

<b>Вестник Сыктывкарского университета</b> (научный журнал)	Серия 2 Биология Геология Химия Экология	12+ ISSN 2306-6229  Выпуск 8 2018
--	--	---

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Доровских Г. Н., ответственный редактор выпуска</i>	<b>4</b>
<b>СТАТЬИ</b>	
<b>Ихтиопаразитология</b>	
<i>Гаврилов А. Л.</i> МИКСОСПОРИДИИ СИГОВЫХ РЫБ ИЗ УРАЛЬСКИХ ПРИТОКОВ НИЖНЕЙ ОБИ	<b>6</b>
<i>Gavrilov A. L.</i> MIXOSPORIDII OF COREGONID FISHES FROM URAL TRIBUTARIES OF THE LOWER OB	
<i>Доровских Г. Н., Степанов В. Г.</i> КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 1	<b>10</b>
<i>Dorovskikh G. N., Stepanov V. G.</i> THE COMPONENT COMMUNITIES OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 1	
<i>Доровских Г. Н., Степанов В. Г.</i> КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 2. ХАРИУС	<b>37</b>
<i>Dorovskikh G. N., Stepanov V. G.</i> THE COMPONENT COMMUNITIES OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 2. GRAYLING	
<i>Доровских Г. Н., Степанов В. Г.</i> КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 3. ХАРИУС	<b>74</b>
<i>Dorovskikh G. N., Stepanov V. G.</i> THE COMPONENT COMMUNITIES OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 3. GRAYLING	
<i>Доровских Г. Н., Степанов В. Г.</i> КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 4. ЕРШ	<b>113</b>
<i>Dorovskikh G. N., Stepanov V. G.</i> THE COMPONENT COMMUNITIES OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 4. RUFF	

---

*Доровских Г. Н., Степанов В. Г.* КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА  
ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ  
ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 5. ЕРШ

163

*Dorovskikh G. N., Stepanov V. G.* THE COMPONENT COMMUNITIES  
OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST  
OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 5. RUFF

---

**Биофизика**

---

*Мищенко А. А., Лебедева Е. А.* КИСЛОТНЫЙ ГЕМОЛИЗ ЭРИТРОЦИТОВ  
КУРИНОГО ЭМБРИОНА

181

*Mischenko A. A., Lebedeva E. A.* HEMOLYSIS OF CHICKEN EMBRYO RED  
BLOOD CELLS BY ACID ACTION

---

**География**

---

*Лысова В. Ф.* ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ  
И НАПРАВЛЕННОСТИ НЕОТЕКТОНИЧЕСКИХ ДВИЖЕНИЙ  
В ПРЕДЕЛАХ ОЧЬПАРМИНСКОГО ВАЛА МОРФОМЕТРИЧЕСКИМИ  
МЕТОДАМИ

187

*Lysova V. F.* DETERMINATION OF RELATIVE INTENSITY AND  
ORIENTATION OF NONOTECTONIC MOVEMENTS UNDER  
THE OCHPARMINSKIY SHAFT BY MORPHOMETRIC METHODS

---

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

194

---

**УЧРЕДИТЕЛЬ И ИЗДАТЕЛЬ:**

**ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина»**  
(167001, Республика Коми, г. Сыктывкар, Октябрьский просп., д. 55)

Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2: Биология, геология, химия, экология.  
Сыктывкар: Изд-во СГУ им. Питирима Сорокина. Выпуск 8. 195 с.

**ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР**

д-р биол. наук, профессор Г. Н. Доровских

**РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ**

Л. И. Иржак, д. б. н., профессор

Н. И. Романчук, к. с.-х. н., доцент

Т. В. Разина, к. п. н., доцент

О. В. Рогачевская, к. б. н., доцент

**АДРЕС РЕДАКЦИИ**

Вестника Сыктывкарского университета:

167001 Сыктывкар, Октябрьский пр., 55

Тел./факс (8212) 43-68-20

Редактор Г. И. Глебо

Верстка и компьютерный макет Н.Н. Шергиной

Выпускающий редактор Л.Н. Руденко

Подписано в печать 22.10.2018. Дата выхода в свет 15.11.2018.

Печать ризография. Гарнитура Newton.

Бумага офсетная. Формат 70×108/16.

Усл.-печ. л. 18,6.

Заказ № 195. Тираж 300 экз.

## ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР ВЫПУСКА

*Г. Н. Доровских, ответственный редактор выпуска*

Вы держите в руках 8-й выпуск 2-й серии Вестника Сыктывкарского университета. Это означает, что журнал жив!

Первый выпуск издания вышел в 2006 г. [1], когда существовала традиционная структура университета и химико-биологического факультета в частности. В подготовке 13 публикаций, вошедших в номер, приняли участие 37 авторов, 28 работников университета, а также сотрудники Коми государственного педагогического института и институтов Коми научного Центра УрО РАН (см. таблицу).

### Характеристика журнала «Вестник СыктГУ. Серия 2»

Показатель	Годы выпуска номеров журнала							
	2006	2012	2013	2014*	2015*	2016	2017*	2018
Количество:								
статей	13	12	15	11	10	8	13	4
в том числе сотрудников СыктГУ	0**	0**	0**	1	5.5	3	9	1
страниц в выпуске	148	142	181	116	90	123	122	~190
авторов	37	16	18	10	15	13	14	6
Из них сотрудников:								
СыктГУ	28	14	16	9	7	9	6	5
иных организаций	9	2	2	1	8	4	8	1
в том числе иногородних	3	1	1	1	5	4	8	1

*Примечание:* \* — выпуски, посвященные памяти ученых, принимавших участие в становлении кафедры зоологии университета; \*\* — авторы из других организаций, задействованные в подготовке публикаций как соавторы.

Следующий выпуск появился через 6 лет. За это время факультет стал институтом, в котором каждое направление подготовки представлено одной кафедрой. Число преподавателей заметно сократилось. Выпуски 2-й и 3-й «Вестника...» вышли с эмблемой Института естественных наук, а в подготовке публикаций приняли участие практически все преподаватели-биологи [2, 3].

К 2014 г. ситуация изменилась, что не могло не отразиться на журнале. Выросло число авторов из других организаций, большей частью иногородних [4, 5]. Однако по ряду причин к 2018 г. эта практика себя исчерпала. Настоящий номер получился в значительной мере монографическим. Основу выпуска составили статьи по ихтиопаразитологии, их дополнили две публикации по биофизике и географии.

\* \* \*

1. Вестник Сыктывкарского университета. Сер. 2 (физика, химия, биология). 2006. Вып. 1. 148 с.
2. Вестник Сыктывкарского университета. Сер. 2 (биология, геология, химия, экология). Сер. 2. 2012. Вып. 2. 142 с.
3. Вестник Сыктывкарского университета. Сер. 2 (биология, геология, химия, экология). Сер. 2. 2013. Вып. 3. 181 с.
4. Вестник Сыктывкарского университета. Сер. 2 (биология, геология, химия, экология). Сер. 2. 2015. Вып. 5. 90 с.
5. Вестник Сыктывкарского университета. Сер. 2 (биология, геология, химия, экология). Сер. 2. 2017. Вып. 7. 122 с.

# Ихтиопаразитология

## МИКСОСПОРИДИИ СИГОВЫХ РЫБ ИЗ УРАЛЬСКИХ ПРИТОКОВ НИЖНЕЙ ОБИ

### MIXOSPORIDII OF COREGONID FISHES FROM URAL TRIBUTARIES OF THE LOWER OB

*А. Л. Гаврилов*

*A. L. Gavrilov*

*В естественных водоёмах миксоспоридии достаточно многочисленны среди ихтиопаразитов. Для пресноводных рыб их известно более 700 видов. Отдельные виды вызывают заболевания, нередко приводящие к гибели рыб, что наносит ущерб рыбным запасам. В настоящее время в связи с открытием роли беспозвоночных и актиномиксидий в жизненном цикле паразита идет активизация исследований биологии и кардинальный пересмотр классификации миксоспоридий.*

*In the natural reservoirs there are numerous species of myxosporidia among the ichthyoparasites. More than 700 species [5] are known for freshwater fish (Dogel, 1962). Some myxosporidia species often cause diseases, leading to the death of fish and damage of fish stocks finally. Nowadays, the intensification of researches in biology and a radical revision of the classification myxosporidia occur in connection with the discovery of the role of invertebrates and actinomycidia in the life cycle of the parasite.*

**Ключевые слова:** миксоспоридии, сиговые рыбы, уральские притоки Нижней Оби.

**Keywords:** myxosporidia, coregonid fishes, Ural tributaries of the Lower Ob.

## Введение

Миксоспоридии широко распространены среди пресноводных рыб Обь-Иртышского бассейна, они способны локализоваться в любых органах и тканях хозяина. Наиболее разнообразна и многочисленна фауна миксоспоридий у рыб семейства карповых — 39 видов, что составляет 17.3 % от видового богатства паразитов рыб этого семейства. В фауне слизистых споровиков обских сигов выявлено 4 вида (*Cloromyxum coregoni* Bauer, 1948; *Henneguya zschokkei* Garley, 1894; *Thelohanellus pyriformis* Thelohan, 1892; *Muxobolus* sp.), что составляет 5 % от общего числа ихтиопаразитов этого семейства [11, 12].

Обычно у сиговых рыб встречаются вегетативные стадии и споры слизистых споровиков. В тканях тела рыбы при визуальном осмотре заметны вегетативные цисты овальной формы (неподвижные образования размером с горошину, чаще 1—2 мм), заполненные многочисленными созревающими спорами. Проникая в воду при разрыве цист, часто после гибели хозяина, споры завершают жизненный цикл, когда снова попадают в рыб при проглатывании ими корма.

## Материалы и методы

В целом массовому неполному паразитологическому анализу на зараженность вегетативными цистами миксоспоридии *H. zschokkei* было подвергнуто более 3 тысяч половозрелых сигов из уральских притоков нижней Оби в период осенней нерестовой миграции. Самая большая выборка рыб исследована из р. Сыни: 2838 особей 5 видов сиговых рыб (пелядь — 1689; сиг-пыжьян — 786; чир — 228; тугун — 120; сибирская ряпушка — 15 экз.), где работы проводились на протяжении 25 лет (1992—2017 гг.). Остальные рыбы отловлены в реках Щучья, Сосьва, Войкар и Северная Сосьва, где отбор паразитологических проб проходил с 2004 по 2017 гг.

Свежая и фиксированная рыба обрабатывалась по общепринятым в ихтиологии и паразитологии методикам [1, 3]. Для характеристики зараженности использовались экстенсивность заражения (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ) и индекс обилия (ИО).

## Результаты и обсуждение

Ежегодно в мышцах тела половозрелых сигов (особенно среди планктофагов — пеляди и ряпушки) регистрируются вегетативные цисты миксоспоридии *H. zschokkei* (в среднем 12 %). Паразит может вызывать бугорковую болезнь сиговых рыб. В большинстве случаев интенсивность заражения не превышает 5—10 цист, лишь иногда достигает 53 цист. Сиги-бентофаги (сиг-пыжьян и чир) были заражены паразитом только в отдельные годы. У речных экологических форм сигов, предпочитающих для нагула проточные биотопы (русло реки, протоки) чира и сига — пыжьяна данная миксоспоридия отмечена единично у 1—6.7 % рыб, так как споры *H. zschokkei* очень редки в русле реки [7]. У тугуна паразит не был отмечен (см. таблицу).

В низовьях Оби признаки заболевания бугорковой болезнью изредка отмечались у пеляди из р. Северная Сосьва [8]. За весь 25-летний период наших наблюдений в р. Сыне и других нерестовых уральских притоках гибели производителей сиговых рыб от бугорковой болезни в период нереста не отмечено. Данный паразит приводит в основном к порче товарного вида рыбы и выбраковке рыбной продукции.

### Встречаемость (ЭИ, %) миксоспоридии *Henneguya zschokkei* у сиговых рыб из уральских притоков нижней Оби

Вид рыбы	Реки				
	Сыня	Войкар	Сосьва	Щучья	Северная Сосьва
Пелядь	10.1	13.3*	6.7	5.6	12.0*
Сиг-пыжьян	1.05	0	0	0	6.6*
Чир	6.7	6.6*	0	—	0
Тугун	0	0	0	0	0
Ряпушка	0	10.5	6.7	0	—

Примечание. \* Данные Д. А. Размашкина и др. [10].

Многолетние показатели зараженности пеляди микроспоридией *H. zschokkei* изменяются по годам в зависимости от динамики возрастной структуры нерестовых стад пеляди и сига-пыжьяна, которая косвенно связана с гидрологическими условиями в период нагула рыб. Изменения возрастного состава обусловлены темпами созревания поколений, связанными с колебанием водности Оби, а также влиянием промысла. Так, в период маловодья, когда сроки и площадь затопления поймы резко сокращаются, создаются неблагоприятные условия для нагула рыб, замедляется их рост и созревание поколений, повышается доступность для промысла. Омоложение нерестового стада наблюдается в год повышенной водности и последующий за ним. Из-за снижения доступности рыб для промысла в многоводный год возрастной ряд половозрелой пеляди увеличился до 7 групп против 5 в период маловодья [6].

Вероятно, в периоды маловодья, попаданию в воду спор микроспоридии из инвазированных сигов также способствует гибель рыб на нерестилищах и местах зимовки вследствие зимних заморозов (снижения содержания кислорода в воде в реке из-за перемерзания мелководий, нарушения проточности и снижения содержания кислорода в воде). В период 2011—2016 гг. на нерестилищах в р. Сыне заморные явления не отмечались, и встречаемость микроспоридий в среднем за ряд лет понизилась (рис. 1).

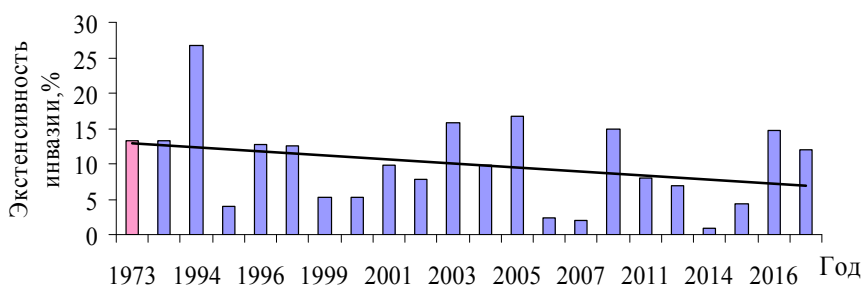


Рис. 1. Межгодовая динамика зараженности пеляди микроспоридией *H. Zschokkei*. За 1973 г. данные Д. А. Размашкина и др. [10]

Впервые выявлен многолетний тренд снижения зараженности пеляди микроспоридией *H. zschokkei* одновременно со снижением численности этого вида хозяев в Нижней Оби из-за интенсивного промысла и неблагоприятных экологических условий [4].

Среди других видов патогенных для сиговых рыб микроспоридий следует отметить *T. pyriformis*. Заболевание «шишечная болезнь» [1, 2] обычно распространено среди карповых рыб (язь, елец, плотва), многочисленных в пойменных водоемах Оби и ее уральских притоков и использующих их для нагула и нереста. Массовая гибель пеляди, чира, сига-пыжьяна и язя от телоханеллеза отмечалась осенью 1940 г. в р. Ляпин, левом притоке р. Северная Сосьва [8]. В р. Сыне возбудители телоханеллеза у сиговых рыб нами не обнаружены. С наступлением многоводного периода в низовьях Оби с 2014 г. по 2017 г. отмечается рост численности карповых рыб, поэтому необходим контроль зараженности паразитом, выявление охваченных эпизоотией их популяций и их усиленный вылов.



## Выводы

В уральских притоках нижней Оби за 25-летний период наблюдений не отмечено гибели от зараженности миксоспоридиями производителей сиговых рыб (пеляди, чира, сига-пыжьяна, ряпушки и тугуна), не выявлены миксоспоридии, способные вызывать недоразвитие гонад и, соответственно, приводить к пропуску нереста.

Для предотвращения эпизоотий следует проводить паразитарный контроль миксоспоридий *T. pyriformis* в связи с ростом численности популяций карповых рыб в бассейне нижней Оби.

В целом, за ряд лет отмечен тренд на снижение встречаемости у пеляди миксоспоридии *H. Zschokkei*, что, вероятно, является следствием снижения численности нерестового стада пеляди в нижней Оби в последнее десятилетие.

*Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума УрО РАН № 18-9-4-24.*

\*\*\*

1. Бауер О. Н., Лопухина А. М. Методика изучения влияния паразитов на продуктивность рыб в пределах ареала // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. I. Вильнюс, 1974. С. 132—137.

2. Бауер О. Н., Мусселиус В. А., Николаева В. М., Стрелков Ю. А. Ихтиопатология. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1977. 432 с.

3. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 131 с.

4. Богданов В. Д. Оценка современного состояния ресурсов сиговых рыб Нижней Оби // Материалы докладов II Всероссийской конференции с международ. участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере». Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2013. С. 20—22.

5. Догель В. А. Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 461 с.

6. Госькова О. А. Итоги многолетнего мониторинга воспроизводства сиговых рыб в реке Сыне (Нижняя Обь) // Тез. 9-го Международного научно-производственного совещания «Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб». Тюмень: Госрыбцентр, 2016. С. 22—24.

7. Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции. Свердловск, 1976. С. 50—68.

8. Петрушевский Г. К., Мосевич М. В., Щупаков И. Г. Фауна паразитов рыб Оби и Иртыша // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 67—96.

9. Петрушевский Г. К., Когтева Е. П. Влияние паразитарных заболеваний на упитанность рыб // Зоол. журнал. 1954. Т. 33, вып. 2. С. 395—405.

10. Размашкин Д. А., Кашковский В. В., Осипов А. С., Ширшов В. Я., Колесова В. Е. Паразитофауна сигов Нижней Оби и ее Уральских притоков // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 171. С. 72—83.

11. Титова С. Д. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1965. 172 с.

12. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Товарищество научн. изданий КМК, 2006. 596 с.

# КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 1

## THE COMPONENT COMMUNITIES OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 1

*Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов*  
*G. N. Dorovskikh, V. G. Stepanov*

*В работе содержатся сведения о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса и ерша в компонентных сообществах паразитов хариуса и ерша из не исследованных ранее в паразитологическом отношении водоемов Северо-Востока Европейской части России. Исследование является логическим продолжением публикаций по видовому составу ихтиопаразитов и паразитофауне рыб из ряда бассейнов рек этого обширного региона.*

*The work contains information about the component communities of parasites of grayling and ruff from the waters of the northeast of European Russia. The study is a logical continuation of publications on the species composition of parasites of fishes and parasite fauna of fish from several river basins in this vast region. The article presents information about the parasite fauna and the structure of component communities of parasites of grayling and ruff from a previously not investigated in relation to parasitological reservoirs.*

**Ключевые слова:** *рыба, паразиты, паразитофауна, компонентные сообщества.*  
**Keywords:** *fish, parasites, parasite fauna, component communities.*

### Введение

Представляемая работа, содержащая сведения о компонентных сообществах паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) и ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), является логическим продолжением публикаций по видовому составу ихтиопаразитов [43, 49, 51, 52] и паразитофауне рыб из ряда бассейнов рек Северо-Востока Европейской части России [46, 47, 56]. В публикации приведены данные о паразитофауне хариуса и ерша из ранее не исследованных в паразитологическом отношении водоемов.

Известно, что ихтиопаразиты — это прекрасные индикаторы состояния водной среды [5, 23, 64, 67, 96, 97, 120, 130, 131], а с разработкой учения об их сообществах появилась возможность оценивать нарушения структуры гидробиоценозов и популяций рыб [41, 53—55, 57, 80, 82, 83, 87, 107, 108, 110, 111, 115].

Показано, что по характеристикам компонентных сообществ паразитов рыб можно судить о состоянии водной среды [27, 41, 50, 54, 57]. В связи со стремительными изменениями, происходящими в природе, наблюдения, выполненные методически верно [45], приобретают определяющее значение, служа точкой отсчета для оценки степени нарушения экосистем.

Действительно, согласно биотической концепции контроля среды, экологическое состояние должно определяться не по уровням абиотических факторов, а по комплексу биотических показателей [1, 14, 15, 65, 66], включая состояние сообществ паразитических организмов как составной части любой экосистемы [5, 6, 8, 97].

Для реализации биотического подхода необходим набор методов получения оценок состояния сообществ, с помощью которых можно было бы отличить экологически благополучную экосистему от экосистемы, в которой произошли существенные изменения, вызванные внешними, в первую очередь антропогенными воздействиями. Тогда на некоторой шкале состояний сообществ можно будет установить границы стабильного существования экосистемы, т. е. таких пределов изменения биотических параметров, при которых экосистема сохраняет свое лицо [2]. В перечень таких методов должен быть включен и метод паразитологический.

Сегодня наблюдается тенденция постепенного смещения акцентов от оценки качества воды как ресурса в сторону оценки качества водной среды как местообитания и далее — в сторону оценки общего экологического состояния водных объектов [7, 125, 126]. О качестве водной среды с биологических позиций позволяет судить регистрация соответствующих аномальных состояний организма, популяции или сообщества [73]. В связи с этим представленные материалы могут послужить основой для сравнения с материалами, собранными в более позднее время.

Публикация материалов, не подвергнутых детальному анализу, вызвана желанием авторов сохранить их для последующих поколений исследователей, интересующихся биологией паразитарных сообществ и занимающихся оценкой изменения среды, в данном случае водоемов. У нас, похоже, уже не будет возможности самим осуществить детальное описание компонентных сообществ рыб этих водоемов, добрать и обработать недостающие материалы. Авторы надеются, что добытые ими данные пригодятся в будущем для оценки трансформации исследуемых водоемов.

## **Изучение паразитарных сообществ**

Сложилось представление о живой природе как о глубоко организованной и структурированной на самых различных уровнях саморегулирующейся системе. Становятся ясны некоторые количественные закономерности ее существования. В частности, доказано наличие биотаксологической структуры, отражающей системы взаимосвязи крупных таксономических групп, реально присутствующих и взаимодействующих в природе. Эта структура проявляется в закономерных отношениях размеров организмов. Обосновывается возможность

построения единой периодической системы организмов [92]. Известно, что виды, образующие последовательность ниш в зависимости от размера потребляемой пищи, могут формировать геометрические ряды, в которых вес тела приблизительно удваивается от одного вида к следующему [91]. Это явление получило название «правило Хатчинсона», и хотя оно подвергается критике, все-таки оно применимо к тем случаям, когда главным лимитирующим ресурсом служит какая-либо особенность пищи [21]. Установлена закономерность расположения критических уровней в иерархии ритмов систем. Она заключается в том, что иерархии ритмов любых систем соответствует иерархия критических уровней основных (базовых) переменных, определяемая геометрическими прогрессиями с модулями, принадлежащими последовательностям степенно-показательных функций числа Непера ( $e$ ) [58]. Обнаружен закономерный характер увеличения числа таксонов по мере снижения их ранга в мировой и региональных фаунах, что позволяет по известному составу только высших таксонов определять ориентировочную численность, а иногда и ранг низших, сравнивать по количественным критериям степень процветания и дивергенции у различных групп организмов. Предполагается, что на основе найденной закономерности может быть построена математическая модель процесса макроэволюции [19]. Можно привести еще массу примеров подобного рода. Однако надо отметить, что и ранние исследователи догадывались о существовании взаимосвязей организмов и рассматривали природные комплексы организмов не как их сумму, а как закономерно сложенные сообщества [61], под которыми понимают совокупности популяций разных видов, сосуществующих в пространстве и времени. Сообщество не просто сумма образующих его видов, но и совокупность взаимодействий между ними. Эти взаимодействия и придают сообществу эмерджентные свойства [12]. Другими словами, сообщество — это «...система организмов, живущих совместно и объединенных взаимными отношениями друг с другом и со средой их обитания» [91, с. 9]. П. Джиллер [21, с. 11] предлагает за термин сообщество оставить следующее содержание, предложенное в свое время Р. Уиттекером: сообщество — это «...сочетание популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих тем самым особую живую систему со своими собственными составом, структурой, взаимоотношениями со средой, развитием и функциями». На наш взгляд, между этими представлениями нет принципиальной разницы и они вполне соответствуют друг другу. Однако существуют и иные точки зрения на содержание понятия «сообщество». Например, некоторые теоретики называют сообществом просто произвольный набор видов [Vandermeer, 1972 цит. по: 21]. Другие говорят о сообществах птиц, насекомых, рыб и т. п. В этой ситуации, видимо, наиболее верна точка зрения М. Бигон с соавторами [12], считающих, что «в пределах иерархии местообитаний можно выделить сообщество любого размера, масштаба или уровня... Среди этих разных уровней ни один не является более оправданным, чем остальные. Приемлемым для изучения будет тот, который позволяет разрешить конкретные вопросы, интересующие эколога... Так, можно изучать сообщество лесных птиц или речных детритофагов, ...флору и фауну желудков обитающих в лесу оленей» [12, с. 116—117].

Эти представления проникли и в паразитологию. Как это происходило, прекрасно описано Е. Н. Павловским [77]. В частности, в этой работе критикуется представление Ч. Элтона о такой же организации сообщества паразитических организмов, как и сообществ свободно живущих организмов.

Еще в 1934 г. Е. Н. Павловский предложил термин паразитоценоз. Он писал: «...под такими сообществами понимается вся совокупность как животных, так и бактериальных организмов, обитающих в том или в другом биотопе организма хозяина и в хозяине в целом» [77, с. 23]. В. А. Догель [22] рассматривал паразитофауну как закономерно сложенное сообщество. К. И. Скрябин [89] указывал на необходимость изучения «социума паразитических организмов» в хозяевах. Популяционный подход к изучению и анализу многовидовых скоплений паразитов использовал В. Н. Беклемишев [9].

Эти представления складывались не на пустом месте. Еще в 19 веке были известны факты совместного обитания в хозяевах разных видов паразитов, некоторые последствия их взаимодействий. Имелись наблюдения о совместной передаче некоторых возбудителей заболеваний у жителей в очагах смешанных инвазий. Разрабатывались методы анализа сочетанных находок паразитов [68]. Этими разработками, естественно, занимались медики и ветеринары, которые учитывали и учитывают только патогенных возбудителей. Это привело к тому, что в медицине и ветеринарии содержание термина «паразитоценоз» существенно стало отличаться от понимания его Е. Н. Павловским. В связи с этим предложено совокупность патогенных организмов в одной особи хозяина именовать как «микрпаразитоценоз» [69]. Прекрасный очерк о становлении экологического направления в паразитологии и, в частности, истоков направления по изучению сообществ паразитов, написан А. П. Маркевичем [69]. На основе исследований сочетанных инфекций и инвазий был сформулирован парадокс Тимакова, который гласит, что патогенов больше, чем паразитов [цит. по: 3].

Таким образом, в 1930—1950-х гг. в СССР был заложен теоретический фундамент исследования многовидовых совокупностей паразитов и их сообществ.

С меньшей интенсивностью эти исследования продолжались в 1960—1980 гг. в бывшем СССР. В 1960-х гг. начались исследования паразитарных сообществ за рубежом [107—111]. В настоящее время это направление исследований интенсивно развивается как за рубежом, так и у нас в стране.

Приступая к обзору этих публикаций, поясним смысл, вкладываемый в понятие «сообщество» в этой работе, и приведем используемую терминологию.

Так, О. Н. Пугачев [80, с. 7], подведший итог работам по исследованию паразитарных сообществ вплоть до 1999 г. и заложивший методические основы их изучения у нас в стране, под сообществом понимает «...совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющую собой экологическое единство...» [13, с. 595]. Такая трактовка, в принципе, соответствует первоначальному мёбиусовскому его значению: как совокупности живых организмов в пределах однородного биотопа. В таком смысле сообщество может включать как организмы всех трофических уровней, так и только консументов [72], каковыми

являются паразиты. При этом взаимоотношения видов, в сообществе, видимо, более соответствуют «горизонтальной» модели — минимизации видовых отношений, т. е. возможно более полного разделения ниш, понимаемых как многомерная ниша Г. Хатчинсона [1957 цит. по: 78]. Это, в частности, было показано на примере сосуществования жаберных паразитов [23]. Сообщества видов — это группы видов, которые обычно (в статистическом смысле слова) встречаются совместно, что обусловлено сходством их отношений к факторам среды. В условиях сильной изменчивости факторов абиотической среды эти факторы будут иметь решающее влияние на состав сообщества. По мере уменьшения изменчивости физических факторов на первое место выходят биотические отношения, и тогда развиваются «биологически пригнанные» сообщества. Эти типы сообщества различаются тем, что первые составлены из видов, одинаково реагирующих на данные градиенты абиотических условий, вторые же — из видов, взаимно адаптированных к сосуществованию. Сообщества паразитов так же могут быть разделены на эти типы. Первый тип — это паразитарные сообщества северных районов, прежде всего Субарктики и тундры. В этих условиях, как известно [20, 93], для большинства видов животных ведущим механизмом регуляции численности становятся популяционные механизмы и резко возрастает непосредственное влияние климатических факторов на динамику численности господствующих видов. Компонентные сообщества в этих случаях состоят из ограниченного числа видов, способных осуществлять жизненный цикл в суровых и непостоянных условиях, взаимодействие паразитов ослаблено или даже отсутствует. Второй тип — сообщества более южных районов, где взаимодействия паразитов хорошо выражены, сообщества богаты видами. Возможно, эти типы сообществ и есть *зрелые и незрелые компонентные сообщества*, выделенные О. Н. Пугачевым [80].

О. Н. Пугачев [81] предложил обозначать совокупность паразитов одной особи хозяина термином *инфрасообщество*, широко используемым в зарубежной литературе [98, и др.]. За группой паразитов, населяющих популяцию хозяина, сохраняется наименование «*компонентное сообщество*», т. е. совокупность инфрасообществ в популяции хозяина [111]. Наконец, все компонентные сообщества и свободноживущие стадии паразитов в экосистеме именуется как *составное сообщество* [114]. Первый из терминов в большей мере соответствует понятию «паразитоценоз». Действительно, паразитоценоз — это понятие, «...на данном этапе исследований *характеризующее видовой состав обитателей* (курсив наш) некоторой части тела хозяина. На первых порах необходимо накопить большой фактический материал, чтобы на его основе можно было выявить закономерности структуры паразитоценозов» [77]. Далее он пишет: «Паразитоценоз является понятием исходным, которое знаменует новую постановку вопроса о соотношениях организма хозяина с его населением, к какой бы систематической группе ни принадлежали его сочлены. Именно такое обобщение сосредоточивает внимание на отношениях этих сочленов друг к другу и на суммарном действии на организм хозяина в период обитания их в той или в другой части его тела» (там же, с. 130). Указывается и подход к разработке этой проблемы: «...необходимо исходить от индивидуального материала, т. е. от каж-



дой отдельной особи интересующего нас хозяина во всей полноте ее паразитологического населения» [там же, с. 18].

Поскольку эта публикация затрагивает только компонентные сообщества паразитов рыб, то произведен обзор только тех публикаций, которые так или иначе затрагивают именно этот уровень изучения паразитарных сообществ.

Отметим, что изучение структуры инфрасообществ паразитов рыб, обзор литературы по этой проблеме осуществлены О. Н. Пугачевым [79—82, 123, 124]. Итогом этих работ стал вывод, о том что: «Инфрасообщества, в строгом смысле, не являются полноценными сообществами, а представляют собой особый их вид и по отношению к сообществам свободноживущих организмов выступают как «субсообщества». Их структура определяется взаимодействиями между паразитами, а также между ними и организмом хозяина» [80, с. 43], «...инфрасообщества паразитов речного гольяна характеризуются невысокой стабильностью и предсказуемостью. Тем не менее, выявляются некоторые закономерности и тенденции, которые отражают особенности экологии и расселения гольяна» [82, с. 206]. Цитируемым автором открыто существование перенасыщенных инфрасообществ, в 55 % из них доминируют виды, «заинтересованные» в гибели хозяина. «Насыщение» инфрасообществ наступает при 150 экз. паразитов 9—10 видов, у рыб бореального равнинного комплекса — при менее 100 особей паразитов 5—6 видов. На основании этих и других фактов О. Н. Пугачев [80] заключает, что инфрасообщества являются не изоляционистскими, а интерактивными.

Сразу укажем, что в этой работе вслед за О. Н. Пугачевым [80, 81], использованы понятия, заимствованные из иноязычной литературы: «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 сушией [98, 105, 111]; «виды-специалисты» — виды, встречающиеся только у рыб одного вида, рода [114] или даже семейства [116]; «виды-генералисты» — обычно приурочены к нескольким родам или семействам рыб [114, 116]. Теоретические тонкости, стоящие за этими понятиями, обсуждены О. Н. Пугачевым [80], он же считает, что такой подход имеет право на существование, т. к. представляет лишь оценку ширины ниши или степени специализации вида в экосистеме [21].

Тем не менее, несмотря на приведенные выше рассуждения, все же возникает вопрос об обосновании правомочности выделения паразитических сообществ, их относительной самостоятельности. Ключ к решению этого вопроса, видимо, лежит в идее иерархической организации экосистемы, изложенной Р. В. О'Нейлл с соавторами [122]. Смысл идеи заключен в том, что отдельные элементы системы могут быть выделены в соответствии с характерными скоростями процессов. Разным уровням иерархии отвечают разные скорости — чем выше уровень, тем ниже скорость процесса.

