

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

**Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов**

# **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПАРАЗИТОЛОГИЯ**

Монография

Сыктывкар 2011

УДК 576.8  
ББК 28.083  
Д69

*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 : Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского государственного университета, 2011. 200 с.

ISBN 978-5-87237-768-9

В данной работе прослеживается зависимость паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов рыб от ряда экологических факторов, рассмотрены жизненные циклы паразитов, изменчивость паразитов, географическая изменчивость паразитофауны и т.д. Книга предназначена для студентов биологов и экологов, специалистов в области экологии, зоологии, рыбного хозяйства.

**УДК 576.8**  
**ББК 28.083**

© Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов

© ГОУВПО «Сыктывкарский

ISBN 978-5-87237-768-9

государственный университет», 2011

## **ОГЛАВЛЕНИЕ**

1. ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ	МИГРАЦИИ ХОЗЯИНА.....	5
1.1. Описание круглоротых Европейского северо-востока России из коллекции музея Сыктывкарского университета.....		5

2. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАРАЗИТОВ .....	10
2.1. Распределение некоторых видов паразитов на жабрах ерша.....	10
2.2. Распределение паразитов на жабрах красноперки.....	17
2.3. Распределение видов рода <i>Dactylogyrus</i> на жабрах <i>Carassius carassius</i> L.....	25
2.4. Распределение <i>Dactylogyrus cordus</i> (Monogenea: Dactylogyridae) на жабрах ельца ( <i>Leuciscus leuciscus</i> (L.)) в условиях нормоксии и гипоксии .....	36
2.5. Распространение <i>Dactylogyrus similis</i> Wegener, 1910 (Monogenea: Dactylogyridae) на жабрах плотвы ( <i>Rutilus rutilus</i> (L.)) в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды .....	41
2.6. Локализация <i>Lernaea cyprinacea</i> (Copepoda: Lernaeidae) на теле карася .....	47
2.7. Распределение диплозоид на жабрах язя в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды .....	51
2.8. Реакция пресноводных моногеней (Monogenea) на гипоксию .....	59
3. ГРУППОВОЙ ЭФФЕКТ У ПАРАЗИТОВ .....	60
3.1. Зависимость величины групп червей рода <i>Dactylogyrus</i> (Monogenea: Dactylogyridae) от численности их микропопуляций .....	60
4. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ПАРАЗИТОВ .....	70
4.1. Распространение <i>Lernaea cyprinacea</i> (Copepoda: Lernaeidae) в популяции карася.....	70
4.2. <i>Cystidicoloides tenuissima</i> (Nematoda: Ascarophididae) в популяциях своих хозяев в условиях бассейна реки Мезени.....	78
4.3. <i>Lernaea cyprinacea</i> (Copepoda, Lernaeidae) с карася золотого ( <i>Carassius carassius</i> ) из озера Длинное в бассейне среднего течения реки Вычегды .....	84
4.4. Состояние популяций <i>Lernaea cyprinacea</i> (Copepoda, Lernaeidae) и <i>Carassius carassius</i> из озера Длинное .....	99
5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТОВ.....	111
5.1. Крупная и мелкая формы <i>Dactylogyrus intermedius</i> Wegener, 1910 (Monogenea, Dactylogyridae) с жабр <i>Carassius carassius</i> (L.).....	111
5.2. Полиморфизм и внутривидовая изменчивость специфического паразита корюшек – цестоды <i>Proteocephalus tetrastomus</i> (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidea).....	113
5.3. Фенотипическая изменчивость паразита лососевидных рыб <i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder, 1800) из обыкновенного гольяна ( <i>Phoxinus phoxinus</i> ) .....	120
6. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПАРАЗИТОВ .....	126
6.1. Некоторые данные по экологии диплозоид (Monogenea, Diplozoidae) – паразитов рыб бассейна среднего течения реки Вычегды .....	126

6.2. <i>Lernaea cyprinacea</i> (Сорепода: Lernaeidae) в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды .....	132
7. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ .....	136
7.1. Компонентные сообщества паразитов гольяна речного в бассейнах рек Печора, Мезень и в оз. Кривое на о. Колгуев .....	136
7.2. Карась озера Полой (Верхняя Печора).....	150
8. ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ И РЕАКЦИЯ ПАРАЗИТОВ, ПАРАЗИТОФАУН И СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ.....	156
8.1. Наблюдения над паразитами рыб водоемов, расположенных вблизи и в черте городов северо-востока европейской части России .....	156
8.2. Структура компонентных сообществ паразитов гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов.....	157
9. ОБЩНОСТЬ СТРУКТУРЫ КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ РЫБ .....	170
9.1. Структура компонентных сообществ паразитов хариуса <i>Thymallus thymallus</i> (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и гольяна <i>Phoxinus phoxinus (L.)</i> (Cypriniformes, Cyprinidae) из верхнего течения реки Печоры.....	170
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	186

..

# 1. ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОТ МИГРАЦИИ ХОЗЯИНА

## 1.1. ОПИСАНИЕ КРУГЛОРОТЫХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ СЫКТЫВКАРСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Э.И. Бознак, Г.Н. Доровских, А.М. Зиновьев, В.Г. Степанов

Сведения по биологии круглоротых Европейского северо-востока России фрагментарны. Для проходной ледовитоморской миноги (*Lampetra japonica* (Martens)) из рек Вычегды (Соловкина, 1954) и Печоры (Зверева и др., 1953) известны размерно-весовые характеристики, соотношение полов и плодовитость. Для этого вида из р. Мезени приводятся сведения по длине и весу тела четырех экземпляров (Мантейфель, 1940 цит. – по Берг, 1948). В остальных работах (Кучина, Соловкина, 1972; Сидоров, 1983 и др.) дается только распространение представителей рода *Lampetra*.

Ряд исследований (Шульман, Шульман-Альбова, 1953; Шульман, 1957) посвящен паразитофауне *L. japonica* из Онежской и Двинской губ. Белого моря, у которых отмечено 9 видов гельминтов. В 1926 г. вскрыто 13 экз. миног длиной 7-9 см, отловленных в месте слияния рек Сухоны и Юга и отнесенных к виду *L. fluviatilis*, у которых паразиты не обнаружены (Гиедина, Савина, 1930). В последнем случае сделано явно ошибочное определение видовой принадлежности хозяев. Во-первых, такой длиной тела могут обладать только личинки, систематика которых не разработана; во-вторых, этот вид распространен значительно западнее (Берг, 1948).

Учитывая сказанное, было решено, используя коллекционные материалы зоологического музея СыктГУ, уточнить видовой состав миног упомянутого района, описать их морфологию и паразитофауну, а также выяснить, как изменяется последняя в ходе нерестовой миграции *L. japonica*. Исследован 21 экз. *L. japonica*, отловленный 9 декабря 1994 г. из р. Ертом в 10 км от ее впадения в р. Вашку (бассейн р. Мезени) и 6 экз. сибирской ручьевого миноги (*L. japonica kessleri* (Anikin)) из р. Локчим (бассейн р. Вычегды), собранной 22 августа 1985 г.<sup>1</sup> С миног сняты промеры по схеме И.Ф. Правдина (1966), определен пол и вес гонад. Промеры переведены в индексы по отношению к полной длине тела. Контрольные экземпляры *L. japonica* (N 9556) и *L. japonica kessleri* (N 9555) хранятся в зоологическом музее СыктГУ.

На наличие паразитов методом полного паразитологического вскрытия обследовано 7 экз. личинок миног (паразиты не найдены) и 5 экз. *L. japonica kessleri* (паразиты не найдены) и 19 экз. *L. japonica* (отмечено 7 видов паразитов).

У сибирской ручьевого миноги на нижнечелюстной пластинке имеется 6 зубов, на верхнечелюстной – 2. Ряд нижнегубных зубов хорошо выражен. Спинные плавники

<sup>1</sup> Результаты работы представлены в Сборнике научных трудов химико-биологического факультета «Актуальные проблемы химии и биологии Европейского Севера России». Вып. 4. Сыктывкар: Сыктывкарский госуниверситет, 1995. С. 144–149.

сближены. Кишечник развит, но свободен, в отличие от личинок, от пищи. Гонады у самок занимают не более 1/6 полости тела. Икра хорошо различима при увеличении бинокля 12.5 x 2, стадию зрелости можно определить как 2. Соотношение полов близко 1:1 (2 самки, 3 самца). Морфологические индексы приведены в табл. 1.

Сравнение *L. japonica kessleri* с личинками, а также последних между собой показало, что сбор материала проходил во время метаморфоза пескороек во взрослую стадию.

На нижнечелюстной пластинке ледовитоморской проходной миноги, исследованной нами, имеется 6 зубов, на верхнечелюстной – 2. Ряд нижнегубных зубов хорошо выражен, зубы острые. Спинные плавники сближены. Кишечник в значительной мере дегенерирован и представляет собой красноватый тяж. Гонады крупные и занимают более половины полости тела. Стадия зрелости половых продуктов 3. Коэффициент зрелости у самок от 5.38 до 12.27, у самцов от 2.41 до 4.75. Соотношение полов 1:1 (10 самок, 10 самцов). Морфологические индексы приведены в табл. 1.

По морфометрическим признакам особи разных полов не отличаются, но наблюдается тенденция к увеличению веса тела самок по сравнению с одноразмерными самцами.

По всем индексам, за исключением длины основания D1, различия между подвидами миног статистически достоверны (табл. 1).

Проведен сравнительный анализ паразитофауны *L. japonica* из р. Ертом и из сильно опресненного участка Двинского залива Белого моря – Усть-Двинье (Шульман, 1957).

Существенной разницы в паразитофауне миноги этих двух районов не обнаружено (табл. 2). Различия отмечены в видах, встречающихся в единичных экземплярах, но поскольку объемы выборок невелики (9 и 16 экз.), то они могут быть случайны. Так, личинки *Anisakis sp.*, отмеченные у миноги из р. Ертом, отсутствуют у последних в Усть-Двинье, но найдены у *L. japonica* из Онежского залива (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Уровень инвазированности червями миног, несмотря на разные участки их отлова и разницу в 42 года между сроками сбора материала, практически одинаков. И только *Scolex pleuronectis* минога из бассейна р. Мезени заражена слабее, чем таковая из Усть-Двинья.

Минога, пройдя за 3–4 мес. около 300 км вверх по реке к местам нереста, не освободилась от паразитов. Мало того, у червей, видимо, процессы жизнедеятельности продолжались достаточно активно. Оба вида трематод (*B. crenalus*, *L. gibbosus*) имели матки, полностью забитые яйцами, у цестоды *E. crassum* проходил процесс стробилиации.

Сравнили самок и самцов миноги по уровню зараженности отдельными видами паразитов и по общей инвазированности. Общая интенсивность инвазии самок –  $54.6 \pm 4.2$ , самцов  $41.0 \pm 4.5$  экз. червей на особь хозяина. Эти различия статистически недостоверны. Однако самцы чаще несут небольшое число паразитов (1-30), а самки – среднее их количество (31-80). Среди наиболее зараженных особей (91-190) обе группы миног представлены одинаково (табл. 3).

Анализ паразитофауны позволяет в общих чертах охарактеризовать питание *L. japonica*. В состав ее пищевых объектов входят ракообразные, брюхоногие моллюски, иолихеты, рыба. Этот перечень во многом совпадает с аналогичными списками пищевых объектов миног, приводимых другими авторами. Так Эренбаум (цит. по: Суворов, 1948) считает, что минога питается рыбой и падалью, но, главным образом, донными

животными, особенно ракообразными. Именно эти организмы являются промежуточными хозяевами для обнаруженных видов паразитов.

В ходе работы отмечены два подвида *L. japonica*, существенно отличающиеся по морфологии. У миноги из р. Ертом найдено 7 видов гельминтов, от которых она во время нерестовой миграции не освобождается. Для самок обнаружена тенденция к увеличению веса тела и большей зараженности гельминтами по сравнению с самцами.

Таблица 1

**Морфологические индексы миноги *Lampetra japonica* из р. Ертом и *L. japonica kessleri* из р. Локчим**

Индексы	Подвиды миноги рода <i>Lampetra</i>				P
	<i>L. japonica</i>		<i>L. japonica kessleri</i>		
	М	m	М	m	
Длина тела, мм	343.14	6.49	162.0	5.23	<0.001
Вес, г	52.13	3.18	4.44	0.53	<0.001
В % к длине тела					
Длина головы с жабер. аппаратом	18.87	0.13	17.64	0.61	<0.05
Длина рыла	6.66	0.16	5.20	0.45	<0.01
Диаметр глаза	1.23	0.02	2.05	0.03	<0.001
Заглазничное расстояние	2.60	0.03	2.54	0.09	<0.05
Длина от конца рыла до жаберного аппарата	10.12	0.08	9.51	0.50	<0.05
Диаметр ротовой воронки	4.56	0.05	3.38	0.24	<0.01
Антедорсальное расстояние	49.87	0.25	46.70	0.67	<0.01
Антеанальное расстояние	71.91	0.44	68.23	0.72	<0.01
Промежуток между D1 и D2	4.67	0.13	3.26	0.23	<0.001
Длина основания D1	13.96	0.23	14.08	0.12	>0.05
Высота D1	1.85	0.03	1.38	0.09	<0.001
Длина основания D2	21.04	0.32	23.23	0.55	<0.01
Высота D2	3.95	0.07	2.77	0.15	<0.001
Длина спинной части С	10.16	0.15	11.51	0.52	<0.01
Длина от ануса до конца С	27.57	0.27	29.37	0.34	<0.01
Высота головы	4.29	0.04	3.90	0.11	<0.001
Наибольшая высота тела	5.67	0.07	4.56	0.12	<0.001

**Паразитофауна *Lampetra japonica* из Усть-Двинья (Шульман, 1957)  
и бассейна р. Вашки (бассейн р. Мезени)**

Вид паразита	Локализация	Экстенсивность заражения		Интенсивность заражения	
		Усть-Двинье	Мезень	Усть-Двинье	Мезень
<i>Eubothrium crassus</i> (Bloch, 1779)	кишечник	1	4	1	1–8
<i>Scolex pleuroncctis</i> Muller, 1778	кишечник, почки, полость тела	3	12	20–178	1–28
<i>Pseudophylidae</i> gen.sp. larva	стенка кишечника	1	0	1	0
<i>Brachyphallus crenatus</i> (Rudolphi, 1802)	кишечник	4	17	7–130	1–123
<i>Lecithaster gibbosus</i> (Rudolphi, 1802)	кишечник	4	9	1-6	1–24
<i>Porrocaecum sp.</i> , larva	полость тела	1	0	1	0
<i>Anisakis sp. larva</i>	полость тела, гонады, стенка печени	0	3	0	1
<i>Thynnascaris adunca</i> (Rudolphi, 1802)	кишечник	4	0	1–2	0
<i>Corynosoma sermerme</i> (Frossell, 1904)	полость тела, кишечник	1	1	1	1
<i>Echynorhynchus gadi</i> Muller, 1776	кишечник	0	1	0	1



**Паразитофауна самок и самцов тихоокеанской миноги из бассейна реки Мезени**

Вид паразита	Самки, 9 экз.		Самцы, 10 экз.	
	число зараженных особей	M±m	число зараженных особей	M±m
<i>Eubothrium crassus</i>	1	0.11±0.11	3	1.9±1.02
<i>Scolex pleuroncc-tis</i>	7	5.89±2.24	6	6.8±2.92
<i>Brachyphallus crenatus</i>	9	46.67±16.53	8	23.4±12.53
<i>Lecithaster gibbosus</i>	3	1.67±1.15	6	3.2±2.5
<i>Anisakis sp. larva</i>	2	0.22±0.38	1	0.10±0.10
<i>Corynosoma sermerme</i>	0	0	1	0.10±0.10
<i>Echynorhynchus gadi</i>	0	0	1	0.10±0.10

## 2. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАРАЗИТОВ

### 2.1. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПАРАЗИТОВ НА ЖАБРАХ ЕРША

Г. Н. Доровских, С. Н. Матрохина

В последнее время пхтиопаразитологи все чаще обращаются к изучению распределения паразитов на жабрах рыб. Данный вопрос изучали в основном ученые на морских видах (Оливье, 1978; Rohde, 1980, и др.). По распределению паразитов на жабрах пресноводных рыб работ немного. Они посвящены нескольким видам моногеней (Owen, 1963; Изюмова и др., 1982; Gonzalez-Lanza, Alvazer-Pellitero, 1982 и др.), эргазилюсам (Абросов, Бауер, 1959; Hanek, Fernando, 1978 и др.), глохидиям (Paling, 1908). Ни в одной из известных нам работ нет сведений о распределении паразитов на жабрах ерша.

При выполнении подобных работ можно получить сведения не только о предпочитаемых паразитами жабрах и их участках, но и о взаимоотношениях в системе «паразит-хозяин» между паразитами разных видов.

**Материал и методики.** Ерш (*Gymnocephalus cernua* (L.)) для работы выбран случайно. В русле Средней Вычегды в летние месяцы зараженность ерша минимальна (табл. 1). В таких условиях должны более рельефно выделяться взаимовлияния паразитов.

Сбор материала проводили по общепринятой методике (Гусев, 1983). В 1981 г. исследовано 45 экз. в 1983 – 67 экз., в 1984 – 100 экз. ерша примерно одного возраста (2+, 3+) и одного размера. Часть жабр сразу после вылова рыбы фиксировали 10%-ным формалином для уточнения локализации подвижных паразитов. Для удобства описания распределения паразитов жабры были разбиты на участки (рис. 1). Дефицит кислорода в воде (в опытах по выяснению влияния гипоксии на локализацию моногеней) создавали путем уплотненной посадки рыб. В этих опытах использовано 49 экз. ерша.

**Результаты и их обсуждение.** Было установлено, что обе половины жаберного аппарата ерша из года в год заселены паразитами примерно одинаково<sup>2</sup>. Это объясняется их функциональной равнозначностью. На правых жабрах было сосредоточено 51.7, а на левых – 48.3% дактилогирусов, рачков – 49.3 и 50.7%, глохидий – 48 и 52%, цист микроспоридий – 50.3 и 49.7% соответственно.

Однако распределение некоторых паразитов на жабрах ерша отличается в разные годы. Так; в 1981 и 1983 гг. наблюдалось уменьшение численности *Dactylogyrus amphibothrium* от 1-й жаберы к 4-й. Черви предпочтительно занимали средние секторы жабр, лишь на 4-й жабре их было сосредоточено больше на брюшном секторе (рис. 2). В 1984 г. дактилогирусы несколько сильнее заселяли 2-ю жабру, затем 1-ю, 3-ю, 4-ю в порядке убывания численности. Черви по-прежнему предпочитали средние секторы и лишь на 2-й жабре их было несколько больше на спинном секторе (рис. 3).

<sup>2</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 1987. Т. 21. Вып. 1. С. 64-68.

## Зараженность ерша жаберными паразитами в летний период

Вид паразита	1981 г.			1983 г.			1984 г.		
	%	ИО	ИЗ	%	ИО	ИЗ	%	ИО	ИЗ
<i>Myxobolus muelleri</i>	2.2	1.7	-	43.2	13.5	-	48.0	9.7	-
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i>	20.0	4.1	1–14	92.5	3.5	1–17	92.0	3.5	1–38
<i>Gyrodactylus longiradix</i>	4.4	0.4	1–4	7.4	0.6	1–5	1.0	0.01	1
<i>Ergasilus sieboldi</i>	2.2	1.0	1–2	1.4	0.03	1–2	5.0	0.16	1–7
<i>Unionidae gen. яр.</i>	15.5	3.8	1–30	38.8	2.5	1–30	64.0	4.3	1–46

Примечание. ИЗ – интенсивность заражения; ИО – индекс обилия.

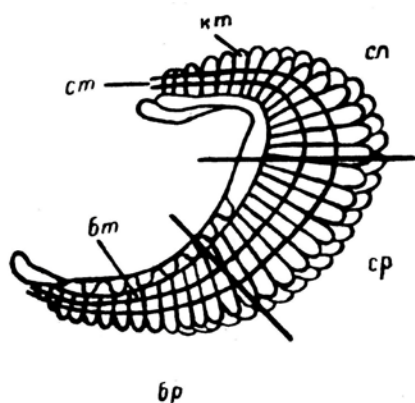


Рис. 1. Деление жабры на участки.

Сектор жабры: бр – брюшной, ср – средний, сп – спинной; кт – концевая треть жаберного лепестка 1-го порядка; ст – средняя треть жаберного лепестка 1-го порядка; бт – базальная треть жаберного лепестка 1-го порядка.

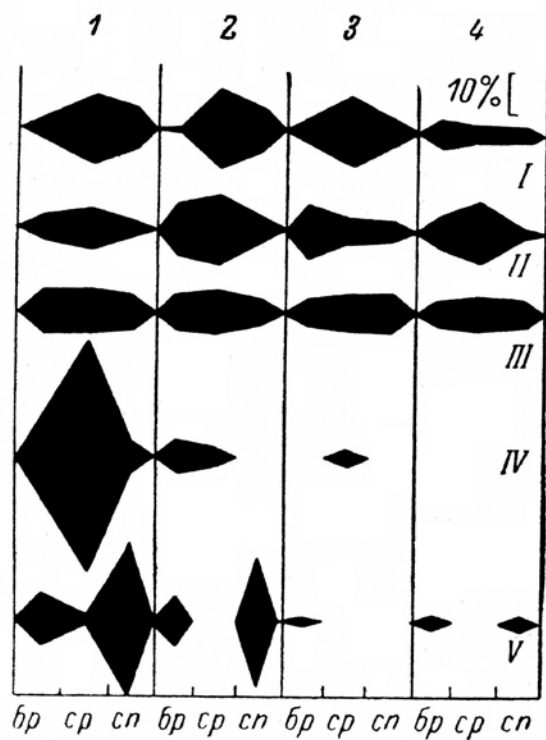


Рис. 2. Распределение паразитов на жабрах ерша в 1981 и 1983 гг.

1-4 – жабры; I – *Dactylogyrta amphibothrium*; II – глохидии; III – *Mухobolus muelleri*; IV – *Gyrodactylus longiradix*; V – *Ergasilus sieboldi*. Численность паразитов по секторам жабр дана в процентах от общего числа найденных экземпляров паразита конкретного вида. Масштаб: 1 : 10.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

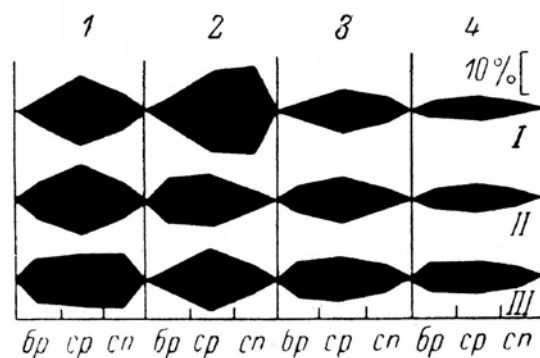


Рис. 3. Распределение паразитов на жабрах ерша в 1984 г.

Обозначения и масштаб те же, что и на рис. 1 и 2.

Отличалось распределение дактилогирусов и по длине жаберных лепестков. В 1983 г. черви чаще прикреплялись к средним, а в 1984 г. на 2-й и 3-й жабрах – к концевым участкам жаберных филламентов; на 1-й жабре дактилогирусы равномерно распределялись по длине лепестков 1-го порядка, на 4-й жабре они концентрировались в средней трети жаберных филламентов (табл. 2). Причины, обусловившие разницу в распределении червей на жабрах ерша в разные годы, пока неясны.

Анализ распределения их по длине жаберного лепестка 1-го порядка показал, что разные возрастные группы предпочитают разные участки жаберного филламента. В базальной трети лепестка сидят чаще всего молодые одиночные черви, которые еще не приступили к размножению. Особи этого возраста встречались и на других участках лепестка, но в меньшем числе. В его средней части обычно сидят молодые черви, приступающие к размножению. Они, как правило, собираются в группы по 2-8 экз. У них в яичниках либо отсутствуют зрелые яйцеклетки, либо их бывает по 1-3. Лишь однажды был найден дактилогирус со сформированным яйцом в матке. На концевой трети жаберного лепестка 1-го порядка были обнаружены в подавляющем большинстве случаев зрелые черви с большим числом (1-9) крупных яйцеклеток в яичнике и формирующимися яйцами в матке. Эти экземпляры были несколько крупнее тех, которые сидели на первой трети жаберного лепестка, и всегда встречались по одному. Исходя из этого, можно говорить о возрастных изменениях локализации у *D. amphibothrium*. Подобные миграции были отмечены у *Diplectanum aequans* (Оливье, 1976).

Группировка червей в определенных местах – это, видимо, своеобразная адаптация к перекрестному оплодотворению, сходная с таковой диплозоид. Последние срастаются попарно, что обеспечивает перекрестное оплодотворение. *Dactylogyrus amphibothrium* в отличие от диплозоид характеризуется недолгим периодом жизни: менее 1.5-2 мес. – у летней генерации и 5 мес. – у позднелетней генерации червей (Кашковский, 1982), и потому постоянная связь особей для них менее необходима. Перед началом интенсивной откладки яиц черви расселяются. В дальнейшем они держатся поодиночке. Последнее, возможно, объясняется значительным увеличением потребностей этих особей в пище, необходимой им не только для поддержания своей жизни, но и для формирования яиц.

Таблица 2

**Распределение *Dactylogyrus amphibothrium*  
по длине жаберных лепестков 1-го порядка ерша**

Участки (треть) жабер- ных лепестков	Жабры							
	1-я		2-я		3-я		4-я	
	1983	1984	1983	1984	1983	1984	1983	1984
Базальная	4	19	2	2	13	2	2	0
Средняя	41	19	60	33	26	15	8	14
Концевая	20	18	13	45	21	21	11	2

Низшие моногенеи, за небольшим исключением, питаются слизью и эпителием; если в одном месте будет находиться несколько червей, то эти участки будут сильнее повреждаться паразитами; может развиваться значительный патологический процесс, который способен вызвать не только нарушение газообмена, но даже смерть хозяина, что невыгодно паразиту. Сама же миграция, видимо, обусловлена поисками мест, более отвечающих изменяющейся физиологии паразита. Последнее предположение было высказано Оливье (1976) для объяснения возрастных миграций *Diplectanum aequans* и, по-видимому, подходит и для *Dactylogyrus amphibothrium*. Миграции могут быть связаны и с питанием червей: по мере потребления слизи и эпидермиса на одном участке черви могут переползть на другой.

Помимо дактилогирусов, изучено распределение на жабрах ерша других паразитов. Больше глехидий в 1981 и 1983 гг. локализовалось на 2-й жабре, а меньше соответственно на 1-й, 3-й, 4-й жабрах. В 1984 г. эти паразиты на жабрах 1-4-й располагались в порядке убывания численности. Глехидии встречались чаще на средних секторах; лишь в 1983 г. на 3-й жабре их было больше на брюшном секторе (рис. 2, 3). Гиродактилюсы в основном были сосредоточены на 1-й жабре, в ее среднем секторе (рис. 2). Разницы в локализации этих червей в разные годы замечено не было.

Эргасиллюсы в 1981 и 1983 гг. в основном поселялись на 1-й и 2-й жабрах (рис. 2), предпочитая прикрепляться к спинным и брюшным секторам жабр. В большей степени они заселяли спинные сектора. В 1984 г. было найдено 16 экз. рачков, которые сидели на спинных секторах в следующем порядке: 1-я жабра – 5 рачков, 2-я – 3, 3-я – 5, 4-я – 3 рачка.

Различия численности всех рассматриваемых видов паразитов на жабрах ерша статистически достоверны ( $P < 0.05$ ). Трехлетние исследования распределения паразитов на жабрах ерша позволили установить, что в разные годы одни паразиты (*Dactylogyrus amphibothrium*, глехидии, *Ergasilus sieboldi*) могут по-разному заселять одни и те же жабы, тогда как у других (*Muxobolus muelleri*, *Gyrodactylus longiradix*) локализация остается постоянной. Однако всегда они преимущественно занимают те жабы, которые сильнее омываются токами воды, что подтверждается расположением на жабрах погибших планктонных рачков. Последних всегда находили на 1-й и в трех случаях на 2-й жабрах. На 3-й и 4-й жабрах их ни разу не отмечали.

В ходе работы была сопоставлена динамика зараженности ерша паразитами в разные годы (рис. 4). В июле 1981 г. на фоне возрастания зараженности ерша дактилогирусами наблюдалось вначале снижение зараженности рыб рачками и глехидиями, затем было отмечено обратное: при возрастании зараженности рыб рачками и глехидиями наблюдали уменьшение зараженности ерша дактилогирусами. В июле 1983 г. зарегистрировано снижение зараженности ерша моногенеями и увеличение – личинками моллюсков. Совершенно иной была ситуация в 1984 г. В этот год максимальная зараженность ерша всеми паразитами пришлась на вторую половину июня. Мы не останавливаемся на анализе причин, обусловивших разницу в динамике численности паразитов в указанные годы. В данном случае требовалось показать, что в 1984 г. разные виды паразитов находились вместе на жабрах ерша, тогда как в другие два года они за-

ражали его в разное время и потому не могли конкурировать друг с другом за место поселения. Обострение конкуренции за место поселения в 1984 г., видимо, привело к изменению локализации паразитов.

Не замечено существенных изменений за эти годы в распределении на жабрах ерша цист миксоспоридий и гиродактилусов, что, видимо, объясняется особенностями биологии этих видов.

Миксоспоридии попадают в жабры по кровеносным сосудам, т. е. на их миграцию к месту поселения токи воды, проходящие через жабры, не оказывают влияния. Не сталкиваются они во время миграции с указанными видами паразитов. Замечено, что рыбы, сильно зараженные миксоспоридиями, свободны от других жаберных паразитов. В случае, если их цистами поражена одна половина жаберного аппарата, дактилогирусы встречаются только на другой его половине. Это обеспечивает им локализацию в участках жаберного аппарата, наиболее отвечающих требованиям их биологии.

У гиродактилусов постоянство локализации, возможно, обусловлено малой их численностью и способностью покидать хозяина даже во взрослом состоянии; в этом случае они не теряют способности к размножению и заражению новых хозяев (Кулемина, 1979, цит. по – Стрелков, 1983). Обладая такими особенностями, они, вероятно, избегают конкуренции с другими паразитами.

Помимо всего сказанного нами были предприняты попытки выяснить влияние пола хозяина и дефицита кислорода в воде на распределение *Dactylogyrus amphibothrium* на жабрах ерша. Замеченные различия в распределении дактилогирусов на жабрах самок и самцов ерша незначительны и сводятся к тому, что у самцов на 1-й жабре сильнее заселяется спинной, а у самок средний секторы.

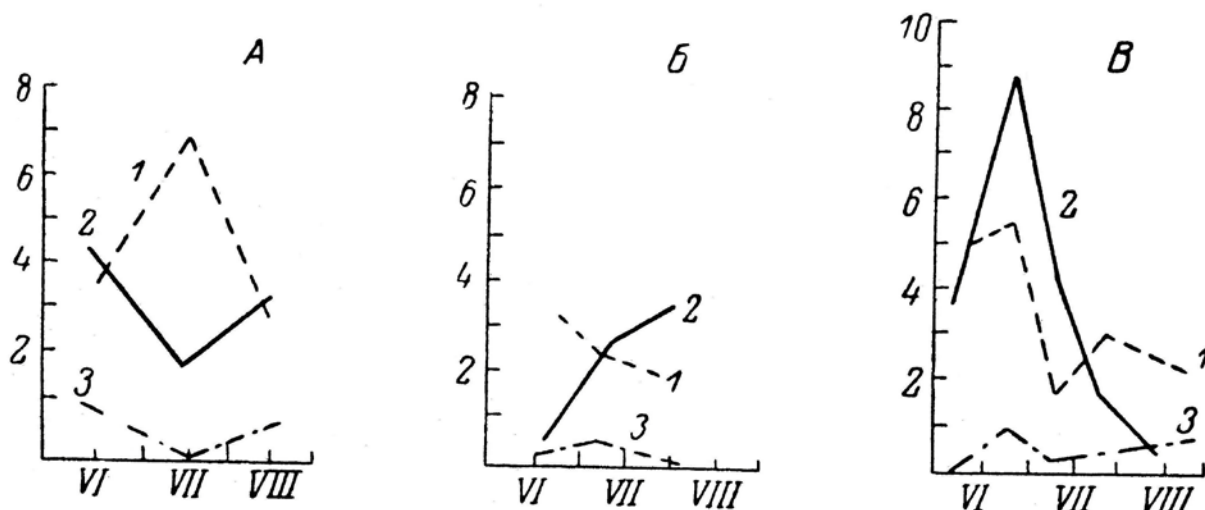


Рис. 4. Динамика зараженности ерша тремя видами паразитов.

А – в 1981 г., Б – в 1983 г., В – в 1984 г. По оси ординат – среднее количество паразитов, приходящееся на одну рыбу; по оси абсцисс – месяцы. 1 – *Dactylogyrus amphibothrium*; 2 – гложидии; 3 – *Ergasilus sieboldi*.

Проведенные эксперименты по выяснению влияния дефицита кислорода в воде на распределение дактилогирусов на жабрах ерша позволили установить, что в условиях нарастания гипоксии моногенеи имеют тенденцию к изменению локализации. При значительном дефиците кислорода черви сосредотачиваются на 3-й жабре и переползают на концы жаберных филламентов. На этом фоне ясно наблюдается снижение зараженности ерша дактилогирусами (рис. 5). У оставшихся на жабрах червей отмечена усиленная откладка яиц. Подобную закономерность отмечала Изюмова (1958) для *D. extensus* с жабр сазана и мы- для *D. intermedius*, *D. formosus* и *D. wegneri* с жабр карася обыкновенного.

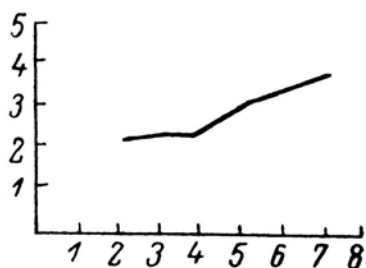


Рис. 5. Зависимость численности *Dactylogyrus amphibothrium* на жабрах ерша от содержания кислорода в воде.

По оси ординат — среднее количество червей, приходящееся на одну рыбу; по оси абсцисс — содержание кислорода в воде (мг/л).

Усиленная откладка яиц в случае резкого ухудшения кислородных условий в водоеме, видимо, есть приспособление к поддержанию численности популяции на определенном уровне. При восстановлении благоприятных условий численность гемипопуляций (по: Беклемишев, 1959) может быстро восстановиться за счет личинок, вышедших из этих яиц. Изменение локализации червей обусловлено, по мнению Изюмовой (1958), поисками лучше аэрируемых жабр и их участков.



## 2.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАЗАРИТОВ НА ЖАБРАХ КРАСНОПЕРКИ

Г.Н. Доровских

Обзор литературы по распределению паразитов на жабрах рыб дается в работах Изюмовой с соавторами (1982а, 1982б). По мнению большинства авторов, распределение паразитов на жабрах рыб в значительной степени определяется токами воды, проходящими через жабры. Однако на это распределение оказывает влияние и ряд других факторов: интенсивность заражения хозяев (Хотеновский, 1980), возраст самого паразита (Owen, 1963; Bovet, 1967; Хотеновский, 1980; Изюмова и др., 1982а, 1982б), возраст хозяина (Изюмова и др., 1982а, 1982б), содержание кислорода в воде (Изюмова, 1958). Ни в одной из известных нам работ нет указаний на возможность изменений распределения паразитов на жабрах рыб в течение года, а также нет сведений о распределении паразитов на жабрах красноперки. Последнее послужило причиной, обусловившей проведение настоящего исследования.

**Материал и методика.** Материал собран на оз. Щучье, расположенном в Корткеросском р-не Коми АССР в 60 км выше г. Сыктывкара по р. Вычегде. Оз. Щучье это межгивная старица, соединяющаяся с рекой небольшим ручейком, который летом пересыхает. Озеро небольшое, оно имеет 800 м в длину, 100 м – в ширину при глубине 7.2 м. Дно озера покрыто илом (песчаных участков практически нет) и в значительной мере захламлено упавшими в воду деревьями, грубыми растительными остатками, листьями. Берега заболочены, сток болотных вод осуществляется в озеро постоянно. Вода в озере темно-желтого цвета, рН 6.5–6.7 (Доровских, Ошибов, 1984).

Исследовано 63 экз. красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), из них 16 экз. – в 1981 г., 42 экз. – в 1984 г., 5 экз. – в 1985 г.<sup>3</sup> По месяцам вскрыто: в мае – 3 экз. рыб, в июне – 4, в июле – 19, 1-2 августа – 22, 11 августа – 15 экз. рыб. Поскольку в мае-июне вскрыто незначительное число рыб, то эти данные рассматриваются в основном в совокупности с июльским материалом. Сбор паразитов производился по общепринятым методикам (Донец, Шульман, 1973; Хотеновский, 1974; Гусев, 1983). В 1981 г. исследовали живую рыбу, в 1984 и 1985 гг. жабры у всех рыб сразу после вылова фиксировали 10 %ным формалином. Рыбу для работы брали примерно одного размера и возраста (3+, 4+). При учете распределения паразитов жабры рыб были разбиты на участки (рис. 1, А).

На жабрах красноперки найдено всего три вида паразитов, зараженность которыми оказалась невелика (табл. 1), что облегчило выяснение причин, влияющих на распределение последних на жабрах рыб.

Индексы обилия вычисляли путем деления числа всех обнаруженных паразитов определенного вида (для микроспоридий – цист) на количество исследованных рыб. На всех рисунках численность паразитов на секторах жабр дана в процентах от всего количества экземпляров данного вида паразитов, обнаруженных на исследованных хозяевах в указываемый в подписи к рисунку период.

<sup>3</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 1988. Т. 22. Вып. 1. С. 76-83.

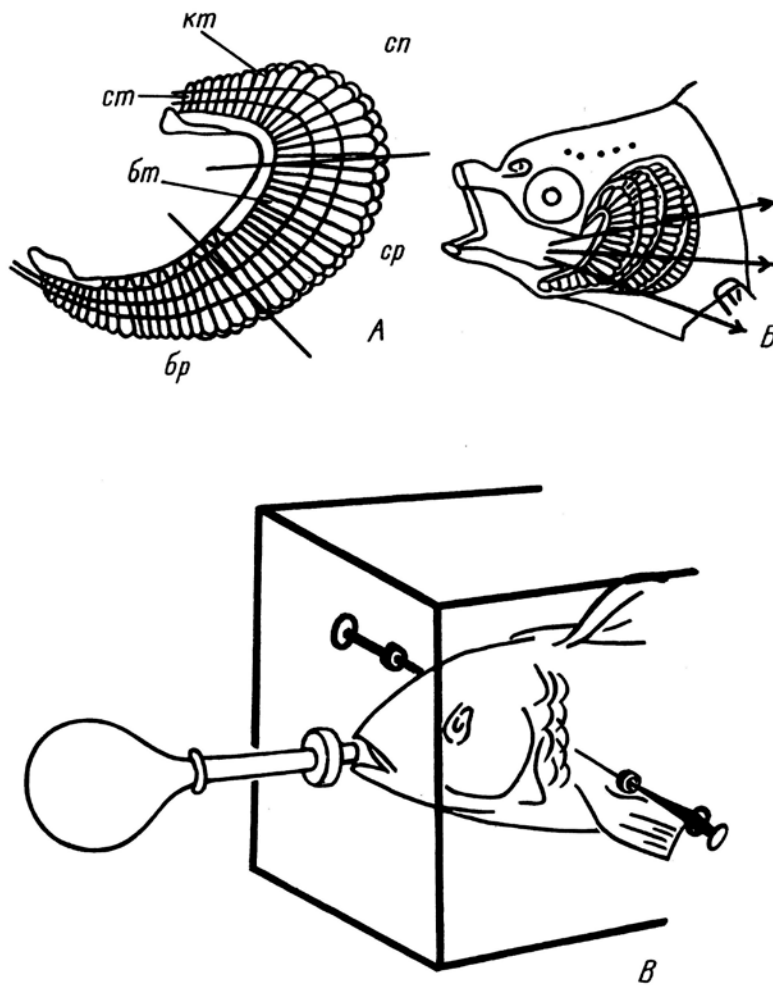


Рис. 1. Схемы деления жабр на участки (А), вскрытой ротовой и жаберной полостей красноперки (Б). Стрелки – основные токи воды и установки для определения направления токов воды в жаберной полости (В).

бр – брюшной сектор жабры; кт – концевая треть жаберного лепестка 1-го порядка; ср – средний сектор жабры; ст – средняя треть жаберного лепестка 1-го порядка; бт – базальная треть жаберного лепестка 1-го порядка.

Таблица 1

## Зараженность красноперки жаберными паразитами

Вид паразита	Число найденных паразитов (для микоспоридий-цист), экз.			Экстенсивность Заражения, %			Интенсивность заражения, экз.			Индекс обилия, экз.		
	1981*	1984	1989	1981	1984	1989	1981	1984	1989	1981	1984	1989
<i>Myxobolus bramae</i> **	10	71	0	43.8	26.8	0	1-3	1-36	0	0.7	2.1	0
<i>Dactylogyrus difformis</i>	72	261	53	75.0	68.2	100.0	1-22	1-23	3-17	4.4	7.0	10.6
<i>Diplozoon scardinii</i>	4	19	7	25.0	24.4	60.0	1	1-5	1-4	0.3	0.4	1.4

Примечание.

\* Данные приведены по: Доровских и Ошибов, 1984;

\*\* Для микоспоридий интенсивность заражения выражена числом цист.

**Результаты и обсуждение.** Паразиты почти одинаково заселяют обе половины жаберного аппарата красноперки, что объясняется их функциональной равнозначностью. На левых жабрах обнаружено 50.4, на правых – 49.6 % дактилогирусов, диплозоид соответственно 57.1 и 42.9 %, цист миксоспоридий 48.2 и 51.8 %.

Установлено, что каждый из трех видов паразитов на жабрах красноперки имеет свои особенности распределения. Однако все они наиболее слабо заселяют 4-ю жабру. *Dactylogyrus difformis* предпочитает 2-ю жабру; 1-я и 3-я заселены примерно одинаковым числом паразитов. На 1-й жабре черви в большем числе встречались на спинном секторе, на 2-й в равной мере заселены средний и спинной, на 3-й и 4-й жабрах дактилогирусы предпочитали средний сектор (рис. 2). На жаберных лепестках черви чаще встречались на концевой трети, очень редко на средней и не найдены на их базальной трети (табл. 2).

Сопоставив распределение *D. difformis* на жабрах красноперки, выловленной в разное время, выявили некоторые различия в локализации этих червей в отдельные периоды весеннее-летнего сезона (рис. 3). Дактилогирусы в мае-июне и 11 августа чаще предпочитали 2-ю жабру. 1-2 августа найдено примерно равное количество червей на 1-й и 2-й жабрах, а на 4-й оказался незаселенным средний сектор, как в мае-июне. В июле дактилогирусы несколько чаще предпочитали 3-ю жабру.

Для того чтобы выяснить действительно предпочитаемые *D. difformis* жабры и их участки, были отобраны рыбы (24 экз.), зараженные только дактилогирусами, и рассмотрена микролокализация последних на жабрах. Характер этого распределения оказался в общих чертах сходен с описанным выше (рис. 2а; 3д). С целью выяснения причин, обусловивших изменение локализации дактилогирусов 1–2 августа и в июле, было рассмотрено распределение на жабрах рыб других паразитов, которые встречались совместно с ними.

Диплозоиды чаще прикреплялись к 1-й и 2-й жабрам, из которых сильнее заселялась первая (рис. 2). У парных червей предпочитаемые участки жабр ввиду малого объема материала выявить не удалось. Дипорпы чаще сидят на спинных секторах жабр. Таким образом, дипорпы на 1-й и 2-й жабрах прикрепляются к тем же участкам, что и дактилогирусы (рис. 2а, б).

Цисты миксоспоридий чаще находили на 2-й жабре; 1-ю и 3-ю они заселяли почти одинаково; на 4-й жабре найдено наименьшее их число. Из секторов жабр более поражен средний (рис. 2в). Рассмотрев распределение цист *Mухobolus bramae* на жабрах рыб, свободных от других паразитов, убедились, что и в этом случае характер их распределения остается прежним. Замечено, что рыбы, зараженные миксоспоридиями, обычно свободны от других жаберных паразитов. Если поражена только одна половина жабр, то другие виды паразитов встречаются только на 2-й их половине и т. д. Таким образом, ясно наблюдается конкуренция между миксоспоридиями и моногенами.

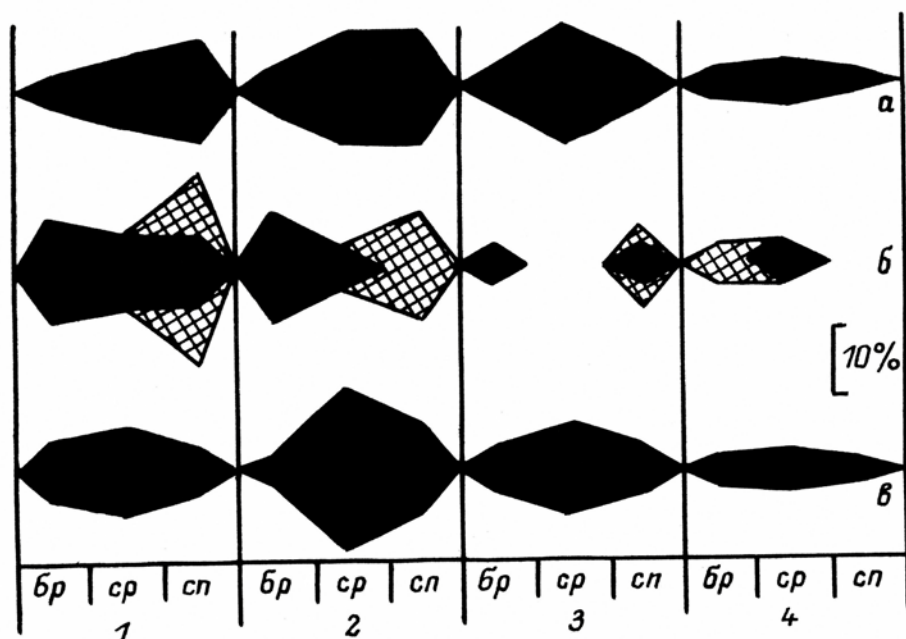


Рис. 2. Суммарное распределение паразитов на жабрах красноперки за весь срок исследования.

1-4 – номера жабр; а – *Dactylogyrus difformis*; б – *Diplozoon scardinii* (штриховкой обозначены участки прикрепления дипорей; участки прикрепления парных червей зачернены); в – *Mухobolus bramae*.

Масштаб 1 : 10.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Таблица 2

**Распределение *Dactylogyrus difformis* по длине жаберных лепестков красноперки**

Жабры	Участки жаберных лепестков		
	базальная треть	средняя треть	концевая треть
1-я	$\frac{0}{0}$	$\frac{15}{4.7}$	$\frac{72}{23.4}$
2-я	$\frac{0}{0}$	$\frac{21}{6.5}$	$\frac{101}{31.4}$
3-я	$\frac{0}{0}$	$\frac{10}{3.1}$	$\frac{68}{22.2}$
4-я	$\frac{0}{0}$	$\frac{2}{0.6}$	$\frac{26}{8.1}$

Примечание. Данные приведены по материалам 1984 и 1985 гг. В числителе – число червей, в знаменателе – процент червей, найденных на данном участке жаберного лепестка.

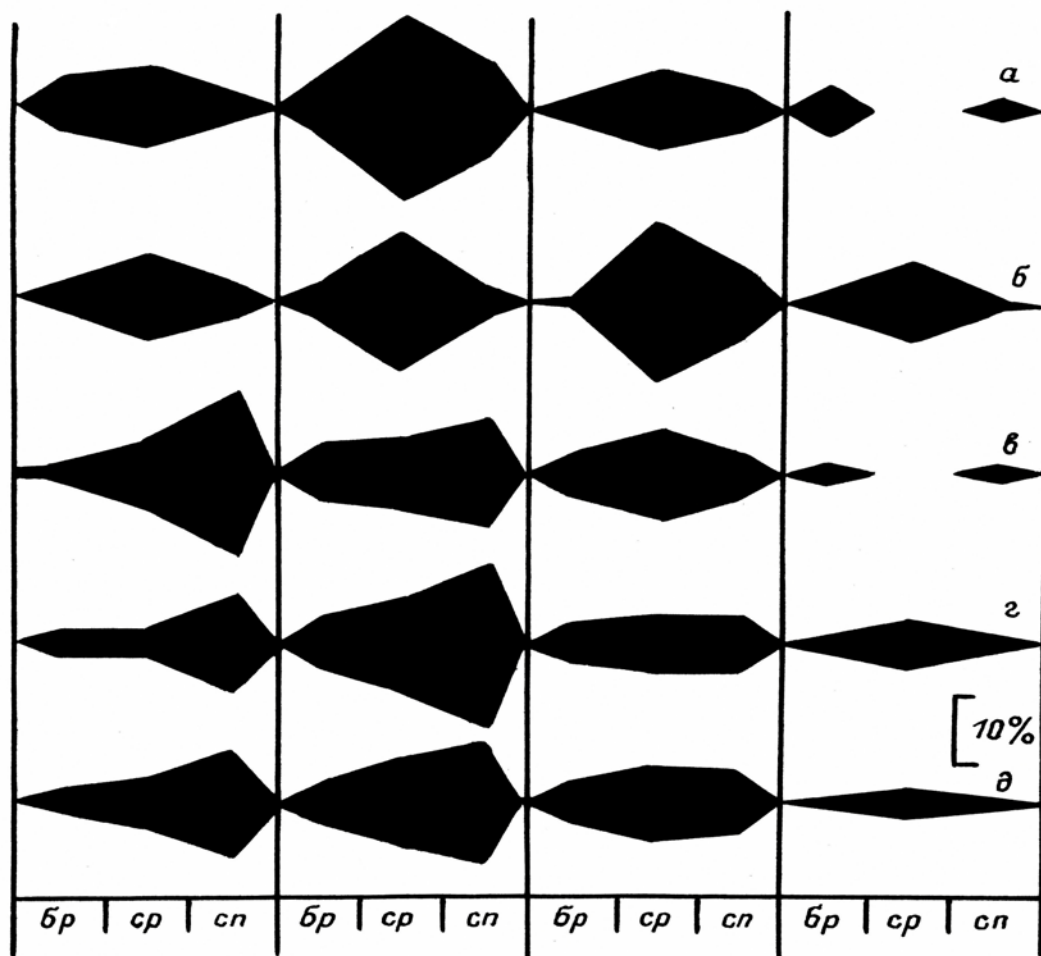


Рис. 3. Распределение *Dactylogyrus difformis* на жабрах красноперки в разные периоды весенне-летнего сезона года.

а – в мае и июне; б – в июле; в – 1-2 августа; г – 11 августа; д – распределение дактилогирозов на жабрах рыб, свободных от других жаберных паразитов.

Остальные обозначения и масштаб те же, что и на рис. 1 и 2.

Для выяснения причин, обуславливающих поселение паразитов в определенных участках жабр, было рассмотрено внутреннее строение головы красноперки (рис. 1Б). Рыб фиксировали в формалине с разной степенью раскрытия рта, затем вскрывали ротовую и жаберную полости и отмечали положение жаберных дуг по отношению к продольной оси ротовой полости. При максимальном открытии рта внутренний край ротовой полости направлен к среднему и верхней части брюшного сектора первых двух жабр и к нижней части среднего и верхней части брюшного секторов 3-й и 4-й жабр. При прогонке воды через жабры фиксированных рыб замечено, что вода с большей скоростью проходит через средние и верхние части брюшных секторов жабр (рис. 1Б, В). Тот же результат получен с помощью метода Изюмовой (1953), основанном на окраске воды, проходящей через жабры рыб, тушью или кармином. Таким образом, мож-

но с достаточной долей уверенности заключить, что у красноперки наиболее омываемыми водой являются средние и брюшные сектора жабр. Следовательно, дактилогирусы и дипорпы проявляют тенденцию к заселению наименее омываемых участков жабр, но на жабрах 2-й и 3-й заселяют достаточно сильно, средний сектор наиболее омываемый. У миксоспоридий локализация, по всей видимости, не связана с токами воды, проходящими через жабры, что объясняется попаданием их в жабры по кровеносным сосудам. Наличие большего числа цист миксоспоридий на средних секторах жабр, видимо, связано с большей площадью их по сравнению с брюшными и спинными. К такому же выводу пришел Роде (Rohde, 1980), изучая распределение цист миксоспоридий на жабрах нескольких видов морских рыб. Однако не исключено, что такая микролокализация способствует и более успешному их вымыванию из жаберной полости хозяев.

Интересно, что *Dactylogyrus difformis*, в отличие от имеющихся указаний в литературе для других видов червей с других видов рыб (Изюмова и др., 1982а, 1982б), держится в основном на концевой трети жаберных лепестков, что, видимо, связано с наличием здесь более длинных респираторных складок, к которым легче прикрепляться, нежели к коротким, расположенным у основания жаберного лепестка.

В каждый период лета на разных участках жаберных лепестков наблюдалось разное число дактилогирусов, сидящих группами (табл. 3). В мае-июле такие черви встречались только в средней трети, а в августе на концевой трети жаберного лепестка. Причем 1-2 августа их было больше, чем 11 августа. Таким образом, можно заключить, что к осени с возрастанием численности дактилогирусов (табл. 4) они более равномерно расселяются по жабрам. Формирование червями групп, видимо, есть адаптация их к перекрестному оплодотворению, сходная с адаптацией диплозоид.

В ходе работы была сопоставлена зараженность красноперки рассматриваемыми тремя видами паразитов по месяцам (табл. 4). Оказалось, что максимальная интенсивность заражения рыб диплозоидами и цистами миксоспоридии приходилась на 1-2 августа, однако они были сосредоточены в небольшом числе особей хозяев. К середине августа численность гемипопуляции (по: Беклемишев, 1959) этих паразитов сократилась, но тем не менее процент зараженных ими рыб практически не изменился. 1-2 августа отмечена минимальная зараженность рыб дактилогирусами, затем к 11 августа зараженность красноперки ими снова возросла, причем не столько за счет повышения интенсивности заражения, сколько за счет вовлечения большего числа особей хозяев. В это же время наблюдалось увеличение числа молодых червей на жабрах рыб, хотя наряду с ними встречались и половозрелые особи. Из сопоставления сказанного и данных, приведенных в табл. 3 и 4, можно заключить, что в августе на красноперке появились черви *D. difformis* позднелетней генерации.

Первые дипорпы *Diplozoon* отмечены 25 июня, но в массовом количестве найдены 1-2 августа. Они занимали спинной сектор жабр, на котором предпочитали поселяться дактилогирусы. У рыб, зараженных дипорпами, последние отсутствовали на этих участках жабр. Следовательно, можно заключить, что *D. difformis* вытесняется со своих мест дипорпами. Последнее, возможно, и способствовало некоторому изменению характера распределения дактилогирусов на жабрах хозяев 1-2 августа.

При анализе микролокализации *D. difformis* на жабрах рыб можно выделить два типа его распределения: раннелетний (предпочтение червями средних секторов жабр) и августовский (преимущественное заселение червями спинных секторов первых жабр)

(рис. 3). Как было уже сказано, в августе появляется новая генерация дактилогирусов, а в мае-июле на хозяевах находили червей предшествующей генерации. Следовательно, указанные различия в микролокализации дактилогирусов могут быть связаны с возрастными особенностями требований червей к среде обитания. Для проверки этого предположения требуются дополнительные исследования.

Таблица 3

**Расположение *Dactylogyrus difformis* группами на отдельных участках жаберных лепестков красноперки в разные периоды весенне-летнего сезона (в %)**

Жабры	Участки жаберных лепестков	Май-июль	1 августа	11 августа
1-я	Средняя треть	0	0	0
	Концевая треть	0	4.2	0
2-я	Средняя треть	10	0	0
	Концевая треть	0	3.5	0
3-я	Средняя треть	5.2	0	0
	Концевая треть	0	1.4	2.1
4-я	Средняя треть	0	0	0
	Концевая треть	0	0	2.1

Таблица 4

**Изменение зараженности красноперки жаберными паразитами с мая по август**

Показатели зараженности	Вид паразита		
	<i>Mухоболus bramae</i>	<i>Dactylogyrus difformis</i>	<i>Diplozoon scardinii</i>
Май-июль			
Экстенсивность заражения, %	37.5	83.3	25.0
Интенсивность заражения, экз.	1-8	4-22	1-4
Индекс обилия, экз.	1.1	6.5	0.4
1-2 августа			
Экстенсивность заражения, %	27.2	59.9	22.7
Интенсивность заражения, экз.	1-36	1-23	1-5
Индекс обилия, экз.	2.3	5.8	0.6
11 августа			
Экстенсивность заражения, %	25.0	93.8	25.0
Интенсивность заражения, экз.	1-5	3-15	1-2
Индекс обилия, экз.	0.7	6.6	0.3



### 2.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ РОДА *DACTYLOGYRUS* НА ЖАБРАХ *CARASSIUS CARASSIUS L.*

Г.Н. Доровских, Т.П. Горба

Одним из вопросов, который рассматривают ихтиопаразитологи при изучении экологии паразитов пресноводных рыб, является распределение дактилогирусов на жабрах. Установлено, что моногеней одинаково заселяют обе половины жаберного аппарата своих хозяев. Их микролокализация в значительной мере определяется токами воды, проходящими через жабры, возрастом паразита и хозяина, содержанием кислорода в воде, скоростью течения последней и другими факторами (Изюмова. 1953, 1958; Изюмова, Жарикова. 1982; Изюмова и др., 1982; Жарикова. 1986).

Настоящая работа посвящена распределению червей при длительной гипоксии в условиях значительных перепадов температуры воды и чувствительности моногеней к содержанию кислорода в воде. Исследования проводились в течение 1982-1983 гг. на биостанции Сыктывкарского госуниверситета, расположенной в Корткеросском районе Республики Коми.

Было вскрыто 74 экз. карася длиной 13.8-27.8 см. Сбор материала производили по общепринятой методике (Гусев, 1983). Рыбу брали из оз. Длинное с 27 мая по 22 июня. Левые жабры фиксировали в 10%-м формалине. Правые жабры фиксировали в 2.5%-м формалине и исследовали под бинакуляром в полевых условиях. Фиксацию производили с целью избежать изменение микролокализации червей во время транспортировки и обработки рыбы<sup>4</sup>.

При учете распределения паразитов жабры рыб разбили на участки (рис. 1).

В опытах по изучению влияния концентрации кислорода в воде на микролокализацию дактилогирусов дефицит кислорода создавали путем уплотненной посадки рыб в аквариуме. Определение концентрации кислорода в воде проводили по общепринятой методике (Алекин, 1948).

Достоверность различий в заселенности отдельных жабр и их участков паразитами высчитывалась с помощью критерия Стьюдента и хи-квадрата (Терентьев, Ростова, 1977). Сравнение распределений паразитов на жабрах карася разного пола и у особей, содержащихся в разных условиях, а также сопоставление зараженности червями рыб производили с помощью критерия Колмогорова-Смирнова (Ивантер, 1979; Песенко, 1982). Связь между числом паразитов и площадью жабр, а также зависимость микролокализации одних видов дактилогирусов от других определяли с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (Песенко, 1982). Достоверность влияния концентрации кислорода в воде на зараженность паразитами рыбы проверялась ранговым дисперсионным анализом Краскелла и Уоллиса (Терентьев, Ростова, 1977).

---

<sup>4</sup> Результаты работы представлены в сборнике: Эколого-популяционный анализ паразитохозяйственных отношений. Петрозаводск, 1988. С. 89-103.

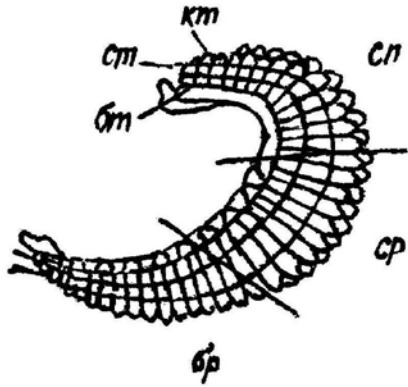


Рис. 1. Деление жабры на участки (по: Доровских, Матрохина, 1987).

Бр – брюшной сектор, ср –средний, сп – спинной, кт – концевая треть жаберного лепестка 1-го порядка, ст – средняя, бт – базальная.

Данные о видовом составе дактилогирусов и зараженности ими карася приведены в табл. 1.

Таблица 1

**Зараженность дактилогирусами карася из оз. Длинное**

Вид	Экстенсивность, %		Индекс обилия, экз.	
	1982 г.	1983 г.	1982 г.	1983 г.
<i>D. intermedius</i>	100	100	59.7±6.77	54.5±5.05
<i>D. wegneri</i>	95	89.2	6.0±1.21	14.3±1.60
<i>D. formosus</i>	90	91.9	13.2±1.83	23.4±2.80

Распределение дактилогирусов на жабрах карася при нормальных кислородных условиях. Содержание кислорода в воде во время вылова рыбы – 4.32-6.14 мг/л, температура воды – 18-20°C.

Установлено, что *Dactylogyrus intermedius*, *D. wegneri*, *D. formosus* одинаково заселяют обе половины жаберного аппарата карася, что объясняется их функциональной равнозначностью. На левых жабрах обнаружено соответственно 49.6; 50.8 и 48.8 %, на правых – 50.4; 49.2 и 51.2 %.

Максимальное количество *D. intermedius* найдено на 1-й и 2-й жабрах, на 3-й – меньше, минимальное – на 4-й (рис. 2).

