

На правах рукописи

**СТЕПАНОВ
Владимир Григорьевич**

**ЭКОЛОГИЯ ПАРАЗИТОВ ГОЛЬЯНА
PHOXINUS PHOXINUS (L.) И ХАРИУСА THYMALLUS
THYMALLUS (L.) И ИХ КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА
В БАССЕЙНАХ РЕК СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ
ЧАСТИ РОССИИ**

03.00.16 – экология

*Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук*

Борок 2007

Работа выполнена на кафедре зоологии Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Сыктывкарский государственный университет».

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Доровских Геннадий Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
член-корреспондент РАН
Пугачев Олег Николаевич

доктор биологических наук
Крылов Александр Витальевич

Ведущая организация: Федеральное государственное научное учреждение «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства»

Захита состоится 13 ноября 2007 г. в 13-30 часов на заседании диссертационного совета К002.036.01 при Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742 п. Борок, Некоузского р-на, Ярославской обл., тел / факс (48547)24042

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Автореферат разослан 08 октября 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Л.Г. Корниева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Развивающаяся на северо-востоке европейской части России добывающая промышленность уже использует и продолжает вовлекать в хозяйственную деятельность огромные территории. Это оказывает существенное влияние на различные природные экосистемы региона, в том числе и водные. В связи с этим возникает необходимость проведения исследований, направленных на выявление, анализ и прогнозирование возможных изменений в гидробиоценозах как под влиянием антропогенных факторов, так и на фоне естественных процессов.

Одним из методов определения состояния водоемов является паразитологический. Паразиты рыб, находясь под влиянием факторов среды I-го и II-го порядка являются хорошими индикаторами состояния водной среды и организма хозяина (Лайман, 1957; Куперман, 1992; Ройтман и др., 1996; Пых, Малкина-Пых, 1996; Юнчис, Стрелков, 1997; Экологический мониторинг ..., 2002; и мн. др.). С разработкой учения о компонентных сообществах паразитов (компонентное сообщество – группа видов паразитов, населяющая популяцию хозяина) (Holmes, 1961; 1990; Holmes, Ptice, 1980; 1986; Kennedy, 1990; Пугачев, 1997; 1999; 2000) появилась возможность не просто констатировать нарушения структуры гидробиоценозов, но и оценивать степень нарушения их структуры (Доровских, 2001; 2002а; 2002б; 2002в; Голикова, 2005). Показано (Доровских, 2002б; 2005), что на воздействие загрязняющих веществ компонентное сообщество паразитов рыб реагирует перестройкой своей структуры.

При оценке состояния среды одним из подходов может служить определение близости реального сообщества к сообществу, характерному для экосистем данного типа (Smoleński, 2001). В качестве такого сообщества предложено использовать характеристики компонентных сообществ паразитов рыб из экологически благополучных водоемов.

В работе модельными выбраны компонентные сообщества паразитов гольяна обыкновенного *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) и хариуса европейского *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae). Эти виды рыб относятся к boreально-предгорному фаунистическому комплексу видов и широко распространены в водотоках северо-востока европейской части России, но различаются систематическим положением, ролью в биоценозах и хозяйственным значением.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучить паразитофауну и структуру компонентных сообществ паразитов гольяна и хариуса

из не подвергающихся значительному антропогенному воздействию водотоков на северо-востоке европейской части России. Проследить их динамику в течение года, в зависимости от возраста хозяина и географического положения водоема.

В ходе осуществления поставленной цели предстояло решить следующие задачи:

1. Исследовать паразитофауну гольяна и хариуса разного возраста в разные сезоны года из бассейнов рек Камы, Северной Двины, Печоры, Море-Ю и Кара.

2. Проследить характер изменения паразитофауны гольяна и хариуса из водотоков северо-востока европейской части России в системе географических координат.

3. Описать компонентные сообщества паразитов гольяна и хариуса из обследованных водотоков северо-востока европейской части России.

4. Изучить сезонную и возрастную динамику структуры компонентных сообществ паразитов гольяна и хариуса, ее изменения в системе географических координат.

Научная новизна. Исследована паразитофауна гольяна из бассейнов рр. Море-Ю и Кара. Впервые обследован на наличие паразитов гольян из 3 водотоков в бассейне р. Кама, из 9 – в бассейне р. С. Двина, из 17 участков Печорского бассейна. Обнаружено 4 новых для гольяна видов паразитов в водотоках северо-востока европейской части России, 12 видов впервые в бассейне р. Кама, 3 – бассейне р. С. Двина, 7 – бассейне р. Печора. Впервые паразитофауна хариуса изучена из 5 водотоков бассейна р. Вычегда, 6 – бассейна р. Печора, 2 – бассейна р. Кара. Отмечен 1 новый для хариуса вид паразита в водотоках региона, по 7 видов впервые указаны для хариуса из бассейнов рр. С. Двина и Печора и 1 вид – для бассейна р. Кара. Получены данные по возрастной динамике паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов гольяна и хариуса, проведены исследования паразитофауны и компонентных сообществ гольяна и хариуса в разные сезоны года. Выяснено, что:

1. Сообщества паразитов гольяна и хариуса проходят стадии формирования, сформированности, разрушения и вновь формирования приблизительно в одни сроки.

2. Сообщества паразитов гольяна и хариуса, состоящие из хорошо выраженных трех групп видов, появляются у гольяна в конце 2-го – начале 3-го года его жизни, у хариуса – в конце 3-го – начале 4-го.

3. В экологически благополучных водотоках, независимо от их географического положения, компонентные сообщества паразитов полно-

взрослых особей гольяна и хариуса на стадии сформированности состоят из трех групп видов и сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс видов, формирующих сообщество, не превышает 0.250.

4. При продвижении из более южных и равнинных районов на север и в предгорья сообщества паразитов гольяна и хариуса из зрелых переходят в незрелые.

5. Число особей паразитов и их биомасса на единицу веса тела гольяна максимальны на первом году его жизни.

Теоретическая и практическая ценность. Значительно дополнен видовой состав паразитов гольяна и хариуса из бассейнов главных рек северо-востока европейской части России, что особенно важно в связи с реализацией Коми Республикаской целевой программы по рыбовосстановлению и рыбозаведению.

Полученные результаты по структуре компонентных сообществ паразитов гольяна и хариуса могут быть использованы при мониторинге состояния гидробиоценозов. Характеристики компонентных сообществ гольяна и хариуса из экологически благополучных водоемов могут служить в качестве модельных при оценке состояния водоемов и популяции хозяина.

Материалы исследования могут использоваться в деле охраны природы, в определении экологической и эпизоотологической ситуации в рассматриваемом регионе, при чтении курсов лекций по паразитологии, зоологии беспозвоночных, гидробиологии и экологии в ВУЗах.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В водотоках северо-востока европейской части России в составе паразитофауны гольяна и хариуса имеется ядро (совокупность видов-паразитов, встречающихся у хозяина на большей части его ареала), состоящее из 10 и 6 видов паразитов соответственно. Вблизи границ ареала хозяев наблюдается обединение видового состава их паразитов.

2. С возрастом гольяна и хариуса в компонентных сообществах их паразитов увеличивается видовое богатство, число особей и биомасса паразитов. Сообщества паразитов, состоящие из хорошо выраженных трех групп видов, появляются у гольяна в конце 2-го – начале 3-го года жизни, а у хариуса – в конце 3-го – начале 4-го.