Справедливости ради отметим, что идея иерархической организации экосистем в этом виде высказывалась и отечественными исследователями [16]. Мысль об иерархической структуре экосистем поясняется на очень простом, наглядном

примере: «Разные популяции или иные компоненты системы существуют в разных временах и пространствах. Изменения состояний популяций планктонных водорослей могут происходить за несколько дней на площади в сотни квадратных метров. Изменения состояний популяций китов в естественных условиях требуют десятков лет на пространствах океана. От фитопланктона до кита тянется пищевая цепь, однако ни одно локальное состояние фитопланктона ни в один период протяженностью в несколько дней не может быть решающим. Поэтому, вообще говоря, стоит попытаться разбить систему на блоки, каждый из которых существует в своем времени и пространстве» [16, с. 11—12]. Элементы, входящие в один блок (подсистему), между собой взаимодействуют часто (сильно), а с элементами других блоков редко (слабо). Каждый блок отделен от других ограничивающей поверхностью, под которой понимают или реально ощутимую поверхность (кожу животного, дно водоема и т. п.), или же зону очень резкого градиента скоростей [122]. Подчеркивается, что именно нарушения полной связанности — характерная черта организации экосистем. Блокам одного уровня иерархии свойственны близкие скорости, и в принципе такие блоки могут взаимодействовать. Наличие в экосистеме процессов с существенно разными скоростями требует использования при их изучении разной пространственно-временной шкалы.

Исходя из сказанного, можно признать правомочность выделения сообществ паразитов. Согласно приведенной концепции возможно выделение в особые сообщества (блоки, подсистемы) кишечных паразитов, жаберных паразитов и т. п. Последнее не ново, еще Е. Н. Павловский под паразитоценозом подразумевал «...совокупность как животных, так и бактериальных организмов, обитающих в том или в другом биотопе организма хозяина и в хозяине в целом» [77, с. 23]. Поэтому, видимо, неслучайно, что большинство работ по изучению паразитарных сообществ выполнено на кишечных паразитах, т. к. «...у любых хозяев наиболее богатым и многообразным по видовому составу является паразитоценоз кишечника...» [там же, с. 26].

Анализируя публикации по сообществам и совокупностям ихтиопаразитов, мы пришли к выводу, что существующие исследования можно разделить на следующие направления:

- изучение сообществ паразитов отдельных органов и систем органов;
- изучение сочетаний различных видов паразитов у разных видов хозяев;
- изучение структуры сообществ паразитов, их реакции на различные факторы внешней среды на примере совокупностей паразитов отдельных органов и систем органов, в основном кишечника организма хозяина;
- исследование структуры многоклеточных паразитов и ее реакции на воздействие факторов среды 1-го и 2-го порядка;
- изучение структуры сообществ паразитов всех групп, включая одноклеточных.

В первом случае исследования в основном велись на примере кишечных (обзор см.: [62]; и др.) и жаберных (обзор см.: [23]; и др.) паразитов. Сформулированы основные принципы сосуществования паразитов в одном виде хозяина (по: [23] с добавлениями):



1. Паразиты, заражающие один и тот же вид хозяина, могут встречаться преимущественно на каком-либо участке водоема, отсутствуя или редко встречаясь в другом.

2. Паразиты определенного вида могут быть приурочены только или преимущественно к какому-либо участку водоема.

3. Паразиты, принадлежащие к одному хозяину, могут быть разделены во времени.

4. Разные виды паразитов, поражающие один вид рыбы, могут быть приурочены к разным возрастным группам хозяина.

5. Паразиты разных видов могут быть сосредоточены в разных одновозрастных особях хозяина.

6. Разобшение паразитов может осуществляться за счет различий в годовой динамике их численности.

7. Паразиты в пределах одной особи хозяина часто разделены в той или иной мере пространственно, будучи приурочены, в случае жаберного паразитоценоза, к разным жабрам, секторам или частям жаберных лепестков, в случае кишечного паразитоценоза — к разным участкам кишечника и пищеварительных желез.

Показано, что паразиты и в одной особи хозяина формируют скопления. На примере червей р. *Dactylogyrus* установлена зависимость между интенсивностью заражения и числом групп этих организмов, а также и числом их особей в этих группах. Эти группы могут состоять не только из червей одного вида, но и из особей разных видов. Дактилогирусы в разные периоды летнего сезона года образуют неодинаковое число групп, также меняется и доля червей, участвующих в их образовании, что, по-видимому, связано с изменением возрастного состава популяций этих видов червей [25].

К этим работам тесно примыкает исследование биологического разнообразия и микротопического распределения глазных гельминтов у пресноводных рыб А. А. Шигина [94]. Итогом этого исследования стало заключение, что совместное паразитирование в одной особи или популяции хозяина глазных гельминтов — явление не случайное, а скорее закономерное, что определяется сходством жизненных циклов и единой жизненной стратегией этих паразитов. Показано отсутствие между членами ассоциации глазных гельминтов конкурентных отношений и извлечение обоюдной (типа протокооперации) или хотя бы односторонней (типа комменсализма) выгоды от их совместного паразитирования. Высказано мнение, что биологической предпосылкой для формирования глазного паразитоценоза рыб стали тесные трофические связи рыб и рыбоядных птиц, предоопределившие надежную передачу инвазионного начала от первых ко вторым.

Второе направление курировал В. А. Ройтман. Им разработаны методические подходы к изучению многовидовых скоплений паразитов, базирующиеся на представлении, что структура паразитарных совокупностей построена из нескольких иерархически соподчиненных звеньев: ассамблеи — гильдии — элементарные гильдии — особь [84]. Ассамблеи состоят из совокупностей популяций паразитических организмов разных видов, входящих в сообщество организмов биоценоза, независимо от положения их таксонов в системе соответствующей

щих групп. В состав ассамблей входят все стадии паразитов, встречающихся у всех видов хозяев разных категорий, и их свободноживущие стадии во внешней среде. Отдельные компоненты ассамблей могут иметь между собой те или иные типы ценотических связей, или таковые могут отсутствовать. Ассамблеи, в свою очередь, включают совокупности особей из популяций одного или нескольких видов паразитов, колонизирующих популяцию одного или нескольких видов хозяев, но локализующихся в их организме в определенных морфо-физиологических условиях, или же обитающих во внешней среде — в относительно одинаковых условиях. Такие группировки особей у паразитов трактуются в понимании Р. Б. Рут [128] как гильдии, т. е. как группы видов, которые тесно связаны друг с другом своими нишами в пределах сообщества или, по-другому говоря, как группы видов, использующих определенный ресурс или совокупность ресурсов функционально сходным образом [121]. Этот термин уже использовался при исследовании паразитарных сообществ [109, 129]. Элементарные гильдии — это группировки особей паразитов из разных гильдий, паразитирующие у особи хозяина или встречающиеся на свободноживущих стадиях в микроусловиях внешней среды. Исследования на этом уровне имеют важное значение, т. к. элементарные гильдии, по-видимому, служат аренами наиболее интенсивных межвидовых и внутривидовых взаимодействий.

Выполненные исследования позволили заключить [60, 85, 86], что «комбинаторная структура гильдий эндопаразитов и ее динамика в пространстве и времени определяются источником, из которого происходит их пополнение, и механизмами передачи рекрутов в мишень гильдии (элементарной гильдии). Эти процессы обусловлены действием сложного комплекса факторов и протекают в среде, окружающей паразита и его хозяина. Интенсивность (уровень) и траектории (пути), с которыми виды паразитов обмениваются между разными видами хозяев, относятся к числу основных факторов, обуславливающих передачу личиночных гемипопуляций паразитов через популяции промежуточных хозяев в популяцию окончательного хозяина. В свою очередь, этот обмен зависит от плотности популяции хозяев, условий их питания и состава пищи, а также (определяется?) специфичностью видов паразитов» [85, с. 139]. Последние положения подтверждают выводы других исследователей [112, 117, 119].

Третье направление родилось за рубежом и связано с пионерными работами Дж. Холмса [107—111], К. Кеннеди [99, 105, 113, 117, и др.], А. Добсона и М. Робертса [100] и др. Этими исследованиями были заложены основы количественных описаний сообществ, начаты исследования путей их формирования и причин, влияющих на этот процесс, изучались взаимосвязи паразитов в организме хозяина и на популяционном уровне. В качестве основных показателей для характеристики сообществ использованы количество видов ( $S$ ) и их численность ( $N$ ). Большое внимание уделялось методической основе этих исследований. В частности, тщательно изучали зависимость числа найденных видов кишечных паразитов от числа исследованных рыб [106, 118, 127; и др.]. Показано, что большинство особей хозяина заражены одним видом паразита [113], а видовое богатство сообщества больше определяется средой обитания хозяина, нежели его происхождением и историей [99]. На количественный и видовой состав

сообществ гельминтов не влияют ни размер бассейна, ни наличие рыбацких птиц. На примере паразитарных сообществ угря, установлена криволинейность зависимости максимального количества видов в инфрасообществах от числа видов в компонентном сообществе, количества видов на одной вскрытой рыбе от числа видов в компонентном сообществе. Показали [118], что эти зависимости описываются полиномиальной или логарифмической функциями. Пришли к выводу о слабой зависимости инфрасообществ от компонентных сообществ и их насыщении на более низких уровнях, чем насыщение компонентных сообществ. Этими же авторами [118] описана строгая линейная зависимость после двойного логарифмирования максимального числа видов в компонентном сообществе от числа исследованных компонентных сообществ; степенная зависимость или линейная при двойном логарифмировании максимального количества видов в компонентном сообществе от общего числа видов у этого вида хозяина в данном районе. Эти же авторы отметили, что для сообществ реликтовых хозяев определить подобные зависимости не удалось. На основе проделанных работ заключено [116], что в паразитарных сообществах протекают стохастические процессы, поэтому их состав и структура непредсказуемы. Забегая вперед, скажем, что О. Н. Пугачевым [80] на материалах по паразитам пресноводных рыб Северной Азии эти выводы не подтверждены. Однако, несмотря на это, О. Н. Пугачев [80] считает, что в цитированных работах содержатся весьма интересные и важные выводы, для понимания природы паразитарных сообществ и процессов, протекающих в них. Выдвинут ряд гипотез, которые хоть и основаны на ограниченном первичном материале, тем не менее, показывают направления дальнейших работ.

Четвертое направление, разрабатываемое О. Н. Пугачевым [80—82, 123, 124], несмотря на свою органическую связь с третьим направлением, поскольку базируется на результатах работ выше цитированных авторов, все-таки по ряду причин должно быть выделено как самостоятельное. Во-первых, работа базируется на несравненно большем материале (описания О. Н. Пугачева выполнены с учетом всех найденных видов многоклеточных паразитов; другие авторы чаще учитывают только кишечных паразитов); во-вторых, материал собран с несравненно большей территории (Северная Азия), чем во всех предыдущих работах (в основном Британские острова); в-третьих, произведена тщательнейшая методическая проработка возможных подходов к анализу сообществ; в-четвертых, в этом исследовании задействован в полной мере подготовленный еще в 1930—1950-х гг. паразитологами СССР теоретический фундамент исследования многовидовых совокупностей паразитов и их сообществ.

Для описания состояния сообщества паразитов предложено использовать индексы [80—82], применяющиеся для характеристики сообществ свободноживущих организмов [70]: индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона, индекс выравниваемости видов в сообществе по обилию, непараметрический индекс доминирования Бергера-Паркера и др.

Анализ [29, 81] структуры и разнообразия компонентных сообществ отдельных видов рыб показал, что сообщества могут быть сбалансированными или зрелыми и несбалансированными или незрелыми.

Сразу уточним, что *под структурой понимается устойчивая картина взаимных отношений элементов целостного объекта*. Структура выявляется лишь как что-то общее в различных объектах [74, с. 112, 116]. Структуры в биологическом мире являются выражением определенных процессов [11, с. 49].

О. Н. Пугачевым [80] установлено следующее:

1. У рыб (микижа, кунджа, ряпушка, щука), образующих локальные группировки в одном бассейне, показатели компонентного сообщества адекватно отражают особенности конкретных местообитаний.

2. При объединении в одну выборку данных от нескольких группировок хозяев (мальма, ленок, хариус, чир, щука) резко падают значения индексов Шеннона и выравненности видов по обилию.

3. Компонентные сообщества молоди рыб характеризуются как несбалансированные, с возрастом рыб они становятся зрелыми (нерка, валец, серебряный карась).

4. Резкие изменения спектра питания, связанные с возрастом или достижением определенных размеров, дестабилизируют сообщества (нерка, окунь).

5. Непродолжительные катадромные и анадромные миграции не оказывают существенного влияния на сбалансированность сообществ (белый голец, мальма), наоборот продолжительные морские нагульные миграции способствуют формированию незрелых, хотя и богатых видами сообществ, которые по величине основных индексов похожи на таковые у годовиков, не совершавших миграций в море (нерка).

6. Нерестовые миграции у лососевых рыб ведут к дестабилизации сообществ (омуль). У карповых рыб преднерестовые состояния и нерест вызывают стабилизацию сообществ, повышают их разнообразие (речной гольян, сибирский голец). У тех и других в сообществах преобладают автогенные специалисты.

7. На сообществах паразитов налима показана их дестабилизация в результате сезонных миграций рыбы.

8. Сообщество дестабилизируется и в период начавшегося заражения каким-либо паразитом рыбы (озерный гольян).

9. На сообществе муксуна в дельте р. Лены показана связь несбалансированности сообществ с переловами и резким снижением численности хозяина.

В целом О. Н. Пугачевым [80] показано, что индексы доминирования, выравненности видов по обилию и индекс Шеннона отражают условия существования компонентных сообществ, а в пространстве географических координат — ареал хозяина и условия его существования, т. е. действительно являются чувствительными интегральными показателями; компонентные сообщества вполне предсказуемы, что выражается в закономерном распределении показателей их структуры и разнообразия в пространстве географических координат; структура их определяется факторами внешней среды и биологией хозяина. На компонентных сообществах паразитов гольяна обыкновенного из водоемов Карелии, Кольского полуострова и Северной Азии получены данные, свидетельствующие об их различии по разнообразию и обилию. Однако наблюдается тенденция к снижению разнообразия, выравненности сообществ и возрастанию индекса доминирования при удалении от предполагаемого центра происхождения р. *Phoxinus* [82].

Как известно [10, 17, 63, 88, 90, 95; и др.], паразиты регулируют численность хозяина, охраняют биоценоз от проникновения в него чуждых элементов, выступают катализаторами метаболических процессов и механизмом микроэволюции свободноживущих представителей биома. Эти функции они выполняют в разных климатических зонах при разном видовом составе и хозяев, и самих паразитов, не остается постоянной и их количественная представленность. Общность задач, решаемых паразитами, предполагает и наличие общности в организации паразитарных сообществ, только входя в состав которых паразиты и могут выполнить перечисленные функции. По-другому говоря, есть ли что-то общее в организации компонентных сообществ паразитов разных видов и групп рыб, в разных водоемах, в разных климатических условиях и т. д.? Как, за счет чего достигается эта общность, если она имеется? Как реагируют сообщества на воздействие различных факторов среды 1-го и 2-го порядка, можно ли по состоянию сообщества продиагностировать состояние биоценоза, в который оно входит?

Перечисленные вопросы не новы, они, как это и показано выше, решались и другими исследователями. Однако в выделенном пятом направлении к их решению подошли несколько по-иному, а именно, помимо использования теперь уже общепринятого и общепризнанного описания компонентных сообществ эти описания выполнены с учетом одноклеточных паразитов, а также с учетом не только численности паразитов, но и их биомассы или условной биомассы, предложен графический способ отражения структуры сообщества и количественная оценка ее нарушения [27, 30, 33, 34, 35—39, 44, 101—104].

В этом случае исходили из того, что именно одноклеточные существа в силу своей многочисленности и высокой скорости размножения оказывают на среду более интенсивное влияние, нежели многоклеточные организмы. Поэтому интересно рассмотреть структуру сообщества с учетом численности и биомассы одноклеточных их сочленов.

Биомасса — более универсальная мера обилия [70]. Это более прямая оценка использования ресурса, чем число особей, что на примере трематод [95] показано и в отношении паразитов. Она также позволяет сравнивать разнообразие организмов разного таксономического уровня, к примеру, инфузорий и ленточных червей. Одно из важнейших неудобств использования биомассы как меры обилия в том, что материал невозможно собирать случайным образом. Требуются специальные исследования, заранее направленные на сбор данных о биомассе организмов.

Определение веса тела, особенно мелких организмов, весьма сложно и технически, и методически. Поэтому не случайно, что работ, связанных с определением биомассы паразитов, крайне мало (обзор см.: [30]). Предложена методика определения сырого веса тела пресноводных моногеней [31], но она не позволяет оценить биомассу других групп организмов.

Для получения представлений о весе тела организмов можно воспользоваться приведенными линейными размерами вида, использованными в свое время Л. Л. Численко [92]. Под ними понимается среднее геометрическое из максимальных значений длины, ширины и высоты тела паразита данного вида при



условии, что выбранные промеры в достаточной степени отражают объем измеряемой особи, т. е. без учета всевозможных длинных и тонких придатков. Удельный вес тела паразитов принимаем равным  $1.0 \text{ г/см}^3$ . Приведенный линейный размер вида умножаем на число его особей и получаем значение «условной биомассы», которую уже можно использовать как характеристику вида в составе рассматриваемого компонентного сообщества, характеризующегося имеющейся выборкой.

Методические, технические и статистические тонкости работы при использовании этого показателя изложены в соответствующих работах [40, 41, 45, 48].

Для характеристики компонентных сообществ предложено [54] делать расчеты тех же индексов, что применяет О. Н. Пугачев [80], но наряду с численностью паразитов использовать значения их биомасс или условных биомасс и для характеристики сообществ брать оба варианта индексов, обращая внимание на согласованность их значений.

Сообщества паразитов, как и свободно живущих организмов [58], состоят из групп видов [33, 37, и др.], различающихся по аллометрическим показателям, что обусловлено неслучайностью размеров и веса тела паразитических видов [38, 92] и соотношения их условных биомасс внутри сообщества [27, 38, и др.].

При анализе структуры морских экосистем А. В. Жирмунский и В. И. Кузьмин [58] использовали данные по биомассе видов, составляющих донные сообщества и обрастания. Значения биомасс разных видов наносили на графики, на которых по абсциссе откладывали номера видов в последовательном ряду по уменьшающейся биомассе, а по ординате — биомассы ( $\text{г/м}^2$ ; обе шкалы — логарифмические). Рассмотрение графиков показало, что значения биомасс видов сообщества позволяют провести через них вариационную кривую, которая достаточно четко разделяется на участки. Точки одного участка, как правило, лежат на общем отрезке, наклон которого отличается от наклона отрезков, соединяющих предыдущие или последующие точки. Реже первые точки последующего участка резко отрываются по значениям от последующих точек предыдущего участка. Следовательно, имеется неоднородность в распределении точек, своего рода «квантованность» ряда их значений. Далее разделили биомассу доминирующего вида на 15 и через полученную на ординате величину провели прямую, параллельную абсциссе. Для этих сообществ такую операцию проделали четыре раза, в результате получили четыре расчетных критических уровня и четыре аллометрических участка между ними. Начало последней операции с доминирующего вида вполне оправдано, т. к. именно популяционные свойства доминантов определяют функциональные свойства биогеоценозов [20]. Таким образом, выявляется видовая структура сообщества, состоящая из нескольких подструктур, каждая из которых занимает диапазон  $e^e = 15.15$ . Аналогичная картина была ими получена в 67 из 69 проанализированных вариационных кривых различных донных сообществ — литоральных и sublиторальных, с мягких и твердых грунтов, изученных различными методами и разными исследователями.

Для опровержения этого вывода была предпринята неоднократная попытка показать, что в паразитических сообществах такой структуры не выявляется. Однако во всех случаях обработка данных по сообществам паразитов приводила

к одному и тому же результату, подтверждающему наличие такой структуры [27, 30, 32, 35—38, 40].

Это неслучайно, т. к. при распределении видов по длине тела и приведенным линейным размерам в пределах некоторых главнейших конструктивных типов организмов, как и при сопоставлении крупных таксономических групп, выявляется всегда одна и та же определенная структура отношений размеров организмов. Помимо равенства расстояний между вершинами кривых и соответствия их обычному эталону 0.5 л. е., отмечается и приблизительная симметрия большинства кривых и их одновершинность. Это свидетельствует о том, что между размерами, в том числе и паразитических организмов, принадлежащих различным таксонам, существует определенная зависимость [92]. Сделали попытку выяснить, имеется ли какая-либо упорядоченность в размерах тела паразитов в пределах паразитофауны одного вида хозяина, в данном случае гольяна обыкновенного. Распределения видов по длине и приведенным линейным размерам тела выглядят как многовершинные кривые. После их сглаживания методом скользящей средней выяснилось упорядоченное расположение вершин, что говорит о неслучайности размеров тела видов в составе паразитофауны гольяна. Вершины следуют с интервалом кратным 0.5 л. е. или близким к нему [38]. При обработке этих данных по методике А. В. Жирмунского и В. И. Кузьмина [58] виды по длине тела разделились на пять групп, по приведенным линейным размерам тела — на четыре, в пределах каждой из групп точки видов лежали на соответствующих отрезках прямых. Большая упорядоченность в расположении точек отмечена при использовании приведенных линейных размеров тела [28].

Таким образом, виды в составе компонентных сообществ действительно делятся на группы в соответствии со своими размерами и численностью.

Неслучайна и численность локальных гемипопуляций (локальная группировка) паразитов, под которой понимается группировка определенной фазы жизненного цикла паразита в одной особи хозяина или свободноживущих фаз в какой-либо микростации [18]. Система «паразит-хозяин», как и любая система, подвержена процессу развития, который начинается увеличением числа особей паразита, приходящихся на особь хозяина. Со временем темпы прироста численности локальных гемипопуляций паразита падают, что приводит к аллометрической модели или модели неравномерного роста. Точки изменения темпа прироста численности локальных группировок паразита в двойных логарифмических координатах отмечаются перегибом вариационных рядов. При этих значениях интенсивности инвазии система «паразит-хозяин» приходит в неравновесное состояние и либо разрушается при гибели или излечении хозяина, либо при переходе заболевания в хроническое состояние вступает в новое относительное равновесие с иными механизмами саморегуляции. Следовательно, локальные гемипопуляции паразитов развиваются по аллометрической модели, а изломы вариационных рядов численности локальных группировок паразитов характеризуют пороговые (критические) значения интенсивности заражения ими своих хозяев. Последовательность критических значений численности локальных гемипопуляций образует геометрическую прогрессию: 1, 15, 230, 3500 и т. д. Подробный обзор таких сведений сделан ранее [26, 27, 42]. Выделение этих чис-

ленностей основано на заключении А. В. Жирмунского и В. И. Кузьмина [58], что численностям особей и их групп у разных видов живых организмов присущи стабильные значения критических численностей, которые соответствуют геометрической прогрессии с начальным числом, равным ей.

Изменение характеристик сообщества происходит при сезонной смене генераций видов паразитов [41, 44] и сброса в водоемы загрязняющих стоков [30, 33, 34, 35—37]. Это отражается на величине индексов, характеризующих сообщество, и в нарушении структуры паразитарного сообщества, определяемого величинами условных биомасс, образующих его видов.

Исследование поведения указанных показателей на примере компонентных сообществ паразитов нескольких видов рыб из разных водоемов северо-востока Европейской части России позволило заключить:

- экологически благополучный водоем характеризуется наличием в структуре компонентного сообщества паразитов рыб трех групп видов, точки условных биомасс которых лежат на соответствующих отрезках прямой линии;

- на начальных этапах нарушения гидробиоценоза в компонентном сообществе паразитов рыб появляются виды, точки условных биомасс которых не ложатся на соответствующие отрезки прямой линии;

- при значительной деградации гидробиоценоза наблюдается уменьшение числа групп паразитов и в первой из них (нумерация групп произведена сверху вниз) нарушается правильность в расположении точек условных биомасс видов, входящих в эту группу. Сохранившиеся виды как бы стремятся занять в сообществе лидирующее положение, что ведет к их перераспределению по группам.

Для получения количественной оценки нарушений структуры компонентного сообщества предложено вычислять ошибку уравнений регрессии для каждой группы видов в отдельности с последующим суммированием значений ошибки по всем группам сообщества [39]. В экологически благополучных и незначительно загрязненных местах водоемов сумма ошибок уравнений регрессии, судя по имеющимся к этому времени данным, не превышает 0.250.

Таким образом, последнее направление исследований компонентных сообществ паразитов преследует цель выяснить общность в их организации, особенности реакции этой общности на различные факторы среды 1-го и 2-го порядка, количественную оценку этих реакций, которая позволила бы определять степень нарушения биоценоза.

Однако перечисленными направлениями исследования сообществ паразитов не исчерпываются.

Получены весьма интересные результаты методом математического моделирования паразитоценоза. Показано, как может меняться состояние паразитоценоза, находящегося в некотором равновесном состоянии, при изменении внешних условий: небольшие осцилляции около равновесного состояния могут перерасти в хаотические непериодические колебания вплоть до гибели системы [4].

Интенсивно проводится изучение «паразитокосмоса» организма клещей, включающий в качестве симбионтов не только возбудителей болезней, но и энтомопатогенные организмы (Алексеев, 1989, цит. по: [3]).



Работы, в некоторой степени связанные с изучением структуры паразитарных сообществ, в частности серебристой чайки, проводятся под руководством Н. М. Пронина [71].

Исходя из сделанного обзора публикаций, посвященных изучению паразитарных сообществ, сделаны следующие выводы:

1. Исследования паразитарных сообществ в настоящее время ведутся по нескольким направлениям в зависимости от полноты охвата населения организма хозяина (паразиты отдельных органов и систем органов; изучение сочетаний различных видов паразитов у разных видов хозяев; все многоклеточные паразиты, заселяющие хозяина; все паразиты, включая одноклеточных, заселяющие хозяина).

2. Совместное паразитирование в одной особи или популяции хозяина разных видов паразитов явление не случайное, а скорее закономерное.

3. Между членами паразитарных сообществ отсутствуют или ослаблены конкурентные отношения.

4. Биологической предпосылкой для формирования глазного паразитоценоза рыб стали тесные трофические связи рыб и рыбоядных птиц [94].

5. Состав жаберного паразитоценоза определяется не только факторами внешней среды и резистентностью организма хозяина, но и конкурентными и другими формами взаимоотношений самих паразитов. Последние могут также влиять на пространственную структуру и численность микропопуляций паразитов [24].

6. Паразиты и в одной особи хозяина часто формируют скопления. На примере червей р. *Dactylogyrus* установлена зависимость между интенсивностью заражения и числом групп этих организмов, а также и числом их особей в этих группах. Группы могут состоять не только из червей одного вида, но и из особей разных видов [25].

7. Существуют перенасыщенные инфрасообщества [80].

8. Инфрасообщества являются не изоляционистскими, а интерактивными [80].

9. Компонентные сообщества могут быть сбалансированными или зрелыми и несбалансированными или незрелыми [80, 81].

10. Индексы доминирования, выравниваемости видов по обилию и индекс Шеннона отражают условия существования компонентных сообществ, а в пространстве географических координат — ареал хозяина и условия его существования, т. е. являются чувствительными интегральными показателями [80].

11. Компонентные сообщества вполне предсказуемы, что выражается в закономерном распределении показателей их структуры и разнообразия в пространстве географических координат; структура их определяется факторами внешней среды и биологией хозяина [80].

12. Компонентные сообщества паразитов состоят из групп видов [32, 35, и др.], различающихся по аллометрическим показателям, что обусловлено неслучайностью размеров и веса тела паразитических видов [36, 92] и соотношения их условных биомасс внутри сообщества [27, 35].

13. Локальные гемипопуляции паразитов развиваются по аллометрической модели. Последовательность критических численностей локальных группиро-

вок образует геометрическую прогрессию со значениями, близкими 1, 15, 230, 3500 и т. д. [26, 27].

14. Изменение характеристик компонентного сообщества происходит при сезонной смене генераций видов паразитов [40, 44] и сброса в водоемы загрязняющих стоков [30, 33, 34—37]. Это отражается на величине индексов, характеризующих сообщество, и в нарушении структуры паразитарного сообщества, определяемого величинами условных биомасс, образующих его видов.

15. По мере деградации гидробиоценоза наблюдается уменьшение в сообществе числа групп паразитов, выделенных по соотношению величин их условных биомасс, и в первой группе (нумерация групп произведена сверху вниз) нарушается правильность в расположении точек условных биомасс видов, входящих в эту группу [30, 33—37].

16. Для получения количественной оценки нарушений структуры компонентного сообщества предложено вычислять ошибку уравнений регрессии для каждой группы видов в отдельности с последующим суммированием значений ошибки по всем группам сообщества. В экологически благополучных и незначительно загрязненных местах водоемов сумма ошибок уравнений регрессии, судя по имеющимся к этому времени данным, не превышает 0.250 [40].

### **Обработка материала по компонентным сообществам паразитов рыб**

Для описания состояния компонентных сообществ паразитов хариуса и ерша использовали индексы [79, 80, 82, 83], применяющиеся для характеристики сообществ свободноживущих организмов [70]. Расчеты индексов сделаны как по численности паразитов, так и по значению их условной биомассы [40, 45, 48, 104]. Условная биомасса — приведенный линейный размер паразита, умноженный на число найденных его особей [40]. Приведенный линейный размер — средняя геометрическая из максимальных значений длины, высоты и ширины особей данного вида паразита [92]. При описании структуры компонентных сообществ паразитов хариуса и ерша использовали максимальные размеры тела их паразитов, взятых из [75, 76]. Приведенные линейные размеры паразитов, входящих в состав компонентных сообществ паразитов хариуса и ерша из обследованных водоемов, приведены в частях 2 и 4 этого исследования.

В работе использованы следующие индексы:

1. Индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона:

$H'_n = -\sum p_{i1} \ln p_{i1}$ , где  $p_{i1}$  — относительное обилие  $i$ -го вида ( $n_i/N$ );

$H'_b = -\sum p_{i2} \ln p_{i2}$ , где  $p_{i2}$  — относительная биомасса  $i$ -го вида ( $b_i/B_T$ ).

2. Выравненность видов в сообществе рассчитывали по формуле:

$E_n = H'_n / \ln S$ , где  $S$  — количество видов в сообществе;

$E_b = H'_b / \ln B_T$ , где  $B_T$  — общая биомасса или условная биомасса всех особей паразитов всех видов в сообществе.

3. Индекс Бергера-Паркера использовали для выявления отношений доминирования видов в сообществах:

$d_n = N_{\max} / N_T$ , где  $N_{\max}$  — общее число особей доминантного вида и  $N_T$  — общее количество паразитов в сообществе;

$d_b = B_{\max} / B_T$ , где  $B_{\max}$  — условная биомасса доминантного вида и  $B_T$  — общая биомасса или условная биомасса всех особей паразитов всех видов в сообществе.

### **Метод построения «графической структуры» компонентных сообществ паразитов рыб**

При графическом изображении структуры компонентных сообществ паразитов хариуса и ерша в качестве количественной характеристики видов паразитов использовали их условную биомассу [40].

Значения условных биомасс разных видов паразитов наносили на график (см. рис. в др. частях этой работы), на котором по оси абсцисс откладывали номера видов в последовательном ряду по уменьшающейся условной биомассе, а по оси ординат — условную биомассу (все значения переведены в натуральный логарифм). Логарифмическая шкала является равномерной по отношению к организмам любого размера и показывает относительные величины, а не абсолютные [92]. На графике точки одного участка, как правило, лежат на общем отрезке, наклон которого отличается от наклона отрезков, соединяющих предыдущие или последующие точки, образуя вариационную кривую.

Структуру сообщества определяет доминирующий по биомассе вид [20]. На графике по оси ординат через полученное максимальное значение величины доминирующего по биомассе вида проводится прямая, параллельная абсциссе. Это верхняя критическая граница. Граница последующего критического уровня между группами рассчитывалась делением предыдущего значения на 15.15 [58]. Таким же образом определялись все остальные критические уровни, которые оказывались на расстоянии равном 15.15 у. е. Расчетные критические уровни попадают в промежутки между группами точек, отделяя их друг от друга. Таким образом, структура компонентного сообщества паразитов состоит из нескольких подструктур [27].

По каждому отдельному структурному уровню проводили регрессионный анализ, который дает возможность установить закономерность количественного изменения одного признака при изменении другого [59]. В анализе структур компонентных сообществ паразитов рыб — это изменение угла наклона теоретически построенной прямой к линии точек данных условных биомасс. Чем сильнее связь между варьирующими значениями, тем ближе линия регрессии к эмпирической прямой, и, наоборот, чем слабее связь между варьирующими признаками, тем более отклонена линия регрессии. Для оценки меры соответствия изучаемой взаимосвязи вычисляли ее ошибку ( $m_y \cdot x$ ).