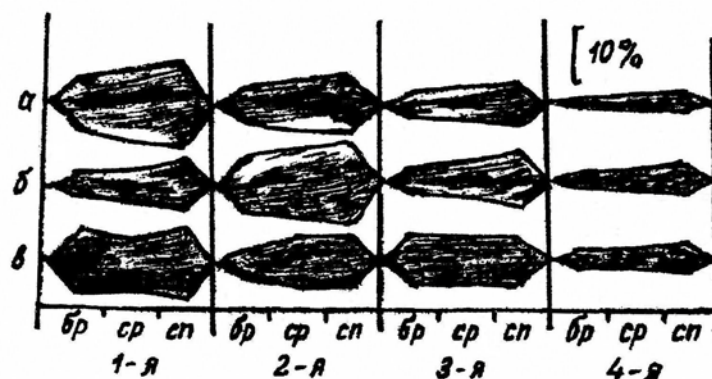


Рис. 2. Распределение дактилогирусов на жабрах карася при нормальных кислородных условиях:

1-4 – номера жабр; а – *D. intermedius*, б – *D. wegeneri*, в – *D. formosus*.

Остальные условные обозначения как на рис. 1.

Численность червей на секторах дана в процентах от общего числа червей определенного вида, найденных за период работы. Масштаб 1:10.

Таблица 2

**Степень достоверности различий численности дактилогирусов на жабрах карася**

Вид	Сравниваемые пары жабр					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
<i>D. intermedius</i>	$\frac{1.37}{< 0.01}$	$\frac{4.50}{< 0.001}$	$\frac{6.90}{< 0.001}$	$\frac{3.60}{< 0.001}$	$\frac{6.90}{< 0.001}$	$\frac{4.60}{< 0.001}$
<i>D. wegeneri</i>	$\frac{3.03}{< 0.01}$	$\frac{0.78}{< 0.4}$	$\frac{3.22}{< 0.01}$	$\frac{3.42}{< 0.01}$	$\frac{4.57}{< 0.001}$	$\frac{2.44}{< 0.01}$
<i>D. formosus</i>	$\frac{0.72}{< 0.04}$	$\frac{1.18}{< 0.3}$	$\frac{4.78}{< 0.001}$	$\frac{0.51}{< 0.6}$	$\frac{4.57}{< 0.001}$	$\frac{3.30}{< 0.02}$

Примечание. В числителе – значения критерия Стьюдента, в знаменателе – "Р".

**Степень достоверности различий численности дактилогирусов  
на секторах жабр карася**

Вид	Сравниваемые секторы		
<i>D. intermedius</i>	$\frac{21.24}{< 0.001}$	$\frac{31.43}{< 0.001}$	$\frac{1.01}{> 0.05}$
<i>D. wegneri</i>	$\frac{5.68}{> 0.05}$	$\frac{12.33}{< 0.001}$	$\frac{1.29}{> 0.05}$
<i>D. formosus</i>	$\frac{5.20}{> 0.05}$	$\frac{6.54}{< 0.05}$	$\frac{0.08}{> 0.05}$

Примечание. Здесь и в табл. 4: в числителе – значение критерия хи – квадрат, в знаменателе – «Р». Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

Разница в заселении дактилогирусами 1-й и 2-й жабр статистически недостоверна (табл. 2). *D. wegneri* предпочитает 2-ю жабу, практически в одинаковом числе найден на 1-й и 3-й, в очень малом количестве – на 4-й. *D. formosus* примерно в равной мере заселяет первые три жабы и в меньшей степени 4-ю. Все три вида дактилогирусов чаще заселяют спинные секторы (рис. 2; табл. 3).

Была вычислена и сопоставлена площадь жабр и численность червей всех видов на каждой из них. По площади 1-я и 3-я жабы равны, 2-я больше 1-й на 12%, 4-я меньше 1-й на 9%. Наиболее заселена 2-я жабра, она же имеет максимальную площадь; минимальная площадь у 4-й жабы, и на ней поселяется наименьшее количество червей. Вычисление коэффициента ранговой корреляции подтвердило наличие достоверной связи между этими показателями ( $r_a = 0.95$ ;  $P < 0.01$ ).

Исследовали распределение моногеней и по длине жаберных лепестков (рис. 3, табл. 4). Паразиты *D. intermedius* встречаются по всей длине лепестков, но несколько чаще в средней части. Черви *D. wegneri* преимущественно заселяли базальную треть жаберных лепестков, а *D. formosus* – среднюю и концевую. Сопоставление данных (рис. 2 и 3) с помощью коэффициента ранговой корреляции показало, что все виды в выборе жабр ведут себя сходным образом, только у *D. wegneri* наблюдается тенденция к заселению таких участков, где в меньшем числе поселяются *D. intermedius* и *D. formosus* (табл. 5).

Распределение дактилогирусов на жабрах самок и самцов карася при нормальных кислородных условиях. Показано отсутствие достоверных различий в зараженности дактилогирусами карасей разного пола (табл. 6). Распределение червей на жабрах самцов недостоверно отличается от такового на жабрах самок (табл. 7).

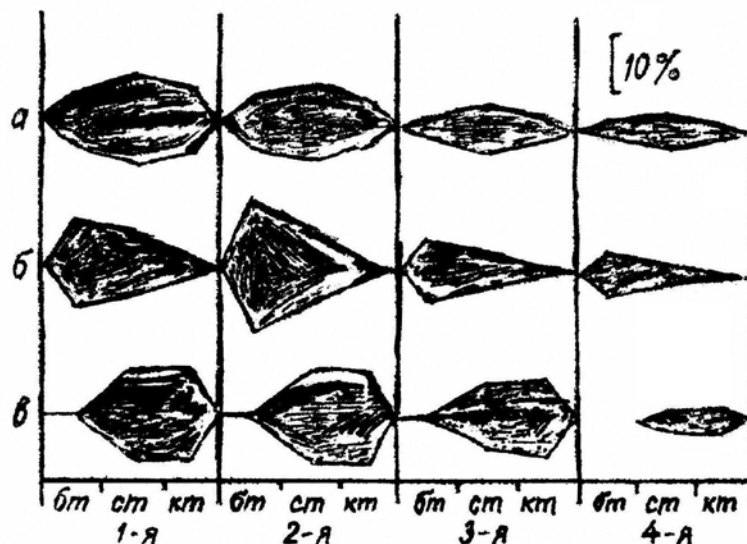


Рис. 3. Распределение дактилогирусов по длине жаберных лепестков карся при нормальных кислородных условиях. Условные обозначения см. на рис. 2.

Таблица 4

**Степень достоверности различий численности дактилогирусов на участках жаберного лепестка 1-го порядка карся**

Вид	Сравниваемые участки жаберного лепестка		
	Бт-ст	Бт-кт	Ст-кт
<i>D. intermedius</i>	$\frac{75.60}{< 0.001}$	$\frac{0.01}{> 0.05}$	$\frac{73.68}{< 0.001}$
<i>D. wegneri</i>	$\frac{106.59}{< 0.001}$	$\frac{118.30}{< 0.001}$	$\frac{135.29}{< 0.001}$
<i>D. formosus</i>	$\frac{216.20}{< 0.001}$	$\frac{217.19}{< 0.001}$	$\frac{0.002}{> 0.05}$

Таблица 5

**Результаты анализа сопряженности микролокализаций трех видов дактилогирусов на жабрах карся**

Сравниваемые пары видов дактилогирусов	$r_s$	P
<i>D. intermedius</i> – <i>D. wegneri</i>	$\frac{+0.78}{-0.50}$	$\frac{< 0.05}{> 0.05}$
	$\frac{+0.98}{+0.50}$	$\frac{< 0.01}{> 0.05}$
<i>D. wegneri</i> – <i>D. formosus</i>	$\frac{+0.78}{-1.00}$	$\frac{< 0.05}{< 0.01}$

Примечание. В числителе – распределение червей по жабрам карся; в знаменателе – по участкам жаберных лепестков.

Таблица 6

## Зараженность дактилогирусами самок и самцов карася

Вид	Индекс обилия		Критерий Стьюдента	P
	самцы	самки		
<i>D. intermedius</i>	56.9±6.4	55.1±8.5	0.07	>0.05
<i>D. wegneri</i>	19.1±3.2	22.9±5.8	0.58	>0.05
<i>D. formosus</i>	13.7±2.2	13.0±2.7	0.20	>0.05

Таблица 7

## Распределение дактилогирозов на жабрах самок и самцов карася

Вид	Жабры				λ	P
	1 - я	2 - я	3 - я	4 - я		
<i>D. intermedius</i>	$\frac{314}{305}$	$\frac{283}{265}$	$\frac{172}{169}$	$\frac{85}{88}$	0.20	>0.05
<i>D. wegneri</i>	$\frac{44}{63}$	$\frac{141}{167}$	$\frac{71}{71}$	$\frac{30}{42}$	0.37	>0.05
<i>D. formosus</i>	$\frac{37}{72}$	$\frac{51}{63}$	$\frac{49}{48}$	$\frac{21}{22}$	0.28	>0.05

Вид	Сектора жабр			λ	P
	брюшной	средний	спинной		
<i>D. intermedius</i>	$\frac{250}{227}$	$\frac{272}{249}$	$\frac{332}{351}$	0.73	>0.05
<i>D. wegneri</i>	$\frac{68}{90}$	$\frac{86}{107}$	$\frac{133}{146}$	0.49	>0.05
<i>D. formosus</i>	$\frac{47}{49}$	$\frac{59}{65}$	$\frac{89}{91}$	0.13	>0.05

Вид	Участок жаберного лепестка			λ	P
	базальная треть	средняя треть	спинная треть		
<i>D. intermedius</i>	$\frac{189}{220}$	$\frac{461}{391}$	$\frac{204}{216}$	0.92	>0.05
<i>D. wegneri</i>	$\frac{188}{208}$	$\frac{82}{124}$	$\frac{16}{11}$	0.64	>0.05
<i>D. formosus</i>	$\frac{8}{7}$	$\frac{80}{92}$	$\frac{107}{106}$	0.32	>0.05

Примечание. В числителе – распределение дактилогирозов на жабрах самцов, в знаменателе – на жабрах самок.

Распределение дактилогирусов на жабрах карася при длительной гипоксии и значительных перепадах температуры воды. В эксперименте исследовано 10 самок и 10 самцов. В условиях недостатка кислорода рыбу (10 экз.) выдерживали 48-73 ч. Температура воды колебалась от 18° до 26° С, некоторое время даже до 32°, содержание кислорода 1.2-1.5 мг/л. Для контроля были вскрыты 10 карасей сразу же после вылова из озера.

Различий влияния дефицита кислорода в воде на микролокализацию моногены на жабрах самок и самцов не замечено, поэтому данные суммировались.

Таблица 8

Вид	Индекс обилия		$\lambda$	$P$
	1	2		
<i>D. intermedius</i>	59.7±6.77	63.2±6.25	0.63	>0.05
<i>D. wegneri</i>	13.2±1.83	5.5±0.96	2.21	<0.001
<i>D. formosus</i>	6.0±1.21	4.9±0.99	0.94	>0.05

Таблица 9

Вид	Половина жаберного аппарата		$\lambda$	$P$
	левая	правая		
<i>D. intermedius</i>	$\frac{292}{309}$	$\frac{305}{323}$	0.004	>0.05
	$\frac{64}{16}$	$\frac{68}{39}$		
<i>D. wegneri</i>	$\frac{33}{27}$	$\frac{27}{22}$	0.005	>0.05
	$\frac{24}{18}$	$\frac{14}{16}$		

Вид	Жабры				$\lambda$	$P$
	1 - я	2 - я	3 - я	4 - я		
<i>D. intermedius</i>	$\frac{330}{298}$	$\frac{142}{67}$	$\frac{84}{171}$	$\frac{41}{96}$	3.74	<0.001
	$\frac{55}{4}$	$\frac{38}{2}$	$\frac{33}{13}$	$\frac{6}{36}$		
<i>D. wegneri</i>	$\frac{24}{18}$	$\frac{14}{16}$	$\frac{19}{12}$	$\frac{3}{3}$	0.31	>0.05
	$\frac{73}{109}$	$\frac{243}{275}$	$\frac{281}{248}$			

Вид	Сектора жабр			$\lambda$	$P$
	брюшной	средний	спинной		
<i>D. intermedius</i>	$\frac{73}{109}$	$\frac{243}{275}$	$\frac{281}{248}$	1.37	<0.05
	$\frac{0}{6}$	$\frac{39}{29}$	$\frac{93}{20}$		
<i>D. wegneri</i>	$\frac{26}{15}$	$\frac{33}{22}$	$\frac{1}{12}$	1.18	>0.05
	$\frac{55}{4}$	$\frac{38}{2}$	$\frac{33}{13}$		

Таблица 9 (окончание)

Вид	Участок жаберного лепестка			$\lambda$	$P$
	базальная треть	средняя треть	концевая треть		
<i>D. intermedius</i>	$\frac{14}{399}$	$\frac{578}{226}$	$\frac{5}{7}$	10.66	<0.001
<i>D. wegneri</i>	$\frac{0}{26}$	$\frac{132}{24}$	$\frac{0}{5}$	2.95	<0.001
<i>D. formosus</i>	$\frac{3}{6}$	$\frac{67}{31}$	$\frac{0}{10}$	1.06	<0.05

Примечание. В числителе – распределение червей на жабрах карася в условиях нормоксии, в знаменателе – в условиях длительной гипоксии.

Результаты эксперимента свидетельствуют о том, что на жабрах рыб достоверно сократилась численность *D. wegneri* (табл. 8); *D. intermedius* и *D. wegneri* изменили микролокализацию (рис. 4, 5; табл. 9). *Dactylogyrus intermedius* по-прежнему в большем числе (45.8% всех червей) встречался на 1-й жабре, затем в порядке убывания численности – на 3-й, 4-й, 2-й (28.5, 15.1, 10.6% соответственно). При этом черви на 1-3-й жабрах концентрировались у основания жаберных лепестков (64.9%), а на 4-й – на их средней трети. Интересно, что в условиях проточности в экспериментах Т.И. Жариковой (1986) *D. intermedius* также перемещались ближе к основанию жаберных лепестков, т.е. на разные неблагоприятные воздействия паразит реагирует сходным образом. *D. wegneri* в большем числе (65.5%) найден на 4-й жабре, остальные жабры заселял почти одинаково. На 1–3-й жабрах он обнаружен у основания жаберных лепестков (34.5%), а на 4-й – на их средней части (43.5%). *D. formosus* в этих условиях сохранял почти такую же микролокализацию, как и при нормальных кислородных условиях (табл. 9).

В литературе, посвященной влиянию дефицита кислорода в воде на микролокализацию моногеней (Исюмова, 1953, 1958), указывается, что в условиях гипоксии черви переползают на места наилучшей аэрации – концы жаберных лепестков (*D. extensus* и *D. solidus* с жабр сазана). Подобную картину наблюдали и у *D. amphibothrium* с жабр ерша (Доровских, Матрохина, 1987). Однако отмечено и обратное явление – два вида червей (*D. intermedius*, *D. wegneri*) на 1-3-й жабрах находились преимущественно у основания жаберных лепестков. Подобное несоответствие полученных нами данных литературным пока трудно объяснить.

В условиях гипоксии черви были вялыми, малоподвижными и отваливались от жабр. Отпавшие черви сокращены и неподвижны, не реагировали на прикосновение препаровальной иглой. С возрастанием гипоксии на жабрах увеличивается количество слизи, хотя, как отмечают Фернандо и Ханек (Fernando, Hanek, 1976), ее воздействие на паразитов не доказано.



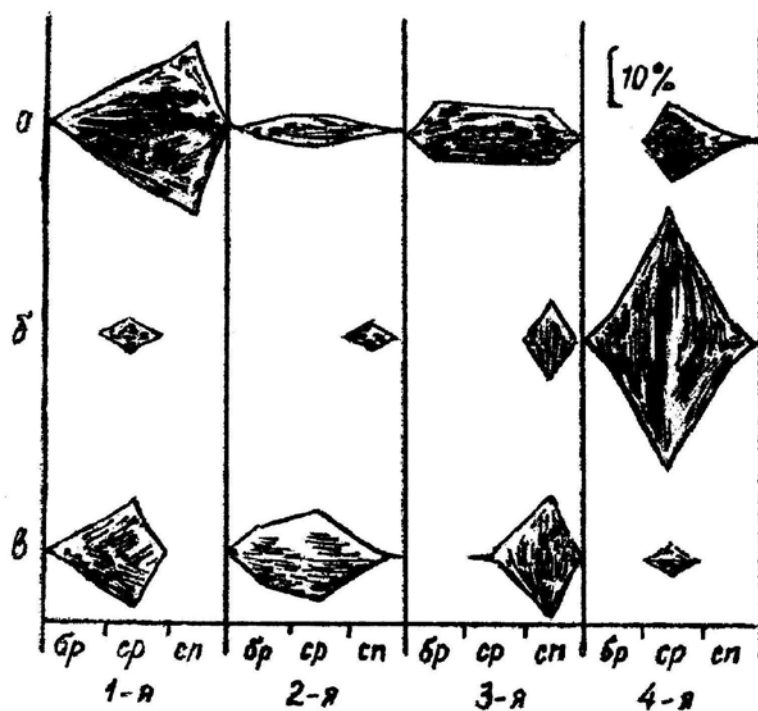


Рис. 4. Распределение дактилогирусов по длине жаберных лепестков карся в условиях длительной гипоксии. Условные обозначения см. на рис. 2.

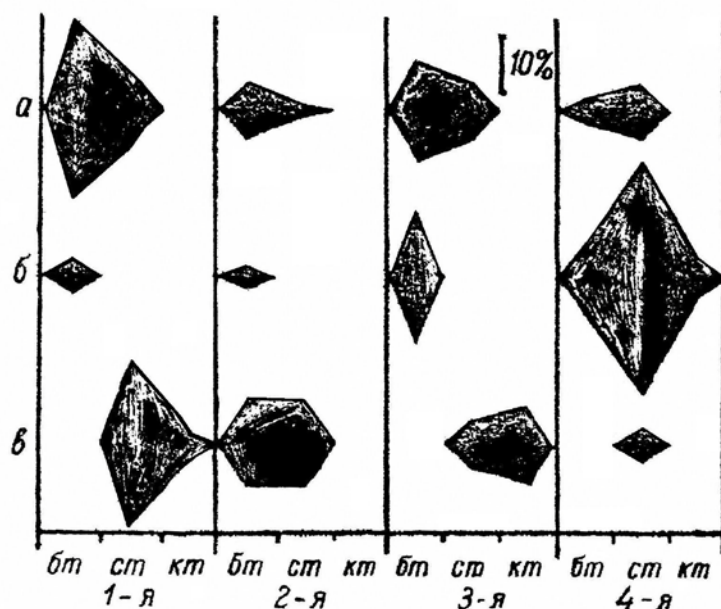


Рис. 5. Распределение дактилогирусов по длине жаберных лепестков карся в условиях длительной гипоксии. Условные обозначения см. на рис. 2.

Влияние постепенного снижения концентрации кислорода в воде на дактилогирусов. Для изучения чувствительности *D. intermedius*, *D. wegneri*, *D. formosus* к концентрации кислорода были поставлены два эксперимента, в которых использованы 30 карасей (табл. 10). Для каждого вида вычислялись индексы обилия, на основе которых построены графики (рис. 6).

Таблица 10

**Влияние гипоксии на зараженность карася дактилогирусами**

Концентрация кислорода в воде, мг/л	Число рыб, экз.	Время выдерживания рыб в условиях гипоксии, мин.
Эксперимент 1		
6.4	8	-
0.72	4	121
0.45	5	290
Эксперимент 2		
4.32	6	-
1.4	7	61

Данные 1-го эксперимента показали единую для всех видов дактилогирусов тенденцию к падению численности при уменьшении концентрации кислорода в воде от 6.14 до 0.5–0.6 мг/л, однако статистически достоверное снижение численности отмечено только у *D. wegneri*.

Данные 2-го эксперимента несколько противоречивы. У *D. intermedius* наблюдалась прежняя тенденция, тогда как у *D. wegneri* и *D. formosus* зарегистрировано некоторое увеличение численности при уменьшении концентрации кислорода в воде от 4.32 до 1.40 мг/л, но различия в зараженности всеми видами моногеней карася при указанных значениях концентрации кислорода в воде статистически недостоверны.

Результаты рангового дисперсионного анализа по выяснению влияния концентрации кислорода в воде на зараженность дактилогирусами карася (табл. 11) позволили сделать заключение о достоверном влиянии этого фактора на численность каждого вида. Наиболее чувствителен к гипоксии *D. wegneri*, наименее – *D. formosus*.

Таким образом, проведенные исследования показали, что черви *D. intermedius*, *D. wegneri*, *D. formosus* в выборе жабр ведут себя сходным образом, тогда как их распределение по длине жаберного лепестка неодинаково. Заселенность той или иной жабры червями зависит от ее площади. Изучаемые виды обладают разной чувствительностью к содержанию кислорода в воде. *D. wegneri* при длительном воздействии гипоксии изменяют микролокализацию. Различий в зараженности, а так же в распределении червей на жабрах самок и самцов карася не отмечено.

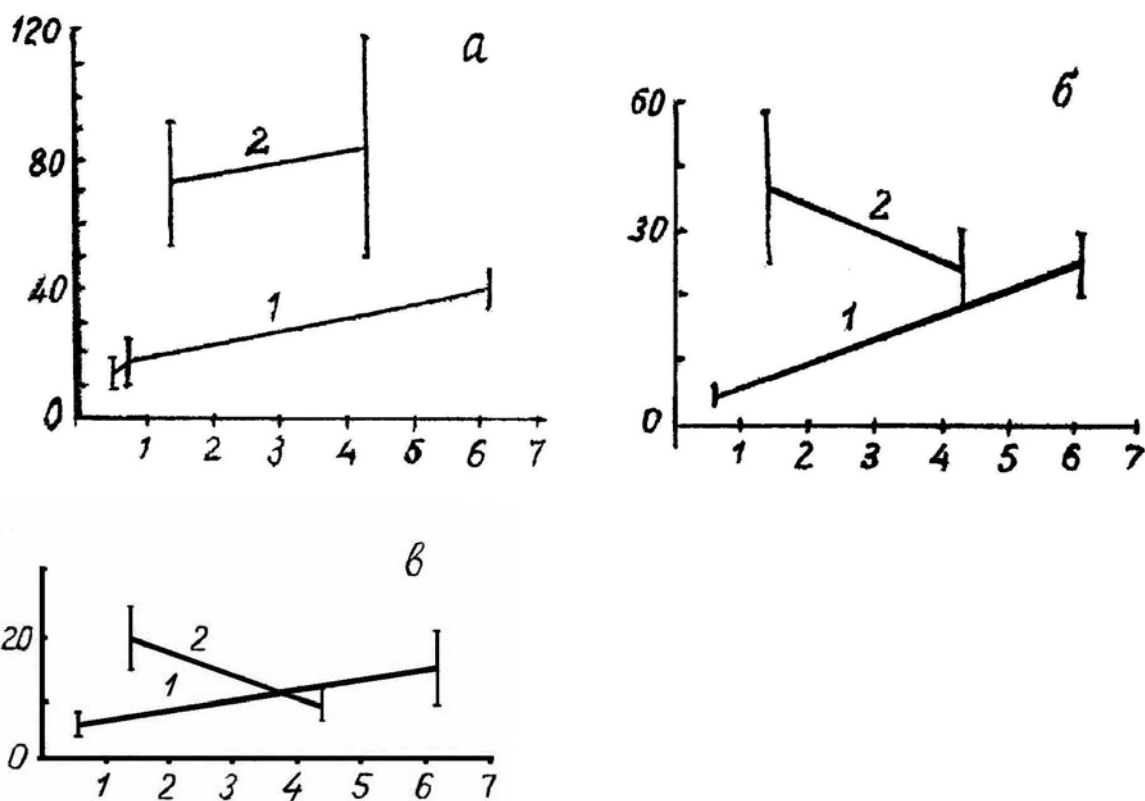


Рис. 6. Изменение численности дактилогирусов на жабрах карася при постепенном уменьшении содержания кислорода в воде.

По оси ординат – индекс обилия; по оси абсцисс – содержание кислорода в воде, мг/л. Одной линией обозначено недостоверное изменение численности червей ( $F > 0.05$ ), двойной – достоверное ( $P < 0.05$ ); а – *D. intermedius*, б – *D. wegneri*, в – *D. formosus*. 1–6 – номера экспериментов.

Таблица 11

**Результаты рангового дисперсионного анализа Краскелла и Уоллисса ( $H_K$ ) по выяснению влияния концентрации кислорода в воде на уровень зараженности тремя видами дактилогирусов**

Вид	$H_K$	P
<i>D. intermedius</i>	19.91	<0.001
<i>D. wegneri</i>	16.81	<0.001
<i>D. formosus</i>	8.32	<0.05

**2.4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *DACTYLOGYRUS CORDUS***  
**(MONOGENEA: DACTYLOGYRIDAE) НА ЖАБРАХ ЕЛЬЦА**  
**(*LEUCISCUS LEUCISCUS* (L)) В УСЛОВИЯХ НОРМОКСИИ И ГИПОКСИИ**

**Г.Н. Доровских**

Биология большинства видов дактилогирусов до сих пор не изучена. В частности, слабо исследована их реакция на гипоксию. В литературе (Изюмова, 1953, 1958; Доровских, Торба, 1985, 1988; Доровских, Матрохина, 1987; Доровских, 1988) есть указания, что в условиях дефицита кислорода в воде некоторые виды червей (*D. amphibothrium*, *D. wegneri*, *D. intermedius*, *D. extensus*) меняют свою микролокализацию на жабрах рыб, тогда как другие (*D. vastator*, *D. formosus*) остаются сидеть на прежних их участках. Изменение паразитами микролокализации обычно идет на фоне снижения их численности. Названные работы выполнены на паразитах с хозяев, избегающих сильного течения и обитающих у дна водоема, поэтому интересно было посмотреть, как ведут себя в условиях гипоксии дактилогирусы с хозяина, который держится у поверхности воды рек или их участков со стремительным течением.

**Материал и методика.** Сбор материала проводили по общепринятой методике в 1984-1985 гг. Елец (144 экз.) отловлен из рек Вычегды (70 экз.) и Пожъян (левый приток р. Вычегды) (74 экз.) в районе биостанции СыктГУ, расположенной в Корткеросском р-не Коми АССР<sup>5</sup>. Содержание кислорода в воде в период лова рыбы изменялось от 6.2 до 8.96 мг/л. Определение концентрации кислорода в воде проводили по общепринятой методике (Алекин, 1948). Полная длина тела ельца 10.5-20.5 см, преобладают рыбы длиной 13.0-17.5 см. Помимо дактилогирусов, на жабрах ельца найдены в небольшом числе глосидии (13 экз.) и цисты микроспоридий (170 цист у 6 экз. рыб). Последние особи хозяев в работе не учтены. Для удобства описания распределения червей жабры были разбиты на участки (рис. 1). Дефицит кислорода в воде создавали путем уплотненной посадки рыб в аквариумах емкостью 3 л. Содержание кислорода в воде снижали с 8.96 до 0.96 мг/л; температура воды в экспериментах – 16°. В условиях гипоксии рыбу (74 экз.) выдерживали до 60 мин. Площадь жабр определяли путем наклейки их на миллиметровую бумагу с последующим подсчетом занятых ими квадратов. У ельца 2-я жабра по площади больше 1-й на 21%, 3-я – на 2%, 4-я – меньше 1-й по этому показателю на 7 %.

Все материалы обработаны статистически (Терентьев, Ростова, 1977; Ивантер, 1979; Песенко, 1982; Зайцев, 1984). Проверку гипотезы о равномерности распределения червей на жабрах хозяина осуществляли путем вычисления критерия хи-квадрат ( $\chi^2$ ). Значимость различий долей паразитов на жабрах считали по методу Фишера (F). Связь между площадью жабр и числом дактилогирусов на них определяли с помощью показателя корреляции рангов Спирмена ( $r_s$ ). Достоверность влияния концентрации кисло-

<sup>5</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 1991. Т. 25. Вып. 2. С. 163-167.

рода в воде на уровень зараженности дактилогирусами хозяина доказана с помощью рангового дисперсионного анализа Краскелла и Уоллиса ( $H_k$ ). Сопоставление распределений червей на жабрах хозяина, выдержанного в разных кислородных условиях, а также выяснение достоверности различий в заселенности паразитами отдельных жабр, их участков и половин жаберного аппарата рыб проведено с помощью критерия Колмогорова-Смирнова ( $\lambda$ ).

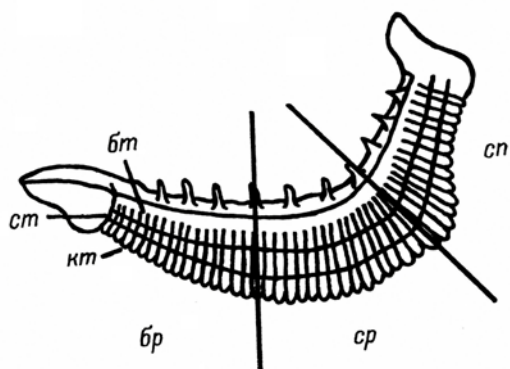


Рис. 1. Деление жабры на участки.

бр – брюшной сектор; ср – средний сектор; сп – спинной сектор; кт – концевая треть жаберного лепестка I порядка; ст – средняя треть жаберного лепестка I порядка; бт – базальная треть лепестка I порядка.

Таблица 1

**Уровень достоверности различий в заселенности дактилогирусами жабр ельца в условиях нормоксии**

Сравниваемые пары жабр					
1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
$\frac{0.8}{> 0.05}$	$\frac{0.93}{> 0.05}$	$\frac{1.49}{< 0.05}$	$\frac{0.93}{> 0.05}$	$\frac{1.86}{< 0.01}$	$\frac{0.93}{> 0.05}$

Сектора жабр		
бр-ср	бр-сп	ср-сп
$\frac{3.34}{< 0.001}$	$\frac{1.11}{> 0.05}$	$\frac{2.41}{< 0.001}$

Участки жаберного лепестка		
бт-ст	бт-кт	ст-кт
$\frac{4.09}{< 0.001}$	$\frac{1.49}{< 0.05}$	$\frac{2.60}{< 0.001}$

Примечание. В числителе – значения критерия «лямбда», в знаменателе – P. Обозначения, как на рис. 1.

Таблица 2

**Распределение дактилогирусов по длине жаберного лепестка ельца  
в условиях нормоксии и гипоксии (в экз.)**

Условия содержания рыбы	Участки жаберного лепестка		
	базальная	средняя	концевая
Нормоксия	5	158	91
Гипоксия	1	68	51

Таблица 3

**Распределение дактилогирусов группами на участках  
жаберного лепестка ельца в условиях нормоксии  
(процент от общего числа найденных червей)**

Участки жаберного лепестка	Жабры			
	1-я	2-я	3-я	4-я
Базальная	0	1.3	0	0
Средняя	4.6	20.3	10.5	2.6
Концевая	1.3	7.8	5.2	0

Таблица 4

**Степень достоверности различий микролокализации  
дактилогирусов на жабрах ельца в условиях нормоксии и гипоксии**

Распределение червей	$\lambda$	P
Жабры	0.95	>0.05
Секторы	0.12	>0.05
Участки жаберного лепестка	0.60	>0.05

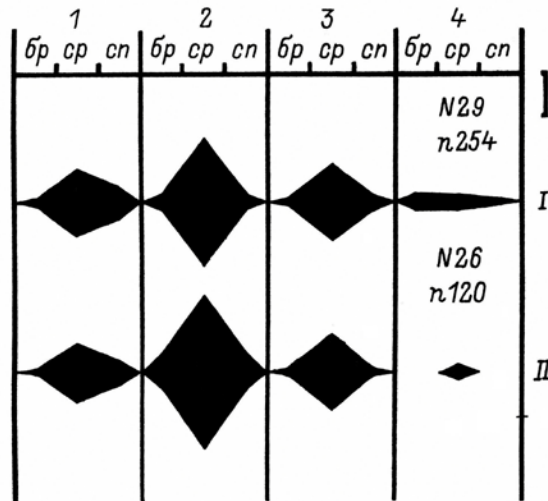


Рис. 2. Распределение дактилогирусов на жабрах ельца в условиях нормоксии (I) и гипоксии (II).

1-4 – номера жабр.  $N$  – число зараженных рыб;  $n$  – количество найденных экземпляров паразитов.

Численность червей на секторах жабр в процентах от общего числа червей, найденных за период работы. Масштаб: 1:10. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

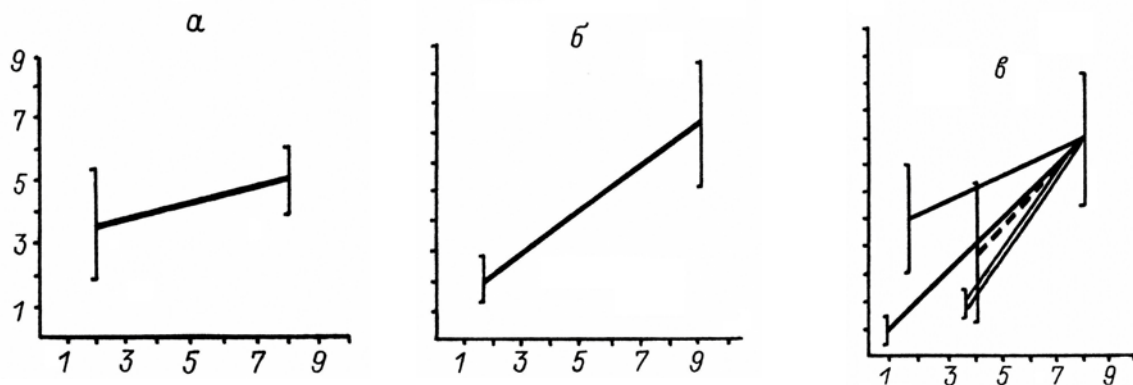


Рис. 3. Зависимость численности дактилогирусов на жабрах ельца из р. Пожъян от содержания кислорода в воде.

а – по данным экспериментов за 7 июля 1984 г.; б – то же, за 17 июля 1984 г.; в – то же, за 19 июля.

По оси ординат – индексы обилия; по оси абсцисс – содержание кислорода в воде в мг/л. Одной линией обозначены статистически недостоверные изменения численности червей ( $P > 0.05$ ); достоверные изменения – двойной ( $P < 0.01$ ) и пунктирной ( $P < 0.05$ ) линиями.

**Результаты исследования.** Дактилогирусы в условиях нормоксии (6.2-8.96 мгО<sub>2</sub>/л) одинаково заселяют левые и правые жабры ( $\lambda=0.742$ ,  $P>0.05$ ) ельца. На левых жабрах найдено 56.7 % паразитов, на правых – 43.3 %. По жабрам черви распределены неравномерно ( $\chi^2=55.61$ ,  $P<0.001$ ), больше всего их найдено на 2-й из них, но статистически достоверные различия отмечены только в заселенности ими 1-й и 2-й жабр по отношению к 4-й (табл. 1). Число червей на разных жабрах хорошо коррелирует с их площадью ( $r_s=1.00$ ;  $P<0.01$ ). Моногенеи предпочитают средний сектор (табл. 1, рис. 2) и чаще прикрепляются к средней трети жаберного лепестка (табл. 1, 2), где обычно образуют скопления из 2-5 особей (табл. 3). В условиях гипоксии черви микролокализацию почти не меняли (табл. 4, рис. 2); их стало больше на 2-й жабре (41.6 % червей от числа найденных при нормоксии и 50 – в условиях гипоксии), но это увеличение статистически недостоверно ( $F=2.33$ ;  $P>0.05$ ). Однако численность червей на жабрах рыб снизилась ( $H_k=31.54$ ;  $P<0.001$ ) (рис. 3).

Исходя из сказанного, можно заключить, что количество червей на жабрах ельца коррелирует с их площадью; дактилогирусы предпочитают средний сектор жабр и среднюю треть лепестков; при воздействии гипоксии в течение 60 мин. *D. cordus* микролокализации не меняет; с усилением гипоксии число паразитов на жабрах ельца уменьшается.



## 2.5. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *DACTYLOGYRUS SIMILIS* WEGENER, 1910 (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDAE) НА ЖАБРАХ ПЛОТВЫ (*RUTILUS RUTILUS* (L.)) В УСЛОВИЯХ БАСЕЙНА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ВЫЧЕГДЫ

Г. Н. Доровских, В.Г. Степанов

Данные по распределению *Dactylogymys similis* на жабрах плотвы в летнее время частично опубликованы (Доровских, 1987; 1988; 1990). Однако известно (Доровских, 1988 и др.), что микролокализация дактилогирусов может меняться в отдельные сезоны года и у одного и того же вида рыб из разных водоемов, поэтому было решено выяснить, будет ли характер распределения червей в летнее и весеннее время иным, чем в зимний период года, а также в разных водоемах бассейна среднего течения р. Вычегды.

Сбор материала проводили в районе биостанции СыктГУ, расположенной в 80 км вверх по течению р. Вычегды от Сыктывкара. Плотва (663 экз.) отловлена из русла реки (268 экз.) и пойменных озер (247 экз.). В зимнее время рыбу исследовали из Нидзь-курью (148 экз.).

**Результаты исследований и их обсуждение.** Дактилогирусы плотвы из Нидзь-курью с ноября по апрель (подледный период) имеют статистически одинаковое распределение по жабрам своих хозяев, поэтому эти данные для последующего анализа объединены<sup>6</sup>.

Выявлены статистически значимые различия в количестве червей на половинах жаберного аппарата хозяев из озер и Нидзь-курью, из озер и реки (табл. 1; рис. 1). Это связано с тем, что у плотвы из озер и реки больше паразитов сосредоточено на правых, а у рыб из других водоемов на левых жабрах. Однако в каждом отдельном случае различия в числе моногеней на половинах жаберного аппарата плотвы отсутствуют (табл. 2).

Распределение червей по жабрам рыб из всех рассмотренных водоемов статистически одинаково (табл. 3).

Дактилогирусы чаще сидят на 2-й и 3-й жабрах (табл. 4; рис. 2), но если у хозяев из Нидзь-курью они в большей мере заселяют 3-ю жабру, то у рыб из других водоемов статистически значимых различий в количестве паразитов на средних жабрах не обнаружено. Из полужабр черви (Нидзь-курья) предпочитают внутреннюю ( $\lambda=1,62$ ;  $P<0,05$ ), на которой их сосредоточено 68,4% от числа найденных.

Дактилогирусы плотвы из Нидзь-курью в большем числе сосредоточены на спинном и в меньшей мере на среднем секторе жабр, у рыб из озер – на спинном, у хозяев из реки все сектора заселены статистически одинаковым количеством их особей (табл. 5; рис. 3). Эти различия в распределении червей по секторам жабр рыб их разных водоемов статистически достоверны (табл. 6).

<sup>6</sup> Результаты работы представлены в Сборнике научных трудов химико-биологического факультета «Актуальные проблемы химии и биологии Европейского Севера России» (Вып. 2. Сыктывкар, 1993. С. 159-167).

**Уровень значимости различий в распределении дактилогирусов по половинам  
жаберного аппарата плотвы из разных водоемов**

Водоемы	Половины жаберного аппарата		$\lambda$	Р
	левая	правая		
р. Вычегда – Нидзь-курья	$\frac{35}{94}$	$\frac{28}{77}$	0.047	>0.05
р. Вычегда – Озера	$\frac{35}{30}$	$\frac{28}{73}$	1.643	<0.01
Нидзь-курья – Озера	$\frac{94}{30}$	$\frac{77}{63}$	1.820	<0.01

Примечание. Здесь и далее в табл. 5-7 в числителе – значение критерия « $\lambda$ »; в знаменателе – «Р».

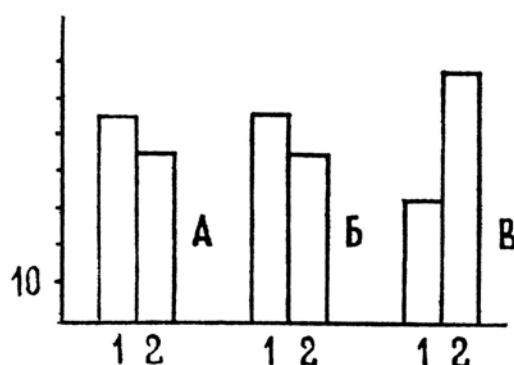


Рис. 1. Распределение червей по половинам жаберного аппарата плотвы. А – Нидзь-курья; Б – р. Вычегда; В – пойменные озера. 1 – левые жабры; 2 – правые жабры. По оси абсцисс – процент червей от числа найденных у плотвы из соответствующего водоема.

**Уровень значимости различий в распределении дактилогирусов по половинам  
жаберного аппарата плотвы из разных водоемов**

Водоемы	$\lambda$	Р
Пойменные озера	1.340	>0.05
р. Вычегда	0.710	>0.05
Нидзь-курья	0.539	>0.05

Таблица 3

**Уровень значимости различий в распределении дактилогирусов по половинам  
жаберного аппарата плотвы из разных водоемов**

Водоемы	Жабры				$\lambda$	Р
	1	2	3	4		
р. Вычегда – Нидзь-курья	$\frac{4}{11}$	$\frac{21}{44}$	$\frac{31}{98}$	$\frac{7}{18}$	0.508	>0.05
р. Вычегда – Озера	$\frac{4}{9}$	$\frac{21}{38}$	$\frac{31}{32}$	$\frac{7}{24}$	0.763	>0.05
Нидзь-курья – Озера	$\frac{11}{9}$	$\frac{44}{38}$	$\frac{98}{32}$	$\frac{18}{24}$	1.074	>0.05

Таблица 4

**Уровень значимости различий в распределении дактилогирусов по половинам  
жаберного аппарата плотвы из разных водоемов**

Водоемы	Сравниваемые жабры					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
Пойменные озера	$\frac{1.34}{> 0.05}$	$\frac{1.57}{< 0.05}$	$\frac{0.67}{> 0.05}$	$\frac{0.67}{> 0.05}$	$\frac{0.67}{> 0.05}$	$\frac{0.89}{> 0.05}$
р. Вычегда	$\frac{0.71}{> 0.05}$	$\frac{1.41}{< 0.05}$	$\frac{0.35}{> 0.05}$	$\frac{0.71}{> 0.05}$	$\frac{0.71}{> 0.05}$	$\frac{1.41}{< 0.05}$
Нидзь- курья	$\frac{1.08}{> 0.05}$	$\frac{3.05}{< 0.05}$	$\frac{0.54}{> 0.05}$	$\frac{2.16}{< 0.05}$	$\frac{1.44}{< 0.05}$	$\frac{3.59}{< 0.05}$

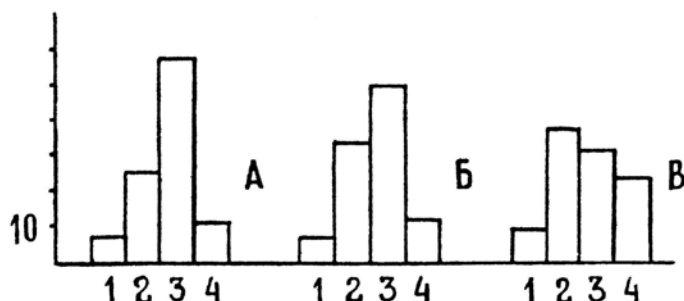


Рис. 2. Распределение червей по жабрам плотвы. 1.2.3.4 – номера соответствующих жабр. Остальные обозначения как на рис. 1.

Таблица 5

**Уровень значимости различий в распределении дактилогирусов по половинам  
жаберного аппарата плотвы из разных водоемов**

Водоемы	Сравниваемые сектора жабр		
	брюшной-средний	брюшной-спинной	средний-спинной
Пойменные озера	$\frac{0.22}{0.05}$	$\frac{2.68}{0.001}$	$\frac{2.46}{0.001}$
р. Вычегда	$\frac{0.71}{0.05}$	$\frac{1.06}{0.05}$	$\frac{0.71}{0.05}$
Нидзь-курья	$\frac{1.79}{0.01}$	$\frac{2.69}{0.001}$	$\frac{0.90}{0.05}$

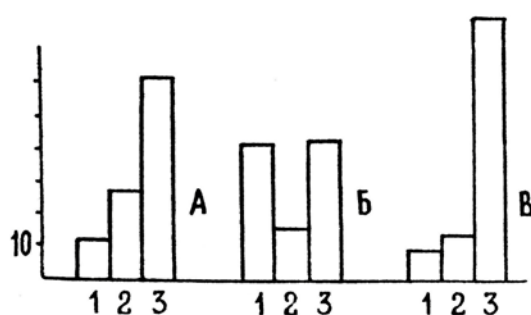


Рис. 3. Распределение червей по секторам жабр плотвы. 1 – брюшной сектор жабр; 2 – средний сектор жабр; 3 – спинной сектор жабр. Остальные обозначения как на рис. 1

Таблица 6

**Уровень значимости различий в распределении дактилогирусов по половинам  
жаберного аппарата плотвы из разных водоемов**

Водоемы	Сектора жабр			$\lambda$	P
	брюшной	средний	спинной		
р. Вычегда – Нидзь-курья	$\frac{26}{20}$	$\frac{10}{47}$	$\frac{27}{104}$	2.008	<0.001
р. Вычегда – Озера	$\frac{26}{9}$	$\frac{10}{13}$	$\frac{27}{81}$	2.232	<0.001
Нидзь-курья – Озера	$\frac{20}{9}$	$\frac{47}{13}$	$\frac{104}{81}$	1.477	<0.05

**Уровень значимости различий в распределении дактилогирусов по половинам  
жаберного аппарата плотвы из разных водоемов**

Водоемы	Сравниваемые участки жаберного лепестка		
	базальная треть–средняя треть	базальная треть–концевая треть	средняя треть – концевая треть
Пойменные озера	$\frac{2.46}{< 0.001}$	$\frac{0.89}{> 0.05}$	$\frac{1.79}{< 0.01}$
р. Вычегда	$\frac{2.12}{< 0.001}$	$\frac{1.77}{< 0.001}$	$\frac{1.79}{< 0.05}$
Нидзь-курья	$\frac{2.34}{< 0.001}$	$\frac{2.69}{< 0.001}$	$\frac{0.36}{> 0.05}$

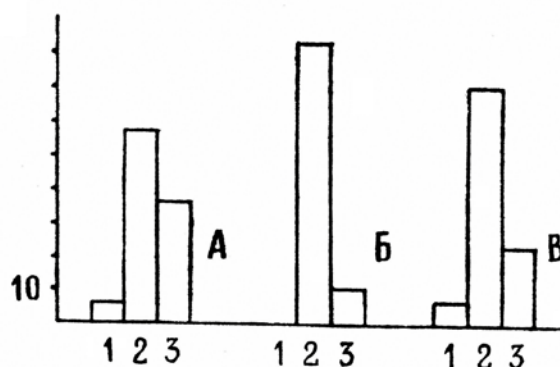


Рис. 4. Распределение червей по длине жаберного лепестка плотвы. 1 – базальная треть жаберного лепестка; 2 – средняя треть жаберного лепестка; 3 – концевая треть жаберного лепестка. Остальные обозначения как на рис. 1.

**Уровень значимости различий в распределении дактилогирусов по половинам  
жаберного аппарата плотвы из разных водоемов**

Водоемы	Участки жаберного лепестка			$\lambda$	P
	базальная треть	средняя треть	концевая треть		
р. Вычегда – Нидзь-курья	$\frac{0}{10}$	$\frac{56}{99}$	$\frac{7}{62}$	1.710	<0.01
р. Вычегда – Озера	$\frac{0}{7}$	$\frac{56}{72}$	$\frac{7}{24}$	0.763	>0.05
Нидзь-курья – Озера	$\frac{10}{7}$	$\frac{99}{72}$	$\frac{62}{24}$	2.445	<0.001

Паразиты у рыб из реки и озер в основном сидят на средней трети жаберного лепестка, а у плотвы из Нидзь-курьи – на средней и концевой его трети (табл. 7; рис. 4). Если эти различия в распределении дактилогирусов по длине жаберного лепестка плотвы из русла р. Вычегды и пойменных озер статистически недостоверны, то распределение этих паразитов по жаберным лепесткам хозяев из Нидзь-курьи отлично от такового из всех указанных выше водоемов (табл. 8).

Сосредоточение большого числа червей на концах лепестков в подледный период, видимо, связано с некоторым дефицитом кислорода в воде в это время. Действительно, в условиях гипоксии дактилогирусы концентрируются на концевой трети жаберных лепестков, что было показано на примере нескольких видов моногеней этого рода (Исюмова, 1953; Доровских, Матрохина, 1987 и др.).

Анализ собранных материалов позволил выявить статистически значимые различия в распределении паразитов по секторам жабр и длине лепестков у плотвы из разных водоемов. Эти различия в микролокализации моногеней на жабрах рыб из рассматриваемых водоемов обусловлены, видимо, несходством в видовом составе жаберной части паразитоценоза у этих групп плотвы, а также в возрастной структуре гемипопуляций дактилогирусов. Действительно, в подледный период в популяции этого вида червей преобладали молодые, а с мая по июль – взрослые особи. Показано (Доровских, 1988), что жаберные паразиты могут оказывать влияние на микролокализацию друг друга.

Таким образом, результаты исследования позволяют заключить, что имеются определенные различия в характере распределения моногеней названного типа у плотвы из разных водоемов, а также, видимо, и в микролокализации возрастных групп этих паразитов. Для проверки последнего предположения требуется проведение дополнительных исследований.

## 2.6. ЛОКАЛИЗАЦИЯ *LERNAEA CYPRINACEA* (COPEPODA: LERNAEIDAE) НА ТЕЛЕ КАРАСЯ

Г.Н. Доровских<sup>7</sup>

Известно (Маркевич, 1956; Бауер и др., 1981 и др.), что рачок *Lernaea cyprinacea* поселяется на коже карасей, проникая через эпидермис в дерму, и достигает слоя скелетной мускулатуры. Однако нет указаний, какие именно участки тела хозяина он предпочитает.

**Материал и методика.** Сбор материала осуществляли 30 мая, 1-3 и 25-30 июня 1984 г. по общепринятой методике. Карасей (*Carassius carassius* L.) отлавливали из оз. Длинное, расположенного на территории биостанции СыктГУ, которая находится в 60 км от г. Сыктывкара вверх по течению р. Вычегды.

Просмотрено 164 карася, из которых заражены рачками 56% при интенсивности инвазии 1-7 экз. (Доровских, 1993).

Материалы обработаны статистически (Ивантер, 1979). Для оценки достоверности различий долей сравнивали одну из них с генеральной долей при помощи критерия Стьюдента ( $t_{st}$ ), для сравнения распределений рачков по сторонам тела карася использовали критерий Колмогорова-Смирнова.

При изучении микролокализации копепод поверхность тела карася разбили на участки (рис. 1).

**Результаты исследования и их обсуждение.** Паразиты у хозяев обоих полов в год проведения работ обычно сильнее поражали правую сторону тела (табл. 1), что особенно было заметно в конце (25-30) июня. Однако эти различия статистически недостоверны. Несущественна разница ( $t_{st}=1.94$ ,  $P > 0.05$ ) и в числе рачков на сторонах тела карася из Ропшинского рыбопитомника. Здесь паразиты в большем числе найдены на левой (154 экз.), а не на правой (131 экз.) стороне тела рыб (Столяров, 1936).

При сравнении распределения лерней на правой и левой сторонах тела хозяина убедились, что оно существенно отличалось только 1-3 июня (табл. 2). В начале июня на правой стороне тела карася копеподы чаще сидели по 1 экз., а на левой – по 2-3 (табл. 3). В конце июня наблюдали обратную картину, но разница в характере распределения рачков по сторонам тела хозяина в это время, как и за весь срок наблюдений, была статистически незначима. В то же время, как это было показано ранее (Доровских, 1993), распределение численности копепод у хозяев с разной длиной тела и разного пола часто было различным.

Сравнение числа лерней выше ( $6.0 \pm 2.4$  экз.) и ниже ( $207.0 \pm 2.4$  экз.) боковой линии показало, что эти различия статистически достоверны ( $t_{st}=41.9$ ,  $P < 0.001$ ).

Паразиты отсутствовали в области головы, на хвостовом стебле их было всего 2 экз., на самой боковой линии – 4.

<sup>7</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 1996. Т. 30. Вып. 6. С. 540-544.

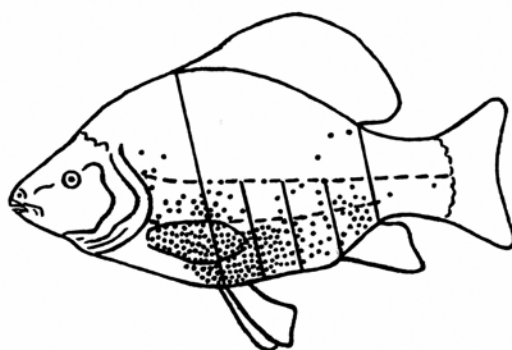


Рис. 1. Локализация рачков на теле карася.

Таблица 1

**Заселенность *Lernaea surpinasea* сторон тела карася**

Дата	Пол хозяина	Стороны тела хозяина		t <sub>st</sub>
		правая	левая	
30 мая	Самцы+самки	$\frac{21 \pm 3.1}{55.8 \pm 8.1}$	$\frac{17 \pm 3.1}{44.7 \pm 8.1}$	0.65
1-3 июня	Самцы	$\frac{24 \pm 3.3}{54.5 \pm 7.5}$	$\frac{20 \pm 3.3}{45.5 \pm 7.5}$	0.6
	Самки	$\frac{20 \pm 3.3}{44.4 \pm 7.4}$	$\frac{25 \pm 3.3}{55.6 \pm 7.4}$	0.76
	Самцы+самки	$\frac{44 \pm 4.7}{49.4 \pm 5.3}$	$\frac{45 \pm 4.7}{50.6 \pm 5.3}$	0.41
25-30 июня	Самцы	$\frac{15 \pm 2.6}{55.6 \pm 9.6}$	$\frac{12 \pm 2.6}{44.4 \pm 9.6}$	0.38
	Самки	$\frac{34 \pm 3.8}{57.6 \pm 6.4}$	$\frac{25 \pm 3.8}{42.4 \pm 6.4}$	1.18
	Самцы+самки	$\frac{49 \pm 4.6}{57 \pm 5.3}$	$\frac{37 \pm 4.6}{43 \pm 5.3}$	1.32
30 мая-30 июня	Самцы	$\frac{39 \pm 4.2}{54.9 \pm 5.9}$	$\frac{32 \pm 4.2}{45.1 \pm 5.9}$	0.83
	Самки	$\frac{54 \pm 5.1}{51.9 \pm 4.9}$	$\frac{50 \pm 5.1}{48.1 \pm 4.9}$	0.38
	Самцы+самки	$\frac{114 \pm 7.3}{53.5 \pm 3.4}$	$\frac{99 \pm 7.3}{46.5 \pm 3.4}$	1.03

Примечание. В числителе – абсолютное число рачков на соответствующей стороне тела карася; в знаменателе – процент рачков на указанной стороне тела карася от числа найденных у этой групп хозяев. Во всех случаях  $P > 0.05$ .



**Уровень значимости различий в характере распределения  
численности рачков по сторонам тела карася**

Дата	Пол хозяина	Значение критерия лямбда	P
1–3 июня	Самцы	1.077	>0.05
	Самки	1.288	>0.05
	Самцы+самки	1.639	<0.01
25–30 июня	Самцы	0.167	>0.05
	Самки	0.649	>0.05
	Самцы+самки	0.465	>0.05
1–30 июня	Самцы	0.793	>0.05
	Самки	0.361	>0.05
	Самцы+самки	0.825	>0.05

Поверхность тела под боковой линией разделили пополам (рис. 1). На верхней части в общей сложности нашли  $36.0 \pm 5.4$  экз. рачков, на нижней –  $165.0 \pm 5.4$ . Эти различия статистически достоверны ( $t_{st}=11.9$ ,  $P < 0.001$ ).

От переднего и заднего краев спинного плавника провели к переднему краю брюшного и к заднему краю анального плавников две линии (рис. 1). На участке поверхности тела рыб от головы до линии, идущей от спинного к брюшному плавнику, всего нашли  $63.0 \pm 6.4$  рачка, тогда как на участке тела хозяина между выше указанными линиями, проведенными от спинного плавника, их было  $117.0 \pm 6.4$  экз. Эти различия достоверны ( $t_{st}=4.2$ ,  $P < 0.001$ ).

Второй участок тела карасей заселен паразитом неравномерно (рис. 1). Его разделили на четыре равные части. На первой от хвоста сидело 14 лерней, на второй – 18, на третьей – 32, на четвертой – 53 копеподы.

**Характер распределения численности рачков по сторонам тела  
карася в первых числах июня**

Число рачков на сторонах тела хозяина	Частота встречаемости рачков по сторонам тела у хозяев разного пола					
	самцы		самки		самцы + самки	
	правая	левая	правая	левая	правая	левая
0	24	29	16	17	40	46
1	14	7	13	6	27	13
2	3	5	0	5	3	10
3	0	1	1	3	1	4
4	1	0	1	0	2	0

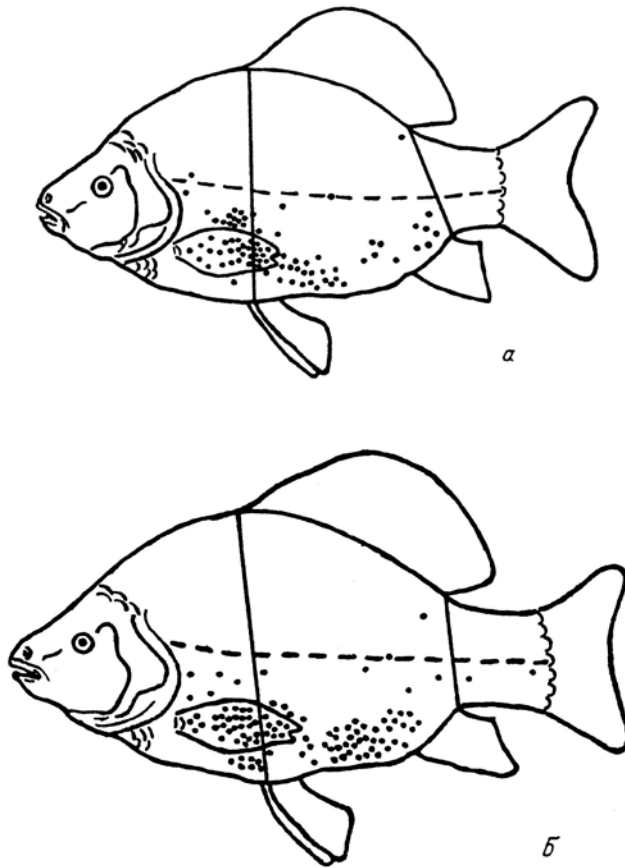


Рис. 2. Локализация копепод на теле самцов (в) и самок (б) карася

Итак, чем ближе к линии, идущей от спинного к брюшному плавнику, тем чаще встречаются рачки.

Сравнение микролокализации лерней у самцов и самок карася (рис. 2) выявило, что у хозяев обоих полов паразиты концентрируются ниже боковой линии вблизи черты, проведенной от переднего края спинного плавника к основанию брюшного, а также недалеко от средней части между линиями, идущими от краев спинного плавника к основаниям брюшного и анального плавников. У самцов этот участок смещен к первому (рис. 2а), а у самок между ними имеется некоторое пространство (рис. 2б). Интересно, что у самок паразиты для поселения эти участки выбирают одинаково часто ( $t_{st}=0.45$ ,  $P > 0.05$ ), тогда как у самцов они предпочитают первый ( $t_{st}=3.19$ ,  $P < 0.01$ ).

Таким образом, установлено, что до половины всех особей *L. suprinacea* локализуются на теле карася в области, лежащей между основаниями грудного и брюшного плавников, до 96% рачков прикрепляются на участке тела ниже боковой линии, а 80% их сидит в нижней части этого участка. При этом раки примерно одинаково заселяют обе половины тела хозяина, но их микролокализация несколько различна у хозяев разных полов.

## 2.7. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДИПЛОЗОИД НА ЖАБРАХ ЯЗЯ В УСЛОВИЯХ БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ВЫЧЕГДЫ

Г. Н. Доровских<sup>8</sup>

Литература о микролокализации диплозоид на жабрах своих хозяев достаточно обширна (Owen, 1963; Bovet, 1959, 1967; Wiles, 1968; Хотеновский, 1985; Доровских, 1988а, 1988б и др.), но в ней отсутствуют сведения о распределении этих червей на жабрах язя.

**Материал и методика.** Сбор материала осуществлен в Корткеросском р-не Коми республики в 1983-1989 гг. по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Рыбу отлавливали из русла р. Вычегды и ряда пойменных водоемов (Нидзь- и Бадь-курья, оз. Щучье, Красивое, Чертово). Обследовано 336 экз. язя с длиной тела от 4.8 до 38 см. Зараженными диплозоидами были 62 экз. рыб, с которых собрали 127 экз. червей *Paradiplozoon megan* (Burchowsky et Nagibina, 1959).

Материалы обработаны статистически (Зайцев, 1984). Сравнение характера распределения спайников по жабрам и их участкам провели с помощью критерия Колмогорова, а сравнение заселенности паразитами разных участков жаберного аппарата сделано с помощью критерия Колмогорова-Смирнова.