3. Максимальная биомасса и число особей паразитов на единицу веса тела гольяна наблюдались на первом году его жизни.

4. В течение года компонентные сообщества паразитов гольяна и хариуса приблизительно в одни сроки последовательно проходят стадии: формирования, сформированности, разрушения и вновь формирования. В экологически благополучных водоемах, независимо от их

географического положения, компонентные сообщества паразитов половозрелых особей гольяна и хариуса на стадии сформированности всегда состоят из трех групп видов. Сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих связь между биомассой и последовательностью видов, не превышает 0.250. Переход сообществ паразитов обоих видов рыб из стадии сформированности в фазу разрушения, а затем формирования сопровождается перестройкой их структуры.

5. При продвижении из более южных и равнинных районов на север и в предгорья сообщества паразитов гольяна и хариуса из зрелых переходят в незрелые. Первые характеризуются высокими значениями индекса Шенниона и низкими – индекса доминирования, вторые – более низкими значениями индекса Шенниона и высокими – индекса доминирования.

Аккредитация работы. Материалы диссертации были представлены на Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Сыктывкар, 2003); на Международной конференции и III съезде Российского паразитологического общества «Проблемы современной паразитологии» (Петрозаводск, 2003); на научно-практической конференции «Проблемы особых охраняемых природных территорий европейского Севера» (Сыктывкар, 2004); на Международном контактном форуме по сохранению местообитаний в Баренцевом регионе (Сыктывкар, 2005); на II межрегиональной Сибирской зоологической конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке» (Новосибирск, 2005); на Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» посвященной памяти профессора Л.А. Жакова (1923-2005) (Вологда, 2005); на Международной конференции «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов» (Москва, 2006); на Международной конференции «Биоиндикация в мониторинге пресноводных систем» (Санкт-Петербург, 2006). Результаты работы обсуждались на ежегодных научных семинарах Ученого Совета Сыктывкарского госуниверситета (2004-2007), научных семинарах и заседаниях кафедры зоологии СыГУ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, из них 3 в журналах из списка ВАКа.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и списка литературы. Основной текст диссертации содержит 139 страниц печатного текста, 91 таблицу и 32 рисунка. Список литературы включает 327 источников, из которых 272 на русском языке.

Основу работы составляют материалы 7-летних исследований паразитофауны, экологии и компонентных сообществ паразитов гольяна и хариуса из бассейнов рек северо-востока европейской части России. Диссертация выполнена на кафедре зоологии Сыктывкарского государственного университета. Работа на разных этапах поддерживалась грантами Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 01-04-96439, 04-04-96030), Министерством образования РФ (Единый Заказ-Наряд), НТП Университеты России – (проект НУР.07.01.058), СыктГУ, Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми, Министерством сельского хозяйства и продовольствия Республики Коми.

Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н., профессору Г.Н. Доровских, уделявшему большое внимание этой работе, и доценту кафедры зоологии СыктГУ к.б.н. Э.И. Бознаку за помощь в определение возраста рыб и многочисленные консультации по статистической обработке материала. Автор искренне признателен администрации Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника и национального парка "Югыд-ва" за помощь в организации сбора материала. Особо хочется поблагодарить сотрудников заповедника. к.б.н А.В. Бобрецова, с.н.с. В.В. Теплова, сотрудников института биологии Коми НЦ УрО РАН к.б.н В.И. Пономарева, к.б.н А.Б. Захарова, д.б.н В.Г. Мартынова; к.б.н А.Г. Татаринова, н. с. М.Д. Туманова, доцента кафедры зоологии СыктГУ к.б.н Е.А. Голикову, Л.Р. Макарову, сотрудников биологической базы СыктГУ В.Н. Кутькина и В.А. Гусева, студентов химико-биологического факультета за помощь в сборе материала, а так же кафедру зоологии СыктГУ за поддержку в осуществлении данной работы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе дан обзор публикаций по паразитофауне гольяна и хариуса из водоемов северо-востока европейской части России. Проведен анализ литературных данных по структуре компонентных сообществ паразитов рыб.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы легли материалы по паразитам гольяна из бассейнов рек Кама, С. Двины, Печора, Море-Ю, Кара, собранные в течение 1997 и 2000-2004 гг.; по паразитам хариуса из бассейнов рек С. Двины, Печора, Кара за 1991 и 2000-2006 гг. Всего за эти годы методом полного паразитологического вскрытия исследовано 1256 экз. гольяна (46 экз. из 3 водоемов бассейна р. Кама; 495 экз. из 9 водоемов бассейна р. С. Двины; 672 экз. из 17 участков бассейна р. Печора; 28 экз. из 2 водоемов бассейна р. Кара; 15 экз. из р. Море-Ю) и 230 экз. хариуса (47 экз. из 5 водоемов бассейна р. С. Двины; 175 экз. из 6 водоемов бассейна р. Печора; 8 экз. из 2 водоемов бассейна р. Кара).

Сбор и обработка материала проведены по общепринятой методике (Догель, 1933; Маркевич, 1950; Быховская-Павловская, 1969; 1985) с учетом изменений, внесенных специалистами по разным группам (Донец, Шульман, 1973; Хотеновский, 1974; Гусев, 1978, 1983; Шигин, 1969, 1976). Использована так же модификация метода для рыб фиксированных в растворе формалина (Пугачев, 1999; Доровских, 2002). На наличие паразитов просмотрен и осадок, образовавшийся в материальной банке, где хранилась рыба до вскрытия.

Для характеристики зараженности рыб паразитами использованы следующие показатели: экстенсивность и интенсивность заражения, индекс обилия. Сравнение совокупностей, имеющих близкий к нормальному тип частотного распределения, проведено критерием Стьюдента (t_s) (Зайцев, 1984). Для сравнения выборок использован ранговый критерий Фридмана (Терентьев, Ростова, 1977; Зайцев, 1984).

Определение относительного возраста червей р. *Dactylogyrus*, *Pellicidophorus* и диплозоид проведено по методике Г.Н. Доровских и В.В. Ерохиной (1990).

При описании компонентных сообществ паразитов гольяна и хариуса использованы индексы, применяющиеся для характеристики сообществ свободноживущих организмов: индекс разнообразия Шен-

иона, индекс доминирования Бергера-Паркера и индекс выравненности видов (Мэггарран, 1992). Расчеты индексов сделаны с учетом численности и условной биомассы всех видов паразитов, кроме инфузорий р. *Trichodina*. При графическом изображении структуры компонентных сообществ паразитов гольяна и хариуса в качестве количественной характеристики видов паразитов использовали их условную биомассу (Доровских, 2001).

Всего сделано 83 описания 29 компонентных сообществ паразитов гольяна и 16 описаний 10 компонентных сообществ паразитов хариуса.

Статистическая обработка данных осуществлена с использованием электронных таблиц Excel.

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПАРАЗИТОФАУНЫ ГОЛЬЯНА И ХАРИУСА

3.1. Паразитофауна гольяна. В водоемах северо-востока европейской части России у гольяна обнаружено 42 вида паразитов. С учетом литературных данных паразитофауна гольяна из водотоков региона насчитывает 64 вида из 10 систематических групп (*Coccidiomorpha* – 1, *Myxosporidia* – 12, *Peritricha* – 4, *Monogenea* – 11, *Cestoda* – 4, *Trematoda* – 21, *Nematoda* – 5, *Acanthocephala* – 2, *Bivalvia* – 1, *Crustacea* – 3).