### **Основные понятия, используемые при описании компонентных сообществ паразитов рыб**

*Автогенные виды* — виды, которые заканчивают свой жизненный цикл в пределах водной экосистемы [98, 111].

*Аллогенные виды* — виды, которые используют рыб и беспозвоночных в качестве промежуточных хозяев, заканчивая свое развитие в птицах и млекопитающих [98, 111].

*Виды-специалисты* — виды, которые встречаются у рыб данного вида или рода [116].

*Виды-генералисты* — виды, которые встречаются обычно у нескольких родов или семейств рыб [116].

*Зрелые сообщества* — сообщества, которые характеризуются высокими значениями индексов Шеннона и выравненности видов по обилию, но низкими значениями индекса доминирования [80], находятся в водоемах, расположенных на старых в геологическом отношении территориях [41].

*Инфрасообщество* — совокупность паразитов одной особи хозяина [98].

*Компонентное сообщество* — совокупность всех инфрасообществ в данной популяции хозяина [110].

*Незрелые сообщества* — сообщества, которые характеризуются низкими значениями индекса Шеннона, индекса выравненности видов по обилию и высокими значениями индекса доминирования [80], находятся в водоемах, расположенных на молодых в геологическом отношении территориях [41].

*Приведенный линейный размер* — средняя геометрическая из длины, высоты и ширины максимальной по размерам особи данного вида паразита [92].

*Сообщество в состоянии сформированности* — сообщество, которое характеризуется небольшими величинами индекса доминирования, высокими — индекса Шеннона и выравненности видов, максимальным числом видов для данного водоема, наличием в структуре, выделенной по соотношению условных биомасс составляющих его видов, трех групп паразитов, точки условных биомасс которых точно ложатся на отрезки прямых линий. Виды в основном представлены зрелыми особями и личиночными стадиями паразитов [41].

*Сообщество в состоянии формирования* имеет низкие значения индекса Шеннона, часто высокие — индекса доминирования, небольшое видовое разнообразие, наличие двух-трех групп паразитов в структуре, отклонение точек условных биомасс от прямой регрессии. Сообщество состоит из молодых особей и личиночных стадий паразитов [41].

*Сообщество в состоянии разрушения* отличается низкими значениями индекса доминирования, бедным видовым разнообразием, его структура образована одной-двумя группами видов. Паразиты представлены зрелыми, яйцекладущими и отмирающими особями, имеются личиночные стадии паразитов [41].

*Условная биомасса* — приведенный линейный размер вида, умноженный на число найденных его особей [40].

\* \* \*

1. Абакумов В. А. Гидробиологический мониторинг поверхностных вод // Гидробиологический журнал. 1991. Т. 27, вып. 3. С. 3—8.

2. Абакумов В. А., Булгаков Н. Г., Левич А. П., Мамихин С. В., Никитина Е. П., Никулин В. А., Сухов С. В. Аналитическая информационная система «Экология пре-

сных вод России» как инструмент биологических исследований // Вестник МГУ. Сер. Биология. 2000. Т. 2. С. 38—42.

3. Алексеев А. Н. Система клещ-возбудитель и ее эмерджентные свойства. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1993. 203 с.

4. Алексеев В. В., Корниловский А. Н. Численное исследование стохастического поведения простой биологической системы // Биофизика. 1982. Т. 27, вып. 5. С. 890—894.

5. Аникиева Л. В. Влияние сточных вод Сегежского целлюлозно-бумажного комбината на гельминтофауну рыб Выгозера // Экология паразитических организмов в биоценозах Севера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 83—94.

6. Банина Н. Н. Апиозомы как паразитические организмы // Известия ГосНИОРХ. 1976. Т. 105. С. 58—468.

7. Баянов Н. Г. ООПТ и совершенствование мониторинга водных экосистем в России // Астраханский Вестник экологического образования. 2013. Т. 4, вып. 26. С. 82—88.

8. Беэр С. А. Основы паразитологического мониторинга // Мониторинг биоразнообразия. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 1997. С. 189—194.

9. Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 1951. Т. 56 (5). С. 3—30.

10. Беклемишев В. Н. Биологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 520 с.

11. Берталанфи Л. Общая теория систем — обзор проблем и результатов // Системные исследования. М.: Наука, 1969. С. 30—54.

12. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.

13. Биологический энциклопедический словарь. Гл. ред. М. С. Гиляров; Редколлегия: А. А. Баев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.

14. Булгаков Н. Г. Индикация состояния природных экосистем и нормирование факторов окружающей среды. Обзор существующих подходов // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122, № 2. С. 115—135.

15. Булгаков Н. Г., Левич А. П., Барабаш А. Л., Юзбеков А. К. Демография и заболеваемость в регионах России как показатели экологического состояния территорий // Безопасность в техносфере. 2013. № 1 (январь—февраль). С. 53—63.

16. Виленкин Б. Я. Взаимодействующие популяции // Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, 1978. С. 5—16.

17. Воронин В. М. Роль паразитов в регуляции численности водных беспозвоночных // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 89—98.

18. Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «*pygmaeus*» (Trematoda: Microphallidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты: Изд-во Карел. филиала АН СССР, 1984. С. 8—41.

19. Голиков А. Н. О количественных закономерностях процесса дивергенции // Гидробиологические исследования самоочистения водоемов. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1976. С. 90—96.

20. Данилов Н. Н., Шварц С. С. О биологических макросистемах // Журн. общ. биологии. 1972. № 6. С. 126—145.

21. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 182 с.
22. Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз., 1947. 372 с.
23. Доровских Г. Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегда (фауна, экология, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. 25 с.
24. Доровских Г. Н. Распределение паразитов на жабрах плотвы // 9-е Всесоюзн совещ. по паразитам и болезням рыб. Тез. докл. Л.: Наука, 1990. С. 35—36.
25. Доровских Г. Н. Зависимость величины групп червей рода *Dactylogyrus* (Monogenea: Dactylogyridae) от численности их микропопуляций // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 234—243.
26. Доровских Г. Н. Применение концепции е<sup>е</sup> А. В. Жирмунского и В. И. Кузьмина в паразитологии // Актуальные проблемы химии и биологии Европейского Севера России (Сб. научн. тр. хим.-биол. ф-та. Вып. 4). Сыктывкар, 1995. С. 99—123.
27. Доровских Г. Н. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* (L.) с позиций концепции е<sup>е</sup> А. В. Жирмунского и В. И. Кузьмина // Паразитологические проблемы больших городов. СПб., 1996. С. 32.
28. Доровских Г. Н. Критические моменты в развитии систем «паразит-хозяин» // Вопросы популяционной биологии паразитов. М.: ГЕЛАН, 1996. С. 47—60.
29. Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Моногенеи (*Monogenea*) // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 5. С. 427—437.
30. Доровских Г. Н. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* в связи с размерами паразитов // Всероссийская научная конференция «Взаимоотношения паразита и хозяина». М., 1998. С. 21.
31. Доровских Г. Н. Определение сырого веса тела пресноводных моногеней // Проблемы систематики и филогении плоских червей. СПб., 1998. С. 37—38.
32. Доровских Г. Н. Структура сообществ паразитов как показатель состояния среды // Международная конференция «Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере». Тез. докл. Сыктывкар, 1999. С. 69—71.
33. Доровских Г. Н. Структура сообществ ихтиопаразитов в водоемах с разной степенью загрязнения // Материалы Международного совещания «Жизнь и факторы биогеоза». Ижевск, 1999. С. 56—58.
34. Доровских Г. Н. Структура сообществ паразитов как показатель состояния среды // Международная конференция «Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере». Сыктывкар, 1999. С. 69—70.
35. Доровских Г. Н. Мониторинг гидробиоценозов по данным ихтиопаразитологических наблюдений // Научно-практическая конференция «Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала». Сыктывкар, 2000. С. 47—49.
36. Доровских Г. Н. Мониторинг гидробиоценозов водоемов нефтегазоносных районов по данным ихтиопаразитологических наблюдений // Научно-практическая конференция «Геоэкологические аспекты функционирования хозяйственного комплекса Западной Сибири». Тюмень, 2000. С. 30—33.
37. Доровских Г. Н. Мониторинг гидробиоценозов по ихтиопаразитологическим исследованиям в бассейне реки Колва // Материалы научно-практической конференции «Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы». Сыктывкар, 2000. С. 55—61.



38. Доровских Г. Н. Универсализм концепций А. В. Жирмунского, В. И. Кузьмина и Л. Л. Численко // 3-й Международный семинар «Минералогия и жизнь: биоминеральные гомологии». Сыктывкар: Геопринт, 2000. С. 27—29.
39. Доровских Г. Н. *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) в условиях бассейна среднего течения реки Вычегда // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 154—158.
40. Доровских Г. Н. Теоретические и методические подходы к изучению компонентных сообществ паразитов пресноводных рыб // Международная конференция «Биоразнообразие Европейского Севера». Тез. докл. Петрозаводск, 2001. С.57—58.
41. Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2002. 50 с.
42. Доровских Г. Н. Критические моменты в развитии системы «паразит-хозяин» (монография). Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2007. 96 с.
43. Доровских Г. Н. Зоогеография паразитов рыб главных рек Северо-Востока Европы. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2011. 142 с.
44. Доровских Г. Н., Голикова Е. А. Сезонная динамика структуры компонентного сообщества ихтиопаразитов // Международная конференция «Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды». Сыктывкар, 2001. С. 195—196.
45. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Методы сбора и обработки ихтиопаразитологических материалов (учебное пособие). Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2009. 131 с.
46. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна рыб и рыбообразных из водоемов северо-востока европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2010. 192 с.
47. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна окуневых рыб Percidae CUVIER, 1816 из водоемов северо-востока европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2011. 168 с.
48. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Структура компонентного сообщества паразитов ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) в разные сезоны года // Паразитология. 2011. Т. 45, вып. 2. С. 104—113.
49. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России. Простейшие: Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2015. 216 с.
50. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) в условиях загрязнения водотока нефтью // Паразитология. Т. 49, вып. 6. 2015. С. 412—427.
51. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России: книдарии, моногенеи, цестоды и аспидогастеры. Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2016. 191 с.
52. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России: трематоды, нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2017. 303 с.
53. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Вострикова А. В. Компонентные сообщества паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и гольяна *Phoxinus*

*phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из реки Печора // Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 5. С. 381—391.

54. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Седрисева 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. Тез. докл. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2005. С. 53—54.

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

56. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Шергина Н. Н. Паразитофауна и микобиота гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из водоемов северо-востока европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2009. 114 с.

57. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Голикова Е. А., Вострикова А. В. Структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 4. С. 280—291.

58. Жирмунский А. В., Кузьмин В. И. Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука, 1990. 223 с.

59. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

60. Казаков Б. Е., Ройтман В. А., Перевертин К. А. Анализ разнообразия видовых совокупностей гельминтов пищеварительного тракта окуня (*Perca fluviatilis*) в озерах Карелии // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Издание ин-та Паразитологии РАН, 1997. С. 51—56. (Тр. ин-та Паразитологии РАН. Т. 41)

61. Кашкаров В. Н., Стачинский В. В. Курс биологии позвоночных. М.—Л.: Гос. изд-во, 1929. 576 с.

62. Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.

63. Контримавичус В. Л. Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма) // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 3. С. 291—302.

64. Куперман Б. И. Паразиты как индикаторы загрязнения водоемов // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 6. С. 479—482.

65. Левич А. П. Биотическая концепция контроля природной среды // Доклады Российской АН. 1994. Т. 337, вып. 2. С. 280—282.

66. Левич А. П., Булгаков Н. Г., Рисник Д. В., Максимов В. Н. Биоиндикация, экологическая диагностика и нормирование в методах мониторинга пресноводных экосистем // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: Любавич, 2011. С. 6—12.

67. Ляйман Э. М. Влияние сточных вод заводов на инвазии рыб р. Камы // Тр. Московского технического ин-та рыбной промышленности и хозяйства им. А. И. Микояна. 1957. Т. 8. С. 235—240.



68. Лысенко А. Я., Лысенко Ю. А. Эпидемиологические аспекты паразитоценологии // Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы. Киев: Наук. думка, 1985. С. 126—142.
69. Маркевич А. П. Паразитоценология: становление, предмет, теоретические основы и задачи // Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы Киев: Наук. думка, 1985. С. 16—36.
70. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
71. Некрасов А. В., Пронин Н. М., Санжиева С. Д., Тимошенко Т. М. Разнообразие гельминтофауны серебристой чайки (*Larus argentatus*) озера Байкал: особенности пространственного распределения и зараженности // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 5. С. 426—436.
72. 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.
73. Овсянникова Е. В., Чуйко Е. В. Влияние основных загрязняющих веществ на биоту Северного Каспия // Астраханский Вестник экологического образования. 2013. Т. 2, вып. 24. С. 117—122.
74. Овчинников Н. Ф. Структура и симметрия // Системные исследования. М.: Наука, 1969. С. 111—122.
75. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1984. Т. 1. 431 с.
76. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3. 583 с.
77. Павловский Е. Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 424 с.
78. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
79. Пугачев О. Н. Сравнительный анализ паразитарных сообществ шуки и речного гольяна // Экологический мониторинг паразитов. Паразитарные системы в изменяющейся среде: прогнозирование последствий глобального потепления климата и растущего антропогенного пресса. Тез. докл. СПб., 1997. С. 83—85.
80. Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 1999. 50 с.
81. Пугачев О. Н. О возможном природном очаге филометра османа (*Syngnathidae: Oreoleuciscus humilis*) в Гобийском озере Бон-Цаган-Нур // Проблемы природной очаговости. СПб., 1999. С. 207—221.
82. Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 196—209.
83. Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества и нерест рыб // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 3—10.
84. Ройтман В. А. Нетрадиционный подход к изучению многовидовых совокупностей паразитов // Вопросы популяционной биологии паразитов. М.: Издание ин-та Паразитологии РАН, 1996. С. 99—108.
85. Ройтман В. А., Казаков Б. Е., Пэрэнлейжамц Ж. К. Таксономическое и экологическое разнообразие гельминтов османов (*Orealeuciscus spp.*) в водоемах Монголии

- // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Издание ин-та Паразитологии РАН, 1997. С. 120—130. (Тр. ин-та Паразитологии РАН. Т. 41)
86. Ройтман В. А., Казаков Б. Е., Перевергин К. А., Цейтлин Д. Г. Разнообразие и комбинаторно-вариационное изучение многовидовых совокупностей гельминтов в желудочно-кишечном тракте шук (*Esox lucius*) из озер Карелии и Рыбинского водохранилища // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Издание ин-та Паразитологии РАН, 1997. С. 130—141. (Тр. ин-та Паразитологии РАН. Т. 41)
87. Русинек О. Т. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 571 с.
88. Скрябин К. И. Симбиоз и паразитизм в природе. Введение в изучение биологических основ паразитизма. Петроград, 1923. 205 с.
89. Скрябин К. И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Издание МГУ, 1928. 45 с.
90. Сонин М. Д. Роль паразитов в биоценозах // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Издание ин-та Паразитологии РАН, 1997. С. 145—157. (Тр. ин-та Паразитологии РАН. Т. 41)
91. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
92. Численко Л. Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 208 с.
93. Шварц С. С., Данилов Н. Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры // Журн. общей биологии. 1972. Т. 33, № 6. С. 648—656.
94. Шигин А. А. Биологическое разнообразие и микротопическое распределение глазных гельминтов у пресноводных рыб // Вопросы популяционной биологии паразитов. М.: Издание ин-та Паразитологии РАН, 1996. С. 131—149.
95. Шигин А. А. О месте и роли трематод в биосфере // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Издание ин-та Паразитологии РАН, 1997. С. 192—208. (Тр. ин-та Паразитологии РАН. Т. 41).
96. Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука, 1974. 108 с.
97. Юнчис О. Н., Стрелков Ю. А. Паразиты рыб как индикаторы состояния водной среды // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1997. Т. 321. С. 111—117.
98. Bush A. O., Holmes J. C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: Patterns of association // Can. J. Zool. 1986. Vol. 64. P. 132—142.
99. Bush A. O., Aho O. M., Kennedy C. R. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness // Evolutionary Ecology. 1990. Vol. 4. P. 1—20.
100. Dobson A., Roberts M. The population dynamics of parasitic helminth communities // Parasitology. 1994. Vol. 109. P. 97—108.
101. Dorovskikh G. N. Parasite community structure as an index of the environmental condition // International conference «Biodiversity of terrestrial and soil invertebrates in the north». Syktyvkar, 1999. S. 70—71.
102. Dorovskikh G. N. Parasite community structure as an index of the environmental condition // International Symposium «Ecological Parasitology on the turn of millenium». St. Petersburg, 2000. S. 34—35.
103. Dorovskikh G. N. Parasite community structure as an index of the environmental condition // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. 2000. Vol. 10, № 2. S. 70.

104. Dorovskikh G. N. Theoretic and methodic estimations to the study of the component communities of the parasites in fresh water // International conference «Biodiversity of the European North». The book of Abstracts. Petrozavodsk, 2001. S. 228—230.
105. Esch G. W., Kennedy C. R., Bush A. O. Pattern in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies // *Parasitology*. 1988. Vol. 96. P. 519—532.
106. Guegan J.-F., Kennedy C. R. Parasite richness/sampling effort/host range: the fancy three-piece jigsaw puzzle // *Parasitology Today*. 1996. Vol. 12. P. 367—369.
107. Holmes J. C. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding // *J. Parasitology*. 1961. Vol. 47. P. 209—216.
108. Holmes J. C. Helminth communities in marine fishes // *Parasite communities: Pattern and Processes* (eds. G. W. Esch, A. O. Bush, J. M. Aho). London: Chapman and Hall., 1990. P. 101—130.
109. Holmes J. C., Bonney R. E., Pacala S. W. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // *Ecology*. 1979. Vol. 60. P. 512—520.
110. Holmes J. C., Price P. W. Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology // *Systematic Zoology*. 1980. Vol. 29. P. 203—213.
111. Holmes J. C., Price P. W. Communities of parasites // *Community ecology: patterns and processes*. Blackwell Scientific. Oxford, England. 1986. P. 186—213.
112. Janovy J. Jr., Clopton R. E., Percival T. J. The role of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages // *J. Parasitol.* 1992. Vol. 78, № 4. P. 630—640.
113. Kennedy C. R. Helminth communities in freshwater fishes: structured communities or stochastic assemblages? // *Parasite communities: Pattern and Processes*. (eds. G. W. Esch, A. O. Bush, J. M. Aho). London: Chapman and Hall., 1990. P. 131—156.
114. Kennedy C. R. Richness and diversity of macroparasite communities in tropical eels *Anguilla reinhardtii* in Queensland, Australia // *Parasitology*. 1995. Vol. 111. P. 233—245.
115. 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.
116. Kennedy C. R., Bush A. O. The relationship between pattern and scale in parasite communities: stranger in a strange land // *Parasitology*. 1994. Vol. 109. P. 187—196.
117. Kennedy C. R., Bush A. O., Aho J. M. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? // *Parasitology*. 1986. Vol. 93. P. 205—215.
118. Kennedy C. R., Guegan J.-F. Regional versus local helminth parasite richness in British freshwater fish: saturated or unsaturated parasite communities? // *Parasitology*. 1994. Vol. 109. P. 175—185.
119. Leong T. S., Holmes J. C. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta // *J. Fish. Biology*. 1981. Vol. 18. P. 693—713.
120. Lewis J. W., Hoole D., Chappell L. H. Parasitism and environmental pollution: parasites and hosts as indicators of water quality // *Parasitology*. 2003. Vol. 126. P. 1—3.
121. Miller J. C. Niche relationships among parasitic insects occurring in a temporary habitat // *Ecology*. 1980. Vol. 61. P. 270—275.
122. O'Neill R. V., De Angelis D. L., Waide J. B., Allen T. F. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1986. 253 p.

123. Pugachev O. N. Infracommunities structure and composition // International Symposium «Ecological Parasitology on the turn of millenium». St. Petersburg, 2000. P. 26—27.
124. Pugachev O. N. Infracommunities structure and composition // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. 2000. Vol. 10, № 2. P. 49—54.
125. Revenga C., Mock G. Freshwater Biodiversity in Crisis. Adapted from PAGE: Freshwater Systems 2000 and World Resources 1998—99. 2000. World Resources Institute. <http://earthtrends.wri.org/pdf>
126. Revenga C., Campbell I., Abell R., De Villiers P., Bryer M. Prospects for monitoring freshwater ecosystems towards the 2010 targets. Philosophical Transactions of the Royal Society (of London series) B-(Biological sciences). 2005. Vol. 360. P. 397—413.
127. Poulin R. Evolutionary Ecology of Parasites. From individuals to communities. Published by Chapman & Hall, 2—6 Boundary Row, London, 1998. 212 p.
128. Root R. B. The niche explotation pattern of the blue-grey gnatcatcher // Ecological Monographs. 1967. Vol. 37. P. 317—350.
129. Sousa W. P. Interspecific antagnism and species coexistence in a diverse guild of larval trematode parasites // Ecological Monographs. 1993. Vol. 63, № 2. P. 103—128.
130. Sures B. Environmental parasitology: relevancy of parasites in monitoring environmental pollution // Trends in Parasitology. 2004. Vol. 20. P. 170—177.
131. Williams H. H., MacKenzie K. Marine parasites as pollution indicators: an update // Parasitology. 2003. Vol. 126. P. 27—41.

## КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 2. ХАРИУС

### THE COMPONENT COMMUNITIES OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 2. GRAYLING

*Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов*  
*G. N. Dorovskikh, V. G. Stepanov*

*В работе содержатся сведения о компонентных сообществах паразитов хариуса и ерша из водоемов Северо-Востока Европейской части России. Исследование является логическим продолжением публикаций по видовому составу ихтиопаразитов и паразитофауне рыб из ряда бассейнов рек этого обширного региона. В статье приведены данные о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса и ерша из ранее не исследованных в паразитологическом отношении водоемов.*

*The work contains information about the component communities of parasites of grayling and ruff from the waters of the northeast of European Russia. The study is a logical continuation of publications on the species composition of parasites of fishes and parasite fauna of fish from several river basins in this vast region. The article presents information about the parasite fauna and the structure of component communities of parasites of grayling and ruff from a previously not investigated in relation to parasitological reservoirs.*

**Ключевые слова:** *рыба, паразиты, паразитофауна, компонентные сообщества.*

**Keywords:** *fish, parasites, parasite fauna, component communities.*

Это вторая часть работы, содержащей сведения о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) и ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) из бассейнов главных рек Северо-Востока Европейской части России. В этой части публикации представлены видовой состав паразитов хариуса из бассейнов рек Северо-Востока Европейской части России, список мест исследований компонентных сообществ паразитов хариуса, линейные размеры его паразитов. Здесь же даны сведения о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса из бассейна реки С. Двина.

**Видовой состав паразитов хариуса из бассейнов рек  
Северо-Востока Европейской части России**

Вид паразита	Бассейны рек			
	С. Двина	Мезень	Печора	Кара
1	2	3	4	5
<i>Myxosoma cerebrale</i> (Hofer, 1903)	+?	-	-	-
<i>Myxobolus albovae</i> Krassilnikova in: Schulman, 1966	+	-	+	-
<i>M. neurobius</i> Schuberg et Schröder, 1905	+	-	+	-
<i>Henneguya zschokkei</i> (Gurley, 1894)	+	+	+	-
<i>Apiosoma sp.</i>	+	-	-	-
<i>Trichodina domerguei domerguei</i> (Wallengren, 1897)	+	-	-	-
<i>Trichodina sp.</i>	-	+	+	-
<i>Dermocystidium sp.</i>	+	-	+	-
<i>Tetraonchus borealis</i> (Olsson, 1893) f. <i>typica</i>	+	+	+	-
<i>T. borealis</i> (Olsson, 1893) <i>f. minor</i> Pugachev, 1983	+	+	+	-
<i>Gyrodactylus thymalli</i> Žitňan, 1960	+	+	+	-
<i>Discocotyle sagittata</i> (Leuckart, 1842)	-	-	+	-
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	+	+	+	-
<i>Triaenophorus crassus</i> Forel, 1868	-	-	+	-
<i>Diphyllobothrium ditremum</i> (Creplin, 1825)	+	-	-	-
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (Nitzsch, 1824) Lühe, 1910	-	-	+	-
<i>Diphyllobothrium sp.</i> (pl.)	-	-	+	-
<i>Proteocephalus thymalli</i> (Annenkova-Chlopina, 1923) Gvozdev, 1950	+	+	+	+
<i>P. longicollis</i> (Zeder, 1800) Nufer, 1905	+	-	+	-
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845)	+	-	-	-
<i>Crepidostomum farionis</i> (Müller, 1780)	+	+	+	-
<i>C. metoecus</i> Braun, 1900	-	+	+	-
<i>Phyllodistomum megalorchis</i> Nybelin, 1926	-	+	-	-
<i>P. simile</i> Nybelin, 1926	+	+	+	-
<i>P. folium</i> (Olfers, 1816)	+	+	-	-
<i>P. conostomum</i> (Olssen, 1876)	+	-	-	-
<i>Bunodera luciopercae</i> (Müller, 1776)	+	-	-	-

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5
<i>Sphaerostomum bramae</i> (Müller, 1776)	+?	-	-	-
<i>Azygia lucii</i> (Müller, 1776)	-	-	+	-
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	+	-	-	-
<i>A. transversale</i> (Rudolphi, 1802)	-	+	+	-
<i>Diplostomum commutatum</i> (Diesing, 1850)	-	+	-	-
<i>D. megri</i> Dubois, 1932	-	-	+	-
<i>D. helveticum</i> (Dubois, 1929)	-	+	+	-
<i>D. paracaudum</i> Jles, 1959	-	+	-	-
<i>D. spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	+	-	+	-
<i>D. pungiti</i> Shigin, 1965	+	-	-	-
<i>D. volvens</i> Nordmann, 1832	+	+	+	-
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	+	-	+	-
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (Rudolphi, 1809)	-	-	+	-
<i>Ichthyocotylurus sp.</i>	-	-	+	-
<i>Apatemon sp.</i>	-	-	+	-
<i>Pseudocapillaria (Ichthyocapillaria)</i> <i>salvelini</i> (Poljansky, 1952)	-	+	-	-
<i>Rhabdochona denudata</i> (Dujardin, 1845)	+	-	-	-
<i>Cystidicola farionis</i> Fischer, 1798	+	-	-	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i> (Linstow, 1872)	+	+	+	-
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	+	-	-	-
<i>Cucullanus truttae</i> Fabricius, 1794	-	-	+	-
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	+	+	+	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780) Stiles et Hassal, 1905	+	+	+	-
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> (Linstow, 1901)	+	-	-	-
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	-	-
<i>Unionidae gen. sp. larva</i>	-	+	+	-
<i>Ergasilus briani</i> Markewitsch, 1932	+	-	-	-
<i>Lernaea esocina</i> Burmeister, 1833	+	-	-	-
<i>Salmincola thymalli</i> (Kessler, 1868)	+	+	+	-
<i>Argulus coregoni</i> Thorell, 1864	+	+	+	-

Таблица составлена по результатам собственных наблюдений и по опубликованным материалам других исследователей [1—43, 45, 47—54].

## Список мест исследований компонентных сообществ паразитов хариуса

- 52 р. С. Двина (р. Вычегда, с. Пузла, Усть-Куломский р-н)  
53 р. С. Двина (р. Вычегда, ниже на 5 км с. Пузла, Усть-Куломский р-н)  
67 р. С. Двина (р. М. Небь, приток р. Б. Небь, приток р. Вычегда, Корткеросский р-н)  
68 р. С. Двина (р. Эн-Ю, приток р. Вишера, приток р. Вычегда, Корткеросский р-н)  
102 р. С. Двина (р. Важью, приток р. Поинга, приток р. Сысола, Сыктывдинский р-н)  
104 р. С. Двина (р. Поинга, приток р. Сысола, Сыктывдинский р-н)  
122 р. С. Двина (р. Елва, приток р. Вымь, Усть-Вымский р-н)  
123 р. С. Двина (р. Вымь, приток р. Вычегда, г. Емва)  
144 р. С. Двина (р. Сухона, г. Тотьма, Вологодская обл.)  
148 р. С. Двина (р. Луженьга, приток р. Сухона, дер. Пеганово, Великоустюгский р-н, Вологодская обл.)  
153 р. С. Двина (р. Шарденьга, приток р. Юг)  
160 р. С. Двина (р. Вага, приток р. С. Двина, Виноградовский р-н, Архангельская обл.)  
166 р. С. Двина (рр. Пинега, Явзора, Сойна, Архангельская обл.)  
167 р. С. Двина (р. Пинега, приток р. С. Двина, дер. Солдатово, Холмогорский р-н, Архангельская область)  
176 р. Мезень (верхнее течение)  
182 р. Мезень (р. Чим, приток р. Вашка, Удорский р-н)  
184 р. Мезень (р. Ертом, приток р. Вашка, Удорский р-н)  
188 р. Печора (р. М. Порожня, приток верхнего течения р. Печора, Троицко-Печорский р-н)  
189 р. Печора (р. Б. Порожня, приток верхнего течения р. Печора)  
194 р. Печора (от р. Елма до Манских Лук, верхнее течение р. Печора)  
195 р. Печора (устье р. Гаревка, 62°03'41" с. ш., 58°28'05" в. д.)  
197 р. Печора (устье р. Б. Шежим, 62°05'38" с. ш., 58°24'31" в. д.)  
202 р. Печора (р. Шайтановка, приток верхнего течения р. Печора, 7 км от устья, 62°01'63" с. ш., 58°10'50" в. д.)  
205 р. Печора (кордон Полой, верхнее течение р. Печора)  
213 р. Печора (Илыч, приток р. Печора, Троицко-Печорский р-н)  
215 р. Печора (курья, 8-й км от устья р. Кожимью, приток р. Илыч, 63°10'89" с. ш., 58°36'65" в. д.)  
217 р. Печора (р. Пырсью, приток р. Илыч, 25 км от устья, 63°00'26" с. ш., 58°42'40" в. д.)  
228 р. Печора (озеро в бассейне р. Б. Паток, приток р. Шугор)  
244 р. Печора (оз. Плаунты, бассейн р. М. Уса, приток р. Уса)  
262 р. Печора (р. Фомаю, приток р. Адзья, приток р. Уса, Усинский р-н)  
263 р. Печора (р. Б. Макариха, приток р. Уса, Усинский р-н)  
272 р. Печора (р. Ижма, приток р. Печора, выше с. Ижма)  
277 р. Печора (р. Белая Кедва, приток р. Кедва, приток р. Ижма, Ижемский р-н)  
284 р. Печора (р. Пижма Печорская, приток р. Печора, д. Скитская, Усть-Цилемский р-н)  
293 р. Печора (р. Шапкина-Юнка, приток р. Печора, верхнее течение, впадает в оз. Б. Шапкино)  
323 р. Печора (р. Кедва, приток р. Ижма, Ижемский р-н)  
324 р. Печора (р. Изман, приток р. Ижма, Ижемский р-н)  
325 р. Печора (р. Ыджит-Лесса, приток р. Ижма, Ижемский р-н)

*Примечание.* Отсутствие некоторых порядковых номеров объясняется тем, что ведется единый классификатор для нескольких баз фаунистических данных. Карты мест исследований представлены в работах Г. Н. Доровских и В. Г. Степанова [23—25].



## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса

Вид паразита	Максимальные размеры (мм)			I
	L	B	H	
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus neurobius</i>	0.20	0.20	0.20	0.20
<i>M. albovae</i>	0.50	0.50	0.50	0.50
<i>Myxobolus sp.</i>	0.94	0.39	0.39	0.52
<i>Apiosoma sp.</i>	0.05	0.05	0.05	0.05
<i>Dermocystidium sp.</i>	0.50	0.10	0.10	0.17
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	0.50	0.15	0.08	0.18
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	1.25	0.55	0.12	0.44
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.50	0.20	0.06	0.19
<i>Discocotyle sagittata</i>	10.6	2.60	0.85	2.86
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	380.00	6.00	1.70	15.71
<i>T. crassus pl.</i>	480.00	6.00	1.80	17,31
<i>Proteocephalus thymalli</i>	50.00	1.40	0.38	2.99
<i>P. longicollis</i>	50.00	1.40	0.38	2.99
<i>Diphyllobothrium ditremum pl.</i>	45.00	0.30	0.30	1.59
<i>Crepidostomum farionis</i>	6.00	1.50	0.48	1.63
<i>C. metoecus</i>	3.70	0.70	0.23	0.84
<i>Phyllodistomum simile</i>	2.50	1.30	0.42	1.11
<i>P. conostomum</i>	5.50	1.60	0.52	1.66
<i>P. folium</i>	3.20	0.80	0.26	0.87
<i>Bunodera luciopercae</i>	2.30	0.80	0.25	0.77
<i>Allocreadium transversale</i>	2.60	0.80	0.26	0.81
<i>Sphaerostomum bramae</i>	6.00	1.30	0.42	1.48
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	0.51	0.37	0.06	0.22
<i>Diplostomum helveticum l.</i>	0.46	0.21	0.07	0.19
<i>D. spathaceum l.</i>	0.39	0.16	0.05	0.15
<i>D. pungiti l.</i>	0.66	0.33	0.06	0.24
<i>D. commutatum l.</i>	0.44	0.24	0.08	0.20
<i>D. paracaudum l.</i>	0.46	0.18	0.06	0.17
<i>D. volvens l.</i>	0.39	0.16	0.05	0.15
<i>Tylodelphys clavata l.</i>	0.74	0.20	0.06	0.21
<i>Ichthyocotylurus erraticus l.</i>	0.43	0.40	0.06	0.22
<i>Apatemon cobitidis l.</i>	0.66	0.34	0.06	0.24
<i>Capillaria salvelini</i>	13.40	0.08	0.08	0.44
<i>Cystidicola farionis</i>	29.00	0.71	0.71	2.45
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	14.86	0.31	0.31	1.13
<i>Cucullanus truttae</i>	14.30	0.33	0.33	1.16
<i>Rhabdochona denudata</i>	14.20	0.25	0.25	0.96
<i>Raphidascaris acus</i>	36.00	0.69	0.69	2.58
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	12.00	1.68	1.68	3.24
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i>	7.38	2.16	2.16	3.25
<i>Piscicola geometra</i>	30.00	1.60	1.60	4.25
<i>Ergasilus briani</i>	1.00	0.25	0.16	0.34
<i>Salmincola thymalli</i>	5.00	2.70	2.60	3.27
<i>Argulus coregoni</i>	12.00	8.50	3.00	6.74

Примечание. Максимальные длина (L), ширина (B) и высота (H) тела паразита; I — приведенный линейный размер. Размеры тела паразитов взяты из [44—46].

