

## Сезонная динамика структуры сообщества паразитов гольяна *phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне верхнего течения реки Северная Двина

**Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов**

**Сыктывкарский государственный университет**

В 1920-х гг. были получены первые данные по сезонной динамике ихтиопаразитофауны [2], а уже в 1950-х и 1970-х гг. появились обобщения сведений по сезонной динамике паразитофауны рыб и зараженности отдельными видами паразитов своих хозяев [6, 24, 25]. Такие работы выполнялись и выполняются в Карелии [23, 18], Республике Коми [7, 15], Ленинградской области [10], Азербайджане [4], на Волжских водохранилищах [21], на озерах Вологодской области [22] и т.д. Проведены такие исследования и в бассейне р. С. Двины [7]. Установлено, что в бассейне среднего течения р. Вычегды (приток р. С. Двины) в мае–июне паразиты наиболее многочисленны, они откладывают яйца, или производят молодь, в июле проис-

ходит отмирание их старых особей, и этот процесс постепенно сходит на нет, завершаясь обычно в августе. В июле начинается заражение новой генерацией паразитов рыб, этот процесс постепенно набирает темпы, достаточно заметным становится в сентябре и может продолжаться у некоторых видов вплоть до мая следующего года.

Изучать, как сообщества кишечных гельминтов и паразитов рыб в целом реагируют на смену сезонов года, стали недавно [26, 16, 17, 12, 19, 20]. Показано, что сообщества ихтиопаразитов в течение года последовательно проходят несколько состояний [8, 3, 14]: первое отличается максимальными значениями числа видов, количества особей и биомассы паразитов,

второе характеризуется отмиранием особей паразитов генерации прошлого года рождения, третье – появлением новой генерации паразитов.

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

### **Материал и методы исследований**

Сбор материала произведен по общепринятой методике с мая по август 2003 г. из р. Улчекша, притока р. Лузы (Прилузский р-н, Республика Коми). Объем всех выборок по 15 экз. рыб. Вскрыто 120 экз. гольяна возра-

Таблица 1

## Паразитофауна гольяна из р. Улчекша

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

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

ста 2+-3+. Расчет структуры сообщества паразитов произведен без учета представителей р. *Trichodina*.

Возраст рыбы определен по чешуе и отоликам.

Для того чтобы иметь возможность получить

дополняющие друг друга данные, расчет индексов разнообразия и прочих показателей произвели только для многоклеточных паразитов и для всего сообщества, включая простейших.

Под сообществом понимается "...совокуп-

ность совместно обитающих организмов разных видов, представляющую собой экологическое единство..." [1: с. 595]. В таком смысле сообщество может включать как организмы всех трофических уровней, так и только консу-

ментов [13], каковыми являются паразиты. В работе использованы следующие понятия [16]: “автогенные виды” – виды, заканчивающие жизненный цикл в пределах гидробиоценоза; “аллогенные виды” – используют рыб и беспозвоночных как промежуточных хозяев, завершая развитие в птицах и млекопитающих, либо в позвоночных, в основном связанных с сушей; “виды-специалисты” – виды, встречающиеся только у рыб одного вида, рода или даже семейства; “виды-генералисты” – обычно приурочены к нескольким родам или семействам рыб.

Для описания сообществ использованы:

1) индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона

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

$$H_b = - \sum p_{i2} \ln p_{i2};$$

2) индекс выравненности видов в сообществе по обилию

$$E_p = H_p / \ln S,$$

$$E_b = H_b / \ln S;$$

3) индекс доминирования Бергер–Паркера

$$d_p = N_{\max} / N_T,$$

$$d_b = V_{\max} / V_T, \text{ где}$$

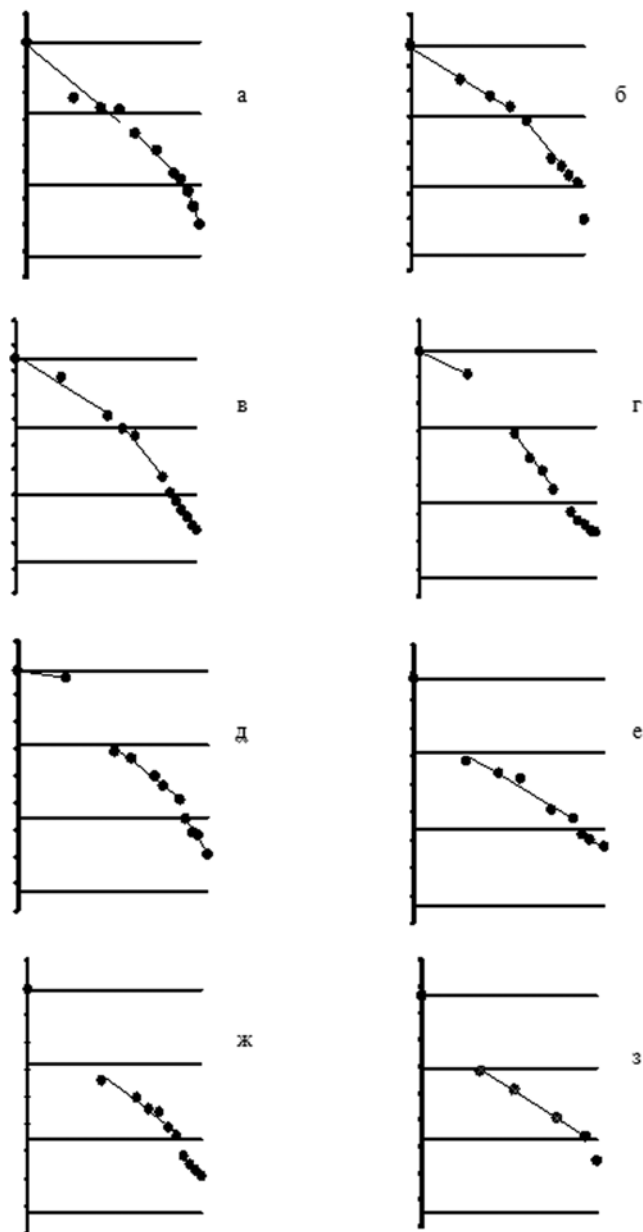
$N_T$  – общее количество особей паразитов всех видов в сообществе, для миксоспоридий –

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

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 [8].

Продемонстрируем описание сообществ. В табл. 1 приведены качественные и количественные характеристики паразитофауны гольяна, в таблице 2 – значения индексов, подсчитанных по данным о числе и условной биомассе особей, найденных видов паразитов. В таблице 3 даны размеры тела и логарифмы условных биомасс паразитов. На основе последних данных построены графики (рис. 1). Пограничные, между полученными группами видов значения биомасс отсчитываются от вида с максимальной биомассой путем деления ее на 15,15, полученное значение вновь делим на 15,15 и т.д. [11]. Отсчет границ названных интервалов производится от величины биомассы вида – доминанта, т.к. именно популяционные свойства доминантов определяют функциональные свойства сообществ [5]. Таким образом, каждая из групп видов в сообществе паразитов рыб занимает интервал, равный 15-кратной разнице между максимально и мини-



**Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс многоклеточных паразитов гольяна. Рыба отловлена: а – 15.05.2003 г.; б – 1.06.2003 г.; в – 15.06.2003 г.; г – 29.06.2003 г.; д – 13.07.2003 г.; е – 27.07.2003 г.; ж – 10.08.2003 г.; з – 24.08.2003 г. По оси абсцисс – натуральные логарифмы порядковых номеров последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда; по оси ординат – натуральные логарифмы значений условных биомасс видов паразитов, образующих компонентное сообщество. Прямые, параллельные оси абсцисс, – теоретически рассчитанные критические уровни.**

мально возможными величинами биомасс видов, составляющих эту группу сообщества.