Специфичными паразитами для рыб р. *Phoxinus* являются 14 видов (*Myxobolus cybinae*, *M. lomi*, *Dactylogyrus borealis*, *D. phoxini*, *Pellucidhaptor merus*, *Gyrodactylus aphyae*, *G. macronychus*, *G. pannonicus*, *G. limneus*, *G. magnificus*, *G. minimus*, *G. laevis*, *Diplostomum phoxini* и *Rhabdochona phoxini*), остальные 50 приурочены к широкому кругу хозяев, преимущественно к карловым рыбам.

В бассейне р. Камы у гольяна найдено 27 видов паразитов, С. Двины – 40, Печоры – 49, Мезени – 22, Море-Ю – 7, Кары – 11, оз. Кривое на о. Колгуев – 8.

По направлению к северной границе ареала гольяна видовое разнообразие его паразитов падает. Севернее 67° с. ш., в рр. Море-Ю, Хальмер-Ю и Каре паразитофауна гольяна состоит из 12 видов.

В бассейнах всех исследованных рек встречаются *Myxobolus musculi*, *M. lomi*, *Trichodina* sp., *Dactylogyrus borealis*, *Gyrodactylus aphyae*, *G. pannonicus*, *G. laevis*, *Diplostomum phoxini*, *Rhipidocotyle campanula*, *Raphidascaris acus*. Эти 10 видов паразитов образуют ядро паразитофауны гольяна в водоемах региона. Ядро паразитофауны – это совокупность видов паразитов обязательно присутствующих у хозяина на большей части его ареала (по: Доровских, 2002).

3.2. Паразитофауна хариуса. У хариуса из водоемов северо-востока европейской части России найдено 20 видов паразитов, с учетом литературных сведений – 47 видов из 11 систематических групп (*Protozoa incertae sedis* – 1, *Myxosporidia* – 3, *Peritrichia* – 1, *Monogenea* – 3, *Cestoda* – 4, *Trematoda* – 20, *Nematoda* – 7, *Acanthocephala* – 2, *Hirudinea* – 1, *Bivalvia* – 1, *Crustacea* – 4). Специфичными паразитами для рыб р. *Thymallus* являются 7 видов (*Myxobolus neurobius*, *Tetraonchus borealis f. typica*, *T. borealis f. minor*, *Gyrodactylus thymalli*, *Proteocephalus thymalli*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Salmincola thymalli*), 9 видов (*Diphyllobothrium dendriticum*, *Proteocephalus longicollis*, *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus*, *Phyllostomum megalorchis*, *P. conostomum*, *Capillaria salvelini*, *Cucullanus truttae*, *Argulus coregoni*) характерны для лососевых и сиговых рыб, остальные 31 вид приурочены к широкому кругу хозяев.

В бассейне р. Камы паразитофауна хариуса состоит из 13 видов, С. Двинь – 32, Печоры – 30, Мезени – 21, Кары – 1 вида. Вблизи границ распространения хариуса разнообразие его паразитов уменьшается. В р. Каре, самой северо-восточной точке обитания, у хариуса найден 1 вид паразита.

У хариуса для всех обследованных бассейнов общим является только *Proteocephalus thymalli*. В бассейнах рек Кама, С.Двина, Мезень и Печора общими оказались *Tetraonchus borealis f. typica*, *Triaenophorus nodulosus*, *Crepidostomum farionis*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Raphidascaris acus*. Названные виды образуют ядро паразитофауны хариуса в бассейнах этих рек.

3.3. Сезонная динамика паразитофауны гольяна. Исследования весеннего-летней динамики паразитофауны гольяна из рр. Луза, Н. Чекша и Улчекша (бассейн р. Лузы) показали, что зараженность рядом видов паразитов (*Myxobolus musculi*, *Gyrodactylus aphyae*, *G. macronychus*, *G. magnificus*, *Raphidascaris acus*) рыб максимальна в июне, а в июле и августе она значительно снижается. Для других паразитов (*Myxidium rhodei*, *Myxobolus lomi*, *Dactylogyrus borealis*, *Gyrodactylus limneus*, *G. pannonicus*, *G. laevis*, *Allocreadium isoporum*, *Diplostomum phoxini*, *Rhipidocotyle campanula*) в течение всего периода наблюдений не отмечено существенных изменений численности.

Инвазированность *Myxobolus musculi* гольяна из исследованных водоемов в июне составляла 12.3-78.5 цист на одну рыбу. В последующие месяцы этот показатель упал до 0.5-1.1 цист на одного хозяина. Увеличение числа цист миксоспоридий у гольяна в преднерестовый период, возможно, связано с тем, что высapsulation спор этих паразитов происходит чаще на местах нереста рыб (Юнчис, Чернышева, 1977).

Полученные результаты по динамике зараженности специфичными моногенезиями р. *Gyrodactylus* гольяна подтвердили имеющиеся в литературе сведения о том, что увеличение инвазированности гиродактилидами рыбы идет при низкой температуре воды и удлинении светового дня, как и то, что *Gyrodactylus aphyae* является наиболее эвритермным видом по сравнению с другими представителями р. *Gyrodactylus* (Б. Шульман, 1977). Наибольшая зараженность *G. macronychus* и *G. magnificus* гольяна зарегистрирована в начале июня, *G. aphyae* – в конце этого месяца. В р. Улчекше численность *G. aphyae* в конце июня доходила до 106.4 экз. на одну особь хозяина, а в рр. Луза и Н. Чекша до 18.3-23.7. К концу августа во всех водоемах зараженность этим паразитом гольяна опустилась до минимума и составила 0.1 экз. паразита на 1 особь хозяина.

В мае и июне все особи гольяна из р. Улчекша были инвазированы личинками *Raphidascaris acus* (ИО=10.4-60.5). Это, вероятно, обусловлено активным питанием рыб массово развивающимися весной бентосными организмами, многие из которых являются первыми промежуточными хозяевами *R. acus*. В дальнейшем зараженность этими нематодами гольяна уменьшается. В июле и августе эктенсивность инвазии *R. acus* рыб составляла 73.2-100 %, при индексе обилия 2.9-4.2 экз. червей на одну рыбу.

Таким образом, в разных водоемах бассейна р. Лузы общая картина динамики паразитофауны гольяна в летний период одинакова, различия наблюдаются лишь в уровне зараженности некоторыми видами паразитов рыб, что обусловлено особенностями исследованных рек.

3.4. Зависимость паразитофауны гольяна от возраста хозяина. Гольяна разного возраста отлавливали в течение 1 дня из одних и тех же участков верхнего течения р. Печоры и из верхнего течения р. Вычегды у с. Помоздино.