**Компонентные сообщества паразитов хариуса  
из бассейна реки Северной Двины**

Таблица 3

**Паразитофауна хариуса из бассейна р. Вычегды**

Вид паразита	р. Вычегда р-н с. Пузла 16.08.2007 n = 10	р. Вычегда ниже с. Пузла 20.6.2011 n = 11	р. Эн-Ю 01.08.2003 n = 10	р. М. Небь 15.08.2003 n = 10
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus neurobius</i>	-	2(10.2)	3(4.4)	1(0.1)
<i>M. albovae</i>	-	-	-	1(0.2)
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	9(7.5)	11(4.5)	9(2.7)	8(5.9)
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	-	-	1(0.1)	1(0.1)
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2(0.6)	2(0.2)	-	1(0.6)
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	2(0.2)	-	1(0.1)
<i>Crepidostomum farionis</i>	2(0.4)	3(0.45)	1(0.2)	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	1(0.09)	-	1(0.2)
<i>Bunodera luciopercae</i>	7(4.2)	-	-	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	2(0.4)	3(0.27)	-	-
<i>D. pungiti l.</i>	-	-	-	1(5.1)
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	5(1.0)	11(19.3)	10(12.6)	3(1.6)
<i>Raphidascaris acus</i>	1(0.1)	6(2.9)	8(3.3)	9(2.2)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1(0.3)	-	-	4(0.9)
<i>Salmincola thymalli</i>	-	1(0.09)	-	-
<i>Argulus coregoni</i>	-	-	?(0.6)	-

*Примечание.* Здесь и далее: *n* — число рыб, обследованных методом полного паразитологического вскрытия; перед скобками — число рыб, зараженных данным видом паразита; в скобках — индекс обилия (среднее число особей паразитов на одну исследованную рыбу); ? — паразиты собраны из осадка в материальной банке, в которой рыба хранилась до вскрытия; + — паразит обнаружен, но параметры зараженности им хозяина не определены.

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна р. Вычегды**

Показатели	р. Вычегда р-н с. Пузла 16.08.2007	р. Вычегда ниже с. Пузла 20.06.2011
1	3	2
Исследовано рыб	10	11
Общее число видов паразитов	8	10
Общее число особей паразитов	146	420
Общее значение условной биомассы	107.3	413.9
Количество автогенных видов	7	9
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.973	0.993
Доля биомассы автогенных видов	0.995	0.999
Доля особей аллогенных видов	0.027	0.007
Доля биомассы аллогенных видов	0.005	0.001
Количество видов специалистов	3	5
Количество видов генералистов	5	5
Доля особей видов специалистов	0.623	0.895
Доля биомассы видов специалистов	0.518	0.695
Доля особей видов генералистов	0.377	0.105
Доля биомассы видов генералистов	0.482	0.305
Доминантный вид по числу особей	<i>Tetraonchys borealis</i> <i>f. typica</i>	<i>Cystidicoloides</i> <i>ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Bunodera luciopercae</i>	<i>Cystidicoloides</i> <i>ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/г	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.514	0.505
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.316	0.577
Выравненность видов по числу особей	0.630	0.571
Выравненность видов по биомассе	0.827	0.577
Индекс Шеннона по числу особей	1.311	1.316
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.721	1.329
Ошибка уравнений регрессии	0.299	0.148

Таблица 4 (окончание)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна р. Вычегды**

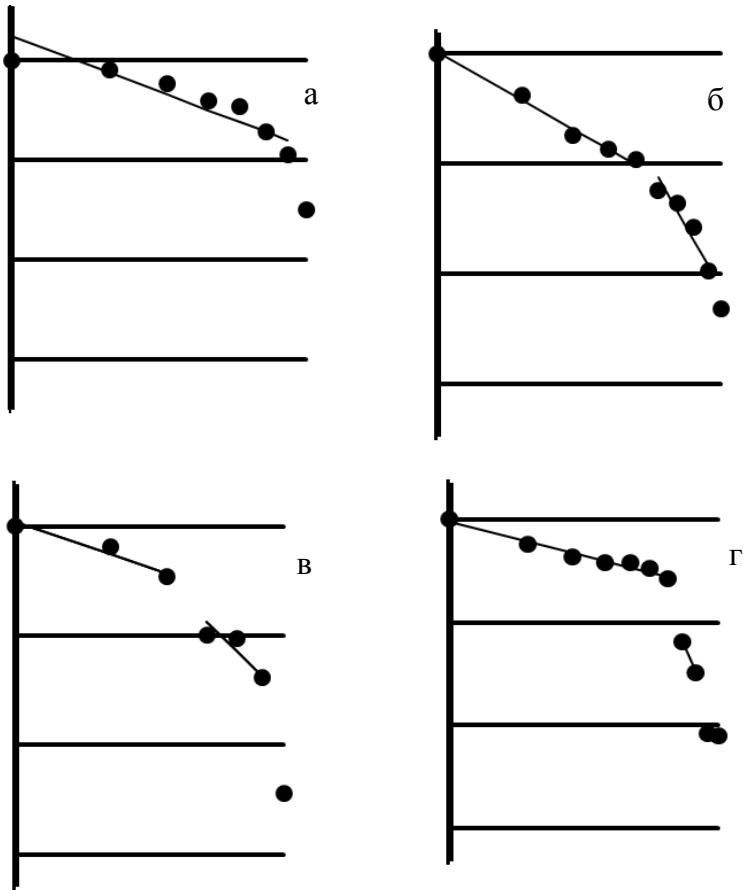
Показатели	р. ЭН-Ю 01.08.2004	р. М. Небь 15.08.2005
1	4	5
Исследовано рыб	10	10
Общее число видов паразитов	7	11
Общее число особей паразитов	239	170
Общее значение условной биомассы	289.2	173.9
Количество автогенных видов	7	10
Количество аллогенных видов	0	1
Доля особей автогенных видов	1.000	0.700
Доля биомассы автогенных видов	1.000	0.931
Доля особей аллогенных видов	0	0.300
Доля биомассы аллогенных видов	0	0.069
Количество видов специалистов	4	5
Количество видов генералистов	3	6
Доля особей видов специалистов	0.828	0.488
Доля биомассы видов специалистов	0.555	0.328
Доля особей видов генералистов	0.172	0.512
Доля биомассы видов генералистов	0.445	0.672
Доминантный вид по числу особей	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Tetraonchus borealis f. typica</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Raphidascaris acus</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с; ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.527	0.347
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.491	0.326
Выравненность видов по числу особей	0.681	0.702
Выравненность видов по биомассе	0.647	0.788
Индекс Шеннона по числу особей	1.324	1.684
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.258	1.890
Ошибка уравнений регрессии	0.341	0.141

Таблица 5

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов харюса из бассейна р. Вычегды

Вид паразита	I	р. Вычегда р-н с. Пузла 16.08.2007 n = 10		р. Вычегда ниже с. Пузла 20.6.2011 n = 11		р. Энг-Ю 1.08.2003 n = 10		р. М. Небь 15.08.2003 n = 10	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Muxobolus neurobius</i>	0.20	0	-	112	3.11	44	2.17	1	-1.61
<i>M. albovae</i>	0.50	0	-	0	-	0	-	2	0.00
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	0.40	75	3.27	49	2.85	27	2.25	59	3.03
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.19	0	-	0	-	1	-1.68	1	-1.68
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	2	3.45	0	-	1	2.75
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	6	2.89	2	1.79	0	-	6	2.89
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	3	1.59	5	2.10	2	1.18	0	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	1.11	0	-	1	0.10	0	-	2	0.80
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.77	44	3.53	0	-	0	-	0	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	4	-0.54	3	-0.82	0	-	0	-
<i>Diplostomum pungitii l.</i>	0.24	0	-	0	-	0	-	51	2.49
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	1.13	10	2.42	212	5.48	126	4.96	16	2.89
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	1	0.95	33	4.44	33	4.44	22	4.04
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	3	2.27	0	-	0	-	9	3.37
<i>Argulus coregoni</i>	6.74	0	-	0	-	6	3.70	0	-

Примечание. Здесь и далее: N — число собранных особей паразита (для микроспоридий — цист); I — приведенный линейный размер вида; Ln — натуральный логарифм.



**Рис. 1.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из бассейна р. Вычегда. Рыба отловлена из: а — р. Вычегда у с. Пузла, 20.06.2011 г.; б — р. Вычегда ниже с. Пузла, 16.08.2007 г.; в — р. Эн-Ю, 1.08.2004 г.; г — р. М. Небь, 15.08.2005 г. Для всех рисунков: 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

Таблица 6

**Паразитофауна хариуса из бассейнов рр. Сысолы и Вымь**

Вид паразита	р. Важью 15.08.2003 n = 15	р. Поинга 18.08.2003 n = 10	р. Вымь 20.08.2006 n = 15	р. Елва 26.03.2011 n = 11
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus neurobius</i>	1(0.47)	1(1.9)	8(67.4)	5(35.8)
<i>M. albovae</i>	3(0.27)	-	-	-
<i>Apiosoma sp.</i>	-	-	-	1(16.6)
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	15(4.7)	7(2.2)	4(1.0)	11(42.5)
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	4(0.47)	1(0.2)	-	-
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	?(0.2)	-	-	?(1.0)
<i>Proteocephalus thymalli</i>	1(0.1)	-	1(0.07)	5(0.8)
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	3(0.47)	1(0.1)
<i>Crepidostomum farionis</i>	4(0.8)	2(0.3)	2(0.33)	7(1.0)
<i>Phyllodistomum simile</i>	1(0.1)	1(0.2)	3(0.33)	1(0.5)
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	1(0.1)	1(0.2)	-	3(0.3)
<i>D. volvens l.</i>	-	-	1(0.13)	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	6(0.8)	1(0.1)	15(131.4)	1(2.2)
<i>Raphidascaris acus</i>	5(2.8)	3(1.2)	5(0.53)	8(0.9)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1(0.1)	-	-	-
<i>Piscicola geometra</i>	1(0.1)	-	-	-
<i>Salmincola thymalli</i>	-	-	7(0.87)	2(0.2)

Таблица 7

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейнов рр. Сысолы и Вымь**

Показатели	Р. Поинга 18.08.2005	Р. Важью 15.08.2005
Исследовано рыб	10	15
Общее число видов паразитов	8	13
Общее число особей паразитов	163	162
Общее значение условной биомассы	50.3	183.0
Количество автогенных видов	7	12
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.968	0.994
Доля биомассы автогенных видов	0.994	0.999
Доля особей аллогенных видов	0.032	0.006
Доля биомассы аллогенных видов	0.006	0.001
Количество видов специалистов	4	6
Количество видов генералистов	4	7
Доля особей видов специалистов	0.694	0.617
Доля биомассы видов специалистов	0.251	0.251
Доля особей видов генералистов	0.306	0.383
Доля биомассы видов генералистов	0.749	0.749
Доминантный вид по числу особей	<i>Tetraonchus borealis f. typica</i>	<i>Tetraonchus borealis f. typica</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Raphidascaris acus</i>	<i>Raphidascaris acus</i>



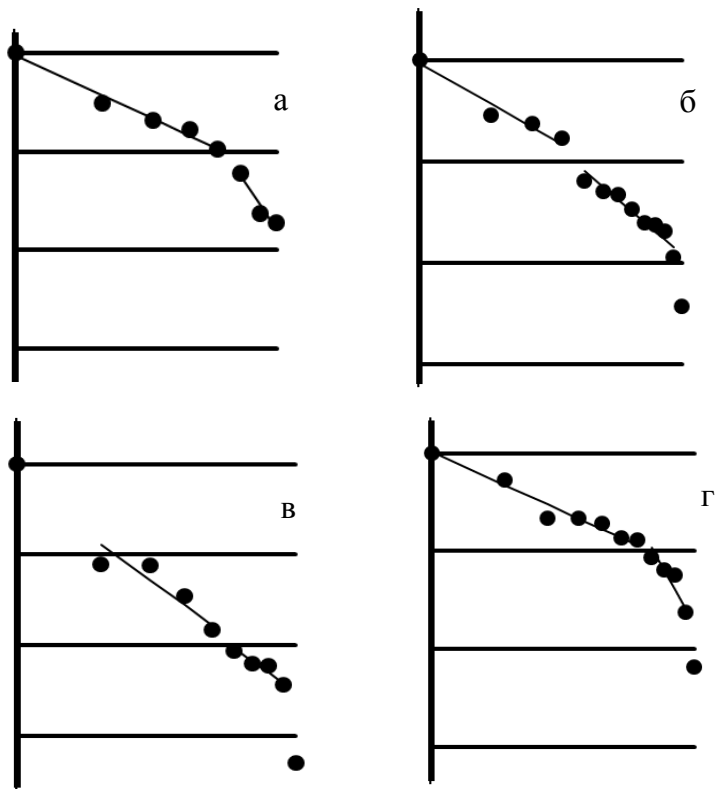
Таблица 7 (продолжение 1)

Показатели	Р. Поинга 18.08.2005	Р. Важью 15.08.2005
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/г	ав/с; ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.349	0.432
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.602	0.592
Выравненность видов по числу особей	0.762	0.660
Выравненность видов по биомассе	0.621	0.551
Индекс Шеннона по числу особей	1.584	1.692
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.292	1.414
Ошибка уравнений регрессии	0.167	0.262

Таблица 7 (продолжение 2)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейнов рр. Сысолы и Вымь**

Показатели	Р. Вымь 20.08.2006	Р. Елва 26.03.2011
Исследовано рыб	15	11
Общее число видов паразитов	10	12
Общее число особей паразитов	2558	1117
Общее значение условной биомассы	2516.4	374.5
Количество автогенных видов	9	11
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.999	0.997
Доля биомассы автогенных видов	0.999	0.999
Доля особей аллогенных видов	0.001	0.003
Доля биомассы аллогенных видов	0.001	0.001
Количество видов специалистов	5	6
Количество видов генералистов	5	6
Доля особей видов специалистов	0.990	0.812
Доля биомассы видов специалистов	0.945	0.816
Доля особей видов генералистов	0.010	0.188
Доля биомассы видов генералистов	0.055	0.184
Доминантный вид по числу особей	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.771	0.418
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.882	0.439
Выравненность видов по числу особей	0.281	0.536
Выравненность видов по биомассе	0.233	0.708
Индекс Шеннона по числу особей	0.648	1.331
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.536	1.760
Ошибка уравнений регрессии	0.285	0.221



**Рис. 2.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из бассейнов рр. Сысола и Вымь  
 Рыба отловлена из: а — р. Поинга, 18.08.2005 г.; б — р. Важю, 15.08.2005 г.; в — р. Вымь, 20.08.2006 г.; г — р. Елва, 26.03.2011 г.

Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из бассейнов рр. Сысолы и Выль

Вид паразита	I	р. Важью 15.08.2003 n = 15		р. Поинга 18.08.2003 n = 10		р. Выль 20.08.2006 n = 15		р. Елга 26.03.2011 n = 11	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Myxobolus neurobius</i>	0.20	7	0.34	19	1.34	533	4.67	394	4.37
<i>M. albovae</i>	0.50	4	0.69	0	-	0	-	0	-
<i>Apiosoma</i> sp.	0.05	0	-	0	-	0	-	183	2.21
<i>Tetraonchys borealis</i> f. <i>typica</i>	0.40	70	3.21	22	2.05	15	1.66	467	5.10
<i>Tetraonchys borealis</i> f. <i>minor</i>	0.19	7	0.26	2	-0.99	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	0.18	3	-0.61	0	-	0	-	11	0.69
<i>Triaenophorus nodulosus</i> pl.	15.71	0	-	0	-	7	4.70	1	2.75
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	1	1.09	0	-	1	1.09	9	3.29
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	12	2.98	3	1.59	5	2.10	9	2.69
<i>Phyllodistomum simile</i>	1.11	1	0.10	2	0.80	5	1.71	5	1.71
<i>Diplostomum spathaceum</i> l.	0.15	1	-1.92	2	-1.23	2	-1.23	3	-0.82
<i>D. volvens</i> l.	0.15	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	1.13	12	2.60	1	0.12	1971	7.71	24	3.30
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	42	4.68	12	3.43	6	2.74	9	3.14
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	1	1.17	0	-	0	-	0	-
<i>Piscicola geometra</i>	4.25	1	1.45	0	-	0	-	0	-
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	0	-	0	-	13	3.75	2	1.88

## Паразитофауна хариуса из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)

Вид паразита	Даты отлова рыбы			
	28.05.2011 n=15	03.06.2012 n=15	18.06.2011 n=15	23.06.2012 n=15
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus neurobius</i>	7(388.5)	5(181.9)	7(210.6)	7(482.06)
<i>Dermocystidium sp.</i>	-	-	2(6.7)	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	13(23.0)	14(27.7)	6(14.4)	10(9.8)
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	?(0.73)	-	?(0.47)	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	1(0.07)	-	-	-
<i>Proteocephalus thimalli</i>	4(0.33)	2(0.13)	1(0.2)	6(2.2)
<i>Crepidostomum farionis</i>	4(0.6)	2(0.2)	2(0.73)	3(0.53)
<i>Phyllodistomum simile</i>	6(0.8)	4(0.7)	-	6(0.4)
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	12(2.9)	9(2.3)	12(1.53)	9(2.0)
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	14(157.7)	12(74.9)	15(153.0)	11(180.6)
<i>Rhabdochona denudata</i>	5(2.8)	2(0.93)	-	-
<i>Raphidascaris acus</i>	9(3.5)	-	4(2.1)	4(1.0)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	2(0.13)	5(0.7)	5(0.46)
<i>Piscicola geometra</i>	-	-	-	-
<i>Argulus coregoni</i>	1(0.07)	-	1(0.07)	?(0.06)
<i>Ergasilus briani</i>	-	-	-	-

Таблица 9 (продолжение)

## Паразитофауна хариуса из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)

Вид паразита	Даты отлова рыбы		
	08.07.2012 n = 15	22—29.07.2012 n = 15	19.08.2012 n = 15
1	6	7	8
<i>Myxobolus neurobius</i>	4(18.3)	10(89.3)	9(84.46)
<i>Dermocystidium sp.</i>	-	-	1(50.0)
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	14(10.9)	8(3.06)	5(5.53)
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	?(0.26)	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	2(1.2)	1(0.06)
<i>Proteocephalus thimalli</i>	6(1.2)	1(0.06)	5(1.13)
<i>Crepidostomum farionis</i>	5(0.53)	3(0.46)	7(1.8)
<i>Phyllodistomum simile</i>	11(3.93)	5(1.3)	4(0.4)
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	12(3.73)	13(4.13)	11(3.2)
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	15(136.5)	13(78.27)	13(58.53)
<i>Rhabdochona denudata</i>	-	3(0.73)	-
<i>Raphidascaris acus</i>	8(1.46)	7(4.3)	4(4.2)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1(0.06)	-	4(0.4)
<i>Piscicola geometra</i>	-	1(0.06)	-
<i>Argulus coregoni</i>	?(0.13)	-	-
<i>Ergasilus briani</i>	-	-	-

Таблица 9 (окончание)

## Паразитофауна хариуса из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)

Вид паразита	Даты отлова рыбы		
	04.09.2013 n = 15	18.09.2013 n = 15	05.10.2013 n = 15
1	9	10	11
<i>Myxobolus neurobius</i>	12(207.2)	7(235.53)	14(208.4)
<i>Dermocystidium sp.</i>	-	-	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	5(3.13)	5(1.86)	8(1.93)
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	?(0.06)	-	?(0.66)
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	2(0.20)
<i>Proteocephalus thimalli</i>	1(0.06)	3(1.33)	5(1.06)
<i>Crepidostomum farionis</i>	5(0.66)	2(0.26)	9(1.33)
<i>Phyllodistomum simile</i>	6(2.0)	4(0.33)	5(0.4)
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	10(1.2)	9(1.2)	6(1.6)
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	15(43.66)	12(40.33)	15(55.8)
<i>Rhabdochona denudata</i>	-	-	4(1.93)
<i>Raphidascaris acus</i>	6(7.86)	5(7.6)	7(10.13)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2(0.13)	1(0.06)	4(0.26)
<i>Piscicola geometra</i>	-	-	-
<i>Argulus coregoni</i>	-	-	-
<i>Ergasilus briani</i>	-	1(0.06)	1(0.06)

Таблица 10

## Характеристика компонентного сообщества паразитов хариуса из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)

Показатели	Даты отлова рыб	
	28.05.2011	03.06.2012
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	12	9
Общее число особей паразитов	8713	4328
Общее значение условной биомассы	4198.3	2002.6
Количество автогенных видов	11	8
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.995	0.993
Доля биомассы автогенных видов	0.999	0.998
Доля особей аллогенных видов	0.005	0.007
Доля биомассы аллогенных видов	0.001	0.002
Количество видов специалистов	5	4
Количество видов генералистов	7	5
Доля особей видов специалистов	0.982	0.986
Доля биомассы видов специалистов	0.945	0.980
Доля особей видов генералистов	0.018	0.014
Доля биомассы видов генералистов	0.055	0.020
Доминантный вид по числу особей	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>

Таблица 10 (продолжение 1)

Показатели	Даты отлова рыб	
	28.05.2011	03.06.2012
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.669	0.630
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.634	0.632
Выравненность видов по числу особей	0.348	0.430
Выравненность видов по биомассе	0.404	0.437
Индекс Шеннона по числу особей	0.864	0.945
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.004	0.960
Ошибка уравнений регрессии	0.205	0.317

Таблица 10 (продолжение 2)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов хариуса  
из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)**

Показатели	Даты отлова рыб	
	18.06.2011	23.06.2012
1	4	5
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	11	10
Общее число особей паразитов	5859	10187
Общее значение условной биомассы	3466.0	4739.3
Количество автогенных видов	10	9
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.996	0.997
Доля биомассы автогенных видов	0.999	0.997
Доля особей аллогенных видов	0.004	0.003
Доля биомассы аллогенных видов	0.001	0.003
Количество видов специалистов	5	4
Количество видов генералистов	6	6
Доля особей видов специалистов	0.969	0.993
Доля биомассы видов специалистов	0.953	0.980
Доля особей видов генералистов	0.031	0.007
Доля биомассы видов генералистов	0.047	0.020
Доминантный вид по числу особей	<i>Мухоболус невробиус</i>	<i>Мухоболус невробиус</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.539	0.710
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.716	0.644
Выравненность видов по числу особей	0.408	0.312
Выравненность видов по биомассе	0.350	0.383
Индекс Шеннона по числу особей	0.979	0.718
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.840	0.882
Ошибка уравнений регрессии	0.165	0.106

Таблица 10 (продолжение 3)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов хариуса  
из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)**

Показатели	Даты отлова рыб	
	08.07.2012	22.07.2012
1	6	7
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	11	11
Общее число особей паразитов	2657	2744
Общее значение условной биомассы	2633.7	2116.9
Количество автогенных видов	10	10
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.979	0.977
Доля биомассы автогенных видов	0.997	0.996
Доля особей аллогенных видов	0.021	0.023
Доля биомассы аллогенных видов	0.003	0.004
Количество видов специалистов	5	4
Количество видов генералистов	6	7
Доля особей видов специалистов	0.944	0.933
Доля биомассы видов специалистов	0.939	0.760
Доля особей видов генералистов	0.056	0.067
Доля биомассы видов генералистов	0.061	0.240
Доминантный вид по числу особей	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.771	0.488
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.876	0.625
Выравненность видов по числу особей	0.368	0.445
Выравненность видов по биомассе	0.257	0.505
Индекс Шеннона по числу особей	0.882	1.068
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.616	1.210
Ошибка уравнений регрессии	0.380	0.259



Таблица 10 (продолжение 4)

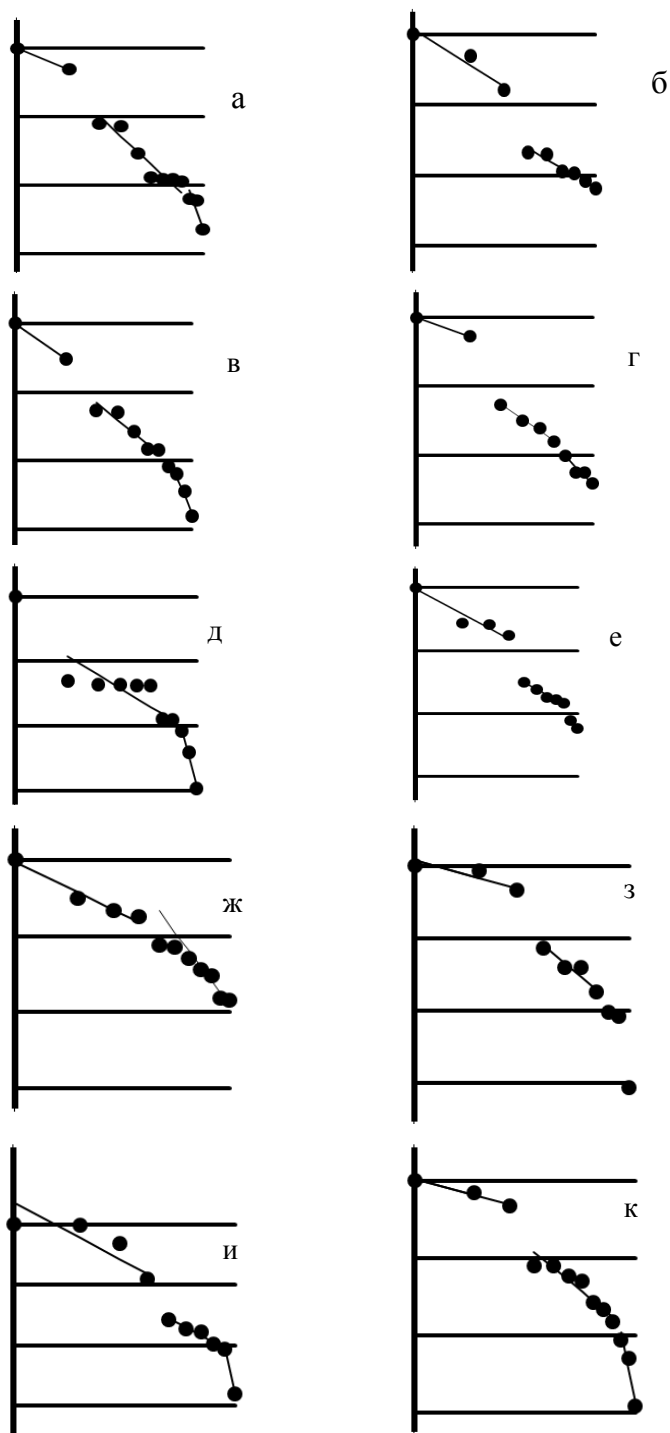
**Характеристика компонентного сообщества паразитов хариуса  
из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)**

Показатели	Даты отлова рыб	
	19.08.2012	04.09.2013
1	8	9
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	11	10
Общее число особей паразитов	3145	3990
Общее значение условной биомассы	1702.7	1741.9
Количество автогенных видов	10	9
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.985	0.995
Доля биомассы автогенных видов	0.996	0.998
Доля особей аллогенных видов	0.015	0.005
Доля биомассы аллогенных видов	0.004	0.002
Количество видов специалистов	4	5
Количество видов генералистов	7	5
Доля особей видов специалистов	0.714	0.955
Доля биомассы видов специалистов	0.775	0.792
Доля особей видов генералистов	0.286	0.045
Доля биомассы видов генералистов	0.225	0.208
Доминантный вид по числу особей	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.403	0.779
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.581	0.423
Выравненность видов по числу особей	0.582	0.318
Выравненность видов по биомассе	0.403	0.540
Индекс Шеннона по числу особей	1.397	0.732
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.421	1.242
Ошибка уравнений регрессии	0.215	0.407

Таблица 10 (окончание)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов хариуса  
из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)**

Показатели	Даты отлова рыб	
	18.09.2013	05.10.2013
1	10	11
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	10	13
Общее число особей паразитов	4329	5483
Общее значение условной биомассы	1769.7	2150.6
Количество автогенных видов	9	12
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.996	0.996
Доля биомассы автогенных видов	0.999	0.998
Доля особей аллогенных видов	0.004	0.004
Доля биомассы аллогенных видов	0.001	0.002
Количество видов специалистов	4	5
Количество видов генералистов	6	8
Доля особей видов специалистов	0.967	0.956
Доля биомассы видов специалистов	0.824	0.757
Доля особей видов генералистов	0.033	0.044
Доля биомассы видов генералистов	0.176	0.243
Доминантный вид по числу особей	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.816	0.794
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.399	0.438
Выравненность видов по числу особей	0.276	0.279
Выравненность видов по биомассе	0.537	0.550
Индекс Шеннона по числу особей	0.635	0.716
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.237	1.411
Ошибка уравнений регрессии	0.469	0.295



**Рис. 3.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из р. Луженьга (бассейн р. Сухона)

Рыба отловлена: а — 28.05.2011 г.; б — 03.06.2012 г.; в — 18.06.2011 г.; г — 23.06.2012 г.; д — 08.07.2012 г.; е — 22.07.2012 г.; ж — 18.08.2012 г.; з — 04.09.2013 г.; и — 18.09.2013 г.; к — 05.10.2013 г.

Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)

Вид паразита	I	Даты отлова рыбы												
		28.05.2011 n = 15		03.06.2012 n = 15		18.06.2011 n = 15		23.06.2012 n = 15		08.07.2012 n = 15				
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)			
1	2	3	4	7	8	11	12	9	10	11	12	275	11	12
<i>Myxobolus neurobius</i>	0.20	5827	7.06	3159	6.45	275	4.01	7231	7.28	275	4.01	0	0	0
<i>Dermocystidium</i> sp.	0.17	0	-	101	2.85	0	-	0	-	0	-	0	0	-
<i>Tetraonchys borealis</i> f. <i>typica</i>	0.40	345	4.80	216	4.33	164	4.06	147	3.95	164	4.06	164	164	4.06
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	0.18	11	0.69	7	0.24	4	-0.32	0	-	4	-0.32	4	4	-0.32
<i>Triacnophorus nodulosus</i> pl.	15.71	1	2.75	0	-	0	-	0	-	0	-	0	0	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	5	2.70	3	2.19	18	3.98	33	4.59	18	3.98	18	18	3.98
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	9	2.69	11	2.89	8	2.57	8	2.57	8	2.57	8	8	2.57
<i>Phyllostomum simile</i>	1.11	12	2.59	0	-	59	4.18	6	1.90	59	4.18	59	59	4.18
<i>Diplostomum spathaceum</i> l.	0.15	43	1.84	23	1.21	56	2.10	30	1.48	56	2.10	56	56	2.10
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	1.13	2365	7.89	2295	7.86	2048	7.74	2709	8.02	2048	7.74	2048	2048	7.74
<i>Rhabdochona denudata</i>	0.96	42	3.70	0	-	0	-	0	-	0	-	0	0	-
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	52	4.90	32	4.41	22	4.04	15	3.66	22	4.04	15	22	4.04
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	11	3.57	1	1.17	7	3.12	1	1.17	7	1	1.17
<i>Piscicola geometra</i>	4.25	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	0	-
<i>Ergasilus briani</i>	0.34	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	0	-
<i>Argulus coregoni</i>	6.74	1	1.91	1	1.91	2	2.60	1	1.91	2	2.60	1	2	2.60

Таблица 11 (окончание)  
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из р. Луженьги (бассейн р. Сухона)**

Вид паразита	I	Даты отлова рыбы											
		22—29.07.2012 n=15		19.08.2012 n=15		04.09.2013 n=15		18.09.2013 n=15		05.10.2013 n=15			
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)		
1	2	13	14										
<i>Myxobolus neurobius</i>	0.20	1339	5.59	1267	5.53	3108	6.43	3533	6.56	3126	6.44		
<i>Dermocystidium</i> sp.	0.17	0	-	750	4.85	0	-	0	-	0	-		
<i>Tetraonchys borealis</i> f. <i>typica</i>	0.40	46	2.79	83	3.38	47	2.81	28	2.29	29	2.32		
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	0.18	0	-	0	-	1	-1.71	0	-	10	0.60		
<i>Triacnophorus nodulosus</i> pl.	15.71	18	5.64	1	2.75	0	-	0	-	3	3.85		
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	1	1.09	16	3.87	1	1.09	20	4.09	16	3.87		
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	7	2.44	27	3.79	10	2.79	4	1.88	20	3.49		
<i>Phyllodistomum simile</i>	1.11	20	3.10	6	1.90	30	3.50	5	1.71	6	1.90		
<i>Diplostomum spathaceum</i> l.	0.15	62	2.20	48	1.95	18	0.97	18	0.97	24	1.25		
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	1.13	1174	7.19	878	6.90	655	6.60	605	6.52	837	6.85		
<i>Rhabdochona denudata</i>	0.96	11	2.36	0	-	0	-	0	-	29	3.33		
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	65	5.12	63	5.09	118	5.72	114	5.68	152	5.97		
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	6	2.97	2	1.87	1	1.17	4	2.56		
<i>Piscicola geometra</i>	4.25	1	1.45	0	-	0	-	0	-	0	-		
<i>Ergasilus briani</i>	0.34	0	-	0	-	0	-	1	-1.07	1	-1.07		
<i>Argulus coregoni</i>	6.74	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-		

## Паразитофауна хариуса из бассейна р. С. Двины

Вид паразита	р. Сухона р-н г. Тотьма n = 15	р. Шарденьга (бас. р. Сухона) 04.07.—11.08.1992 n = 16	р. Вага 08.2007 n = 15	р. Пинега 04.07.2011 n = 15
1	2	3	4	5
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	7(1.2)	4(1.31)	2(0.2)	4(0.5)
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	-	3(1.25)	-	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	-	-	7(3.7)	-
<i>Proteocephalus longicollis</i>	8(2.67)	-	-	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	-	1(0.6)	2(0.4)
<i>Sphaerostomum bramae</i>	-	1(0.13)	-	-
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	-	4(1.56)	-	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	2(0.13)	5(0.63)	-	3(0.5)
<i>D. volvens l.</i>	-	2(0.13)	-	-
<i>Tylodelphys clavata l.</i>	1(0.07)	-	-	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	2(1.67)	-	15(33.5)	15(12.2)
<i>Rhabdochona denudata</i>	-	3(0.25)	-	-
<i>Raphidascaris acus</i>	-	2(0.25)	8(0.9)	3(0.3)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	-	6(2.4)	-

Примечание. Столбец 2 составлен по: [40].

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна р. С. Двины**

Показатели	р. Сухона р-н г. Тотьма	р. Шарденьега (бас. р. Сухона) 04.07.—11.08.1992
1	2	3
Исследовано рыб	15	16
Общее число видов паразитов	5	8
Общее число особей паразитов	101	88
Общее значение условной биомассы	22.8	36.6
Количество автогенных видов	3	6
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.970	0.864
Доля биомассы автогенных видов	0.998	0.949
Доля особей аллогенных видов	0.030	0.136
Доля биомассы аллогенных видов	0.002	0.051
Количество видов специалистов	2	2
Количество видов генералистов	3	6
Доля особей видов специалистов	0.426	0.466
Доля биомассы видов специалистов	0.165	0.329
Доля особей видов генералистов	0.426	0.534
Доля биомассы видов генералистов	0.165	0.671
Доминантный вид по числу особей	<i>Proteocephalus longicollis</i>	<i>Rhipidocotyle campanula</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Proteocephalus longicollis</i>	<i>Raphidascaris acus</i>
Характеристика доминантного вида	ав/г	ав/г; ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.545	0.284
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.833	0.282
Выравненность видов по числу особей	0.688	0.835
Выравненность видов по биомассе	0.346	0.880
Индекс Шеннона по числу особей	1.107	1.736
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.557	1.870
Ошибка уравнений регрессии	-	0.274



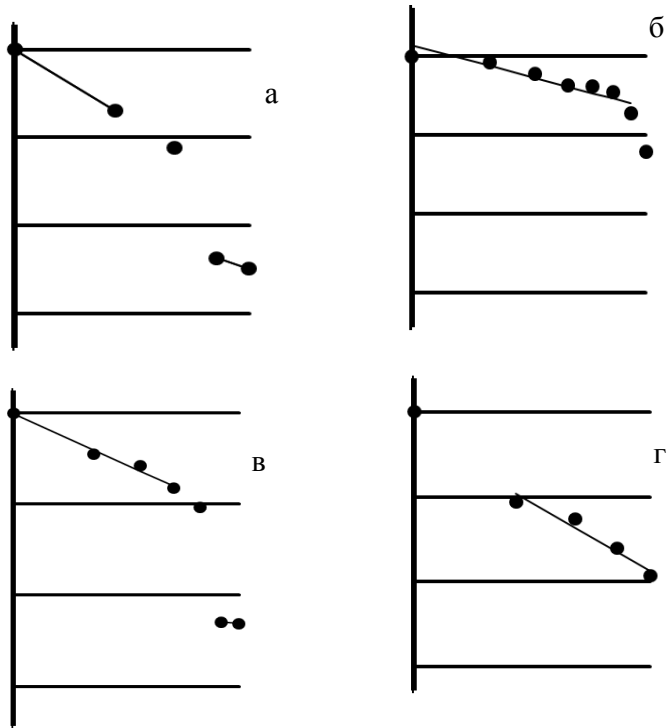
Таблица 13 (окончание)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна р. С. Двины**

Показатели	р. Вага 11.08.2007	р. Пинега 04.07.2011
1	3	4
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	7	5
Общее число особей паразитов	647	139
Общее значение условной биомассы	942.1	152.1
Количество автогенных видов	7	4
Количество аллогенных видов	0	1
Доля особей автогенных видов	1.0	0.964
Доля биомассы автогенных видов	1.0	0.995
Доля особей аллогенных видов	0	0.036
Доля биомассы аллогенных видов	0	0.005
Количество видов специалистов	3	2
Количество видов генералистов	4	3
Доля особей видов специалистов	0.866	0.914
Доля биомассы видов специалистов	0.775	0.915
Доля особей видов генералистов	0.134	0.086
Доля биомассы видов генералистов	0.225	0.085
Доминантный вид по числу особей	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.776	0.878
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.600	0.904
Выравненность видов по числу особей	0.434	0.335
Выравненность видов по биомассе	0.666	0.263
Индекс Шеннона по числу особей	0.844	0.539
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.180	0.424
Ошибка уравнений регрессии	0.096	0.112

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

Вид паразита	I	р. Сухона р-н г. Тотьма n = 15		р. Шарденъга (бас. р. Сухона) 4.07.—11.08.1992 n = 16		р. Вага 08.2007 n = 15		р. Пинега 04.07.2011 n = 15	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	0.40	18	2.21	5	2.12	3	0.06	5	0.57
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.19	0	-	20	1.31	0	-	0	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	0	-	0	-	55	5.10	0	-
<i>Proteocephalus longicollis</i>	3.42	55	5.24	0	-	0	-	0	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	0	-	0	-	37	4.10	0	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	1.11	0	-	0	-	1	0.10	4	1.49
<i>Sphaerostomum bramae</i>	1.48	0	-	2	1.09	0	-	0	-
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	0.22	0	-	25	1.73	0	-	0	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	2	-1.22	10	0.39	0	-	5	-0.31
<i>D. volvens l.</i>	0.15	0	-	2	-0.97	0	-	0	-
<i>Tylodelphys clavata l.</i>	0.21	1	-1.55	0	-	0	-	0	-
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	1.13	0	-	0	-	502	6.34	122	4.92
<i>Rhabdochona denudata</i>	0.96	0	-	4	1.35	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	0	-	4	2.33	13	3.51	3	2.05
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	0	-	36	4.76	0	-



**Рис. 4.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из бассейна р. С. Двина. Рыба отловлена из: а — р. Сухона в р-не г. Тотьма (материалы: [113]; обработка наша); б — р. Шарденьга (бас. р. Сухона), 20.09.1992 г.; в — р. Вага, 11.08.2007 г.; г — р. Пинега, 04.07.2011 г.

**Паразитофауна хариуса разного возраста из р. Пинеги (бас. р. С. Двина)  
в августе 1930 г. [32]**

Вид паразита	Возраст рыбы				
	0+ n = 42	1+ n = 18	2+ n = 29	3+ n = 11	4+ n = 10
1	2	3	4	5	6
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	+	-	-
<i>Myxobolus sp.</i>	1(0.02)	-	1(0.03)	-	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	17(0.71)	13(1.11)	9(0.48)	1(0.18)	1(0.2)
<i>Diphyllbothrium ditremum pl.</i>	-	-	-	-	3(0.5)
<i>Proteocephalus longicollis</i>	-	-	-	1(0.27)	6(1.8)
<i>Crepidostomum farionis</i>	4(0.10)	7(0.39)	14(0.48)	4(0.36)	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	-	-	1(0.03)	-	-
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	1(0.02)	2(0.11)	3(0.10)	1(0.09)	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	12(0.43)	8(0.67)	9(0.62)	3(0.55)	4(1.0)
<i>Cystidicola farionis</i>	-	-	1(0.03)	-	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	-	4(0.22)	24(20.28)	11(251.0)	10(251.5)
<i>Rhabdochona denudata</i>	20(1.43)	13(2.17)	7(0.69)	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	4(0.24)	1(0.06)	1(0.03)	-	-
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i>	-	-	-	-	1(0.1)
<i>Salmincola thymalli</i>	-	-	-	2(0.36)	2(1.0)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса разного возраста  
из р. Пинеги (бас. р. С. Двина) в августе 1930 г.  
(материалы: [32]; обработка из: [13])**

Показатели	Возраст рыб		
	0+	1+	2+
1	2	3	4
Исследовано рыб	42	18	29
Общее число видов паразитов	7	7	10
Общее число особей паразитов	124	85	661
Общее значение условной биомассы	114.2	70.3	724.9
Количество автогенных видов	6	6	9
Количество аллогенных видов	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0.855	0.859	0.973
Доля биомассы автогенных видов	0.977	0.975	0.996
Доля особей аллогенных видов	0.145	0.141	0.027
Доля биомассы аллогенных видов	0.023	0.025	0.004
Количество видов специалистов	1	2	2
Количество видов генералистов	6	5	8
Доля особей видов специалистов	0.242	0.282	0.911
Доля биомассы видов специалистов	0.112	0.186	0.922
Доля особей видов генералистов	0.758	0.718	0.089
Доля биомассы видов генералистов	0.888	0.814	0.078
Доминантный вид по числу особей	<i>Rhabdochona denudata</i>	<i>Rhabdochona denudata</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Rhabdochona denudata</i>	<i>Rhabdochona denudata</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/г	ав/г	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.484	0.459	0.890
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.505	0.533	0.913
Выравненность видов по числу особей	0.702	0.752	0.232
Выравненность видов по биомассе	0.660	0.741	0.191
Индекс Шеннона по числу особей	1.366	1.464	0.535
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.285	1.441	0.439
Ошибка уравнений регрессии	0.251	0.101	0.127

Таблица 16 (окончание)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса разного возраста  
из р. Пинеги (бас. р. С. Двина) в августе 1930 г.  
(материалы: [32]; обработка из: [13])**

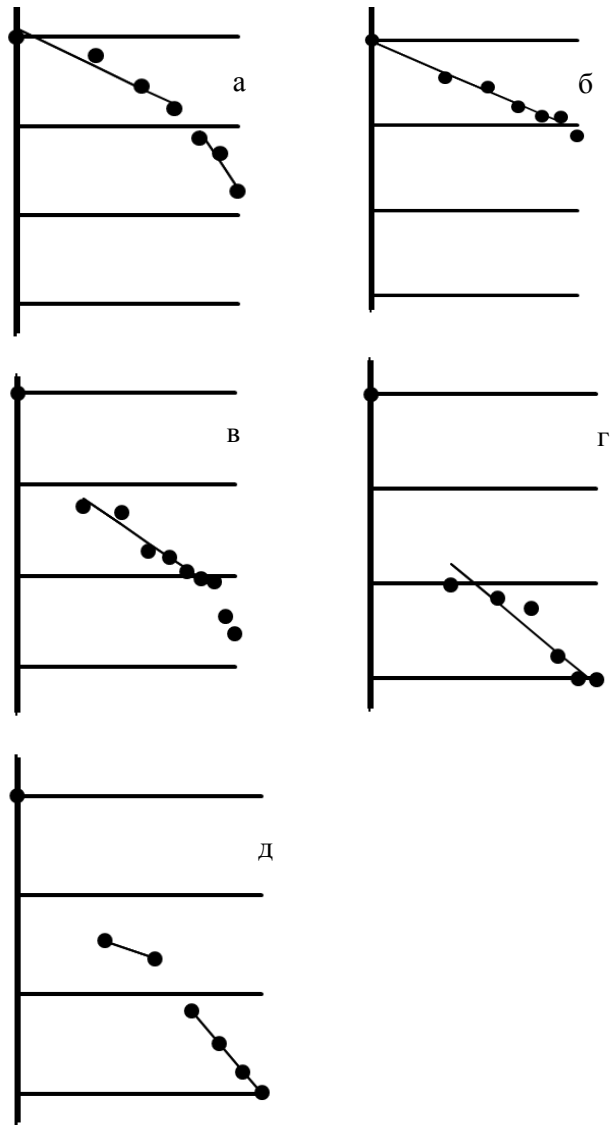
Показатели	Возраст рыб	
	3+	4+
1	5	6
Исследовано рыб	11	10
Общее число видов паразитов	7	7
Общее число особей паразитов	2781	2561
Общее значение условной биомассы	3141.2	2932.2
Количество автогенных видов	6	6
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.998	0.996
Доля биомассы автогенных видов	0.997	0.999
Доля особей аллогенных видов	0.002	0.004
Доля биомассы аллогенных видов	0.003	0.001
Количество видов специалистов	3	3
Количество видов генералистов	4	4
Доля особей видов специалистов	0.995	0.987
Доля биомассы видов специалистов	0.994	0.977
Доля особей видов генералистов	0.005	0.013
Доля биомассы видов генералистов	0.006	0.023
Доминантный вид по числу особей	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.993	0.982
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.990	0.966
Выравненность видов по числу особей	0.028	0.060
Выравненность видов по биомассе	0.037	0.096
Индекс Шеннона по числу особей	0.055	0.117
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.071	0.187
Ошибка уравнений регрессии	0.168	0.009

Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса разного возраста из р. Пинегы (бас. р. С. Двина) в августе 1930 г. (материалы: [32]; обработка: [13])

Таблица 17

Вид паразита	I	Возраст рыбы											
		0+		1+		2+		3+		4+			
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)		
<i>Myxobolus</i> sp.	0.52	1	-0.65	0	-	1	-0.65	0	-	0	-	0	-
<i>Tetraonchys borealis</i> f. <i>typica</i>	0.43	30	2.55	20	2.14	14	1.79	2	-0.16	2	-0.16	2	-0.16
<i>Diphyllbothrium ditremum</i> pl.	1.59	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	5	2.08
<i>Proteocephalus longicollis</i>	2.99	0	-	0	-	0	-	0	-	3	2.19	18	3.98
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	4	1.88	7	2.44	14	3.13	4	1.88	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.87	0	-	0	-	1	-0.14	0	-	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	1.66	1	0.50	2	1.20	3	1.60	1	0.50	0	-	0	-
<i>Diplostomum spathaceum</i> l.	0.15	18	0.98	12	0.57	18	0.98	6	-0.12	10	0.39	10	0.39
<i>Cysticola farionis</i>	2.45	0	-	0	-	1	0.89	0	-	0	-	0	-
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	1.13	0	-	4	1.51	588	6.50	2761	8.04	2515	7.95	2515	7.95
<i>Rhabdochona denudata</i>	0.96	60	4.05	39	3.62	20	2.96	0	-	0	-	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	10	3.48	1	1.17	1	1.17	0	-	0	-	0	-
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i>	3.25	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	1	1.18
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	0	-	0	-	0	-	4	2.57	10	3.49	10	3.49





**Рис. 5.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса разного возраста из р. Пинеги (бас. р. С. Двина) в августе 1930 г (материалы: [32]; обработка: [13])  
 Возраст рыбы: а — 0+; б — 1+; в — 2+; г — 3+; д — 4+

1. Голикова Е. А. Паразифауна хариуса *Thymallus thymallus* (L.) из бассейна реки Ижма // Материалы докл. II Всероссийск. научн. конферен. с международ. участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере». Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2013. С. 56—58.

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

3. Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек Северо-Востока Европейской России. Простейшие // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 4. С. 296—306.

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

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

6. Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек Северо-Востока Европейской России // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. М.: ГЕЛАН, 1998. С. 148—156.

7. 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.

8. Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек Северо-Востока Европейской России. Цестоды (*Cestoda*) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 5. С. 441—446.

9. Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек Северо-Востока Европейской России. Пиявки (*Hirudinea*), моллюски (*Mollusca*), раки (*Crustacea*), паукообразные (*Arachnida*) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 158—163.

10. Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2002. 50 с.

11. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Структура компонентных сообществ паразитов у хозяина разного возраста // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2007. № 15. С. 114—116.

12. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Видовая структура компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из верхнего течения реки Печора // Беспозвоночные Европейского Северо-Востока России. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2007. С. 297—306. (Тр. Коми научн. центра УрО РАН, № 183)

13. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Зависимость структуры компонентных сообществ паразитов от возраста хозяина // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 2. С. 101—113.

14. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Экология паразитов голяна *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.

15. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Структура компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из верхнего течения реки Печора // Известия РАН. Сер. биол. 2009. № 3. С. 358—367.
16. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна рыб и рыбообразных из водоемов Северо-Востока Европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2010. 192 с.
17. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна хариуса из бассейна р. Вычегды (бассейн р. С. Двины) // Материалы V Всероссийск. научн.-практ. конференции (8—9 декабря 2011 г.) «Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне». Ч. 1. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. пед. ун-та, 2011. С. 244—246.
18. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна хариуса из бассейнов рек Северо-Востока Европейской части России // XXIX Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Тез. докл. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2013. С. 46—47.
19. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Взаимосвязь видового богатства паразитов и количества вскрытых особей хозяина (на примере представителей бореального предгорного фаунистического комплекса) // Вестник Сыктывкарского университета. Сер. 2. Биология, геология, химия, экология. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2013. Вып. 3. С. 51—68.
20. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна хариуса *Thymallus thymallus* (L.) из бассейна реки Вычегда // Матеріали VII Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції (Мелітополь-Бердянськ, 10—13 вересня 2014 р.) «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології». Херсон: Гринь Д. С., 2014. С. 226—229.
21. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Структура сообществ паразитов хариуса из водоемов с охраняемых территорий (бассейн р. Печора) // Материалы Всероссийск. научн. конференции «Механизмы устойчивости и адаптации биологических систем к природным и техногенным факторам». Киров, 2015. С. 213—216.
22. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Взаимосвязь видового богатства паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) и количества вскрытых особей хозяина // Сб. материалов 22-й годичной сессии Ученого совета СыктГУ им. П. Сорокина (Февральские чтения). Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2015. С. 107—110.
23. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России. Простейшие: Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2015. 216 с.
24. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Европейской части России: книдарии, моногенеи, цестоды и аспидогастеры. Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2016. 191 с.
25. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Европейской части России: трематоды, нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2017. 303 с.
26. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Вострикова А. В. Компонентные сообщества паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из реки Печора // Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 5. С. 381—391.

27. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Седрисева В. А. Паразитофауна некоторых видов рыб национального парка «Югыд-Ва» и Печоро-Илычского государственного природного заповедника // Коми республик. науч.-практ. конференция «Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера (к 10-летию нац. парка «Югыд-Ва»)». Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2004. С. 39—42.
28. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Седрисева 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. Тез. докл. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2005. С. 53—54.
29. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Седрисева В. А. Паразиты и их компонентные сообщества как индикаторы состояния гидробиоценозов и популяций рыб и ихтиопаразитологическая обстановка в водоемах Северо-Востока Европейской части России // Материалы третьей (XXVI) международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2005. С. 39—85.
30. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Седрисева В. А., Макарова Л. Р. Систематический обзор паразитов рыб бассейна верхнего течения реки Печоры // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2005. № 14. С. 281—288.
31. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Голикова Е. А., Вострикова А. В. Структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 4. С. 280—291.
32. Дубинин В. Б. Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1936. Вып. 3, № 7. С. 31—48.
33. Екимова И. В. Материалы по паразитофауне рыб р. Печоры // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 3/24. С. 542—546.
34. Екимова И. В. Итоги паразитологического исследования рыб р. Печоры // 8-я сессия учен. совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Тез. докл. Петрозаводск, 1969. С. 185—187.
35. Екимова И. В. Паразитофауна рыб реки Печоры: Дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 1971. 268 с.
36. Екимова И. В. Паразитофауна рыб реки Печоры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1971. 21 с.
37. Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб Европейского округа // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Тез. докл. Тюмень, 1971. С. 26—30.
38. Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб р. Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1976. С. 50—68.
39. Кудрявцева Е. С. Паразитофауна рыб реки Сухона и Кубенского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1955. 17 с.
40. Кудрявцева Е. С. Систематический обзор паразитов рыб реки Сухона и Кубенского озера // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1957. Т. 20. С. 69—136.

41. Кудрявцева Е. С. Паразитофауна рыб р. Сухоны и Кубенского озера // Зоологический журнал. 1957. Т. 36, вып. 9. С. 1292—1304.
42. Кудрявцева Е. С. Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера. Сообщение 1 // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1959. Т. 24. С. 175—185.
43. Кудрявцева Е. С. Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера. Сообщение 2 // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1962. Т. 27. С. 216—254.
44. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1984. Т. 1. 431 с.
45. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1985. Т. 2. 425 с.
46. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3. 583 с.
47. Спасский А. А., Ройтман В. А. Гельминтофауна рыб реки Печора // Вопросы ихтиологии. 1958. Вып. 11. С. 192—204.
48. Спасский А. А., Ройтман В. А. О фауне нематод хариуса // Вопросы ихтиологии. 1959. Вып. 12. С. 177—186.
49. Степанов В. Г., Доровских Г. Н. Зависимость паразитофауны рыб от возраста хозяина // Материалы докл. Всерос. научн. конф. с междунар. участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере». Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2009. С. 104—106.
50. Степанов В. Г., Доровских Г. Н. Паразитофауна хариуса из бассейна р. Вычегды // Материалы V Всерос. научно-практической конференции (8—9 декабря 2011 г.) «Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне». Ярославль: Изд-во Ярославского гос. пед. ун-та, 2011. Ч. 1. С. 244—246.
51. Степанов В. Г., Доровских Г. Н. Фауна паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) из бассейна реки Вычегда (бассейн С. Двины) // Вестник Сыктывкарского университета. Сер. 2. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2013. Вып. 3. С. 30—37.
52. Сциборская Т. В. Паразитофауна некоторых рыб реки Печора // Рыбы бассейна верхней Печоры. М.: Изд-во Моск. об-ва испытателей природы, 1947. С. 209—216.
53. Юшков В. Ф., Ивашевский Г. А. Паразиты позвоночных животных Европейского Северо-Востока России: Каталог. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 1999. 232 с.
54. Dorovskikh G. N., Stepanov V. G., Sedriseva V. A. Parasites and their component communities as indicators of the state of hydrobiocenosis of fish populations and ichthyoparasitological situation in water basins of north-eastern european part of Russia // International contact forum on habitat conservation in the Barents region. 4 — th meeting. Abstracts. Syktyvkar: Изд-во КНЦ УрО РАН, 2005. S. 54.

## КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 3. ХАРИУС

### THE COMPONENT COMMUNITIES OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 3. GRAYLING

*Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов*  
*G. N. Dorovskikh, V. G. Stepanov*

*В работе содержатся сведения о компонентных сообществах паразитов хариуса и ерша из водоемов Северо-Востока Европейской части России. Исследование является логическим продолжением публикаций по видовому составу ихтиопаразитов и паразитофауне рыб из ряда бассейнов рек этого обширного региона. В статье приведены данные о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса и ерша из ранее не исследованных в паразитологическом отношении водоемов.*

*The work contains information about the component communities of parasites of grayling and ruff from the waters of the northeast of European Russia. The study is a logical continuation of publications on the species composition of parasites of fishes and parasite fauna of fish from several river basins in this vast region. The article presents information about the parasite fauna and the structure of component communities of parasites of grayling and ruff from a previously not investigated in relation to parasitological reservoirs.*

*Ключевые слова: рыба, паразиты, паразитофауна, компонентные сообщества.*  
*Keywords: fish, parasites, parasite fauna, component communities.*

Это третья часть, работы содержащей сведения о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) и ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) из бассейнов главных рек Северо-Востока Европейской части России. В этой части публикации представлены сведения о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса из бассейнов рек Мезень и Печора. Координаты названных мест сбора материала и линейные размеры паразитов хариуса указаны во второй части работы [2].

# 1. Компонентные сообщества паразитов хариуса из бассейна реки Мезень

Таблица 1

## Паразитофауна хариуса из бассейна р. Мезень

Вид паразита	р. Мезень 04—25.08. 1989 n = 30	р. Мезень 07.1990 n = 20	р. Ертом 06—07.1994 n = 15	р. Чим 14.07.2011 n = 10
<i>Myxobolus neurobius</i>	-	-	-	5(49.8)
<i>Hennequya zschokkei</i>	+	-	-	-
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	3(+)	-
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	-	-	4(0.93)	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	2(0.13)	6(1.45)	8(3.53)	-
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	1(0.13)	6(1.00)	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	1(0.07)	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	-	1(0.10)	3(0.40)	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	-	-	9(1.13)	-
<i>Crepidostomum metoecus</i>	-	4(0.40)	-	-
<i>Allocreadium transversale</i>	5(0.27)	3(0.30)	-	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	2(0.87)	1(0.15)	-	-
<i>Phyllodistomum megalorelus</i>	-	1(0.25)	-	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	-	-	2(0.2)
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	-	-	-	9(9.5)
<i>Diplostomum commutatum l.</i>	4(0.—23)	2(0.15)	-	-
<i>D. paracaudum l.</i>	-	-	2(0.27)	-
<i>D. volvens l.</i>	20(5.83)	9((8.55)	-	-
<i>Capillaria salvelini</i>	3(0.80)	-	-	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	16(3.87)	18(29.05)	12(3.27)	4(5.3)
<i>Raphidascaris acus</i>	3(0.30)	-	-	6(1.6)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	8(1.23)	1(0.05)	2((0.13)	4(2.4)
<i>Piscicola geometra</i>	+	-	-	-
<i>Salmincola thymalli</i>	-	-	2(0.13)	-

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна р. Мезень**

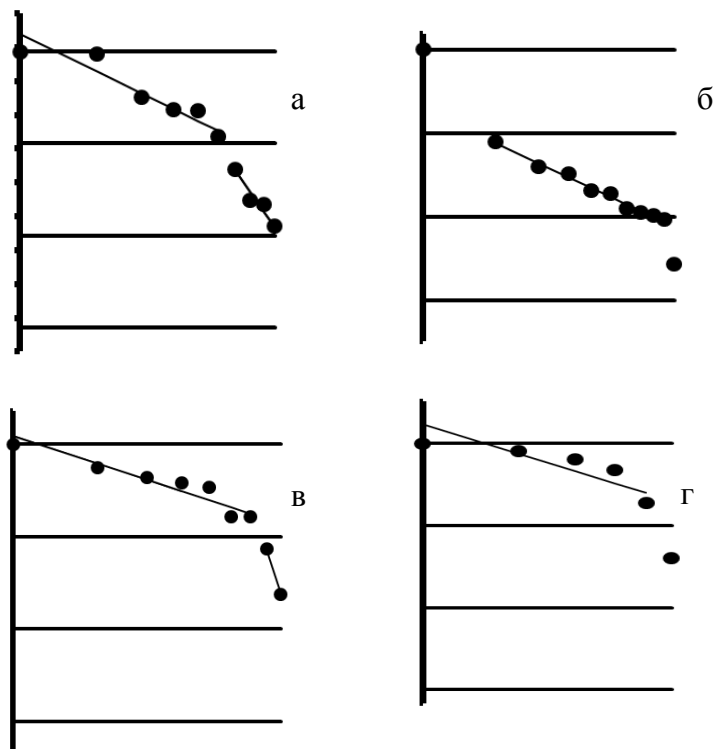
Показатели	р. Мезень 04—25.08.1989	р. Мезень 07.1990
Исследовано рыб	30	20
Общее число видов паразитов	10	11
Общее число особей паразитов	410	829
Общее значение условной биомассы	347.8	738.6
Количество автогенных видов	8	9
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.556	0.790
Доля биомассы автогенных видов	0.900	0.955
Доля особей аллогенных видов	0.444	0.210
Доля биомассы аллогенных видов	0.100	0.045
Количество видов специалистов	3	4
Количество видов генералистов	7	7
Доля особей видов специалистов	0.302	0.762
Доля биомассы видов специалистов	0.382	0.915
Доля особей видов генералистов	0.698	0.238
Доля биомассы видов генералистов	0.618	0.085
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum volvans</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г; ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.427	0.701
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.376	0.886
Выравненность видов по числу особей	0.695	0.399
Выравненность видов по биомассе	0.667	0.236
Индекс Шеннона по числу особей	1.599	0.957
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.536	0.567
Ошибка уравнений регрессии	0.302	0.064



Таблица 2 (продолжение)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна р. Мезень**

Показатели	Р. Ертом 06—07.1994	Р. Чим 14.07.2011
Исследовано рыб	15	10
Общее число видов паразитов	9	6
Общее число особей паразитов	148	688
Общее значение условной биомассы	153.8	294.4
Количество автогенных видов	8	5
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.973	0.862
Доля биомассы автогенных видов	0.996	0.952
Доля особей аллогенных видов	0.027	0.138
Доля биомассы аллогенных видов	0.004	0.048
Количество видов специалистов	5	2
Количество видов генералистов	4	4
Доля особей видов специалистов	0.838	0.801
Доля биомассы видов специалистов	0.671	0.541
Доля особей видов генералистов	0.162	0.199
Доля биомассы видов генералистов	0.329	0.459
Доминантный вид по числу особей	<i>Tetraonchus borealis</i> <i>f. typica</i>	<i>Myxobolus</i> <i>neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides</i> <i>ephemeridarum</i>	<i>Myxobolus</i> <i>neurobius</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.358	0.724
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.359	0.338
Выравненность видов по числу особей	0.720	0.517
Выравненность видов по биомассе	0.815	0.837
Индекс Шеннона по числу особей	0.583	0.926
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.791	1.499
Ошибка уравнений регрессии	0.236	0.382



**Рис. 1.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из бассейна р. Мезень  
 Рыба отловлена из: а — р. Мезень, 04—25.08.1989 г.; б — р. Мезень, 07.1990 г.; в —  
 р. Ергом, 06—07.1994 г.; г — р. Чим, 14.07.2011 г.