**Результаты исследования и их обсуждение.** При сравнении заселенности спайниками жабр язя из разных водоемов (рис. 1; табл. 1) и у рыб с разной длиной тела (рис. 2; табл. 2) статистически значимых различий не обнаружено. Распределение червей на секторах жабр язя в июне и июле (рис. 3; табл. 3) различно, что обусловлено появлением в июле дипорп и молодых спаренных червей, предпочитающих, в отличие от взрослых особей, спинные сектора жабр (Доровских, 1989, 1990, и др.). Характер распределения диплозоид по жабрам язя из года в год оставался один и тот же (рис. 4; табл. 4), но обнаружены различия в заселенности моногенейми жабр язя из оз. Красивое, отловленного 15-19 июля 1985 г. и 16–23 июля 1988 г. (рис. 5; табл. 5). В то же время распределение червей на жабрах рыб, отловленных из разных водоемов в 1988 г. (табл. 6) и в разные годы (рис. 1; табл. 1) было одинаковым. Язи за 15-19 июля 1985 г. около суток находились в малом объеме воды, что, видимо, создало дефицит кислорода, под влиянием которого молодые черви с 1-й и 2-й жабр перешли на 4-ю и 3-ю (рис. 5а).

Не найдено каких-либо существенных особенностей в микролокализации спайников и при разной численности их гемипопуляций (рис. 6; табл. 7). Отмечено статистически значимое различие в заселенности червями половин жаберного аппарата язя, но чем это объясняется, сказать пока трудно.

Поскольку распределение *P. megan* на жабрах разноразмерного язя в разные годы, месяцы и в разных водоемах было одинаковым, это позволяет объединить выше приведенные материалы, исключив лишь данные по оз. Красивое за 1985 г., и дать описание распределения диплозоид на жабрах язя в условиях бассейна среднего течения р. Вычегды (рис. 7; табл. 8).

<sup>8</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 1997. Т. 31. Вып. 2. С. 170-178.

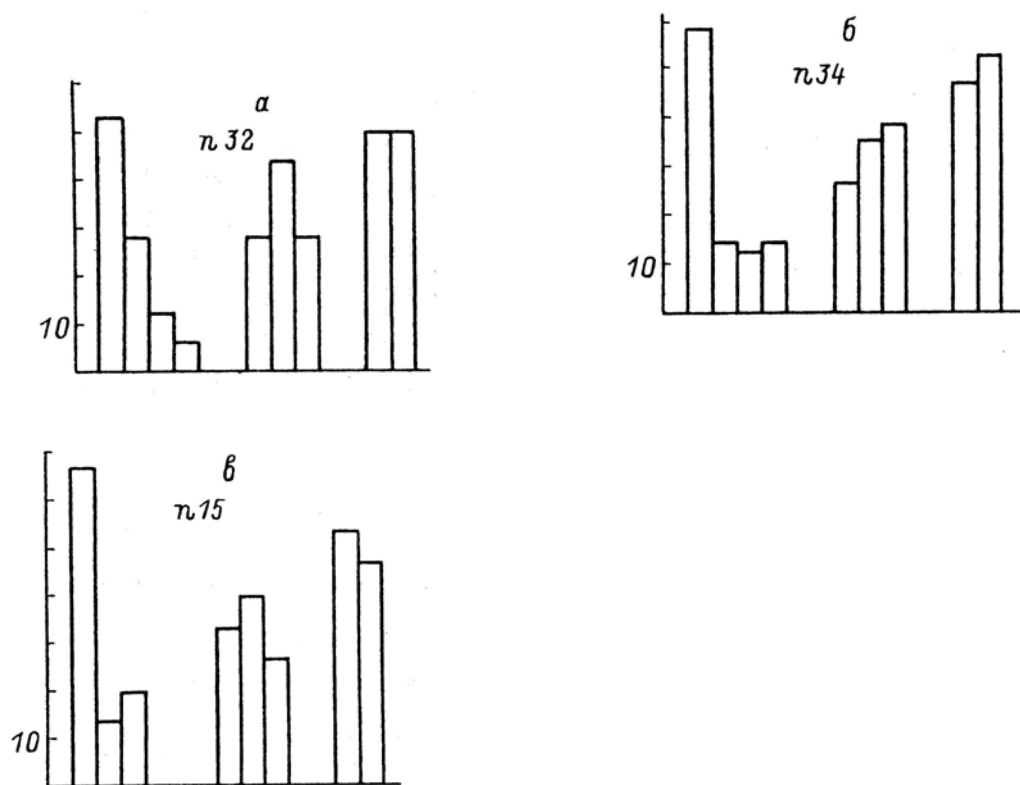


Рис. 1. Распределение диплозоид на жабрах язя из разных водоемов.

а – озера (Щучье, Красивое); б – русло р. Вычегды; в – Бадь-курья; по оси ординат – процент червей на определенном участке жаберного аппарата от общего числа обнаруженных у этой группы хозяев; по оси абсцисс слева направо – распределение спайников на жабрах (1-я, 2-я, 3-я, 4-я), секторах (брюшной, средний, спинной), по половинам жаберного аппарата (левая, правая), n – число экземпляров паразитов, найденных на указанных рыбах.

Таблица 1

**Уровень достоверности различий в распределении червей  
на жабрах язя из разных водоемов**

Водоемы	Участки жаберного аппарата		
	половины жаберного аппарата	жабры	сектора жабр
Озера – р. Вычегда	$\frac{0.118}{> 0.05}$	$\frac{0.41}{> 0.05}$	$\frac{0.345}{> 0.05}$
Озера – Бадь-Курья	$\frac{0.106}{> 0.05}$	$\frac{0.435}{> 0.05}$	$\frac{0.166}{> 0.05}$
Р. Вычегда – Бадь-курья	$\frac{0.2}{> 0.05}$	$\frac{0.474}{> 0.05}$	$\frac{0.374}{> 0.05}$

Примечание. Здесь и в табл. 2-8: в числителе – значение критерия Колмогорова – Смирнова, в знаменателе – P.

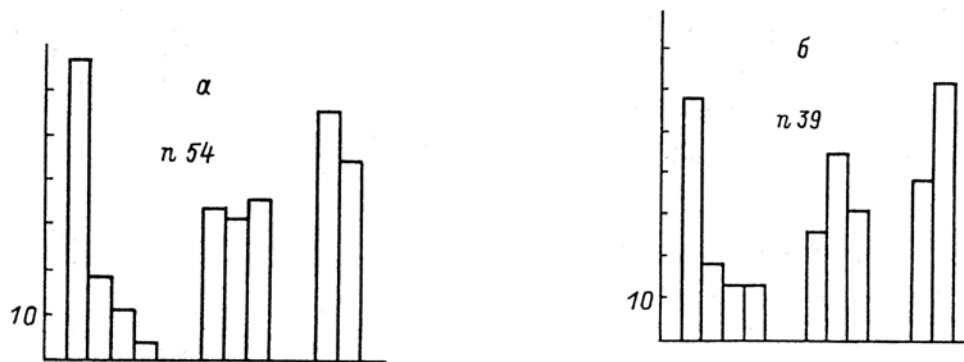


Рис. 2. Распределение червей на жабрах язя с разной длиной тела.

а – длина тела 4.8-19 см; б – длина тела не менее 20 см.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Таблица 2

**Уровень достоверности различий в распределении червей на жабрах язя с разной длиной тела**

Участки жаберного аппарата	Значение критерия Колмогорова-Смирнова
Половины жаберного аппарата	0.814
Жабры	0.514
Сектора жабр	0.366

Примечание.  $P > 0.05$ .

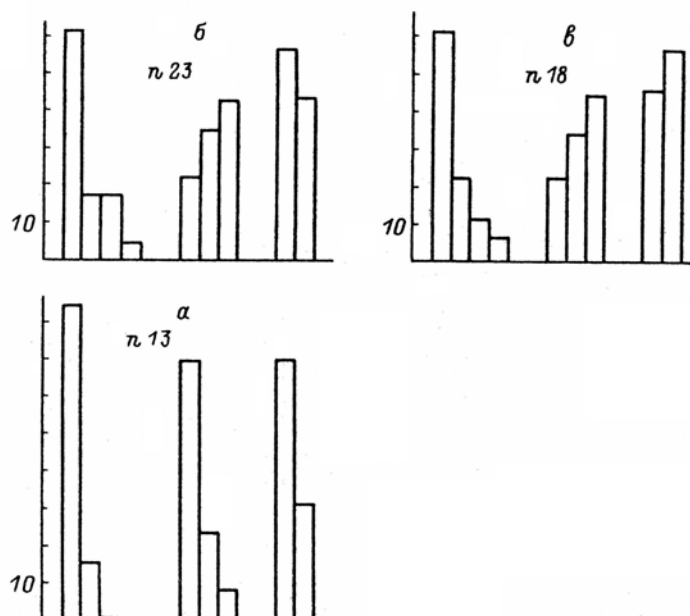


Рис. 3. Распределение спайников на жабрах язя в разные месяцы.

а – июнь; б – июль; в – август.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

**Уровень достоверности различий в распределении червей  
на жабрах язя в разные месяцы**

Сравниваемые месяцы	Участки жаберного аппарата		
	половины жаберного аппарата	жабры	сектора жабр
Июнь – июль	$\frac{0.336}{> 0.05}$	$\frac{0.638}{> 0.05}$	$\frac{1.369}{< 0.05}$
Июнь – август	$\frac{0.681}{> 0.05}$	$\frac{0.646}{> 0.05}$	$\frac{1.291}{> 0.05}$
Июль – август	$\frac{0.384}{> 0.05}$	$\frac{0.159}{> 0.05}$	$\frac{0.029}{> 0.05}$

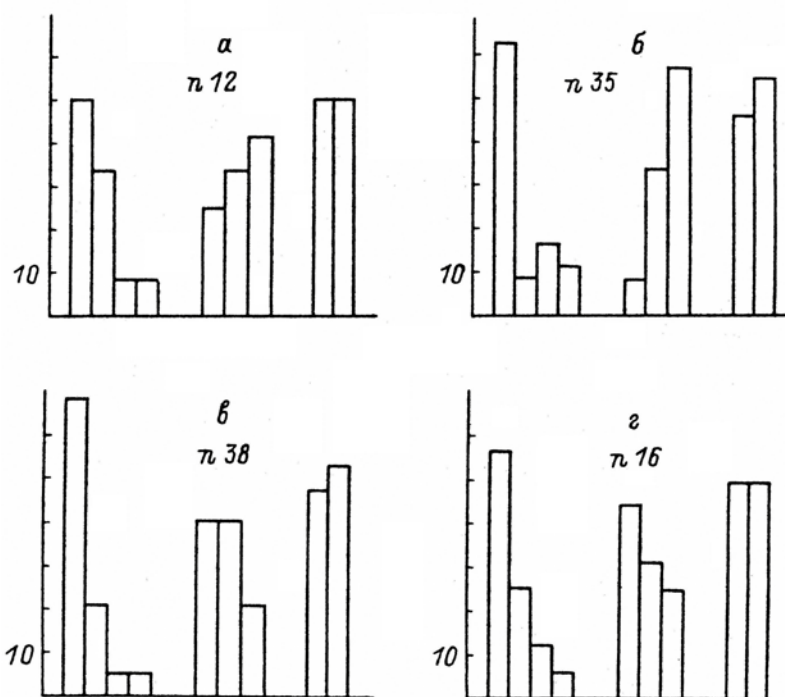


Рис. 4. Распределение паразитов на жабрах язя в разные годы.

а – 1984 г.; б – 1985 г.; в – 1988 г.; г – 1989 г.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

**Уровень достоверности различий в распределении червей  
на жабрах язя, отловленного в разные годы**

Сравниваемые годы	Участки жаберного аппарата		
	половины жаберно-го аппарата	жабры	сектора жабр
1984–1985	$\frac{0.128}{> 0.05}$	$\frac{0.386}{> 0.05}$	$\frac{0.49}{> 0.05}$
1984–1988	$\frac{0.079}{> 0.05}$	$\frac{0.556}{> 0.05}$	$\frac{0.624}{> 0.05}$
1984–1989	$\frac{0.000}{> 0.05}$	$\frac{0.165}{> 0.05}$	$\frac{0.492}{> 0.05}$
1985–1988	$\frac{0.073}{> 0.05}$	$\frac{0.423}{> 0.05}$	$\frac{1.319}{< 0.05}$
1985–1989	$\frac{0.143}{> 0.05}$	$\frac{0.328}{> 0.05}$	$\frac{1.167}{> 0.05}$
1988–1989	$\frac{0.087}{> 0.05}$	$\frac{0.406}{> 0.05}$	$\frac{0.144}{> 0.05}$

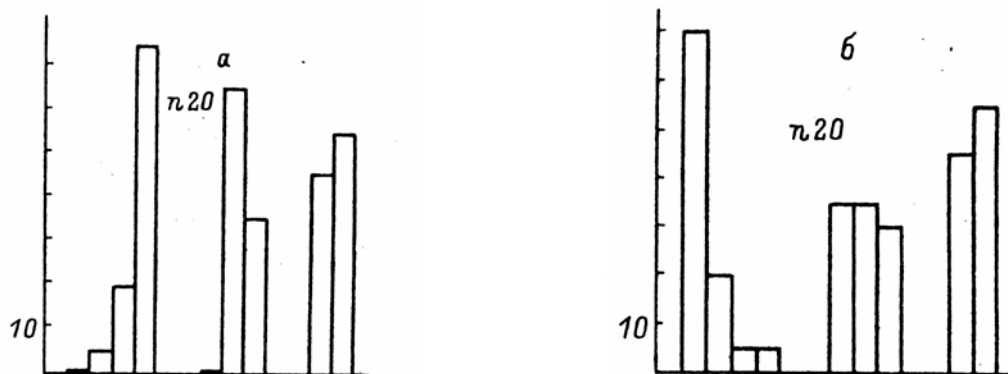


Рис. 5. Распределение моногеней на жабрах язя из оз. Красивое в разные годы.

а – 15-19 июля 1985 г.; б – 16-23 июня 1988 г.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Таблица 5

**Уровень достоверности различий в распределении червей  
на жабрах язя из оз. Красивое в 1985 и 1988 гг.**

Участки жаберного аппарата	Значение критерия Колмогорова-Смирнова	P
Половины жаберного аппарата	0.000	> 0.05
Жабры	2.688	< 0.001
Сектора жабр	1.107	> 0.05

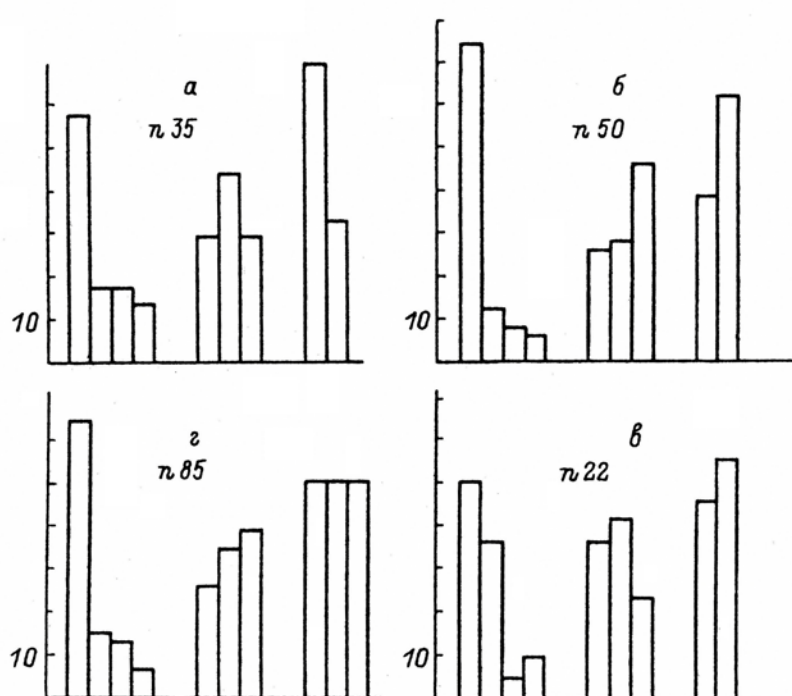


Рис. 6. Распределение диплозоид на жабрах язя при разной численности микропопуляций паразита.

а – 1 экз.; б – 2-5 экз.; в – 6-10 экз.; г – 1-5 экз.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.



**Уровень значимости различий в распределении червей  
на жабрах язя, отловленного в 1988 г. из разных водоемов**

Сравниваемые водоемы	Участки жаберного аппарата		
	половины жаберного аппарата	жабры	сектора жабр
Бадь-курья—оз. Красивое	$\frac{0.243}{> 0.05}$	$\frac{0.293}{> 0.05}$	$\frac{0.097}{> 0.05}$
Р. Вычегда—оз. Красивое	$\frac{0.075}{> 0.05}$	$\frac{0.586}{> 0.05}$	$\frac{0.302}{> 0.05}$
Озера-р. Вычегда	$\frac{0.175}{> 0.05}$	$\frac{0.593}{> 0.05}$	$\frac{0.242}{> 0.05}$

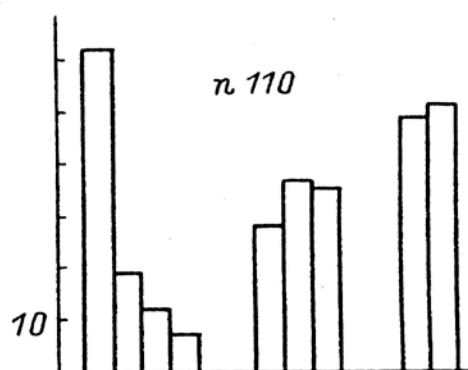


Рис. 7. Распределение *Paradiplozoon megan* на жабрах язя в условиях бассейна среднего течения р. Вычегды.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

**Уровень достоверности различий в распределении спайников  
на жабрах язя при разной интенсивности заражения**

Сравниваемые интенсивности заражения	Участки жаберного аппарата		
	половины жаберного аппарата	жабры	сектора жабр
1–(2–5)	$\frac{1.388}{< 0.05}$	$\frac{0.767}{> 0.05}$	$\frac{0.79}{> 0.05}$
1–(6–10)	$\frac{0.849}{> 0.05}$	$\frac{0.445}{> 0.05}$	$\frac{0.287}{> 0.05}$
(2–5) – (6–10)	$\frac{0.293}{> 0.05}$	$\frac{0.938}{> 0.05}$	$\frac{0.911}{> 0.05}$
(1–5) – (6–10)	$\frac{0.189}{> 0.05}$	$\frac{0.621}{> 0.05}$	$\frac{0.668}{< 0.05}$

## Уровень достоверности различий в заселенности

*Paradiplozoon megan* жабр язя

Сравниваемые пары жабр					
1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
$\frac{5.93}{< 0.01}$	$\frac{8.43}{< 0.01}$	$\frac{10.14}{< 0.01}$	$\frac{0.219}{> 0.05}$	$\frac{0.561}{> 0.05}$	$\frac{0.079}{> 0.05}$
Сектора жабр				Половины жаберного аппарата	
бр.-ср		бр.-сп.		ср.-сп.	
$\frac{0.43}{> 0.05}$		$\frac{0.219}{> 0.05}$		$\frac{0.035}{> 0.05}$	
				Левая-правая	
				$\frac{0.877}{> 0.05}$	

Примечание. В числителе – значения критерия «лямбда», в знаменателе – P; 1-4 – номера жабр; бр. – брюшной сектор; ср. – средний сектор; сп. – спинной сектор.

Черви одинаково заселяют обе половины жаберного аппарата язя, предпочитая 1-ю жабру, тогда как другие заселены ими примерно равным числом особей. Сектора жабр спайники поражают примерно одинаково, но в июне они чаще поселяются на брюшном, а в июле и августе – на спинном секторах. В условиях дефицита кислорода диплозоиды способны менять микролокализацию.

## 2.8. РЕАКЦИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ МОНОГЕНЕЙ (MONOGENEA) НА ГИПОКСИЮ

Г.Н. Доровских<sup>9</sup>

На примере нескольких видов паразитических организмов показано (Пронин, Пронина, 1986; 1988; Пронин и др., 1997) их влияние на интенсивность дыхания хозяев и снижение устойчивости последних к дефициту кислорода. Реакцию на гипоксию самих паразитов исследовали на червях р. *Dactylogyrus* (Изюмова, 1953; 1958; Доровских, Торба, 1985; 1988; Доровских, Матрохния, 1987; Доровских, 1988; 1991) и р. *Paradiplozoon* (Доровских, 1997). Накопленные данные позволяют сделать некоторые обобщения.

В условиях гипоксии ряд исследованных видов моногеней (*D. amphibothrium*, *D. wegneri*, *D. intermedius*, *D. extensus*, *P. megan*) меняют микролокализацию на жабрах рыб, другие (*D. formosus*, *D. vastator*, *D. cordus*) остаются на прежних участках. Паразиты 1-й группы, меняя свое положение на жабрах, переползают либо на концы жаберных лепестков (*D. amphibothrium*, *D. extensus*) – места наилучшей аэрации (Изюмова, 1953), либо на их основание (*D. intermedius*, *D. wegneri*). Диплозоиды с 1-й, 2-й жабр мигрируют на 4-ю и 3-ю, скапливаясь в среднем и меньше в спинном секторах жабр.

При дефиците кислорода в воде у дактилогирид отмечено усиление яйцекладки, что, видимо, является адаптацией, обеспечивающей сохранение популяции. При гибели червей популяция может пополниться особями, вышедшими из этих яиц.

Нарастание гипоксии ведет к снижению числа экземпляров представителей изученных видов дактилогирид (*D. amphibothrium*, *D. wegneri*, *D. intermedius*, *D. extensus*, *D. formosus*, *D. cordus*) на жабрах рыб. Черви становятся вялыми, малоподвижными и отваливаются от жабр. Отпавшие особи сокращены, не реагируют на прикосновение препаровальной иглой.

Таким образом, большинство из исследованных моногеней в ответ на понижение концентрации кислорода в воде меняют микролокализацию, а у червей р. *Dactylogyrus* отмечено еще усиление яйцекладки. Последнее, видимо, имеет место и у диплозоид. У них усиливается яйцекладка на жабрах мертвой рыбы или при сохранении рыбы для вскрытия в ведре с водой.

---

<sup>9</sup> Результаты работы представлены на 3-м Всероссийском международном симпозиуме «Физиологические механизмы природных адаптаций» (Иваново, 1999. С. 45-46).

### 3. ГРУППОВОЙ ЭФФЕКТ У ПАРАЗИТОВ

#### 3.1. ЗАВИСИМОСТЬ ВЕЛИЧИНЫ ГРУПП ЧЕРВЕЙ РОДА *DACTYLOGYRUS* (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDAE) ОТ ЧИСЛЕННОСТИ ИХ МИКРОПОПУЛЯЦИЙ

Г.Н. Доровских<sup>10</sup>

Способность моногеней образовывать скопления на жабрах своих хозяев не вызывает сомнений. Они отмечены у гиродактилюсов (Кулемина, 1979), *Dactylogyrus intermedius*, *D. wegneri*, *D. formosus* (Доровских, Торба, 1985), *D. similis* (Доровских, 1987), *D. amphibothrium* (Доровских, Матрохина, 1987), *D. difformis* (Доровских, 1988а), *D. chranilowi*, *D. falcatus* (Жарикова, Изюмова, 1988; Изюмова, 1988). Показано (Жарикова, Изюмова, 1988), что с увеличением численности дактилогирусов *D. chranilowi* в группе возрастает число отложенных ими яиц. В скоплениях из 40 паразитов, отсаженных в плоскодонные солонки, зарегистрировано наибольшее число яиц. При дальнейшем возрастании численности червей эффект скучивания начинает снижаться. Замечено, что черви образуют агрегации при относительно низкой численности их микропопуляций. Предполагают (Доровских, Торба, 1985; Жарикова, Изюмова, 1988; Герасев, Старовойтов, 1988), что локализация моногеней группой – это адаптация их к перекрестному оплодотворению. Однако до сих пор неясен характер зависимости величины групп от численности микропопуляций червей, не известно, изменяется ли во времени способность червей к образованию агрегаций.

Сбор материала осуществлен в 1982-1988 гг. в районе бассейна среднего течения р. Вычегды (Корткеросский р-н, Коми АССР). Вскрыто 635 экз. плотвы, 247 экз. ерша, 100 экз. красноперки. Собранные материалы обработаны статистически (Ивантер, 1979; Зайцев, 1984).

**Результаты исследования.** Установлено, что между интенсивностью заражения дактилогирусами рыб и числом групп, образованных этими червями, а также числом червей в этих группах имеется достоверная положительная сопряженность (табл. 1, 2), которая описывается уравнениями прямой линии (табл. 3, 4; рис. 1, 2). В табл. 5 приведена оценка уровня достоверности коэффициентов уравнений. В уравнениях 9, 10, 12 оказался недостоверным свободный член, а в уравнении 6 – основной член. Таким образом, с возрастанием численности микропопуляции дактилогирусов увеличивается и количество групп червей, и число последних в этих агрегациях.

Анализ способности паразитов образовывать группы разной численности при изменении численности их микропопуляций показал, что обследованные виды четко делятся по этому признаку на две группы (рис. 3): 1-я группа – *D. similis*, *D. nanus*; 2-я группа – *D. crucifer*, *D. difformis*, *D. amphibothrium*.

<sup>10</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 1991. Т. 25. Вып. 2. С. 234-243.

Таблица 1

**Величина коэффициента сопряженности Спирмена и его доверительная оценка при изучении зависимости величины групп дактилогирусов от численности их микропопуляций**

Показатель	Вид червей					
	<i>D. crucifer</i>	<i>D. similis</i>	<i>D. nanus</i>	<i>D. suecicus</i>	<i>D. difformis</i>	<i>D. amphibothrium</i>
$r_s$	0.973	0.804	0.745	0.900	0.679	0.818
$P <$	0.001	0.001	0.001	0.05	0.001	0.001

Таблица 2

**Величина коэффициента сопряженности Спирмена и его доверительная оценка при изучении зависимости числа групп дактилогирусов от численности их микропопуляций**

Показатель	Вид червей					
	<i>D. crucifer</i>	<i>D. similis</i>	<i>D. nanus</i>	<i>D. suecicus</i>	<i>D. difformis</i>	<i>D. amphibothrium</i>
$r_s$	0.835	0.965	0.895	0.900	0.952	0.936
$P <$	0.001	0.001	0.001	0.05	0.001	0.001

Таблица 3

**Уравнения, описывающие зависимость среднего числа особей дактилогирусов в группах от интенсивности заражения этими червями рыб**

Вид дактилогирусов	Уравнение	Ошибка уравнения	№ уравнения
<i>D. similis</i>	$Y=0.108x+2.128$	0.80	1
<i>D. crucifer</i>	$Y=0.041x+2.169$	0.60	2
<i>D. nanus</i>	$Y=0.203x+1.163$	0.97	3
<i>D. suecicus</i>	$Y=0.900x$	0.59	4
<i>D. difformis</i>	$Y=0.068x+1.203$	0.69	5
<i>D. amphibothrium</i>	$Y=0.040x+2.070$	0.84	6

Примечание. Здесь и в табл. 4:  $x$  — интенсивность заражения;  $y$  — среднее число червей в группе (здесь) или количество групп дактилогирусов, приходящихся на 1 рыбу в табл. 4.

Таблица 4

**Уравнения, описывающие зависимость числа групп, образуемых дактилогирусами, от интенсивности заражения ими рыб**

Вид дактилогирусов	Уравнение	Ошибка уравнения	№ уравнения
<i>D. similis</i>	$y=0.185x+0.846$	0.59	7
<i>D. crucifer</i>	$y=0.233x+0.288$	1.03	8
<i>D. nanus</i>	$y=0.190x+0.220$	0.53	9
<i>D. suecicus</i>	$y=0.340x-0.200$	0.21	10
<i>D. difformis</i>	$y=0.300x-0.740$	0.67	11
<i>D. amphibothrium</i>	$Y=0.220x+0.070$	0.64	12

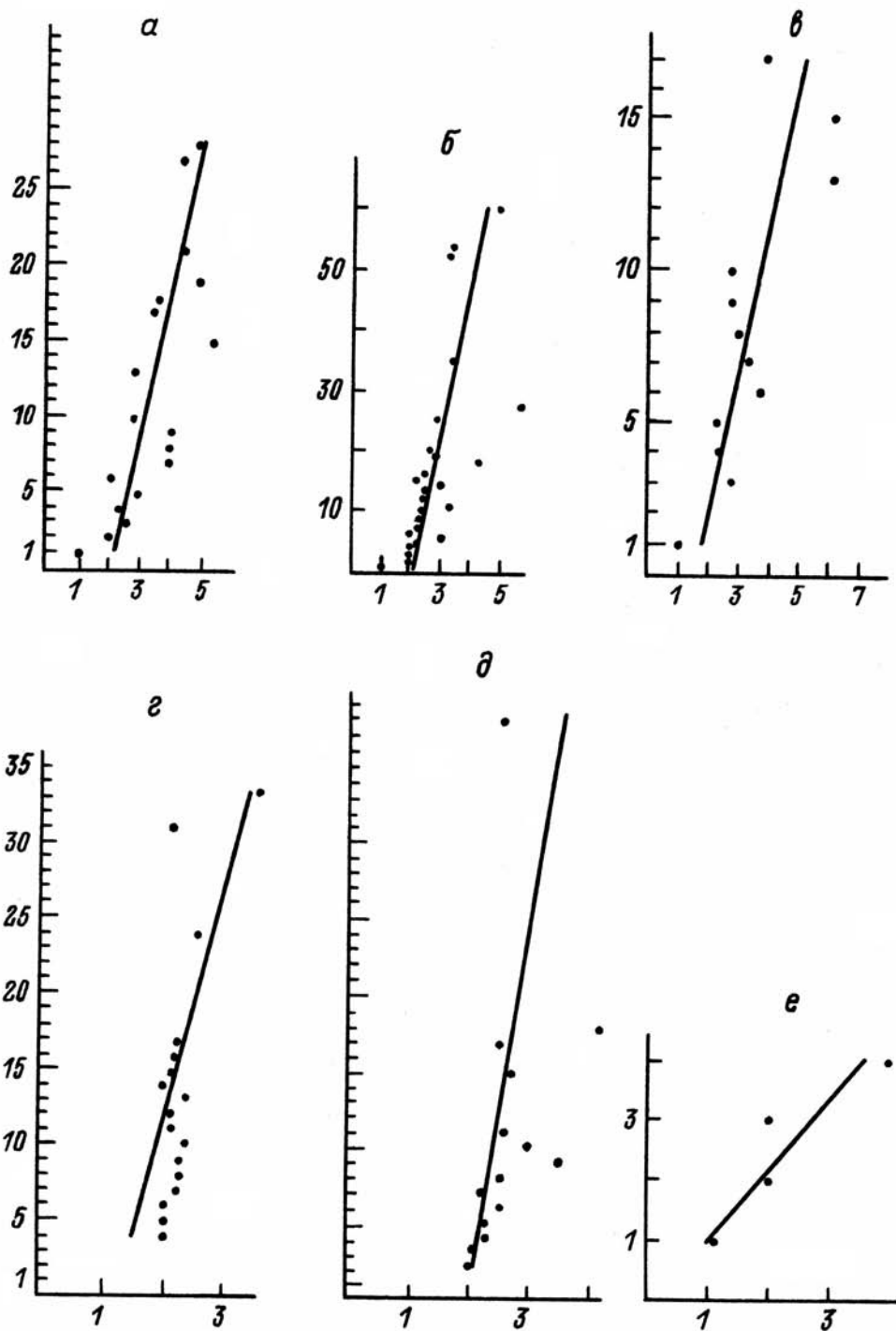


Рис. 1. Зависимость среднего числа особей дактилогирусов в группе от интенсивности заражения этими червями рыб.

По оси ординат – интенсивность заражения (экз.); по оси абсцисс – среднее число червей в группе (экз.); а – *Dactylogyrus similis*; б – *D. crucifer*; в – *D. nanus*; г – *D. difformis*; д – *D. amphibothrium*; е – *D. suecicus*.

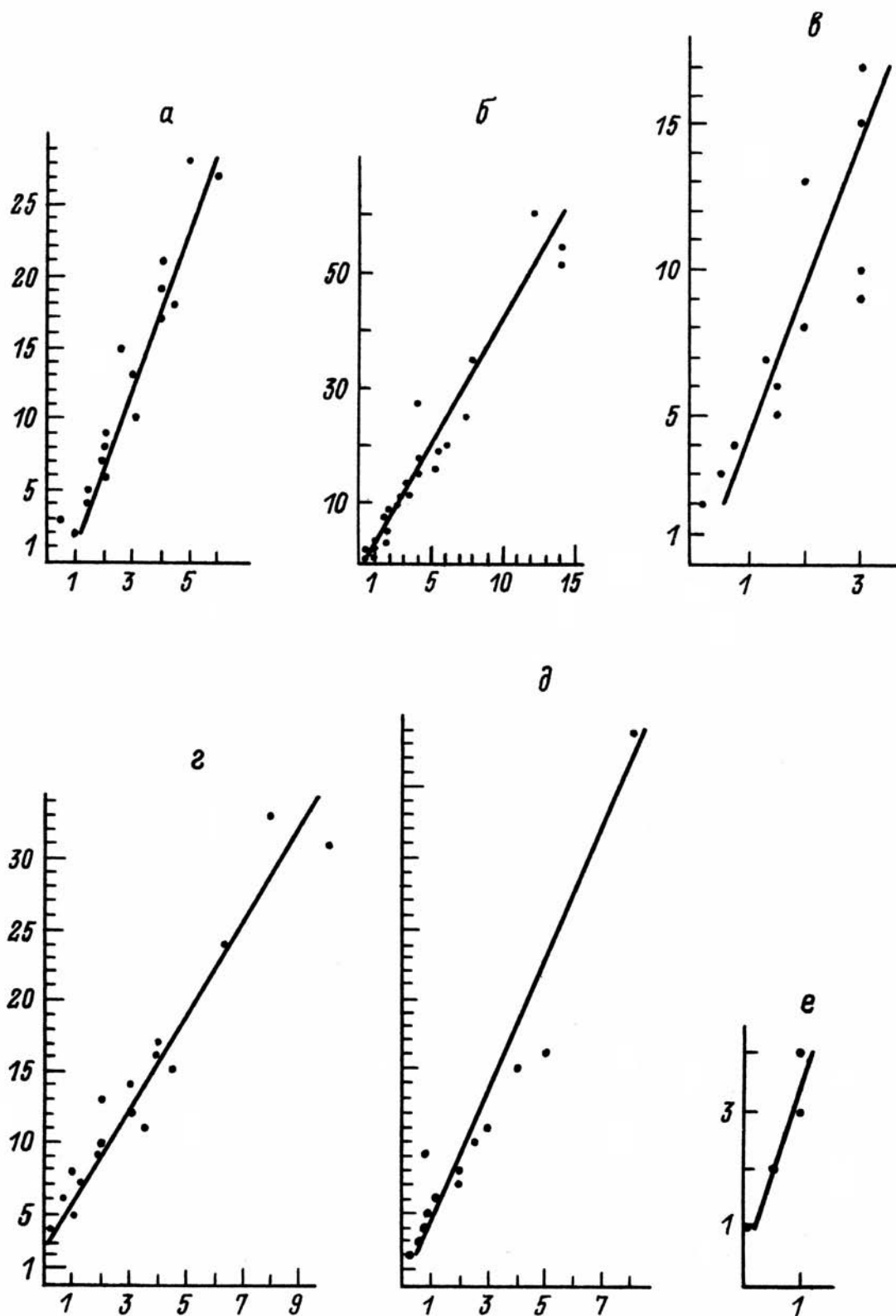


Рис. 2. Зависимость числа групп дактилогирусов от интенсивности заражения последними рыб.

По оси ординат – интенсивность заражения (экз.); по оси абсцисс – число групп (экз.).

Остальные обозначения как на рис. 1.

Таблица 5

## Оценка уровня достоверности значений коэффициентов уравнений регрессии

Член уравнения	Показатель точности	Номер уравнения					
		1	2	3	4	5	6
a <sub>0</sub>	t	7.766	12.466	3.904	0.000	5.371	6.273
	P	<0.001	<0.001	<0.01	0.000	<0.001	<0.001
a <sub>1</sub>	t	6.520	5.872	5.256	6.362	5.103	1.673
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.05	<0.001	>0.05

Таблица 5 (окончание)

Член уравнения	Показатель точности	Номер уравнения					
		7	8	9	10	11	12
a <sub>0</sub>	t	4.015	3.349	1.028	1.221	3.342	0.279
	P	<0.001	<0.01	>0.05	>0.05	<0.01	>0.05
a <sub>1</sub>	t	15.168	19.886	9.414	6.775	23.278	12.104
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.05	<0.001	<0.001

Примечание. a<sub>0</sub> – свободный член уравнения; a<sub>1</sub> – член уравнения при x.

Таблица 6

Оценка уровня достоверности различий в распределении червей с плотвы между группами с разным числом особей в некоторые периоды летнего сезона года

Вид дактилогирусов	Показатель	Дата		
		6.06–9-13.06	9-13.06–16-30.06	16-30.06–2-9.07
<i>D. crucifer</i>	$\lambda$	1.250	0.924	0.478
	P>	0.05	0.05	0.05
<i>D. nanus</i>	$\lambda$	0.569	1.120	0.496
	P>	0.05	0.05	0.05
<i>D. similis</i>	$\lambda$	1.150	1.000	0.615
	P>	0.05	0.05	0.05

Таблица 7

Оценка уровня достоверности различий в распределении *D. difformis* с красноперки между группами с разным числом особей в некоторые периоды летнего сезона года

Показатель	Дата		
	V – VI-VII	VII-I – 2.VIII	1-2.VIII-II – 28.VIII
$\lambda$	0.656	0.346	0.212
P>	0.05	0.05	0.05



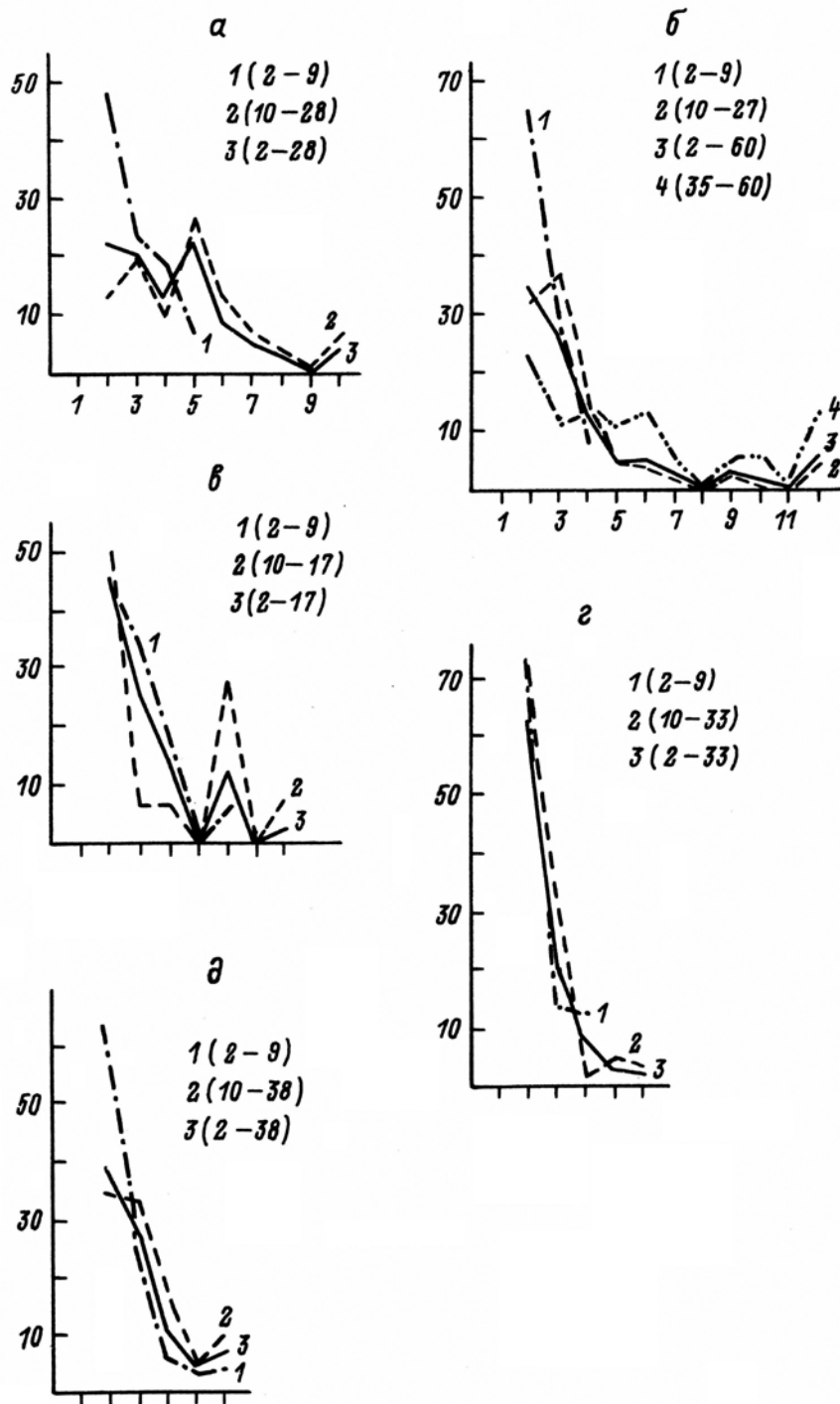


Рис. 3. Образование групп червей с разным числом особей при изменении интенсивности заражения ими хозяев.

По оси ординат – процент особей дактилогирусов, участвующих в образовании групп с разным числом червей, от количества найденных паразитов на рыбах, зараженных с той или иной интенсивностью; по оси абсцисс – число групп червей. Числа – номера кривых линий, в скобках – интенсивность заражения червями рыб.

Остальные обозначения как на рис. 1.

Черви 1-й группы при интенсивности инвазии ими рыб свыше 9 экз. паразита на 1 экз. хозяина проявляют тенденцию к формированию скоплений из 2-3 и 5-6 особей, тогда как черви 2-й группы при любой интенсивности заражения преимущественно агрегируются по 2-3 особи. Общим для всех пяти видов является то, что при интенсивности инвазии 2-9 особей паразита на 1 рыбу они формируют группы, в основном состоящие из 2-3 особей. Дактилогирозы с плотвы образуют скопления, состоящие не только из червей одного вида, но и из особей, принадлежащих к разным видам. Наибольшее количество смешанных групп создают те виды, которые имеют наибольшую численность ( $r_s=0.9$ ;  $P < 0.05$ ). Однако из этого правила есть исключение (рис. 4). Так, *D. similis*, имея большую численность нежели *D. nanus*, тем не менее образует меньше таких групп. Если же проанализировать это явление исходя из данных о числе таких групп, приходящихся на 1 экз. дактилогироза конкретного вида, который входит в состав этой группы, то оказывается, что виды, отличающиеся наименьшей численностью, имеют больший процент особей, участвующих в образовании таких скоплений ( $r_s = -0.9$ ;  $P < 0.05$ ). Это *D. fallax*, *D. suecicus*, *D. nanus* (рис. 4). Заметна тенденция червей к образованию агрегаций прежде всего с *D. crucifer*, а затем с *D. nanus* (рис. 5). *D. similis* же в отличие от других видов (исключение составил *D. crucifer*) чаще прикрепляется к жаберному лепестку рядом с *D. nanus*.

Биологический смысл таких смешанных скоплений червей пока неясен.

Дактилогирозы в разные периоды летнего сезона года образуют неодинаковое число групп. Меняется также и доля червей, участвующих в их образовании. Так, у *D. crucifer* и *D. difformis* отчетливо заметно изменение в разные периоды года доли червей, участвующих в образовании скоплений. У *D. nanus* снижение доли таких червей происходит во 2-й половине июня, у *D. similis* и *D. amphibothrium* во 2-й половине июня – в 1-й половине июля (рис. 6). В то же время у *D. similis*, *D. nanus*, *D. amphibothrium* изменение числа групп червей в те же периоды статистически недостоверно. У *D. Crucifer* достоверное уменьшение количества групп отмечено только во 2-й половине июня – 1-й половине июля. У *D. difformis* в этот период наблюдается увеличение числа групп, а в августе во 2-й его половине – уменьшение. Средняя численность этих скоплений также не оставалась постоянной на протяжении периода работы. Исключение составил только *D. nanus*, численность групп которого была в мае-июле статистически одинакова (рис. 6).

Таблица 8

**Оценка уровня достоверности различий в распределении *D. amphibothrium* с ерша между группами с разным числом особей в некоторые периоды летнего сезона года**

Показатель	Дата		
	1.15.06. – 16-30.06	16-30 06 – 1-15.07	1-15.07 – 16-31.07
$\lambda$	0.346	1.039	0.745
$P>$	0.05	0.05	0.05

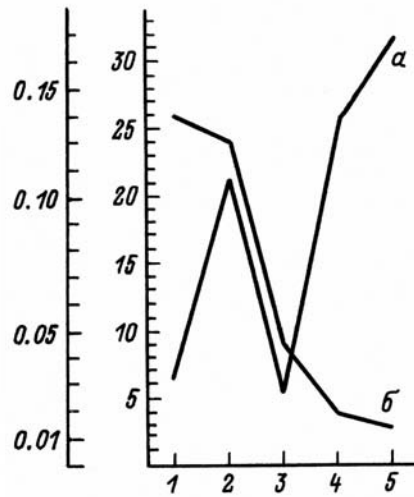


Рис. 4. Число смешанных групп, образуемых каждым из 5 видов дактилогирусов в с плотвы.

По оси ординат (слева направо) – число групп, приходящихся на 1 экз. паразита каждого вида; число смешанных групп. По оси абсцисс: – *Dactylogyrus crucifer*; 2 – *D. nanus*; 3 – *D. similis*; 4 – *D. suecicus*; 5 – *D. fallax*, а – процент червей конкретного вида, участвующих в образовании смешанных групп, от числа найденных паразитов этого же вида; б – число смешанных групп, образуемых каждым видом дактилогирусов.

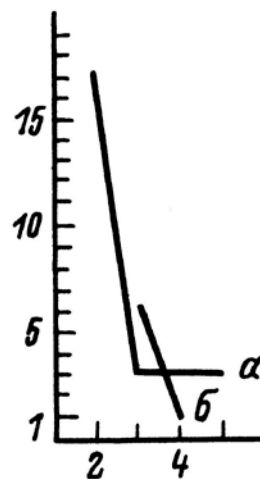


Рис. 5. Число смешанных групп, образованных *Dactylogyrus crucifer* (а) и *D. nanus* (б) с другими видами червей.

По оси ординат – число смешанных групп. По оси абсцисс – виды червей. Обозначения такие же, как на рис. 4.

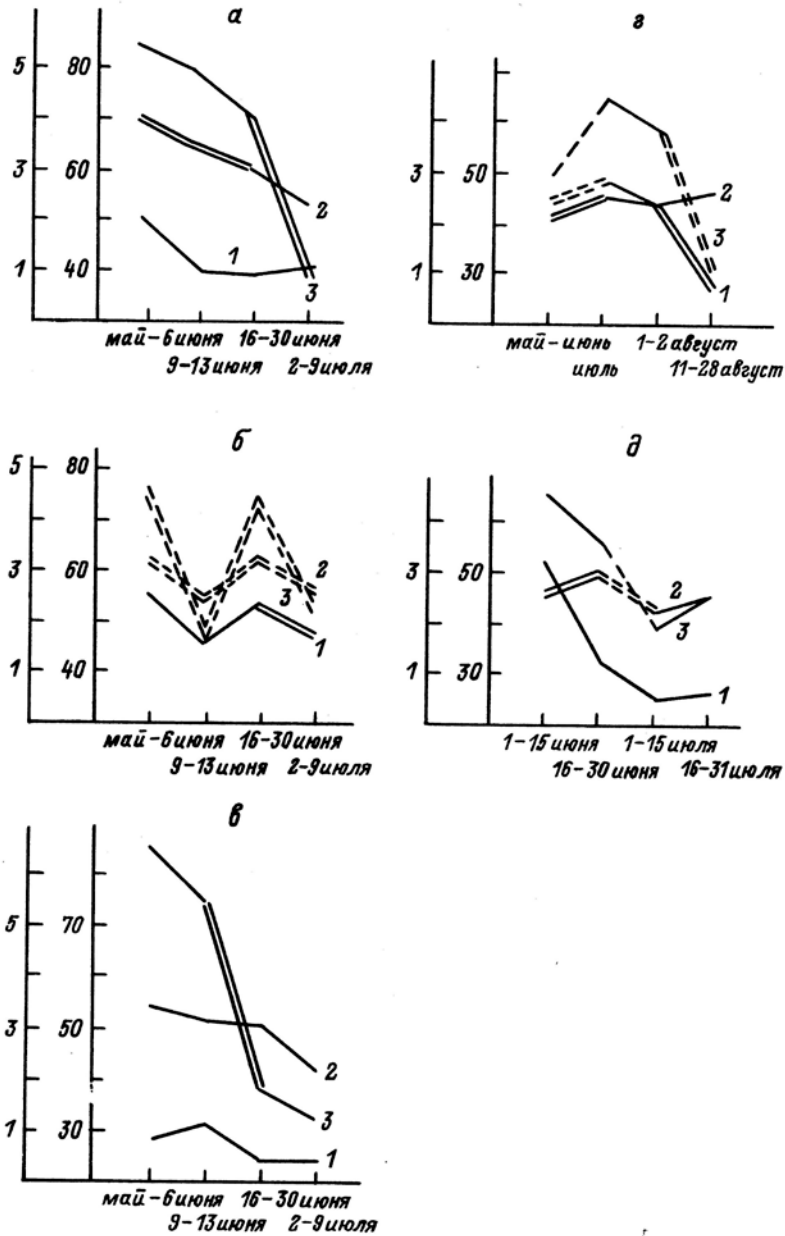


Рис. 6. Изменение числа групп червей (1), числа червей в группе (2) и доли червей, образующих группы (3), в разные периоды летнего сезона года (по материалам 1983-1988 гг.). По оси ординат (слева направо) – число групп червей (экз.), число червей в группе (экз.), процент червей, участвующих в образовании групп (%); по оси абсцисс – даты. Одна линия – различия недостоверны ( $P > 0.05$ ), две линии – различия достоверны на первом уровне значимости ( $P < 0.05$ ); пунктирная линия – различия достоверны на втором уровне значимости ( $P < 0.01$ ); две пунктирные линии – различия достоверны на третьем уровне значимости ( $P < 0.001$ ). Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Наряду со всем сказанным характер распределения дактилогирусов всех пяти видов по разным группам оставался неизменным на протяжении всего периода наблюдений (табл. 6-8). У *D. similis* она в эти сроки уменьшалась, у *D. crucifer* и *D. amphibothrium* то уменьшалась, то повышалась, у *D. difformis* она существенно изменилась только в начальный период.

**Обсуждение результатов.** Анализ данных, отраженных на рис. 6, показывает, что изменения в доле червей, формирующих группы, а также числа скоплений и числа особей в группе связаны прежде всего с изменениями, происходящими в возрастной структуре популяций дактилогирусов. Так, у *D. similis* в указанный на рис. 6 период встречаются только яйцекладущие особи и черви с атрофированным яичником, которые в первой декаде июля исчезают (Доровских, 1987), в соответствии с чем естественно уменьшается и количество агрегаций и доля червей, образующих их.

В отношении *D. difformis* уже отмечалось (Доровских, 1988а), что в разные периоды летнего сезона года на разных участках жаберных лепестков наблюдается разное количество дактилогирусов, сидящих группами, причем 1-2 августа их было больше, чем 11-го. Это связано с увеличением к середине месяца числа молодых червей и уменьшением количества старых особей. Сейчас на большем объеме материала эти результаты и выводы подтверждены. Действительно к 11-28 августа отмечено снижение доли *D. difformis*, находящихся в скоплениях, самих агрегаций, но при этом число особей в группах не изменялось. Увеличение же доли червей, входящих в группы, числа последних и особей в них в июле обусловлено созреванием дактилогирусов (Доровских, 1988б). Это тем более вероятно, так как известно (Доровских, Торба, 1985; Доровских, Матрохина, 1987; Доровских, 1988а; Жарикова, Изюмова, 1988), что группы образуют только готовые к размножению особи.

У *D. nanus* первые молодые черви отмечены во 2-й декаде июня, в конце июня они составили около 50% от всех просмотренных паразитов этого вида, в 1-й декаде июля почти все черви были молодыми. Таким образом, и здесь уменьшение доли дактилогирусов, образующих группы, связано с уменьшением числа половозрелых особей. То же самое отмечено и у *D. amphibothrium*, но появление молоди у этого вида моногеней начинается на полмесяца раньше (Доровских, 1988б).

У *D. crucifer* снижение числа групп и доли паразитов, входящих в их состав, 9-13 июня также совпало с появлением молоди. Причины, вызвавшие последующий подъем и спад доли агрегированных паразитов, числа особей в этих группировках, а также спад числа скоплений, отмеченный к 2-9 июля, пока не ясны, хотя известно (Доровских, 1988б), что в первой половине июля у *D. crucifer* в популяциях встречаются исключительно молодые особи.

Исходя из сказанного, с определенной долей уверенности можно утверждать, что изменение доли червей, образующих группы, числа последних, а также числа особей в группах связано с изменением возрастного состава популяций, разбираемых видов паразитов в течение мая-июля, а в случае с *D. difformis* и августа.

## 4. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ПАРАЗИТОВ

### 4.1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ *LERNAEA CYPRINACEA* (COPEPODA: *LERNAEIDAE*) В ПОПУЛЯЦИИ КАРАСЯ

Г.Н. Доровских<sup>11</sup>

Сейчас широко разворачиваются популяционные исследования паразитов рыб (Иешко, 1988 и др.), в частности выясняется роль размерно-возрастных (Иешко, 1983 и др.) и половых (Жарикова, 1984 и др.) группировок хозяев в поддержании численности разных видов паразитов. Однако подобные данные отсутствуют в отношении лерней и их хозяев.

**Материал и методика.** Сбор материала осуществляли 30 мая, 1-3 и 25-30 июня 1984 г. по общепринятой методике. Карасей отлавливали из оз. Длинное, расположенного на территории биостанции СыктГУ, которая находится в 60 км от г. Сыктывкара вверх по течению р. Вычегды.

Оз. Длинное – это старица со средней глубиной около 1.5 м, площадью менее 1 га, с хорошо развитой водной растительностью. Озеро с элементами дистрофикации, в половодье промывается речной водой. Летом вода в нем прогревается до 20.1–21.4°. Ихтиофауна представлена почти исключительно карасем, другие виды рыб представлены единичными экземплярами.

Всего вскрыто 164 карася. Экстенсивность заражения рачками рыб составила 56.0% при интенсивности инвазии 1-7 экз.

Все материалы обработаны статистически (Ивантер, 1979; Зайцев, 1984). Согласование теоретических и эмпирических кривых численности в тех случаях, где для этого было достаточно данных, определяли по критерию хи-квадрат, в случаях, когда данных не хватало для подсчета числа степеней свободы, это соответствие определяли по критерию Колмогорова с привлечением таблицы «Критические значения для наибольшего отклонения эмпирического распределения от теоретического (критерий Колмогорова)» (Большев, Смирнов, 1983).

**Результаты исследования и их обсуждение.** При анализе зараженности рачками карасей в мае и июне 1984 г. установлено, что в первый месяц рыбы сильнее поражены паразитами, чем во второй (табл. 1), недостоверные различия отмечены только в экстенсивности инвазии (табл. 2). В первых и последних числах июня показатели зараженности остаются статистически одинаковыми.

---

<sup>11</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 1993. Т. 27. Вып. 1. С. 90-96.

Таблица 1

**Динамика зараженности лернеями карася из оз. Длинное  
в первой половине лета 1984 г.**

Показатель зараженности	30 мая	1-3 июня	25-30 июня
Экстенсивность инвазии (%)	76.5±10.3	56.2±5.8	56.8±5.7
Интенсивность инвазии (экз.)	1-6	1-7	1-6
Индекс обилия (экз.)	2.2±0.53	1.2±0.18	1.2±0.16
Число исследованных рыб (экз.)	17	73	74

Таблица 2

**Уровень значимости различий в зараженности рачками карася  
в разные периоды весенне-летнего сезона**

Показатель зараженности	Показатель точности	Сравниваемые периоды		
		30.05–1-3.06	30.05–25-30.06	1-3.06–25-30.06
Экстенсивность инвазии (%)	$t_{\phi}$	184.5	2	0.074
	P	<0.001	<0.05	>0.05
Интенсивность инвазии (экз.)	$\lambda_{\phi}$	0.884	0.893	0.345
	P	>0.05	>0.05	>0.05

Таблица 3

**Зараженность рачками разных размерных групп карася  
из оз. Длинное в июне 1984 г.**

Показатель зараженности	Размерные группы карася		
	мелкая рыба (L=8-11 см)	рыба средних размеров (L=12-18см)	крупная рыба (L= 18.5-34 см)
Экстенсивность инвазии (%)	27.03±7.3	86.21±6.4	77.78±13.8
Индекс обилия (экз.)	0.59±0.15	1.62±0.24	2.33±0.65
Число вскрытых рыб (экз.)	39	29	8

Таблица 4

**Уровень значимости различий в зараженности рачками разных размерных групп карася из оз. Длинное в июне 1984 г.**

Показатель зараженности	Показатель точности	Сравниваемые размерные группы		
		мелкая рыба–рыба средних размеров	мелкая рыба–крупная рыба	крупная рыба–рыба средних размеров
Экстенсивность инвазии (%)	$t_{\phi}$	6.101	3.172	0.562
	P	<0.01	<0.01	>0.05
Индекс обилия (экз.)	$\lambda_{\phi}$	2.396	1.44	0.71
	P	0.001	0.05	>0.05

Таблица 6

**Изменение зараженности лернеями самок и самцов карася в течение июня**

Показатель зараженности	1–3 июня		25–30 июня	
	самцы	самки	самцы	самки
Экстенсивность инвазии (%)	50.0±7.7	64.5±8.6	47.28±8.3	65.8±7.7
Интенсивность инвазии (экз.)	1–5	1–7	1–3	1–6
Индекс обилия (экз.)	1.04±0.2	1.45±0.28	0.75±0.16	1.55±0.26
Число вскрытых рыб (экз.)	42	31	36	38

Таблица 7

**Зараженность рачками самок и самцов карася в июне**

Показатель зараженности	Самцы	Самки
Экстенсивность инвазии (%)	48.7±5.65	65.2±5.74
Индекс обилия (экз.)	0.78±0.15	1.51±0.19
Число вскрытых рыб	78	69

Поскольку известно (Бреев, 1972; Иешко, 1983), что разные размерно-возрастные группировки хозяина играют неодинаковую роль в поддержании численности паразитов, сравнили зараженность рачками карасей с разной длиной тела (табл. 3). Статистический анализ показал, что мелкие караси по всем показателям значительно слабее поражены рачками, чем рыбы средних и крупных размеров (табл. 4). В то же время рыбы последних двух размерных групп статистически не отличаются друг от друга по зараженности рачками.



Таблица 5

**Параметры распределения лерней у карася из оз. Длинное в июне 1984 г.**

Дата июнь	Размерная группа карася	Пол карася	n	M	m <sub>M</sub>	S <sup>2</sup>	s <sup>2</sup> /M	K	χ <sup>2</sup>	K(λ)	P (%)	Тип распределения
1–30	Мелкая рыба	Самцы+самки	37	0.49	0.28	1.42	2.91	0.38		0.13	>>20	НБР
1–30	Все группы	Самки	69	1.51	0.19	2.52	1.67	4	3.79		<5	НБР
1–30	« »	Самцы	78	0.91	0.13	1.33	1.46	1.04	3.9		<5	НБР
1–3	« »	Самки	31	1.45	0.28	2.1	1.45	3.22	1.85		<20	НБР
25–30	« »	Самки	38	1.55	0.26	2.52	1.63	2.18	3.54		<10	НБР
1–3	« »	Самцы	42	1.04	0.2	1.08	1.04		7.66		<2.5	Распределение Пуассона
25–30	« »	Самцы	36	0.75	0.16	0.56	0.75		6.79		<1 >10	Нормальное и показательное распределения
1–30	Мелкая рыба	Самцы	23	0.43	0.18	0.71	1.64	0.44		0.2	>>20	НБР
1–30	« »	Самки	16	0.63	0.29	1.32	2.11	0.39		0.23	>>20	НБР
1–30	Рыба средних и крупных размеров	Самки	25	2.04	0.33	2.71	1.33	6.21	0.05		>80	НБР
1–30	Рыба средних размеров	Самцы	11	1.36	0.24	0.65	0.48			0.3	>>20	Биномиальное распределение

Примечание. НБР – негативное биномиальное распределение.

Определение типа распределения частот встречаемости рачков у рыб указанных трех размерных групп показало, что у мелкого карася распределение лерней хорошо аппроксимируется отрицательным биномиальным распределением (рис. 1а; табл. 5), тогда как у рыб двух других групп характер распределения частот встречаемости паразитов установить не удалось.

Таким образом, и этот факт указывает на разную роль размерных групп карася в поддержании численности копепод.