В верхнем течении р. Печоры гольян перестигся в конце июня – начале июля (Королев, 2000). Личинки из икры выпупляются, в среднем, через 7 суток (Атлас..., 2003). В конце июля все мальки гольяна (0+) были заражены метацеркариями *Diplostomum phoxini* и в меньшей степени *Apatemon* sp. Раннее заражение молоди этими паразитами обусловлено их придонным образом жизни и, соответственно, близостью к моллюскам – первым промежуточным хозяевам trematod. Церкарии р. *Diplostomum*, обладая положительным геотаксисом (Фролова, 1975), видимо, поражают личинок гольяна в первые дни после выпупления, когда те светобоязливы и забиваются под камни (Атлас..., 2003). По мере роста, питание молоди становится более разнообразным. Наряду с нитчатыми водорослями и обрастаниями с подводных предметов в

рационе малыков появляются представители зообентоса и зоопланктона. Вследствие этого их паразитофауна пополняется паразитами со сложным циклом развития. Уже в августе у рыбок найдены единичные цисты *Myxidium rhodei*, плероцеркоиды *Schistocephalus sp.*, личинки *Raphidiascaris acus*, трематоды *Allocreadium isoporum*, а также единичные экземпляры паразитов *Trichodina sp.* и *Gyrodactylus aphyae*, имеющих прямой цикл развития. В этом возрасте в разных водоемах у молоди отмечено 2-4 вида паразитов. В июне следующего года паразитофауна гольяна (0+-1+) пополнилась новыми видами миксоспоридий (*Myxobolus musculi*, *M. albovae*, *M. lomi*), низших моногеней (*Dactylogyrus borealis*, *Gyrodactylus limneus*, *G. laevis*) и скребнем *Neoechinorhynchus rutili*. Показатели зараженности всеми паразитами малысов, за исключением некоторых видов миксоспоридий, метацеркарий трематод и личинок нематод, как и в конце лета, минимальны. Фауна их паразитов в разных водотоках уже состоит из 7-8 видов. У гольяна возраста 1+ видовой состав паразитов колеблется от 7 до 15 видов. Это увеличение произошло за счет появления моногеней *Gyrodactylus pannonicus*, *G. magnificus* и трематод *Phylloistomum folium*. Паразитофауна гольяна возрастов 2+-3+ наиболее богата и в качественном и количественном отношении. В разных водоемах в ее состав входит от 14 до 17 видов паразитов. В этом возрасте у рыб отмечены нематоды *Rhabdochona phoxini*, *Philometra abdominalis*. Практически не изменяется зараженность гольяна 2+-3+, но сравнению с рыбой 1+, миксоспоридиями, но возрастает инвазированность *Gyrodactylus aphyae* и *Diplostomum phoxini*. Метацеркарии последнего вида в организме хозяина живут несколько лет и поэтому с возрастом рыбы происходит их накопление (Шигин, 1980).

3.5. Зависимость паразитофауны хариуса от возраста хозяина. Исследована возрастная динамика паразитофауны хариуса из рр. Ильч и Б. Макариха (бассейн р. Печоры). У сеголеток хариуса обнаружено 4 вида паразитов, из которых *Tetraonchys borealis f. typica*, *T. borealis f. minor* и *Apatemon sp.* активно заражают своих хозяев, *Crepidostomum farionis* рыба получает вместе с бентосными организмами. Наиболее инвазирован *Apatemon sp.* хариус возраста 0+. В возрасте 1+ у хариуса налицо 5 видов паразитов. В составе его паразитофауны появился *Cystidicoloides tenuissima*. Увеличиваясь интенсивность заражения *Tetraonchys borealis f. typica* рыбы и снижаясь – метацеркариями трематод. У хариуса третьего года жизни число видов паразитов возрастает до 10. Эти рыбы значительно, по сравнению с годовиками, инвазированы *Tetraonchys borealis f. typica* и *Cystidicoloides tenuissima*. В составе паразитофауны хариуса 2+ появились *Myxobolus neurobius*, *Phylloistomum*

simile, *Diplostomum helveticum*, *D. volvens*, *Raphidascaris acus*. Уровень зараженности ими хариуса невелик. Зараженность *Apatemon sp.* падает до минимума. На четвертом году жизни рыбы ее паразитофауна представлена 11 видами. В этом возрасте у хариуса впервые появились цestоды *Proteocephalus thymalli* и ракчи *Salminctola thymalli*. Отмечено дальнейшее увеличение зараженности *Tetraonchys borealis f. typica*, *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum simile*, *Diplostomum volvens*, *Cystidicoloides temnissima* рыб. В этом возрасте у хариуса покровы становятся такими, что церкарии *Apatemon sp.* не могут их преодолеть, метацеркарии этого вида, заразившие хозяина в прошлые годы, видимо, отмирают и рыба становится свободной от этого паразита.

Полученные результаты согласуются с данными В.Б. Дубинина (1936) и Ю.Ю. Барской (2005) о том, что для молоди хариуса характерны виды паразитов, развитие которых идет с участием зообентоса, а виды паразитов, связанные с зоопланктоном начинают встречаться лишь на четвертом году жизни рыб. Видимо, на 4-ом году жизни хариуса его паразитофауна достигает максимального видового разнообразия.

У гольяна и хариуса наблюдается типичный "пресноводный" (по терминологии Ю.И. Полянского и С.С. Шульмана, 1956) характер возрастных изменений паразитофауны. В первую очередь они заражаются гельминтами, личиночные стадии которых сами активно проникают в хозяина и паразитами с прямым циклом развития, а затем уже у рыб появляются гельминты, заражение которыми связано с поеданием промежуточных хозяев.

ГЛАВА 4. КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ ГОЛЬЯНА И ХАРИУСА

4.1. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна. При исследовании весеннее-летней динамики структуры компонентных сообществ паразитов гольяна из бассейнов рр. Лузы и Печоры выяснило, что сообщества паразитов гольяна из этих водоемов в мае находятся на стадии формирования, в июне – в фазе сформированности, в июле – августе – на стадии разрушения, во второй половине августа – вновь на стадии формирования. Смена фаз развития сообществ обусловлена сменой генераций входящих в их состав паразитов. В июне паразиты, для которых гольян служит окончательным хозяином, приступают к размножению, в июле и августе они отмирают, во второй половине августа начинается заселение хозяина новыми генерациями паразитов, созревание которых завершается весной следующего года (Доровских, Голикова, 2004; Доровских,

Степанов, 2006). Этот закономерный процесс вызывает изменение показателей характеризующих структуру сообщества паразитов гольяна в ходе сезонного цикла.

В сообществе паразитов гольяна из р. Улчекша (бассейн р. Луза) от середины мая до середины июня число видов возрастало от 13 до 15, а затем к концу августа постепенно снизилось до 8 видов. В мае – начале июня и с середины июля до конца августа в этом сообществе паразитов по числу особей и биомассе доминировал аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*, в середине июня – начале июля – автогенный специалист *Gyrodactylus arhyae*. Значения индекса Шеннона увеличивались с мая до конца июня и затем, до конца августа, происходило их снижение (H'_n (по числу особей)=1.003; H'_b (по условной биомассе)=1.095 – в мае, $H'_n=1.120-1.472$; $H'_b=1.078-1.436$ – в июне; $H'_n=0.447-0.552$; $H'_b=0.534-0.711$ – в июле-августе). Для показателей индекса доминирования наблюдалась противоположная картина (в мае – $d_n=0.729$; $d_b=0.724$; в июне – $d_n=0.446-0.635$; $d_b=0.377-0.611$; в июле-августе – $d_n=0.879-0.892$; $d_b=0.853-0.884$). Во всех случаях в этом сообществе отмечено три группы видов паразитов, выделенных по соотношению их биомасс (рис. 1а; рис.2в). Суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений условных биомасс видов в составе сообщества, в мае равнялись 0.307, в июне – августе – 0.055-0.235.