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

### **Результаты исследований и их обсуждение**

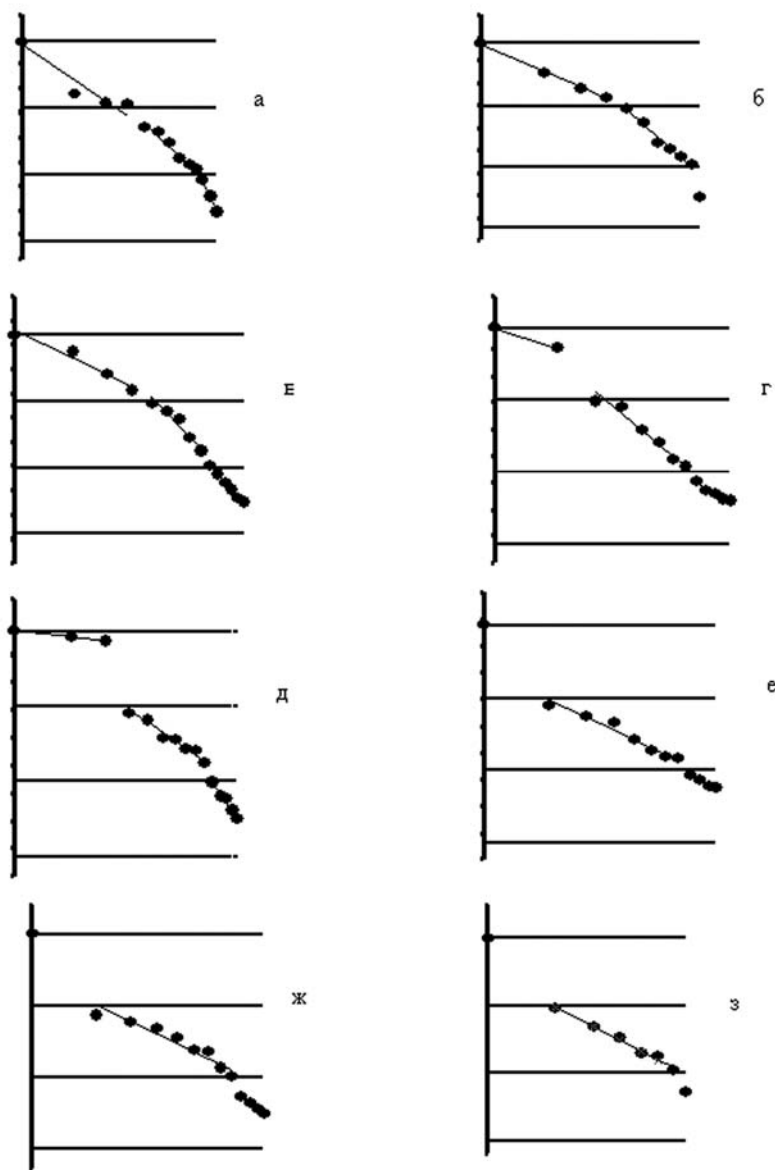
У гольяна из р. Улчекша нашли 20 видов паразитов, из них 14 видов многоклеточных (табл. 1). Их число колебалось от 16 в середине июня до 8 в конце августа, многоклеточных 12 и 6 видов соответственно. На протяжении всего периода исследований у рыб присутствовали только личиночные стадии *Raphidascaris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

Параметры, характеризующие сообщества как многоклеточных паразитов, так и всего их состава, изменяются синхронно. На протяжении всего срока наблюдений, кроме 2-й половины июня, когда в сообществе лидирует автогенный вид *Gyrodactylus arphuae*, доминирует аллогенный вид

Таблица 2  
Характеристика компонентного сообщества многоклеточных паразитов гольяна из р. Улчекша