Таблица 3

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

Вид паразита	I	р. Мезень 04—25.08.1989 n = 30		р. Мезень 07.1990 n = 20		р. Ертом 06—07.1994 n = 15		р. Чим 14.07.2011 n = 10	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Myxobolus neurobius</i>	0.20	0	-	0	-	0	-	498	4.60
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	0.40	4	0.46	29	2.44	53	3.04	0	-
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.19	4	-0.29	20	1.31	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	0.18	0	-	0	-	14	0.93	0	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	1	2.75	0	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	0	-	2	1.79	6	2.89	0	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	0	-	0	-	17	3.32	0	-
<i>Crepidostomum metoecus</i>	0.84	0	-	8	1.90	0	-	0	-
<i>Allocreadium transversale</i>	0.81	8	1.39	6	1.10	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	1.11	0	-	0	-	0	-	2	0.80
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.87	26	3.12	3	0.96	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum megalorhis</i>	2.89	0	-	5	2.67	0	-	0	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-	0	-	0	-	95	2.64
<i>D. volvens l.</i>	0.15	175	3.50	171	3.48	0	-	0	-
<i>D. commutatum l.</i>	0.20	7	0.34	3	-0.50	0	-	0	-
<i>D. paracaudum l.</i>	0.17	0	-	0	-	4	-0.39	0	-
<i>Capillaria sabvelini</i>	0.44	24	2.36	0	-	0	-	0	-
<i>Cystidicolidies ephemeridarum</i>	1.13	116	4.87	581	6.48	49	4.01	53	4.09
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	9	3.14	0	-	0	-	16	3.72
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	37	4.79	1	1.17	2	1.87	24	4.35
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	0	-	0	-	2	1.88	0	-

## 2. Компонентные сообщества паразитов хариуса из бассейна реки Печоры

Таблица 4

### Паразитофауна хариуса из бассейна верхнего течения р. Печоры

Вид паразита	р. М. Порожня 24.06.2005  n = 15	р. М. Порожня 27.06.2004  n = 10	р. Б. Порожня 29.06.2004  n = 13	р. Печора от р. Елма до «Манских Лук» 09.08.2004 n = 12
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus neurobius</i>	4(34.0)	7(19.0)	13(67.0)	7(8.8)
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	+	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	13(40.0)	9(13.0)	10(11.0)	3(1.2)
<i>Proteocephalus thymalli</i>	6(1.4)	4(1.8)	5(9.8)	1(0.2)
<i>Crepidostomum farionis</i>	3(0.3)	-	-	-
<i>Allocreadium transversale</i>	5(0.7)	1(0.1)	5(1.5)	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	-	-	1(0.2)
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	11(2.2)	7(3.0)	7(1.7)	10(3.5)
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	13(8.6)	8(0.8)	13(5.8)	12(31.0)
<i>Raphidascaris acus</i>	1(0.1)	3(0.8)	7(72.0)	6(2.1)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2(0.5)	2(0.2)	5(0.5)	1(0.2)
<i>Salmincola thymalli</i>	5(0.5)	-	3(1.0)	-

Таблица 4 (продолжение)

### Паразитофауна хариуса из бассейна верхнего течения р. Печоры

Вид паразита	р. Печора в р-не устья р. Б. Шежим 20.06.2005 n = 15	р. Шайта- новка 01.07.2005  n = 10	р. Шайта- новка 11.07.2005  n = 10	р. Печора в р-не кордона Полой 20—31.07.2004 n = 30
1	6	7	8	9
<i>Myxobolus neurobius</i>	7(21.0)	6(67.0)	7(95.0)	22(102.0)
<i>M. albovae</i>	-	1(8.0)	3(1.2)	-
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	-	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	14(36.0)	-	7(5.9)	8(1.0)
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	1(0.07)	7(12.0)	-	2(0.1)
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	1(0.07)	-	-	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	15(41.0)	1(0.5)	-	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	-	1(0.3)	1(1.2)	-
<i>Allocreadium transversale</i>	6(4.0)	2(0.5)	1(0.1)	2(0.1)

Таблица 4 (окончание)

**Паразитофауна хариуса из бассейна верхнего течения р. Печоры**

1	6	7	8	9
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	-	-	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	13(5.0)	9(4.8)	5(3.6)	9(0.4)
<i>Apatemon cobitidis l.</i>	1(0.07)	-	-	1(0.1)
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	11(4.4)	7(8.6)	7(6.3)	30(14.1)
<i>Cucullanus truttae</i>	3(4.0)	-	-	-
<i>Raphidascaris acus</i>	2(0.5)	-	-	10(0.9)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1(0.07)	1(0.1)	1(0.1)	1(0.1)
<i>Salmincola thymalli</i>	9(2.0)	3(0.3)	7(0.8)	-

Таблица 5

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна верхнего течения р. Печоры**

Показатели	р. М. Порожня 24.06.2005	р. М. Порожня 27.06.2004
1	2	3
Исследовано рыб	15	10
Общее число видов паразитов	10	8
Общее число особей паразитов	1326	387
Общее значение условной биомассы	623.5	184.6
Количество автогенных видов	9	7
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.975	0.922
Доля биомассы автогенных видов	0.992	0.976
Доля особей аллогенных видов	0.025	0.078
Доля биомассы аллогенных видов	0.008	0.024
Количество видов специалистов	5	4
Количество видов генералистов	5	4
Доля особей видов специалистов	0.956	0.894
Доля биомассы видов специалистов	0.920	0.825
Доля особей видов генералистов	0.044	0.106
Доля биомассы видов генералистов	0.080	0.175
Доминантный вид по числу особей	<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.452	0.491
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.381	0.291
Выравненность видов по числу особей	0.538	0.606
Выравненность видов по биомассе	0.731	0.800
Индекс Шеннона по числу особей	1.240	1.260
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.683	1.664
Ошибка уравнений регрессии	0.295	0.320

Таблица 5 (продолжение 1)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна верхнего течения р. Печоры**

Показатели	р. Б. Порожня 29.06.2004	р. Печора от р. Елма до «Манских Лук» 09.08.2004
1	4	5
Исследовано рыб	13	12
Общее число видов паразитов	9	8
Общее число особей паразитов	2213	584
Общее значение условной биомассы	3191.7	587.7
Количество автогенных видов	8	7
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.990	0.928
Доля биомассы автогенных видов	0.999	0.989
Доля особей аллогенных видов	0.010	0.072
Доля биомассы аллогенных видов	0.001	0.011
Количество видов специалистов	5	4
Количество видов генералистов	4	4
Доля особей видов специалистов	0.555	0.878
Доля биомассы видов специалистов	0.231	0.865
Доля особей видов генералистов	0.445	0.122
Доля биомассы видов генералистов	0.769	0.135
Доминантный вид по числу особей	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Raphidascaaris acus</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/г	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.423	0.637
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.756	0.713
Выравненность видов по числу особей	0.602	0.562
Выравненность видов по биомассе	0.417	0.483
Индекс Шеннона по числу особей	1.322	1.169
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.916	1.005
Ошибка уравнений регрессии	0.124	0.396

Таблица 5 (продолжение 2)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна верхнего течения р. Печоры**

Показатели	р. Печора в районе устья р. Б. Шежим 20.06.2005	р. Шайтановка 01.07.2005
1	6	7
Исследовано рыб	15	10
Общее число видов паразитов	13	10
Общее число особей паразитов	1776	1021
Общее значение условной биомассы	2453.5	337.2
Количество автогенных видов	11	9
Количество аллогенных видов	2	1
Доля особей автогенных видов	0.957	0.953
Доля биомассы автогенных видов	0.995	0.979
Доля особей аллогенных видов	0.043	0.047
Доля биомассы аллогенных видов	0.005	0.021
Количество видов специалистов	6	5
Количество видов генералистов	7	5
Доля особей видов специалистов	0.885	0.866
Доля биомассы видов специалистов	0.932	0.824
Доля особей видов генералистов	0.115	0.134
Доля биомассы видов генералистов	0.068	0.176
Доминантный вид по числу особей	<i>Proteocephalus thymalli</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Proteocephalus thymalli</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.346	0.656
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.749	0.397
Выравненность видов по числу особей	0.640	0.509
Выравненность видов по биомассе	0.407	0.712
Индекс Шеннона по числу особей	1.641	1.173
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.043	1.639
Ошибка уравнений регрессии	0.189	0.206

Таблица 5 (окончание)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна верхнего течения р. Печоры**

Показатели	р. Шайтановка 11.07.2005	р. Печора в р-не кордона Полой 20—31.07.2004
1	8	9
Исследовано рыб	10	30
Общее число видов паразитов	9	9
Общее число особей паразитов	1142	3564
Общее значение условной биомассы	345.5	1185.2
Количество автогенных видов	8	7
Количество аллогенных видов	1	2
Доля особей автогенных видов	0.968	0.996
Доля биомассы автогенных видов	0.985	0.998
Доля особей аллогенных видов	0.032	0.004
Доля биомассы аллогенных видов	0.015	0.002
Количество видов специалистов	4	4
Количество видов генералистов	5	5
Доля особей видов специалистов	0.946	0.987
Доля биомассы видов специалистов	0.899	0.929
Доля особей видов генералистов	0.054	0.013
Доля биомассы видов генералистов	0.101	0.071
Доминантный вид по числу особей	<i>Мухоболус неуробиус</i>	<i>Мухоболус неуробиус</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Мухоболус неуробиус</i>	<i>Мухоболус неуробиус</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.832	0.859
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.550	0.516
Выравненность видов по числу особей	0.327	0.229
Выравненность видов по биомассе	0.631	0.451
Индекс Шеннона по числу особей	0.718	0.504
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.387	0.991
Ошибка уравнений регрессии	0.235	0.460



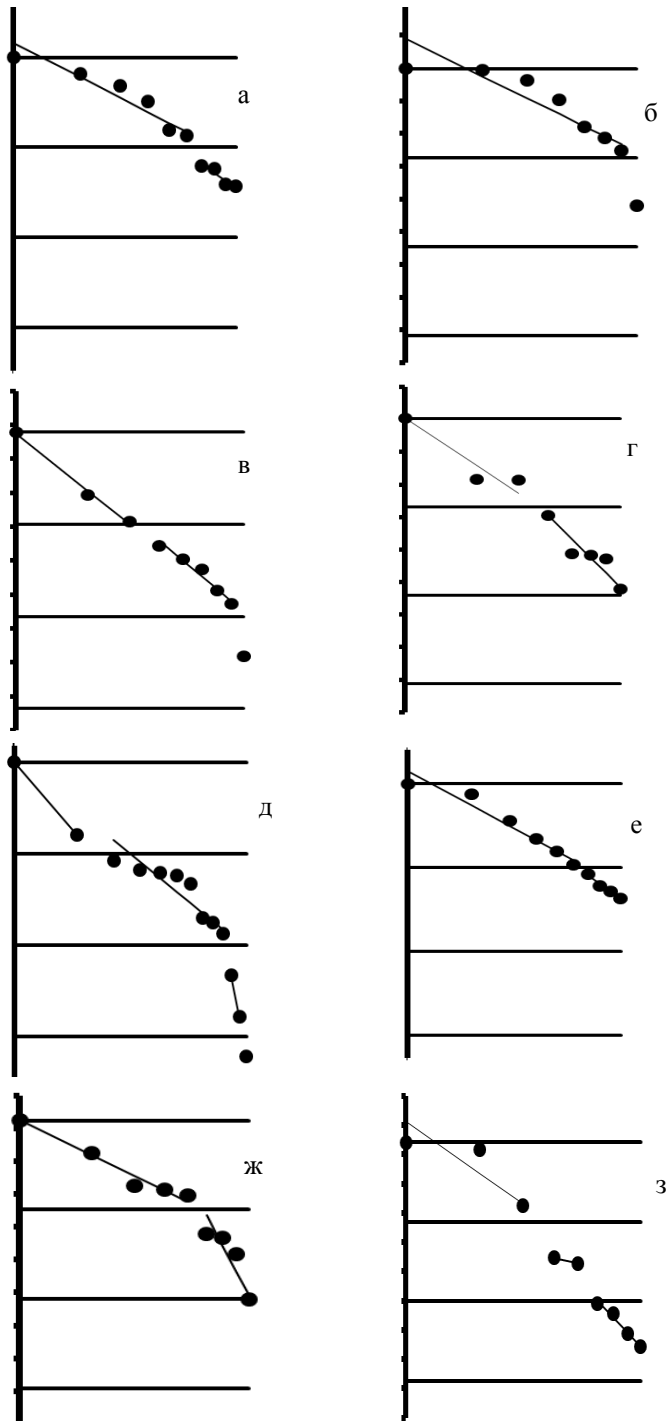
Таблица 6

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из бассейна верхнего течения р. Печоры

Вид паразита	I	р. М. Порожня 24.06.2005			р. М. Порожня 27.06.2004			р. Б. Порожня 29.06.2004			р. Печора от р. Елма до «Манских Лук» 09.08.2004		
		n = 15			n = 10			n = 13			n = 12		
		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				
<i>Mухоболus neurobius</i>	0.20	510	4.62	190	3.64	871	5.16	106	3.05				
<i>M. albovae</i>	0.50	0	-	0	-	0	-	0	-				
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	0.40	600	5.47	130	3.94	143	4.04	14	1.71				
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.19	0	-	0	-	0	-	0	-				
<i>Trienophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	0	-	0	-				
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	21	4.14	18	3.98	127	5.94	21	4.14				
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	5	2.10	0	-	0	-	0	-				
<i>Allocreadium transversale</i>	0.81	11	2.19	1	-0.21	19	2.74	0	-				
<i>Phyllodistomum simile</i>	1.11	0	-	0	-	0	-	2	0.80				
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	33	1.58	30	1.49	22	1.18	42	1.82				
<i>Apatemon cobiitidis l.</i>	0.66	0	-	0	-	0	-	0	-				
<i>Cystidicolides ephemeridarum</i>	1.13	129	4.98	8	2.20	75	4.44	372	6.04				
<i>Cucullanus truttae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	2	1.64	8	3.03	936	7.79	25	4.17				
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	7	3.12	2	1.87	7	3.12	2	1.87				
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	8	3.27	0	-	13	3.75	0	-				

Таблица 6 (окончание)  
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из бассейна верхнего течения р. Печоры**

Вид паразита	I	р. Печора в р-не устья р. Б. Шежим 20.06.2005 n = 15			р. Шайтановка 01.07.2005 n = 10			р. Шайтановка 11.07.2005 n = 10			р. Печора в р-не кордона Полой 20—31.07.2004 n = 30		
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)		
1	2	11	12	13	14	15	16	17	18				
<i>Mухоболus neurobius</i>	0.20	315	4.14	670	4.90	950	5.25	3060	6.42				
<i>M. albovae</i>	0.50	0	-	80	3.69	12	1.79	0	-				
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	0.40	540	5.36	0	-	59	3.15	30	2.47				
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.19	5	-0.07	120	3.11	0	-	3	-0.58				
<i>Trienophorus nodulosus pl.</i>	15.71	1	2.75	0	-	0	-	0	-				
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	615	7.52	5	2.70	0	-	0	-				
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	0	-	3	1.59	12	2.98	0	-				
<i>Allocreadium transversale</i>	0.81	60	3.89	5	1.40	1	-0.21	3	0.89				
<i>Phyllostomum simile</i>	1.11	0	-	0	-	0	-	0	-				
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	75	2.40	48	1.96	36	1.67	12	0.57				
<i>Apatemon cobitidis l.</i>	0.66	1	-1.23	0	-	0	-	3	-0.14				
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	1.13	66	4.31	86	4.57	63	4.26	423	6.17				
<i>Cucullanus truttae</i>	-	60	4.24	0	-	0	-	0	-				
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	7	2.89	0	-	0	-	27	4.24				
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	1	1.17	1	1.17	1	1.17	3	2.27				
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	30	4.59	3	2.28	8	3.27	0	-				



**Рис. 2.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из бассейна верхнего течения р. Печора

Рыба отловлена из: а — р. М. Порожня, 24.06.2005 г.; б — р. М. Порожня, 27.06.2005; в — р. Б. Порожня, 29.06.2005 г.; г — р. Печора от р. Елма до «Манских Лук», 09.08.2004 г.; д — р. Б. Шежим, 20.06.2005 г.; е — р. Шайтановка, 01.07.2005 г.; ж — р. Шайтановка, 11.07.2005 г.; з — р. Печора в р-не кордона Полой, 31.07.2005 г.

## Паразитофауна хариуса из р. Печоры в р-не устья р. Гаревки

Вид паразита	Даты отлова рыб			
	19.06. 2004 n = 15	28.06. 2005 n = 15	30.07. 2004 n = 15	25—31.07. 2002 n = 15
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus neurobius</i>	1(3.0)	5(27.0)	7(7.0)	8(72.5)
<i>M. albovae</i>	-	3(2.0)	1(4.0)	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	2(3.0)	10(9.9)	1(0.9)	14(10.6)
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	-	-	1(0.3)	3(0.6)
<i>Discocotyle sagittata</i>	2(0.1)	-	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	-	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2(1.5)	5(4.0)	6(2.0)	-
<i>Crepidostomum farionis</i>			1(0.1)	5(1.0)
<i>Allocreadium transversale</i>	-	-	2(0.4)	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	-	-	1(0.07)
<i>Diplostomum helveticum l.</i>	-	-	-	2(0.5)
<i>D. spathaceum l.</i>	5(1.0)	11(3.5)	12(3.0)	12(2.9)
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	3(1.0)	15(25.0)	15(20.0)	15(30.4)
<i>Raphidascaris acus</i>	-	1(0.1)	3(0.4)	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	5(0.5)	-	1(0.07)
<i>Salmincola thymalli</i>	1(0.1)	4(0.5)	-	-

Таблица 7 (окончание)

## Паразитофауна хариуса из р. Печоры в р-не устья р. Гаревки

Вид паразита	Даты отлова рыб		
	09—10.08. 2002 n = 15	01—02.08. 2003 n = 15	15.08. 2003 n = 15
1	6	7	8
<i>Myxobolus neurobius</i>	7(87.5)	7(10.8)	5(29.3)
<i>M. albovae</i>	-	-	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	14(6.9)	12(7.0)	4(1.3)
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	5(1.1)	4(0.3)	2(0.2)
<i>Discocotyle sagittata</i>	-	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	1(0.2)
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2(0.1)	3(0.2)	1(0.07)
<i>Crepidostomum farionis</i>	6(2.5)	5(0.3)	1(0.07)
<i>Allocreadium transversale</i>	-	-	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	1(0.07)	-	2(0.1)
<i>Diplostomum helveticum l.</i>	3(0.6)	-	-
<i>D. spathaceum l.</i>	12(3.4)	13(4.5)	13(2.1)
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	15(31.2)	15(25.9)	15(18.6)
<i>Raphidascaris acus</i>	-	2(0.7)	5(0.7)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	-	-
<i>Salmincola thymalli</i>	-	3(0.3)	-

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из р. Печоры в р-не устья р. Гаревки**

Показатели	Даты отлова рыб	
	19.06.2004	28.06.2005
1	2	3
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	7	9
Общее число особей паразитов	147	1000
Общее значение условной биомассы	126.9	821.5
Количество автогенных видов	6	8
Количество аллогенных видов	1	1
Доля особей автогенных видов	0.898	0.951
Доля биомассы автогенных видов	0.983	0.990
Доля особей аллогенных видов	0.102	0.049
Доля биомассы аллогенных видов	0.017	0.010
Количество видов специалистов	5	5
Количество видов генералистов	2	4
Доля особей видов специалистов	0.884	0.915
Доля биомассы видов специалистов	0.937	0.934
Доля особей видов генералистов	0.116	0.085
Доля биомассы видов генералистов	0.063	0.066
Доминантный вид по числу особей	<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.306	0.372
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.541	0.514
Выравненность видов по числу особей	0.821	0.681
Выравненность видов по биомассе	0.734	0.664
Индекс Шеннона по числу особей	1.598	1.496
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.427	1.460
Ошибка уравнений регрессии	0.139	0.155

Таблица 8 (продолжение 1)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из р. Печоры в р-не устья р. Гаревки**

Показатели	Даты отлова рыб	
	30.07.2004	25—31.07.2002
1	4	5
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	10	9
Общее число особей паразитов	573	1778
Общее значение условной биомассы	515.2	838.3
Количество автогенных видов	9	7
Количество аллогенных видов	1	2
Доля особей автогенных видов	0.921	0.967
Доля биомассы автогенных видов	0.987	0.990
Доля особей аллогенных видов	0.079	0.033
Доля биомассы аллогенных видов	0.013	0.010
Количество видов специалистов	5	4
Количество видов генералистов	5	5
Доля особей видов специалистов	0.792	0.956
Доля биомассы видов специалистов	0.883	0.948
Доля особей видов генералистов	0.208	0.044
Доля биомассы видов генералистов	0.117	0.052
Доминантный вид по числу особей	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.524	0.611
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.656	0.613
Выравненность видов по числу особей	0.646	0.479
Выравненность видов по биомассе	0.510	0.477
Индекс Шеннона по числу особей	1.488	1.053
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.175	1.049
Ошибка уравнений регрессии	0.144	0.232

Таблица 8 (окончание)

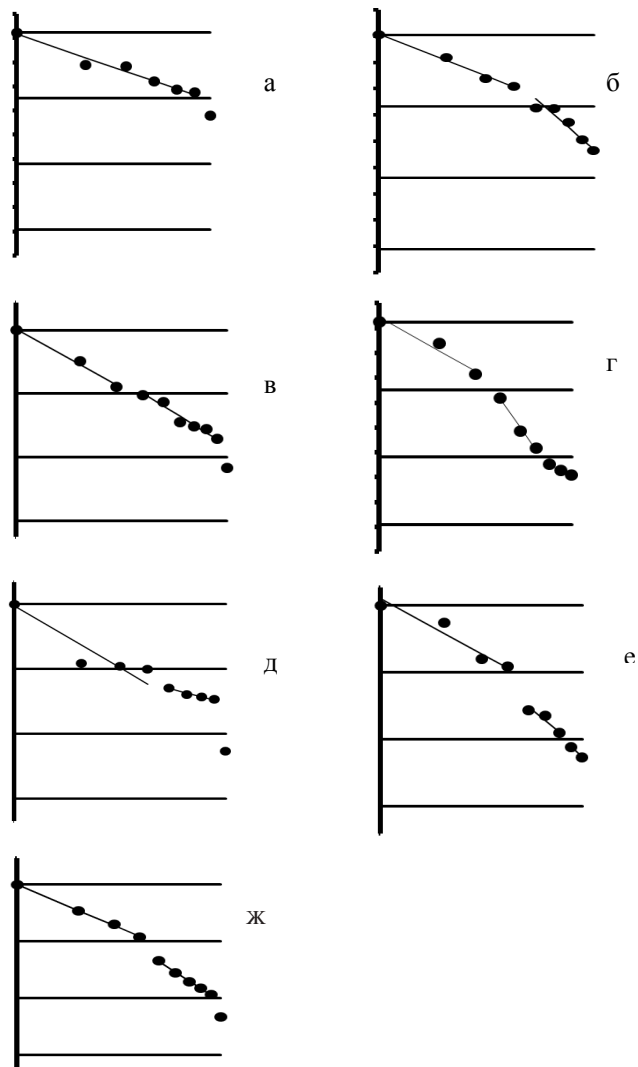
**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из р. Печоры в р-не устья р. Гаревки**

Показатели	Даты отлова рыб		
	09—10.08.2002	01—02.08.2003	15.08.2003
1	6	7	8
Исследовано рыб	15	15	15
Общее число видов паразитов	9	9	10
Общее число особей паразитов	1999	750	788
Общее значение условной биомассы	914.0	575.7	495.1
Количество автогенных видов	7	8	9
Количество аллогенных видов	2	1	1
Доля особей автогенных видов	0.970	0.911	0.961
Доля биомассы автогенных видов	0.990	0.983	0.991
Доля особей аллогенных видов	0.030	0.089	0.039
Доля биомассы аллогенных видов	0.010	0.017	0.009
Количество видов специалистов	5	6	5
Количество видов генералистов	4	3	5
Доля особей видов специалистов	0.951	0.889	0.940
Доля биомассы видов специалистов	0.923	0.919	0.836
Доля особей видов генералистов	0.049	0.111	0.060
Доля биомассы видов генералистов	0.077	0.081	0.164
Доминантный вид по числу особей	<i>Muxobolus neurobius</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Muxobolus neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>		
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.656	0.512	0.557
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.577	0.759	0.635
Выравненность видов по числу особей	0.460	0.611	0.452
Выравненность видов по биомассе	0.507	0.449	0.507
Индекс Шеннона по числу особей	1.010	1.342	1.041
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.114	0.987	1.166
Ошибка уравнений регрессии	0.272	0.349	0.050

Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из р. Печоры в р-не устья р. Гаревки

Вид паразита	I	Даты отлова рыбы													
		19.06.2004 n = 15		28.06.2005 n = 15		30.07.2004 n = 15		25— 31.07.2002 n = 15		09— 10.08.2002 n = 15		01— 02.08.2003 n = 15		15.08.2003 n = 15	
		N	Ln (IN)	N	Ln (IN)	N	Ln (IN)	N	Ln (IN)	N	Ln (IN)	N	Ln (IN)	N	Ln (IN)
<i>Myxobolus neurobius</i>	0.20	45	2.20	405	4.39	105	3.04	1087	5.38	1312	5.57	162	3.48	439	4.48
<i>M. albovae</i>	0.50	0	-	30	2.71	60	3.40	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	0.40	45	2.88	149	4.08	14	1.71	159	4.14	103	3.80	105	3.61	19	2.11
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.19	0	-	0	-	5	-0.07	9	0.52	16	1.09	5	-0.07	3	-0.58
<i>Discocotyle sagittata</i>	2.86	2	1.74	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	3	3.85
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	23	4.23	60	5.19	30	4.50	0	-	2	1.79	3	2.19	1	1.09
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	0	-	0	-	2	1.18	15	3.20	37	4.10	5	2.10	1	0.49
<i>Allocreadium transversale</i>	0.81	0	-	0	-	6	1.58	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	1.11	0	-	0	-	0	-	1	0.10	1	0.10	0	-	2	0.80
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	15	0.80	53	2.06	45	1.89	43	1.85	51	2.02	67	2.29	31	1.52
<i>Diplostomum helveticum l.</i>	0.46	0	-	0	-	0	-	7	0.27	9	0.52	0	-	0	-
<i>Apatemon cobiitidis l.</i>	0.66	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	1.13	15	2.83	375	6.05	300	5.82	456	6.24	468	6.27	388	6.08	279	5.75
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	0	-	2	1.64	6	2.74	0	-	0	-	11	3.35	10	3.25
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	8	3.25	0	-	1	1.17	0	-	0	-	0	-
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	2	1.88	8	3.27	0	-	0	-	0	-	4	2.57	0	-





**Рис. 3.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из р. Печора в р-не устья р. Гаревка

Рыба отловлена: а — 19.06.2004 г.; б — 28.06.2005 г.; в — 30.07.2004 г.; г — 31.07.2002 г.; д — 01.08.2003 г.; е — 09.08.2002 г.; ж — 15.08.2003 г.

**Паразитофауна хариуса из бассейна среднего течения р. Печоры**

Вид паразита	р. Илыч возраст рыбы 1+ 16.07.2003 n = 15	р. Илыч возраст рыбы 2+ 16.07.2003 n = 15	р. Илыч возраст рыбы 3+ 04.07.2003 n = 15	р. Кожимью 14.08.2005 n = 15	р. Пырью 18.08.2005 n = 15
1	2 2(7.5)	3 4(96.2)	4 2(10.6)	5 2(5.87)	6 1(5.0)
<i>Myxobolus neurobius</i>	-	-	+	-	-
<i>Trichodina</i> sp.	-	-	-	-	-
<i>Tetraonchys borealis</i> f. <i>typica</i>	12(4.7)	13(12.3)	14(14.4)	4(0.67)	4(0.4)
<i>Tetraonchys borealis</i> f. <i>minor</i>	6(0.8)	5(0.5)	3(0.3)	-	-
<i>Trienophorus nodulosus</i> pl.	-	-	-	2(0.13)	1(0.07)
<i>Proteocephalus thymalli</i>	-	-	5(1.0)	14(43.8)	12(7.47)
<i>Allocreadium transversale</i>	-	-	-	-	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	1(0.07)	1(0.4)	-	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	-	5(0.5)	9(2.1)	8(1.33)	13(4.8)
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> l.	-	-	-	-	-
<i>Diplostomum spathaceum</i> l.	-	-	-	12(2.13)	12(3.47)
<i>Diplostomum helveticum</i> l.	-	2(0.3)	3(0.2)	13(7.73)	-
<i>D. volvens</i> l.	-	2(0.2)	10(1.1)	-	-
<i>Apatemon</i> sp. l.	1(1.2)	1(0.07)	-	-	-
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	6(1.7)	14(9.2)	15(23.0)	14(52.67)	12(10.13)
<i>Raphidascaris acus</i>	-	1(0.07)	-	3(5.93)	3(0.73)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	-	-	2(0.13)	-
<i>Salmincola thymalli</i>	-	-	2(0.2)	3(1.33)	2(1.2)

Таблица 10 (окончание)

## Паразитофауна хариуса из бассейна среднего течения р. Печоры

Вид паразита	р. Б. Паток 06.08.2000 n = 10	р. Б. Макариха 24.08.2005 n = 15	р. Фомаю 15.08.2006 n = 15	оз. Плаунты 07.07.2008 n = 15
1	7	8	9	10
<i>Mухobolus neurobius</i>	-	-	1(21.2)	-
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	-	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	8(4.3)	6(1.2)	12(3.4)	12(6.13)
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	-	4(1.0)	6(0.7)	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	-	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	1(0.1)	-	-	-
<i>Allocreadium transversale</i>	-	-	1(1.06)	4(0.33)
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	-	-	4(0.33)
<i>Crepidostomum farionis</i>	2(0.6)	-	-	-
<i>Ichthyocotylurus erraticus l.</i>	-	-	-	12(19.13)
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	-	-	2(0.13)	-
<i>Diplostomum hebeticum l.</i>	-	-	-	-
<i>D. volvens l.</i>	-	-	-	-
<i>Apatemon sp. l.</i>	-	13(3.6)	-	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	10(32.6)	-	-	-
<i>Raphidascaris acus</i>	-	-	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	-	1(0.2)	-
<i>Salmincola thymalli</i>	2(0.2)	-	4(0.3)	-

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна среднего течения р. Печоры**

Показатели	р. Илыч рыба 1+ 16.07.2003	р. Илыч рыба 2+ 16.07.2003	р. Илыч рыба 3+ 04.07.2003
1	2	3	4
Исследовано рыб	15	15	15
Общее число видов паразитов	5	10	10
Общее число особей паразитов	239	1789	801
Общее значение условной биомассы	83.1	524.3	609.9
Количество автогенных видов	4	7	8
Количество аллогенных видов	1	3	2
Доля особей автогенных видов	0.925	0.996	0.975
Доля биомассы автогенных видов	0.948	0.997	0.995
Доля особей аллогенных видов	0.075	0.004	0.025
Доля биомассы аллогенных видов	0.052	0.003	0.005
Количество видов специалистов	4	4	6
Количество видов генералистов	1	6	4
Доля особей видов специалистов	0.925	0.991	0.926
Доля биомассы видов специалистов	0.948	0.973	0.905
Доля особей видов генералистов	0.075	0.009	0.026
Доля биомассы видов генералистов	0.052	0.027	0.095
Доминантный вид по числу особей	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.473	0.807	0.431
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.353	0.550	0.637
Выравниваемость видов по числу особей	0.808	0.298	0.621
Выравниваемость видов по биомассе	0.828	0.472	0.531
Индекс Шеннона по числу особей	1.300	0.685	1.430
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.352	1.086	1.223
Ошибка уравнений регрессии	0.407	0.268	0.194

Таблица 11 (продолжение 1)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна среднего течения р. Печоры**

Показатели	р. Кожимью 14.08.2005	р. Пырсью 18.08.2005	р. Б. Паток 06.08.2000
1	5	6	7
Исследовано рыб	15	15	10
Общее число видов паразитов	11	9	5
Общее число особей паразитов	1826	499	378
Общее значение условной биомассы	3265.5	751.5	401.5
Количество автогенных видов	9	8	5
Количество аллогенных видов	2	1	0
Доля особей автогенных видов	0.919	0.896	1.00
Доля биомассы автогенных видов	0.992	0.990	1.00
Доля особей аллогенных видов	0.081	0.104	0.00
Доля биомассы аллогенных видов	0.008	0.010	0.00
Количество видов специалистов	5	5	4
Количество видов генералистов	6	4	1
Доля особей видов специалистов	0.857	0.727	0.984
Доля биомассы видов специалистов	0.900	0.775	0.976
Доля особей видов генералистов	0.143	0.273	0.016
Доля биомассы видов генералистов	0.100	0.225	0.024
Доминантный вид по числу особей	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>		
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Proteocephalus thymalli</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.433	0.305	0.862
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.601	0.445	0.914
Выравненность видов по числу особей	0.589	0.804	0.301
Выравненность видов по биомассе	0.379	0.643	0.244
Индекс Шеннона по числу особей	1.412	1.767	0.484
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.909	1.413	0.393
Ошибка уравнений регрессии	0.350	0.298	0.070

Таблица 11 (окончание)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна среднего течения р. Печоры**

Показатели	р. Б. Макариха 24.08.2005	р. Фомаю 15.08.2006	оз. Плаунты 07.07.2008
Исследовано рыб	15	15	15
Общее число видов паразитов	4	7	4
Общее число особей паразитов	88	406	386
Общее значение условной биомассы	24.5	125.2	92.4
Количество автогенных видов	3	6	3
Количество аллогенных видов	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0.386	0.995	0.256
Доля биомассы автогенных видов	0.475	0.998	0.324
Доля особей аллогенных видов	0.614	0.005	0.744
Доля биомассы аллогенных видов	0.825	0.002	0.676
Количество видов специалистов	2	4	1
Количество видов генералистов	2	3	3
Доля особей видов специалистов	0.375	0.948	0.238
Доля биомассы видов специалистов	0.408	0.816	0.246
Доля особей видов генералистов	0.625	0.052	0.762
Доля биомассы видов генералистов	0.592	0.184	0.754
Доминантный вид по числу особей	<i>Apatemon sp</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>
Доминантный вид по значению биомассы			
Характеристика доминантного вида	ал/г	ав/с	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.614	0.783	0.744
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.525	0.508	0.676
Выравненность видов по числу особей	0.705	0.408	0.466
Выравненность видов по биомассе	0.813	0.729	0.613
Индекс Шеннона по числу особей	0.977	0.794	0.646
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.127	1.419	0.850
Ошибка уравнений регрессии	0.170	0.150	0.191