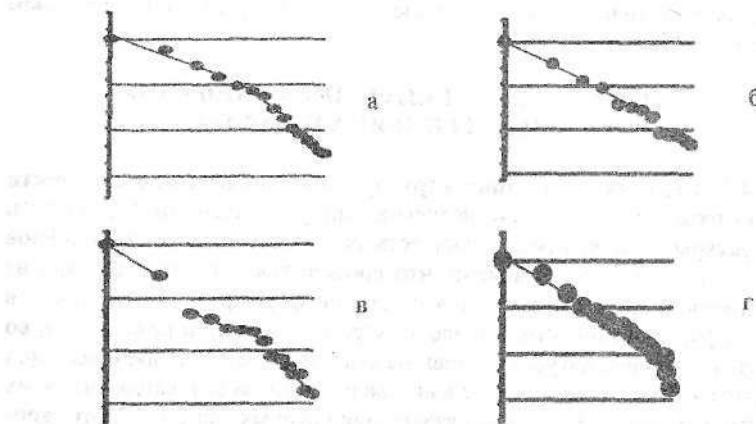


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна (сообщества на стадии сформированности). Рыба отловлена:
а – 15.06.2003 г. (р. Улчекша); б – 20.06. 2003 г. (р. Н. Чекша);
в – 18. 06.2004 г. (р. Печора, район устья р. Гаревка);
г – 8.06.2003 г. (р. Печора, район пос. Якша)

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

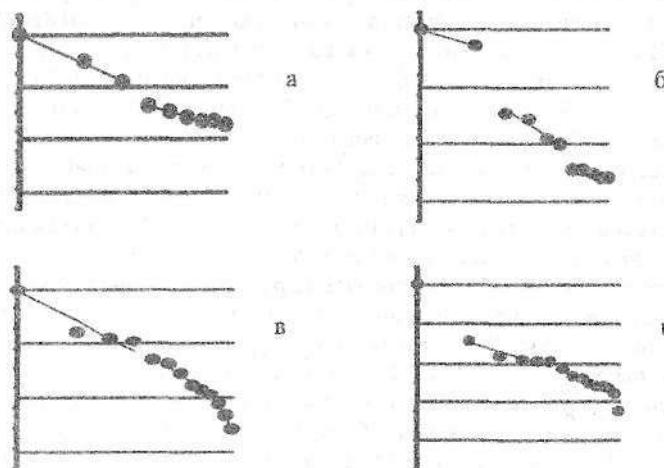


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна (а, б – сообщества на стадии разрушения; в, г – формирования).

Рыба отловлена: а – 1.08.2003 г. (р. Н. Чекна);
б – 30.07.2004 г. (р. Печора, район п. Якша); в – 17.05.2003 г. (р. Улчекша);
г – 15.08.2003 г. (р. Печора, район устья р. Гаревка). Обозначения как на рис. 1

В сообществе паразитов гольяна из р. Н. Чекна (бассейн р. Луза) в июне отмечалось 13-14 видов паразитов. В это время здесь преобладали автогенные виды и виды – генералисты, доминировал автогенный генералист *Myxobolus musculi*. В июле – августе видовое разнообразие паразитов в сообществе снизилось с 13 до 6 видов, сменился и вид-доминант, им стал аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*. На протяжении всего летнего сезона это сообщество характеризовалось высокими значениями индекса Шеллана ($H_s=1.043-1.463$; $H_b=1.120-1.561$) и низкими – индекса доминирования ($d_u=0.524-0.697$; $d_b=0.532-0.671$). Число групп видов в его “графической” структуре в течение июня и в первой декаде июля равнялось трем (рис. 1б), а в июле и августе отмечено две группы паразитов (рис. 2а). Суммы ошибок урав-

нений регрессии в июне колебались в пределах 0.197-0.224, в июле-августе – 0.111-0.272.

В сообществе паразитов гольяна из р. Печора в районе устья р. Гаревка, где река имеет предгорный характер, от июня к началу августа число видов постепенно снижалось с 15 до 9 видов, затем к середине августа вновь возросло до 15 видов. На протяжении всего периода исследований здесь доминировал *Diplostomum phoxini*, регистрировались высокие значениями индекса доминирования ($d_a = 0.816-0.985$; $d_b = 0.758-0.972$), величины индекса Шенниона варьировали в широком диапазоне ($H_a = 0.716$; $H_b = 0.880$ – в середине июня; $H_a = 0.103-0.289$; $H_b = 0.164 - 0.380$ – в июле – августе). “Графическая” структура этого сообщества паразитов в июне-июле состоит из трех групп видов (рис. 1в), в середине августа – из четырех (рис. 2г). Суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек биомасс видов, вошедших в сообщество в середине августа равна 0.248, во всех остальных случаях она значительно ниже и равна 0.078-0.179.

В сообществе паразитов гольяна из русла р. Печоры в районе пос. Якша с начала июня до середины августа отмечалось по три группы видов (рис. 1г; рис. 2б). Суммы ошибок уравнений регрессии колебались в пределах 0.115-0.217. По численности и биомассе лидировали автогенные виды и виды-генералисты, доминировал автогенный генералист *Rhipidocotyle campanula*. В первой декаде июня это сообщество характеризовалось наличием 15-18 видов паразитов, высокими значениями индекса Шенниона ($H_a = 1.306-1.442$; $H_b = 1.362-1.433$) и низкими – индекса доминирования ($d_a = 0.456-0.524$; $d_b = 0.552-0.598$). В конце июня значения индекса доминирования возросли ($d_a = 0.817$; $d_b = 0.879$), а индекса Шенниона снизились ($H_a = 0.535$; $H_b = 0.448$). С конца июля и до середины августа значения индексов разнообразия были низкими ($H_a = 0.855-0.899$; $H_b = 0.804-0.893$; $d_a = 0.514-0.520$; $d_b = 0.638-0.655$). На протяжении июля-августа в сообщество регистрировалось 11-13 видов паразитов.

Итак, компонентные сообщества паразитов гольяна из разных водоемов характеризуются наиболее сбалансированной структурой на стадии сформированности. Хотя они и различаются по доминирующему видам, значениям индексов, их описывающих, однако всегда состоят из трех групп видов паразитов и сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений их биомасс, не превышает 0.250. При переходе сообщества из фазы сформированности в стадию разрушения происходит перестройка его структуры. Изменяется число групп видов, уменьшается согласованность отношений биомасс формирующих их видов. Последнее выражается в увеличении сумм ошиб-

бок уравнений регрессии, изменениях индексов разнообразия. Это необходимо учитывать при определении характера сообщества – незрелого или зрелого (Пугачев, 1999). Первые характеризуются низкими значениями индекса Шеннона и высокими – индекса доминирования, вторые – высокими значениями индекса Шеннона и низкими – индекса доминирования (Пугачев, 1999; Доровских, 2002). Следовательно судить о том, является ли сообщество паразитов гольяна зрелым или незрелым можно только по данным, полученным во время его захождения на стадии сформированности.

Таким образом, на основании выше изложенного можно сказать, что сообщества паразитов гольяна из бассейнов рр. Луза и Печора в районе пос. Якши являются зрелыми, а сообщество паразитов рыб из предгорного участка р. Печора в районе устья р. Гаревка – незрелым.