Показатели	Дата отлова рыбы							
	17 мая	1 июня	15 июня	29 июня	13 июля	27 июля	10 августа	24 августа
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	11	10	12	11	11	9	11	6
Общее число особей паразитов	1188	1157	2160	2821	1419	893	958	784
Общее значение условной биомассы	181,5	183,3	399,2	538,1	253,8	137,8	147,1	120,4
Количество автогенных видов	10	9	11	10	10	8	10	5
Количество аллогенных видов	1	1	1	1	1	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0,260	0,357	0,648	0,639	0,411	0,112	0,087	0,098
Доля биомассы автогенных видов	0,258	0,378	0,708	0,710	0,485	0,118	0,088	0,095
Доля особей аллогенных видов	0,740	0,643	0,352	0,361	0,589	0,888	0,913	0,902
Доля биомассы аллогенных видов	0,742	0,642	0,292	0,290	0,515	0,882	0,912	0,905
Количество видов специалистов	8	7	8	9	8	5	7	3
Количество видов генералистов	3	3	4	2	3	4	4	3
Доля особей видов специалистов	0,864	0,859	0,952	0,983	0,941	0,929	0,944	0,906
Доля биомассы видов специалистов	0,894	0,901	0,971	0,990	0,951	0,943	0,953	0,912
Доля особей видов генералистов	0,136	0,141	0,048	0,017	0,059	0,071	0,056	0,094
Доля биомассы видов генералистов	0,106	0,099	0,029	0,010	0,049	0,057	0,047	0,088
Доминантный вид по числу особей	D. phoxini	D. phoxini	G. aphyae	G. aphyae	D. phoxini	D. phoxini	D. phoxini	D. phoxini
Доминантный вид по значению биомассы	D. phoxini	D. phoxini	G. aphyae	G. aphyae	D. phoxini	D. phoxini	D. phoxini	D. phoxini
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ав/с	ав/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера–Паркера по числу особей	0,740	0,643	0,492	0,566	0,589	0,888	0,913	0,895
Индекс Бергера–Паркера по биомассе	0,742	0,622	0,577	0,643	0,515	0,882	0,912	0,894
Выравненность видов по числу особей	0,390	0,506	0,493	0,416	0,415	0,225	0,178	0,235
Выравненность видов по биомассе	0,413	0,525	0,454	0,385	0,427	0,252	0,191	0,264
Индекс Шеннона по числу особей	0,935	1,166	1,224	0,998	0,994	0,494	0,427	0,421
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0,991	1,209	1,129	0,924	1,023	0,553	0,459	0,473
Ошибка уравнений регрессии	0,303	0,076	0,261	0,056	0,080	0,141	0,111	0,021

Примечание: ал – аллогенный вид; ав – автогенный вид; с – вид-специалист



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

*Diplostomum phoxini* (табл. 2, 4).

Наивысшие численность и биомасса паразитов были во 2 половине июня, низшие – в конце августа. Весь период наблюдений

аллогенные виды были представлены только *D. phoxini*. Наиболее высокие значения доли аллогенных видов отмечены в конце июля – августе, автогенных – в конце июня. Лидерами остава-

лись и виды-специалисты, их доля в сообществе с мая по август почти не менялась, тогда как число их видов колебалось с 3 в августе и до 9 в июне (3 и 10 видов многоклеточных соответственно). Низшие значения индекса доминирования отмечены в середине июня, высшие – в конце июля и августе. Наименьшее значение индекса выравненности видов было в конце июля и августе, наивысшее – в июне. Величина индекса Шеннона снижалась от июня к августу (табл. 2, 4). Число групп видов в сообществе, выделенных по соотношению их биомасс, оставалось постоянным с мая по август и равнялось трем (табл. 3; рис. 1, 2). В мае – начале июня в 1-ю группу паразитов входили 4 вида, в конце июня – 2, середине июля – 3 (2), в конце июля – августе – 1 вид. Значительно более вариабельной по числу видов является 3-я группа паразитов, образованная малочисленными видами.

Сумма ошибок уравнений регрессии превышала свое критическое значение, равное 0,250 [8], только в мае и в случае с сообществом мно-