Попытались выяснить изменение зараженности паразитами хозяев разного пола в течение июня (табл. 6). Оказалось, что в начале ( $t_{\phi}=1.283$ ,  $P>0.05$ ,  $\lambda=0.614$ ,  $P>0.05$ ) и в конце июня ( $t_{\phi}=1.646$ ,  $P>0.05$ ,  $\lambda=1.084$ ,  $P>0.05$ ) самки и самцы достоверно не отличаются друг от друга по этим показателям. То же самое наблюдается и в уровне инвазии хозяев каждого пола в отдельности (самцы:  $t_{\phi}=0.273$ ,  $P>0.05$ ,  $\lambda=0.488$ ,  $P>0.05$ ; самки:  $t_{\phi}=0.115$ ,  $P>0.05$ ,  $\lambda=0.359$ ,  $P>0.05$ ). В целом же за весь июнь различия в зараженности лернеями хозяев обоих полов имеют место (табл. 7). Однако если по экстенсивности инвазии они достоверны ( $t_{\phi}=2.115$ ,  $P<0.05$ ), то по интенсивности заражения нет ( $\lambda=0.992$ ,  $P>0.05$ ). Таким образом, число самок карася, зараженных рачками, выше, чем самцов, но в среднем на хозяев и того и другого пола приходится примерно равное число экземпляров паразита. Последнее, видимо, не отражает истинного положения дел, так как, несмотря на то что самок вскрыто меньше на 9 экз., чем самцов, с них снято достоверно большее количество лерней (104 и 71 экз. соответственно;  $t_{\phi}=4.74$ ,  $P<0.01$ ). Если учесть, что соотношение полов в популяции карася близко 1:1 ( $t_{\phi}=1.01$ ,  $P=0.68$ ), то можно заключить, что именно самки несут основную нагрузку в поддержании численности этого паразита. Определение характера распределения частот встречаемости рачков у самок и самцов карася показало, что у самок только в начале июня он в наибольшей степени соответствует отрицательному биномиальному распределению, но и в этом случае его соответствие не превышало 20% (табл. 5). У самцов характер распределения лерней установить в тот же период не удалось. Эти расчеты позволяют предположить, что караси разного пола выполняют неодинаковую роль в поддержании численности разбираемого вида рачков.

В каждой из размерных групп карася сравнили по уровню зараженности рачками самок и самцов (табл. 8). Эти различия оказались статистически недостоверны (табл. 9). В то же время мелкие самцы статистически достоверно отличаются по всем показателям инвазии рачками от самцов со средней длиной тела (табл. 10). То же отмечено и для самок с той же длиной тела. Крупные самки по тем же критериям сходны с самками второй размерной группы, а от самок с малой длиной тела отличаются только по экстенсивности заражения, тогда как по индексу обилия эти различия статистически недостоверны, но последнее, видимо, объясняется недостаточностью объема выборки в отношении крупных самок, о чем говорит и значительная величина критерия Колмогорова-Смирнова (табл. 10).

Таким образом, можно утверждать, что самки со средней и наибольшей длиной тела представляют единую группу по отношению к рачкам.

Таблица 8

**Зараженность рачками разных размерных групп самок и самцов карася**

Пол карасей	Показатель зараженности	Размерные группы карася		
		мелкая рыба	рыба средних размеров	крупная рыба
Самцы	Экстенсивность инвазии (%)	26.09±9.2	90.91±8.7	0
	Интенсивность инвазии (экз.)	0.44±0.18	1.36±0.24	0
	Число вскрытых рыб (экз.)	23	11	1
Самки	Экстенсивность инвазии (%)	31.25±11.6	83.33±8.8	85.71±13.2
	Интенсивность инвазии (экз.)	0.63±0.29	2.00±0.42	2.14±0.51
	Число вскрытых рыб (экз.)	16	18	7

Таблица 9

**Уровень значимости различий в зараженности рачками разных размерных групп самок и самцов карася из оз. Длинное**

Показатель зараженности	Размерные группы карася		
	Показатель точности	мелкая рыба	рыба средних размеров
Экстенсивность инвазии (%)	F	0.125	0.358
	P>	0.05	0.05
Индекс обилия (экз.)	$\lambda$	0.192	0.491
	P>	0.05	0.05

Таблица 10

**Уровень значимости различий в зараженности рачками самок и самцов карася с разной длиной тела**

Показатель зараженности	Показатель точности	Самки		Самцы	
		мелкая рыба–рыба средних размеров	мелкая рыба–крупная рыба	рыба средних размеров–крупная рыба	мелкая рыба–рыба средних размеров
Экстенсивность инвазии (%)	F	10.494	6.77	0.022	15.796
	P	<0.01	<0.05	<0.05	<0.001
Интенсивность инвазии (экз.)	$\lambda$	1.516	1.299	0.588	1.768
	P	<0.05	>0.05	>0.05	<0.01

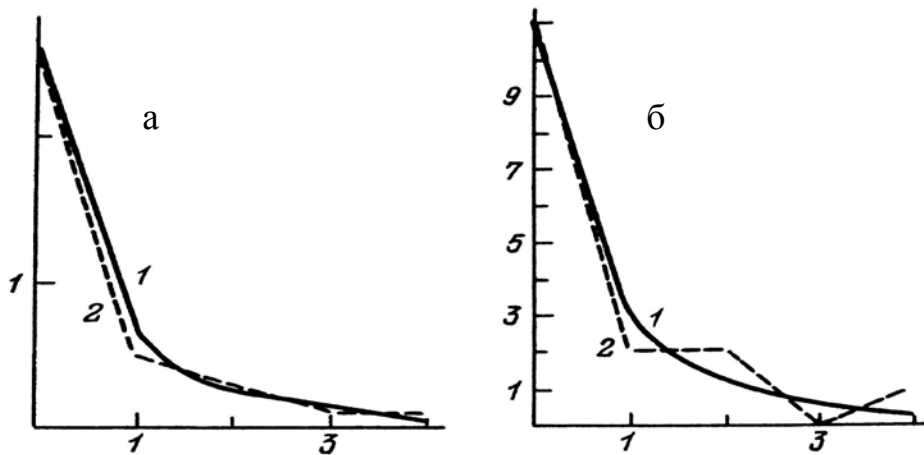


Рис. 1. Распределение раков у карасей в июне 1984 г.

1 – теоретический ряд негативного биномиального распределения; 2 – эмпирическое распределение; по оси ординат – частоты; по оси абсцисс – количество копепод на одной особи хозяина.

а – у карасей с наименьшей длиной тела.  $n=37$ ,  $M=0.49$ ,  $K=0.38$ ,  $P \gg 0.2$ .

б – у самок карася ( $L=8-11$  см).  $n=16$ ,  $M=0.63$ ,  $K=0.39$ ,  $P \gg 0.2$ .

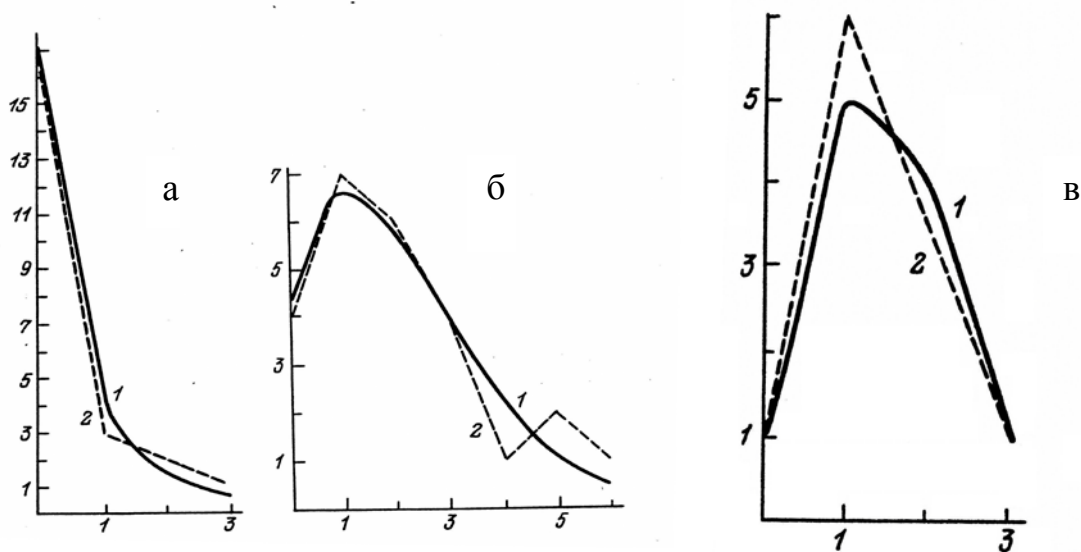


Рис. 2 . Распределение рачков у карасей.

а – у самцов карася ( $L=8-11$  см).  $n=23$ ,  $M=0.43$ ,  $K=0.44$ ,  $P \gg 0.2$ .

б – у самок карася ( $L=12-34$  см).  $n=25$ ,  $M=2.04$ ,  $K=6.21$ ,  $0.9 > P > 0.8$ .

в – у самцов карася ( $L=12-18$  см).  $n=11$ ,  $M=1.36$ ,  $P \gg 0.2$ .

1 – теоретический ряд биномиального распределения; 2 – эмпирическое распределение, Остальные обозначения, как на рис. 1.

Определение характера распределения частот встречаемости копепод у самок и самцов, принадлежащих к разным размерным группам, показало, что у самцов и самок с наименьшей длиной тела (рис. 1б, 2а; табл. 5), а также у группы самок со средней и наибольшей длиной тела (рис. 2б; табл. 5) частоты встречаемости лерней удовлетворительно аппроксимируются кривой отрицательного биномиального распределения. При этом коэффициент агрегации «К» у рыб малых размеров по своему значению близок к таковому для рачков с рыб с той же длиной тела (рис. 1а; табл. 10), тогда как у группы самок с большей длиной тела значение коэффициента «К» выше, чем у рыб с малой длиной тела, более чем в 14 раз. Известно (Федоров, 1981), что экспонента «К» возрастает по мере возрастания плотности популяции паразитов. Следовательно, самки крупных и средних размеров несут действительно большее число копепод, чем рыбы с малой длиной тела.

У самцов со средней длиной тела распределение встречаемости рачков удовлетворительно описывается кривой биномиального распределения (рис. 2в; табл. 5).

Разные типы распределения частот встречаемости паразита у самок и самцов крупных размеров в конечном счете свидетельствуют о разной интенсивности заражения копеподами этих групп карася, т.е. о разной роли самок и самцов карася средних и крупных размеров в поддержании численности лерней.

Исходя из сказанного, можно утверждать, что карась с малой длиной тела, а также самцы и самки карася со средней и наибольшей длиной тела, видимо, представляют собой три отличные друг от друга по выполняемой ими роли в поддержании численности лерней группировки хозяина. Основной из них является группа самок со средней и наибольшей длиной тела.

Результаты исследования еще раз доказывают неравноценность разных групп хозяина в поддержании численности паразита.

**4.2. CYSTIDICOLOIDES TENNUISSIMA (NEMATODA:  
ASCAROPHIDIDAE) В ПОПУЛЯЦИЯХ СВОИХ ХОЗЯЕВ  
В УСЛОВИЯХ БАССЕЙНА РЕКИ МЕЗЕНИ**

**Г. Н. Доровских<sup>12</sup>**

Логическим продолжением экологического направления в паразитологии, развитого В.А. Догелем, являются популяционные исследования паразитов рыб, которые интенсивно развиваются в последние десятилетия. В ходе этих работ доказано, что распределение частот встречаемости паразитов в популяциях своих хозяев обычно описывается отрицательным биномиальным распределением, параметры которого изменяются в зависимости от особенностей хозяино-паразитных отношений (Бреев, 1972). В связи со сказанным интересно было выяснить, будет ли различаться характер распределения численности одного и того же вида паразита у разных видов его хозяев.

**Материал и методика.** Объект исследования – *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800). Нематода найдена у хариуса *Thymallus thymallus* (L.), молоди семги *Salmo salar* L., сига *Coregonus lavaretus* (L.), ерша *Gymnocephalus cernua* (L.), налима *Lota lota* (L.). Число вскрытых рыб, их зараженность, места и время сбора материала указаны в табл. 1. Кроме того, просмотрено 5 экз. молоди семги из верхнего течения р. Мезени в августе 1989 г., по 15 экз. ерша из р. Вашки и р. Ертом в 1994 г. У этих рыб гельминты отсутствовали. Сбор материала осуществлен по общепринятой методике.

Материалы обработаны статистически (Бреев, 1972; Зайцев, 1984). Согласование теоретических и эмпирических кривых численности в тех случаях, где для этого было достаточно данных, определяли по критерию хи-квадрат, когда данных не хватало для подсчета числа степеней свободы, это соответствие определяли по критерию Колмогорова с привлечением таблицы «Критические значения для наибольшего отклонения эмпирического распределения от теоретического (критерий Колмогорова)» (Большев, Смирнов, 1983).

**Результаты исследования и их обсуждение.** Зараженность *C. tenuissima* хариуса значительно выше, чем молоди семги, ерша и налима (табл. 1). При этом нематоды у хариуса и молоди семги локализуются преимущественно в желудке, а у налима, ерша и, видимо, сига в кишке (табл. 2). Для мальков семги это отмечали и ранее (Догель, Петрушевский, 1935). В кишке чаще встречаются молодые черви. Действительно гельминты, найденные в июле 1990 г. у ерша из р. Мезени и в июле 1993 г. у налима из р. Вашки, были представлены только молодыми самками. Исключительно молодые особи паразита обнаружены и у молоди семги из верховой р. Мезени. У хариуса, в отличие от других видов хозяев, отмечены и молодые, и зрелые черви. В июле 1990 г. их соотношение равнялось 1 : 2,3, а в августе 1989 г. – 1 : 3,5. Соотношение самок и самцов в это время было 1,45 : 1 и 2 : 1 соответственно. В р. Ертом в июне-июле 1994 г. у хариуса в кишечнике также преобладали самки червей. Их было в 2,2 раза больше, чем самцов.

---

<sup>12</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 1996. Т. 30. Вып. 4. С. 357-363.

Если же учитывать только зрелых червей, то соотношение самок и самцов будет 1–1.14 : 1.11–1, т.е. близко к 1 : 1, что характерно для подавляющего большинства живых организмов (Риклефс, 1979).

Таблица 1

**Зараженность *Cystidicoloides tenuissima* рыб в бассейне реки Мезени**

Вид хозяев	Река	Год и месяц проведения работ	Количество вскрытых рыб	Экстенсивность инвазии (%)	Индекс обилия (экз.)
Хариус	Мезень	VIII, 1989	30	66.7±8.6	3.9±0.9
	Мезень	VII, 1990	20	90±6.7	29.1±11.3
	Вашка	X, 1994	9	55.6±16.6	2.2±0.9
	Ертом	VI, VII, 1994	15	80±10.3	3.2±0.8
	Пысса	IX, 1994	5	100–13.4	50.8±28.4
Сиг	Вашка	X, 1994	4	50±25	1.3±0.9
Семга (молодь)	Мезень	VII, 1990	13	23.1±11.7	1±0.3
Ерш	Мезень	VII, 1990	12	16.7±10.8	0.5±0.2
Налим	Вашка	VII, 1994	21	18.2±8.4	0.2±0.1

Таблица 2

**Локализация *Cystidicoloides tenuissima* в пищеварительном тракте хозяев**

Год	Вид	Водоем	Отделы пищеварительного тракта	
			Желудок	Кишечник
1989	Хариус	Мезень	141	3
1990	Хариус	Мезень	568	13
	Семга (молодь)	Мезень	13	0
	Ерш	Мезень	0	6
1994	Хариус	Ертом	39	9
	Сиг	Вашка	1	4
	Хариус	Вашка	11	6
	Хариус	Вашка	3	0
	Хариус	Пысса	153	0
1993	Налим	Вашка	0	3

Приведенные данные позволяют предположить, что основным дефинитивным хозяином *C. tenuissima* является хариус. Это подтверждается и другими фактами. Так, в р. Печоре (Екимова, 1976), ее притоке р. Щугор и в верховьях р. Мезени в августе 1989 г. *C. tenuissima* отмечена только у хариуса. Кудрявцева (1957) также нашла этого паразита лишь у хариуса из притоков р. Сухоны, но до этого он был обнаружен у молоди семги из притоков р. Пинегы (бассейн С. Двины) и р. Онеги. Зараженность составила 70% при интенсивности инвазии 1–41 экз. червей на 1 особь хозяина (Догель, Петрушевский, 1935). В водоемах, относящихся к бассейнам других рек, где заражены этим

паразитом и другие виды рыб (Митенев, 1984; Пермяков, Румянцев, 1984; Румянцев и др., 1984), уровень их инвазированности ниже или одного порядка с уровнем зараженности молоди семги, ерша и налима из бассейна р. Мезени, тогда как степень зараженности этим паразитом хариуса всегда выше таковой других видов рыб, хотя в некоторых водоемах он может отсутствовать и у этого хозяина. Например, его не нашли у хариуса из рек Шапкина и Ильч (притоки Печоры), Шарденьга (приток р. Сухоны, бассейн С. Двины) и некоторых других бассейнов (Митенев, Шульман, 1984). Там, где этот паразит отмечен и обитает хариус, зараженность паразитом последнего выше, чем других видов рыб, т.е. хариус здесь является его основным дефинитивным хозяином. Однако в некоторых бассейнах, где хариус, видимо, отсутствует или малочислен, такими могут быть и другие виды рыб. Так, в Черновицкой Бруге (бассейн Эльбы) – это форель (*Salmo trutta m. fario*) (Moravec, De Nimai, 1982). Для проверки предположения о том, что хариус является дефинитивным хозяином *S. tenuissima*, определяли характер распределения численности этой нематоды у хозяев разных видов.

Распределение численности этой нематоды у всех видов рыб удовлетворительно аппроксимируется кривой негативного биномиального распределения (рис. 1-5; табл. 3). Вероятность согласования теоретического и эмпирического распределений везде значительно больше 20%, т. е. достаточно велика. Однако коэффициент «К» во всех случаях имеет большую ошибку, что, не влияя на точность расчета теоретического распределения, указывает на относительно большие его колебания в генеральной совокупности (Бреев, 1972). Величина коэффициента агрегации «К» круглых червей из хариуса всех водоемов практически одинакова. Это согласуется с предположением о постоянстве этого параметра для того или иного вида паразита. Однако распределение численности червей у молоди семги, ерша и налима имеет значение коэффициента «К» существенно более низкое, чем у нематод из хариуса, при этом значения этого коэффициента у червей из первых трех видов хозяев практически равны (табл. 3).

Известно (Федоров, 1981), что экспонента «К» возрастает по мере возрастания плотности популяции паразита. Следовательно, хариус несет действительно большее число *S. tenuissima*, чем молодь атлантического лосося, ерш и налим.

Таким образом, именно хариус, по крайней мере, в условиях бассейна р. Мезени, играет основную роль в поддержании численности этого вида паразита. Также показано, что тип распределения частот встречаемости паразита у разных видов хозяев, играющих разную роль в поддержании его численности, может быть одним и тем же, но различаться своими параметрами. Эти же материалы позволяют отнести *S. tenuissima* к бореальному предгорному фаунистическому комплексу.



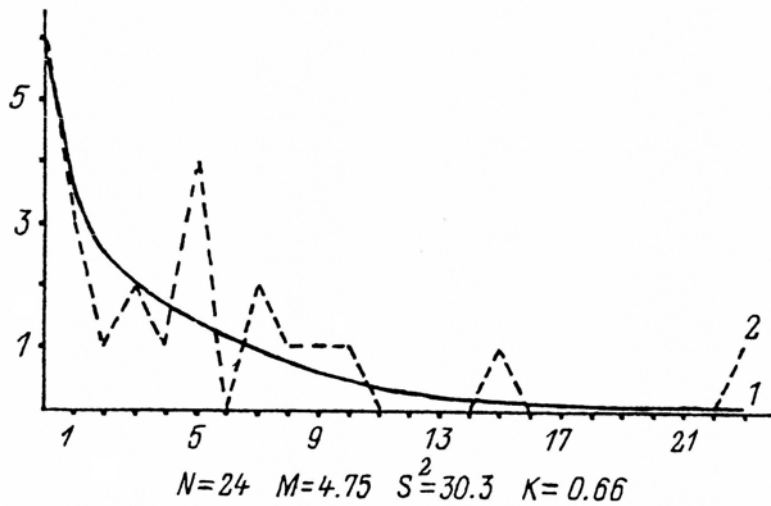


Рис. 1. Распределение *Cystidicoloides tenuissima* в популяции хариуса из р. Мезени в августе 1989 г. По оси абсцисс – количество рыб с тем или иным числом экземпляров паразита; по оси ординат – количество экземпляров в одной особи хозяина; 1 – кривая теоретического негативного биномиального распределения; 2 – кривая эмпирического распределения.

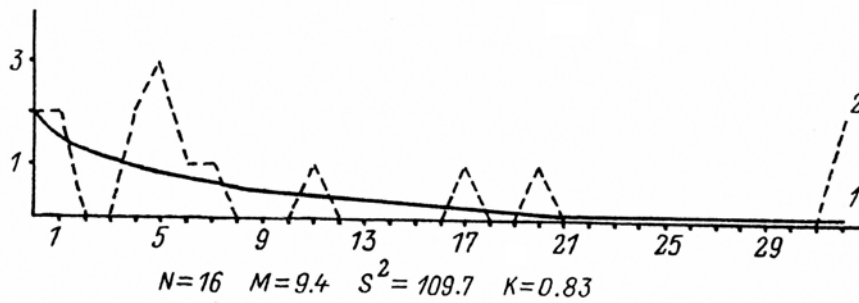


Рис. 2. Распределение нематод в популяции хариуса из р. Мезени в июле 1990 г. Обозначения как на рис. 1.

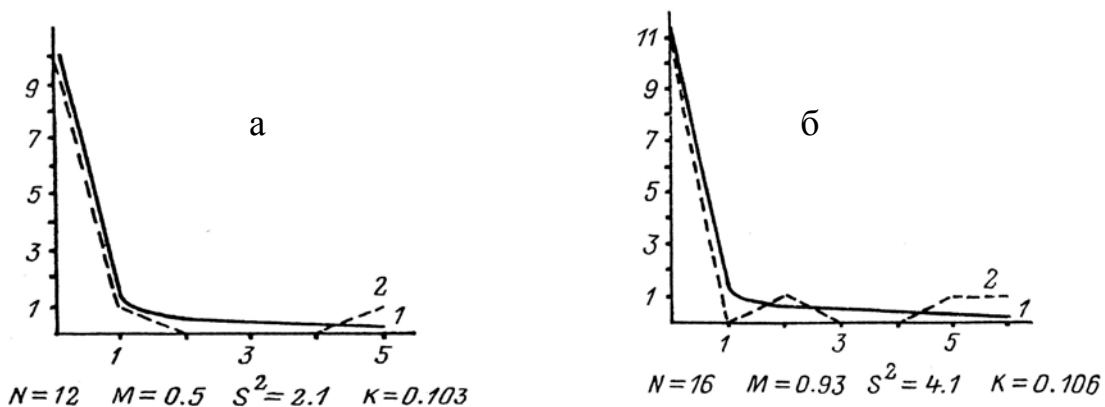


Рис. 3. Распределение паразитов: а – у молоди семги из р. Мезени в июле 1990 г.; б – в популяции ерша из р. Мезени в июле 1990 г. Обозначения как на рис. 1.

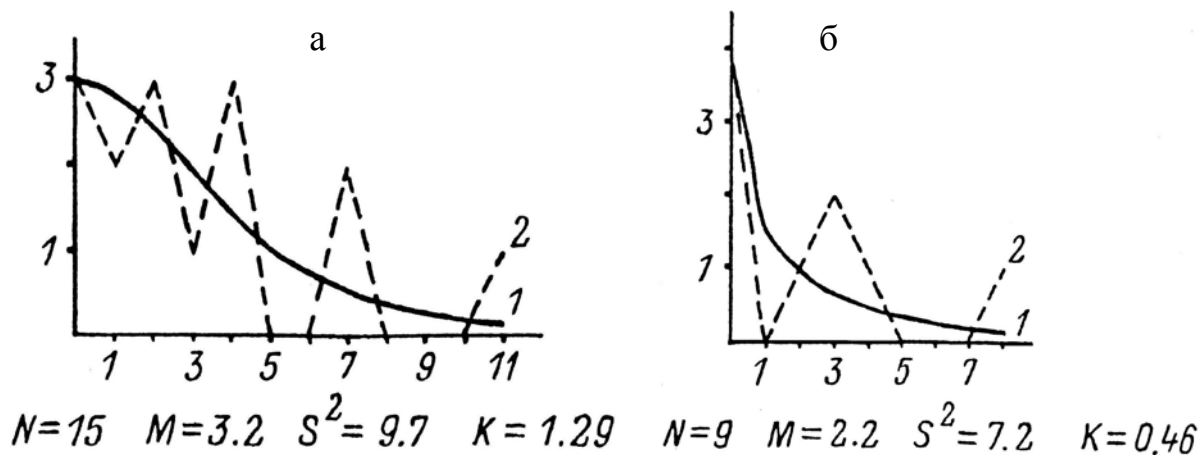


Рис. 4. Распределение гельминтов: а – в популяции хариуса из р. Ертом в июле 1994 г.; б – в популяции хариуса из р. Вашки в июне и октябре 1994 г. Обозначения как на рис. 1.

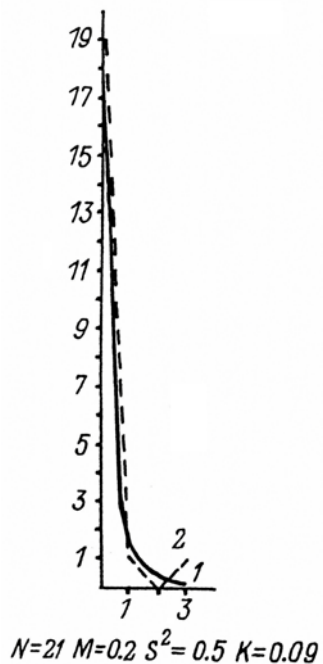


Рис. 5. Распределение нематод у налима из бассейна р. Вашки в 1993-1994 гг. Обозначения как на рис. 1.

Таблица 3

**Параметры распределения *Cystidicoloides tenuissima* у хозяев**

Год	Вид хозяина	Длина тела рыбы, см	Вес тела рыбы, г	Водоем	N <sup>0</sup>	%	M	m <sub>M</sub>	S <sup>2</sup>	S <sup>2</sup> /M	K	m <sub>k</sub>	χ <sup>2</sup>	K(λ)	P, %
1989	Хариус	10.6–14.5	8.1–23.9	Мезень	24	75	4.8	1.26	30.3	6.4	0.66	0.26	1	-	30<P<40
1990	Хариус	8.5–10.5	5.4–11	Мезень	16	87.5	9.4	6.86	109.7	11.7	0.83	0.39	0.3	-	50<P<60
1993–1994	Хариус	22.3–30.1	-	Пысса	5	100	50.8	28.4	4025.2	79.2	0.65	0.53	-	0.1	P>>20
1994	Хариус	16.1–26	26.1–88.1	Вашка	9	55.6	2.2	0.89	7.2	3.2	0.46	0.33	-	0.19	P>>20
		15–26.1	25.5–142.2	Ертом	15	80	3.2	0.81	9.7	3.1	1.29	0.85	-	0.09	P>>20
1990	Молодь семги	6.8–12	3.8–19.7	Мезень	13	23.1	1	0.33	4.1	4.1	0.11	0.08	-	0.11	P>>20
	Ерш	5.9–8	2.2–6.3	Мезень	12	16.7	0.5	0.17	2.1	4.2	0.1	0.1	-	0.07	P>>20
1993–1994	Налим	6.9–30.1	2.3–194.2	Вашка	21	18.2	0.2	0.15	0.5	2.4	0.09	0.09	-	0.04	P>>20

**4.3. LERNAEA CYPRINACEA (COPEPODA, LERNAEIDAE)  
С КАРАСЯ ЗОЛОТОГО (CARASSIUS CARASSIUS) ИЗ ОЗЕРА ДЛИННОЕ  
В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ВЫЧЕГДЫ**

**Г.Н. Доровских, Л.Р. Макарова<sup>13</sup>**

Популяционная биология паразитов рыб, бурно развивающаяся последние 35 лет, позволила осуществить анализ структуры популяций, динамики и распределения численности паразитов, предложить модели паразито-хозяйинных отношений, обсудить вопросы прогнозирования и определения роли паразитов в гидробиоценозах (Бауер, 1980; 1982; 1986; Иешко, 1988; Иешко и др., 2000; Доровских, 1996а). Однако реакция популяции паразита на резкое падение численности и упрощение структуры популяции своего хозяина до сих пор слабо отражена в литературе.

Исследование этого вопроса оказалось удобно вести на примере *Lernaea cyprinacea* L. с карася *Carassius carassius* (L.) из оз. Длинное, расположенного в бассейне среднего течения р. Вычегды (приток р. С. Двины). Жизненный цикл, биология и распространение *L. cyprinacea* хорошо изучены (Столяров, 1936; Grabda, 1963; Поддубная, 1969; 1973; 1978; Бауер и др., 1981; Грищенко и др., 1999). Исследовали его биологию и в бассейне р. Вычегды – крайней северо-восточной точке обнаружения этого паразита в Европе (Доровских, 1997; Смольянинова, 1998; Смольянинова, Доровских, 1999). К настоящему времени известен характер распределения рачка по телу хозяина (Доровских, 1996б), особенности протекания здесь его жизненного цикла (Доровских, 2001), выяснено распределение численности паразита в популяции карася из оз. Длинное, определена роль в поддержании численности популяции лернеи разных половых и размерных группировок хозяина (Доровских, 1993). Однако в 1996 г. численность карася и рачка в этом водоеме резко снизилась (Доровских, Смольянинова, 1998). Появилась возможность проследить, как изменятся взаимоотношения в системе «*Lernaea cyprinacea* – *Carassius carassius*» и как популяции хозяина и паразита поведут себя в последующие годы.

**Материал и методика.** Исследования проведены в 1979-1980, 1983–1984, 1996–2003 гг. (табл. 1). Сбор паразитов осуществлен по общепринятой методике (Быховская - Павловская, 1985). Рыба отловлена из пойменных озер на территории биостанции СыктГУ, которая находится в 60 км от г. Сыктывкара вверх по течению р. Вычегды.

Озера – это старицы площадью менее 1 га, с хорошо развитой водной растительностью. Озера с элементами дистрофикации, в половодье соединяются друг с другом и промываются речной водой.

Все материалы обработаны статистически (Бреев, 1972; Ивантер, 1979; Федоров, 1981; Большев, Смирнов, 1983; Зайцев. 1984).

---

<sup>13</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 2006. Т. 40. Вып. 2. С. 140-154.

**Даты сбора материала и число вскрытых рыб**

Дата	Число вскрытых рыб
18–22.07.1979	18
30.05.1984	17
1–3.06.1984	73
25–30.06.1984	74
21–25.06.1996	37
20–24.06.1997	34
1–3.07.1997	8
21–23.06.1998	63
3.07.1998	19
19–25.08.1998	20
18–30.06.1999	19
22.06.1999	10
1–12.07.1999	58
15–22.07.1999	18
21–26.08.1999	53
20.09.1999	15
24.06.2000	10
23–28.06.2001	10
11–12.08.2001	15
26–28.06.2002	10
24–26.06.2003	10

Таблица 2

**Зараженность лернеями карася из разных озер, расположенных на территории биостанции**

Водоем, дата	Показатель зараженности		Число вскрытых рыб, экз.
	экстенсивность инвазии, %	индекс обилия, экз.	
Оз. Красивое			
2–4.07.1980	23.8±9.3	0.38±0.18	21
17–19.07.1980	0	0	6
Оз. Запятая			
3–12.07.1980	16.7±8.8	0.22±0.13	18
17–19.07.1980	0	0	7

**Результаты и их обсуждение.** В условиях оз. Длинное на протяжении июня зараженность копеподами карася остается постоянной (Доровских, 1993; 2001). В конце июня и в июле у раков формируются яйцевые мешки (Доровских, 2001). В середине июля уже встречаются погибающие паразиты. Последнее наблюдали в 1983 г. у лерней с карасей из Эжвинских озер, расположенных в бассейне среднего течения р. Вычегды, но ниже г. Сыктывкара, а также в этот и другие годы у копепод из оз. Длинное. Как

следствие этого, в июле инвазированность снижается, и к концу месяца хозяин может освободиться от паразита, что хорошо заметно на примере данных 1980 г. (табл. 2). В этот год во второй половине июля рачки на карасе не обнаружены, но в 1979 и 1999 гг. они в это время еще встречались (табл. 3). В середине августа на карасе находили почти исключительно погибших паразитов прошлой генерации. Они были представлены головной частью, находящейся в теле хозяина. Зараженность ими рыбы близка таковой во 2-й половине июля (табл. 4). В августе появляется новая генерация паразита (табл. 4) и зараженность лернеями карася возрастает (табл. 3). При этом уровень экстенсивности ( $t=1.290$ ;  $P>0.05$ ) и интенсивности ( $\lambda=0.888$ ;  $P>0.05$ ) инвазии молодыми рачками карася хотя и статистически недостоверен, но выше чем старыми (табл. 4). Во второй декаде сентября встречены раки только нового поколения. Различия процента и интенсивности инвазии ими хозяина в августе и сентябре статистически недостоверны, и близки таковым в мае.

Зараженность особями паразита прошлой генерации самок и самцов карася близка, а инвазированность новой генерацией паразита их различна (табл. 5), хотя и статистически недостоверна ( $\lambda=0.516$ ;  $P>0.05$ ). Однако, учитывая постоянно большую встречаемость рачков на самках, а не на самцах (табл. 6, 7, 8, 9), считаем возможным дополнить сделанное ранее предположение (Доровских, 1993) о большей встречаемости лерней на самках из-за их более крупных размеров по сравнению с самцами. В августе 1998 г. размеры особей обоих полов были близки. Самцы с длиной тела 146-177 (среднее  $166.0\pm 3.3$  мм), самки – 150-182 мм (среднее  $165.9\pm 3.3$  мм). Тем не менее, интенсивность инвазии последних выше (табл. 5). Следовательно, инвазионные стадии *L. suprinacea*, видимо, не просто натываются на хозяина, а их могут в какой-то мере привлекать вещества, выделяемые самками, или большую встречаемость паразита на самках хозяина обеспечивают какие-то особенности поведения последних.

Итак, к июню уровень инвазии рачками карася устанавливается на определенном для данного года уровне, поэтому июньские данные, полученные в условиях рассматриваемого района, наилучшим образом отражают численность популяции *L. suprinacea*. К этому времени паразиты созревают и их число стабилизируется, что, например, в условиях Ленинградской области происходит в мае (Столяров, 1936). Для сравнения плотности популяции паразита в разные годы возьмем сведения за июнь (табл. 3, 10, 11).

Наивысшая инвазированность рачками карася была в 1996 г. Однако если учесть за 1984 г. рыб только средних и крупных размеров (37 экз.), то экстенсивность заражения копеподами карася в 1984 ( $83.8\%\pm 6.1\%$ ) и 1996 гг. ( $75.7\%\pm 7.0\%$ ) была статистически одинакова ( $t=0.867$ ;  $P>>0.05$ ), тогда как интенсивность инвазии ( $ИО_{1984} = 1.78\pm 0.24$ ;  $ИО_{1996} = 2.2\pm 0.35$ ), видимо, была различной. На это указывает близкое к критическому значение критерия "лямбда" ( $\lambda=1.312$ ;  $P>0.05$ ). В 1996 г., как и в 1984 г., отмечены достоверные различия в экстенсивности заражения лернеями самок и самцов (табл. 6, 7) и статистически значимые различия в числе раков на них (табл. 8, 9). Больше копепод было на самках карася. В 1997-2003 гг. обе половые группы хозяина несли статистически одинаковое их число.

Таблица 3

Зараженность *Lernaea suprinasea* карася из оз. Длинное в разные годы

Показатели зараженности	Число вскрытых рыб	Даты						
		Май	1-15 июня	16-30 июня	1-15 июля	16-31 июля	Август	Сентябрь
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1979 год								
Экстенсивность инвазии, %	18	-	-	-	-	16.7±8.8	-	-
Индекс обилия, экз.		-	-	-	-	0.33±0.18	-	-
1984 год								
Экстенсивность инвазии, %	164	76.5±10.3	56.2±5.8	56.8±5.7	-	-	-	-
Индекс обилия, экз.		2.2±0.53	1.2±0.18	1.2±0.16	-	-	-	-
1996 год								
Экстенсивность инвазии, %	37	-	-	75.7±7.0	-	-	-	-
Индекс обилия, экз.		-	-	2.2±0.35	-	-	-	-
1997 год								
Экстенсивность инвазии, %	42	-	-	44.1±8.5	37.5±17.1	-	-	-
Индекс обилия, экз.		0.7±0.18	0.38±0.18	-	-	-	-	
1998 год								
Экстенсивность инвазии, %	102	-	-	36.5±6.1	21.1±9.4	-	60.0±11.0	-
Индекс обилия, экз.		-	-	0.6±0.11	0.42±0.21	-	3.4±1.54	-
1999 год								
Экстенсивность инвазии, %	148	-	-	68.4±10.7	84.5±4.7	38.9±11.5	71.7±6.2	85.7±13.2
Индекс обилия, экз.		-	-	2.16±0.55	2.52±0.27	0.39±0.12	1.91±0.27	1.71±0.47
2000 год								
Экстенсивность инвазии, %	10	-	-	0	-	-	-	-
Индекс обилия, экз.		-	-	0	-	-	-	-

Таблица 3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
2001 год								
Экстенсивность инвазии, %	20	-	-	20.0±13.0	-	-	20.0±13.0	-
Индекс обилия, экз.		-	-	0.3±0.21	-	-	0.5±0.31	-
2002 год								
Экстенсивность инвазии, %	10	-	-	30.0±14.0	-	-	-	-
Индекс обилия, экз.		-	-	0.5±0.31	-	-	-	-
2003 год								
Экстенсивность инвазии, %	10	-	-	20.0±13.0	-	-	-	-
Индекс обилия, экз.		-	-	0.3±0.21	-	-	-	-



Таблица 4

**Зараженность разными генерациями *Lernaea cyprinacea* карася в августе 1998 г.  
(20 экз.) и 1999 (53 экз.) гг.**

Годы	Показатель зараженности	Рачки		
		старые	молодые	старые+ молодые
1998	Экстенсивность инвазии, %	30.0±10.2	50.0±11.2	60.0±11.0
	Интенсивность инвазии, экз.	1-3	1-31	1-31
	Индекс обилия, экз.	0.5±0.20	2.9±.56	3.4±1.54
1999	Экстенсивность инвазии, %	26.4±6.1	71.7±6.2	71.7±6.2
	Интенсивность инвазии, экз.	1-3	1-8	1-8
	Индекс обилия, экз.	0.42±0.11	1.89±0.26	1.91±0.27

Таблица 5

**Инвазированность разными генерациями рачков самок (11 экз.) и самцов (9 экз.) карася в августе 1998 г.**

Показатель зараженности	Рачки		
	старые	молодые	старые+молодые
Экстенсивность инвазии, %	33.3±15.7	44.4±16.6	55.6±16.6
	27.3±13.4	54.5±15.0	63.6±14.5
Интенсивность инвазии, экз.	1-3	1-9	1-9
	1-2	1-31	1-31
Индекс обилия, экз.	0.56±0.34	1.44±0.97	2.00±0.97
	0.45±0.25	4.10±2.74	4.55±2.71

В числителе – зараженность рачками самцов карася; в знаменателе – самок.

Таблица 6

**Зараженность рачками самцов (числитель) и самок (знаменатель) карася в июне разных лет**

Показатель зараженности	Годы				
	1984	1996	1997	1998	1999-2003
Экстенсивность инвазии, %	47.2±8.30	50.0±15.82	33.3±9.10	26.0±6.20	25.0±8.19
	65.8±7.70	85.2±.83	60.0±12.6	43.8±8.80	27.3±9.50
Интенсивность инвазии, экз.	1-3	1-3	1-2	1-3	1-6
	1-6	1-11	1-4	1-4	1-2
Индекс обилия, экз.	0.75±0.16	0.90±0.35	0.37±0.11	0.38±0.10	0.57±0.25
	1.55±0.26	2.62±0.42	1.20±0.34	0.81±0.19	0.41±0.16
Число вскрытых рыб	12	10	27	50	28
	25	27	15	32	22

**Уровень значимости различий в зараженности рачками самок и самцов  
карася из оз. Длинное**

Показатель зараженности	Показатель точности	Годы				
		1984*	1996	1997	1998	1999–2003
Экстенсивность инвазии	t	2.014	2.217	1.675	1.673	0.183
	P	<0.05	<0.05	>0.05	>0.05	>> 0.05
Индекс обилия	$\lambda$	0.491	1.191	0.919	0.801	0.246
	P	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>> 0.05

\* Учтена рыба только крупных и средних размеров.

**Количество раков снятых с самок и самцов карася в июне и начале  
июля разных лет**

Пол хозяина	Годы				
	1984	1996	1997	1998	1999-2003
Самцы	71±6.5	9±2.8	10±2.5	19±3.3	16±2.4
	0.41±0.04	0.11±0.03	0.36±0.09	0.42±0.07	0.64±0.07
Самки	104±6.5	71±2.8	18±2.5	26±3.3	9±2.4
	0.59±0.04	0.89±0.03	0.64±0.09	0.58±0.07	0.36±0.07

В числителе – число раков; в знаменателе – доля раков от общего числа собранных в конкретный год.

**Уровень значимости различий в числе рачков, снятых с самок и самцов карася**

Показатель точности	Годы				
	1984	1996	1997	1998	1999-2003
t	2.250	13.000	1.556	1.143	1.458
P	0.976	1.000	0.881	0.746	0.856

Наблюдаемые колебания зараженности лернеями карася, а также выравнивание ролей половых групп в поддержании численности паразита вызваны изменениями среды, произошедшими в 1996 г. В стабильных же условиях уровень инвазии паразитом хозяина постоянен, как, например, в 1979-1980 (табл. 2), 1997-1998 и 2000-2003 гг. (табл. 10, 11).

До 1996 г. пойменные озера на территории биостанции университета каждую весну заливались рекой, лов рыбы происходил от случая к случаю. В уловах встречались как крупные караси с длиной тела до 340 мм, так и мелкие – до 110 мм (табл. 12).

В 1996 г. из-за низкого уровня воды в реке озера не сообщались ни с рекой, ни друг с другом. В июле уровень воды в них упал так, что в оз. Длинное обнажилась довольно значительная часть дна и озеро разделилось на две части. Карась подвергся интенсивному облову. В последующие годы в водоеме стала редкой мелкая форма кара-

ся. Вновь она была зарегистрирована только в 2002 г. (табл. 12). Обычными стали особи с длиной тела 145-160 мм. Кроме того, если до 1996 г. включительно соотношение самок и самцов в уловах карася из оз. Долгое было близко 1:1, то в последующие годы оно сместилось в пользу самцов (табл. 13, 14). Последнее статистически недостоверно, но величина критерия Стьюдента близка к критической. Значение критерия Стьюдента в 1983 г. велико из-за того, что расчеты соотношения полов, в отличие от других лет, сделаны по данным протоколов паразитологических вскрытий, для которых отбирали рыбу некрупных размеров. Среди последних преобладали самцы (Доровских, 1993). К 2000 г. соотношение полов статистически нормализовалось, но в уловах по-прежнему преобладали самцы.

Итак, низкий паводок 1996 г. и интенсивный лов рыбы привели не только к изменению уровня зараженности *L. cyprinacea* карася, но и размерного и полового состава популяции этого вида рыб в оз. Долгое.

Для проверки сделанного вывода определили характер распределения рачка в популяции карася в разные годы, поскольку тип распределения паразита в популяции хозяина в конечном итоге характеризует паразито-хозяйинные отношения (Бреев, 1972).

Распределение копепод в половозрелой части популяции карася в целом и у его самок в 1984, 1997-2003 гг. удовлетворительно аппроксимировалось негативно биномиальным распределением, тогда как в 1996 г. соответствие эмпирического распределения теоретическому не превышало в первом случае 10%, во втором – 20% (рис. 1, 2; табл. 15).

У самцов карася в 1984 и 1997 гг. распределение копепод соответствовало биномиальному распределению, в 1998 и 1999-2003 гг. – негативно биномиальному. Данные за 22 июня 1999 г. и за 20-е числа июня 2000-2003 гг. объединены в силу того, что характер распределения рачков в популяции хозяина и уровень зараженности ими карася статистически одинаковы (табл. 11, 15). В 1996 г. тип распределения паразита у самцов хозяина определить не удалось (рис. 3; табл. 15).

В 1998 и 1999-2003 гг. у лерней с самок и самцов карася стал одинаковым не только тип распределения численности в популяции хозяина, но и коэффициенты «к» как мера возможного скопления особей паразита на одной особи хозяина (Бреев, 1972), стали близкими (табл. 15). Таким образом, с 1998 г. половые группы хозяина, видимо, стали равноценными в поддержании численности паразита.

Плотность популяции паразита, выраженная через коэффициент агрегации «к», в 1998 г. уменьшилась по сравнению с 1984 г. в 19.6 раза. У групп карася, играющих разные роли в поддержании численности паразита, значения коэффициентов «к» различались в 14-15.1 раза (Доровских, 1993). Таким образом, можно заключить, что в 1996 г. произошел перелом в жизнедеятельности популяций *L. cyprinacea* и его хозяина, приведший их к существованию на более низком уровне численности.

Таблица 10

**Зараженность рачками карася из оз. Длинное в июне разных лет**

Показатель зараженности	Годы								
	1984	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
Экстенсивность заражения, %	56.5±4.9	75.7±7.0	44.1±8.5	36.5±6.1	65.5±8.78	0	20.0±13.0	30.0±14.0	20.0±13.0
Интенсивность заражения, экз.	1-7	1-11	1-4	1-4	1-6	0	1-2	1-3	1-2
Индекс обилия, экз.	1.2±0.17	2.2±0.35	0.7±0.18	0.6±0.11	1.9±0.41	0	0.3±0.21	0.5±0.31	0.3±0.21
Число вскрытых рыб, экз.	147	37	34	63	29	10	10	10	10

Таблица 11

**Достоверность различий в зараженности рачками карася в июне разных лет**

Показатели зараженности	Сравнительные годы							
	1984-1996	1996-1997	1997-1998	1998-1999	1999-2000	2000-2001	2001-2002	2002-2003
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Экстенсивность инвазии	0.867 > 0,05	2.722 < 0,01	0.731 > 0,05	2.589 < 0.01	26.450 < 0.001	4.297 > 0.05	0.269 > 0.05	0.269 > 0.05
Индекс обилия	1.32 > 0,05	2.153 < 0,001	0.357 > 0,05	0.662 > 0.05	1.342 > 0.05	0.447 > 0.05	0.224 > 0.05	0.224 > 0.05

В столбцах 2-5 в строке «экстенсивность инвазии» в числителе приведены значения критерия Стьюдента, в столбцах 6-9 – значения критерия Фишера; в знаменателе – P; в строке «индекс обилия» в числителе – значения критерия «лямбда»; в знаменателе – P.

Таблица 12

**Размерная структура уловов карася из оз. Длинное**

Размерные группы карася	Годы				
	1984	1996	1997	1998	1999-2003
Мелкая рыба (L=8–11 см)	39±2.7	7±4.0	0	0	2±1.4
	51.3±5.7	5.6±2.1			3.9±2.7
Рыба средних размеров (L=12–18 см)	29±2.7	98±4.0	22±3.2	81±4.1	49±1.4
	38.2±5.6	79.0±3.7	53.4±7.7	79.4±4.0	96.1±2.7
Крупная рыба (L=18.5–34 см)	8±2.7	19±4.0	20±3.2	21±4.1	0
	10.5±3.5	15.3±3.2	47.6±7.7	20.6±4.0	
Число измеренных половозрелых рыб	76	124	42	102	51

Таблица 13

**Соотношение самок и самцов в уловах карася из оз. Длинное**

Пол карася	Годы					
	1983	1984	1996	1997	1998	1999–2003
Самцы	31±3.5	78±6.1	58±5.6	27±3.1	59±5.0	28±3.5
	0.60±0.07	0.53±0.04	0.47±0.05	0.64±0.07	0.58±0.05	0.56±0.07
Самки	21±3.5	69±6.1	66±5.6	15±3.1	43±5.0	22±3.5
	0.40±0.07	0.47±0.04	0.53±0.05	0.36±0.07	0.42±0.05	0.44±0.07
Число учтенных рыб	52	147	124	42	102	50

В числителе – число рыб; в знаменателе – доля от общего числа учтенных рыб в конкретный год.

Таблица 14

**Уровень значимости различий в числе самок и самцов карася в уловах из оз. Длинное**

Показатель точности	Годы					
	1983	1984	1996	1997	1998	1999–2003
t	1.429	0.738	0.714	1.935	1.600	0.857
P	0.838	0.516	0.516	0.943	0.890	0.610

Использован критерий Стьюдента для сравнения сопряженных величин (Ивантер, 1979).

Параметры распределения лерней у карася из оз. Длинное

Год	Пол карася	n	M	m <sub>M</sub>	s <sup>2</sup>	s <sup>2</sup> /M	k	χ <sup>2</sup>	K(λ)	P(%)	Тип распределения
1984	Самцы+самки	36	1.83	0.24	2.14	1.17	10.80	1.164	0.279	>20	НБР НБР
1996	>><<	37	2.16	0.35	4.42	2.05	2.52	5.93	-	<10	НБР
1997	>><<	42	0.67	0.15	0.96	1.43	1.57	-	0.073	94	НБР
1998	>><<	82	0.60	0.10	0.82	1.36	0.55	-	0.311	76	НБР
1999	>><<	10	1.4	0.58	3.63	2.59	1.19	-	0.083	>>20	НБР
2001	>><<	10	0.3	0.21	0.47	1.57	0.47	-	0.057	>>20	НБР
2002	>><<	10	0.5	0.31	1.00	2.00	0.56	-	0.071	>>20	НБР
2003	>><<	10	0.3	0.21	0.47	1.57	0.47	-	0.057	>>20	НБР
1999–2003	>><<	50	0.5	0.15	1.19	2.39	0.31	-	0.025	>>20	НБР
1984	Самцы	11	1.36	0.24	0.65	0.48	-	-	0.3	>>20	БР
1996	>><<	10	0.90	0.35	1.21	1.34	2.61	-	1.2	<<<1	НБР БР
1997	>><<	27	0.37	0.11	0.32	0.86	-	-	0.07	>>20	БР
1998	>><<	50	0.38	0.10	0.53	1.39	0.79	-	0.176	86	НБР
1999–2003	>><<	28	0.57	0.25	1.74	3.05	0.23	-	0.212	99.9	НБР
1984	Самки	25	2.04	0.33	2.71	1.33	6.21	0.05	-	>80	НБР
1996	>><<	27	2.62	0.42	4.85	1.85	3.15	2.40	-	<20	НБР
1997	>><<	15	1.20	0.34	1.74	1.45	2.67	-	0.232	82	НБР
1998	>><<	32	0.81	0.19	1.19	1.47	0.91	-	0.530	59	НБР
1999–2003	>><<	22	0.41	0.16	0.54	1.32	0.70	-	0.284	>66	НБР

n – исследовано рыб, M – индекс обилия, m<sub>M</sub> – ошибка, s<sup>2</sup> – дисперсия, k – агрегированность, χ<sup>2</sup> – хи-квадрат, K(λ) – критерий Колмогорова, P – вероятность, НБР – негативно биномиальное распределение; БР – биномиальное распределение.

Полученные результаты согласуются с гипотезами критических уровней развития природных систем (Жирмунский, Кузьмин, 1990) и биокванта как единицы дискретности организации и фактора эволюции биосистем (Пучковский, 1997). Согласно первой из них, при изменении численности популяции в 15 и более раз происходит ее распад либо стабилизация на более низком уровне численности; согласно второй, популяция выведенная из стабильного состояния «...может погибнуть, восстановить status quo и, наконец, существенно изменить собственную организацию и при этом выжить» (с. 554).

Проиллюстрируем сказанное на приведенных в этой работе материалах.

В 1984 г. карась с малой длиной тела, а также самцы и самки карася со средней и наибольшей длиной тела, видимо, представляли собой три отличные друг от друга по выполняемой ими роли в поддержании численности лерней группировки хозяина (Доровских, 1993). Этот вывод согласуется с утверждением о разной роли размерно-возрастных группировок хозяина в поддержании численности паразитов (Бреев, 1972; Иешко, 1983).

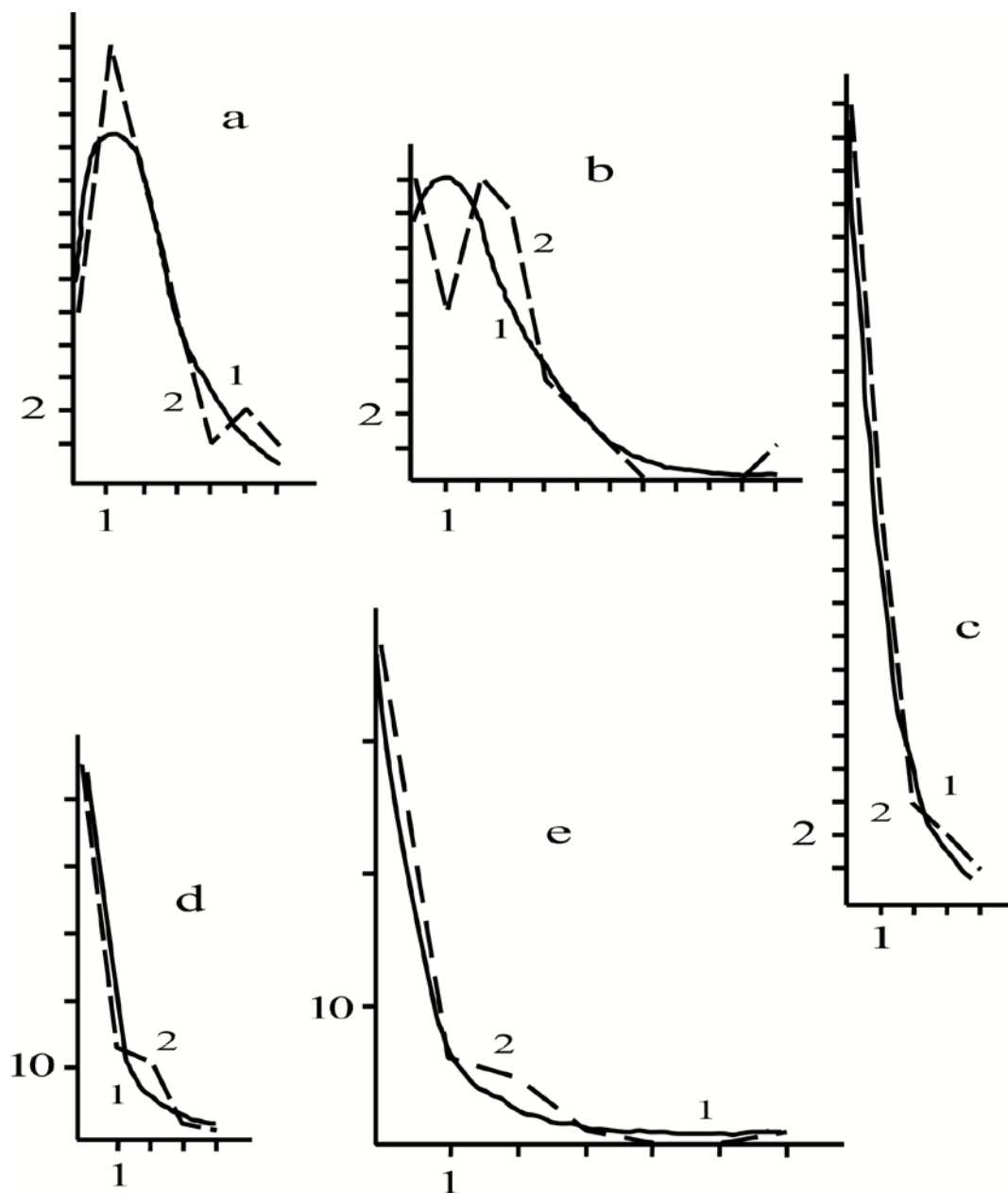


Рис. 1. Распределение *Lernaea suprinasea* у карасей из оз. Длинное в разные годы.

1 – теоретический ряд негативного биномиального распределения; 2 – эмпирическое распределение; по оси ординат – частоты; по оси абсцисс – количество копепод на одной особи хозяина.

a – 1984 г. ( $n = 36$ ;  $M = 1.83$ ;  $k = 10.8$ ;  $P > 0.2$ ); b – 1996 г. ( $n = 37$ ;  $M = 2.16$ ;  $k = 2.52$ ;  $P < 0.1$ ); c – 1997 г. ( $n = 42$ ;  $M = 0.67$ ;  $k = 1.57$ ;  $P = 0.94$ ); d – 1998 г. ( $n = 82$ ;  $M = 0.6$ ;  $k = 0.55$ ;  $P = 0.77$ ); e – 1999–2003 гг. ( $n = 50$ ;  $M = 0.5$ ;  $k = 0.31$ ;  $P \gg 0.2$ ).

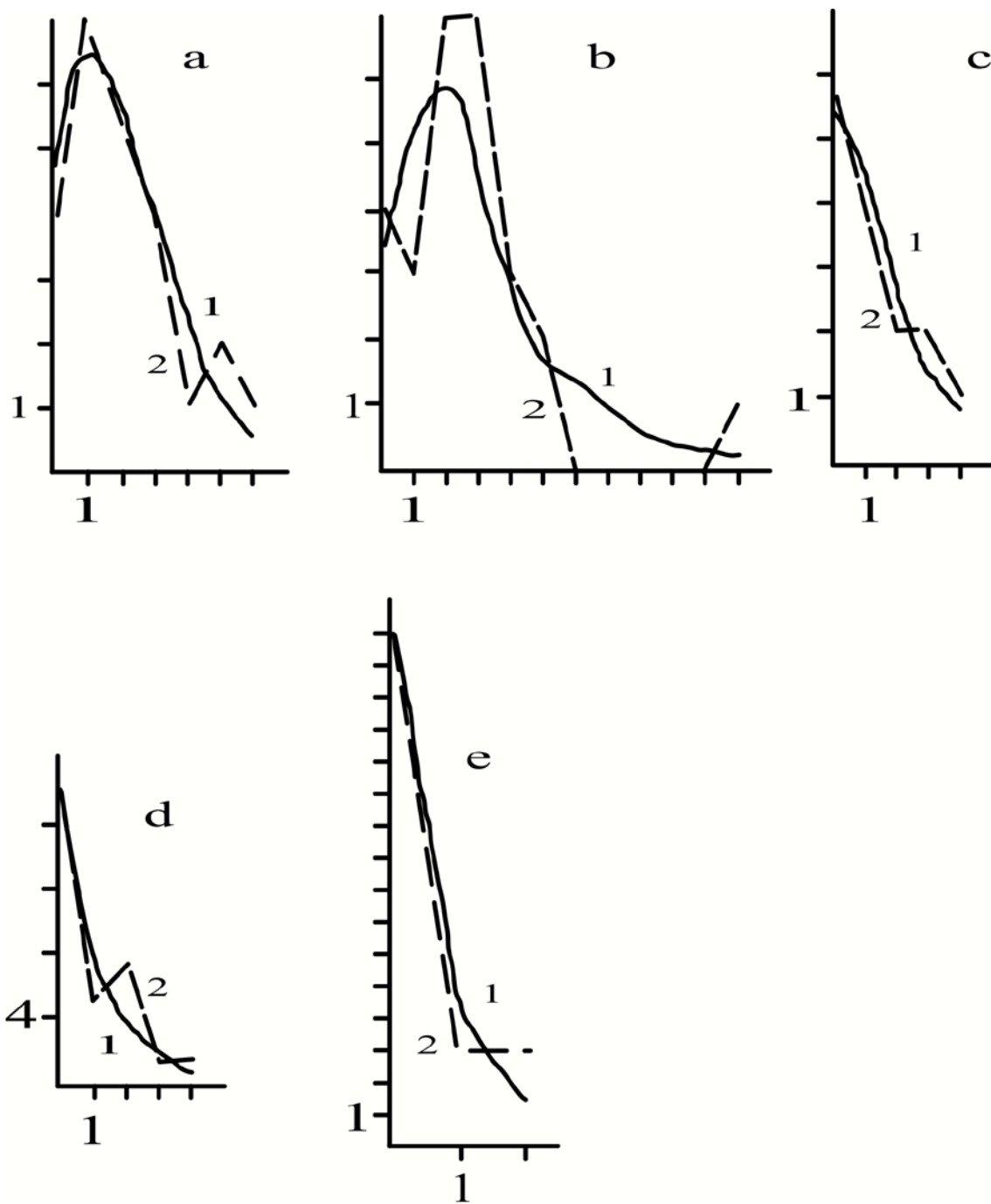


Рис. 2. Распределение лерней у самок карася в разные годы.

Обозначения как на рис. 1.

a – 1984 г. ( $n = 25$ ;  $M = 2.04$ ;  $k = 6.21$ ;  $0.8 < P < 0.9$ ); b – 1996 г. ( $n = 27$ ;  $M = 2.62$ ;  $k = 3.15$ ;  $0.1 < P < 0.2$ ); c – 1997 г. ( $n = 15$ ;  $M = 1.20$ ;  $k = 2.67$ ;  $P = 0.82$ ); d – 1998 г. ( $n = 32$ ;  $M = 0.81$ ;  $k = 0.91$ ;  $P = 0.59$ ); e – 1999–2003 гг. ( $n = 22$ ;  $M = 0.41$ ;  $k = 0.7$ ;  $P > 0.66$ ).