4.2. Зависимость структуры компонентных сообществ паразитов гольяна от возраста хозяина. Изучение возрастной динамики структуры сообществ паразитов гольяна в верхнем течении р. Вычегды и бассейне р. Печоры показали, что сообщества паразитов молоди гольяна отличаются от сообществ паразитов рыб старшего возраста меньшим видовым богатством, биомассой и количеством особей паразитов. Сообщества паразитов рыб 0+ передко характеризуются меньшим числом групп паразитов, выделенных по соотношению их биомасс, наличием двух видов – доминантов, невозможностью подсчитать ошибки уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс составляющих их видов. В сообществах паразитов гольяна возрастом 0+–1* и старше вид – доминант один и для них всегда можно рассчитать ошибки уравнений регрессии. Сообщества паразитов рыб 0+–1* состоят из двух групп видов (рис. 3а), у хозяев 1+ – из трех (рис. 3б).

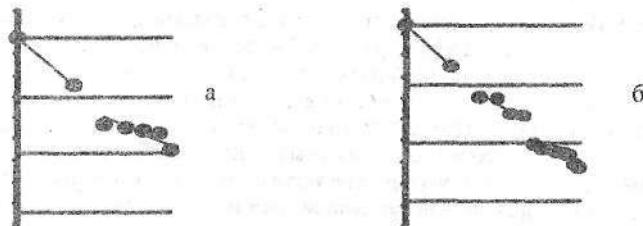


Рис. 3. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна разного возраста. Рыба отловлена 18.06.2003 г. (р. Печора, район устья р. Гаревка).

Возраст рыб: а – 0+–1*; б – 1+. Обозначения как на рис. 1.

На третьем – четвертом году жизни гольяна в сообществах его паразитов на стадии сформированности виды распределены по трем уровням (рис. 1). В этом возрасте, видимо, завершается формирование структуры его паразитарного сообщества. Она становится такой же, как структура сформированного сообщества паразитов у рыбы старших возрастов.

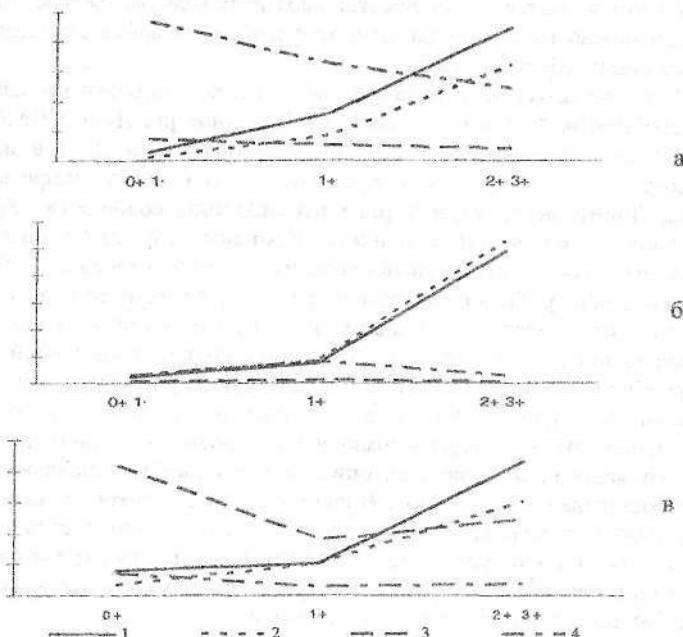


Рис. 4. Показатели зараженности паразитами гольяна разных возрастов.

1 – число особей паразитов; 2 – биомасса паразитов;

3 – число особей паразитов на 1 г веса хозяина;

4 – биомасса паразитов на 1 г веса хозяина.

Рыба отловлена: а – 18.06.2004 г из р. Печора в районе устья р. Гаревка;

б – 24.06.2004 г из р. Вычегды в районе с. Помоздино;

в – 24.08.2004 г. из р. Печора в районе устья р. Унья. По оси абсцисс – возраст рыб; по оси ординат – показатели зараженности паразитами гольяна

С возрастом гольяна изменяется не только общее число особей паразитов на нем и их биомасса, но и число особей паразитов и их биомасса на единицу веса тела рыбы. При этом число особей паразитов и их биомасса на единицу веса тела гольяна в течение летне-осеннего

сезона года меняются закономерно. В августе, при заселении хозяина новыми генерациями паразитов, максимальное число особей паразитов на 1 г веса тела гольяна наблюдается у рыбы 0+. В середине июня, когда большинство паразитов приступают к размножению, на гольяне 0+-1⁺ сосредотачивается наибольшая их биомасса на единицу веса тела хозяина. В конце июня на гольяне всех возрастов число и биомасса паразитов на единицу веса тела рыбы примерно одинаково (рис. 4). Это вызвано идущим в это время процессом отмирания паразитов старой генерации. Таким образом, в конце и начале лета наибольшее давление паразитарного фактора испытывает на себе молодь гольяна.

4.3. Компонентные сообщества паразитов гольяна из бассейнов рек Кама, С. Двина, Печера, Море-Ю и Кара. В этом разделе показано, что в водоемах, относящихся к выше перечисленным бассейнам, сообщества паразитов гольяна на стадии сформированности отмечены в конце июня – начале июля, в фазе разрушения – с начала июля до конца августа, формирования – в середине августа – октябре.

В сообществах паразитов гольяна на стадии сформированности из рр. Каменка и Раслья (басс. р. Кама) доминируют *Gyrodactylus aphyae*, из р. Печора в районе старички (на несколько км выше пос. Якша) – *Rhipidocotyle campanula*, р. М. Сыня (басс. р. Уса) – *Diplostomum phoxini*. Все они характеризуются богатым видовым разнообразием паразитов (14-18 видов), наличием в "графической" структуре трех групп видов, низкими суммами ошибок уравнений регрессии. Для этих сообществ отмечены высокие значения индекса Шеннона ($H_n=1.274-1.659$; $H_b=1.225-1.631$) и низкие – индекса доминирования ($d_n=0.373-0.496$; $d_b=0.411-0.580$), что позволяет отнести их к зрелым. Среди них выделяется сообщество паразитов гольяна из находящейся значительно севернее р. М. Сыня. Оно характеризуется несколько большей величиной индекса доминирования ($d_n=0.733$; $d_b=0.586$) и меньшей – индекса Шеннона ($H_n=0.914$; $H_b=1.193$). Это соответствует характеристикам сообществ, занимающим промежуточное положение между зрелыми и незрелыми сообществами паразитов рыб (по: Доровских, 2002).

Сообщества паразитов гольяна на стадиях разрушения и формирования отличаются большим разбросом характеризующих их показателей. Общим для них является лишь доминирование метацеркарий тритматод (в основном – *Diplostomum phoxini*, реже – *Rhipidocotyle campanula*). Эти сообщества образованы 1-4 группами видов, суммы ошибок уравнений регрессии в ряде случаев выше критического значения 0.250. Сообщества паразитов гольяна из бассейнов рр. Кама, С. Двина, ряда водоемов Печорского бассейна (рр. Ижма, Айюва) ха-

рактеризуются большим видовым разнообразием (8-15 видов), более высокими значениями индекса Шеннона ($H_a=0.687-0.947$; $H_b=0.525-1.209$) и низкими – индекса доминирования ($d_a=0.728-0.841$; $d_b=0.594-0.766$), чем паразитарные сообщества из северных водотоков – рр. Воркута и Кара (3-9 видов; $H_a=0.084-0.452$; $H_b=0.138-0.535$; $d_a=0.874-0.987$; $d_b=0.883-0.978$). Сообщества паразитов из последних двух водоемов, видимо, являются незрелыми. Это согласуется с предположением Г.Н. Доровских (2002б) о том, что незрелые сообщества паразитов рыб находятся в водоемах, расположенных на молодых в геологическом отношении территориях.