Таблица 3

Приведенные линейные размеры паразитов голяна из р. Улчекша, мм

Вид паразита	I	Дата отлова рыбы															
		17 мая		1 июня		15 июня		29 июня		13 июля		27 июля		10 августа		24 августа	
		n	ln(ln)	n	ln(ln)	n	ln(ln)	n	ln(ln)	n	ln(ln)	n	ln(ln)	n	ln(ln)	n	ln(ln)
Myxidium rhodei	0,38	3	0,13	0	-	9	1,22	5	0,64	234	4,48	0	-	0	-	0	-
Mухоболus musculi	0,24	14	1,22	14	1,22	184	3,80	0	-	7	0,53	7	0,53	16	1,35	8	0,66
M. bramae	0,90	0	-	0	-	0	-	0	-	3	0,99	1	-0,11	7	1,84	1	-0,11
M. cybinae	0,20	0	-	0	-	0	-	0	-	1	-1,61	1	-1,23	0	-	0	-
M. lomi	0,25	0	-	0	-	29	1,98	95	3,16	0	-	0	-	0	-	1	-1,39
Dactylogyrus borealis	0,26	1	-1,35	0	-	2	-0,65	4	0,04	7	0,60	15	1,36	6	0,45	0	-
Pellucidhaptor merus	0,33	0	-	0	-	0	-	2	-0,41	1	-1,11	0	-	0	-	0	-
Gyrodactylus aphyae	0,22	52	2,42	148	3,47	1062	5,44	1596	5,85	481	4,65	15	1,18	4	-0,14	1	-1,53
G. macronychus	0,16	65	2,34	40	1,86	147	3,16	47	2,02	7	0,11	5	-0,22	4	-0,45	0	-
G. laevis	0,13	1	-2,06	1	-2,06	3	-0,96	4	-0,67	0	-	0	-	0	-	0	-
G. limneus	0,15	6	-0,11	7	0,05	7	0,05	5	-0,29	1	-1,90	0	-	2	-1,21	0	-
G. pannonicus	0,15	3	-0,80	5	-0,29	13	0,67	16	0,87	2	-1,21	0	-	1	-1,90	0	-
G. magnificus	0,22	19	1,42	49	2,36	62	2,60	83	2,89	12	0,96	2	-0,84	12	0,96	0	-
Phyllostomum folium	0,23	0	-	0	-	1	-1,47	0	-	0	-	0	-	1	-1,47	0	-
Allocreadium isoporum	0,18	4	-0,32	3	-0,60	4	-0,32	3	-0,60	3	-0,60	2	-1,01	1	-1,70	0	-
Diplostomum phoxini	0,15	879	4,90	744	4,74	761	4,76	1017	5,05	853	4,87	793	4,80	875	4,90	702	4,68
Rhipidocotyle campanula	0,28	0	-	5	0,32	1	-1,29	0	-	19	1,66	1	-1,29	6	0,51	11	1,11
Raphidascaris acus	0,11	156	2,79	155	2,79	97	2,32	44	1,53	63	1,89	59	1,82	46	1,57	61	1,86
Neoechinorhynchus rutili	1,07	2	0,76	0	-	0	-	0	-	0	-	1	0,07	0	-	1	0,07

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

Таблица 4

Характеристика компонентного сообщества паразитов голяна из р. Улчекша

Показатели	Дата отлова рыбы							
	17 мая	1 июня	15 июня	29 июня	13 июля	27 июля	10 августа	24 августа
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	13	11	15	13	15	12	13	8
Общее число особей паразитов	1205	1171	2382	2921	1694	902	981	787
Общее значение условной биомассы	186,0	186,6	454,4	563,5	346,8	140,7	157,3	121,7
Количество автогенных видов	12	10	14	12	14	11	12	7
Количество аллогенных видов	1	1	1	1	1	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0,271	0,365	0,681	0,652	0,496	0,121	0,108	0,108
Доля биомассы автогенных видов	0,276	0,389	0,743	0,723	0,623	0,136	0,147	0,116
Доля особей аллогенных видов	0,729	0,635	0,319	0,348	0,504	0,879	0,892	0,892
Доля биомассы аллогенных видов	0,724	0,611	0,257	0,277	0,377	0,864	0,853	0,884
Количество видов специалистов	8	7	9	10	9	6	7	3
Количество видов генералистов	5	4	6	3	6	6	6	5
Доля особей видов специалистов	0,851	0,849	0,876	0,987	0,806	0,921	0,922	0,896
Доля биомассы видов специалистов	0,872	0,884	0,869	0,983	0,697	0,925	0,892	0,890
Доля особей видов генералистов	0,149	0,151	0,124	0,013	0,194	0,079	0,078	0,104
Доля биомассы видов генералистов	0,128	0,116	0,131	0,017	0,303	0,075	0,108	0,110
Доминантный вид по числу особей	D, phoxini	D, phoxini	G, apyuae	G, apyuae	D, phoxini	D, phoxini	D, phoxini	D, phoxini
Доминантный вид по значению биомассы	D, phoxini	D, phoxini	G, apyuae	G, apyuae	D, phoxini	D, phoxini	D, phoxini	D, phoxini
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ав/с	ав/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера–Паркера по числу особей	0,729	0,635	0,446	0,546	0,504	0,879	0,892	0,892
Индекс Бергера–Паркера по биомассе	0,724	0,611	0,507	0,614	0,377	0,864	0,853	0,884
Выравненность видов по числу особей	0,391	0,507	0,543	0,437	0,479	0,222	0,212	0,215
Выравненность видов по биомассе	0,427	0,533	0,530	0,420	0,515	0,266	0,277	0,257
Индекс Шеннона по числу особей	1,003	1,217	1,472	1,120	1,296	0,552	0,543	0,447
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1,095	1,278	1,436	1,078	1,393	0,661	0,711	0,534
Ошибка уравнений регрессии	0,307	0,072	0,235	0,116	0,139	0,135	0,163	0,055