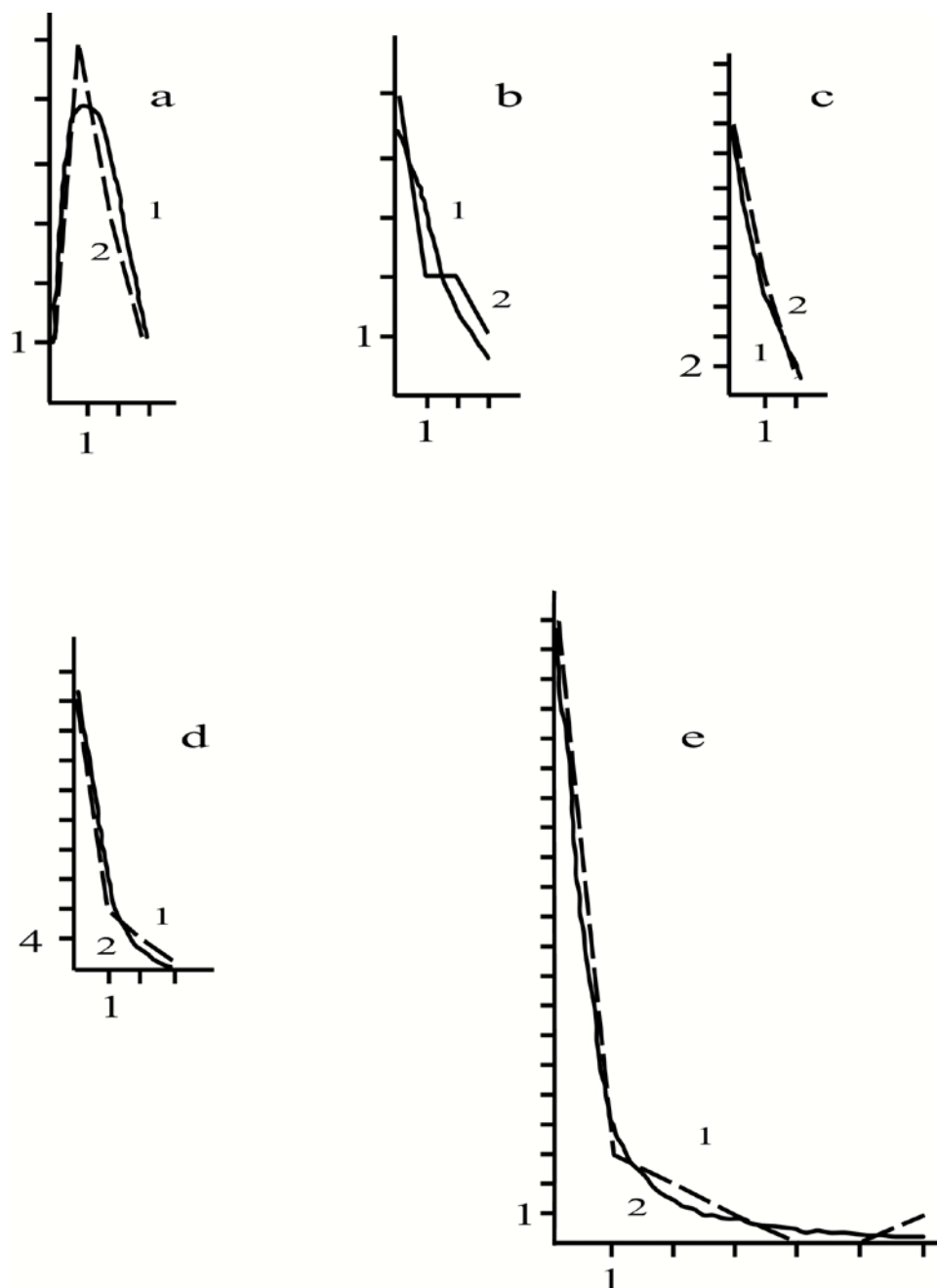


Рис. 3. Распределение рачков у самцов карася в разные годы.

1 (а, с) – теоретический ряд биномиального распределения; 1 (b, d, e) – теоретический ряд негативного биномиального распределения; 2 – эмпирическое распределение.

Остальные обозначения как на рис. 1.

а – 1984 г. ( $n = 11$ ;  $M = 1.36$ ;  $P > 0.2$ ); б – 1996 г. ( $n = 10$ ;  $M = 0.9$ ;  $k = 2.61$ ;  $P < 0.01$ ); с – 1997 г. ( $n = 27$ ;  $M = 0.37$ ;  $P > 0.2$ ); д – 1998 г. ( $n = 50$ ;  $M = 0.38$ ;  $k = 0.79$ ;  $P = 0.86$ ); е – 1999–2003 гг. ( $n = 28$ ;  $M = 0.57$ ;  $k = 0.23$ ;  $P > 0.99$ ).

Основной из этих трех групп являлась группа самок со средней и наибольшей длиной тела (Доровских, 1993), что подтверждается не только большей зараженностью паразитом их, но и хорошим согласованием распределения рачка у них ( $\chi^2 = 0.05$ ;  $P = 80\%$ ) с негативно-биномиальным распределением.

В 1996 г. размерная структура популяции карася упростилась, что не могло не вызвать изменений во взаимоотношениях паразита и хозяина. Карась утратил регулирующее воздействие на паразита. Это отразилось в увеличении интенсивности инвазии рачком рыбы и отсутствии согласования данных с негативно-биномиальным распределением. Известно, что в поддержании численности популяции паразитов играют особи, обитающие на более устойчивых к заражению хозяевах, т.е. те паразиты, которые распределены агрегировано (Иешко, 1988).

С 2001 г. значение экспоненты «k» стало меняться в небольших пределах (табл. 15), что говорит о близком из года в год характере паразито-хозяинных отношений у рассмотренных групп карася. Последнее, видимо, можно расценивать как достижение популяцией паразита, после периода нестабильного существования, выразившегося в резких колебаниях уровня зараженности рачком хозяина в 1997-2000 гг., нового стабильного состояния.

#### 4.4. СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *LERNAEA CYPRINACEA* L. (COPEPODA: LERNAEIDAE) И КАРАСЯ *CARASSIUS CARASSIUS* L. ИЗ ОЗЕРА ДЛИННОЕ

Г.Н. Доровских<sup>14</sup>

При выяснении механизмов взаимодействия популяций хозяина и паразита наибольший интерес представляют длительные, на протяжении десятилетий, наблюдения за состоянием их популяций.

Наблюдения за карасем *Carassius carassius* L. и рачком *Lernaea cyprinacea* L. из пойменных озер окрестностей биостанции СыктГУ ведутся с 1979 г. (Доровских, 1993, 1996, 2001; Доровских, Макарова, 2006). Низкий паводок 1996 г. и интенсивный лов рыбы привели к изменению уровня зараженности карася этим паразитом, размерного и полового состава его популяции. К 2001-2003 гг. после периода нестабильного существования, выразившегося в значительных на протяжении нескольких лет колебаниях зараженности хозяина рачком, популяции паразита и хозяина, по нашим предположениям (Доровских, Макарова, 2006), стабилизировались на более низком по сравнению с 1980 гг. уровне численности.

Цель работы – исследование состояния популяций паразита и хозяина после произошедшей стабилизации их численности.

**Материал и методы исследования.** Сбор материала осуществлен общепринятыми методами (Быховская-Павловская, 1985; Правдин, 1966) в 2001, 2004 и 2007 гг. Объемы выборок и даты отбора материала приведены в табл. 1. В связи с тем что смена поколений рачка происходит в июле (Доровских, 2001), имеющиеся материалы за этот месяц разбиты по декадам их сбора. Карась *Carassius carassius* L. отловлен из пойменного оз. Длинное, расположенного на территории биостанции СыктГУ, которая находится в 60 км от г. Сыктывкара вверх по течению р. Вычегды.

Оз. Длинное – старица площадью менее 1 га, с хорошо развитой водной растительностью. Озеро с элементами дистрофикации, в ближайшей к биостанции части, может быть охарактеризовано как мезотрофный водоем. Летом вода в нем прогревается до 20.1-21.4°C, иногда до 23°C, не каждый год в половодье соединяется с другими озерами и промывается речной водой.

Все материалы обработаны статистически (Бреев, 1972; Ивантер, 1979; Лакин, 1980).

---

<sup>14</sup> Результаты работы представлены в журнале: Биология внутренних вод. 2010. № 2. С. 67-72.

Таблица 1

## Зараженность рачками карася из оз. Длинное

Дата отлова рыб	Число вскрытых рыб	Экстенсивность инвазии, %	Индекс обилия, экз.	Интенсивность инвазии, экз.
2001 VI	10	20.0±13.0	0.3±0.21	1-2
VIII	10	20.0±13.0	0.5±0.31	1-4
2004 VII				
2-я декада	17	58.8±11.9	0.94±0.23	1-3
3-я декада	10	80.0±12.6	1.4±0.29	1-3
2007 VI	28	28.6±8.5	0.5±0.17	1-3
VII				
2-я декада	21	80.9±8.6	1.95±0.34	1-5
3-я декада	33	81.8±6.7	1.79±0.27	1-5
X	16	75.0±10.8	1.56±0.29	1-3

Таблица 3

Зараженность разными генерациями *Lernaea cyprinacea* карася в 2007 г.

Месяц отлова рыб		Показатель зараженности	Рачки		
			старые	молодые	старые + молодые
VI		Экстенсивность инвазии, %	28.6±8.5	0	28.6±8.5
		Интенсивность инвазии, экз.	1-3	0	1-3
		Индекс обилия, экз.	0.5±0.17	0	0.5±0.17
VII	2-я декада	Экстенсивность инвазии, %	42.9±10.8	57.1±10.8	81.0±8.6
		Интенсивность инвазии, экз.	1-5	1-4	1-5
		Индекс обилия, экз.	0.71±0.26	1.05±0.26	1.95±0.34
	3-я декада	Экстенсивность инвазии, %	27.3±7.8	69.7±.0	81.8±6.7
		Интенсивность инвазии, экз.	1-3	1-5	1-5
		Индекс обилия, экз.	0.45±0.15	1.24±0.23	1.79±0.27
X		Экстенсивность инвазии, %	0	75.0±10.8	75.0±10.8
		Интенсивность инвазии, экз.	0	1-3	1-3
		Индекс обилия, экз.	0	1.56±0.29	1.56±0.29

Таблица 4

## Длина и вес тела карася из оз. Длинное

Показатель	Год отлова рыб	Пол карася		t <sub>st</sub>	P
		самки	самцы		
Длина тела, мм	2004	116.6±3.7	112.7±6.3	0.596	>>0.05
	2007	120.2±2.6	111.1±2.1	2.714	<0.05
Вес тела, г.	2004	67.6±5.2	62.4±9.5	0.480	>>0.05
	2007	58.1±4.9	47.0±1.5	2.166	<0.05

Таблица 2

## Доля рачков с яйцевыми мешками и их размеры в летне-осенний период года в оз. Длинное

Показатель		Год и месяц сбора материала					
		2007			VIII, 2001	IX, 1999	X, 2007
		VI	VII				
			2-я декада	3-я декада			
Доля рачков с яйцевыми мешками, %		46.2±13.8	47.4±11.5	6.8±3.8	0	0	0
Длина тела рачков, мм	Среднее значение признака	14.1±0.9	-	12.7±0.8	7.6±0.5	~ 1.0	6.5±0.5
	Мин. – макс.	12.1–17.0		8.5–16.0	7.0–10.0	-	0.7–9.0
Длина яйцевых мешков, мм	Среднее значение признака	-	-	4.1±0.2	-	-	-
	Мин. – макс.	-	-	3.0–5.0	-	-	-

«-» – данные отсутствуют.

**Результаты исследования.** В условиях оз. Длинное уровень инвазии *L. cyprinacea* карася устанавливается на характерном для данного года уровне в июне. К этому времени паразиты прошлого года рождения созревают и их число стабилизируется (Доровских, 1993). В июне 2007 г. зараженность лернеями карася оказалась такой же (табл. 1), что и в конце июня 2001-2003 гг. (Доровских, Макарова, 2006). Видимо, действительно произошла предсказанная ранее (Доровских, Макарова, 2006), стабилизация популяции рачка на более низком, по сравнению с 1980-ми гг., уровне численности. В конце июня-июле на карасе отмечены, как и в предыдущие годы (Доровских, 2001), паразиты с длиной тела до 17 мм. Примерно половина из них была с яйцевыми мешками (табл. 2). В последней декаде июля лернеи с яйцевыми мешками еще встречались, но последние уже были пусты. Отмирание паразитов генерации прошлого года наиболее интенсивно происходит в середине июля, в это время на теле карася отмечено и наибольшее количество язв. Во 2-й половине июля появляются рачки новой генерации, что ведет к изменению уровня зараженности паразитом карася (табл. 1). Учитывая, что развитие яиц продолжается 3–4 дня, метаморфоз науплиальных стадий длится 4-5 дней, далее 9-10 дней следуют 5 копеподитных стадий (Головина и др., 2003), то заражение новой генерацией паразита карася в условиях оз. Длинное может продолжаться до 20-х чисел августа. Этим, видимо, и объясняется одинаковый уровень зараженности *L. cyprinacea* рыбы в последних декадах августа и сентября 1999 г. (Доровских, Макарова, 2006). Такие же значения показателей зараженности рачками карася отмечены в октябре 2007 г. (табл. 1), что также указывает на стабилизацию численности паразита. У рыб в период нападения копепод отмечают «ерошение» чешуи и «выпотевание» крови на покровах, что связано с проникновением в кожу молоди паразита. До 1999 г. в августе и сентябре на карасе находили рачков длиной до 1 мм (Доровских, 2001). Однако в августе 2001 г. лернеи были длиной 7-10 мм, и в 1-й декаде октября 2007 г. – до 9 мм (табл. 2).

В связи с происходящими изменениями в популяции паразита меняется и зараженность им карася. Экстенсивность ( $t_{st} = 3.370$ ;  $P < 0.001$ ) и интенсивность ( $t_{st} = 3.155$ ;  $P < 0.01$ ) инвазии копеподами обеих генераций рыбы от июня к июлю достоверно возрастает (табл. 1) и далее к октябрю почти не изменяется. В то же время зараженность лернеями прошлого года рождения рыбы от июня до конца июля, как и рост процента ( $t_{st} = 1.170$ ;  $P > 0.05$ ) и интенсивности ( $t_{st} = 1.311$ ;  $P > 0.05$ ) зараженности раками нового поколения карася от середины июля к октябрю, статистически недостоверна (табл. 3). Последнее указывает на короткий промежуток времени, когда может происходить заражение членистоногим карася. После этого пополнение популяции *L. cyprinacea* новыми особями уже не происходит и показатели зараженности паразитом карася практически не меняются.

После событий 1996 г. соотношение полов карася сместилось в пользу самцов (Доровских, Макарова, 2006). В 2004 г. ( $F = 1.826$ ;  $v_1 = 1$ ;  $v_2 = 25$ ;  $P \ll 95\%$ ) и 2007 г. ( $t_{st} = 0.400$ ;  $P = 0.310$ ) соотношение самок и самцов восстановилось и стало близко 1 : 1. Кроме того, в уловах карася 2007 г., в отличие от 1997-2004 гг., присутствовали все три его размерные группы, выделенные ранее (Доровских, 1993). Мелкая рыба составила

**Инвазированность рачками самок и самцов карася из оз. Длинное**

Дата отлова рыб	Показатели зараженности	Пол карася		Показатели точности	P
		Самцы	Самки		
2004 VI	Экстенсивность инвазии, %	80.0±12.6	58.8±11.9	0.060**	>>0.05
	Интенсивность инвазии, экз.	1–3	1–3	-	-
	Индекс обилия, экз.	1.20±0.23	1.06±0.25	0.527	>>0.05
	Число вскрытых рыб, экз.	10	17	-	-
2007 VI	Экстенсивность инвазии, %	22.2±13.8	31.6±9.5	0.277*	>>0.05
	Интенсивность инвазии, экз.	1	1–3	-	-
	Индекс обилия, экз.	0.22±0.14	0.63±0.24	0.519	>>0.05
	Число вскрытых рыб, экз.	9	19	-	-
VII	Экстенсивность инвазии, %	73.3±8.1	66.7±9.6	0.070**	>>0.05
	Интенсивность инвазии, экз.	1–3	1–5	-	-
	Индекс обилия, экз.	1.23±0.18	1.38±0.28	0.303	>>0.05
	Число вскрытых рыб, экз.	30	24	-	-
X	Экстенсивность инвазии, %	75.0±15.3	75.0±15.3	-	-
	Интенсивность инвазии, экз.	1–3	1–3	-	-
	Индекс обилия, экз.	1.50±0.39	1.63±0.39	0.357	>>0.05
	Число вскрытых рыб, экз.	8	8	-	-

Примечание. \* – значение критерия Фишера (F), \*\* – критерий Стьюдента ( $t_{st}$ ), без звездочек – критерий Колмогорова-Смирнова ( $\lambda$ ).

50.0±5.1% от всего улова, средняя – 46.9±5.1%, крупная – 3.1±1.7%. Однако крупный карась в 2007 г. не достигал в длину 200 мм, тогда как в 1980-х гг. нередко встречались особи с длиной тела до 340 мм. В 2004 и 2007 гг. по прежнему преобладали особи карася с размерами тела 120-150 мм. В 2007 г., в отличие от 1997-2004 гг., различия в длине и весе тела самок и самцов карася оказались статистически значимы (табл. 4). В то же время, как и в 2004 г., зараженность рачком карася разного пола статистически одинакова (табл. 5). С самок сняли 52.0±5.0% всех лерней, с самцов – 48.0±5.0%. Эти различия статистически недостоверны ( $t_{st} = 0.400$ ;  $P = 0.311$ ).

Таблица 6

**Параметры распределения лерней у карася из оз. Длинное**

Дата отлова рыбы	Пол карася	n	M	m <sub>M</sub>	s <sup>2</sup>	s <sup>2</sup> /M	k	χ <sup>2</sup>	λ	P(%)	Тип распределения
2004 VII	Самцы+самки	27	1.11	0.19	0.95	0.85	-	-	0.329	<95	БР
2007 VI	>><<	28	0.5	0.17	0.85	1.7	0.46	-	0.189	73	НБР
VII	>><<	54	1.85	0.21	2.35	1.27	6.8	-	0.544	<95	НБР
2-я декада	>><<	21	1.95	0.34	2.45	1.26	7.7	-	0.283	<95	НБР
3-я декада	>><<	33	1.79	0.27	2.36	1.32	5.6	-	0.452	<95	НБР
X	>><<	16	1.56	0.29	1.33	0.85	-	1.383	-	>50	РП
2004 VII	Самцы	10	1.2	0.29	0.84	0.7	-	-	0.153	<95	БР
2007 VI	>>	9	0.22	0.14	0.19	0.86	-	-	0.67	<95	БР
VII	>>	30	1.23	0.18	1.01	0.82	-	-	0.136	<95	РП
2004 VII	Самки	17	1.06	0.25	1.06	1	-	-	0.485	<95	РП
2007 VI	<<	19	0.63	0.24	1.13	1.79	0.41	-	0.344	<95	НБР
VII	<<	24	1.38	0.28	1.98	1.45	3.11	-	0.184	<95	НБР

Примечание. n – исследовано рыб, M – индекс обилия, m<sub>M</sub> – ошибка, s<sup>2</sup> – дисперсия, k – агрегированность, χ<sup>2</sup> – хи-квадрат, λ – критерий Колмогорова-Смирнова, P – вероятность, НБР – негативно биномиальное распределение; БР – биномиальное распределение, РП – распределение Пуассона.



Таблица 7

**Параметры распределения лерней у карася из оз. Длинное в июле 2007 г.**

Дата отлова рыбы	n	M	m <sub>M</sub>	s <sup>2</sup>	s <sup>2</sup> /M	k	λ	P(%)	Тип распределения
Рачки прошлого года рождения									
VII	54	0.56	0.14	1.00	1.78	0.68	0.095	<95	НБР
2-я декада	21	0.71	0.26	1.41	1.99	1.0	0.174	<95	НБР
3-я декада	33	0.45	0.15	0.76	1.66	0.48	0.174	<95	НБР
Рачки этого года рождения									
VII	54	1.17	0.16	1.58	1.35	3.33	0.163	<95	НБР
2-я декада	21	1.05	0.26	1.45	1.38	2.74	0.153	<95	НБР
3-я декада	33	1.24	0.23	1.69	1.36	3.45	0.261	<95	НБР

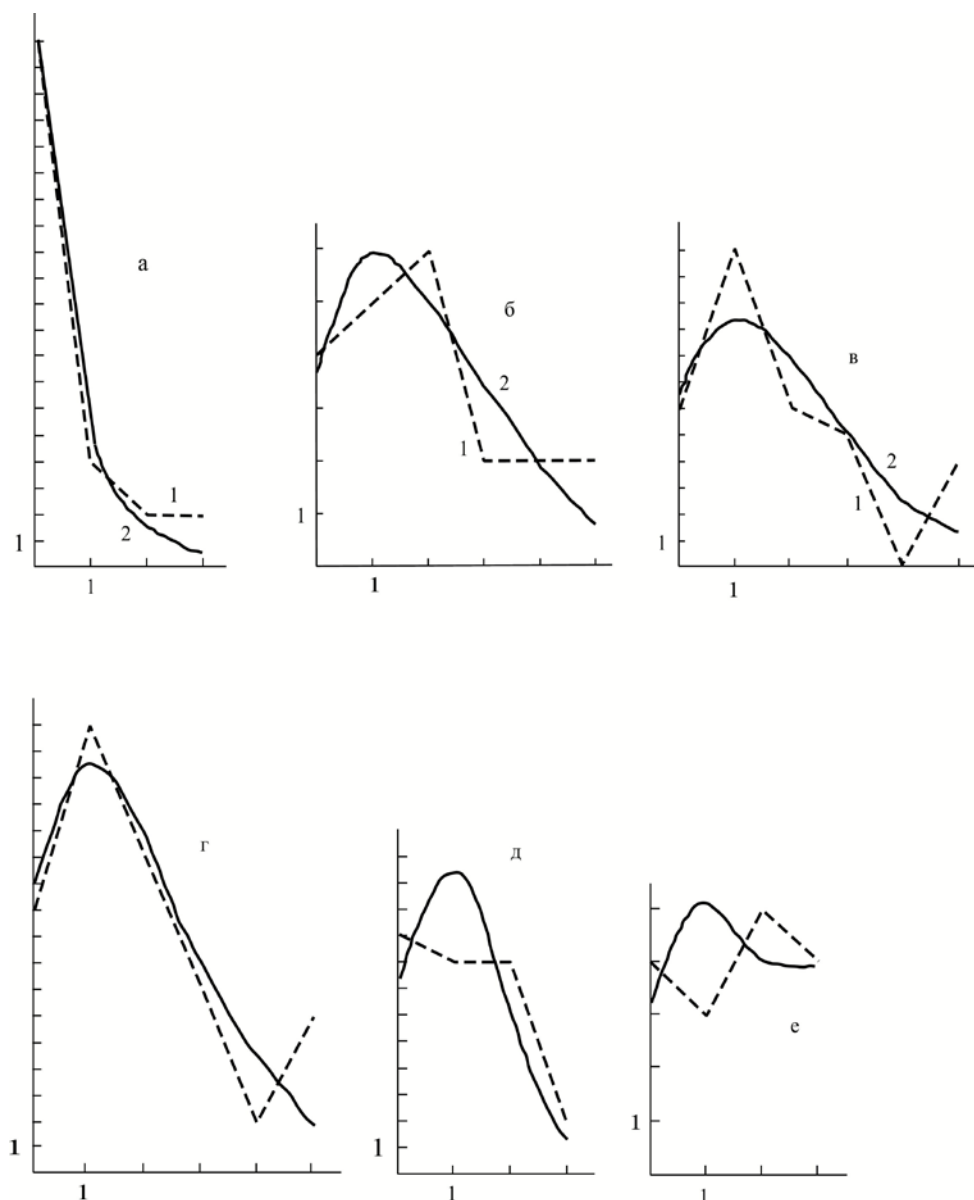


Рис. 1. Распределение *Lernaea cyprinacea* у карся из оз. Длинное в летне-осенний период года.

1 – теоретический ряд распределения (а-г – негативно биномиальное распределение; д – биномиальное распределение; е – распределение Пуассона); 2 – эмпирическое распределение.

Рыба отловлена: а – 30.VI. 2007 г. ( $n = 28$ ;  $M = 0.5$ ;  $K = 0.46$ ); б – 17.VII. 2007 г. ( $n = 21$ ;  $M = 1.95$ ;  $K = 7.7$ ); в – 21-23.VII. 2007 г. ( $n = 33$ ;  $M = 1.79$ ;  $K = 5.6$ ); г – 17-23.VII. 2007 г. ( $n = 54$ ;  $M = 1.85$ ;  $K = 6.8$ ); д – 10-22.VII. 2004 г. ( $n = 27$ ;  $M = 1.11$ ); е – 7-9.X. 2007 г. ( $n = 16$ ;  $M = 1.56$ ).

По оси ординат – частоты; по оси абсцисс – количество копепод на одной особи хозяина.

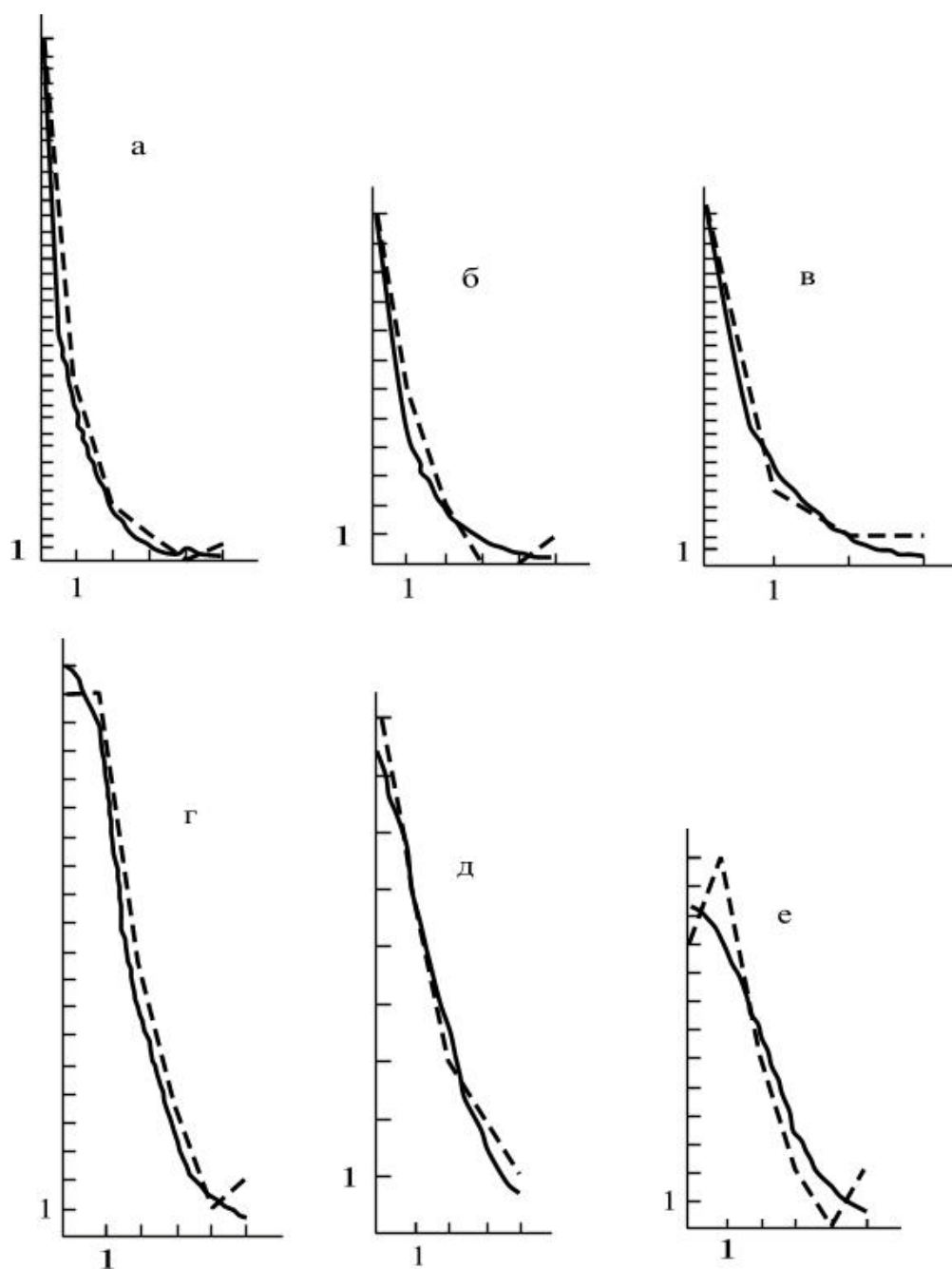


Рис. 2. Распределение лерней генерации прошлого (а-в) и этого (г-е) года у карася в 2007 г.

1 – теоретический ряд негативного биномиального распределения; 2 – эмпирическое распределение.

Рыба отловлена: а – 17-23.VII ( $n = 54$ ;  $M = 0.56$ ;  $K = 0.68$ ); б – 17.VII ( $n = 21$ ;  $M = 0.71$ ;  $K = 1.0$ ); в – 21-23.VII ( $n = 33$ ;  $M = 0.45$ ;  $K = 0.48$ ). г – 17-23.VII ( $n = 54$ ;  $M = 1.17$ ;  $K = 3.33$ );

д – 17.VII ( $n = 21$ ;  $M = 1.05$ ;  $K = 2.74$ ); е – 21-23.VII ( $n = 33$ ;  $M = 1.24$ ;  $K = 3.47$ ).

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

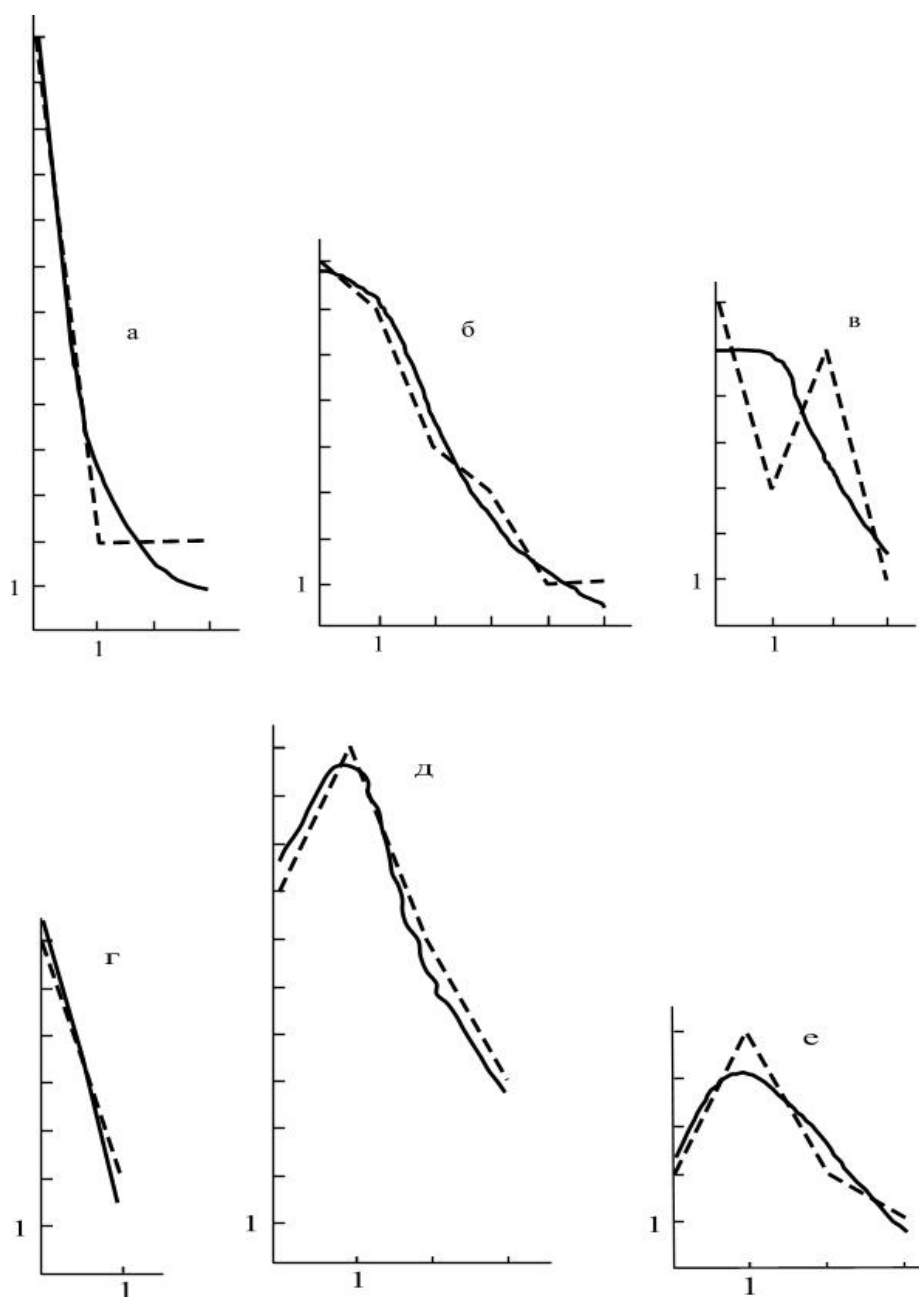


Рис. 3. Распределение лерней у самок (а-в) и самцов (г-е) карася.

1 – теоретический ряд распределения (а, б – негативно биномиальное распределение; г, е – биномиальное распределение; в, д – распределение Пуассона); 2 – эмпирическое распределение.

Рыба отловлена: а – 30.VI. 2007 г. ( $n = 19$ ;  $M = 0.63$ ;  $K = 0.41$ ); б – 17–23.VII. 2007 г. ( $n = 24$ ;  $M = 1.38$ ;  $K = 3.11$ ); в – 10–22.VII. 2004 г. ( $n = 17$ ;  $M = 1.06$ ). г – 30.VI. 2007 г. ( $n = 9$ ;  $M = 0.22$ ); д – 17–23.VII. 2007 г. ( $n = 30$ ;  $M = 1.23$ ); е – 10–22.VII. 2004 г. ( $n = 10$ ;  $M = 1.2$ ).

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

**Обсуждение результатов.** Поскольку тип распределения паразита в популяции хозяина в конечном итоге характеризует паразито-хозяинные отношения (Бреев, 1972) то определим, как в ходе смены генераций паразита меняется характер его распределения в популяции хозяина и в группировках карася разного пола.

Распределение численности зрелых лерней в популяции карася в оз. Длинное в июне 2007 г., как и в предыдущие годы (Доровских, 1993; Доровских, Макарова, 2006), удовлетворительно описывается кривой негативного биномиального распределения (табл. 6; рис. 1). В середине июля 2007 г. распределение численности лерней также аппроксимируется кривой негативного биномиального распределения, но со значением коэффициента «К» в 16.7 раза выше, чем в июне. Это указывает на качественные изменения, происходящие в состоянии рассматриваемой популяции *L. cyprinacea* (Доровских, 2002, 2007). Действительно, в это время происходит отмирание рачков прошлого года рождения и появляются паразиты нового поколения. В последней декаде июля тип распределения копепод в популяции хозяина сохраняется, но значение коэффициента «К» несколько снижается. Это связано с тем, что рачки генерации прошлого года к этому времени уже в значительной своей части погибли, а процесс появления паразитов нового поколения еще продолжается. На показателях уровня зараженности копеподами карася это практически не отразилось. Однако значение коэффициента «К», одного из параметров отрицательного биномиального распределения, для паразитов прошлого года рождения с 17 по 21-23 июля уменьшается более чем в 2 раза, а для раков нового поколения увеличивается почти на 26% (табл. 7). При этом распределение паразита обеих генераций в популяции хозяина удовлетворительно описывается кривой негативного биномиального распределения (рис. 2). Интересно, что в июле 2004 г. распределение численности лерней в популяции рыб из оз. Длинное соответствовало кривой биномиального распределения. В октябре 2007 г. популяция *L. cyprinacea* в этом озере целиком представлена молодыми особями этого года рождения. Их распределение в популяции карася удовлетворительно аппроксимируется кривой распределения Пуассона. К июню следующего года часть рачков отомрет, другая их часть сохранится и достигнет половозрелого состояния, и распределение их численности в популяции хозяина, видимо, будет описываться кривой негативного биномиального распределения, как это было во все предыдущие годы наблюдений, кроме 1996 г. (Доровских, Макарова, 2006).

Определение характера распределения частот встречаемости рачков у самок и самцов карася показало, что в 2004 г., как и в 1998-2003 гг., карась обоих полов, видимо, продолжал выполнять близкую роль в поддержании численности паразита (рис. 3). В июне и июле 2007 г. у самок распределение копепод в большей мере соответствовало кривой негативного биномиального распределения. У самцов распределение членистоногого описывается кривой биномиального распределения в июне и распределением Пуассона, предельного случая биномиального распределения, в июле. Эти расчеты позволяют предположить, что рыба разного пола в 2007 г. стала выполнять неодинаковую роль в поддержании численности разбираемого вида паразита, но уровень зараженности копеподами самок и самцов карася остается еще одинаковым.

**Выводы.** У лерней в оз. Длинное отмечена только одна генерация особей в году. Смена генераций паразита происходит во 2-й половине июля. В ходе изменения возрастного состава популяции рачка тип распределения его численности в популяции хозяина в летний период остается один и тот же, а значения коэффициента агрегации «К» изменяются согласованно со сменой генераций паразита.

Спустя 10 лет после произошедших в 1996 г. событий, приведших к резкому падению численности карася и рачка, в популяции карася из оз. Длинное выровнялось соотношение полов, самки и самцы стали различаться по длине и весу тела, в уловах появились три его размерные группы, рыба разного пола, видимо, стала выполнять неодинаковую роль в поддержании численности *L. suprinacea*. Однако преобладающие размеры рыб, уровень зараженности копеподами хозяина, а также самок и самцов карася остались в тех же пределах, что и в 1997-2003 гг.

## 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТОВ

### 5.1. КРУПНАЯ И МЕЛКАЯ ФОРМЫ *DACTYLOGYRUS INTERMEDIUS* WEGENER, 1910 (MONOGENEA, DACTYLOGYRIDAE) С ЖАБП *CARASSIUS CARASSIUS* (L.)

Г.Н. Доровских, Е.Н. Смольянинова

"...Отнесение особей и фенонов к видовым таксонам составляет одну из основных проблем таксономии" (Майр, 1971, с. 42). Критерием при определении видового статуса организма обычно служит степень морфологических различий. Однако многие такие признаки паразитов находятся в прямой зависимости от интенсивности инвазии

Таблица

#### Морфометрическая характеристика *Dactylogyrus intermedius* (мкм)<sup>15</sup>

Признаки	Крупная форма		Мелкая форма	
	пределы	средняя и ее ошибка	пределы	средняя и ее ошибка
Длина краевых крючьев	20.4–39.1	32.1±1.0	20.4–30.6	26.0±0.7
Длина срединных крючьев				
дорсоапикальных	28.9–35.7	32.1±1.0	25.5–32.3	28.0±0.6
вентроапикальных	32.3–37.4	31.9±0.8	28.9–30.6	29.0±0.3
их основной части	27.2–28.9	35.0±0.7	18.7–24.0	22.8±0.5
внутреннего отростка	11.9–18.7	28.0±0.3	10.2–13.6	13.2±0.3
наружного отростка	3.4–8.5	18.1±0.6	4.0–5.1	4.7±0.1
лезвия	20.4–23.8	6.2±0.4	17.0–20.4	18.9±0.3
острия	10.2–13.6	22.1±0.5	6.8–11.2	9.8±0.4
Размер соединительной пластинки	28.9–37.4x3.4–5.1	12.4±0.3	25.5–28.9x3.4	27.7±0.6x3.4
Длина копулятивного органа	71.4–85.0	33.6±0.9x 4.3±0.3	37.4–52.7	47.1±1.3
Диаметр трубки копулятивного органа	5.1–6.8	7.89±1.8x 5.5±0.3	3.4–4.0	3.4±0.6
Вагинальное вооружение	-	-	13.0–7.0x 10.0–17.0	16.0±1.0x 13.0±1.0
Размеры яиц	83.3–85.0x65.0–68.0	84.4±0.6x 67.0±1.1	76.5x59.5–61.2	76.5x60.3

<sup>15</sup> Различия статистически недостоверны

(Павловский, Гнездилов, 1949), топологии (Догель, 1949), а также возраста и размера хозяев, что показано для паразитических инфузорий (Иванова, 1969; Чернышева, 1976), *Ergasilus sieboldi* (Доровских и др., 1985; Доровских, Черняй, 1994), моногеней (Гусев, Кулемина, 1971а, 1971б). Эти различия в длине тела паразитов, хитиноидных образований, антенн и т.д. порой так значительны, что особи одного вида различаются более чем представители самостоятельных видов. Указанные различия отмечены на паразитах, снятых с разных особей хозяина.

При изучении паразитофауны карася европейского Северо-Востока (Доровских, 1997; Смольянинова, 1998)<sup>16</sup> замечено, что у *Dactylogyrus intermedius* даже с одной особи хозяина встречаются крупные и мелкие черви, находящиеся на одной стадии развития. Сбор материала осуществлен в 1992-1994 гг. в бассейнах рек Печора (окрестности г. Печора и г. Ухта) и Мезень (Удорский р-н, окрестности с. Ертом). Измерения (см. таблицу) произведены по препаратам, заключенным в глицерин-желатин, на червях, продуцировавших яйца.

Разница в размерах хитиноидных структур этих форм червей, кроме длины наружного отростка срединных крючьев, статистически значима. Наиболее несхожи длины копулятивных органов ( $r=13.839$ ;  $P<0.001$ ). Действительно, максимальные и минимальные значения размеров срединных крючьев и соединительных пластинок отличны в 1.3–1.8 раза, длины острия этих крючьев и наружных отростков последних – в 2.0–2.1, размеры копулятивных аппаратов – в 2.3 раза. Существенных же отличий в форме сравниваемых образований (по крайней мере, пока) не замечено, тем не менее черви этих групп легко узнаваемы даже при малом увеличении микроскопа.

Статус найденных форм *D intermedius* определить пока затруднительно, но обнаружение последних имеет определенный интерес и предполагает сбор дополнительного материала для его выяснения.

---

<sup>16</sup> Результаты работы представлены в Сборнике научных трудов «Проблемы систематики и филогении плоских червей» (СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1998. С. 38-40).



## 5.2. ПОЛИМОРФИЗМ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СПЕЦИФИЧНОГО ПАРАЗИТА КОРЮШЕК – ЦЕСТОДЫ *PROTEOCEPHALUS* *TETRASTOMUS* (RUDOLPHI, 1810) (CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA)

Л.В. Аникиева, Г.Н. Доровских<sup>17</sup>

Настоящая работа продолжает серию публикаций авторов, посвященных внутривидовой изменчивости цестод рода *Proteocephalus* – паразитов разных экологических и эволюционных групп хозяев. Изучалась изменчивость паразита сиговых рыб – *P. longicollis*, карповых – *P. torulosus*, окуня – *P. percae*, европейского сома – *P. osculatus*, хариусов – *P. thymalli*. Выявлен полиморфизм признаков, характеризующих основные функциональные системы цестод: прикрепления и трофико-репродукции. Установлено, что ключевую роль в формировании внутривидовой изменчивости цестод рода *Proteocephalus* играет фактор гостальности. В разных видах хозяев гельминты образуют экологические формы, морфологическая структура и разнообразие которых формируются под воздействием условий гостальной экологической ниши: систематического положения хозяина, особенностей его биологии и экологии. Показан широкий спектр гостальных различий между экоформами, проявляющийся в наборе фенотипов и их соотношений, а также в значениях количественных признаков (Аникиева, 2004, 2005; Аникиева, Доровских, 2001; Аникиева, Харин, 2003; Аникиева и др., 2004).

*P. tetrastomus* – специфичный паразит корюшек *Osmeridae*. В течение длительного времени протеоцефалусы из корюшки неоднократно описывались под разными названиями или определялись как паразиты сиговых и хариусовых рыб, в связи с чем границы вида оказались размыты, а список хозяев и данные о его географическом распространении нуждались в дальнейшей проверке (Фрезе, 1965). Вильямс (Willemse, 1969) впервые установил, что у корюшки в Нидерландах могут обитать одновременно два морфологически различающихся вида. Один из них специфичный паразит корюшки *P. tetrastomus* (Rudolphi, 1810). Другой вид – паразит лососевидных рыб *P. longicollis* (Zeder, 1800). Позднее оба вида были дифференцированы у европейской корюшки в бассейне Балтийского моря (Ботнического залива, оз. Ладожского и оз. Онежского) (Аникиева, 1998). В последние годы *P. tetrastomus* обнаружен у малоротой корюшки – *Hypomesus transpacificus nipponensis* из оз. Сюва (Япония) и зубатой корюшки *Osmerus mordax* из залива Св. Лаврентия (Канада) (Scholz et al., 2004).

Изучение морфологической изменчивости *P. tetrastomus* проводилось с целью диагностики вида и его дифференциации от других видов рода. Установлено, что *P. tetrastomus* из *Hypomesus transpacificus* и *Osmerus mordax* различаются морфологически. Однако методами молекулярной генетики (секвенирование ITS2 в области rDNA) было показано высокое генетическое сходство между ними (99,9%), что подтвердило конспецифичность этих цестод. Наряду с этим было выявлено различие в позиции одного нуклеотида (Т вместо G в позиции 378) (Scholz et al., 2004).

<sup>17</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 2009. Т.43. Вып. 4. С. 309-316.

Целью настоящей работы явилось изучение внутривидовой изменчивости *P. tetrastomus* и выделение внутривидовых группировок в разных точках ареала.

**Материал и методы.** Исследовались две географически удаленные популяции *P. tetrastomus* из разных частей ареала европейской корюшки: оз. Ладожского – крупнейшего олиготрофного водоема Европы (бассейн Балтийского моря) и оз. Голубого (бассейн р. Печоры), расположенного на северо-восточной периферии ареала хозяина, небольшом мезотрофном водоеме, который в половодье соединяется с рекой. В оз. Ладожском материал собран в 1992-1993 гг. Встречаемость *P. tetrastomus* составила – 13.3%, интенсивность инвазии 1-3 экз., индекс обилия – 1.3 экз. В оз. Голубом материал собирали в 2001-2002 гг. Экстенсивность инвазии корюшки *P. tetrastomus* составила 100%, интенсивность – от 2 до 283 экз., индекс обилия – 39.9 экз.

Изучали качественные (форма головного конца, форма половозрелых члеников, форма лопастей яичника), пластические (длина и ширина стробилы и половозрелых члеников, длина бурсы цирруса и яичника), счетные (число семенников) и относительные (отношение длины бурсы цирруса к ширине членика) признаки. Статистическая обработка выполнена стандартными методами (Плохинский, 1970). Значимость различий и их величину определяли соответственно по *t* и *F* критериям с уровнем  $p < 0,001$  и по коэффициенту *CD* (Майр, 1971).

Всего исследовано из оз. Ладожского 25 экз. половозрелых гельминтов, из озера Голубого – 20 экз. Для сравнительного анализа использованы опубликованные данные по морфологии, а также рисунки и фотографии *P. tetrastomus* (Scholz, Hanzelova, 1998; Scholz et al., 2004).

**Результаты исследования.** По типу строения члеников *P. tetrastomus* выделены 2 вариации: слабо краспедотная – Cr1 и с выраженными парусами, отходящими от заднего края членика, – Cr2; по форме яичника – также 2 вариации: гантелевидная с лопастями яичника от овальной формы до почти округлой – O1 и усеченной пирамиды с лопастями яичника треугольной формы – O2. По сочетанию вариаций установлены 2 формы. Первая форма представлена вариациями Cr1 и O1. Она имела слабо краспедотную форму стробилы и гантелевидный яичник. Вторая форма включала особей с типом строения члеников Cr2. Она разнородна по признаку яичника и представлена двумя вариациями – гантелевидной O1 и треугольной O2. Сколекс *P. tetrastomus* имел ланцетовидную форму (рис. 1а, б, в).

Обе выделенные нами формы обнаружены у выборки из Ладожского озера. Форма со слабо краспедотным типом члеников доминировала, к ней отнесено 80% особей. Вторая форма была малочисленна (20%). Выборка из оз. Голубого оказалась представленной только одной формой с вариациями Cr2 и O2.

Анализ количественных признаков *P. tetrastomus* показал, что выборки различались границами варьирования и средними значениями диаметра присосок, числа семенников, длины бурсы цирруса и яичника. По коэффициенту изменчивости *CV* все признаки, за исключением ширины половозрелых члеников и длины бурсы цир-

руса, в обеих выборках были сходны. К низкому уровню (7-12%) относились ширина сколекса, диаметр присосок и число семенников; среднему (13-20%) – длина лопасти яичника и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика; повышенному (21-30%) – длина половозрелых члеников и высокому (35%) – длина стробилы. По критерию Фишера размеры присосок и число семенников были более изменчивы в оз. Голубом, а длина и ширина бурсы цирруса и длина яичника – в оз. Ладожском. Коэффициент межпопуляционных различий  $CD$ , учитывающий различия между средними значениями признаков и характером их варьирования, составил для присосок 0.6; числа семенников – 1.18, длины яичника – 0.75 и длины бурсы цирруса – 1.04, что ниже принятого показателя подвидового различия 1.28 (Майр, 1971).

Установлено, что выделенные нами формы *P. tetrastomus* в оз. Ладожском, исследованные из одной и той же выборки, взятой в сходные сроки, различались пластическими признаками (длиной стробилы, шириной половозрелых члеников, длиной яичника) и отношением длины бурсы цирруса к ширине членика (табл. 2).

Сравнение морфометрических показателей одной и той же формы *P. tetrastomus* (Cr2) из двух водоемов выявило более широкие границы изменчивости в оз. Голубом, чем в оз. Ладожском и достоверные различия в средних значениях 4 признаков – ширине члеников, числе семенников, длине бурсы цирруса и размахе крыльев яичника. Форма из оз. Голубого отличалась меньшей шириной члеников и меньшими размерами репродуктивных органов – длины бурсы цирруса и размаха крыльев яичника – и большим числом семенников (табл. 3).

Анализ опубликованных данных по морфологии *P. tetrastomus* (Willemse, 1969; Scholz, Hanzelova, 1998; Scholz et al., 2004) показал, что на рисунках и фотографиях *P. tetrastomus* из европейской корюшки *Osmerus eperlanus* Нидерландов и Финляндии, а также малоротой японской корюшки *Hypomesus transpacificus nipponensis* оз. Сюва представлена форма с типом строения члеников Cr2, а зубатой корюшки *Osmerus mordax* залива Св. Лаврентия (Канада) – форма с типом строения члеников Cr1.

Оценка морфометрической изменчивости *P. tetrastomus* из разных видов хозяев (европейской и зубатой корюшки) выявила хиатус по четырем признакам. Пределы показателей отношения длины бурсы цирруса к ширине членика у *P. tetrastomus* из зубатой корюшки полностью входили в диапазон варьирования этого признака у *P. tetrastomus* из европейской корюшки, границы диаметра присосок были сдвинуты вправо (табл. 4). Границы изменчивости количественных признаков из разных мест обитания европейской корюшки в значительной степени перекрывались. Наиболее сходны выборки шириной сколекса, шириной членика, отношением длины бурсы цирруса к ширине членика и длиной стробилы (табл. 4).

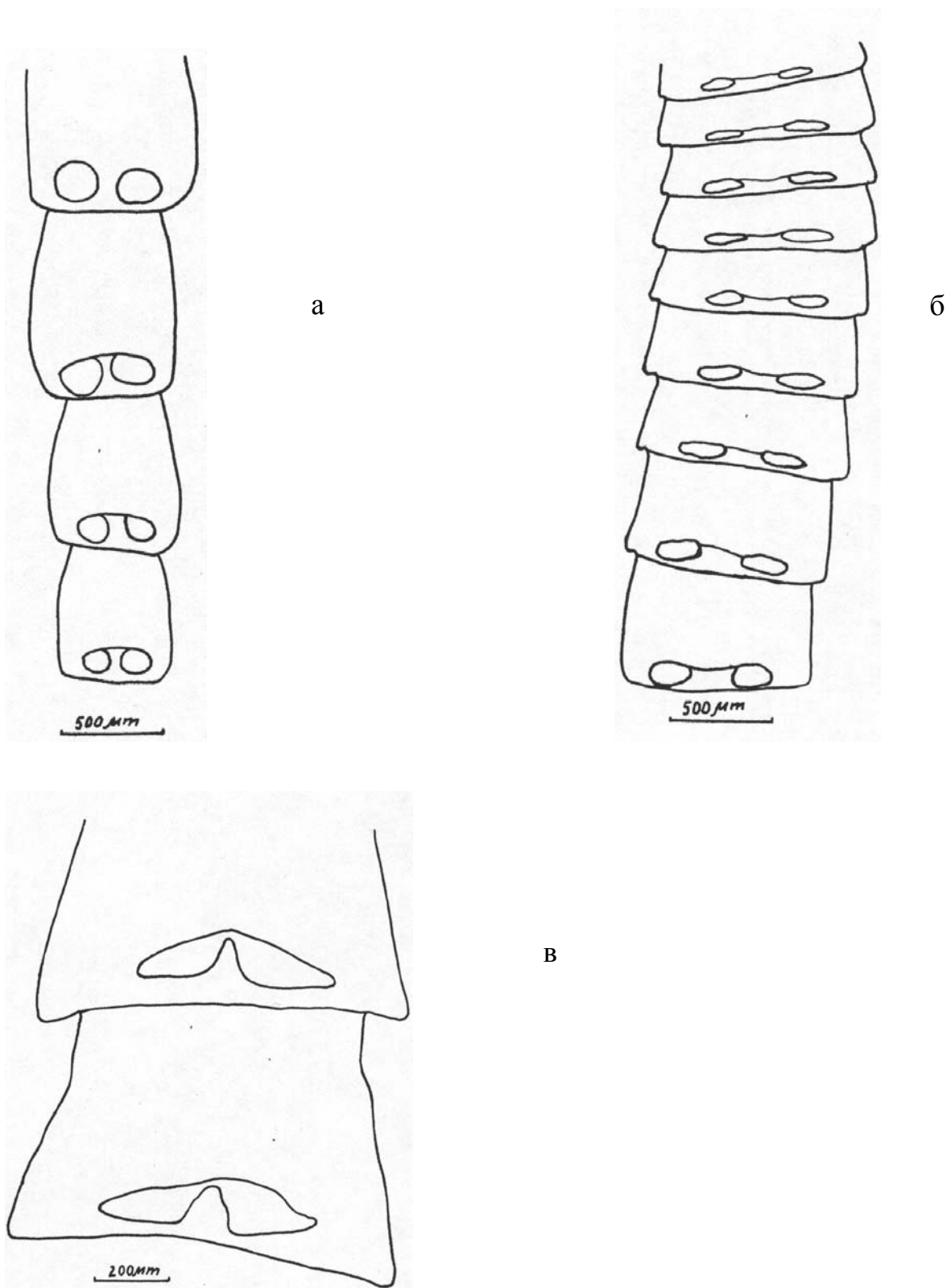


Рис. 1. а – *P. tetrastomus* из европейской корюшки, форма Cr1O1; б – *P. tetrastomus* из европейской корюшки, форма Cr2O1; в – *P. tetrastomus* из европейской корюшки, форма Cr2O2.

Таблица 1

**Морфометрические показатели *Proteocephalus tetrastomus* из разных мест обитания европейской корюшки, мкм**

Показатели	Оз. Голубое				Оз. Ладожское			
	пределы	M±m	CV	δ	пределы	M±m	CV	δ
Ширина сколекса	316–430	346±8	8.6	30	324–414	350±10	8	28
Диаметр присосок	136–192	160±4*	9.9	15.8	144–155	148±1.5	3	4.6
Длина членика	226–734	511±34	27.4	140	353–775	564±37	25	142
Ширина членика	633–1413	880±49	23	205	705–1270	930±46	19	180
Число семенников	88–136	107±4*	12.4	13.3	70–97	81.4±2	10.5	8.6
Длина бурсы цирруса	158–203	175±3*	7.2	12.7	162–282	213±7	13,1	28
Ширина бурсы цирруса	45–67,8	54±2	14.6	7.9	63–99	78±3	13	10
Длина яичника	373–588	452±15*	13.2	59	423–775	574±27	18	103
Высота яичника	57–181	113±8	29	33	71–211	140±12	31	44
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0.14–0.27	0.21±0.01	16.6	0.04	0.17–0.33	0.24±0.01	16	0.04
Длина стробилы	0.7–1.8	1.14±0.09	35	0.39	0.6–1.7	0.93±0.1	37	0.34

Примечание. \* – различия достоверны.

Таблица 2

**Морфометрические показатели двух форм *P. tetrastomus* из корюшки оз. Ладожского**

Признаки	Cr 1 (n=18)		Cr 2 (n=7)		t1-t2
	пределы	M±m	пределы	M±m	
Длина стробилы, см	0.6–1.3	0.8±0.07	1.3–1.7	1.5±0.2	3.45
Ширина стробилы, мкм	705–987	836±23.8	1057–1469	1189±46	6.9
Длина яичника, мкм	423–669	535±23	564–775	683±44	3.0
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0.21–0.33	0.25±0.01	0.17–0.23	0.19±0.01	3.43

**Обсуждение.** Современная диагностика вида *P. tetrastomus* базируется на типовом материале из Нидерландов. Ключевыми признаками *P. tetrastomus* являются членики трапецевидной формы, неполовозрелые членики короткие и очень широкие, краспедотные, апикальная присоска редуцирована. Паразит Osmeridae (Scholz, Hanzelova, 1998). *P. tetrastomus* – пятый вид рода *Proteocephalus* с циркумбореальным (голарктическим) распространением.

Изучение внутривидовой изменчивости позволило выделить 2 формы *P. tetrastomus*, различающиеся характером краспедотности и вариациями яичника. К первой форме отнесены особи со слабо выраженной краспедотностью и гантелевидным яичником. Вторая форма включает особей с сильно выраженной краспедотностью. Она разнородна по признаку яичника и представлена двумя вариациями – гантелевидной и треугольной.

Проведенные нами исследования также выявили географическую и биотопическую изменчивость вида, обусловленную обширным ареалом и полигостальностью. Наши данные и анализ качественных признаков *P. tetrastomus* по опубликованным рисункам и фотографиям показывает, что выделенные формы неравномерно распределены в ареале вида и симпатричны на части ареала. Обе формы присутствуют в европейской корюшке оз. Ладожского (бассейн Балтийского моря). В других видах хозяев (малоротой корюшке и зубатой корюшке атлантического побережья Северной Америки) *P. tetrastomus* представлен различными формами, что согласуется с морфологическими и генетическими различиями между ними (Scholz et al., 2004). В оз. Голубом (р. Печора, бассейн Баренцева моря) на северо-восточной периферии ареала европейской корюшки обитает только одна форма – с сильно выраженной краспедотностью и треугольной формой яичника. Между выборками из разных мест обитания и разных видов хозяев имеются существенные морфометрические различия. Одни и те же формы гельминта в разных водоемах достоверно различаются пластическими признаками, что может быть связано как с различиями в условиях обитания, так и с численностью самого паразита (Иешко, Аникиева, 1980).

По сравнению с другими видами цестод рода *Proteocephalus* – *P. torulosus*, *P. longicollis*, *P. percae* (Аникиева, 2004, 2005, Аникиева и др. 2004) паразит корюшек *P. tetrastomus* характеризуется меньшим числом полиморфных признаков и их вариаций. Он также отличается более узким диапазоном изменчивости пластических, счетных и относительных признаков (Аникиева, 1993, 1995). Анализ публикаций (Willemse, 1969, Scholz, Hanzelova, 1998; Scholz et al., 2004) и наши данные позволяют говорить о специфичности вида и относительной стабильности. Высокое генетическое сходство между *P. tetrastomus* из корюшек тихоокеанского и атлантического побережий свидетельствует об отсутствии форм, имеющих самостоятельный таксономический статус. Однако обнаруженные генетические отличия между ними подтверждают наличие внутривидовых форм. В целом полученные результаты позволяют отнести *P. tetrastomus* к полиморфным, сложноструктурированным видам. Проведенные нами исследования свидетельствуют о том, что популяционный подход составляет основу принципиально новых данных о характере изменчивости вида и его внутривидовой структуре, необходимых для решения вопросов микроэволюции и систематики цестод.

Таблица 3

**Морфометрические показатели формы *P. tetrastomus* Cr2  
из разных водоемов**

Признаки	Оз. Ладожское		Оз. Голубое		t1-t2
	пределы	M±m	пределы	M±m	
Ширина сколекса	342-414	378±36	316-430	346±8	0.9
Диаметр присосок	144-155	150±1,7	136-192	160±4	2.3
Длина членика	423-740	528±72	226-734	511±34	0.21
Ширина членика	1057-1469	1189±46	633-1413	980±45	3.1*
Число семенников	77-90	85±3	88-136	107±4	4.4*
Длина бурсы цирруса	211-282	236±16	158-203	175±3	3.8*
Длина яичника	564-775	683±44	373-588	452±15	5.0*
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0.17-0.23	0.19±0.013	0.14-0.27	0.21±0.01	0.93
Длина стробилы	1.3-1.7	1.5±0.2	0.7-1.8	1.14±0.09	1.7

Таблица 4

**Границы изменчивости признаков *P. tetrastomus* из разных видов хозяйев**

Показатели	Европейская корюшка			Зубатая корюшка
	Оз. Голубое	Оз. Ладожское	Нидерланды	Залив Св. Лаврентия
Ширина сколекса	316-430	324-414	308-416	230-307
Диаметр боковых присосок	136-192	144-155	121-175	99-134
Длина членика	226-734	353-775	530-1100	-
Ширина членика	633-1413	705-1269	660-1375	496-560
Число семенников	88-136	70-97	61-106	33-58
Длина бурсы цирруса	158-203	162-282	173-239	106-116
Ширина бурсы цирруса	45-67,8	63-99	59-93	-
Длина яичника	373-588	423-775	195-715	-
Высота яичника	57-181	70.5-211.5	80-186	-
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0.14-0.27	0.17-0.33	0.14-0.28	-
Длина стробилы	0.7-1.8	0.6-1.7	до 2.4	-

### 5.3. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТА ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER, 1800) ИЗ ОБЫКНОВЕННОГО ГОЛЬЯНА (*PHOXINUS PHOXINUS*)

Л. В. Аникиева, Г. Н. Доровских<sup>18</sup>

В последнее время цестодам р. *Proteocephalus* уделяется много внимания как одной из самых распространенных групп паразитов пресноводных рыб. Интерес к группе связан также с ее практической значимостью, поскольку в литературе неоднократно указывалось о заболеваниях лососевых в естественных и искусственных водоемах, вызванных протеоцефалидами (Аникиева и др., 1996).