4.4 Компонентные сообщества паразитов хариуса. При исследовании компонентных сообществ паразитов хариуса из бассейнов рр. Вычегды (р. Эн-Ю) и Печоры (р. Печора в районе устья р. Гаревка, Ильич, Б. Паток, Белая Кедва) установлено, что в конце мая они находились на стадии формирования, в начале июля – в фазе сформированности, во второй половине июля – начале сентября – на стадии разрушения.

На всех стадиях развития в сообществах паразитов хариуса доминируют виды – специалисты, для которых рыба служит окончательным хозяином (*Muchoholus neurobius*, *Tetraonchus borealis f. typica*, *Cystidicolaoides tenuissima*). Они характеризуются относительно невысоким видовым разнообразием (7-10 видов паразитов), низкими значениями индекса доминирования ($d_a=0.366-0.656$; $d_b=0.365-0.759$), высокими – индекса Шеннона ($H_a=1.010-1.458$; $H_b=1.049-1.765$), что позволяет отнести их к зрелым. Для сообщества паразитов хариуса из горного участка р. Б. Паток отмечены низкие значения индекса Шеннона ($H_a=0.484$; $H_b=0.393$) и высокие – индекса доминирования ($d_a=0.862$; $d_b=0.914$), что свойственно незрелым сообществам паразитов рыб.

В "графической" структуре сообществ паразитов хариуса на стадии сформированности виды, по соотношению условных биомасс, разделены на три группы (рис. 5а), в фазах разрушения и формирования – на две – три (рис.5б,в,г). Сумма ошибок уравнений регрессии, для сообщества паразитов хариуса в фазе сформированности равна 0.194, на других стадиях она имеет значения 0.050-0.349.

Итак, как и в случае с голыняном, сообщества паразитов хариуса из экологически благополучных водоемов в сформированном состоянии характеризуются наличием в структуре трех групп видов, низкой суммой ошибок уравнений регрессии. На других стадиях развития в структуре сообществ паразитов изменяется число групп видов, наблюдается несогласованность отношений биомасс составляющих их видов, что вызывает увеличение суммы ошибок уравнений регрессии.

4.5. Зависимость структуры компонентных сообществ паразитов хариуса от возраста хозяина. Для исследования этого вопроса использованы наши материалы по паразитофауне хариуса, отловленному из р. Илыч, и данные по его паразитофауне из р. Пинеги, относящейся к бассейну р. С. Двина (Дубинин, 1936). В обоих случаях показано, что по мере взросления хариуса, структура сообщества его паразитов изменяется. Паразитарные сообщества хариуса у младших возрастных групп отличаются от таковых у рыб старшего возраста меньшим количеством особей и биомассы паразитов, числа их групп, выделенных по соотношению биомасс входящих в их состав видов (рис. 5а,б). Сообщества паразитов хариуса, состоящие из трех групп видов, появляются в конце 3-го – начале 4-го года его жизни (рис. 5а). В этом возрасте, видимо, завершается формирование структуры паразитарного сообщества хариуса.

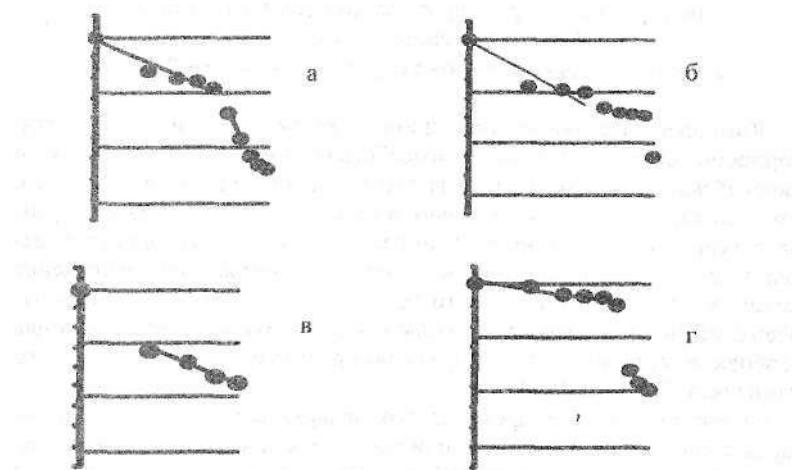


Рис.5. Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса.

Рыба отловлена: а – 4.07.2003 г. (р. Илыч);

б – 1-2.08.2003 г. (р. Печора, район устья р. Гаревка);

в – 5-6.08.2000 г. (р. Б. Паток); в – 17-23.05.2005 г. (р. Белая Кедва).

Обозначения как на рис. 1.

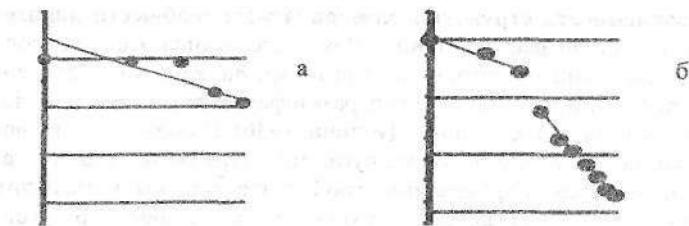


Рис. 6. Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса разного возраста из р. Илыч.

Возраст рыб: а – 1+; б – 2+. Обозначения как на рис. 1

ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ (особенности структуры компонентных сообществ паразитов гольяна и хариуса в водоемах северо-востока европейской части России)

Компонентные сообщества паразитов гольяна и хариуса из ис подвергающихся антропогенному воздействию водоемов северо-востока европейской части России различаются и по числу видов в них, и тем, что в сообществах паразитов гольяна доминируют личиночные формы паразитов, а у хариуса преобладают виды, для которых он служит дефинитивным хозяином. Эти особенности подчеркивают положение хозяев в гидробиоценозах. В то же время в сообществах паразитов обоих видов хозяев лидируют виды специалисты, что характерно для сообществ паразитов рыб бореально-предгорного фаунистического комплекса (Пугачев, 1984).

Окончательное формирование паразитофауны и структуры паразитарных сообществ у гольяна происходит в конце 2-го – начале 3-го года жизни, у хариуса – в конце 3-го – начале 4-го года.

Структура сообществ паразитов гольяна и хариуса одинаковым образом меняется в системе географических координат. При продвижении на север и в предгорья у обоих видов рыб зрелые сообщества паразитов сменяются незрелыми. Зрелые и незрелые сообщества паразитов гольяна и хариуса в течение года последовательно проходят стадии формирования, сформированности и разрушения, что обусловлено закономерной смесью генераций паразитов. Эти стадии у сообществ обоих видов рыб проходят примерно в одни сроки. В экологически благополучных водоемах сообщества паразитов половозрелых особей гольяна и хариуса в состоянии сформированности состоят из трех

групп видов и характеризуются суммой ошибок уравнений регрессии ниже 0.250. При переходе сообществ из фазы сформированности в стадию разрушения происходит перестройка их структуры. Изменяется число групп видов, уменьшается согласованность отношений биомасс формирующих их видов. Последнее выражается в увеличении суммы ошибок уравнений регрессии, изменении индексов разнообразия. Подобным же образом сообщества паразитов рыб на стадии сформированности реагируют на поступление в водоемы загрязняющих веществ (Доровских, Степанов; Голикова, 2007). Следовательно, для получения достоверной картины состояния водоема в качестве модельных можно использовать только компонентные сообщества паразитов половозрелых особей гольяна и хариуса на стадии сформированности.