Примечание: ал – аллогенный вид; ав – автогенный вид; с – вид-специалист



гоклеточных паразитов еще в середине июня (табл. 2, 4).

Характеристики рассматриваемых сообществ во 2 половине июня отличаются от ранее опубликованных показателей сообщества паразитов гольяна из р. Човью [9], тоже относящейся к бассейну р. С. Двины. Это касается видов-доминантов, значений долей автогенных и аллогенных видов, величин индексов видовой разнообразия и числа групп, видов выделенных по соотношению их биомасс. Зато в июле и августе показатели, характеризующие эти два сообщества, очень близки, особенно у сообществ многоклеточных паразитов. Однако в 1-й декаде августа сообщество паразитов гольяна из р. Улчекша состояло из трех групп видов, р. Човью – двух. Последнее, видимо, связано с меньшим числом видов многоклеточных паразитов, входящих в состав сообщества паразитов из р. Човью [9] и, как следствие, минимальными показателями числа особей и биомассы паразитов.

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

В середине июня, в период, близкий к максимальному насыщению сообщества видами и особями паразитов, из-за увеличения зараженности гольяна гиродактилюсами отношения биомасс видов вновь дестабилизируются, и сумма ошибок уравне-

ний регрессии поднимается до величины близкой пороговому значению или, в случае сообщества многоклеточных паразитов, превышающей его. *Diplostomum phoxini* уступает лидерство *Gyrodactylus aphyae*. В это время сообщество состоит из размножающихся особей дактилогирид, трематод, скребней и видов паразитов, для которых рыба служит промежуточным хозяином. Такое сообщество характеризуется самыми высокими значениями индексов Шеннона и выравненности видов, низкими – индекса доминирования (табл. 2, 4).

Во второй половине июня продолжился рост численности и биомассы вида доминанта *Gyrodactylus aphyae*, исчезли цисты *Mухоболус musculi*, снизилась зараженность личинками нематод гольяна. Сообщество достигло максимальных значений числа особей и биомассы паразитов. В составе первой группы видов остались только *Gyrodactylus aphyae* и *Diplostomum phoxini*. Это привело к снижению величины суммы ошибок уравнений регрес-

сии. Значения индекса доминирования несколько увеличились, а индексов выравненности видов и Шеннона – снизились.

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

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

составе сообщества отмечено минимальное число видов паразитов.

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

Итак, в обоих случаях, как при рассмотрении только многоклеточных паразитов, так и всего видового состава последних, отмечается наличие трех состояний сообщества. Переход сообщества из одного состояния в другое, как

и было показано ранее на примере паразитов гольяна из р. Човью [9], обусловлен сменой генераций паразитов.

Таким образом, названные три состояния сообщества паразитов рыб существуют. Они приурочены к срокам, отличным от таковых для сообществ кишечных гельминтов рыб умеренной зоны. Формирование сообществ кишечных гельминтов угря (*Anguilla anguilla*) в Англии [26] и язя (*Leuciscus idus*) Рыбинского водохранилища [12] начинается в начале лета. В мае их видовое богатство минимально, в августе – максимально. Число особей паразитов, их биомасса, а также видовое богатство сообществ паразитов гольяна из р. Улчекша, как и из р. Човью [9], максимальны в июне, минимальны – в августе.