Развитие политипической концепции вида у паразитов и применение популяционного подхода к изучению морфологической изменчивости выявили сложную организационную структуру вида и определили роль отдельных гостальных группировок в формировании фенотипического разнообразия вида у протеоцефалид (Иешко, Аникиева, 1980). Новый методологический подход к изучению морфологической изменчивости в совокупности с современными методами молекулярной биологии стал основой для критической оценки систематического статуса протеоцефалид (Scholz, Hanzelova, 1998).

Согласно последней ревизии, в Европе обитает 11 видов цестод рода *Proteocephalus*: *P. ambiguus*, *P. cernuae*, *P. filicollis*, *P. gobiorum*, *P. longicollis*, *P. macrocephalus*, *P. osculatus*, *P. percae*, *P. tetrastomus*, *P. thymalli* и *P. torulosus*. Паразит лососевидных рыб *P. exiguus* La Rue, 1914 признан младшим синонимом *P. longicollis* (Zeder, 1800), а в качестве специфичного паразита корюшки восстановлен *P. tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Scholz, Hanzelova, 1998).

Типичным хозяином *P. longicollis* являются сиговые рыбы – планктонофаги. В соответствии с условиями паразитирования он образует отдельные экологические формы, характеризующиеся специфическим набором вариаций качественных признаков и градаций количественных признаков. Особенности эволюции лососевидных и экологии отдельных их видов привели к формированию *P. longicollis* – complex, экоформы которого из разных хозяев различаются как хорошие виды, но связаны рядом переходов (Аникиева, 1998; Anikieva, Bylund, 2000).

Как неспецифичный паразит *P. longicollis* встречается у широкого круга хозяев, относящихся не только к разным семействам, но и подотрядам и даже отрядам: миногиобразных, окунеобразных, сельдеобразных, трескообразных (Фрезе, 1965; Margolis, Arthur, 1979). У карповых рыб *P. longicollis* был обнаружен только у озерного гольяна *Phoxinus phoxinus* из р. Охоты (северо-восток Азии). Цестоды находились на стадии плероцеркоида (Пугачев, 1984). При изучении паразитофауны рыб о. Колгуева половозрелые цестоды р. *Proteocephalus* были обнаружены нами у обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*. Эта находка представляет интерес с систематической, экологической и эволюционной точки зрения.

<sup>18</sup> Результаты работы представлены в сборнике «Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера» (Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2001. С. 58-63).



Цель настоящей работы – изучение морфологических особенностей и нормы реакции *P. longicollis* в нетипичном хозяине – представителе отряда карповых.

**Материалы и методы.** Материалом послужили сборы цестод р. *Proteocephalus* из обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*, выловленного в оз. Кривом на о. Колгуев, расположенном в Печерской губе (бассейн Баренцева моря). Остров Колгуев сложен мягкими четвертичными породами. Это в основном песчаник и сланцы, количество щебенки незначительно. Остров выше уровня моря на 4-50 м, максимально до 146 м. Озеро Кривое образовалось во впадине рельефа. Ширина озера 1 км, длина 1.5 км, глубина до 2 м, дно песчаное. Лето короткое и холодное. Среднемесячная температура в период открытой воды колеблется от 0.3° в мае до 8.3° в июле. В озере помимо гольяна обитают сиг-пыжьян и колюшка девятииглая (Богдановская-Гиенэф, 1938). В июле 1992 г. в оз. Кривом было отловлено 100 экз. гольяна, из которых 20 экз. исследованы на наличие паразитов. Длина рыб 6.7–7.6 см, вес 2.2–4.5 г. В трех гольянах были обнаружены половозрелые цестоды р. *Proteocephalus* с интенсивностью 1, 2, 3 экз. Определение вида паразита проводилось по определителю (Scholz, Hanzelova, 1998). Фенотипическая изменчивость изучалась по качественным (форма сколекса, члеников, семенников, лопастей яичника, желточных тяжей) и количественным (длина и ширина сколекса, присосок, размеры стробилы, половозрелых члеников, бурсы цирруса, число семенников) признакам (Аникиева, 2000). Поскольку стробила протеоцефалид построена по типу гетерономной метамерии и включает 5 зон, различающихся по состоянию половой системы (Аникиева и др., 1983), учитывалась только зона стробилы, содержащая половозрелые членики. Исследовалось 3-5 члеников от каждой стробилы, что позволило провести статистическую обработку материала. Оценивали степень реализации фенотипа, понимаемую как число вариаций отдельных признаков, обнаруженных в выборке цестод из гольяна и выраженных к числу вариаций, известных для вида в целом (Гиченок, 1995). Количественные признаки обработаны общепринятыми методами биометрии (Ивантер, 1971). Разнородность количественных признаков изучалась с применением шкалы градаций. Оценка разнородности количественных признаков выполнена по Э. Майру (1971). В качестве эталона использована экоформа *P. longicollis* из типичного хозяина – сига *Coregonus lavaretus* из Онежского озера (Аникиева, 2000).

**Результаты исследования.** По основным систематическим признакам (наличию апикальной присоски, форме и размеру сколекса, расположению боковых присосок, форме члеников, размеру бурсы цирруса и отношению длины бурсы цирруса к ширине членика, числу семенников) цестоды из обыкновенного гольяна оз. Кривого отличались от типичного паразита карповых рыб *Proteocephalus torulosus* (Batsh, 1786), а также *P. ruzskyi*, описанного Д.А. Размашкиным (1974) для озерного гольяна озер Западной Сибири (Titova, 1946), и были определены нами как *P. longicollis* (Zeder, 1800) = син. *P. exiguus* La Rue, 1914 (рис. 1, таблица).

## Морфометрические показатели *Proteocephalus longicollis* из

### обыкновенного гольяна, мкм

Признак	Пределы	M±m	S	CV
Длина членика	270–459	363±11	43	11.8
Ширина членика	270–432	384±12	46	12.1
Число семенников	31–50	41.3±1,9	35	14.3
Диаметр семенников	27–49	33±2	7	21.3
Длина бурсы цирруса	135–184	162±4	14	8.6
Ширина бурсы цирруса	43–70	54±2	6,7	12.6
Длина яичника	200–286	243±8	25	10.0
Ширина яичника	43–76	54±3	9	17.7
Отношение бурсы цирруса к ширине членика	0.37–0.55	0.43±0.01	0.05	11.7

Установлен полиморфизм двух качественных признаков: формы семенников (округлая, овальная) и формы крыльев яичника (округлая, овальная). Остальные признаки были представлены одной вариацией: члениками квадратной формы, узкой (лентовидной) формой желточных тяжей, мелкими размерами стробилы. Степень реализации фенотипа гольяновой экоформы *P. longicollis* по признакам стробилы и внутренних структур составила 46%. Поскольку форма и размеры сколекса были определены только у одного экземпляра, можно лишь указать, что форма сколекса принадлежит к одной вариации (сколекс простой формы не дифференцирован от стробилы). Количественные признаки имели узкий диапазон варьирования параметров и низкие коэффициенты изменчивости.

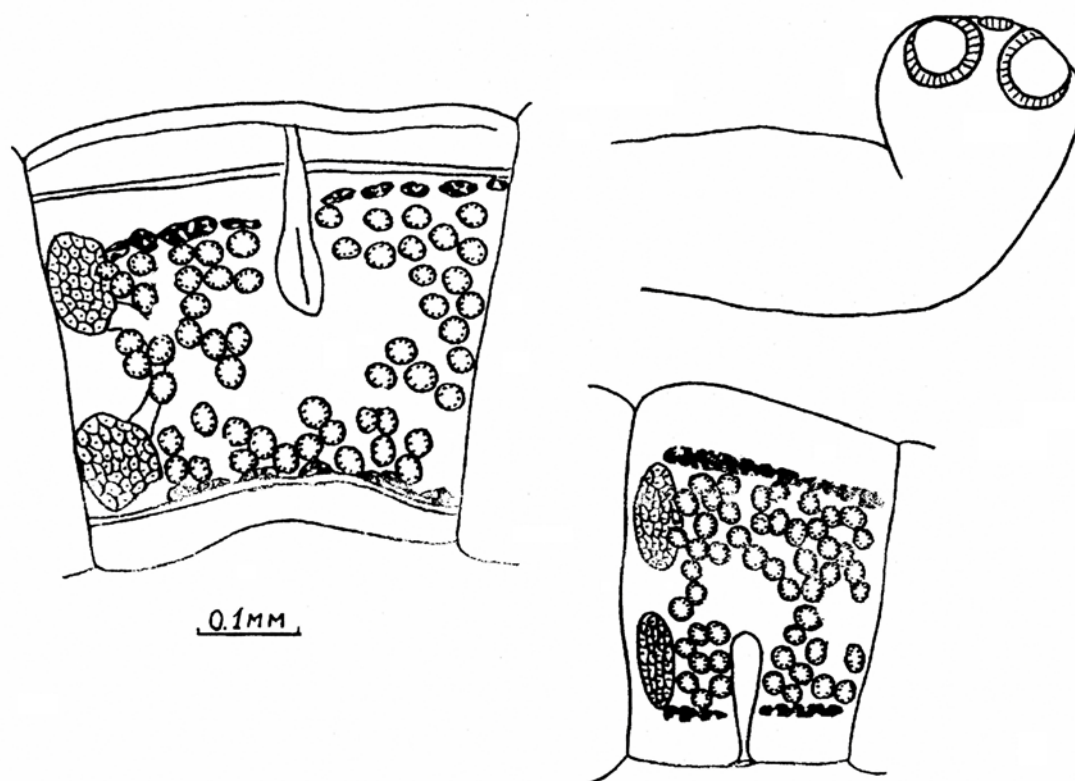


Рис. 1. *Proteocephalus longicollis* из обыкновенного гольяна.

При сравнении фенотипической изменчивости признаков *P. longicollis* из гольяна с экоформой из типичного хозяина – сига *Coregonus lavaretus* – было установлено упрощение структуры фенотипического разнообразия за счет выпадения редких вариаций. Резкие изменения обнаружены в выраженности абсолютных значений количественных признаков и характере их изменчивости (рис. 2). По степени отклонения экоформы из гольяна от эталонной (экоформы из сига) признаки распались на 3 группы:

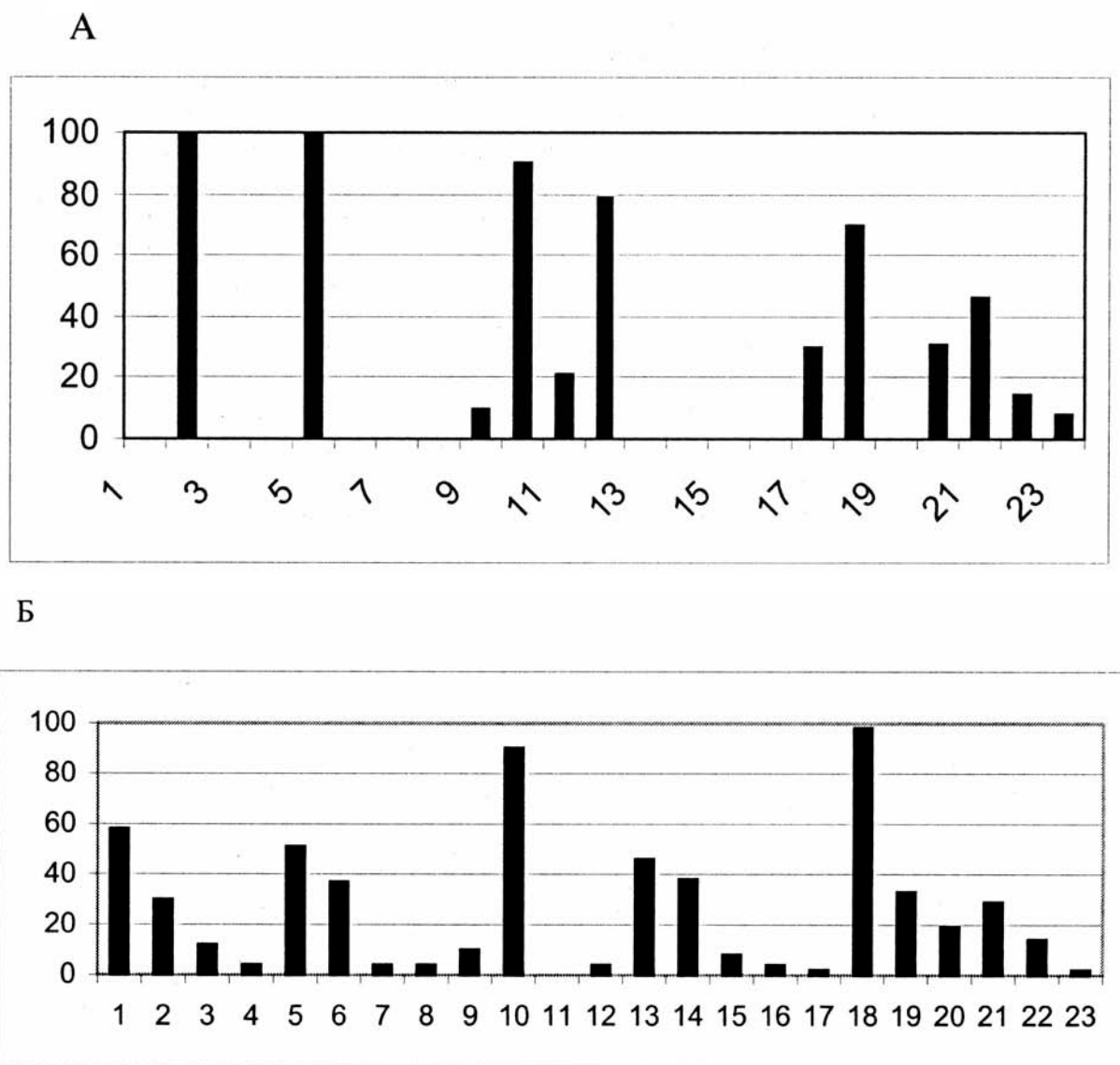


Рис. 2. Разнородность признаков *Proteocephalus longicollis* из гольяна (А) и сига (Б).

Градации признаков: форма члеников – короткая широкая (1), квадратная (2), удлиненная (3); число семенников – до 30 (4), 31–50 (5), 51–70 (6), 71–90 (7), 91–110 (8); форма семенников – овальная (9), округлая (10); длина бursы цирруса (мкм) – 10–15 (11), 16–20 (12), 21–25 (13), 26–30 (14), 31–35 (15), 36–40 (16); форма лопастей яичника – округлая (17), овальная (18); отношение длины бursы цирруса к ширине членика – 0.3–0.35 (19), 0.36–0.4 (20), 0.41–0.45 (21), 0.46–0.5 (22), 0.51–0.55 (23).

- с резким уменьшением значений (более чем в 5 раз) – размеры стробилы (длина, ширина), ширина члеников, длина бурсы цирруса и размах крыльев яичника;
- со средним уровнем уменьшения значений (до 3 раз) – число семенников и высота крыльев яичника;
- с минимальным уровнем уменьшения (2 раза) – длина членика и ширина бурсы цирруса.

В грациях числа семенников наблюдалось сужение значений до одного класса, в длине бурсы цирруса – наличие новой грации с меньшими показателями, чем известно для *P. longicollis*. Значительно меньше изменились относительные признаки. В частности, сохранилось разнообразие соотношения длины бурсы цирруса и ширины членика (рис. 2).

**Обсуждение.** Обыкновенный гольян входит в состав р. *Phoxinus* – эволюционно молодого подсемейства *Leuciscinae* – и имеет самый обширный ареал среди пресноводных карповых. Он распространен по всей Европе и Северной Азии на юг до бассейна Амура. Это представитель бореального предгорного комплекса, возникшего в олигоцене – миоцене (Никольский, 1953), который сформировался в одной ландшафтной зоне с бореальным равнинным комплексом. Гольян предпочитает чистые водоемы с выраженным течением и обитает часто в сообществе с форелью и гольцом. В экологическом отношении этот вид относится к группе ельцеподобных (голавлеподобных) рыб, специализированных менее других карповых. Гольян всеяден, питается диатомовыми и десмидиевыми водорослями, личинками различных насекомых и заглатывает все съедобное, что несетя в толще воды (Жизнь животных, 1971).

Паразитофауна гольяна характеризует его как типичного бентофага с широким набором паразитов карповых рыб. Однако большинство видов, обнаруженных у гольяна, паразитируют у рыб различных семейств и отрядов. В водоемах Кольского Севера и северо-востока Азии у гольяна встречаются цестоды *Triaenophorus nodulosus*, *Ligula intestinalis*, *Schistocephalus sp.*, а также специфичные паразиты лососевидных рыб *Heneguya zschokkei* и *Metechinorhynchus salmonis*, что указывает на питание гольяна копецподной группой зоопланктона и совместное обитание с лососевидными рыбами (Пугачев, 1984; Митенев, 2000).

В исследованном нами оз. Кривом паразитофауна гольяна и сига крайне обеднена (Доровских, 1996). Суровые климатические условия Севера и бедная кормовая база вынуждают гольяна докармливаться зоопланктоном, а мелководность водоема приводит к сближению экологических ниш обитающих в озере рыб – сига и гольяна. Эти экологические факторы способствуют попаданию *P. longicollis* в нетипичного для него хозяина.

Известно, что широта нормы реакции признаков (и целостных фенотипов) обеспечивает экологическую и эволюционную пластичность популяции и вида в целом (Шмальгаузен, 1968, 1969; Северцов, Сулова, 1981). При изучении цестод рода *Proteocephalus* из обыкновенной щуки Вохтозерско-Вендюрских озер (Аникиева, 1995) установлено, что разные виды протеоцефалюсов обладают неодинаковой нормой реакции на диапазон биотических условий. Из трех видов протеоцефалюсов, обитающих в этих

озерах (*P. torulosus*, *P. longicollis*, *P. percae*), наиболее консервативен паразит карповых *P. torulosus*, который ни разу не был обнаружен в нетипичных для него хозяевах, наиболее пластичен – *P. longicollis*. Экспансия молодого арктического паразита *P. longicollis* (Шульман, 1958) на представителя карповых – гольяна – и достижение в нем половозрелости подтверждают широкие адаптивные способности вида. Поскольку численность основного хозяина – сига – в оз. Кривом невелика и из-за суровых условий непостоянна, нахождение паразита в неспецифичном виде хозяина – гольяне – создает определенное преимущество для сохранения вида в природе. С эволюционной точки зрения это явление можно рассматривать как одно из звеньев адаптивной радиации: освоение паразитом нового хозяина и внедрение в новую экологическую нишу.

Изучение изменчивости паразитических организмов при попадании в маргинальные (нетипичные) условия позволяет понять отношения между паразитом и хозяином как биологическое явление, выявить реакцию партнеров, а также направленность процессов изменчивости, состоящих в приспособлении организмов к переменам во внешней среде (Догель, 1962). На примере лентецов Европы экспериментально было установлено, что по мере ослабления облигатности хозяина снижаются показатели трофико-генеративного комплекса признаков (Фрезе, 1977). Сопоставление морфологических особенностей *P. longicollis* из типичного хозяина – сига – и разных представителей нетипичных хозяев: озерной расы западноевропейского вида сем. сельдевых – *Alosa fallax* оз. Маджори (Италия) (Pecorini, 1969), хариуса оз. Байкал (Русинек, 1987), обыкновенной щуки озер Карелии (Аникиева, 1995), европейской корюшки Ладожского озера (Аникиева, 1998) и обыкновенного гольяна оз. Кривого показало, что в необычных для вида паразита условиях (корюшка и хариус) резко уменьшаются размеры стробилы, снижаются параметры трофико-генеративного комплекса признаков вплоть до потери способности к воспроизводству, что свидетельствует об ухудшении физиологических показателей.

Изучение качественных признаков *P. longicollis* из разных категорий хозяев проведено нами впервые. Полученные результаты дополнили представление о характере изменчивости вида у паразитических организмов при попадании в нетипичного хозяина. Установленные различия в частотах встречаемости отдельных вариаций *P. longicollis* из разных категорий хозяев (основного и дополнительного – маргинального) показывают, что отдельные вариации признаков играют неодинаковую селективную роль в адаптивной радиации вида паразита. Они также неравноценны в формировании устойчивости вида к воздействию неблагоприятных для выживания факторов.

## 6. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПАРАЗИТОВ

### 6.1. НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭКОЛОГИИ ДИПЛОЗОИД (MONOGENEA, DIPLOZOLDAE) – ПАРАЗИТОВ РЫБ БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ВЫЧЕГДЫ

Г.Н. Доровских<sup>19</sup>

К настоящему времени у рыб среднего течения р. Вычегды найдено четыре вида диплозоид: *Diplozoon paradoxum* Nordmann (с леща) - *D. scardinii* Komarova (с красноперки) - *Paradiplozoon homoion* Burchowsky et Nagibina (с плотвы) - *P. Megan* Burchowsky et Nagibina (с язя) (Сидоров, 1970; Доровских, 1986). Биология этих организмов исследована довольно слабо. Достаточно сказать, что до сих пор спорным остается вопрос о числе генераций этих моногеней в году. Одни авторы (Старовойтов и др., 1985) сообщают о наличии двух поколений спайников в году, другие (Хотеновский, 1985) одного. Принимая во внимание изложенное и то, что диплозоиды при высокой интенсивности заражения могут вызывать истощение и даже гибель рыб (Хотеновский, 1985), становится понятным необходимость изучения этой группы паразитов.

Сбор материала производили в Корткеросском р-не Коми АССР в 1981-85 гг. по общепринятой методике. На наличие диплозоид исследовано 278 экз. леща, 88 экз. красноперки, 449 экз. плотвы, 252 экз. язя из русла р. Вычегды и из пойменных водоемов. Вскрывали рыб разного возраста и размера. Об омываемости водой жабр и их секторов судили по распределению на них глосидий (Paling, 1968). Площадь жабр определяли путем их наклеивания на миллиметровую бумагу с последующим подсчетом занятых каждой из них квадратов. Оказалось: у леща вторая жабра по площади больше первой на 6%, третья на 1%, четвертая жабра по этому показателю меньше первой на 13%. У язя первая жабра по площади меньше второй на 12%, третьей на 13%, больше четвертой на 9%. Сравнение теоретически ожидаемых распределений паразитов на жабрах рыб с наблюдаемыми производили с помощью критерия хи-квадрат. Для описания микролокализации червей жаберы были поделены на три сектора: спинной, средний и брюшной. Собранный материал позволяет осветить вопрос о числе генераций червей в году и выяснить микролокализацию диплозоид на жабрах их хозяев.

#### Смена генераций диплозоид в весенне-летний период года

Пятилетние исследования показали, что у всех перечисленных выше видов диплозоид число генераций в году одинаково.

У *Diplozoon paradoxum* первые дипорпы во все годы наблюдений были найдены 19 июля, у других трех видов обычно 25-26 июня. Дипорпы встречаются вплоть до

---

<sup>19</sup> Результаты работы представлены в Сборнике научных трудов «Экология редких, малоизученных и хозяйственно-важных животных Европейского Северо-Востока» (Сыктывкар: Изд-во Коми ИЦ УрО АН СССР, 1989. С. 116-124 (Труды Коми научного центра УрО АН СССР, № 100).

конца первой декады августа. На леще с конца июля, на остальных трех видах рыб с конца июня паразитируют диплозоиды всех возрастов (дипорпы, молодые и старые черви). В августе встречались исключительно черви генерации этого года, которые достигают половозрелости только на следующий год. В декабре *Paradiplozoon homoion* у плотвы имел недоразвитую половую систему, но 1 экз. его после выдерживания вместе с хозяином в течение трех суток в аквариуме при температуре воды 18-20<sup>0</sup> С начал откладывать яйца. В марте черви уже вполне сформированы и при помещении их вместе с хозяином в аквариум (температура воды 10-12<sup>0</sup> С) начинали продуцировать яйца. В природных условиях откладка яиц у *P. homoion* зарегистрирована начиная с 7-9 июня (1985 г.), у *P. megen* с 16 июня (1985 г.), у *Diplozoon scardinii* с первых чисел июня, у *D. paradoxum* с 20–21 июня (1981–83 гг.). Отмирание червей прошлогодней генерации начинается у последнего вида 25 июня (1986 г.) и продолжается до августа (до 3 числа в 1984 г.), у остальных видов спайников этот процесс идет примерно в те же сроки.

Расхождение в сроках начала откладки яиц и появления дипорп у *D. paradoxum* и у остальных трех видов диплозоид обусловлено, по-видимому, разностью температурных режимов водоемов, в которых они обитают, а также различиями в количестве необходимого тепла для их развития. Лещ в основном отлавливался из реки, а остальные три вида рыб из пойменных озер. В озерах весной вода прогревается быстрее, чем в реке, что и обеспечивает более раннее созревание здесь червей. Известно (Wiles, 1965), что созревание *D. paradoxum* определяется суммой температур. При 15<sup>0</sup> С оно длится четыре месяца, т.е. для созревания червей требуется 1800–1860\* град-дней (пересчет наш)<sup>20</sup>. В условиях русла средней Вычегды этот вид спайников развивается за 1930-1950 град-дней, что близко выше приведенным цифрам. Для развития от яйца до половозрелости остальным трем видам диплозоид необходимо 2000-2100 град-дней. Поскольку *D. scardinii*, *Paradiplozoon homoion*, *P. megen* требуется для развития больше тепла, видимо, поэтому они чаще, а первый вид особенно, встречаются в пойменных водоемах, чем в русле р. Вычегды. Этот вывод подкрепляется отсутствием находок дипорп парадиплозоид, несмотря на значительное число вскрытий рыб (вскрыто 120 экз. плотвы и 168 экз. язя), в русле реки.

На основании приведенных данных можно сделать вывод о появлении в условиях бассейна средней Вычегды лишь одной генерации диплозоид в течение весенне-летнего времени года. Эти черви не успевают достичь половозрелости до ледостава, так как даже для озер, где температура воды летом несколько выше, чем в реке, при самых благоприятных условиях с 7-9 июня (начало откладки яиц) и до октября насчитывается всего 1810 град-дней.

### **Микролокализация диплозоид на жабрах рыб**

Все виды червей, перечисленные выше, одинаково заселяют обе половины жаберного аппарата рыб ( $P > 0.1$ ). Количество же экземпляров червей на разных жабрах

---

<sup>20</sup> Приведенные значения град-дней вычислены путем сложения непосредственных значений температуры, а не эффективных, как рекомендуется (Винберг, 1968). Однако эти цифры позволяют сравнить полученные и литературные данные.

различно (табл.1-3). *Diplozoon paradoxu*, *Paradiplozoon Megan* предпочитают первую и четвертую из них ( $P<0.001$ ), а *Diplozoon scardinii* ( $P<0.01$ ) и *Paradiplozoon homoion* ( $P<0.001$ ) – первую. Из секторов жабр *Diplozoon paradoxum* и *Paradiplozoon homoion* чаще избирают средний ( $P<0.001$ ), *P. Megan* средний и спинной ( $P<0.001$ ), *Diplozoon scardinii* довольно равномерно распределяются по площади жабр ( $P>0.05$ ). У последнего вида собраны почти исключительно молодые особи, поэтому о характере микролокализации зрелых диплозоид по этим данным судить невозможно.

Зрелые и молодые черви всегда сидели между полужабрами. *D. Scardinii*, в отличие от *Paradiplozoon homoion*, который одинаково часто прикрепляется к обоим полужабрам ( $P>0.1$ ), обычно захватывал лепестки наружной из них (в 64.9% случаев,  $P<0.02$ ).

Как видим, каждый вид спайников имеет свои особенности распределения на жабрах рыб.

Таблица 1

**Распределение диплозоид на половинах жаберного аппарата рыб в (в экз.)**

Виды паразитов	Половины жаберного аппарата		$\chi^2$	P
	Левая	Правая		
А	147	172	0.980	>0.1
Б	40	36	0.211	>0.1
В	185	183	0.011	>0.1
Г	28	31	0.153	>0.2

Условные обозначения к табл. 1-3. А – число найденных экземпляров *Diplozoon paradoxum*; Б – то же для *D. scardinii*; В – то же для *Paradiplozoon homoion*; Г – то же для *P. Megan*.

Таблица 2

**Распределение диплозоид на жабрах рыб (в экз.)**

Виды паразитов	Жабры				$\chi^2$	P
	1	2	3	4		
А	133	39	34	93	69.401	<0.001
Б	31	22	16	7	16.106	<0.05
В	182	70	60	56	118.521	<0.001
Г	25	5	9	20	17.679	<0.001

Таблица 3

**Распределение диплозоид по секторам жабр рыб (в экз.)**

Виды паразитов	Сектора жабр			$\chi^2$	P
	Спинной	Средний	Брюшной		
А	96	170	53	65.877	<0.001
Б	34	17	25	5.710	>0.05
В	177	167	84	28.473	<0.001
Г	27	26	6	14.270	<0.001



Таблица 4

**Теоретически ожидаемое распределение паразитов на жабрах леща и язя,  
если бы оно определялось только омываемостью последних (в экз.)**

Виды паразитов	Жабры				$\chi^2$	Р
	1	2	3	4		
А	39.32	100.18	82.32	71.18	148.547	<0.001
Б	15.46	14.69	19.06	9.79	28.239	<0.05

Условные обозначения к табл. 4 и 5. А – теоретически ожидаемое распределение *Diplozoon paradoxum* на жабрах леща; Б – то же для *Paradiplozoon megan* с жабр язя.

Таблица 5

**Теоретически ожидаемое распределение паразитов на секторах жабр леща и язя,  
если бы оно определялось только омываемостью последних (в экз.)**

Виды паразитов	Сектора жабр			$\chi^2$	Р
	Спинной	Средний	Брюшной		
А	106.77	122.59	89.64	34.395	<0.001
Б	13.40	26.34	19.06	22.777	<0.001

Таблица 6

**Распределение гложидий на секторах жабр рыб (в экз.)**

Виды хозяев	Сектора жабр			$\chi^2$	Р
	Спинной	Средний	Брюшной		
Лещ	81	93	68	3.845	>0.05
Язь	52	103	74	17.144	<0.001

Таблица 7

**Распределение гложидий на жабрах рыб (в экз.)**

Виды рыб	Жабры				$\chi^2$	Р
	1	2	3	4		
Лещ	45	76	67	54	9.338	<0.05
Язь	60	57	74	38	11.507	<0.01

Таблица 8

**Распределение дипорп на жабрах рыб (в экз.)**

Виды рыб	Жабры				$\chi^2$	Р
	1	2	3	4		
А	4	4	4	2	-	-
Б	8	13	13	4	-	-
В	25	19	20	17	1.716	>0.01

Условные обозначения в табл.8-11. А – лещ; Б – красноперка; В – плотва.

Распределение дипорп на секторах жабр рыб (в экз.)

Виды рыб	Сектора жабр			$\chi^2$	P
	спинной	средний	брюшной		
А	10	3	1	-	-
Б	20	8	10	-	-
В	50	20	11	51.629	<0.001

Большинство авторов (Paling, 1968; др.), изучающих этот вопрос на других видах организмов, считают, что уровень заселенности паразитами той или иной жабры или ее участка определяется их омываемостью водой. Проиллюстрируем этот вывод на диплозоидах (табл. 4, 5).

Материал по глохидиям позволяет охарактеризовать токи воды, проходящие через жабры, только у леща и язя (табл. 6, 7). Теоретически ожидаемые распределения вычисляли исходя из следующего предположения: количество экземпляров паразитов на каждой из жабр или ее участке пропорционально тому числу глохидий, которое находится на ней или ее секторе. Статистический анализ в обоих случаях свидетельствует о достоверных различиях теоретических и наблюдаемых распределений ( $P < 0.001$ ).

К. Роде (Rohde, 1980), изучая распределение на жабрах рыб анцироцефалин, пришел к выводу о зависимости количества червей на каждой из них от их площади.

Определяется ли число особей диплозоид на той или иной жабре ее площадью? Теоретически ожидаемые распределения вычислены на основе предположения о том, что количество экземпляров паразитов на каждой жабре пропорционально ее площади. И в этом случае статистический анализ показывает достоверные различия теоретических и наблюдаемых распределений:

Жабры	1	2	3	4	$\chi^2$	P
<i>Diplozoon paradoxum</i>	84.5	103.7	87.7	43.1	137.754	<0.001
<i>Paradiplozoon megan</i>	12.4	19.5	20.1	7.1	53.263	<0.001

Таким образом, можно заключить, что распределение диплозоид, видимо, не зависит или незначительно определяется этими факторами.

Собранный материал позволяет сравнить микролокализацию диплозоид разного возраста. Однако не по всем видам червей и их возрастным стадиям объем материала достаточен для статистического анализа, поэтому о ходе изменения микролокализации с возрастом паразита иногда приходится судить лишь предположительно.

Дипорпы, в отличие от парных червей, относительно равномерно распределяются между жабрами, на которых обычно прикрепляются к спинным секторам (табл. 8, 9).

Картина распределения на жабрах рыб молодых парных диплозоид совпадает с описанной вначале этой части статьи (табл. 10, 11).

Таблица 10

**Распределение молодых диплозоид на жабрах рыб (в экз.)**

Виды рыб	Жабры				$\chi^2$	P
	1	2	3	4		
А	27	17	9	20	9.137	<0.05
Б	14	8	7	2	-	-
В	16	2	2	3	-	-

Таблица 11

**Распределение молодых диплозоид на секторах жабр рыб**

Виды рыб	Сектора жабр			$\chi^2$	P
	спинной	средний	брюшной		
А	27	31	15	5.700	<0.05
Б	12	4	15	-	-
В	6	10	7	-	-

Следовательно, диплозоиды активно отыскивают место для прикрепления. Чем они при этом "руководствуются" предстоит еще выяснить.

**Выводы**

1. Диплозоиды (*Diplozoon paradoxum*, *D. scardinii*, *Paradiplozoon homoion*, *P. megan*) в условиях бассейна средней Вычегды имеют одногодичный жизненный цикл.
2. Токи воды, омывающие жабры, и площадь последних, видимо, не оказывают влияния на микролокализацию диплозоид.
3. Дипорпы и парные черви по-разному распределяются на жабрах рыб.

## 6.2. *LERNAEA CYPRINACEA* (COPEPODA: LERNAEIDAE) В УСЛОВИЯХ БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ВЫЧЕГДЫ

Г. Н. Доровских<sup>21</sup>

Жизненный цикл и биология *Lernaea cyprinacea* хорошо изучены (Столяров, 1936; Grabda, 1963; Поддубная, 1969, 1973; Доровских, 1993, 1996; Доровских, Смольянинова, 1998, и др.), но как развивается рачок в крайней северо-восточной точке своего обнаружения в Европе (Доровских, 1997; Смольянинова, 1998; Смольянинова, Доровских, 1999), до настоящего времени было неизвестно.

**Материал и методика.** Сбор материала осуществлен в 1979-1980, 1983-1984, 1996-1999 гг. по общепринятой методике. Рыба отловлена из пойменных озер на территории биостанции СыктГУ, находящейся в 60 км от г. Сыктывкара вверх по течению р. Вычегды.

Озера – это старицы площадью менее 1 га, с хорошо развитой водной растительностью. Озера с элементами дистрофикации, в половодье соединяются друг с другом и промываются речной водой. Оз. Длинное в ближайшей к биостанции части может быть охарактеризовано как мезотрофный водоем. Летом вода в нем прогревается до 20.1-21.4°, иногда до 23° (рис. 1).

Измерение длины тела рачков (безяйцевых мешков) произведено окулярмикрометром и штангенциркулем, взвешивание – на торсионных и малых аптекарских весах. Взвешивали лерней по одной особи и группами от 2 до 10 экз.

Все материалы обработаны статистически (Ивантер, 1979; Зайцев, 1984). Сравнение экстенсивности заражения произведено с помощью критерия Стьюдента (t), интенсивности инвазии – критерием Колмогорова-Смирнова (K). Объемы выборок указаны в соответствующих таблицах (табл. 1, 2).

**Результаты и обсуждение.** Карася отлавливали с мая по сентябрь, и на протяжении всего времени на нем присутствовали лерней (рис. 2). Только в 1980 г. во второй половине июля карась из оз. Красивого и оз. Запятая оказался свободен от этого паразита (табл. 1), в других случаях отмечено значительное снижение зараженности рачком рыбы (табл. 1; рис. 2, 3). В середине июля 1983 г. на карасе из Эжвинских озер, расположенных в бассейне среднего течения р. Вычегды ниже г. Сыктывкара, встречены погибшие копеподы. В 1998-1999 гг. мертвые лерней стали попадаться в первых числах августа. В 1998 г. старые особи в основном были представлены головной частью, находящейся в теле хозяина; в 1999 г. у карасей с боков свисали пустые покровы рачков, позже из язв можно было извлечь молочно-белые головные части паразита. Исходя из этих наблюдений, можно утверждать, что отход раков генерации прошлого года начинается и в озерах на территории биостанции во второй половине июля. Уровень зараженности лернеями прошлой генерации карася в августе близок к таковому в июле (табл. 1), тогда как уровень инвазии паразитом новой генерации выше ( $t=3.624$ ;

<sup>21</sup> Результаты работы представлены в журнале: Паразитология. 2001. Т. 35. Вып. 2. С.154-158.

$P < 0.001$ ;  $K=3.297$ ;  $P < 0.001$ ). Во второй половине июля, видимо, начинается и заражение рыбы новой генерацией паразита. У карася в этот период отмечено «ерошение» чешуи и выпотевание крови на покровах, что связано с проникновением в кожу молодилерней. В августе и сентябре они достигают 1 мм длины. В сентябре встречены раки только новой генерации.

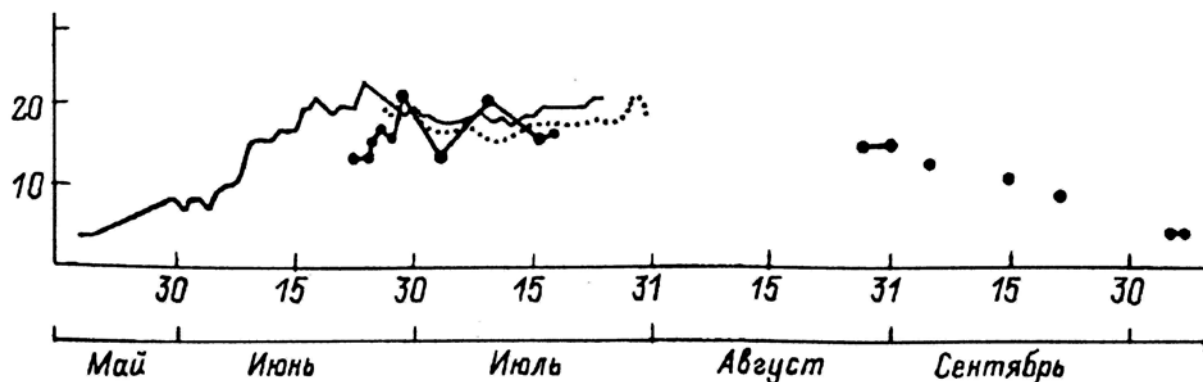


Рис. 1. Среднесуточная температура воды в пойменных озерах бассейна среднего течения р. Вычегды в разные годы.

Таблица 1

**Зараженность лернеями карася из разных озер территории биостанции**

Дата	Показатель зараженности		Число вскрытых рыб, экз.
	Экстенсивность инвазии, %	Индекс обилия, экз.	
Оз. Длинное			
18–22.07.1979	16.7±8.8	0.33±0.18	18
1–3.07.1997	37.5±17.1	0.38±0.18	8
3.07.1998	21.1±9.4	0.42±0.21	19
18–30.06.1999	68.4±10.7	2.16±0.55	19
1–12.07.1999	84.5±4.7	2.52±0.27	58
15–22.07.1999	38.9±11.5	0.39±0.12	18
Оз. Красивое			
2–4.07.1980	23.8±9.3	0.38±0.18	21
17–19.07.1980	0	0	6
Оз. Запятая			
3–12.07.1980	16.7±8.8	0.22±0.13	18
17–19.07.1980	0	0	7

Смена генераций паразита сопровождается изменением показателей зараженности, длины и веса тела лерней (рис. 3).

На протяжении мая-июня длина и вес тела копепод почти не меняются, как и зараженность ими карася. В июле увеличивается длина и особенно вес тела рачков. Макси-

мальные их значения в 1999 г. зарегистрированы в период с конца июня по вторую декаду июля. Вес тела достигал 36 мг, длина – 17 мм. Увеличение веса тела связано с интенсивно протекающим в это время процессом формирования яйцевых мешков. В августе из-за появления новой генерации паразита резко уменьшаются средняя длина и вес тела раков. В это время наряду с особями длиной 17 мм и весом 36 мг встречены экземпляры длиной менее 1 мм.

Падение средних значений длины и веса тела паразитов идет на фоне повышения инвазированности ими карася (рис. 3). В сентябре происходит связанное с полным отмиранием особей прошлой генерации (рис. 2) некоторое снижение зараженности лернеями рыбы (рис. 2, 3). Значения длины и веса тела лерней в это время минимальны (рис. 3).

Известно, что оптимальная температура развития для рачка 23-30° С (Бауер и др., 1981), при 14° С и ниже развитие лерней прекращается (Ванятинский и др., 1979). В зависимости от географической зоны и температуры паразит имеет от 2 до 11 генераций в год. В средней полосе России, где температура воды выше 20-22° С редка и кратковременна, *L. cyprinacea* имеет две генерации (летнюю и зимнюю). Самки первой генерации становятся через 1.5–2 мес. после прикрепления, а в сентябре–октябре отмирают. Зимует их потомство, образующее яйцевые мешки весной и погибающее к осени.

В условиях бассейна среднего течения р. Вычегды температура воды 20° С и выше бывает на протяжении примерно 1 мес, 14° С и выше – 1.5–2 мес. (рис. 1). Этого достаточно для развития только одной генерации *L. cyprinacea*. Действительно, в сентябре, когда встречаются рачки только новой генерации, их тело едва достигает 1 мм длины. В мае-июне длина тела паразита 12-13 мм, и только во второй половине июля она увеличивается. Раки приступают к формированию яйцевых мешков при длине тела около 15 мм. С конца августа и по первую половину июня следующего года (рис. 1) температура воды в озере ниже 14° С, при которой развитие паразита, видимо, не прекращается, а существенно замедляется. Иначе в мае-июне следующего года встречали бы лерней длиной не 12-13, а лишь 1 мм.

Таблица 2

**Зараженность разными генерациями *Lemnaea cyprinacea* карася в августе 1998 (20 экз.) и 1999 (53 экз.) гг.**

Годы	Показатель зараженности	Рачки		
		старые	молодые	старые+молодые
1998	Экстенсивность инвазии, %	30±10.2	50±11.2	60±11
	Интенсивность инвазии, экз.	1–3	1–31	1–31
	Индекс обилия, экз.	0.5±0.2	2.9±0.56	3.4±1.54
1999	Экстенсивность инвазии, %	26.4±6.1	71.7±6.2	71.7±6.2
	Интенсивность инвазии, экз.	1–3	1–8	1–8
	Индекс обилия, экз.	0.42±0.11	1.89±0.26	1.91±0.27

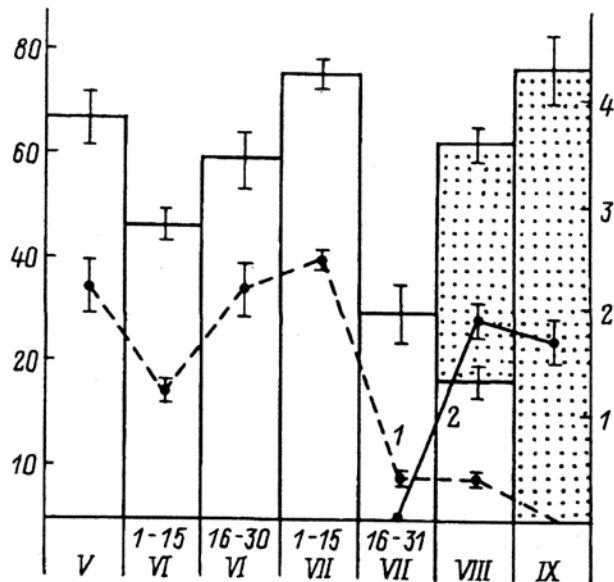


Рис. 2. Динамика инвазированности прошлогодней и этого года генерациями *L. cyprinacea* карася из оз. Длинного.

По оси ординат слева – экстенсивность инвазии, %; справа – индекс обилия, экз.; по оси абсцисс – даты; 1 – динамика зараженности рачками генерации прошлого года; 2 – зараженность рачками генерации этого года.

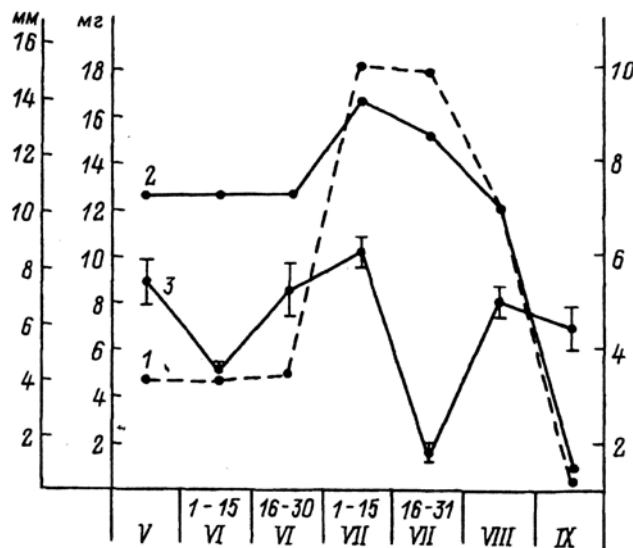


Рис. 3. Динамика индекса обилия (1), длины (2) и веса (3) тела рачков в весенне-летне-осенний период года.

Из приведенного материала следует, что, во-первых, *L. cyprinacea* в бассейне среднего течения р. Вычегды имеет только одну генерацию в год; во-вторых, развитие рачков, видимо, продолжается и при температуре ниже 14° С, но медленно.

## 7. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ

### 7.1. КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ ГОЛЬЯНА РЕЧНОГО В БАССЕЙНАХ РЕК ПЕЧОРА, МЕЗЕНЬ И В ОЗ.КРИВОЕ НА О. КОЛГУЕВ

Г.Н. Доровских<sup>22</sup>

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; Сонин, 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. Сходные задачи, решаемые паразитами в разных условиях, предполагают и наличие общности в организации паразитарных сообществ, входя в состав которых паразиты и могут только выполнить перечисленные функции. Следовательно, организация компонентных сообществ паразитов рыб из разных водоемов, в разных климатических условиях и т. д. должна быть одинаковой.

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 следующие понятия, заимствованные О.Н. Пугачевым (1999) из иностранной 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). Итог этим работам подвел О.Н. Пугачев (1999; 2000), 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 применения теперь уже общепринятого и общепризнанного, описания компонентных сообществ (Пугачев, 1999) 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; и др.).

---

<sup>22</sup> Результаты работы представлены в Трудах Коми научного центра УрО РАН (Сыктывкар: Издательство Коми научного центра УрО РАН, 2002. № 170. С. 151–162).



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 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, характеризующего имеющейся выборкой.

Итак, цель работы – на примере компонентных сообществ паразитов речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) из экологически благополучных водоемов и их участков показать наличие общего принципа их организации.

**Материал и методика.** Сбор материала произведен по общепринятой методике из оз. Кривого на о. Колгуев (вскрыто 20 экз. гольяна), из р. Щугор (36 экз.), р. Илыч (39 экз.), р. Печоры в районе г. Печоры (19 экз.), р. Кулы (16 экз.) и р. Ертом (17 экз.). Для описания сообществ использованы индексы доминирования Бергера-Паркера, выравнивания видов и Шеннона (Мэгарран, 1992), рассчитанные по числу особей и значениям их условных биомасс, интенсивность инвазии (ИИ). Количественная оценка состояния структуры компонентного сообщества получена вычислением ошибок уравнений регрессии для всех групп видов в отдельности с последующим их суммированием. Известно (Доровских, 2001), что для компонентных сообществ паразитов рыб из экологически благополучных водоемов она не превышает 0.250. При построении графиков применены натуральные логарифмы. Нумерация видов в сообществах произведена от вида с максимальной условной биомассой к виду с ее минимальным значением.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Результаты исследования и их обсуждение.** У гольяна из оз. Кривого на о. Колгуев найдено 8 видов гельминтов (табл. 1). Это самая северная точка обитания гольяна, где он находится в изолированном от других водоемов состоянии, но тем не менее видовой состав его паразитов довольно разнообразен. У гольяна отмечены низшие моногенеи, цестоды и трематоды, для которых рыба служит окончательным хозяином. Интенсивность инвазии *Diplostomum phoxini* достаточно велика. Однако здесь нет микроспоридий, скребней и нематод, что, видимо, связано с отсутствием промежуточных хозяев.

Для компонентного сообщества паразитов гольяна этого водоема характерно доминирование аллогенного специалиста *D. phoxini* (ИИ до 116 экз.), высокие значения индекса доминирования, низкие – индексов выравнивания и Шеннона (табл. 2). В сообществе паразитов гольяна по величине условной биомассы выделены три группы паразитов (рис. 1а). Ошибка уравнения регрессии, характеризующего взаимное расположение точек значений условных биомасс составляющих паразитофауну видов, равна 0.111 (табл. 2), что указывает на близкое расположение эмпирических и теоретических данных.

Итак, в экологически благополучной обстановке в компонентном сообществе паразитов гольяна лидируют аллогенные виды и виды специалисты; доминирует аллогенный специалист *D. phoxini*; имеется несогласованность значений индексов Шеннона, вычисленных по данным о числе особей паразитов и их биомассе; сообщество содержит три группы видов, различающихся по аллометрическим показателям; сумма ошибок уравнений регрессии 0.111.

У гольяна из р. Щугор и бассейна р. Илыч (Печорский бассейн) отметили по 15 видов паразитов (табл. 1). Здесь разнообразен видовой состав низших моногеней, низка или отсутствует инвазия *Rhipidocotyle campanula*, высока пораженность *Diplostomum phoxini* рыб, присутствуют нематоды и скребни.

В компонентных сообществах паразитов гольяна из обеих рек доминирует аллогенный специалист *D. phoxini*, в остальном они существенно различны. Даже если сделать поправку на неправильную фиксацию гольяна из р. Егры (приток р. Илыч), вызвавшую потерю части эктопаразитов, все же здесь выше численность и биомасса паразитов (табл. 2), доля аллогенных видов и видов-специалистов, выше значение индекса доминирования, ниже индекса выравненности видов по обилию и индекса Шеннона. В последних двух случаях низкие значения индексов, видимо, обусловлены потерей редких видов и части особей гиродактилюсов и дактилогирусов. Известно (Мэгарран, 1992), что индекс Шеннона чувствителен к богатству видов и распределению их обилий.

Ранее показано (Доровских, 2001), что в структуре компонентного сообщества паразитов рыб из экологически благополучных водоемов выделяются по три группы видов, в р. Егра – четыре (рис. 1в). Поскольку в четвертую группу (табл. 1) входят только низшие моногеней (*Dactylogyrus borealis*, *D. phoxini*, *Gyrodactylus laevis*, *G. pannonicus*), то резонно предположить, что из-за потери части наружных паразитов структура сообщества искажена. Видимо, виды 4-й группы входят в третью, а виды, не попадающие на прямую в третьей группе, во вторую. В этом случае сообщество паразитов гольяна р. Егры приобретает структуру, характерную для нее в других районах.

В сообществе паразитов из р. Щугор, где сбор материала произведен с соблюдением всех требований, мимо прямых попали точки принадлежащие *Gyrodactylus macronychus* (2-я группа) и *G. pannonicus* (3-я группа). Однако 2 экз. гиродактилюсов не определены до вида, при их добавлении к указанным видам картина исправляется (рис. 1б). В обоих случаях ошибки уравнений регрессии невелики (0.201 и 0.212), что говорит о близком расположении эмпирических и теоретических линий (табл. 2).

Таким образом, сообщества паразитов гольяна из экологически благополучных рек Егра и Щугор характеризуются тем, что в них лидируют аллогенные виды и виды специалисты; доминирует аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*; отмечена несогласованность значений индексов доминирования, выравненности видов и Шеннона, вычисленных по данным о числе особей паразитов и их биомассе; сообщества содержат по три группы видов, различающихся по аллометрическим показателям; суммы ошибок уравнений регрессии соответственно равны 0.201 и 0.212.

Таблица 1

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов гольяна из рек Печорского бассейна и оз. Кривого

Вид паразита	Средние размеры			l	Р. Егра n=39		Р. Щугор n=36		Р. Печора n=19		Оз. Кривое n=20	
	L	B	H		N	ln (LN)	N	ln (LN)	N	ln (LN)	N	ln (LN)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Myxidium rhodei</i>	0.60	0.30	0.30	0.38	0	-	5	0.64	0	-	0	-
<i>Myxobolus cybinae</i>	?	?	?	?	1	-0.69	0	-	0	-	0	-
<i>M. albovae</i>	0.50	0.50	0.50	0.50	0	-	1	-0.69	0	-	0	-
<i>M. musculi</i>	0.84	0.13	0.13	0.26	0	-	8	0.73	1	-1.35	0	-
<i>Dactylogyrus phoxini</i>	0.50	0.10	0.06	0.14	1	-1.96	0	-	0	-	0	-
<i>D. borealis</i>	0.51	0.13	0.04	0.14	1	-1.96	106	2.71	17	1.49	3	-0.86
<i>Pellucidhaptor merus</i>	0.40	0.09	0.05	0.12	2	-1.41	0	-	2	-1.41	0	-
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	0.60	0.17	0.10	0.22	11	0.87	30	1.87	24	1.65	1	-1.53
<i>G. macronychus</i>	0.45	0.13	0.07	0.16	0	-	50	2.09	0	-	1	-1.83
<i>G. pannonicus</i>	0.40	0.12	0.07	0.15	1	-1.94	1	-1.94	4	-0.55	0	-
<i>G. limneus</i>	0.40	0.12	0.10	0.14	0	-	0	-	1	-1.94	0	-
<i>G. magnificus</i>	0.60	0.17	0.10	0.22	0	-	9	0.67	0	-	0	-
<i>G. laevis</i>	0.23	0.06	0.02	0.07	2	-2.02	5	-1.11	11	0.32	6	-0.93
<i>Gyrodactylus sp.</i>	0.21	0.07	0.02	0.07	0	-	2	-1.97	0	-	1	-2.66
<i>Proteocephalus exiguus</i>	9.00	0.80	0.22	1.17	0	-	0	-	0	-	6	1.95
<i>Diplostomum phoxini</i>	0.30	0.20	0.06	0.15	4561	6.55	1650	5.53	470	4.28	1495	5.43
<i>D. mergi</i>	0.46	0.17	0.06	0.16	0	-	0	-	1	-1.82	0	-
<i>D. volvens</i>					0	-	0	-	2		0	-
<i>D. spathaceum</i>	0.39	0.16	0.05	0.15	2	-1.22	0	-	0	-	0	-
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	0.64	0.33	0.10	0.28	0	-	2	-0.59	50	2.63	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.60	0.25	0.08	0.23	1	-1.47	8	0.61	0	-	1	-1.47
<i>Sphaerostomum bramae</i>	6.00	1.30	0.42	1.49	0	-	0	-	1	0.40	0	-

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Allocreadium transversale</i>	2.60	0.80	0.26	0.82	3	0.89	0	-	0	-	1	-0.21
<i>Rhabdochona phoxini</i>	11.5	0.20	0.20	0.46	27	2.52	0	-	0	-	0	-
<i>R. denudata</i>	14.2	0.25	0.25	0.96	0	-	99	4.56	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus</i>	1.28	0.03	0.03	0.11	27	1.09	35	1.35	10	0.10	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2.50	0.70	0.70	1.07	0	-	88	4.55	0	-	0	-
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i>	3.13	0.59	0.59	1.03	2	0.72	0	-	0	-	0	-
<i>Acanthocephalus lucii</i>	21.0	1.70	1.70	3.93	26	4.63	0	-	0	-	0	-
<i>Argulus coregoni</i>	2.00	1.69	1.00	1.50	0	-	0	-	3	1.50	0	-
<i>Ergasilus sieboldi</i>	1.90	0.50	0.54	0.80	1	-0.22	0	-	0	-	0	-

Примечание: L – длина тела; В – ширина тела; Н – высота тела; l – приведенный линейный размер; N - количество особей паразита (для миксоспоридий цист) определенного вида; ln (l N) – логарифм значения условной биомассы паразита определенного вида; n – число вскрытых рыб (объем выборки).

Таблица 2

## Характеристика компонентных сообществ паразитов голяна речного из рек Печорского бассейна и оз. Кривого

Показатели	Водоемы			
	Р. Егра	Р. Щугор	Р. Печора	Оз. Кривое
1	2	3	4	5
Исследовано рыб	39	36	19	20
Общее число видов паразитов	15	15	14	8
Общее число особей паразитов	4669	2099	697	1515
Общее значение условной биомассы	810.8	479.5	101.0	233.6
Количество автогенных видов	14	14	11	7
Количество аллогенных видов	1	1	3	1
Доля особей автогенных видов	0.023	0.214	0.321	0.013
Доля биомассы автогенных видов	0.156	0.484	0.301	0.040
Доля особей аллогенных видов	0.977	0.786	0.679	0.987
Доля биомассы аллогенных видов	0.844	0.516	0.699	0.960
Количество видов специалистов	9	10	7	5
Доля особей видов специалистов	0.981	0.890	0.759	0.995
Доля биомассы видов специалистов	0.848	0.592	0.788	0.965
Количество видов генералистов	7	5	7	3
Доля особей видов генералистов	0.019	0.110	0.241	0.005
Доля биомассы видов генералистов	0.152	0.408	0.212	0.035
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>	<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>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	с/ал	с/ал	с/ал	с/ал
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.977	0.786	0.674	0.987
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.844	0.516	0.699	0.960

Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4	5
Выравненность видов по числу особей	0.067	0.506	0.498	0.065
Выравненность видов по биомассе	0.298	0.694	0.618	0.144
Индекс Шеннона по числу особей	0.181	1.371	1.313	0.135
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.807	1.880	1.630	0.300
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.201	0.212	0.199	0.111

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

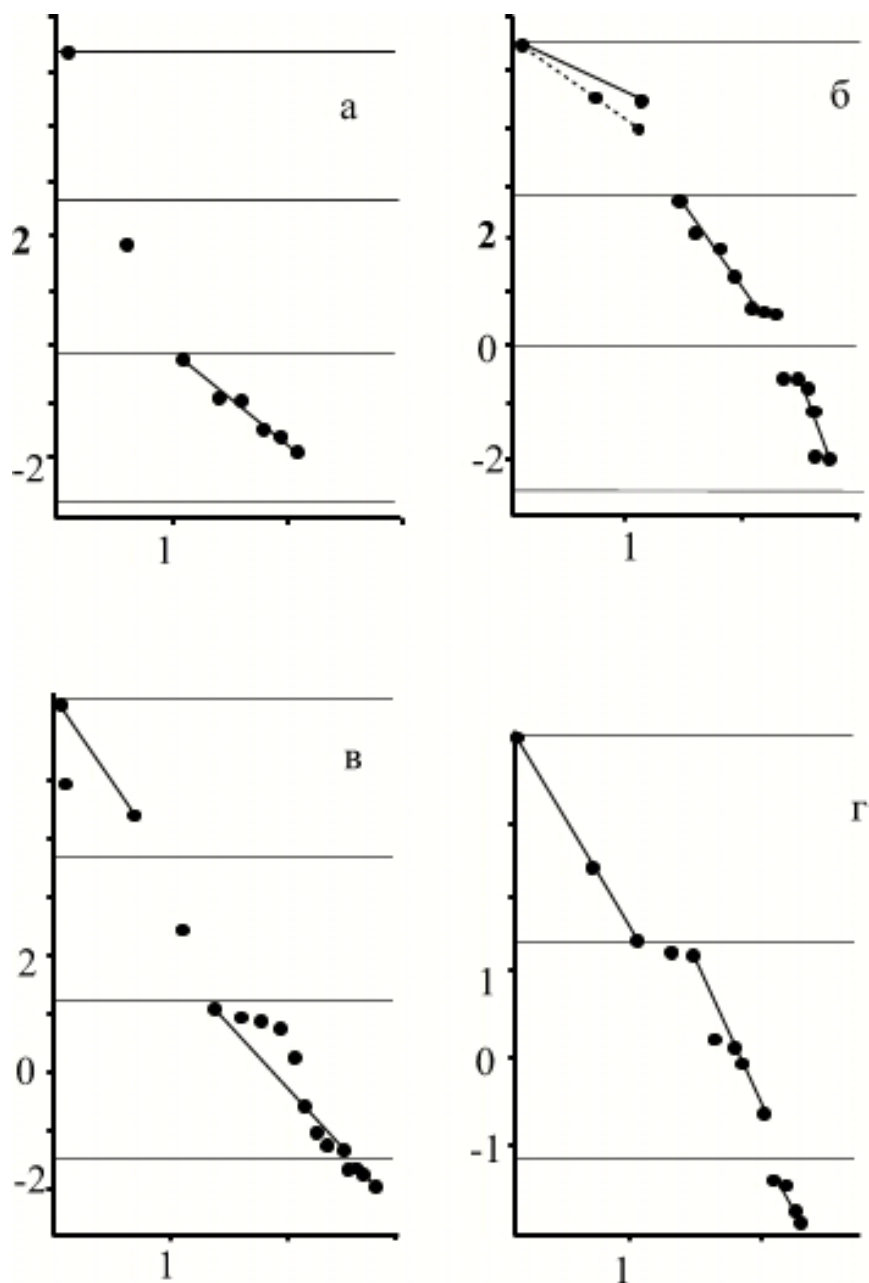


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов речного гольяна из оз. Кривого (а), р. Щугор (б), р. Егры (в) и р. Печоры (г).