ВЫВОДЫ

1. В водотоках северо-востока европейской части России фауна паразитов гольяна представлена 64 видами из 10 систематических групп, хариуса 47 видами из 11 систематических групп. В составе паразитофауны гольяна из исследованных бассейнов имеется ядро, состоящее из 10 видов паразитов. У хариуса в бассейнах рр. Камы, С. Двины, Печоры и Мезени ядро паразитофауны состоит из 6 видов паразитов.
2. По направлению к северу у гольяна и хариуса видовое разнообразие паразитов падает. При продвижении из более южных и равнинных районов на север и предгорья компонентные сообщества гольяна и хариуса из зрелых переходят в незрелые. Первые характеризуются высокими значениями индекса Шеннона и низкими – индекса доминирования, вторые – низкими значениями индекса Шеннона и высокими – индекса доминирования.
3. По мере роста хозяина в паразитофауне гольяна и хариуса возрастает видовое разнообразие, экстенсивность и интенсивность заражения паразитами рыбы. В первую очередь молодь гольяна и хариуса заражается метацеркариями trematod. Затем она приобретает паразитов с прямым циклом развития и виды, заражение которыми осуществляется при поедании промежуточных хозяев.
4. На первом году жизни гольяна число особей паразитов и их биомасса на единицу веса его тела максимальны.

5. В течение года компонентные сообщества паразитов гольяна и хариуса приблизительно в одни сроки последовательно проходят стадии формирования, сформированности, разрушения и вновь формирования.

Переход сообществ паразитов гольяна и хариуса из стадий сформированности в фазу разрушения, а затем формирования сопровождается перестройкой их структуры. При этом в них изменяется число групп видов паразитов, уменьшается согласованность отношений биомасс формирующих их видов. Последнее выражается в увеличении суммы ошибок уравнений регрессии, изменении индексов разнообразия.

6. В экологически благополучных водоотоках компонентные сообщества паразитов гольяна и хариуса на стадии сформированности состоят из трех групп видов и сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс видов, формирующих сообщество, не превышает 0.250. Единообразие структуры компонентных сообществ паразитов гольяна и хариуса свидетельствует о том, что принципы их организации одинаковы. Они формируются путем согласования биомасс входящих в их состав видов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Степанов В.Г. Паразитофауна гольяна речного (*Phoxinus phoxinus* L.) из водоемов с охраняемых территорий Урала // Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Тез. докл. Сыктывкар, 2003. С. 84-85. (русск., англ. яз.).
2. Тарбаева В.М., Доровских Г.Н., Молодкина Н.Н., Напалкова А.В., Иванковская Т.В., Орловская Н.В., Щушпаникова Г.С., Бознак Э.И., Власов Н.А., Кротков А.А., Степанов В.Г. Биологический мониторинг отработанных золотороссийских месторождений Кожимского района (национальный парк «Югыд ва») // Под общ. ред. проф. В.М. Тарбаевой, Т.С. Фомичевой. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского госуниверситета, 2003. 88 с.
3. Голикова Е.А., Макарова Л.Р., Степанов В.Г. Структура зрелых компонентных сообществ паразитов рыб // Материалы Междунар. конф. и III съезда Паразитол. общ-ва при РАН «Проблемы современной паразитологии». Петрозаводск, 2003. Т. 1. С. 126-127.
4. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрикова В.А. Паразитофауна некоторых видов рыб национального парка «Югыд ва» и Печоро-Ильгуского государственного природного заповедника // Коми республиканская научно-практическая конференция «Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера (к 10-летию национального парка «Югыд-ва»). Сыктывкар, 2004. С. 39-42.
5. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Паразиты рыб рода *Thymallus* CUVIER и их компонентные сообщества из водоемов национального парка «Югыд-ва» и

Печоро-Ильчского государственного природного заповедника // Коми республиканская научно-практическая конференция «Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера (к 10-летию национального парка «Югыд вая»). Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2004. С. 35-39.

6. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрикова В.А. Паразиты и их компонентные сообщества как индикаторы состояния гидробиоценозов и популяций рыб и ихтиопаразитологическая обстановка в водоемах северо-востока европейской части России // Международный контактный форум по сохранению местообитаний в Баренцевом регионе. IV совещание. Тезисы докладов. Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2005. С. 53-54. (русск., англ. яз.).

7. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрикова В.А. Паразиты и их компонентные сообщества как индикаторы состояния гидробиоценозов и популяций рыб и ихтиопаразитологическая обстановка в водоемах северо-востока европейской части // Материалы третьей (XXVI) международной конференции. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2005. С. 39-85.

8. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрикова В.А., Макарова Л.Р. Систематический обзор паразитов рыб бассейна верхнего течения реки Печоры. // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Изд-во КНИЦ УрО РАН, 2005. № 14. С. 281-288.

9. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрикова В.А., Бознак Э.И. Встречаемость опухолей у *Phoxinus phoxinus* (L.) из верхнего течения реки Печора и их влияние на организм гольяна, его паразитофауну и компонентное сообщество его паразитов // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2005. № 14. С. 289-298.

10. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Возраст хозяина и структура компонентных сообществ паразитов у гольяна обыкновенного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Материалы II межрегиональной научн. Сибирской зоологической конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Новосибирск: издательская компания «Арт-Авеню», 2005. С. 59-61.

11. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Возраст хозяина и структура компонентных сообществ паразитов у гольяна обыкновенного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2. Физика. Химия. Биология / Отв. ред. Б.Я. Браш. Сыктывкар: Сыктывкарский госуниверситет. 2006. Вып. 1. С. 102-121.

12. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Видовая структура компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из верхнего течения реки Печора // Материалы международной научной конференции «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов». Москва, 2006. С. 109-111.

13. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрикова В.А., Бознак Э.И. Встречаемость опухолей у *Phoxinus phoxinus* (L.), их влияние на организм гольяна, его паразитофауну и компонентное сообщество его паразитов // Паразитология. 2006. Т. 40. Вып. 3. С. 225-243.

14. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Голикова Е.А. Структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов // Тезисы докладов международной конференции «Биоиндикация в мониторинге пресноводных систем». СПб., 2006. С. 51-52.
15. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Структура компонентных сообществ паразитов у хозяина разного возраста // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2007. № 15. С. 98-105.
16. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Турбылева В.А. Показатели зараженности паразитами гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) разного возраста // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2007. № 15. С. 114-116.
17. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Возраст хозяина и структура компонентных сообществ паразитов гольяна обыкновенного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Биология внутренних вод. 2007. № 1. С. 95-103. (русск., англ. яз.).
18. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Видовая структура компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из верхнего течения реки Печора // Беспозасечные европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2007. С. 283-292. (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 183).
19. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Голикова Е.А. Структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 495-502.

РИО СыктГУ. Усл.-печ.л. 1,8. Тираж 100 экз. Заказ К-293.