### Вывод

В условиях бассейна верхнего течения р. С. Двина в течение весенне-летнего сезона года сообщество паразитов гольяна проходит три стадии развития, обусловленные сменой генераций составляющих его видов. Во 2-й половине июня сообще-

ство отличается макси- паразитов, в июле оно года рождения, в мае –  
мальными значениями характеризуется отми- самом начале июня и в  
числа видов, количества ранием особей парази- конце августа – появле-  
особей и биомассы тов генерации прошлого нием молоди паразитов.

## Литература:

1. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. Гиляров М.С. – М.: Сов. Энциклопедия. – 1986. – 831 с.
2. Быховский Б.Е. Trematodes рыб окрестностей г. Костромы // Тр. Ленингр. общ. естествоисп./ Л. – 1929, т. 59, № 1. – С. 13–27.
3. Голикова Е.А. Экология паразитов гольяна обыкновенного и их сообществ в условиях малых рек бассейна Вычегды: Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Сыктывкар. – 2005. – 22 с.
4. Гулиев Шукюр Аваз оглы. Эколого-географический анализ паразитофауны рыб водоемов Апшеронского полуострова: Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Баку. – 2003. – 31 с.
5. Данилов Н.Н., Шварц С.С. О биологических макросистемах // Журн. общ. биологии. – 1972, т. 33, № 6. – С. 126 № 145.
6. Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. – 1958. – С. 9–54.
7. Доровских Г.Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография): Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Л. – 1988. – 25 с.
8. Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. д-ра. биол. наук. СПб. – 2002. – 50 с.
9. 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.
10. Лосева Т.Г. Сезонная динамика паразитофауны густеры озера Врево // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ/Л. – 1983, вып. 197. – С. 74–84.
11. Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. Критические уровни в развитии природных систем. – Л.: Наука. – 1990. – 223 с.
12. Жохов Е.А. Сезонная динамика структуры сообщества кишечных гельминтов язя (*Leuciscus idus* L.) в Рыбинском водохранилище // Экология. – 2003, № 6. – С. 454–458.
13. 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.
14. Степанов В.Г. Экология паразитов гольяна гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.) и их компонентные сообщества в бассейнах рек северо-востока европейской части России: Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Борок. – 2007. – 26 с.
15. Степанов В.Г., Доровских Г.Н. Экология паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.) и их компонентные сообщества в бассейнах рек северо-востока европейской части России // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2008. – № 7. – С. 39–48.
16. Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. д-ра. биол. наук. – СПб. – 1999. – 50 с.
17. Пугачев О.Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. – 2000, т. 34, вып. 3. – С. 196–209.
18. Румянцев Е.А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. – 2007. – 252 с.
19. Русинек О.Т. Паразиты рыб озера Байкал: Автореф. дис. докт. биол. наук. – СПб.: ЗИН РАН. – 2005. – 48 с.
20. Русинек О.Т. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). – М.: Т-во научных изданий КМК. – 2007. – 571 с.
21. Тютин А.В. Популяционная биология трематоды *Bunodera luciopercae*: Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Борок. – 1996. – 19 с.
22. Тирахов А.Д. Паразиты рыб озер Белого и Лозско-Азатского (фауна, экология): Автореф. дисс. канд. биол. наук. – М. – 1998. – 18 с.
23. Шульман С.С., Малахова Р.П., Рыбак В.Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. – Л.: Наука. – 1974. – 108 с.
24. Chubb J.C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part 1. Monogenea // *Advances in Parasitology*. – 1977, vol. 15. – P. 133-199.
25. Chubb J.C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part IV. Adult Cestoda, Nematoda and Acanthocephala // *Advances in Parasitology*. – 1982, vol. 20. – P. 1–292.
26. Kennedy C.R. Long-term and seasonal changes in composition and richness of intestinal helminth communities in eels *Anguilla anguilla* of a isolated English river // *Folia Parasitologica*. – 1997, vol. 44. – P. 267–273.