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 гольяна из р. Печоры нашли 14 видов паразитов, из них 5 используют рыбу как промежуточного хозяина. Наблюдается усиление инвазированности инфузориями, метациккариями *Rhipidocotyle campanula* и снижение таковой *Diplostomum phoxini* рыб. Здесь хорошо представлены низшие моногенеи, а миксоспоридии почти исчезли (табл. 1).

В реке у гольяна три группы паразитов. В структуру не вписывается точка, принадлежащая *Argulus coregoni*, но их легко растерять при сборе, поэтому можно считать структуру сообщества выдержанной (рис. 1г). Однако в ней уже наблюдается искажение по сравнению с таковыми из заповедных участков.

Сумма ошибок уравнений регрессии, характеризующих компонентное сообщество паразитов гольяна из р. Печоры, равна 0.199 (табл. 2).

Таким образом, в компонентном сообществе паразитов гольяна из русла р. Печоры в районе г. Печора лидируют аллогенные виды и виды специалисты; доминирует аллогенный специалист *D. phoxini*; сообщество содержит три группы видов, различающихся по аллометрическим показателям; сумма ошибок уравнений регрессии равна 0.199; имеется несогласованность значений индексов выравненности видов и Шеннона, вычисленных по данным о числе особей паразитов и их биомассе.

У гольяна из р. Кулы (бассейн р. Мезени) зарегистрировали 12 видов паразитов (табл. 3). Все они, за исключением *D. phoxini* (ИИ 589 экз.), встречены в единичных экземплярах. Доминирует по численности и биомассе *D. phoxini*, индекс выравненности весьма низок, как и значение индекса Шеннона, велика доля аллогенных видов и видов-специалистов. Показатели, основанные на численности и биомассе, меняются согласованно, тогда как индексы выравненности видов и Шеннона несогласованны (табл. 4). По условной биомассе виды делятся на три группы, точки в большинстве случаев ложатся точно на отрезки прямой линии (рис. 2а), что обеспечило значение суммы ошибок уравнений регрессии 0.243 (табл. 4).

Таким образом, в компонентном сообществе паразитов гольяна из р. Кулы сохранены три группы видов, точки условных биомасс которых лежат на соответствующих отрезках прямой линии, сумма ошибок уравнений регрессии ниже 0.250.

У гольяна из р. Ертом (бассейн р. Мезени) встретили 14 видов паразитов, среди которых имеются цестоды, раки, трематоды (табл. 3). В составе сообщества велика доля аллогенных видов, однако автогенные виды здесь представлены лучше, чем в других местах, значительна доля видов специалистов. Индексы, вычисленные по значениям биомасс и численностей, довольно согласованы (табл. 4).

Структура компонентного сообщества паразитов гольяна р. Ертом состоит из трех групп видов (рис. 2б), точки которых точно ложатся на отрезки прямых линий, что обеспечило весьма низкую величину ошибки уравнений регрессии (табл. 4). От прямой несколько отстают точки принадлежащие молодым *Allcreadium sp.* и личинкам *Raphidascaris acus*, размеры которых весьма разнообразны. Последнее и привело к недостаточно точному результату.



Таблица 3

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов гольяна из р. Ертом и р. Кулы

Вид паразита	Средние размеры			1	Р.Ертом n=15		Р.Кула n=16	
	L	B	H		N	ln(IN)	N	ln (IN)
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Myxidium rhodei</i>	0.60	0.30	0.30	0.38	0	-	2	-0.28
<i>Myxobolus ellipsoides</i>	?	?	?	?	1	-	0	-
<i>M. lomi</i>	0.60	0.16	0.16	0.25	?	-	0	-
<i>Trichodina sp.</i>	0.06	0.06	0.04	0.05	?	-	0	-
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.80	0.20	0.10	0.26	5	0.26	1	-1.35
<i>Pellucidhaptor merus</i>	0.40	0.09	0.05	0.12	-	-	1	-2.10
<i>Gyrodactylus gasterostei</i>	?	?	?	?	2	-	0	-
<i>G. aphyae</i>	0.60	0.17	0.10	0.22	67	2.67	0	-
<i>G. magnificus</i>	0.60	0.17	0.10	0.22	1	-1.53	0	-
<i>G. laevis</i>	0.35	0.10	0.06	0.13	8	0.00	0	-
<i>Gyrodactylus sp.</i>	?	?	?	?	2	-	0	-
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	35.0	4.00	1.10	5.36	0	-	1	1.68
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	380	6.00	1.63	15.5	0	-	1	2.74
<i>Schistocephalus nemachili</i>	150	7.00	1.90	12.6	1	2.53	0	-
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	0.64	0.33	0.10	0.28	7	0.91	0	-
<i>Allocreadium baueri</i>	0.42	0.20	0.06	0.17	5	-0.15	15	0.94
<i>Allocreadium sp.</i>	0.14	0.07	0.02	0.06	36	0.74	-	-
<i>Diplostomum phoxini</i>	0.30	0.20	0.06	0.15	737	0.73	3507	6.29

Таблица 3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	0.51	0.49	0.16	0.34	0	-	9	1.12
<i>I. erraticus</i>	0.43	0.40	0.13	0.28	3	-0.17	0	-
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	0.57	0.41	0.13	0.31	14	1.48	0	-
<i>Trematoda gen.sp.larva</i>	0.43	0.40	0.13	0.28	5	-	13	-
<i>Rhabdochona phoxini</i>	11.5	0.20	0.20	0.46	0	-	7	1.17
<i>Raphidascaris acus</i>	1.28	0.02	0.02	0.08	14	0.11	3	-1.43
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2.50	0.70	0.70	1.07	3	1.17	2	0.76
<i>Argulus coregoni</i>	2.00	1.69	1.00	1.50	0	-	4	1.79

**Характеристика компонентных сообществ паразитов голяяна речного  
из водоемов бассейна р. Мезени**

Показатели	Участки р. Мезень	
	Р. Ертом	Р. Кула
Исследовано рыб	17	16
Общее число видов паразитов	16	12
Общее число особей паразитов	911	3566
Общее значение условной биомассы	155.79	565.26
Количество автогенных видов	12	10
Количество аллогенных видов	4	2
Доля особей автогенных видов	0.171	0.014
Доля биомассы автогенных видов	0.180	0.064
Доля особей аллогенных видов	0.829	0.986
Доля биомассы аллогенных видов	0.820	0.936
Количество видов специалистов	10	7
Доля особей видов специалистов	0.967	0.995
Доля биомассы видов специалистов	0.877	0.952
Количество видов генералистов	6	5
Доля особей видов генералистов	0.033	0.005
Доля биомассы видов генералистов	0.123	0.048
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomu phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	с/ал	с/ал
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.809	0.983
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.710	0.931
Выравненность видов по числу особей	0.453	0.069
Выравненность видов по биомассе	0.598	0.241
Индекс Шеннона по числу особей	1.257	0.171
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.658	0.599
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.099	0.243

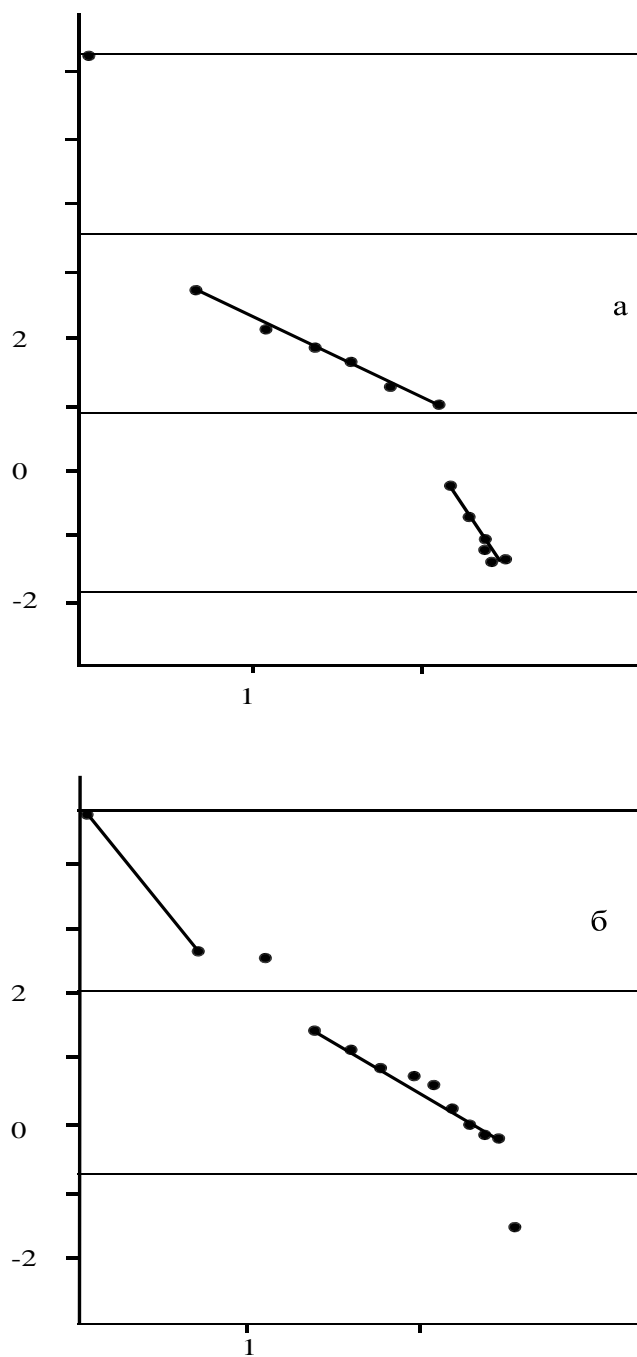


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна речного из р. Кулы (а) и р. Ертом (б).

Итак, в компонентном сообществе паразитов гольяна из р. Ертом по величине условной биомассы сохранены три группы видов, точки видов довольно точно ложатся на отрезки прямых, ошибка уравнения регрессии 0.099.

К повышению разнообразия фауны паразитов, прежде всего за счет видов, использующих гольяна как промежуточного хозяина (*Schistocephalus nemachili*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Paracoenogonimus ovatus*), видимо, привело небольшое эвтрофирование водоема (Лешко, 1996). В других местах бассейна этих видов не наблюдали.

В случае включения в состав сообщества паразитов гольяна из р. Ертом *Schistocephalus nemachili* (рис. 2б) его точка в структуру не вписывается. Из р. Ертом вскрыто 15 рыб и еще 2 экз. просмотрено на наличие плероцеркоидов ремнецов. Экстенсивность инвазии ремнецом гольяна составила 0.5%. Таким образом, *S. nemachili* не вписывается в структуру сообщества при объеме вскрытий в 15 экз. рыб. Необходимый объем исследований – 188-208 экз. рыб.

Общие черты компонентных сообществ паразитов речного гольяна водоемов бассейна р. Мезени: лидируют аллогенные виды и виды специалисты; доминирует всегда аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*; высоки значения индексов доминирования; сообщества образованы тремя группами видов, выделенных по соотношению их условных биомасс; суммы ошибок уравнений регрессии 0.243 и 0.099; наивысшая несогласованность значений индексов, вычисленных по данным о числе особей паразитов и их биомассе, отмечена для сообщества из р. Ертом, в которую осуществляется небольшое поступление органических веществ (Лешко, 1996).

Итак, дано описание 6 компонентных сообществ паразитов гольяна речного из оз. Кривого на о. Колгуев, водоемов Печорского и Мезенского бассейнов. Для них характерны следующие общие черты: в сообществе 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; часто отмечается несогласованность значений индексов, вычисленных по данным о числе особей паразитов и их биомассе.

Ранее отмечено (Доровских, 2000), что в двух чистых участках р. Колвы в компонентных сообществах паразитов гольяна лидируют автогенные виды и виды специалисты; доминирует автогенный специалист *Thelohanellus oculileucisci*; по значениям условных биомасс виды разбиты на три группы; отмечается некоторая несогласованность значений индексов, вычисленных по данным о числе особей паразитов и их биомассе; суммы ошибок уравнений регрессии 0.130 и 0.239.

Таким образом, доминирующие виды и группы видов в сообществах могут меняться, как и значения индексов, их описывающих. Этот вывод согласуется с результатами исследований компонентных сообществ паразитов гольяна из водоемов Евразии, полученными О.Н. Пугачевым (2000). 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.

Из этих данных следует, что названные компонентные сообщества паразитов гольяна в экологически благополучных водоемах образованы по единому принципу, а именно путем согласования отношений биомасс формирующих их видов.

## 7.2. КАРАСЬ ЗОЛОТОЙ ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ПЕЧОРЫ

Г.Н. Доровских, Л.Р. Макарова, Э.И. Бознак, В.А. Седрисева<sup>23</sup>

Карась золотой *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) встречается в большинстве водоемов Евразии, доходя на востоке до р. Колымы и верховьев р. Урак (Берг, 1949; Богуцкая, 1998; Атлас., 2002). Будучи неприхотливым к качеству воды и количеству растворенного в ней кислорода (Жуков, 1988), он может обитать даже в торфяных карьерах (Остроумов, 1972), нередко являясь единственным представителем ихтиофауны (Жаков, 1984).

В пределах северо-востока европейской части России карась встречается в озерах бассейнов всех рек, продвигаясь на север до р. Шапкиной (Остроумов, 1972). Карась описан из водоемов бассейнов рр. Вятка, Вычегда, Луза, Сухона, Мезень, нижнего и среднего течения р. Печоры (Бознак, Смольянинова, 1998; Бознак и др., 2000; Бознак, 2003), известна его паразитофауна (Кудрявцева, 1957; Екимова, 1976; Доровских, 1988; 1997а; 1997б; 1997в; 1999а; 2000а; 2000б; Макарова, 2003; 2004а; 2004б; Стахиева, 2004). Сведения о карасе верхней Печоры исчерпываются данными о его размерно-возрастном составе, линейном росте, упитанности, питании и размножении в оз. Сборовском, относящемся к бассейну верхнего течения р. Печоры, и озере у Сарь-ю-дина, принадлежащем к бассейну р. Ильч (Никольский и др., 1947). Описание морфологии карася и данные об его паразитофауне из водоемов этого района отсутствуют.

**Материал и методика.** Карась в количестве 9 особей отловлен в первой декаде июля 2004 г. ставными сетями из пойменного водоема в районе кордона Полой Печоро-Илычского государственного природного заповедника. Материал обработан по общепринятой методике (Правдин, 1966). Возраст рыб определен по чешуе, темпы роста изучали методом обратных расчислений по формуле прямой пропорциональности (Чугунова, 1959). В связи с отсутствием у карася выраженного полового диморфизма (Кривошеков, 1953) данные по морфологическим признакам для обоих полов объединены. Определен качественный состав пищи рыб и встречаемость отдельных ее компонентов. На наличие паразитов карась исследован методом полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985).

**Результаты исследования.** У исследованных рыб из оз. Полой число лучей в спинном плавнике (D) – III 16-19, анальном – III 6-7, чешуй в боковой линии – 33-35, жаберных тычинок – 28-30, позвонков – 29-31. По меристическим признакам изученный карась близок к номинальной форме (Берг, 1949).

По меристическим признакам карась из оз. Полой похож на рыб из других озер Печорского бассейна (табл. 1), но от рыб из оз. Дежневского у г. Ухта он отличается меньшим числом жаберных тычинок и несколько меньшим количеством чешуй в боковой линии. От карася из оз. Длинного, относящегося к бассейну р. Вычегды, верхне-

---

<sup>23</sup> Результаты работы представлены в Трудах Печоро-Илычского заповедника (Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2005. № 14. С. 277-280).

печорский карась отличается меньшим числом позвонков и жаберных тычинок, от рыб из озера у с. Пустоши, принадлежащего к бассейну р. Вятки, – большим количеством жаберных тычинок и меньшим числом ветвистых лучей в анальном плавнике.

Карась из оз. Полой характеризуется высокотелостью, укороченным хвостовым стеблем, смещенным назад крупным спинным плавником, большими размерами анального плавника, довольно высокой головой, относительно широким лбом, укороченным заглазничным отделом головы и т.д. Названные особенности изучаемого карася, видимо, связаны с благоприятными условиями его питания в названном водоеме и, как следствие, высоким темпом роста. По этому показателю карась оз. Полой близок к относительно быстрорастущим рыбам из других водоемов Печорского и Вычегодского бассейнов, заметно опережает особей из оз. Дежневского в бассейне р. Ухты и из озера у д. Желобяни в бассейне р. Вятки (рис. 1). Различия в линейном росте карася из исследованных водоемов, видимо, связаны с разной обеспеченностью его пищей в них, на что указывают и значения коэффициентов упитанности рыб из названных выше озер. У карася из оз. Полой величина коэффициента упитанности по Фультону 4.39, что выше значений этого коэффициента у рыб из других озер. Так у карася из оз. Сборовского показатели упитанности не превышают 3.75, из оз. у Сарь-ю-дина – 3.44 (Никольский и др., 1947), из оз. Длинного – 3.73, из озера у с. Пустоши – 3.25.

В пищевом комке карася из оз. Полой по встречаемости преобладают личинки хирономид (100%) и моллюски (88.9%), довольно высоко присутствие ракушковых раков (55.6%), кладоцер и копепод (44.4%), водных насекомых (44.4%) и нитчатых водорослей (33.3%), единично встречаются гидрокарины (11.1%) и остатки высшей водной растительности (11.1%). В оз. Сборовского основу питания рыб составляла высшая водная растительность, в небольшом количестве встречались ветвистоусые ракообразные и личинки поденок (Никольский и др., 1947). В озерах вычегодского бассейна (оз. Длинное, оз. Дилья-ты) в питании карася по встречаемости доминируют хирономиды и ракообразные, в озере у д. Желобяни в бассейне р. Вятки основу его питания составляет детрит.

В состав паразитофауны карася из оз. Полой входят 12 видов, что меньше, чем в других естественных водоемах бассейна р. Печоры (табл. 2). Это 1 вид инфузорий, 3 вида миксоспоридий, 5 видов моногеней, по 1 виду трематод, нематод и ракообразных. С увеличением числа вскрытий, вероятно, у него будут найдены и другие их виды.

Карась из оз. Полой сильнее других поражен миксоспоридиями, *Allocreadium isoporum*, *Philometroides sanguinea*. Этот факт указывает на питание карася олигохетами – промежуточными хозяевами миксоспоридий (Wolf, Markiw, 1984; Corliss, 1985; Успенская, 1993; и др.), личинками ручейников и поденок – вторыми промежуточными хозяевами *Allocreadium isoporum*, циклопами – промежуточными хозяевами *Philometroides sanguinea* (Определитель., 1987). Высокая зараженность *Allocreadium isoporum* карася из оз. Полой говорит и о высокой численности моллюсков в водоеме – их первых промежуточных хозяев. В качестве последних выступают представители р. *Sphaerium* (Гинецинская, 1958; Фролова, 1975) и р. *Pisidium* (Фролова, 1958; 1961; 1964).

**Пластические и меристические признаки карася из оз. Полой в сравнении  
с данными по другим водоемам**

Признаки	Бассейн р. Печоры			Бассейн р. Вычегды	Бассейн р. Вятки
	Оз. Полой n=9	Оз. Пионер- ское n=50	Оз. Дежневское n=50	Оз. Длинное n=50	Озеро у с. Пустоши n=26
AD	138.36±9.78	143.00±2.65	98.70±0.63	148±3.37	102.64±3.50
В % к AD					
Hmax	51.01±0.55	45.50±0.40	36.10±0.13	44.6±0.28	36.93±0.42
Hmin	16.40±0.24	15.30±0.14	13.40±0.08	15.4±0.09	13.70±0.27
aD	54.29±0.44	51.30±0.23	51.00±0.23	51±0.21	49.34±0.43
pD	20.56±0.37	23.30±0.16	22.00±0.01	23.6±0.21	23.77±0.39
pA	15.96±0.42	17.70±0.18	16.40±0.07	17.7±0.19	18.25±0.64
PV	25.16±0.37	24.60±0.31	22.60±0.12	24.9±0.16	24.41±0.28
VA	26.82±2.01	29.60±0.25	25.00±0.09	30.5±0.17	27.81±0.25
ID	39.72±0.75	35.30±0.26	31.20±0.09	35.7±0.28	32.95±0.26
hD	23.16±0.71	19.20±0.27	13.50±0.05	18.4±0.20	15.88±0.27
lA	13.34±0.37	11.60±0.18	11.00±0.05	11.3±0.10	10.22±0.18
hA	17.38±0.45	15.60±0.23	15.40±0.05	15.4±0.16	12.92±0.28
IP	18.92±0.34	19.00±0.22	15.80±0.04	18.6±0.17	16.69±0.23
IV	22.32±0.79	21.70±0.37	20.30±0.06	21.7±0.25	18.55±0.18
ap	26.67±0.38	26.40±0.14	25.70±0.19	26.1±0.21	27.01±0.25
ao	9.59±0.18	8.91±0.09	10.70±0.03	8.68±0.10	7.64±0.11
oo'	5.29±0.17	5.49±0.08	5.63±0.02	5.11±0.06	5.98±0.12
o'p	12.71±0.47	13.80±0.11	13.90±0.11	13.8±0.07	13.48±0.24
Hгол	25.81±0.41	24.60±0.17	22.30±0.10	25.3±0.25	22.03±0.35
ш.л.	11.90±0.21	10.60±0.12	11.60±0.10	10.7±0.07	10.66±0.12
В % к ap					
ao	36.03±0.92	33.80±0.35	41.60±0.27	33.3±0.50	28.29±0.40
oo'	19.80±0.49	20.80±0.27	22.00±0.23	19.6±0.27	22.19±0.42
o'p	47.77±1.85	52.30±0.30	54.20±0.76	52.9±0.55	49.82±0.69
Меристические признаки					
Vert.	30.78±0.22	30.90±0.11	30.40±0.07	31.6±0.08	31.15±0.22
D	17.44±0.38	17.00±0.11	16.80±0.06	18±0.23	17.46±0.16
A	6.22±0.15	6.32±0.08	6.26±0.06	6.16±0.06	6.88±0.09
l.l.	34.00±0.17	34.10±0.18	33.50±0.15	34±0.07	33.50±0.19
Sp.br.	28.67±0.24	30.60±0.13	29.90±0.07	29.5±0.22	27.19±0.23

Примечание. В таблице приняты следующие сокращения: AD – длина тела до конца чешуйного покрова; Hmax – наибольшая высота тела; Hmin – наименьшая высота тела; aD – антедорзальное расстояние; pD – постдорзальное расстояние; pA – длина



хвостового стебля; PV – пектروентральное расстояние; VA – вентроанальное расстояние; ID – длина основания спинного плавника; hD – высота спинного плавника; IA – длина основания анального плавника; hA – высота анального плавника; IP – длина грудного плавника; IV – длина брюшного плавника; ар – длина головы; ао – длина рыла; оо' – горизонтальный диаметр глаза; о'р – длина заглазничного отдела головы; Нгол – высота головы у затылка; ш.л. – ширина лба; Vert. – число позвонков; D – число ветвистых лучей в спинном плавнике; А – число ветвистых лучей в анальном плавнике; l.l. – число чешуй в боковой линии; Sp.br. – число жаберных тычинок.

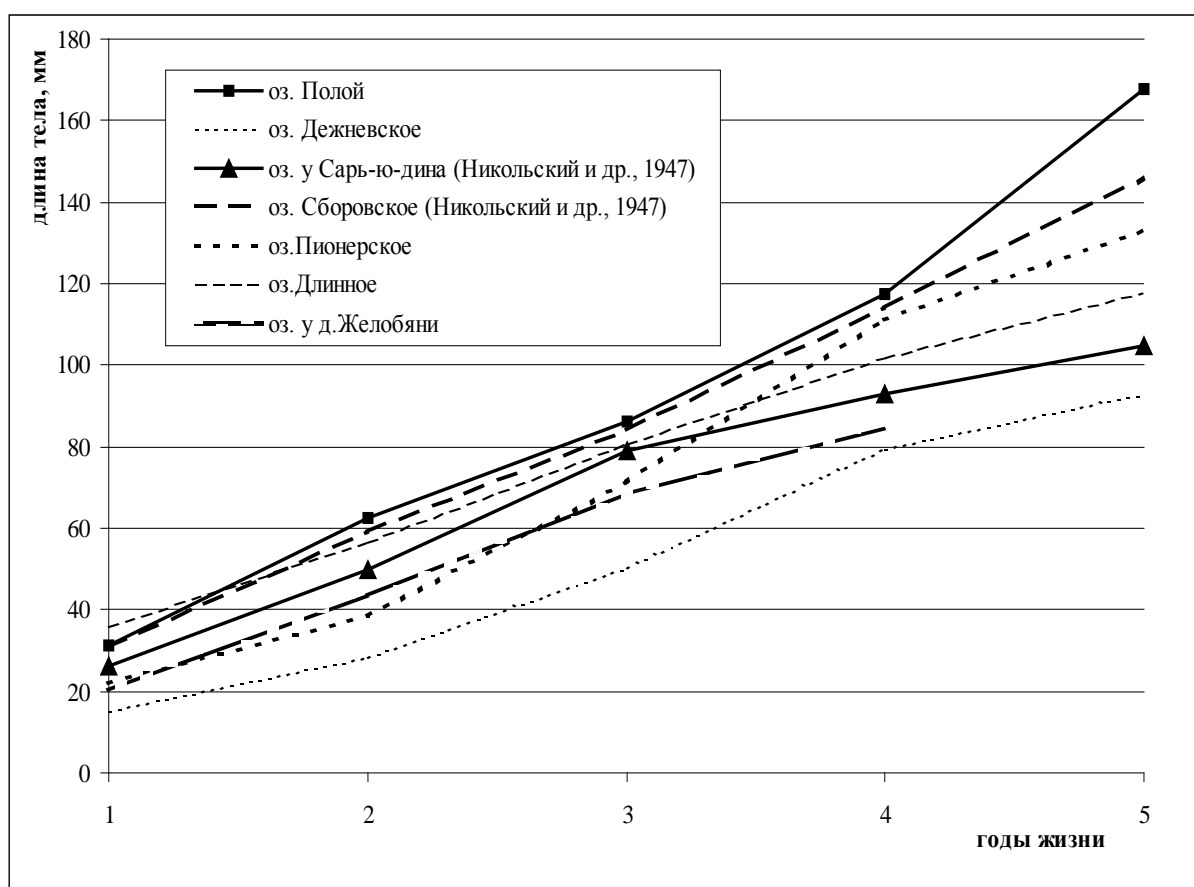


Рис. 1. Линейный рост карася исследованных водоемов.

У относительно медленно растущего карася из оз. Дежневского (вскрыто 22 экз.) найдены 5 видов паразитов, 4 из которых имеют прямой цикл развития, 1 вид миксопоридий. У карася из оз. Длинного (вскрыто 58 экз.), имеющего достаточно высокий темп роста, отмечено 20 видов паразитов, из которых 12 видов со сложным циклом развития, остальные – с прямым. Из первых 8 видов развиваются с участием олигохет, 3 – с участием моллюсков и водных личинок насекомых, 1 – с участием копепоид.

Таким образом, состав паразитофауны карася из разных озер согласуется со сведениями о составе его пищи и с данными о его темпах роста.

Показано (Доровских, 1997г; Смольянинова, 1998), что среди дактилогирид карася в бассейне Печоры доминирует *Dactylogyrus formosus*, в бассейне С. Двины – *D. intermedius*, в бассейне Мезени эти два вида червей представлены примерно одинаковым числом особей. У карася из оз. Полой среди представителей р. *Dactylogyrus* особи *D. intermedius* составляют 92%, а *D. formosus* – всего 5.5%. У рыб из оз. Виска-ты, принадлежащем к бассейну р. Ижмы, особи *D. intermedius* составляют 55% от числа всех червей этого рода, а *D. formosus* 30%. Среди дактилогирусов карася из оз. Пионерского в бассейне р. Ухты преобладает *D. formosus*.

Полученные данные о доминировании тех или иных видов р. *Dactylogyrus* в разных бассейнах и разных участках бассейна р. Печоры, видимо, неслучайны. С одной стороны, они указывают на сходство условий обитания карася и его паразитов в рассматриваемых озерах бассейна р. Печоры и соответствующих соседних бассейнах. С другой стороны, они согласуются с имеющимися представлениями о формировании гидрофауны рассматриваемой территории (Жаков, 1984; Кудерский, 1987; Доровских, 2002; и др.) и имевшими в былое время связями этих бассейнов (Квасов, 1975; Гросвальд, 1983; и др.). Согласно этим представлениям карповые, окуневые, щука, хариус европейский проникали в бассейн р. Печоры со стороны Камы и Вычегды и со стороны Мезени. Видимо, благодаря сказанному паразитофауна карася из оз. Полой несет отпечаток таковой из озер бассейнов р. Вычегды (Доровских, 1997г; Смольянинова, 1998), р. Сухоны (Кудрявцева, 1957), р. Лузы (Стахиева, 2004). Паразитофауна карася из оз. Виска-ты похожа на таковую карася из бассейна р. Мезени (Доровских, 1997г; Смольянинова, 1998). В паразитофауне карася из оз. Пионерского соотношение численностей *D. formosus* и *D. intermedius* равно таковому дактилогирид этих видов у карася из оз. Безымянного, лежащего в бассейне среднего течения р. Печоры (Смольянинова, Доровских, 1999).

Итак, карась из оз. Полой по меристическим признакам близок к номинальной форме, имеет благоприятные условия питания и высокий темп роста, в состав его паразитофауны входят 12 видов паразитов, соотношение в ней численностей видов дактилогирусов схоже с таковым у карася из озер бассейна среднего и верхнего течений р. С. Двины.

Таблица 2

## Паразитофауна золотого карася из естественных водоемов бассейна р. Печоры

Вид паразита	Оз. Полой n=9 4.07.2004		Оз. Пионерское n=17 26.06.1996		Оз. Виска-ты n=5 29.07.–10.08.1998	
	Экстен- сивность ин- вазии, %	Индекс оби- лия, экз.	Экстен- сивность ин- вазии, %	Индекс оби- лия, экз.	Экстен- сивность ин- вазии, %	Индекс оби- лия, экз.
<i>Trichodina reticulata</i> Hirschmann et Partsch, 1955	+	+	+	+	+	+
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	-	-	17.6±9.3	0.4±0.3	-	-
<i>Myxobolus dispar</i> Thélohan, 1895	77.8±13.8	99.1±55.9	5.9±5.7	0.06±0.06	60.0±21.9	2.0±0.8
<i>M. ellipsoides</i> Thélohan, 1892	100-8.7	66.1±19.8	35.3±11.6	5.4±2.7	100-13.4	24.2±11.5
<i>M. thelohanellus</i> Schulman et Wichrova, 1952	44.4±16.6	2.4±1.8	-	-	20.0±17.9	0.2±0.2
<i>M. macrocapsularis</i> Reuss, 1906	-	-	-	-	-	-
<i>M. albovae</i> Krassilnikova in: Schulman, 1966	-	-	5.9±5.7	0.06±0.06	-	-
<i>M. muelleri</i> Butschli, 1882	-	-	5.9±5.7	0.1±0.1	-	-
<i>Dactylogyrus intermedius</i> Wegener, 1910	100-8.7	1155.5±189.0	41.2±11.9	8.1±2.9	100-13.4	351.4±83.6
<i>D. formosus</i> Kulwiec, 1927	100-8.7	68.3±17.6	100-5.1	44.6±6.9	100-13.4	193.0±55.1
<i>D. anchoratus</i> (Dujardin, 1845)	55.6±16.6	1.4±0.5	52.9±12.1	0.8±0.2	100-13.4	9.4±2.2
<i>D. wegneri</i> Kulwiec, 1927	100-8.7	23.8±6.5	64.7±11.6	5.4±1.7	100-13.4	76.4±33.3
<i>D. dulkeiti</i> Bychowsky, 1937	100-8.7	4.7±1.1	29.4±11.1	0.6±0.3	100-13.4	4.8±1.8
<i>D. vastator</i> Nybelin, 1924	-	-	11.8±7.8	0.1±0.08	60.0±21.9	3.0±1.4
<i>Gyrodactylus carassii</i> Malmberg, 1957	-	-	5.9±5.7	0.06±0.06	+	1.0±0.1
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	66.7±15.7	4.1±2.5	11.8±7.8	1.1±1.0	60.0±21.9	27.6±13.3
<i>Diplostomum commutatum</i> (Diesing, 1850)	-	-	-	-	20.0±17.9	0.2±0.2
<i>Philometroides sanguinea</i> (Rudolphi, 1819)	33.3±15.7	0.3±0.2	11.8±7.8	1.1±1.0	20.0±17.9	0.3±0.2
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	-	-	23.5±10.3	1.2±0.7	-	-
<i>Argulus foliaceus</i> (Linnaeus, 1758)	+	3.1±0.1	-	-	-	-

## 8. ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ И РЕАКЦИЯ ПАРАЗИТОВ, ПАРАЗИТОФАУН И СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ

### 8.1. НАБЛЮДЕНИЯ НАД ПАРАЗИТАМИ РЫБ ВОДОЕМОВ, РАСПОЛОЖЕННЫХ ВБЛИЗИ И В ЧЕРТЕ ГОРОДОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Г.Н. Доровских<sup>24</sup>

Загрязнение водоемов вблизи и в черте городов не может не сказываться на паразитах рыб, на которых проведены наблюдения.

В местах попадания в воду рек Печора и Вычегда стоков, содержащих органические вещества, отмечена сильная пораженность инфузориями родов *Apiosoma* и *Trichodina* рыб. В речках, в которые интенсивно поступает и накапливается органика, но откуда она смывается во время паводка, зарегистрирована почти 100%-ная зараженность карповых рыб метацеркариями *Rhipidocotyle campanula* с интенсивностью более 200 экз. Здесь у рыб не найдены гидроактилюсы и триходины, однако в дождливый год, видимо, благодаря разбавлению стоков, они появляются. В кишечнике плотвы и гольяна из водохранилища у г. Печора найдены десятки рачков, содержащих процеркоидов широкого лентеца. По-видимому, сюда поступают стоки, содержащие фекалии.

Воздействие нефтепродуктов на паразитов изучали в районе нефтебаз. Здесь отмечена патология и у хозяев, и у паразитов, в частности у диплозоед. Кроме того, наблюдали нарушение видоспецифичности и локализации паразитов. Например, цисты *Mухоболus permagnus* (паразит карповых) в большом числе обнаружены под кожей тела окуня. В то же время здесь почти не встречаются паразиты, развивающиеся с участием бентосных организмов.

Наши многолетние наблюдения показали, что наиболее устойчивы к загрязнению водоемов трематоды родов *Rhipidocotyle*, *Diplostomum* и, возможно, *Ichthyocotylurus*, паразитирующие у рыб на стадии метацеркария.

---

<sup>24</sup> Результаты работы представлены в сборнике «Паразитологические проблемы больших городов» (СПб.: Изд-во Зоологического института РАН, 1996. С. 31).

## 8.2. СТРУКТУРА КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ПАЗАРИТОВ ГОЛЪЯНА *RHOXINUS RHOXINUS* (L.) ИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКИ БЛАГОПОЛУЧНЫХ И ЗАГРЯЗНЕННЫХ ВОДОЕМОВ

Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов, Е.А. Голикова<sup>25</sup>

Под воздействием комплекса биотических и абиотических факторов процесс изменений в природных сообществах животных в последние годы ускорился. Причины этого, к которым относится и влияние человеческой деятельности на природные процессы, требуют глубокого изучения и систематизации (Литвинов, 2004). Такие исследования проведены на примере сообществ макро- и микробентоса (Баканов, 2004; Бурковский и др., 2004), гетеротрофных жгутиконосцев (Мазей и др., 2005) и других групп организмов.

Согласно биотической концепции контроля среды, экологическое состояние должно оцениваться не по уровням абиотических факторов, а по комплексу биотических показателей (Левич, 1994), включая состояние сообществ паразитических организмов (Безр, 1997) как составной части структуры любых экосистем.

Один из подходов к оценке качества состоит в определении близости реального сообщества к сообществу, репрезентативному для экосистем данного типа (Smoleński, 2001). В качестве такого сообщества использовали характеристики компонентных сообществ паразитов (компонентное сообщество – группа видов паразитов, населяющая популяцию хозяина) гольяна из экологически благополучных водоемов бассейнов рек Печора, Мезень, С. Двина и Кама.

Однако использование индексов видового разнообразия сообществ ихтиопаразитов для оценки состояния гидробиоценозов весьма проблематично, поскольку величина их значений зависит не только от степени загрязнения водоема, но и от его географического положения, сезона года, физиологического состояния организма хозяина, его возраста и других факторов (Пугачев, 1999, 2000, 2002; Доровских, 2002а; Жохов, 2003; Доровских, Голикова, 2004; Доровских, Степанов, 2004; Доровских и др., 2005а; Русинек, 2005). В то же время показано (Доровских, 2002а; Доровских, Степанов, 2004), что компонентные сообщества паразитов разных видов пресноводных рыб образованы по единому принципу, а именно путем согласования отношений биомасс формирующих их видов. На воздействие загрязняющих веществ сообщество реагирует перестройкой своей структуры, уменьшая согласованность отношений биомасс видов (Доровских, 2002а). Подобным же образом оно откликается и на падение численности своего хозяина (Доровских, Степанов, 2004). Для получения достоверной картины состояния гидробиоценоза или популяции хозяина сбор материала рекомендовано проводить в период сформированного состояния сообщества. Такое сообщество характеризуется максимальным видовым разнообразием. Виды в нем представлены зрелыми особями и личиночными стадиями паразитов, использующих рыбу как промежуточного хозяина. Оно отличается на-

---

<sup>25</sup> Результаты работы представлены в журнале: Успехи современной биологии. 2007. № 5. С. 495-502.

личием в структуре, выделенной по соотношению условных биомасс составляющих его видов, трех групп паразитов. Величина суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек биомасс этих видов, менее 0.250 (Доровских, Голикова, 2004). С уверенностью оценивать состояние среды или популяции хозяина можно только по сообществам паразитов взрослых рыб примерно одного возраста, размера, физиологического состояния, отловленных “в один присест” (Доровских, 2002в).

Цель работы – исследовать реакцию структуры компонентных сообществ паразитов гольяна на загрязнение водоема бытовыми стоками и смывами с сельскохозяйственных полей.

Все виды паразитов поделили на (Lincoln et en, 1982; Kennedy, 1995) аллогенные – использующие рыб в качестве промежуточных хозяев и достигающие половой зрелости в других позвоночных животных (обычно в птицах или млекопитающих), и автогенные – достигающие половой зрелости в рыбах; специалистов – встречающиеся у рыб одного вида, рода или семейства, и генералистов – приуроченные к нескольким родам или семействам рыб.

**Материал и методы.** Материал собран методом полного паразитологического вскрытия. Обработка полученных данных проведена по схеме, принятой для описания компонентных сообществ паразитов рыб (Пугачев, 1999, 2000, 2002; Доровских, 2002а; Доровских, Степанов, 2004).

Сбор материала осуществлен в 1997-2004 гг. в мае-июне. В эти месяцы отмечается максимальное видовое разнообразие ихтиопаразитофауны (Доровских, 1988) и компонентные сообщества паразитов гольяна находятся в сформированном состоянии (Доровских, Голикова, 2004). Объем выборок, места и даты их сбора указаны в соответствующих таблицах.

Рыба отловлена из ряда экологически благополучных водоемов Печоро-Ильчского (р. Печора) и Висимского (р. Каменка) государственных природных заповедников и Коми республиканских заказников (верховья р. Вычегды, рр. Н. Учкеша и Улчкеша – притоки р. Лузы, впадающей в верховья р. С. Двины), а также из рр. Човью и Кылымью – притоков среднего течения р. Вычегды.

Русла двух последних рек захламлены бытовым и строительным мусором. Их воды характеризуются низкой кислотностью, высокой цветностью, повышенным содержанием органических веществ и железа, низкого – фтора.

Длина р. Човью 60 км, р. Кылымью – 36; ширина русла 3-10 м; средняя глубина 0.8-1.0 м, на плесах до 3 м, на перекатах до 0.15.

Если р. Кылымью испытывает сравнительно небольшую антропогенную нагрузку, то р. Човью – загрязненный водоем. В ее 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. Цветность воды в реке достигает 57-80 град. Содержание  $\text{NH}_4$  в воде р. Човью, 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).

**Результаты и обсуждение.** На примере сформированных компонентных сообществ паразитов гольяна, хариуса, карася, щуки и пескаря из экологически благополучных водоемов или их участков относящихся к бассейнам рек С. Двина, Мезень, Печора и водоемов о. Колгуев показано (Доровских, 2002а, 2002в, 2005; Доровских и др., 2005а, 2005б), что в экологически благополучных водоемах у компонентных сообществ ихтиопаразитов могут различаться доминирующие виды и группы видов, как и значения индексов, их описывающих. Однако они всегда состоят из трех групп видов, и сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс видов, формирующих сообщество, не превышает 0.250. Сказанное хорошо заметно на примере сообществ паразитов гольяна из водоемов бассейнов рек Кама, С. Двина, Луза и Печора (рис. 1; табл. 1). Только в одном случае, а именно у сообщества паразитов гольяна из верхнего течения р. Вычегды, сумма ошибок уравнений регрессии выше критического значения. Это объясняется тем, что в 2004 г. были теплыми май и июнь, и сообщество паразитов раньше вступило в фазу разрушения, связанную с отмиранием особей прошлой генерации. Последнее сопровождается нарушением соотношений биомасс видов внутри сообщества и, соответственно, ростом суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек биомасс видов в сетке координат (рис. 1).

Из общего строя выделяется сообщество паразитов гольяна из участка р. Печоры в районе устья р. Гаревки (табл. 1), носящей полугорный характер. Это сообщество характеризуется большей величиной индекса доминирования, меньшей – индексов выравниваемости видов и Шеннона, что соответствует несбалансированным сообществам паразитов рыб из водоемов, расположенных на молодых в геологическом отношении территориях (Доровских, 2002а).

Итак, приведенные примеры сообществ паразитов гольяна из экологически благополучных водоемов, относящихся к разным бассейнам, подтверждают сделанные ранее наблюдения.

Из р. Кылтымью рыба отловлена в последней декаде мая, первой и последней декадах июня. Это период года, когда с талыми и дождевыми водами в реку попадают удобрения с сельскохозяйственных полей и дачных участков, расположенных по ее берегам.

Во всех случаях «графическая» структура сообщества паразитов гольяна из этого водотока состоит из трех групп видов (рис. 2). Однако суммы ошибок уравнений регрессии, за исключением случая за 24 мая 1999 г., выше критического значения (табл. 2). Это указывает на несбалансированность биомасс видов в составе сообщества.

В конце мая-начале июня в сообществе по числу видов, особей и биомассе лидируют автогенные виды и виды генералисты. Вид доминант – автогенный генералист *Apiosoma piscicolum*, питающийся бактериями и взвешенными в воде органическими частицами (Банина, 1976). В это время сообщество характеризуется наивысшими для соответствующего года значениями числа особей паразитов и их биомассы, максимальной разницей в значениях индексов видового разнообразия, рассчитанных по данным о численности и биомассе паразитов.

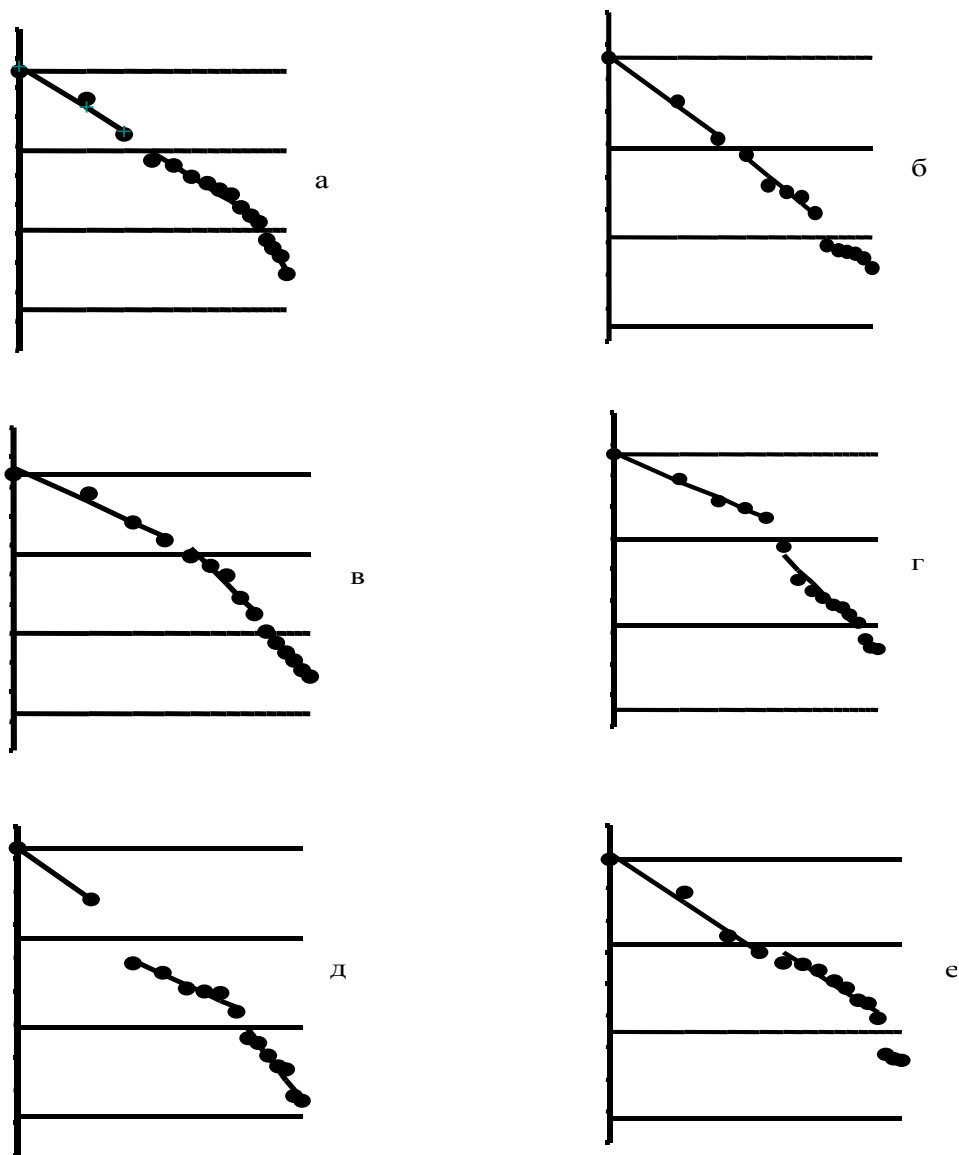


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из рек северо-востока европейской части России.

а – верхнее течение р. Вычегды (рыба отловлена 26.06.2004); б – р. Н. Чекша (20.06.2003); в – р. Улчекша (15.06.2003); г – р. Каменка (27.06.2000); д – устье р. Гаревки (18.06.2004); е – р. Печора у пос. Якша (6.06.2003).

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.



Таблица 1

## Характеристика сформированных компонентных сообществ паразитов гольяна

Показатели	Р. Вычегда (верхнее течение) 26.06.2004	Бассейн р. Лузы		Р. Каменка (бассейн р. Камы) 27.06.2000	Р. Печора	
		Р. Н. Чекша 20.06.2003	Р. Улчекша 15.06.2003		Район пос. Якша 06.06.2003	Район устья р. Гаревки 18.06.2004
1	2	3	4	5	6	7
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	16	14	15	16	15	15
Общее число особей паразитов	2442	1817	2382	1196	948	4463
Общее значение условной биомассы	439.8	401.6	454.4	228.1	210.4	737.9
Количество автогенных видов	15	13	14	15	12	14
Количество аллогенных видов	1	1	1	1	3	1
Доля особей автогенных видов	0.315	0.915	0.681	0.730	0.147	0.184
Доля условной биомассы автогенных видов	0.417	0.941	0.743	0.783	0.152	0.242
Доля особей аллогенных видов	0.685	0.085	0.319	0.270	0.853	0.816
Доля условной биомассы аллогенных видов	0.583	0.059	0.257	0.217	0.848	0.758
Количество видов-специалистов	10	9	9	10	7	10
Доля особей видов-специалистов	0.952	0.345	0.876	0.728	0.414	0.977
Доля условной биомассы видов-специалистов	0.901	0.299	0.869	0.737	0.310	0.962
Количество видов-генералистов	6	5	6	6	8	5
Доля особей видов-генералистов	0.048	0.655	0.124	0.272	0.586	0.023
Доля условной биомассы видов-генералистов	0.099	0.701	0.131	0.263	0.690	0.038

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Myxobolus musculi</i>	<i>Gyrodactylus aphyae</i>	<i>Gyrodactylus aphyae</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Доминантный вид по значению условной биомассы	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Myxobolus musculi</i>	<i>Gyrodactylus aphyae</i>	<i>Gyrodactylus aphyae</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	ал/с	ав/г	ав/с	ав/с	г/ал	ал/с
Индекс Бергер-Паркера по числу особей	0.685	0.613	0.446	0.411	0.524	0.816
Индекс Бергера-Паркера по значению условной биомассы	0.583	0.671	0.507	0.468	0.562	0.758
Выравненность видов по числу особей	0.395	0.482	0.547	0.547	0.482	0.264
Выравненность видов по значению условной биомассы	0.481	0.425	0.530	0.575	0.530	0.325
Индекс Шеннона по числу особей	1.095	1.273	1.472	1.518	1.306	0.716
Индекс Шеннона по значению условной биомассы	1.334	1.120	1.436	1.631	1.436	0.880
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.297	0.239	0.235	0.185	0.217	0.159

В конце июня в сообществе по числу особей и биомассе доминируют аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*, аллогенные виды и виды специалисты. По количеству видов по-прежнему преобладают автогенные виды. К этому времени почти в два раза уменьшается число особей паразитов и их биомасса, но видовое разнообразие сообщества остается прежним. Значения индексов видового разнообразия, рассчитанных по данным о биомассе и численности паразитов выравниваются.

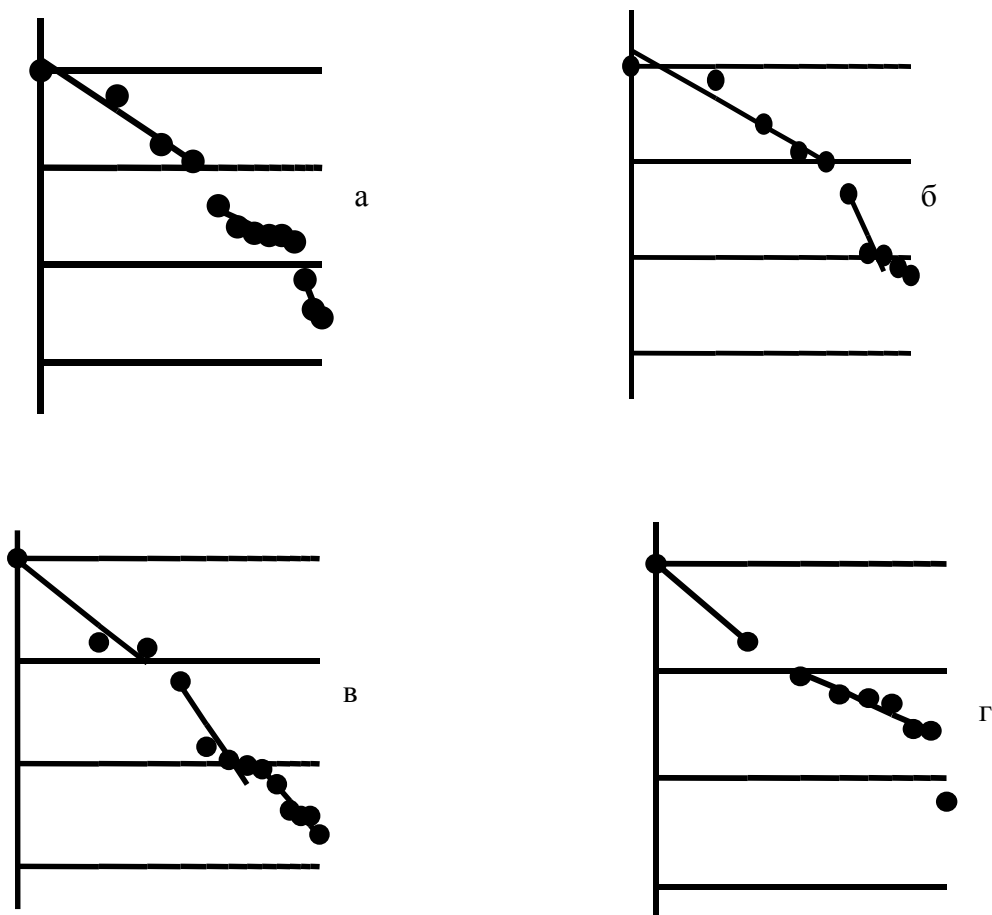


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из р. Кылтымью. а – рыба отловлена 09.06.1998 г.; б – 24.05.1999 г.; в – 30.06.1998 г.; г – 24.06.1999 г.

В последней декаде июня 1999 г. сумма ошибок уравнений регрессии, в отличие от других периодов исследований, ниже критического значения. Это объясняется более ранним вследствие теплого июня этого года наступлением стадии разрушения паразитарного сообщества. Сообщество паразитов в это время характеризовалось наименьшим видовым разнообразием, минимальными значениями числа особей и биомассы паразитов.

Таблица 2

**Характеристика компонентного сообщества паразитов гольяна из р. Кылымью**

Показатели	9.06.1998	30.06.1998	24.05.1999	24.06.1999
Исследовано рыб	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	13	13	10	9
Общее число особей паразитов	6461	1434	2203	428
Общее значение условной биомассы	457.98	246.13	172.57	69.33
Количество автогенных видов	11	11	8	7
Количество аллогенных видов	2	2	2	2
Доля особей автогенных видов	0.865	0.084	0.817	0.166
Доля условной биомассы автогенных видов	0.679	0.125	0.580	0.142
Доля особей аллогенных видов	0.135	0.916	0.183	0.834
Доля условной биомассы аллогенных видов	0.321	0.875	0.420	0.858
Количество видов специалистов	4	6	4	5
Доля особей видов-специалистов	0.130	0.909	0.179	0.848
Доля условной биомассы видов-специалистов	0.284	0.788	0.362	0.821
Количество видов-генералистов	9	7	6	4
Доля особей видов-генералистов	0.870	0.091	0.821	0.152
Доля условной биомассы видов-генералистов	0.716	0.212	0.638	0.179
Доминантный вид по числу особей	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Доминантный вид по значению условной биомассы	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Характеристика доминантного вида по числу особей	г/ав	с/ал	г/ав	с/ал
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.836	0.881	0.793	0.794
Индекс Бергера-Паркера по значению условной биомассы	0.564	0.788	0.484	0.753
Выравненность видов по числу особей	0.226	0.209	0.271	0.380
Выравненность видов по значению условной биомассы	0.478	0.320	0.519	0.299
Индекс Шеннона по числу особей	0.579	0.535	0.674	0.834
Индекс Шеннона по значению условной биомассы	1.227	0.821	1.290	0.657
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.334	0.408	0.292	0.115

Названные изменения в сообществе обусловлены двумя процессами: отмиранием особей паразитов генерации прошлого года и снижением концентрации органических веществ в воде. Последнее привело к падению численности инфузорий и, как следствие, смене вида-доминанта.

Сообщество паразитов гольяна из р. Човью в июне разных лет отличается большим разбросом значений описывающих его индексов, непостоянством «графической» структуры, значительными колебаниями величин сумм ошибок уравнений регрессии, характеризующих разброс значений биомасс видов, входящих в сообщество. До 2001 г. в сообществе доминировал *Apiosoma piscicolum*. Последний только 20 июня 1998 г. уступил лидерство по биомассе *Diplostomum phoxini*. В сообществе по числу видов преобладали автогенные виды, по числу особей и биомассе лидировали автогенные виды и виды генералисты. Эта ситуация менялась только в последней декаде июня 1998 и 2001 гг. (табл. 3). В это время сообщество находилось в состоянии разрушения вследствие интенсивного отмирания особей паразитов генерации прошлого года. В последних декадах июня 1999 и 2000 гг. этот процесс шел заметно медленнее из-за низких температур в мае и первой половине июня этих лет.

Итак, 20 июня 1998 г. и 25 июня 2001 г. сообщество паразитов гольяна р. Човью состояло из двух групп видов, в июне 2000 г. – трех, 9 июня 1998 г. и 26 июня 1999 г. – четырех групп (рис. 3).

В сообществах паразитов, состоящих из трех или четырех групп видов, по численности и биомассе лидировал *Apiosoma piscicolum*. В последнем случае инфузории формировали первый уровень в сообществе. Это связано с их огромной численностью, вызванной загрязнением водотока смывами с окрестных сельскохозяйственных полей, дачных участков и водами, спущенными из коллектора.

Итак, разница в структуре сообществ паразитов гольяна из рек Кылтымью и Човью вызвана различиями в уровне загрязнения этих водоемов биогенными веществами.

Это хорошо заметно на примере состояния сообществ паразитов гольяна из р. Кылтымью и р. Човью 9 июня 1998 г. (рис. 2, 3; табл. 2, 3). Расстояние между точками сбора материала менее 30 км, т.е. погодные условия, при которых развивались сообщества, вполне сопоставимы, как и характеристики водотоков. В обоих случаях вскрыто по 15 экз. рыб одного возраста и размера. В водотоках доминируют инфузории одного вида, но с рыб из р. Кылтымью их собрано 5404 экз., а с гольяна из р. Човью 22744 экз. Эта разница в числе инфузорий объясняется тем, что в р. Човью в конце мая, помимо органики с прибрежных лугов и приусадебных участков, был произведен сброс вод из коллектора, что позволило простейшим нарастить численность, тогда как инфузории из р. Кылтымью развивались только на органике смывтой с окрестных полей и дачных участков. Эта меньшая численность инфузорий на рыбе из р. Кылтымью не нарушила структуры сообщества, сохранив в ней три группы видов, хотя ошибка уравнений регрессии выросла до 0.406. В р. Човью структура паразитарного сообщества деформирована, что проявилось в увеличении числа групп видов до 4-х и ошибки уравнений регрессии до 0.491. Эти различия двух сообществ отразились в достоверной разнице значений индексов Шеннона, рассчитанных по числу особей.

