадий Николаевич  
Степанов Владимир Григорьевич**

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПАРАЗИТОЛОГИЯ.  
Часть I**

*Учебное пособие*

Редактор С.Б. Свигзова  
Корректор Г.Б. Чабурова  
Верстка и компьютерный макет – С.И. Оверин

Подписано в печать 03.09.2010. Печать ризография.  
Бумага офсетная. Формат 84x108 <sup>1</sup>/<sub>8</sub>  
Усл. печ. л. 24,2.  
Заказ № 133. Тираж 100 экз.

ИПО СыктГУ.  
167023. Сыктывкар, ул. Морозова, 25