Таблица 3

## Характеристика компонентного сообщества паразитов голяна из р. Човью

Показатели	09.06.1998	20.06.1998	26.06.1999	16.06.2000	30.06.2000	25.06.2001
1	2	3	4	5	6	7
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	15	9	10	13	14	5
Общее число особей паразитов	23121	268	19139	3954	2381	491
Общее значение условной биомассы	1179.34	33.16	968.48	283.39	200.08	65.40
Количество автогенных видов	13	7	8	11	12	3
Количество аллогенных видов	2	2	2	2	2	2
Доля особей автогенных видов	0.988	0.567	0.977	0.872	0.831	0.454
Доля условной биомассы автогенных видов	0.954	0.297	0.926	0.703	0.657	0.185
Доля особей аллогенных видов	0.012	0.433	0.023	0.128	0.169	0.546
Доля условной биомассы аллогенных видов	0.046	0.703	0.074	0.297	0.343	0.526
Количество видов-специалистов	6	5	4	6	6	2
Доля особей видов-специалистов	0.012	0.399	0.022	0.153	0.221	0.464
Доля условной биомассы видов-специалистов	0.039	0.517	0.067	0.353	0.451	0.539
Количество видов-генералистов	9	4	6	7	8	3
Доля особей видов-генералистов	0.988	0.601	0.978	0.847	0.779	0.536
Доля условной биомассы видов-генералистов	0.961	0.483	0.933	0.647	0.549	0.461
Доминантный вид по числу особей	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Доминантный вид по значению условной биомассы	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Apiosoma piscicolum</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ	Г/АВ	Г/АВ	Г/АВ	Г/АВ	С/АЛ
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.984	0.511	0.976	0.831	0.754	0.456

Таблица 3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
Индекс Бергера-Паркера по значению условной биомассы	0.921	0.444	0.921	0.554	0.429	0.526
Выравненность видов по числу особей	0.039	0.525	0.053	0.246	0.315	0.630
Выравненность видов по значению условной биомассы	0.151	0.642	0.125	0.505	0.569	0.688
Индекс Шеннона по числу особей	0.106	1.153	0.121	0.632	0.831	1.014
Индекс Шеннона по значению условной биомассы	0.410	1.411	0.289	1.296	1.504	1.107
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.197	0.437	0.097	0.443	0.348	0.121

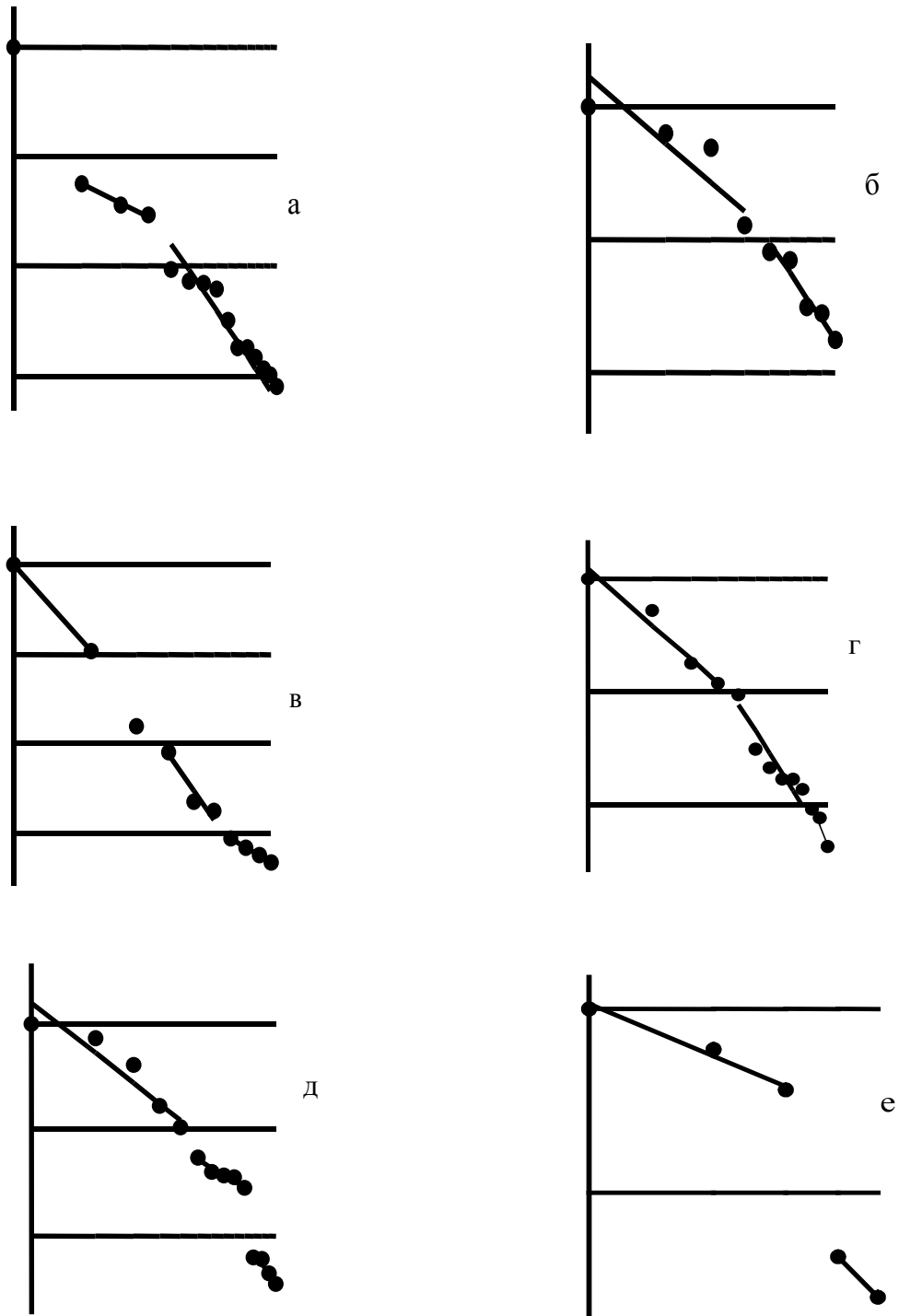


Рис. 3. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из р. Човью.  
а – рыба отловлена 09.06.1998 г.; б – 20.06.1998 г.; в – 26.06.1999 г.; г – 16.06.2000 г.;  
д – 30.06.2000 г.; е – 25.06.2001 г.



К началу 2000 г. сбросы в р. Човью вод из коллектора прекратились, и, хотя вид-доминант остался прежним, структура сообщества в этот год сохранила три группы видов. В 2001 г. сменился и вид-доминант.

Таким образом, на усиление загрязнения водоема бытовыми стоками, смывами удобрений с окрестных полей и дачных участков сообщество паразитов гольяна отвечает сменой вида-доминанта, изменением величины суммы ошибок уравнений регрессии, характеризующих разброс значений биомасс формирующих сообщество видов, своей «графической» структуры.

Приведенные данные показывают, что высокие концентрации биогенов действуют разрушающе на природные системы и в то же время инициируют процессы самоорганизации, ведущие к изменению структуры сообщества. С прекращением поступления в водоем даже части биогенов и некоторым восстановлением качества среды сообщество восстанавливает свою структуру.

## 9. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ РЫБ

### 9.1. СТРУКТУРА КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ ХАРИУСА *THYMALLUS THYMALLUS* (L.) (SALMONIFORMES, THYMALLIDAE) И ГОЛЬЯНА *PHOXINUS PHOXINUS* (L.) (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ПЕЧОРЫ

Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов<sup>26</sup>

Теоретические основы изучения паразитарных сообществ заложены в 1920-50-х гг. (Скрябин, 1928; Павловский, 1934; Догель, 1947; Беклемишев, 1951). В 1960-х гг. начались исследования сообществ паразитов за рубежом (Holmes, 1961; Holmes, Price, 1986). Однако интерес к их изучению по-прежнему остается высоким (Пугачев, 1999; Жохов, 2003; Русинек, 2005). В этих работах учитывают число особей многоклеточных паразитов, для описания их сообществ используют индексы видовой разнообразия (Мэгарран, 1992). Индексы, позволяя охарактеризовать сообщество в целом, не дают возможности детально описать механизм его формирования, раскрыть взаимоотношения видов в его составе. Поэтому при описании паразитарных сообществ рекомендовано использовать не только число особей паразитов в их составе, но и биомассу или условную биомассу паразитов, а также учитывать и одноклеточных паразитов (Доровских, 2002, 2005; Доровских, Голикова, 2004; Голикова, 2005). Предложен графический способ отражения структуры сообщества и количественная оценка ее состояния (Доровских, 2002).

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): "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.

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

Цель работы – на примере компонентных сообществ паразитов двух видов рыб, различных по своему систематическому положению и биологии, показать единообразие их организации.

---

<sup>26</sup> Результаты работы представлены в журнале: Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 3. С. 358-367.

**Материалы и методы.** Сбор материала произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) из верхнего течения р. Печоры в районе (58° 28' 05" в.д., 62° 03' 41" с.ш.) впадения в нее р. Гаревки (правый приток). Всего вскрыто 60 экз. хариуса и 105 экз. гольяна. Даты сбора материала и объемы выборок указаны в табл. 1, 5.

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

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

$N_T$  – 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;  $p_i$  – число особей  $i$ -го вида;  $b_i$  – биомасса или условная биомасса  $i$ -го вида;  $p_{i1}$  – относительное обилие  $i$ -го вида, равное  $p_i / N_T$  и  $p_{i2}$  – относительное обилие  $i$ -го вида, равное  $b_i / B_T$ .

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).

Описание сообществ продемонстрируем на примере сообщества паразитов хариуса. В табл. 1 приведены значения индексов, подсчитанных по данным о числе и условной биомассе особей, найденных видов паразитов у хариуса из р. Печоры. В табл. 2 даны размеры тела и логарифмы условных биомасс паразитов хариуса. 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, т.к. 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 и обсуждение.** У хариуса было обнаружено 13 видов паразитов (табл. 3). Наиболее высокий индекс обилия характерен для *Muxobolus neurobius* и *Cystidicoloides tenuissima*. Последние два вида и являются лидерами в сообществе паразитов хариуса. Первый, за исключением 1-2 августа 2003 г., доминирует по числу особей,

второй – по биомассе, 1-2 августа 2003 г. еще и по числу особей. В сообществе паразитов хариуса преобладают автогенные виды и виды-специалисты. Величины индексов доминирования и выравненности видов невелики, индекса Шеннона – близки единице или несколько выше (табл. 1). В конце июля 2002 г. значения индексов видового разнообразия, рассчитанных по числу особей и их биомассе, почти не различались. К середине августа 2003 г. различия значений индексов сравниваются с таковыми за 9-10 число этого месяца в 2002 г. В начале августа 2003 г. сообщество паразитов характеризуется наибольшей разницей значений индексов, рассчитанных по числу особей и их биомассе.

В 2002 г. по сравнению с 2003 г. у хариуса было значительно больше особей паразитов и их биомасса. Тем не менее, во второй декаде августа обоих лет в сообществе паразитов хариуса возрастало число особей паразитов, и значения индексов видового разнообразия становились близкими. Видимо, от июля к середине августа и далее идет заселение хозяина новыми генерациями паразитов и восстановление структуры их сообщества.

“Графическая” структура сообщества паразитов хариуса во все периоды исследования представлена тремя группами видов (рис. 1). Сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек биомасс видов, составляющих сообщество, ниже критического значения в конце июля 2002 г. и в середине августа 2003 г. (табл. 1).

У гольяна было обнаружено 24 вида паразитов (табл. 4). В составе паразитофауны гольяна от июня к началу августа число видов постепенно снижалось, а затем к середине августа вновь возрастало. Наименьшее число видов паразитов у гольяна было в первой декаде августа, наибольшее – в середине июня и августа (табл. 5). Наивысшая встречаемость и индекс обилия отмечены для *Diplostomum phoxini* (табл. 4). Последний доминирует в сообществе, в котором по числу особей и биомассе преобладают аллогенные виды, по числу видов – автогенные виды. Виды-генералисты уступают видам-специалистам и по доле особей, и биомассе (табл. 5).

Сообщество отличается высокими значениями индексов доминирования и низкими – индексов выравненности видов и Шеннона. Наибольшая разница значений индексов видового разнообразия, подсчитанных по числу особей и биомассе паразитов, отмечена в середине июня и августа, наименьшая – в самом конце июля и начале августа (табл. 5). В эти же сроки у рыб найдено наибольшее и наименьшее число особей паразитов и их биомассы соответственно.

“Графическая” структура сообщества паразитов гольяна состоит из трех групп видов, выделенных по соотношению их условных биомасс, 15 августа 2003 г. – из четырех (рис. 2; табл. 6). Сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек биомасс видов, вошедших в сообщество в середине августа, приближается к критическому значению (табл. 5), во всех остальных случаях она значительно ниже.

Таблица 1

## Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса

Показатель	25–31.07.2002 г.	9–10.08.2002 г.	1–2.08.2003 г.	15.08.2003 г.
1	2	3	4	5
Исследовано рыб	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	9	9	9	10
Общее число особей паразитов	1778	1999	750	788
Общее значение условной биомассы	838.3	914.0	575.7	495.1
Количество автогенных видов	7	7	8	9
Количество аллогенных видов	2	2	1	1
Доля особей автогенных видов	0.967	0.970	0.911	0.961
Доля биомассы автогенных видов	0.990	0.990	0.983	0.991
Доля особей аллогенных видов	0.033	0.030	0.089	0.039
Доля биомассы аллогенных видов	0.010	0.010	0.017	0.009
Количество видов специалистов	4	5	6	5
Доля особей видов специалистов	0.956	0.951	0.889	0.940
Доля биомассы видов специалистов	0.948	0.923	0.919	0.836
Количество видов генералистов	5	4	3	5
Доля особей видов генералистов	0.044	0.049	0.111	0.060
Доля биомассы видов генералистов	0.052	0.077	0.081	0.164
Доминантный вид по числу особей	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	<i>Cystidicoloides tenuissima</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ав/с; ав/с	ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.611	0.656	0.512	0.557
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.613	0.577	0.759	0.635
Выравненность видов по числу особей	0.479	0.460	0.611	0.452
Выравненность видов по биомассе	0.477	0.507	0.449	0.507
Индекс Шеннона по числу особей	1.053	1.010	1.342	1.041
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.049	1.114	0.987	1.166
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.232	0.272	0.349	0.050

Примечание. ав – автогенные виды; ал – аллогенные виды; с – виды специалисты; г – виды генералисты.

Таблица 2

## Приведенные линейные размеры паразитов хариуса, мм

Вид паразита	Средний размер			l	25–31.07.2002 г.		9–10.08.2002 г.		1–2.08.2003 г.		15.08.2003 г.	
	L	B	H		N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)
<i>Myxobolus neurobius</i>	0.20	0.20	0.20	0.20	1087	5.38	1312	5.57	162	3.48	439	4.48
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	1.25	0.55	0.12	0.44	159	4.24	103	3.80	105	3.61	19	2.11
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.50	0.20	0.06	0.19	9	0.52	16	1.09	5	-0.07	3	-0.58
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	380.0	6.00	1.70	15.71	0	-	0	-	0	-	3	3.85
<i>Proteocephalus thymalli</i>	50.00	1.40	0.38	2.99	0	-	2	1.79	3	2.19	1	1.09
<i>Crepidostomum farionis</i>	6.00	1.50	0.48	1.63	15	3.20	37	4.10	5	2.10	1	0.49
<i>Phyllodistomum simile</i>	2.50	1.30	0.42	1.11	1	0.10	1	0.10	0	-	2	0.80
<i>Diplostomum helveticum l.</i>	0.46	0.21	0.07	0.19	7	0.27	9	0.52	0	-	0	-
<i>D. spathaceum l.</i>	0.39	0.16	0.05	0.15	43	1.85	51	2.02	67	2.29	31	1.52
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	14.86	0.31	0.31	1.13	456	6.24	468	6.27	388	6.08	279	5.75
<i>Raphidascaris acus</i>	36.00	0.69	0.69	2.58	0	-	0	-	11	3.35	10	3.25
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	12.00	1.68	1.68	3.24	1	1.17	0	-	0	-	0	-
<i>Salmincola thymalli</i>	5.00	2.70	2.60	3.27	0	-	0	-	4	2.57	0	-

Примечание. L – длина тела паразита (для микроспоридий – цисты); B – ширина; H – высота тела; N – число найденных особей паразита определенного вида (для микроспоридий – цист) (для табл. 2, 7); l – приведенный линейный размер; ln(IN) – натуральный логарифм произведения  $l \times N$  (для табл. 2,7).

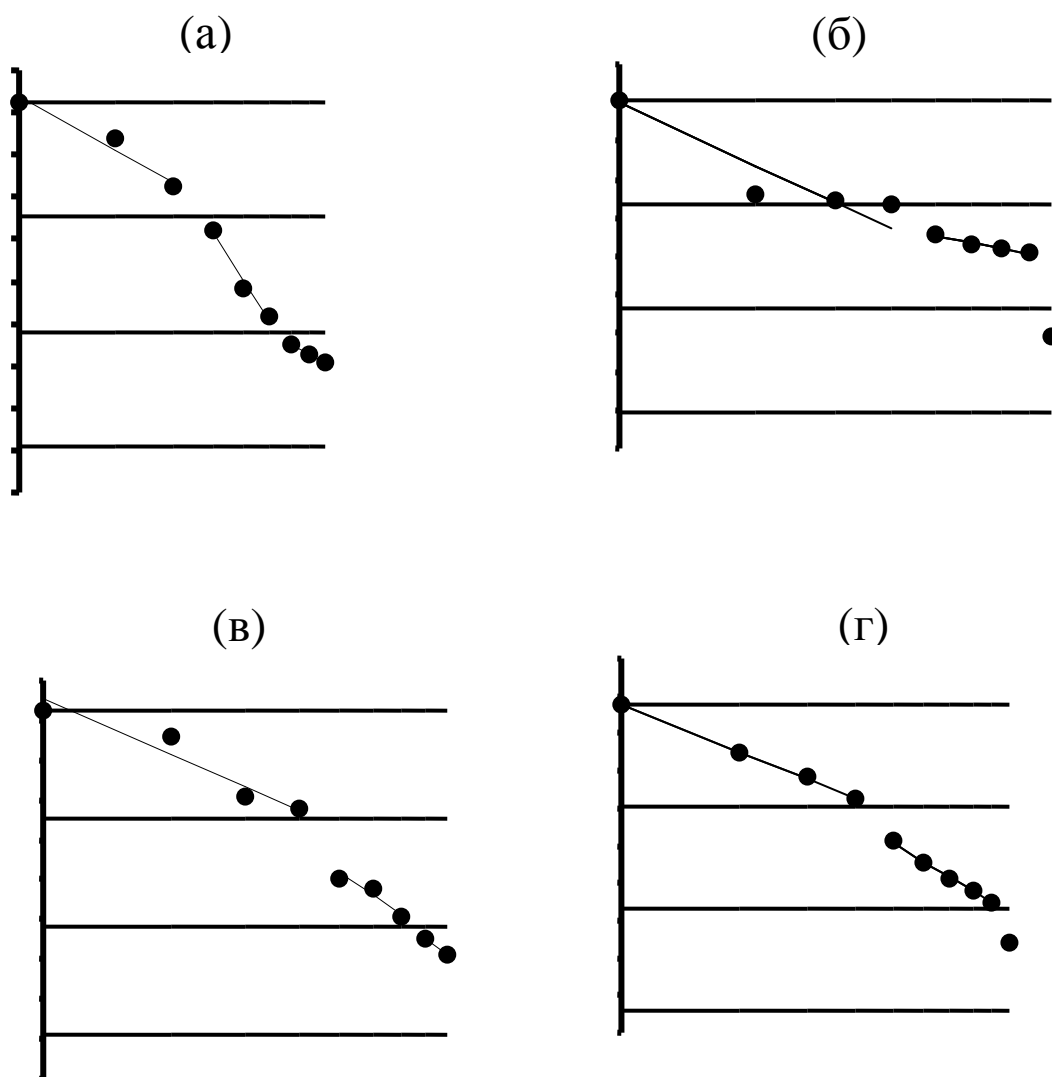


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса.

а – рыба отловлена 25.07.2002 г.; б – 1–2.08.2003 г.; в – 09–10.08.2002 г.; г – 15.08.2003 г. По оси абсцисс – натуральные логарифмы порядковых номеров последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда; по оси ординат – упорядоченный ряд значений условных биомасс видов, образующих компонентное сообщество. Прямые, параллельные оси абсцисс, – теоретически рассчитанные критические уровни.



Таблица 3

**Паразитофауна хариуса из верхнего течения реки Печоры**

Вид паразита	Дата вылова рыбы			
	25–31.07.2002 г.	9–10.08.2002 г.	1–2.08.2003 г.	15.08.2003 г.
<i>Myxobolus neurobius</i> Schuberg et Schröder, 1905	8 (72.47)	7 (87.47)	7 (10.80)	5 (29.27)
<i>Tetraonchus borealis</i> (Olsson, 1893) <i>f. typica</i>	14 (10.60)	14 (6.87)	12 (7.00)	4 (1.27)
<i>Tetraonchus borealis</i> (Olsson, 1893) <i>f. minor</i> Pugachev, 1983	3 (0.60)	5 (1.07)	4 (0.33)	2 (0.20)
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	-	-	-	1 (0.20)
<i>Proteocephalus thymalli</i> (Annenkova–Chlopina, 1923)	-	2 (0.13)	3 (0.20)	1 (0.07)
<i>Crepidostomum farionis</i> (Mueller, 1780)	5 (1.00)	6 (2.47)	5 (0.33)	1 (0.07)
<i>Phyllodistomum simile</i> Nybelin, 1926	1 (0.07)	1 (0.07)	-	2 (0.13)
<i>Diplostomum helveticum</i> Dubois, 1929 larvae	2 (0.47)	3 (0.60)	-	-
<i>D. spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) larvae	12 (2.87)	12 (3.40)	13 (4.47)	13 (2.07)
<i>Cystidicoloides tenuissima</i> (Zeder, 1800)	15 (30.40)	15 (31.20)	15 (25.87)	15 (18.60)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	-	-	2 (0.73)	5 (0.67)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	1 (0.07)	-	-	-
<i>Salmincola thymalli</i> (Kessler, 1868)	-	-	3 (0.27)	-

Примечание. Перед скобками – число зараженных этим видом паразита рыб; в скобках – индекс обилия (число особей паразита на одну вскрытую рыбу).

Состояния разбираемого сообщества в середине июня, в конце июля-начале августа и в середине августа различны. В конце июня часть паразитов заканчивают яйцекладку или отрождение молоди как, например, *Philometra abdominalis* (Определитель..., 1987). Личиночные стадии паразитов, использующих гольяна в качестве промежуточного хозяина, достигают максимальных размеров. Позже большая часть особей паразитов, закончив жизненный цикл, отмирает. В августе наряду с особями паразитов прошлой генерации, появляются особи паразитов новой генерации. Видимо, в конце июня сообщество паразитов гольяна находится в начале фазы разрушения, в середине августа – в стадии формирования (по: Доровских, Голикова, 2004).

Рассмотренные сообщества паразитов различаются и по числу видов в них, и тем, что в сообществе паразитов гольяна вид доминант один, а в сообществе паразитов хариуса – чаще два. В первом случае это аллогенный вид, во-втором – автогенные виды. Выявленные особенности сообществ паразитов гольяна и хариуса подчеркивают положение хозяев в гидробиоценозе, первого как жертвы, второго как бентофага и хищника. Различны значения индексов видового разнообразия, характеризующие эти сообщества. В тоже время в сообществах паразитов обоих видов хозяев лидируют виды специалисты, что характерно для сообществ паразитов рыб бореального предгорного фаунистического комплекса (Пугачев, 1984). Эти сообщества состоят из трех групп видов, выделенных по соотношению их биомасс. Только 15 августа 2003 г. в сообществе паразитов гольяна выделялась 4-я группа (рис. 2ж), представленная *Gyrodactylus laevis*, что связано с появлением новой генерации паразитов и восстановлением структуры сообщества. Единообразие “графической” структуры сообществ паразитов рассмотренных видов рыб указывает на структурированность паразитарных сообществ и нестochasticкий характер распределения видов, входящих в их состав.

Таблица 4

**Паразитофауна гольяна из верхнего течения реки Печоры**

Вид паразита	18.06.2004г.	21.07.2001г.	24.07.2002г.	30.07.2004г.	3.08.2003г.	8.08.2002г.	15.08.2003г.
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Myxidium rhodei</i> Léger, 1905	2(1.27)	-	2(0.33)	1(0.07)	1(0.20)	3(0.33)	3(0.27)
<i>M. macrocapsulare</i> Auerbach, 1910	-	1(0.07)	-	-	-	-	-
<i>Myxobolus cybinae</i> Mitenev, 1971	-	-	-	-	1(0.13)	-	-
<i>M. bramae</i> Reuss, 1906	-	-	-	-	-	-	3(0.27)
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	3(0.20)	-	1(0.13)	1(0.13)	2(0.33)	-	4(0.33)
<i>M. albovae</i> Krassilnikova in: Schulman, 1966	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	3(0.47)	-	-	-	-	-	4(0.67)
<i>Trichodia</i> sp.	+	+	+	+	-	-	-
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	3(0.27)	1(0.07)	8(1.87)	1(0.07)	2(0.27)	2(0.67)	4(1.20)
<i>Pellucidhaptor merus</i> (Zaika, 1961)	-	-	?(0.13)	-	-	-	-
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	?(35.67)	?(0.20)	?(5.67)	?(0.67)	1(0.13)	?(2.47)	?(1.4)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	?(7.13)	-	?(0.27)	1(0.07)	-	1(0.07)	-
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	?(0.13)	-	-	1(0.07)	-	-	1(0.07)
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	?(1.73)	?(0.13)	?(0.33)	-	-	?(0.13)	?(0.20)
<i>G. pannonicus</i> Molnár, 1968	?(0.13)	-	-	-	-	-	?(0.27)

Таблица 4 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	?(2.40)	-	-	-	-	-	-
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	-	1(0.07)	-	1(0.07)	-	-	-
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olfers, 1926)	2(0.20)	4(0.33)	2(0.27)	1(0.13)	3(0.40)	3(0.27)	3(0.27)
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	15(242.67)	15(262.33)	15(374.73)	15(74.763)	15(184.13)	15(263.20)	15(399.93)
<i>Apatemon</i> sp. larvae	-	6(2.60)	-	-	-	3(1.53)	-
<i>Rhabdochona phoxini</i> Mora- vec, 1968	2(0.13)	-	4(0.67)	1(0.07)	-	-	1(0.07)
<i>Philometra abdominalis</i> Ny- belin, 1928	-	-	-	-	-	-	1(0.07)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	11(4.33)	3(0.47)	9(1.60)	13(3.20)	11(2.13)	5(0.53)	5(0.47)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	8(0.80)	3(0.27)	5(0.80)	1(0.07)	2(0.13)	3(0.20)	5(0.40)

Примечание. “+” – паразит обнаружен, но подсчитать число его особей не удалось; ? – паразит обнаружен в осадке из материальной банки, в которой рыба хранилась до вскрытия; “-“ – паразит не обнаружен.

Таблица 5

## Характеристика компонентных сообществ паразитов гольяна

Показатель	18.06.2004	21.07.2001	24.07.2002	30.07.2004	3.08.2003	8.08.2002	15.08.2003
1	2	3	4	5	6	7	8
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	15	10	12	12	9	10	15
Общее число особей паразитов	4463	3998	5802	1190	2821	4041	6088
Общее значение условной биомассы	737.9	620.2	915.6	182.9	435.4	628.1	966.8
Количество автогенных видов	14	8	11	11	8	8	14
Количество аллогенных видов	1	2	1	1	1	2	1
Доля особей автогенных видов	0.184	0.006	0.031	0.058	0.021	0.017	0.015
Доля биомассы автогенных видов	0.242	0.013	0.059	0.061	0.028	0.028	0.049
Доля особей аллогенных видов	0.816	0.994	0.969	0.942	0.979	0.983	0.985
Доля биомассы аллогенных видов	0.758	0.987	0.941	0.939	0.972	0.972	0.951
Количество видов специалистов	10	4	7	6	4	5	8
Доля особей видов специалистов	0.977	0.986	0.992	0.954	0.983	0.989	0.995
Доля биомассы видов специалистов	0.962	0.974	0.980	0.958	0.979	0.980	0.965

Таблица 5 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
Количество видов генералистов	5	6	5	6	5	5	7
Доля особей видов генералистов	0.023	0.014	0.008	0.046	0.017	0.011	0.005
Доля биомассы видов генералистов	0.038	0.026	0.020	0.042	0.021	0.020	0.035
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>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.816	0.984	0.969	0.942	0.979	0.977	0.985
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.758	0.972	0.941	0.939	0.972	0.963	0.951
Выравненность видов по числу особей	0.264	0.045	0.077	0.116	0.061	0.065	0.041
Выравненность видов по биомассе	0.325	0.071	0.133	0.135	0.083	0.096	0.109
Индекс Шеннона по числу особей	0.716	0.103	0.192	0.289	0.134	0.149	0.110
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.880	0.164	0.330	0.334	0.181	0.222	0.294
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.159	0.078	0.170	0.095	0.173	0.179	0.248

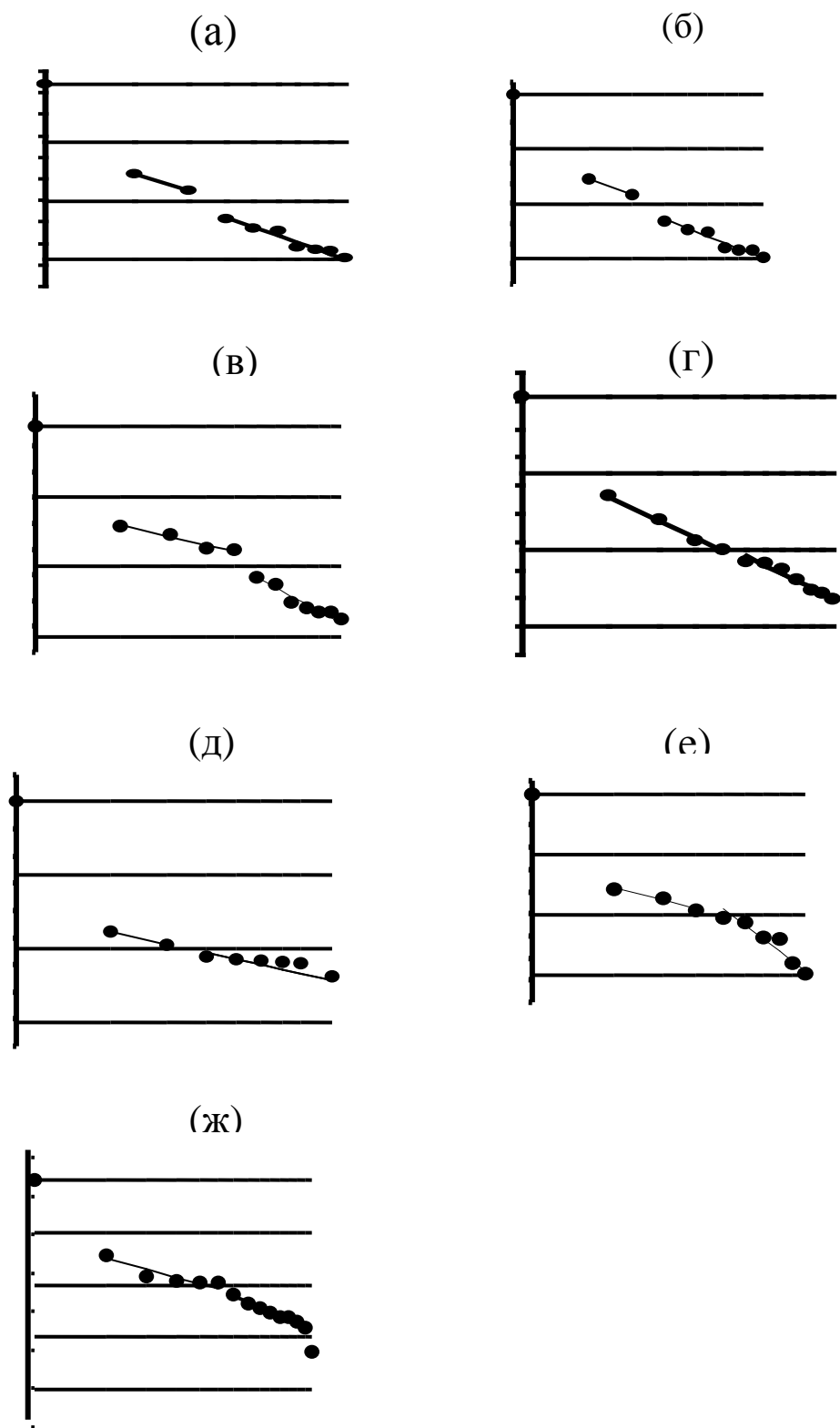


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна.

а – рыба поймана 18.06.2004 г.; б – 21.07.2001 г.; в – 24.07.2002 г.; г – 30.07.2004 г.;  
 д – 1–3.08.2003 г.; е – 8.08.2002 г.; ж – 15.08.2003 г.

Таблица 6

## Приведенные линейные размеры паразитов гольяна

Вид паразита	1	18.06.2004 г.		21.07.2001 г.		24.07.2002 г.		30.07.2004 г.		3.08.2003 г.		8.08.2002 г.		15.08.2003 г.	
		N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)	N	ln(IN)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Myxidium rhodei</i>	0.38	19	1.97	0	-	5	0.64	1	-0.97	3	0.13	5	0.64	4	0.41
<i>M. macrocapsulare</i>	0.27	0	-	1	-1.30	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Myxobolus cybinae</i>	0.33	0	-	0	-	0	-	0	-	2	-0.41	0	-	0	-
<i>M. bramae</i>	0.90	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	4	2.89
<i>M. musculi</i>	0.24	3	-0.32	0	-	2	-0.73	2	-0.73	5	0.19	0	-	5	0.19
<i>M. albovae</i>	0.50	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>M. lomi</i>	0.25	7	0.55	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	10	0.91
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.26	4	0.04	1	-1.35	28	1.99	1	-1.35	4	0.04	10	0.81	18	1.54
<i>Pellucidhaptor merus</i>	0.33	0	-	0	-	2	-0.41	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	0.22	535	4.75	3	-0.43	85	2.91	10	0.77	2	-0.84	37	2.08	21	1.52
<i>G. macronychus</i>	0.16	107	2.84	0	-	4	-0.45	1	-1.83	0	-	1	-1.71	0	-
<i>G. laevis</i>	0.13	2	-1.35	0	-	0	-	1	-2.05	0	-	0	-	1	-2.06
<i>G. limneus</i>	0.15	26	1.36	2	-1.21	5	-0.29	0	-	0	-	2	-1.21	3	-0.80
<i>G. pannonicus</i>	0.15	2	-1.21	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	4	-0.51
<i>G. magnificus</i>	0.22	36	2.06	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.23	3	-0,38	5	0.14	4	-0.09	2	-0.78	6	0.32	4	-0.09	4	-0.09
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.18	0	-	1	-1.70	0	-	1	-1.70	0	-	0	-	0	-



Таблица 6 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Diplostomum phoxini</i>	0.15	3640	6.32	3935	6.40	5621	6.76	1121	5.15	2762	6.05	3948	6.41	5999	6.82
<i>Apatemon sp.</i>	0.24	0	-	39	2.23	0	-	0	-	0	-	23	1.70	0	-
<i>Rhabdochona phoxini</i>	0.77	2	0.43	0	-	10	2.04	1	-0.26	0	-	0	-	1	-0.26
<i>Philometra abdominalis</i>	4.93	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	1	1.60
<i>Raphidascaris acus</i>	0.11	65	1,92	7	-0.31	24	0.92	48	1.62	32	1.21	8	-0.18	7	-0.31
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1.07	12	2.55	4	1.45	12	2.55	1	0.07	2	0.76	3	1.17	6	1.86

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Абросов В.Н., Бауер О.Н. Эргазилос пеляди в озерах Псковской области // Изв. ГосНИОРХ. 1959. Т. 49. С 213-216.
- Алекин О.А. Общая гидрохимия. Л., 1984. 208 с.
- Аникиева Л.В. Морфологическая разнородность популяции *Proteocephalus percae* в водоемах Карелии // Паразитология. 1993. Т. 27. Вып. 3. С. 260-268.
- Аникиева Л.В. Изменчивость паразита окуня цестоды *Proteocephalus percae* в ареале хозяина // Паразитология. 1995. Т. 29. Вып. 4. С. 279-288.
- Аникиева Л.В. Морфологическая изменчивость цестод рода *Proteocephalus* (Cestoda: Proteocephalidea) при паразитировании в факультативных хозяевах // Паразитология. 1995. Т. 29. Вып. 6. С. 505-510.
- Аникиева Л.В. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus* // Паразитология. 1998. Т. 32. Вып. 2. С. 134-140.
- Аникиева Л. В. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: Proteocephalidea) : дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. М., 2000. 73 с.
- Аникиева Л.В. Изменчивость и фенотипическая структура *Proteocephalus torulosus* (Cestoda: Proteocephalidea) – паразита карповых рыб // Паразитология. 2004. Т. 38. Вып. 2. С. 171-179.
- Аникиева Л.В. Фенотипическая изменчивость паразита окуня – цестоды *Proteocephalus percae* (Muller, 1780) (Proteocephalidea) в разных частях видового ареала // Паразитология. 2005. Т. 39. Вып. 5. С. 386-396.
- Аникиева Л.В., Доровских Г.Н. Фенотипическая изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из обыкновенного гольяна (*Phoxinus phoxinus*) // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск, 2001. С. 58-63.
- Аникиева Л.В., Доровских Г.Н. Полиморфизм и внутривидовая изменчивость специфического паразита корюшек – цестоды *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidea) // Паразитология. 2009. Т. 43. Вып. 4. С. 309-316.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л., 1983. 168 с.
- Аникиева Л.В., Харин В.Н.. Фенотипическая структура и ее динамика на разных этапах репродуктивного периода *Proteocephalus osculatus* (Goeze, 1782), (Cestoda: Proteocephalidae) – паразита сома *Silurus glanis* L. // Паразитология. 2003. Т. 37. Вып. 3. С. 191-200.
- Аникиева Л.В., Харин В.Н., Спектор Е.Н. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. // Паразитология. 2004.Т. 38. Вып. 5. С. 438-447
- Аникиева Л.В., Е.А. Румянцев, Н.М. Пронин, О.Н. Пугачев. Популяционная структура *Proteocephalus thymalli* – паразита хариусов // Vestnik zoologii, 2005. Kiev. Supplement № 19. P. 29-30.

- Атлас пресноводных рыб России* : в 2-х т. М.: Наука, 2002. Т.1. 379 с.; Т. 2. 253 с.
- Баканов А.И.* Об оценке качества воды и грунтов пресноводных водоемов по характеристикам бентосных сообществ // *Экология*. 2004. № 6. С. 464-467.
- Банина Н.Н.* Апиозомы как паразитические организмы // *Изв. ГосНИОРХ*. 1976. Т. 105. С. 58-68.
- Бауер О.Н.* Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы // *Паразитол. сб.* 1980. Т. 29. С. 24-34.
- Бауер О.Н.* Регуляция численности паразитов в пресноводных экосистемах // *Гельминты в пресноводных биоценозах*. М.: Наука, 1982. С. 4-16.
- Бауер О.Н.* Популяционная экология паразитов рыб, некоторые итоги и перспективы // *Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных*. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 155. С. 4-12.
- Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А.* Болезни прудовых рыб. М.: Легк. и пищ. промышл., 1981. 320 с.
- 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.* Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов // *Зоол. журн.* 1959. Т. 38. Вып. 8. С. 1128-1137.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М; Л., 1948. 4.1. 466 с.
- Безр С.А.* Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 189.
- Биологический энциклопедический словарь* / гл. ред. М.С. Гиляров; редкол.: А.А. Баев, Г.Г. Винберг, Г.А. Заварзин и др. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
- Бознак Э.И.* Ихтиофауна реки Вычегды (морфология, биология, зоогеография) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2003. 22 с.
- Богдановская-Гиенэф И. Д.* Природные условия и олени пастбища острова Колгуев // *Оленеводство на острове Колгуев*. Л., 1938. 162 с.
- Бознак Э.И., Дерябина О.Я., Макарова Л.Р.* Морфологическая характеристика золотого карася бассейнов рек Вычегда и Вятка // *Актуальные проблемы биологии и экологии: тезисы 14-й Коми республиканской молодежной научной конференции*. Сыктывкар, 2000. Т. 2. С. 20-21.
- Бознак Э.И., Смольянинова Е.Н.* Карась золотой некоторых озер бассейнов рек Вычегда, Мезень, Печора // *V молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии (тезисы докладов)»*. Сыктывкар, 1998. С. 20-21.
- Богущая Н. Г.* Подсемейство *Surgininae* // *Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России*. М.: Наука, 1998. С. 91-93.
- Большев Л.Н., Смирнов Н.В.* Таблицы математической статистики. М.: Наука, 1983. 416 с.
- Быховская-Павловская И. Е.* Паразиты рыб (руководство по изучению). Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Бреев К.А.* Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов // *Методы паразитологических исследований*. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1972. Вып. 6. 70 с.

- Бурковский И.В., Колобов М.Ю., Столяров А.П. Иницирование процессов самоорганизации в сообществе морского микробентоса сверхвысокими концентрациями биогенных элементов // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 6. С. 464-479.
- Герасев П.И., Старовойтов В.К. Распределение *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) по жабрам взрослых судаков *Stizostedion lucioperca* Куршского залива // Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 177. С. 89-98.
- Гинецинская Т.А. Жизненные циклы и биология личиночных стадий паразитических червей рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 144-183.
- Гиченок Л.А. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) из двух видов беломорских рыб // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 8. С. 15-26.
- Гнедина М.П., Савина И.В. К фауне паразитических червей 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. Экология паразитов гольяна обыкновенного и их сообществ в условиях малых рек бассейна Вычегды : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2005. 22 с.
- Грищенко Л.И., Акбаев М.Ш., Васильков Г.В. Болезни рыб и основы рыбоводства. М.: Колос, 1999. 456 с.
- Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.
- Гусев А.В. Методика сбора и обработки материалов по моногенеям, паразитирующим у рыб. Л.: Наука, 1983. 47 с.
- Гусева Т.В., Молчанова Я.П., Заика Е.А., Винниченко В.Н. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды : справочные материалы. М.: Эколайн, 1999. 82 с.
- Данилов Н.Н., Шварц С.С. О биологических макросистемах // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33. № 6. С. 126-145.
- Догель В.А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз., 1947. 372 с.
- Догель В.А. Явление «сопряженных видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления // Изв. АН Казахской ССР. 1949. Вып. 7. С. 3-15.
- Догель В. А. Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 464 с.
- Догель В. А., Петрушевский Г. К. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги // Вопросы экологии и биоценологии. Т. 2. 1935. С. 137-169.
- Донец З.С., Шульман С.С. О методах исследования Мухосporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. 1973. Т. 7. Вып. 2. С. 191-193.
- Доровских Г.Н. Число генераций в году и микролокализация *Dactylogyrus similis* – паразита плотвы Средней Вычегды // Тезисы 10-й Коми республ. молодежн. научн. конференции. Сыктывкар, 1987. С. 84-85.
- Доровских Г. Н. Распределение паразитов на жабрах красноперки // Паразитология. 1988а. Т. 22. Вып. 1. С. 76-83.

- Доровских Г.Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988б. 25 с.
- Доровских Г. Н. Некоторые данные по экологии диплозоид (*Monogenea*, *Diplozoidae*) – паразитов рыб бассейна среднего течения реки Вычегды // Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. Сыктывкар. 1989. № 100. С. 116-124.
- Доровских Г.Н. Распределение паразитов на жабрах плотвы // 9-е Всесоюзн. совещ. по паразитам и болезням рыб : тез. докл. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1990. С. 35-36.
- Доровских Г.Н. Распространение *Lernaea suprinacea* (Copepoda: Lernaecidae). в популяции карася // Паразитология. 1993. Т. 27. Вып. 1. С. 90-96.
- Доровских Г.Н. *Cystidicoloides tenuissima* (Nematoda: Ascarophididae) в популяциях своих хозяев в условиях бассейна реки Мезени // Паразитология. 1996а. Т. 30. Вып. 4. С. 357-363.
- Доровских Г.Н. Локализация *Lernaea suprinacea* (Copepoda: Lernaecidae) на теле карася // Паразитология. 1996б. 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.: Зоол. ин-т РАН, 1996в. С. 31.
- 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.: Зоол. ин-т РАН, 1997г. С. 45-46.
- Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Нематоды (*Nematoda*) и скребни (*Acanthocephala*) // Паразитология. 1999. Т. 33. Вып. 5. С. 446-452.
- 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 ихтиопаразитологическим исследованиям в бассейне реки Колвы // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы : материалы научн.-практич. конференции. Сыктывкар, 2000в. С. 55-61.

- Доровских Г.Н. *Lernaea suprinacea* (Сорепода: 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: Карельский НЦ РАН, 2001б. С. 57-58.
- Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2002а. 50 с.
- Доровских Г.Н. Методика мониторинга гидробиоценозов по структуре и видовому богатству сообществ паразитов рыб // Экологический мониторинг : уч.-метод. пособие / под ред. проф. В.М. Тарбаевой. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2002б. С. 50.
- Доровских Г.Н. Компонентные сообщества паразитов гольяна речного в бассейнах рек Печора, Мезень и в оз. Кривое на о. Колгуев // Тр. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2002в. № 170. С. 151-162.
- Доровских Г.Н. Компонентные сообщества паразитов пескаря (*Gobio gobio*) из бассейнов рек Северная Двина и Мезень // Паразитология. 2005. Т. 39. Вып. 3. С. 221-236.
- Доровских Г.Н., Голикова Е.А. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2004. Т. 38. Вып. 5. С. 413-425.
- Доровских Г.Н., Екимова И.В., Рочева С.А. Зависимость длины антенн *Ergasilus sieboldi* (Сорепода, Ergasilidae) от возраста хозяина // Паразитология. 1985. Т. 19. Вып. 6. С. 483-484.
- 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., Смольянинова Е.Н. Распространение *Lernaea suprinacea* (Сорепода: Lernaeidae) в популяции *Carassius carassius* в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды // Взаимоотношения паразита и хозяина : Всерос. научн. конф. : тез. докл. М.: Наука, 1998. С.22.
- 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 // Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера (к 10-летию национального парка «Югыд-ва») : научно-практическая конференция. Сыктывкар, 2004. С. 35-39.
- Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрицева В.А., Бознак Э.И. Встречаемость опухолей у *Phoxinus phoxinus* (L.) из верхнего течения реки Печоры и их влияние на организм гольяна, его паразитофауну и компонентное сообщество его паразитов // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2005а. № 14. С. 289-298.

- 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 России // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера : Материалы 3-й (XXVI) международной конференции. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2005б. С. 39-85.
- Доровских Г.Н., Торба Т.П. Распределение трех видов моногений рода *Dactylogyrus* на жабрах карася золотого в условиях нормоксии и гипоксии // 8-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Астрахань, апрель, 1985 : Тез. докл. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. С. 47-48.
- Доровских Г.Н., Торба Т.П. Распределение видов рода *Dactylogyrus* на жабрах *Carassius carassius* // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйных отношений. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. С. 89-103.
- 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.
- Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб р. Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Среднеуральское кн. изд-во, 1976. С. 50-68.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
- Жарикова Т.И. Зараженность леща (*Abramis brama*) моногенами рода *Dactylogyrus* в зависимости от пола хозяина // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 12. С. 1779–1784.
- Жарикова Т.И. Влияние скорости течения на численность и локализацию паразитов рода *Dactylogyrus* Dies., 1850 (Monogenea) // Тр. ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1986. № 53/56. С. 185-194.
- Жарикова Т. И., Изюмова Н. А. Об эффекте скучивания у *Dactylogyrus chraniłowi* (Monogenea), паразита синца *Abramis ballerus* // Паразитология. 1988. Т. 22. Вып. 5. С. 436-439.
- 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.
- Жуков П.И. Справочник по экологии пресноводных рыб. Минск.: Наука и техника, 1988. 194 с.
- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М., 1953. 230 с.
- Ивантер Э.В. Основы практической биометрии (введение в статистический анализ биологических явлений). Петрозаводск: Изд-во «Карелия», 1979. 94 с.
- Ивантер Э. В. Элементарная биометрия. Петрозаводск: Изд-во «Карелия», 1971. 64 с.

- Иешко Е.П. Структура и динамика численности популяций *Discocotyle sagittata* (Monogenea, Discocotylidae) // Паразитология. 1983. Т. 17. Вып. 2. С. 107-111.
- Иешко Е.П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 119 с.
- Иешко Е.П., Аникиева Л.В. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* – массового паразита сиговых рыб // Паразитология. 1980. Т.14. Вып. 5. С. 422–426.
- Иешко Е.П., Евсеева Н.В., Стерлигова О.П. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразита корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. 2000. Т. 34. Вып. 2. С. 118-124.
- Изюмова Н.А. Биология *Dactylogyrus vastator* и *D. solidus* Achmerov в карповых хозяйствах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1953. 17 с.
- Изюмова Н. А. Материалы по методике изучения специфичности моногенетических сосальщиков // Тр. ЗИН АН СССР, 1953. Т. 13. С. 155-159.
- Изюмова Н.А. Кислородный режим водоема как один из факторов, определяющих биологию *Dactylogyrus solidus* и *D. vastator* // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 1958. Т. 18. С. 295-303.
- Изюмова Н. А. Некоторые итоги изучения биологии дактилогирид карповых рыб // Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 177. С. 77-88.
- Изюмова Н. А, Жарикова Т. И. О некоторых особенностях распределения *Dactylogyrus anchoratus* и *D. chranilowi* (Monogenoidea (Beneden) Vuchowsky, 1937; Dactylogyridea Vuchowsky, 1937) на жабрах карася, карпа и синца // Тр. ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1982а. № 46/49. С. 89-100.
- Изюмова Н.А., Жарикова Т. И., Маштаков А.В., Степанова М.А. Некоторые факторы, определяющие численность и структуру популяций дактилогиридов карповых рыб // Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982. С. 17-21.
- Кашковский В.В. Сезонные изменения возрастной структуры популяции *Dactylogyrus amphibothrium* (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитология, 1982. Т. 16. Вып. 1. С. 35-40.
- Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 278 с.
- Кривошеков Г.М. Караси Западной Сибири // Тр. Барбинского отд. ВНИОРХ. 1953. Т. 6. Вып. 2. С. 71-124.
- Контримавичус В.Л. Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма) // Журн. общ. биологии. 1982. Т.43. № 3. С. 291-302.
- Кудерский Л.А. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера европейской территории СССР // Проблемы теории и практики рыбохозяйственной науки : сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Л.: ГосНИОРХ, 1987. Вып. 258. С. 102-121.
- Кудрявцева Е.С. Систематический обзор паразитов рыб реки Сухоны и Кубенского озера // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. Вологда, 1957. Т. 20. С. 69-136.
- Кудрявцева Е.С. Паразитофауна рыб р. Сухоны и Кубенского озера // Зоол. журн. 1957. Т. 36. Вып. 9. С. 1292-1304.
- Кулемина И.В. О способе расселения пресноводных гиродактилюсов // 7-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Ленинград, сентябрь, 1979 : тез. докл. Л., 1979. С. 59-61.



- Кучина Е.С., Соловкина Л.Н. Рыбы // Природа Сыктывкара и его окрестностей. Сыктывкар: Коми книж. изд-во, 1972. С. 109-121.
- Лапицкая 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.
- Левич А.П. Биотическая концепция контроля природной среды // Докл. РАН. 1994. Т. 337. № 2. С. 280-282.
- 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).
- Литвинов Ю.Н. Влияние факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих // Успехи современной биологии. 2004. Т. 124. Вып. 6. С. 612.
- Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., Мыльников А.П. Видовая структура сообщества и обилие гетеротрофных жгутиконосцев в малых пресных водоемах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 9. С. 1027-1037.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Макарова Л.Р. Компонентные сообщества паразитов золотого карася (*Carassius carassius* (L.) из водоемов реки Локчим // Разнообразие беспозвоночных животных на Севере : II Международная конференция. Сыктывкар, 2003. С. 49.
- Макарова Л.Р. Паразитофауна золотого карася *Carassius carassius* (L.) из искусственных водоемов бассейнов рек Вычегда и Вятка // Тезисы докладов 15-й Коми республиканской молодежной конференции. 11-ая молодежная научная конференция Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2004а. Т. II. С. 160-162.
- Макарова Л.Р. Паразитофауна золотого карася из водоемов бассейна реки Печоры // Человек и окружающая среда : XIV Коми республиканская научная конференция студентов и аспирантов. Сыктывкар, 2004б. С. 42-44.
- Маркевич А.П. Паразитические веслоногие рыб СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1956. 246 с.
- Митенев В. К. Паразитофауна проходных лососей *Salmo salar* L. и *Salmo trutta* L. водоемов Кольского полуострова // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1984. С. 88-97.
- Митенев В.К. Паразиты карповых рыб Cyprinidae Кольского Севера (фауна, экология, зоогеография). Мурманск, 2000. 84 с.
- Митенев В.К., Шульман Б.С. Эколого-географический анализ паразитофауны европейского хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Thymallidae) в разных частях его ареала // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 20. 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. Сыктывкарского ун-та, 2002. С. 125-145.

- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 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. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953. С. 65-76.
- Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пикулева В.А. Рыбы бассейна верхней Печоры // Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. 1947. Нов. сер., отдел зоологич. Вып. 6 (XXI). С. 5-202.
- Оливье Г. Новые наблюдения над биологией и экологией некоторых Diplectanidae (Monogenea, Monopisthocotylea) // Тр. Биолого-почвенного ин-та ДВНЦ АН СССР, нов. сер., 1978. Т. 34 (137). С. 104-109.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т.3. 583 с.
- Остроумов Н.А. Животный мир Коми АССР. Позвоночные. 2-е переработ. изд-е. Сыктывкар: Коми книж. изд-во, 1972. 279 с.
- Павловский Е.Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80-91.
- Пермяков Е.В., Румянцев Е. А. Паразитофауны лососевых (Salmonidae) и сиговых (Coregonidae) рыб Онежского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 216. С 112-116.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 250 с.
- Плохинский Н.А.. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 368 с.
- Поддубная А.В. Испытание органических красителей для борьбы с лернеозом // Прудовое рыбоводство. М., 1969. С. 214-218.
- Поддубная А.В. Изменчивость и специфичность лерней прудовых рыб // Тр. ВНИИПРХа. 1973. Т.22. С. 159-173.
- Поддубная А.В. К зоогеографии ракообразных рода *Lernaea* Linne, 1746 // Тр. ВНИИПРХа. 1978. Т.27. С. 111-124.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. промышленность, 1966. 376 с.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1984. 156 с.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1999. 50 с.
- 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. 3-9.
- Пучковский С.В. Дискретность потоков жизни во времени: эволюционное значение биоквантов // Сибирский экологический журнал. 1997. Т. 4. Вып. 6. С. 553-558.

- Размашкин Д.А. О морфологии *Proteocephalus ruzskyi* (Titova, 1946) (*Proteocephalata* Spassky, 1957) // Тр. НИИ биологии и биофизики Томского университета. 1974. Вып. 3. С. 54-55.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Румянцев Е. А., Пермьяков Е. В., Алексеева Е. Л. Паразитофауна рыб Онежского озера и ее многолетние изменения // Сб. науч. тр. ГсНИОРХ. 1984. Вып. 216. С. 117-133.
- Русинек О.Т. О цестодах рода *Proteocephalus* – паразитах рыб озера Байкал // Паразитология. 1987. Т. 21. Вып. 2. С. 127-133.
- Русинек О.Т. Паразиты рыб озера Байкал : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2005. 48 с.
- Северцов А.С., Сурова Г.С. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптации популяции // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 2. С. 181-192.
- Скрябин К.И. Симбиоз и паразитизм в природе. Введение в изучение биологических основ паразитизма. Петроград, 1923. 205 с.
- Скрябин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-ние МГУ, 1928. 45 с.
- 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).
- Сидоров Г.П. Состояние и перспективы развития рыбного хозяйства Европейского Северо-Востока // Водоемы бассейнов Печоры и Вычегды. Сыктывкар, 1983. С. 109-121 (Тр. Коми филиала АН СССР, № 57).
- Соловкина Л.Н. Ледовитоморская минога в Вычегде // Тр. Коми филиала АН СССР. 1954. № 2. С. 188-189.
- Смольянинова Е.Н. Паразитофауна карася золотого северо-востока европейской части России // Актуальные проблемы биологии : V молодеж. науч. конф. : тез. докл. Сыктывкар, 1998. С. 180-181.
- Смольянинова Е.Н., Доровских Г.Н. Паразитофауна карася золотого озер среднего и нижнего течений р. Печоры // Актуальные проблемы биологии и экологии : VI молодеж. науч. конф. : тез. докл. Сыктывкар, 1999. С. 228-229.
- Стахиева Е.И. Паразитофауна золотого карася *Carassius carassius* (L.) из озера Буковская старица (бассейн р. Лузы) // Человек и окружающая среда: XIV Коми республиканская научная конференция студентов и аспирантов. Сыктывкар, 2004. С. 49.
- Столяров В.П. Наблюдения над циклом развития *Lernaea cyprinacea* и ее патогенное влияние на кожные ткани рыбы // Тр. Ленингр. общ-ва естествоиспыт. 1936. Т. 65. Вып. 2. С. 239-253.
- Стрелков Ю.А. Регуляция численности паразитов в озерных экосистемах у разных групп паразитических животных // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 197. С. 3-16.
- Суворов Е..К. Основы ихтиологии. М., 1948. 580 с.
- Трентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 152 с.
- Успенская А.В. Новые проблемы в изучении Мухозоа // Паразитология. 1993. Т. 27. Вып. 5. С. 369-374.

- Федоров К.П. Математические методы изучения популяций паразитов // Итоги науки и техники ВИНТИ. Зоопаразитология. 1981. Т. 7. С. 134-184.
- Фрезе В.И. Протеоцефалы – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., 1965. 538 с.
- Фрезе В.И. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // Тр. ГЕЛАН. Цестоиды и трематоды. 1977. Т.27. С. 174-205.
- Фролова Е.Н. Зараженность моллюсков озера Пертозера партеногенетическими поколениями и личинками трематод // Уч. зап. ЛГПИ им. А.И.Герцена. 1958. № 143. С. 217-259.
- Фролова Е.Н. Эколого-паразитологическое обследование моллюсков озера Сямозера // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции, Т. 2. Карельск. филиал АН СССР. Петрозаводск, 1961. С. 245-258.
- Фролова Е.Н. Моллюски как промежуточные хозяева трематод в озерах Карелии // К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М., Л.: Наука, 1964. С. 58-71.
- Фролова Е.Н. Личинки трематод в моллюсках озер южной Карелии. Л.: Наука, 1975. 184 с.
- Хотеновский И. А. Методика изготовления препаратов из диплозоонозов // Зоол. журн. 1974. Т. 53. Вып. 7. С. 1079-1080.
- Хотеновский И. А. О прикреплении моногеней подсем. Diplozoinae к жабрам рыб // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 29. С. 53-64.
- Хотеновский И. А. Подотряд Octomacrinea Khotenovsky. Л.: Наука, 1985. 283 с.
- Численко Л.Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 208 с.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 176 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 2-е доп. изд. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд., перераб. и доп. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Шульман С.С. Материалы по паразитофауне миног бассейна Балтийского и Белого морей // Известия ГосНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 283-303.
- Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб СССР // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 184-230.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. Паразиты рыб Белого моря. М.: Наука, 1953. 122 с.
- Anikieva L. V., Bylund B. Phenotypic variability *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) from *Salmo salar* // Atlantic salmon. Abstracts international conf. Petrozavodsk: Ин-т биологии Карел. НЦ РАН, 2000. P. 66.
- Bovet J. Observations sur l'oeuf et le roncomiracidium de *Diplozoon paradoxum* von Nordmann, 1832 // Bui. soc. Neuchat. sci. nat. 1959. Т. 82. P. 231-245.
- Bovet J. Contribution a la morphologie et a la biologie de *Diplozoon paradoxum* v. Nordmann, 1832 // Bull. soc. Neuchat. sci. nat. 1967. Т. 90. P. 63-159.

- 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.
- Gonzalez-Lanza C., Alvarez-Pellitero P.* Description and population dynamics of *Dactylogyrus legionensis* n. sp. from *Barbus barbus* bocagei Stefud // *J. Helminthol.* 1982. Vol. 56. № 3. P. 263-273.
- Grabda J.* Life cycle and morphogenesis of *Lernaea cyprinacea* L. // *Acta parasit. Pol.* 1963. V.9. № 14. P. 169-198.
- Hanek G., Fernando C. H.* Seasonal dynamics and spatial distribution of *Cleidodisms stentor* Mueller, 1937 and *Ergasilus centrarchidarum* Wright, 1882. gill. parasites of *Ambloplites rupestris* (Raf.) // *Can. J. Zool.* 1978 Vol. 56. P. 1244-1246.
- 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. V. 47. P. 209-216.
- Holmes J.C., Price P.W.* Communities of parasites // *Community ecology: patterns and processes*. Oxford: Blackwell Sci., 1986. P. 186-213.
- Kennedy C.R.* Richness and diversity of macroparasite communities in tropical eels *Anguilla reinhardtii* in Queensland, Australia // *Parasitology*. 1995. Vol. 111. P. 233-245.
- Margolis L., Arthur J.R.* Synopsis of the Parasites of Fishes of Canada. Ottawa, 1979. 268 p.
- Moravec F., De Nimai C.* Some new data on the bionomics of *Cystidicoloides tenuissima* (Nematoda: Cystidicoloides) // *Vestn. Cs. spolee. zool.* 1982. T. 46. № 2. P. 100-108.
- Lincoln R.J., Boxshall G.A., Clark P.F.* A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge: Cambridge University Press, 1982. 212 p.
- Owen I. L.* The attachment of the monogenean *Diplozoon paradoxum* to the gills of *Rutilus rutilus* L.1. Microhabitat and adhesive attitude // *Parasitol.* 1963. Vol. 53. № 3-4. P. 455-461.
- Paling J.* A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills of freshwater fish // *J. exp. Biol.* 1968. Vol. 48. № 3. P. 533-544.
- Pecorini M. G.* Larve bi cestodi nei copepodi del Lago Maggiore // *Mem. 1st. Ital. idrobiol.* 1969. P. 213-238.
- Rohde K.* Comparative studies on microhabitat utilization by ectoparasites of some marine fishes from the North Sea and Papua New Guinea // *Zool. Anz.* 1980. Vol. 204. № ½. P. 27-63.
- Fernando C.H., Hanek C.* Gills // *Ecological Aspects of Parasitology*. 1976. Ch. 10. P. 209-226.
- Scholz T., Hanzelova V.* Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Studie AV CR, Academia, Prague. 1998. 118 p.
- Scholz T., D.J. Marcogliese, J.F. Bourque, A. Skerikova, J.J. Dodson.* Occurrence of *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidea) in Larval Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) in North America: Identification of a Potential Pathogen Confirmed // *J. Parasitol.* 2004. Vol. 90 (2). P. 425-427.
- Scholz T., Hanzelova V.* Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Prafia, 1998. 118 p.

- Smoleński M.* The environmental evaluation by synecological zoindication – a proposal of the method based on epigeic invertebrate communities // *Fragm. faun.* 2001. V. 44. № 2. P. 251-268
- Wiles M.* The occurrence of *Diplozoon paradoxum* Nordmann, 1832 (Trematoda: Monogenea) in certain waters of northern England and its distribution on the gills of certain Cyprinidae // *Parasitol.* 1968. Vol. 58. № 1. P. 61-70.
- Willemsse J.J.* The genus *Proteocephalus* in the Netherlands // *Journal of Helminthology* 1969. № 42. P. 395-410.
- Wolf K., Markiw M.E.* Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts // *Science.* 1984. Vol. 225. P. 1449-1452.



**Геннадий Николаевич Доровских  
Владимир Григорьевич Степанов**

**Экологическая паразитология**

Монография

Редактор Е.М. Насирова

Корректор Е.М. Насирова

Компьютерный макет и верстка С.И. Оверина

Подписано в печать 30.05.2011. Печать ризографическая.

Гарнитура Times. Бумага офсетная. Формат 84108 <sup>1</sup>/<sub>8</sub> Усл. печ. л. 23,25

Заказ № 56. Тираж 50 экз.

ИПО СыктГУ.

167023. Сыктывкар, ул.Морозова, 25