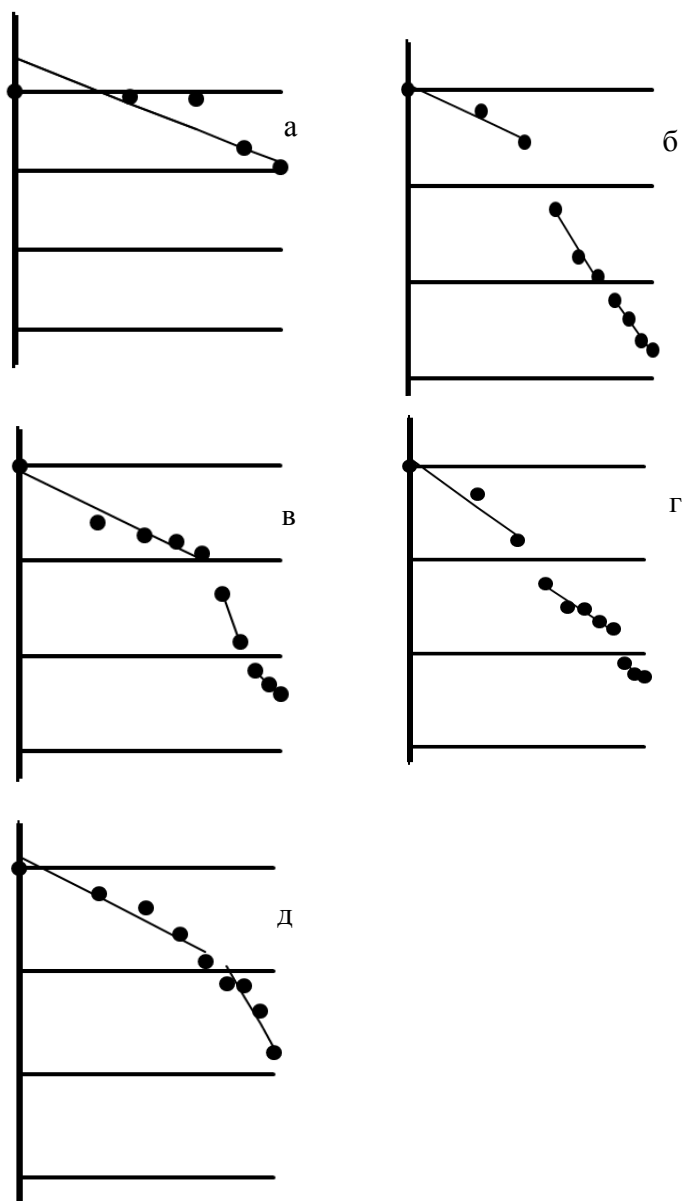
Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из бассейна среднего течения р. Печоры

Вид паразита	I	р. Илыч возраст рыбы 1+ 16.07.2003 n = 15		р. Илыч возраст рыбы 2+ 16.07.2003 n = 15		р. Илыч возраст рыбы 3+ 04.07.2003 n = 15		р. Кожимью 14.08.2005 n = 15		р. Пырсью 18.08.2005 n = 15	
		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
<i>Myxobolus neurobicus</i>	0.20	113	3.12	1443	5.67	159	3.46	88	2.87	75	2.71
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	0.40	70	3.21	184	4.17	216	4.33	10	1.47	6	0.96
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.19	12	0.80	8	0.40	4	-0.29	0	-	0	-
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	0	-	2	3.45	1	2.75
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	0	-	0	-	0	-	657	7.58	112	5.81
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	0	-	6	2.28	33	3.99	20	3.49	72	4.77
<i>Allocreadium transversale</i>	0.81	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	1.11	0	-	1	-1.68	6	0.11	0	-	0	-
<i>Ichthyocotylurus erraticus l.</i>	0.22	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-	0	-	0	-	32	1.55	52	2.04
<i>Diplostomum helveticum l.</i>	0.19	0	-	4	-0.28	3	-0.57	116	3.08	0	-
<i>D. volvens l.</i>	0.15	0	-	3	-0.81	17	0.92	0	-	0	-
<i>Apatemon sp. l.</i>	0.66	18	1.45	1	-1.44	0	-	0	-	0	-
<i>Cystidicolaides ephemeridarum</i>	1.13	26	3.38	138	5.05	345	5.96	790	6.79	152	5.14
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	0	-	1	0.95	0	-	89	5.44	11	3.35
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	0	-	0	-	2	1.87	0	-
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	0	-	0	-	3	2.28	20	4.18	18	4.08

Таблица 12 (окончание)  
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из бассейна среднего течения р. Печоры**

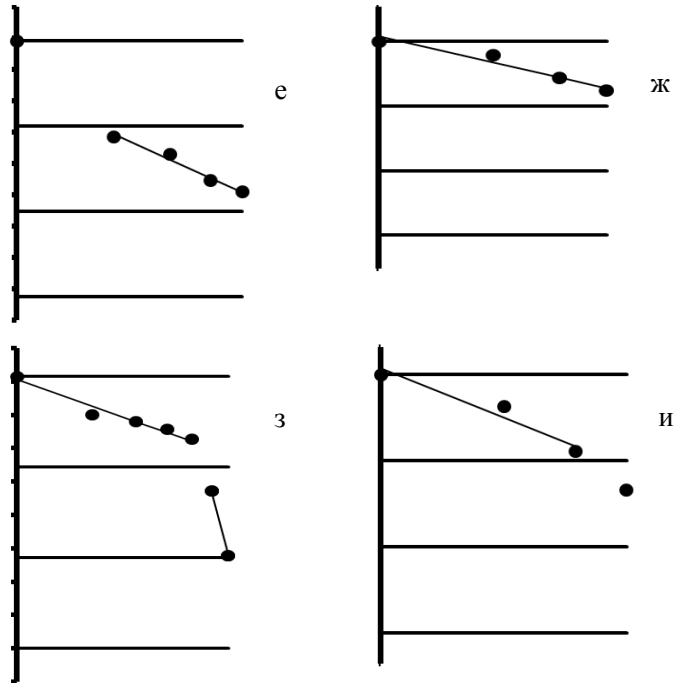
Вид паразита	I	р. Б. Пагок 06.08.2000 n = 10		р. Б. Макариха 24.08.2005 n = 15		р. Фомаю 15.08.2006 n = 15		оз. Плаунты 07.07.2008 n = 15	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Myxobolus neurobicus</i>	0.20	0	-	0	-	318	4.15	0	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	0.40	43	2.85	18	1.97	51	3.01	92	3.12
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.19	0	-	15	1.03	11	0.72	0	-
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	1	1.09	0	-	0	-	0	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	6	2.28	1	0.49	0	-	0	-
<i>Allocreadium transversale</i>	0.81	0	-	0	-	16	2.57	2	0.49
<i>Phyllodistomum simile</i>	1.11	0	-	0	-	0	-	5	1.71
<i>Ichthyocotylurus erraticus l.</i>	0.22	0	-	0	-	0	-	287	4.13
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-	0	-	2	-1.22	0	-
<i>Diplostomum helveticum l.</i>	0.19	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>D. volvens l.</i>	0.15	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Apatemon sp. l.</i>	0.66	0	-	54	2.55	0	-	0	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	1.13	326	5.91	0	-	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	0	-	3	2.27	0	-
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	2	1.47	0	-	5	2.80	0	-





**Рис. 4.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из бассейна среднего течения р. Печора

Рыба отловлена из: а — р. Илыч, возраст рыбы 1+, 16.07.2003 г.; б — р. Илыч, возраст рыбы 2+, 16.07.2003 г.; в — р. Илыч, возраст рыбы 3+, 04.07.2003 г.; г — р. Кожимью, 14.08.2005 г.; д — р. Пырсью, 18.08.2005 г.



**Рис. 4 (окончание).** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из бассейна среднего течения р. Печора  
 Рыба отловлена из: е — р. Б. Паток, 06.08.2000 г.; ж — р. Б. Макариха, 24.08.2005 г.; з — р. Фомаю, 15.08.2006 г.; и — оз. Плаунты, 07.07.2008 г.

Паразитофауна хариуса из бассейна нижнего течения р. Печоры

Вид паразита	р. Ижма 24.07.2011 n = 15	р. Ижма 05.09.2003 n = 15	р. Изман 21.08.2011 n = 15	р. Ыджит-Леса 04.09.2011 n = 15	р. Б. Кедва 25—30.05.2003 n = 15	р. Б. Кедва 15—23.05.2005 n = 15
1	2	3	4	5	6	7
<i>Mухоболus neurobius</i>	-	3(5.93)	-	-	2(27.20)	3(19.87)
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Dermocystidium sp.</i>	-	-	-	-	-	2(0.33)
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	-	-	-	-	-	?(0.80)
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	8(1.4)	1(0.07)	13 (5.7)	6(1.5)	12(25.07)	14(29.67)
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	6(1.2)	-	14(9.5)	3(1.1)	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl</i>	-	-	-	-	-	-
<i>T. crassus pl.</i>	-	-	-	-	6(1.67)	3(2.13)
<i>Proteocephalus thymalli</i>	-	-	6(5.3)	-	5(3.60)	10(3.60)
<i>Crepidostomum farionis</i>	1(0.13)	1(0.07)	15(12.2)	4(0.7)	-	2(0.40)
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	2(0.13)	-	-	-	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	-	-	-	10(2.7)	2(0.53)	-
<i>Diplostomum volvens l.</i>	-	4(0.27)	-	-	-	-
<i>Diplostomum sp. l.</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Tylodelphys clavata l.</i>	-	-	-	-	11(15.20)	10(5.87)
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	14(9.8)	2(0.53)	2(0.4)	4(1.7)	-	-
<i>Raphidascaris acus</i>	3(0.8)	2(0.13)	11(7.6)	-	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	-	6(1.5)	-	7(1.07)	11(2.93)
<i>Salmincola thymalli</i>	-	-	6(0.5)	-	-	-

Таблица 13 (окончание)

## Паразитофауна хариуса из бассейна нижнего течения р. Печоры

Вид паразита	р. Кедва 16.10.2011 n = 15	р. Пижма 04.10.2008 n = 15	р. Шапкина 07.1992 n = 12
1	8	9	10
<i>Myxobolus neurobius</i>	-	3(60.3)	-
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	-
<i>Dermocystidium sp.</i>	-	-	-
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	-	-	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	-	8(1.7)	7(1—18)
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	-	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl</i>	-	-	3(1—1)
<i>T. crassus pl.</i>	1(0.1)	2(0.2)	2(1—15)
<i>Proteocephalus thymalli</i>	5(0.5)	7(1.1)	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	-	1(0.13)	-
<i>Phyllodistomum simile</i>	11(6.4)	-	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	-	12(5.9)	-
<i>Diplostomum volvens l.</i>	-	-	12(2—58)
<i>Diplostomum sp. l.</i>	-	-	1(3)
<i>Tylodelphys clavata l.</i>	3(0.6)	12(31.1)	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	-	-	1(1)
<i>Raphidascaris acus</i>	-	-	1(1)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	-	-
<i>Salmincola thymalli</i>			

Примечание. Столбцы 2, 4, 5, 8 составлены по: [1].

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна нижнего течения р. Печоры**

Показатели	р. Ижма 24.07.2011	р. Ижма 05.09.2003
1	2	3
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	5	7
Общее число особей паразитов	200	107
Общее значение условной биомассы	211.4	32.1
Количество автогенных видов	5	6
Количество аллогенных видов	0	1
Доля особей автогенных видов	1.0	0.963
Доля биомассы автогенных видов	1.0	0.977
Доля особей аллогенных видов	0	0.037
Доля биомассы аллогенных видов	0	0.023
Количество видов специалистов	3	3
Количество видов генералистов	2	4
Доля особей видов специалистов	0.930	0.916
Доля биомассы видов специалистов	0.8.38	0.850
Доля особей видов генералистов	0.070	0.084
Доля биомассы видов генералистов	0.162	0.150
Доминантный вид по числу особей	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Мухоболус neurobius</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Мухоболус neurobius</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.735	0.832
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.783	0.555
Выравненность видов по числу особей	0.556	0.363
Выравненность видов по биомассе	0.454	0.616
Индекс Шеннона по числу особей	0.895	0.706
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.730	1.199
Ошибка уравнений регрессии	0.150	0.224

Таблица 14 (продолжение 1)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна нижнего течения р. Печоры**

Показатели	р. Изман 21.08.2011	р. Ыджит-Леса 04.09.2011
1	4	5
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	8	5
Общее число особей паразитов	642	118
Общее значение условной биомассы	996.7	65.6
Количество автогенных видов	8	4
Количество аллогенных видов	0	1
Доля особей автогенных видов	1.0	0.653
Доля биомассы автогенных видов	1.0	0.908
Доля особей аллогенных видов	0	0.347
Доля биомассы аллогенных видов	0	0.092
Количество видов специалистов	5	3
Количество видов генералистов	3	2
Доля особей видов специалистов	0.502	0.559
Доля биомассы видов специалистов	0.331	0.634
Доля особей видов генералистов	0.498	0.441
Доля биомассы видов генералистов	0.669	0.366
Доминантный вид по числу особей	<i>Crepidostomum farionis</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Crepidostomum farionis</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/г	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.285	0.347
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.300	0.447
Выравненность видов по числу особей	0.839	0.944
Выравненность видов по биомассе	0.768	0.842
Индекс Шеннона по числу особей	1.744	1.520
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.598	1.355
Ошибка уравнений регрессии	0.325	0.181

Таблица 14 (продолжение 2)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна нижнего течения р. Печоры**

Показатели	р. Б. Кедва 25—30.05.2003	р. Б. Кедва 15—23.05.2005	р. Кедва 16.10.2011
1	6	7	8
Исследовано рыб	15	15	15
Общее число видов паразитов	9	7	4
Общее число особей паразитов	984	1115	115
Общее значение условной биомассы	668.8	703.9	43.3
Количество автогенных видов	8	6	3
Количество аллогенных видов	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0.994	0.993	0.165
Доля биомассы автогенных видов	0.998	0.998	0.673
Доля особей аллогенных видов	0.006	0.007	0.835
Доля биомассы аллогенных видов	0.002	0.002	0.327
Количество видов специалистов	6	5	2
Количество видов генералистов	3	2	2
Доля особей видов специалистов	0.934	0.944	0.096
Доля биомассы видов специалистов	0.865	0.873	0.372
Доля особей видов генералистов	0.066	0.056	0.904
Доля биомассы видов генералистов	0.135	0.127	0.628
Доминантный вид по числу особей	<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Diplostomum spathaceum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Diplostomum spathaceum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с; ав/с	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.452	0.366	0.835
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.256	0.365	0.327
Выравненность видов по числу особей	0.664	0.713	0.437
Выравненность видов по биомассе	0.803	0.848	0.967
Индекс Шеннона по числу особей	1.458	1.387	0.606
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.765	1.651	1.340
Ошибка уравнений регрессии	0.121	0.258	0.374

Таблица 14 (окончание)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса  
из бассейна нижнего течения р. Печоры**

Показатели	р. Печорская Пижда 04.10.2004	р. Шапкина 07.1992
1	9	10
Исследовано рыб	15	12
Общее число видов паразитов	7	7
Общее число особей паразитов	1506	448
Общее значение условной биомассы	765.6	186.8
Количество автогенных видов	6	5
Количество аллогенных видов	1	2
Доля особей автогенных видов	0.942	0.190
Доля биомассы автогенных видов	0.983	0.712
Доля особей аллогенных видов	0.058	0.810
Доля биомассы аллогенных видов	0.017	0.288
Количество видов специалистов	4	2
Количество видов генералистов	3	5
Доля особей видов специалистов	0.929	0.176
Доля биомассы видов специалистов	0.946	0.389
Доля особей видов генералистов	0.071	0.824
Доля биомассы видов генералистов	0.054	0.611
Доминантный вид по числу особей	<i>Myxobolus neurobius</i>	<i>Diplostomum spathaceum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	<i>Diplostomum spathaceum</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.600	0.804
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.687	0.285
Выравненность видов по числу особей	0.501	0.347
Выравненность видов по биомассе	0.460	0.781
Индекс Шеннона по числу особей	0.975	0.675
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.895	1.519
Ошибка уравнений регрессии	0.111	0.499



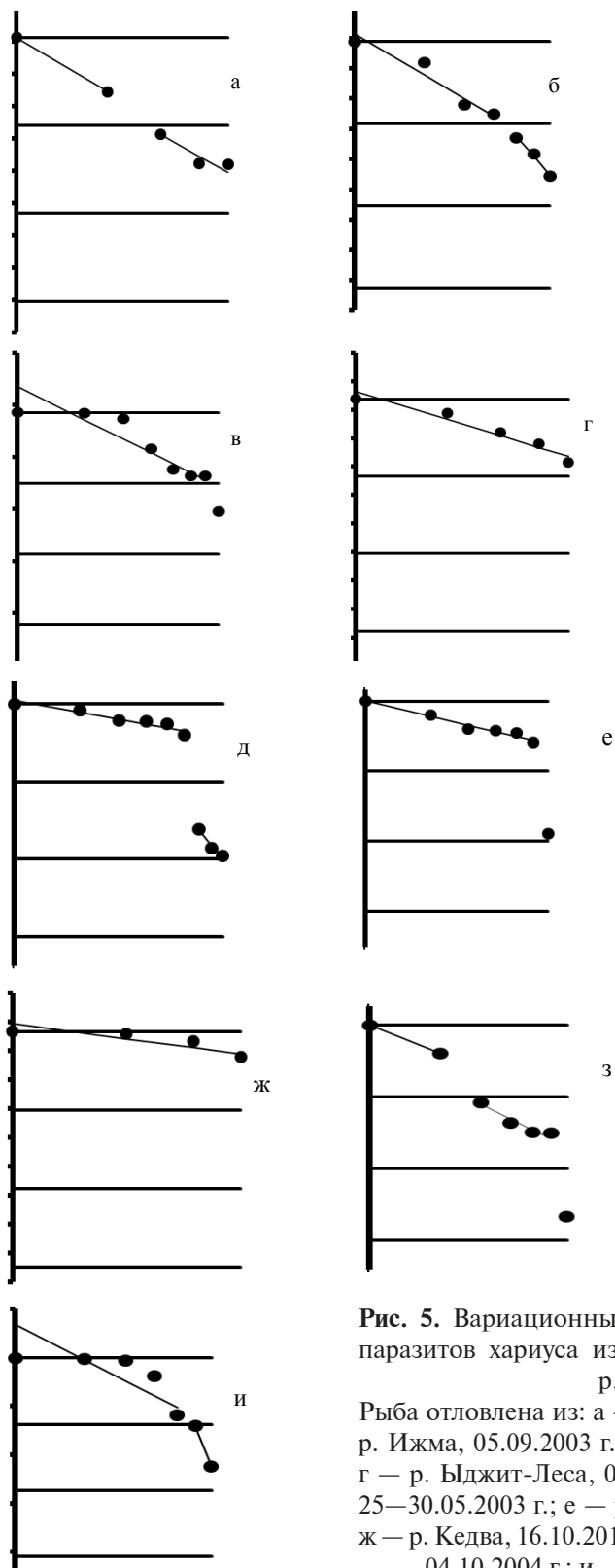
Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из бассейна нижнего течения р. Печоры

Вид паразита	I	р. Ижма 24.07.2011 n = 15		р. Ижма 05.09.2003 n = 15		р. Изман 21.08.2011 n = 15		р. Блжит-Леса 04.09.2011 n = 15		р. Б. Кедва 25—30.05.2003 n = 15	
		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
<i>Myxobolus neurobius</i>	0.20	0	-	89	2.88	0	-	0	-	298	4.09
<i>Dermocystidium</i> sp.	0.17	0	-	0	-	0	-	0	-	5	-0.16
<i>Tetraonchys borealis</i> f. <i>typica</i>	0.40	21	2.12	1	-0.83	86	3.53	23	2.21	445	5.18
<i>Tetraonchys borealis</i> f. <i>minor</i>	0.19	18	1.21	0	-	143	3.28	17	1.15	0	-
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	0.18	0	-	0	-	0	-	0	-	12	0.78
<i>Triacnophorus crassus</i> pl.	17.31	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	0	-	0	-	79	5.46	0	-	32	4.56
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	2	1.18	1	0.49	183	5.70	11	2.89	54	4.48
<i>Allocreadium transversale</i>	0.81	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Phyllostomum simile</i>	1.11	0	-	2	0.80	0	-	0	-	0	-
<i>Diplostomum spathaceum</i> l.	0.15	0	-	0	-	0	-	41	1.80	0	-
<i>D. volvens</i> l.	0.15	0	-	4	-0.29	0	-	0	-	6	0.12
<i>Tylodelphys clavata</i> l.	0.21	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Apatemon</i> sp. l.	0.66	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Cystidicoides ephemeridarum</i>	1.13	147	5.11	8	2.20	6	1.91	26	3.38	88	4.60
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	12	3.43	2	-1.56	114	5.68	0	-	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	0	-	23	4.31	0	-	0	-
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	0	-	0	-	8	3.27	0	-	44	4.97

Таблица 15 (окончание)

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса из бассейна нижнего течения р. Печоры

Вид паразита	I	р. Б. Кедва 15–23.05.2005 n = 15		р. Кедва 16.10.2011 n = 15		р. Пижда 04.10.2008 n = 15		р. Шапкина 07.1992 n = 12	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Mухоболus neurobius</i>	0.20	408	4.40	0	-	904	5.20	0	-
<i>Dermocystidium sp.</i>	0.17	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Tetraonchys borealis f. typica</i>	0.40	376	5.00	0	-	25	2.18	63	3.22
<i>Tetraonchys borealis f. minor</i>	0.19	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	0.18	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Triacnophorus crassus pl.</i>	17.31	0	-	0	-	0	-	3	3.95
<i>Proteocephalus thymalli</i>	2.99	25	4.31	2	1.79	3	2.19	16	3.87
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.63	54	4.48	8	2.57	17	3.32	0	-
<i>Allocreadium transversale</i>	0.81	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Phyllostomum simile</i>	1.11	0	-	0	-	2	-0.99	0	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-	96	2.65	0	-	360	3.97
<i>D. volvens l.</i>	0.15	8	0.40	0	-	88	2.56	0	-
<i>Tylodelphys clavata l.</i>	0.21	0	-	0	-	0	-	3	-0.48
<i>Apatemon sp. l.</i>	0.66	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Cystidicolides ephemeridarum</i>	1.13	228	5.55	9	2.32	467	6.27	0	-
<i>Raphidascaris acus</i>	2.58	0	-	0	-	0	-	2	1.64
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	0	-	0	-	1	1.17
<i>Salmincola thymalli</i>	3.27	16	3.96	0	-	0	-	0	-



**Рис. 5.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса из бассейна нижнего течения р. Печора

Рыба отловлена из: а — р. Ижма, 24.07.2011 г.; б — р. Ижма, 05.09.2003 г.; в — р. Изман, 21.08.2011 г.; г — р. Ыджит-Леса, 04.09.2011 г.; д — р. Б. Кедва, 25—30.05.2003 г.; е — р. Б. Кедва, 15—23.05.2005 г.; ж — р. Кедва, 16.10.2011 г.; з — р. Печорская Пижма, 04.10.2004 г.; и — р. Шапкина, 07.1992 г.

1. Голикова Е. А. Паразифауна хариуса *Thymallus thymallus* (L.) из бассейна реки Ижма // Материалы докл. II Всероссийск. научн. конферен. с международ. участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере». Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2013. С. 56—58.

2. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Компонентные сообщества паразитов рыб из водоемов северо-востока европейской части России. Хариус, ерш. Часть 2 // Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2. Биология, геология, химия, экология. Сыктывкар: Сыктывкарский госуниверситет, 2018. Вып. 8 (наст. сборник).

## КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 4. ЕРШ

### THE COMPONENT COMMUNITIES OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 4. RUFF

*Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов*  
*G. N. Dorovskikh, V. G. Stepanov*

*В работе содержатся сведения о компонентных сообществах паразитов хариуса и ерша из водоемов Северо-Востока Европейской части России. Исследование является логическим продолжением публикаций по видовому составу ихтиопаразитов и паразитофауне рыб из ряда бассейнов рек этого обширного региона. В статье приведены данные о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса и ерша из ранее не исследованных в паразитологическом отношении водоемов.*

*The work contains information about the component communities of parasites of grayling and ruff from the waters of the northeast of European Russia. The study is a logical continuation of publications on the species composition of parasites of fishes and parasite fauna of fish from several river basins in this vast region. The article presents information about the parasite fauna and the structure of component communities of parasites of grayling and ruff from a previously not investigated in relation to parasitological reservoirs.*

**Ключевые слова:** *рыба, паразиты, паразитофауна, компонентные сообщества.*

**Keywords:** *fish, parasites, parasite fauna, component communities.*

Это четвертая часть, работы содержащей сведения о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) и ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) из бассейнов главных рек Северо-Востока Европейской части России. В этой публикации речь идет о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов ерша из бассейнов рек С. Двина и Мезень, приведены координаты мест сбора материала и линейные размеры паразитов ерша.

# 1. Компонентные сообщества паразитов ерша из водоемов Северо-Востока Европейской части России

Таблица 1

## Паразитофауна ерша из бассейнов рек Северо-Востока Европейской части России

Вид паразита	Бассейны рек			
	С. Двина	Мезень	Печора	Кара
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus muelleri</i> Bütschli, 1882	+	-	+	-
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	-	-	+	-
<i>M. sandrae</i> Reuss, 1906	+	-	-	-
<i>M. magnus</i> Awerinzew, 1913	+	-	-	-
<i>M. ellipsoides</i> Thélohan, 1892	+	-	+	-
<i>Henneguya creplini</i> (Gurley, 1894)	+	-	+	-
<i>Hemiophrys branchiarum</i> (Wenrich, 1924) Kahl, 1931	+	-	-	-
<i>Chilodonella</i> sp.	+	-	-	-
<i>Apiosoma campanulatum</i> (Timofeev, 1962)	+	-	+	-
<i>A. piscicolum</i> Blanchard, 1885 ssp. <i>perci</i> Chernyshewa, 1976	+	-	-	-
<i>Trichodina esocis</i> Lom, 1960	+	-	-	-
<i>Trichodina</i> sp.	+	+	+	-
<i>Dermocystidium</i> sp.	+	+	+	-
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i> Wagener, 1857	+	+	+	+
<i>D. hemiamphibothrium</i> Ergens, 1956	+	+	+	-
<i>Gyrodactylus longiradix</i> Malmberg, 1957	+	+	+	-
<i>G. cernuae</i> Malmberg, 1957	+	+	+	-
<i>Caryophyllaeus laticeps</i> (Pallas, 1781)	-	-	+	-
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	+	+	+	-
<i>Eubothrium crassum</i> (Bloch, 1779)	-	-	-	+
<i>Diphyllobothrium latum</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-
<i>D. dendriticum</i> (Nitzsch, 1824)	-	-	+	-
<i>Proteocephalus percae</i> (Müller, 1780)	+	+	-	-
<i>P. cernuae</i> (Gmelin, 1790) La Rue, 1911	+	-	+	-
<i>Bucephalus polymorphus</i> Baer, 1827	+	-	+	-
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845)	+	+	+	-
<i>Crepidostomum farionis</i> (Müller, 1780)	+	-	-	-
<i>Bunodera luciopercae</i> (Müller, 1776)	+	+	+	-
<i>Phyllodistomum pseudofolium</i> Nybelin, 1926	+	-	+	-
<i>P. simile</i> Nybelin, 1926	-	+	-	-
<i>P. folium</i> (Olfers, 1816)	+	+	+	-
<i>Azygia lucii</i> (Müller, 1776)	+	-	-	-
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	+	+	+	-
<i>Nicolla skrjabini</i> (Iwanitzky, 1928)	+	-	-	-
<i>Sphaerostomum bramae</i> (Müller, 1776)	-	-	+	-
<i>S. globiporum</i> (Rudolphi, 1802)	+	+	-	-
<i>Diplostomum gobiorum</i> Schigin, 1965	-	-	+	-
<i>D. commutatum</i> (Diesing, 1850)	-	+	+	-

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5
<i>D. mergi</i> Dubois, 1932	-	-	+	-
<i>D. helveticum</i> (Dubois, 1929)	+	+	+	+
<i>D. paracaudum</i> Jles, 1959	+	-	-	-
<i>D. spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	+	-	+	-
<i>D. pungiti</i> Shigin, 1965	+	-	+	-
<i>D. volvens</i> Nordmann, 1832	+	+	+	-
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	+	-	+	-
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (Creplin, 1852)	+	+	+	-
<i>I. variegatus</i> (Creplin, 1825)	+	+	+	+
<i>I. pileatus</i> (Rudolphi, 1802)	+	-	+	-
<i>Tetracotyle echinata</i> Diesing, 1858	+	-	-	-
<i>Apatemon</i> sp.	-	+	-	-
<i>Metorchis xanthosomus</i> (Creplin, 1846)	+	-	-	-
<i>Hepaticola petruschewskii</i> Schulman, 1948	+	-	-	-
<i>Rhabdochona denudata</i> (Dujardin, 1845)	+	+	+	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i> (Linstow, 1872)	-	+	-	-
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	+	+	-	-
<i>Philometra obturans</i> (Prenant, 1886)	+	-	-	-
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	+	+	+	+
<i>Contracaecum spiculigerum</i> (Rudolphi, 1809)	+	-	-	-
<i>Contracaecum</i> sp. l.	-	-	+	+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780) Stiles et Hassal, 1905	+	+	+	-
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> (Linstow, 1901)	+	-	-	-
<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller, 1780)	+	-	-	-
<i>A. lucii</i> (Müller, 1776)	+	-	+	-
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus, 1761)	+	-	-	-
<i>Unio</i> (U.) <i>pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-
<i>Pseudanodonta complanata</i> (Rossmassler, 1835)	+	-	-	-
<i>Anodonta stagnalis</i> (Gmelin, 1791)	+	-	-	-
<i>A. cygnea</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-
<i>Colletopterum</i> ( <i>Piscinaliana</i> ) <i>piscinale</i> (Nilsson, 1823)	+	-	-	-
<i>Unionidae</i> gen. sp. larva	+	+	+	
<i>Ergasilus briani</i> Markewitsch, 1932	+	-	+	-
<i>E. sieboldi</i> Nordmann, 1832	+	-	+	-

Примечание. Табл. 1 составлена по результатам собственных наблюдений и по опубликованным материалам других исследователей [1—49].

**Список мест исследований компонентных сообществ паразитов ерша из водоемов  
северо-востока европейской части России**

- 66 Р. С. Двина (р. Вычегда, с. Подтыбок, Усть-Куломский р-он)  
70 Р. С. Двина (р. Пожъян, приток р. Вычегда, Корткеросский р-н)  
72 Р. С. Двина (р. Вычегда, биобазы СыктГУ, Корткеросский р-н)  
105 Р. С. Двина (р. Нювчим, приток р. Сысола, Нювчимское водохранилище, Сыктывдинский р-н)  
110 Р. С. Двина (оз. Выльты, бассейн р. Сысола, пос. Выльтыдор, г. Сыктывкар)  
113 Р. С. Двина (р. Вычегда, микрорайон Эжва, г. Сыктывкар)  
115 Р. С. Двина (р. Вычегда, курья Бессоновская, с. Парчег, Сыктывдинский р-н)  
116 Р. С. Двина (р. Вычегда, с. Часово, Сыктывдинский р-н)  
117 Р. С. Двина (р. Вычегда, с. Семуково, Усть-Вымский р-н)  
158 Р. С. Двина (г. Котлас)  
176 р. Мезень (верхнее течение)  
178 р. Мезень (р. Вашка, приток р. Мезень, с. Важгорт, Удорский р-н)  
184 р. Мезень (р. Ертом, приток р. Вашка, Удорский р-н)  
212 р. Печора (Троицко-Печорский р-н, пос. Якша, 61°49'05" с. ш., 56°50'46" в. д.);  
р. Печора (Троицко-Печорский р-н, пос. Якша, 61°49'05" с. ш., 56°50'46" в. д.)  
229 р. Печора (с. Дутово, Вуктыльский р-он)  
232 р. Печора (водохранилище Печорской ГРЭС, г. Печора)  
241 р. Печора (р. Кожва, приток р. Печора, пос. Кожва, Печорский р-н)  
245 р. Печора (оз. Молотовей-Ямбото, бассейн р. Воркута, приток р. Уса, 67°52'36.0" с. ш., 63°31'55.5" в. д.)  
282 р. Печора (карьер "Пожня", бассейн р. Ижма, Сосногорский р-н)  
284 р. Печора (р. Пижма Печорская, приток р. Печора, д. Скитская, Усть-Цилемский р-н)  
298 р. Печора (оз. Коматы, бассейн р. Комавис, приток р. Колва)  
314 р. Кара (оз. Никэрэматы, бассейн р. Силоваяха, 67°59'24" с. ш., 63°41'05" в. д.)

*Примечание.* Отсутствие некоторых порядковых номеров объясняется тем, что ведется единый классификатор для нескольких баз фаунистических данных.



## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша

Вид паразита	Максимальные размеры			I
	L	B	H	
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus muelleri</i>	3.00	1.50	1.50	1.89
<i>M. ellipsoides</i>	2.00	1.20	1.20	1.42
<i>M. musculi</i>	0.84	0.13	0.13	0.24
<i>Henneguya creplini</i>	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>Apiosoma piscicolum</i>	0.05	0.05	0.05	0.05
<i>Dermocystidium percae</i>	2.00	0.40	0.40	0.68
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.70	0.14	0.11	0.22
<i>D. hemiamphibotrium</i>	1.40	0.18	0.13	0.32
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.90	0.15	0.11	0.25
<i>G. longiradix</i>	1.20	0.16	0.12	0.28
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	40.00	2.50	0.81	4.33
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	380.00	6.00	1.70	15.71
<i>Proteocephalus cernuae</i>	50.00	2.70	0.62	4.37
<i>P. percae</i>	200.00	2.00	0.65	6.38
<i>Diphyllobothrium dendriticum pl.</i>	50.00	2.70	0.62	4.37
<i>D. latum pl.</i>	55.00	3.00	0.80	5.09
<i>Eubothrium crassum pl.</i>	870.00	6.00	2.00	21.86
<i>Phyllodistomum simile</i>	2.50	1.30	0.42	1.11
<i>P. folium</i>	3.20	0.80	0.26	0.87
<i>P. pseudofolium</i>	2.60	1.12	0.36	1.02
<i>Bunodera luciopercae</i>	2.30	0.80	0.25	0.77
<i>Allocreadium isoporum</i>	4.00	0.90	0.29	1.01
<i>Sphaerostomum bramae</i>	6.00	1.30	0.42	1.48
<i>S. globiporum</i>	3.25	0.29	0.29	0.65
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	0.51	0.37	0.06	0.22
<i>Diplostomum helveticum l.</i>	0.46	0.21	0.07	0.19
<i>D. spathaceum l.</i>	0.39	0.16	0.05	0.15
<i>D. commutatum l.</i>	0.44	0.24	0.08	0.20
<i>D. volvens l.</i>	0.39	0.16	0.05	0.15
<i>Tylodelphys clavata l.</i>	0.74	0.20	0.06	0.21
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.51	0.49	0.06	0.25
<i>I. platycephalus l.</i>	0.77	0.57	0.18	0.43
<i>Apatemon sp. l.</i>	0.66	0.34	0.06	0.24
<i>Camallanus lacustris</i>	11.00	0.32	0.32	1.04
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	14.86	0.31	0.31	1.13
<i>Rhabdochona denudata</i>	14.20	0.25	0.25	0.96
<i>Raphidascaris acus l.</i>	1.28	0.03	0.03	0.10
<i>Contraecum sp. l.</i>	14.80	0.56	0.56	1.67
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	12.00	1.68	1.68	3.24
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	0.12	0.12	0.12
<i>Ergasilus briani</i>	1.00	0.25	0.16	0.34
<i>E. sieboldi</i>	1.90	0.50	0.30	0.66

Примечание. Максимальные длина (L), ширина (B) и высота (H) тела паразита; I — приведенный линейный размер.

## 2. Компонентные сообщества паразитов ерша из бассейна реки Северной Двины

Таблица 3

Паразитофауна ерша из бассейна р. Вычегды

Вид паразита	р. Вычегда с. Подтыбок 20— 29.08.1981 n = 13	р. Вычегда устье р. Пожьян 07.1997 n = 15	р. Вычегда Биобаза СГУ 07.1981 n = 13	р. Вычегда м-н Эжва 08.1998 n = 11
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus muelleri</i>	-	2(0.33)	1(1.33)	1(0.27)
<i>Henneguya creplini</i>	-	-	-	-
<i>Apiosoma sp.</i>	-	-	-	-
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	8(2.53)	4(3.33)	9(3.40)	8(1.47)
<i>D. hemiamphibotrium</i>	-	-	-	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	-	-	-	-
<i>G. longiradix</i>	-	-	2(0.33)	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	2(0.13)	-	1(0.13)	-
<i>Diphyllobothrium latum pl.</i>	-	3(0.20)	-	-
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4(0.33)	-	5(0.67)	2(0.13)
<i>Bunodera luciopercae</i>	3(0.47)	-	2(0.20)	-
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	3(0.27)	-	5(1.4)	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	-	9(1.33)	-	3(0.47)
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	-	-	1(0.20)	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	-	-	-	1(0.27)
<i>D. volvens l.</i>	-	-	-	-
<i>D. helveticum l.</i>	-	-	-	-
<i>Ichthyocotylurus variegates l.</i>	9(2.93)	13(19.20)	10(13.80)	7(28.47)
<i>Camallanus lacustris</i>	2(0.13)	-	3(0.27)	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	-	-	-	4(1.00)
<i>Contraeaecum sp. l.</i>	-	-	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1(0.13)	3(0.53)	3(3.80)	-
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	9(2.67)	10(4.20)	7(3.67)	-
<i>Ergasilus briani</i>	1(0.13)	-	1(0.67)	-
<i>E. sieboldi</i>	-	2(0.33)	1(0.07)	4(0.73)

Таблица 3 (продолжение 1)

## Паразитофауна ерша из бассейна р. Вычегды

Вид паразита	оз. Выльгы 24.01.2008  n = 15	Нювчимское водохра- нилище 17.03.2012  n = 15	р. Вычегда с. Семуково 08.1998  n = 15	р. Вычегда с. Часово 09.04.2009  n = 15
1	6	7	8	9
<i>Myxobolus muelleri</i>	2(0.21)	-	2(0.33)	-
<i>Henneguya creplini</i>	-	-	-	2(3.60)
<i>Apiosoma sp.</i>	2(173.33)	-	-	-
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	11(1.6)	15(3.93)	14(13.73)	13(4.80)
<i>D. hemiamphibotrium</i>	-	1(0.07)	-	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	-	-	1(0.07)	?(0.13)
<i>G. longiradix</i>	?(0.73)	?(0.8)	-	?(2.40)
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	-	-
<i>Diphyllobothrium latum pl.</i>	-	-	-	-
<i>Proteocephalus cernuae</i>	1(0.07)	1(0.07)	-	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	7(0.67)	-	-	8(1.33)
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	-	-	-	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	2(0.33)	1(0.13)	5(1.13)	1(0.27)
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	-	-	-	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	9(1.33)	15(34.47)	-	9(2.13)
<i>D. volvens l.</i>	-	-	1(0.40)	-
<i>D. helveticum l.</i>	-	-	-	-
<i>Ichthyocotylurus variegates l.</i>	15(68.73)	15(103.93)	15(44.87)	15(149.27)
<i>Camallanus lacustris</i>	-	-	-	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	-	-	-	2(0.20)
<i>Contracaecum sp. l.</i>	-	-	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	-	1(0.07)	4(0.27)
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	3(0.21)	-	1(0.07)	2(0.20)
<i>Ergasilus briani</i>	7(4.07)	-	-	5(0.73)
<i>E. sieboldi</i>	-	-	13(3.93)	-

Примечание. Столбцы 3, 5, 8 составлены по: [1].

**Характеристика компонентных сообществ паразитов ерша  
из бассейна р. Вычегды**

Показатели	р. Вычегда с. Подтыбок 20—29.08.1981	р. Вычегда устье р. Пожъян 07.1997
1	2	3
Исследовано рыб	13	15
Общее число видов паразитов	10	8
Общее число особей паразитов	146	442
Общее значение условной биомассы	93.5	151.8
Количество автогенных видов	9	6
Количество аллогенных видов	1	2
Доля особей автогенных видов	0.699	0.342
Доля биомассы автогенных видов	0.884	0.532
Доля особей аллогенных видов	0.301	0.658
Доля биомассы аллогенных видов	0.116	0.468
Количество видов специалистов	1	1
Количество видов генералистов	9	7
Доля особей видов специалистов	0.295	0.113
Доля биомассы видов специалистов	0.258	0.073
Доля особей видов генералистов	0.705	0.887
Доля биомассы видов генералистов	0.742	0.927
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Triaenophorus nodulosus</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г; ав/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.301	0.652
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.336	0.468
Выравненность видов по числу особей	0.722	0.554
Выравненность видов по биомассе	0.814	0.790
Индекс Шеннона по числу особей	1.661	1.151
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.874	1.643
Ошибка уравнений регрессии	0.147	0.109

Таблица 4 (продолжение 1)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов ерша  
из бассейна р. Вычегды**

Показатели	р. Вычегда Биобазы СГУ 07.1981	р. Вычегда м-н Эжва 08.1998
1	4	5
Исследовано рыб	13	11
Общее число видов паразитов	14	8
Общее число особей паразитов	449	492
Общее значение условной биомассы	391.7	142.8
Количество автогенных видов	13	6
Количество аллогенных видов	1	2
Доля особей автогенных видов	0.539	0.124
Доля биомассы автогенных видов	0.872	0.258
Доля особей аллогенных видов	0.461	0.816
Доля биомассы аллогенных видов	0.128	0.742
Количество видов специалистов	3	1
Количество видов генералистов	11	7
Доля особей видов специалистов	0.147	0.045
Доля биомассы видов специалистов	0.142	0.34
Доля особей видов генералистов	0.853	0.955
Доля биомассы видов генералистов	0.858	0.966
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г; ав/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.461	0.868
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.463	0.737
Выравненность видов по числу особей	0.671	0.295
Выравненность видов по биомассе	0.666	0.488
Индекс Шеннона по числу особей	1.771	0.614
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.756	1.014
Ошибка уравнений регрессии	0.275	0.278

Таблица 4 (продолжение 2)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов ерша  
из бассейна р. Вычегды**

Показатели	оз. Выльты 24.01.2008	Нювчимское водохранилище 17.03.2012
1	6	7
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	10	7
Общее число особей паразитов	1169	2152
Общее значение условной биомассы	299.2	488.7
Количество автогенных видов	8	5
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.101	0.035
Доля биомассы автогенных видов	0.140	0.057
Доля особей аллогенных видов	0.899	0.965
Доля биомассы аллогенных видов	0.860	0.943
Количество видов специалистов	4	4
Количество видов генералистов	6	3
Доля особей видов специалистов	0.039	0.034
Доля биомассы видов специалистов	0.058	0.055
Доля особей видов генералистов	0.961	0.966
Доля биомассы видов генералистов	0.942	0.945
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.882	0.724
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.850	0.787
Выравненность видов по числу особей	0.243	0.369
Выравненность видов по биомассе	0.296	0.358
Индекс Шеннона по числу особей	0.559	0.717
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.682	0.696
Ошибка уравнений регрессии	0.159	0.113

Таблица 4 (окончание)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов ерша  
из бассейна р. Вычегды**

Показатели	р. Вычегда с. Семуково 08.1998	р. Вычегда с. Часово 09.04.2009
1	8	9
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	9	12
Общее число особей паразитов	969	2480
Общее значение условной биомассы	271.6	655.4
Количество автогенных видов	7	10
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.299	0.084
Доля биомассы автогенных видов	0.385	0.163
Доля особей аллогенных видов	0.701	0.916
Доля биомассы аллогенных видов	0.615	0.837
Количество видов специалистов	2	3
Количество видов генералистов	7	9
Доля особей видов специалистов	0.214	0.044
Доля биомассы видов специалистов	0.168	0.040
Доля особей видов генералистов	0.786	0.950
Доля биомассы видов генералистов	0.832	0.960
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.695	0.903
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.611	0.830
Выравненность видов по числу особей	0.411	0.202
Выравненность видов по биомассе	0.535	0.297
Индекс Шеннона по числу особей	0.904	0.502
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.176	0.739
Ошибка уравнений регрессии	0.305	0.193

Таблица 5

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из бассейна р. Вычегда

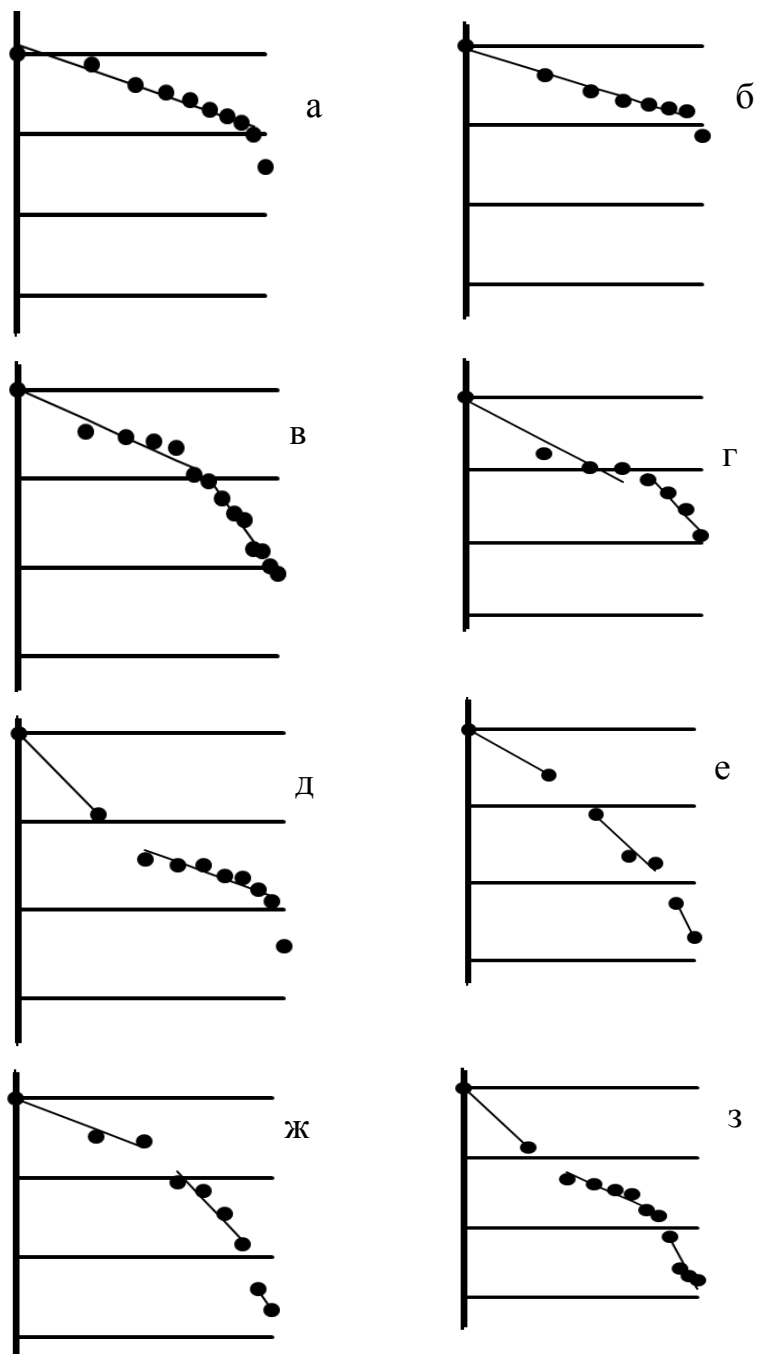
Вид паразита	I	р. Вычегда с. Подтыбок 20—29.08.1981 n = 13		р. Вычегда устье р. Пожьян 07.1997 n = 15		р. Вычегда Биобазы СГУ 07.1981 n = 13		р. Вычегда м-н ЭЖВа 08.1998 n = 11	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
<i>Myxobolus muelleri</i>	1.89	0	-	5	2.25	20	3.63	4	2.02
<i>Henneburya creplini</i>	1.00	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Dactylogyruis amphibotrium</i>	0.22	38	2.13	50	2.40	51	2.42	22	1.58
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>G. longiradix</i>	0.28	0	-	0	-	5	0.35	0	-
<i>Diphyllobothrium latum pl.</i>	5.09	0	-	3	2.73	0	-	0	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	15.71	2	3.45	0	-	2	3.45	0	-
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	5	3.09	0	-	10	3.78	0	-
<i>P. percae</i>	6.38	0	-	0	-	0	-	2	2.55
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	7	1.14	0	-	3	0.29	0	-
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	0.95	4	1.33	0	-	21	2.61	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	0	-	20	2.12	0	-	7	1.07
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	0.28	0	-	0	-	3	-0.19	0	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-	0	-	0	-	4	-0.53
<i>D. volvens l.</i>	0.19	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	44	2.38	288	4.26	207	3.93	427	4.66
<i>Camallanus lacustris</i>	1.04	2	0.73	0	-	4	1.43	0	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	0	-	0	-	0	-	15	0.45
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	2	1.87	8	3.25	57	5.22	0	-
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	40	1.57	63	2.02	55	1.89	0	-
<i>Ergasilus briani</i>	0.34	2	-0.38	0	-	10	1.23	0	-
<i>E. sieboldi</i>	0.66	0	-	5	1.19	1	-0.42	11	1.98



Таблица 5 (окончание)

## Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из бассейна р. Вычегда

Вид паразита	I	оз. Выльгы 24.01.2008 n = 15		Нювчимское водохранилище 17.03.2012 n = 15		р. Вычегда с. Семуково 08.1998 n = 15		р. Вычегда с. Часово 09.04.2009 n = 15	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
<i>Muxobolus muelleri</i>	1.89	3	0.36	0	-	5	2.25	0	-
<i>Henneburya creplini</i>	1.00	0	-	0	-	0	-	54	3.99
<i>Dactylogyra amphibotrium</i>	0.22	24	1.67	59	2.94	206	3.82	72	2.77
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	0	-	1	-1.40	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	0	-	0	-	1	-1.40	2	-0.71
<i>G. longiradix</i>	0.28	11	1.14	12	1.23	0	-	36	2.33
<i>Diphyllobothrium latum pl.</i>	5.09	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	1	1.48	1	1.48	0	-	0	-
<i>P. percae</i>	6.38	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	10	1.49	0	-	0	-	20	2.19
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	0.95	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Phyllostomum folium</i>	0.42	5	0.73	2	-0.18	17	1.96	4	0.51
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	0.28	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	20	1.08	518	4.34	0	-	32	1.55
<i>D. volvens l.</i>	0.19	0	-	0	-	6	0.13	0	-
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	1031	5.54	1559	5.95	673	5.11	2239	6.31
<i>Camallanus lacustris</i>	1.04	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	0	-	0	-	0	-	3	-1.16
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	0	-	1	1.17	4	2.56
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	3	-1.02	0	-	1	-2.12	3	-1.02
<i>Ergasilus briani</i>	0.34	61	3.04	0	-	0	-	11	1.32
<i>E. sieboldi</i>	0.66	0	-	0	-	59	3.66	0	-



**Рис. 1.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из бассейна р. Вычегда Рыба отловлена из: а — р. Вычегда в р-не с. Подтыбок, 08.1981 г.; б — р. Вычегда в р-не устья р. Пож्यान, 07.1997 г.; в — р. Вычегда в р-не биобазы СыктГУ, 06.1981 г.; г — р. Вычегда в р-не м-на Эжва, 08.1998 г.; д — оз. Вьльты, 24.01.2008 г.; е — Нювчимское водохранилище, 17.03.2012 г.; ж — р. Вычегда в р-не с. Семуково, 08.1998 г.; з — р. Вычегда в р-не с. Часово, 09.04.2009 г.

Паразитофауна ерша из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)

Вид паразита	Даты отлова рыбы									
	06.01.2007 n = 15	21.01.2007 n = 15	05.02.2007 n = 15	21.02.2007 n = 15	8.03.2007 n = 15	26.03.2007 n = 15	2.04.2007 n = 15	21.05.2007 n = 15		
1	17	18	19	20	21	22	23	2		
<i>Henneguya creplini</i>	4(0.6)	3(0.4)	4(0.7)	3(1.0)	4(4.6)	5(8.2)	4(4.9)	3(1.6)		
<i>Trichodina</i> sp.	-	+	-	+	-	-	-	+		
<i>Dermocystidium percae</i>	1(0.07)	-	1(0.07)	2(0.13)	1(0.07)	1(0.07)	1(0.07)	1(0.13)		
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	12(2.4)	15(3.1)	14(3.4)	12(3.8)	11(4.3)	13(4.8)	14(5.6)	14(6.3)		
<i>D. hemiamphibotrium</i>	-	-	-	-	-	1(0.07)	1(0.07)	1(0.07)		
<i>Gyrodactylus longiradix</i>	?(0.8)	?(0.13)	?(0.5)	?(0.9)	?(0.5)	2(0.2)	?(0.5)	?(0.9)		
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	?(0.4)	?(0.3)	?(0.2)	?(0.3)	?(0.4)	2(0.5)	?(3.8)	?(7.1)		
<i>Triacnophorus nodulosus</i> pl.	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Proteocephalus cernuae</i>	-	-	-	-	-	2(0.13)	-	-		
<i>Bunodera luciopercae</i>	5(0.8)	6(1.0)	4(0.5)	2(0.13)	5(0.7)	8(1.2)	7(0.9)	6(0.7)		
<i>Phyllodistomum folium</i>	1(0.07)	1(0.07)	1(0.13)	2(0.13)	2(0.5)	2(0.9)	2(0.5)	3(0.2)		
<i>Diplostomum spathaceum</i> l.	14(2.0)	15(1.7)	12(1.6)	9(1.5)	10(2.0)	11(2.5)	12(2.3)	11(2.1)		
<i>D. volvens</i> l.	-	-	-	1(0.07)	-	-	-	-		
<i>Ichthyocotylurus variegates</i> l.	15(49.5)	15(44.7)	15(61.1)	15(80.2)	15(62.5)	15(44.7)	15(52.1)	15(60.8)		
<i>Camallanus lacustris</i>	-	-	-	-	-	1(0.07)	-	-		
<i>Raphidascaris acus</i> l.	2(0.2)	2(0.13)	5(0.8)	8(1.5)	7(1.4)	6(1.2)	3(0.6)	1(0.07)		
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	6(0.7)	5(0.9)	6(0.8)	7(0.8)	6(0.8)	6(0.7)	5(0.7)	4(0.7)		
<i>Unionidae</i> gen. sp. l.	8(1.1)	7(0.7)	10(5.4)	14(10.6)	13(11.0)	14(11.5)	14(8.9)	13(6.3)		
<i>Ergasilus briani</i>	-	-	1(0.07)	1(0.07)	2(0.13)	3(0.2)	3(0.2)	3(0.3)		

Таблица 6 (продолжение)  
**Паразитофауна ерша из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Вид паразита	Даты отлова рыбы									
	05.06.2007 n = 15	19.06.2007 n = 15	06.07.2007 n = 15	19.07.2007 n = 15	03.08.2007 n = 15	18.08.2007 n = 15	02.09.2007 n = 15			
1	3	4	5	6	7	8	9			
<i>Henneguya creplini</i>	6(1.8)	9(2.1)	10(2.2)	11(2.2)	8(1.5)	6(0.8)	3(0.5)			
<i>Trichodina</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Dermocystidium percae</i>	1(0.07)	-	-	-	1(0.07)	1(0.07)	-			
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	14(4.8)	13(3.2)	10(2.0)	8(0.8)	5(0.6)	3(0.3)	2(0.2)			
<i>D. hemiamphibotrium</i>	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Gyrodactylus longiradix</i>	?(0.8)	10(0.7)	-	-	-	-	-			
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	?(5.0)	?(2.8)	?(1.4)	2(0.3)	1(0.2)	-	1(0.07)			
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	-	-	-	-	-	1(0.07)	-			
<i>Proteocephalus cernuae</i>	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Bunodera luciopercae</i>	7(0.7)	8(0.8)	4(0.4)	1(0.07)	1(0.2)	2(0.3)	4(0.5)			
<i>Phyllodistomum folium</i>	2(0.13)	1(0.07)	1(0.07)	-	-	-	-			
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	12(2.0)	12(1.9)	11(2.1)	10(2.3)	11(2.1)	11(1.8)	12(1.8)			
<i>D. volvens l.</i>	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Ichthyocotylurus variegates l.</i>	15(48.5)	14(36.1)	15(25.5)	15(14.9)	13(17.5)	12(29.7)	15(32.7)			
<i>Camallanus lacustris</i>	-	-	-	-	-	1(0.07)	-			
<i>Raphidascaris acus l.</i>	1(0.13)	1(0.13)	2(0.3)	2(0.5)	1(0.13)	-	2(0.13)			
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3(0.4)	2(0.13)	1(0.07)	-	-	-	-			
<i>Unionidae</i> gen. sp. l.	8(3.6)	3(0.9)	-	-	-	1(0.6)	-			
<i>Ergasilus briani</i>	2(0.2)	1(0.07)	2(0.3)	1(0.5)	1(0.2)	-	1(0.13)			

Таблица 6 (окончание)

## Паразитофауна ерша из куры Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчер)

Вид паразита	Даты отлова рыбы									
	20.09.2007 n = 15	03.10.2007 n = 15	19.10.2007 n = 15	02.11.2007 n = 15	22.11.2007 n = 15	07.12.2007 n = 15	21.12.2007 n = 15			
1	10	11	12	13	14	15	16			
<i>Henpeguya streplini</i>	1(0.13)	2(0.2)	1(0.3)	2(0.4)	3(0.6)	6(0.7)	5(0.8)			
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	-	-	-	-	+			
<i>Dermocystidium perscae</i>	-	2(0.13)	1(0.07)	1(0.07)	-	2(0.2)	1(0.07)			
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	1(0.07)	-	-	3(0.4)	5(0.5)	8(1.2)	10(1.8)			
<i>D. hemiamphibotrium</i>	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Gyrodactylus longiradix</i>	-	-	?(0.2)	-	?(0.6)	?(1.1)	?(1.6)			
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	-	1(0.13)	-	?(0.07)	?(0.2)	?(0.4)	?(0.5)			
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	1(0.07)	-	-	-	-			
<i>Proteocephalus cernuae</i>	-	-	-	-	-	-	1(0.07)			
<i>Bunodera luciopercae</i>	7(0.7)	4(0.3)	3(0.4)	3(0.3)	4(0.4)	5(0.6)	6(0.9)			
<i>Phyllodistomum folium</i>	-	1(0.07)	-	-	2(0.13)	1(0.13)	1(0.07)			
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	11(1.9)	11(1.6)	14(1.2)	12(1.9)	13(2.1)	14(2.5)	13(2.3)			
<i>D. volvens l.</i>	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Ichthyocotylurus variegates l.</i>	15(36.3)	14(37.2)	15(34.5)	15(39.4)	15(37.3)	15(45.1)	15(54.3)			
<i>Camallanus lacustris</i>	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Raphidascaris acus l.</i>	1(0.2)	1(0.13)	2(0.2)	1(0.3)	3(0.2)	4(0.5)	2(0.3)			
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	-	1(0.07)	-	2(0.3)	4(0.7)	6(1.13)			
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	-	-	-	4(0.3)	-	6(0.8)	10(1.4)			
<i>Ergasilus britani</i>	1(0.07)	-	-	-	-	-	-			

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	06.01.2007	21.01.2007
1	2	3
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	12	11
Общее число особей паразитов	880	800
Общее значение условной биомассы	253.6	241.4
Количество автогенных видов	10	9
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.123	0.129
Доля биомассы автогенных видов	0.261	0.299
Доля особей аллогенных видов	0.877	0.871
Доля биомассы аллогенных видов	0.739	0.701
Количество видов специалистов	3	3
Количество видов генералистов	9	8
Доля особей видов специалистов	0.061	0.068
Доля биомассы видов специалистов	0.051	0.050
Доля особей видов генералистов	0.939	0.932
Доля биомассы видов генералистов	0.949	0.950
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.843	0.839
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.721	0.685
Выравненность видов по числу особей	0.303	0.307
Выравненность видов по биомассе	0.423	0.39
Индекс Шеннона по числу особей	0.754	0.736
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.052	1.052
Ошибка уравнений регрессии	0.235	0.176

Таблица 7 (продолжение 1)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	05.02.2007	21.02.2007
1	4	5
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	13	14
Общее число особей паразитов	1129	1518
Общее значение условной биомассы	309.6	399.7
Количество автогенных видов	11	11
Количество аллогенных видов	2	3
Доля особей автогенных видов	0.167	0.191
Доля биомассы автогенных видов	0.259	0.248
Доля особей аллогенных видов	0.833	0.809
Доля биомассы аллогенных видов	0.741	0.752
Количество видов специалистов	3	3
Количество видов генералистов	10	11
Доля особей видов специалистов	0.054	0.049
Доля биомассы видов специалистов	0.045	0.044
Доля особей видов генералистов	0.946	0.951
Доля биомассы видов генералистов	0.955	0.956
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.811	0.793
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.729	0.743
Выравненность видов по числу особей	0.323	0.322
Выравненность видов по биомассе	0.408	0.387
Индекс Шеннона по числу особей	0.828	0.850
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.047	1.021
Ошибка уравнений регрессии	0.225	0.214

Таблица 7 (продолжение 2)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	08.03.2007	26.03.2007
1	6	7
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	13	16
Общее число особей паразитов	1339	1158
Общее значение условной биомассы	392.2	396.8
Количество автогенных видов	11	14
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.275	0.388
Доля биомассы автогенных видов	0.400	0.569
Доля особей аллогенных видов	0.725	0.612
Доля биомассы аллогенных видов	0.600	0.431
Количество видов специалистов	3	5
Количество видов генералистов	10	11
Доля особей видов специалистов	0.059	0.074
Доля биомассы видов специалистов	0.046	0.070
Доля особей видов генералистов	0.941	0.926
Доля биомассы видов генералистов	0.954	0.930
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.703	0.579
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.589	0.417
Выравненность видов по числу особей	0.442	0.522
Выравненность видов по биомассе	0.530	0.587
Индекс Шеннона по числу особей	1.135	1.447
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.358	1.626
Ошибка уравнений регрессии	0.111	0.295



Таблица 7 (продолжение 3)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	02.04.2007	21.05.2007
1	8	9
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	14	14
Общее число особей паразитов	1213	1310
Общее значение условной биомассы	365.2	360.9
Количество автогенных видов	12	12
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.279	0.279
Доля биомассы автогенных видов	0.364	0.364
Доля особей аллогенных видов	0.721	0.721
Доля биомассы аллогенных видов	0.636	0.636
Количество видов специалистов	4	4
Количество видов генералистов	10	10
Доля особей видов специалистов	0.164	0.164
Доля биомассы видов специалистов	0.142	0.142
Доля особей видов генералистов	0.836	0.836
Доля биомассы видов генералистов	0.858	0.858
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.644	0.636
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.527	0.623
Выравненность видов по числу особей	0.506	0.448
Выравненность видов по биомассе	0.579	0.533
Индекс Шеннона по числу особей	1.334	1.182
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.529	1.405
Ошибка уравнений регрессии	0.136	0.335

Таблица 7 (продолжение 4)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	05.06.2007	19.06.2007
1	10	11
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	13	12
Общее число особей паразитов	1023	726
Общее значение условной биомассы	281.9	204.8
Количество автогенных видов	11	10
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.258	0.215
Доля биомассы автогенных видов	0.347	0.328
Доля особей аллогенных видов	0.742	0.785
Доля биомассы аллогенных видов	0.653	0.672
Количество видов специалистов	3	3
Количество видов генералистов	10	9
Доля особей видов специалистов	0.155	0.128
Доля биомассы видов специалистов	0.185	0.106
Доля особей видов генералистов	0.845	0.872
Доля биомассы видов генералистов	0.815	0.894
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.712	0.745
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.637	0.651
Выравненность видов по числу особей	0.450	0.417
Выравненность видов по биомассе	0.533	0.498
Индекс Шеннона по числу особей	1.153	1.035
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.367	1.237
Ошибка уравнений регрессии	0.368	0.274

Таблица 7 (продолжение 5)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	06.07.2007	19.07.2007
1	12	13
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	10	8
Общее число особей паразитов	515	323
Общее значение условной биомассы	152.1	100.7
Количество автогенных видов	8	6
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.194	0.198
Доля биомассы автогенных видов	0.348	0.399
Доля особей аллогенных видов	0.806	0.802
Доля биомассы аллогенных видов	0.652	0.601
Количество видов специалистов	2	2
Количество видов генералистов	8	6
Доля особей видов специалистов	0.099	0.050
Доля биомассы видов специалистов	0.078	0.036
Доля особей видов генералистов	0.901	0.950
Доля биомассы видов генералистов	0.922	0.964
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.744	0.697
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.621	0.551
Выравненность видов по числу особей	0.442	0.521
Выравненность видов по биомассе	0.527	0.545
Индекс Шеннона по числу особей	1.017	1.083
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.214	1.133
Ошибка уравнений регрессии	0.350	0.434

Таблица 7 (продолжение 6)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	03.08.2007	18.08.2007
1	14	15
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	9	9
Общее число особей паразитов	328	504
Общее значение условной биомассы	87.6	146.9
Количество автогенных видов	7	7
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.101	0.063
Доля биомассы автогенных видов	0.205	0.226
Доля особей аллогенных видов	0.899	0.937
Доля биомассы аллогенных видов	0.795	0.774
Количество видов специалистов	2	1
Количество видов генералистов	7	8
Доля особей видов специалистов	0.037	0.008
Доля биомассы видов специалистов	0.031	0.006
Доля особей видов генералистов	0.963	0.992
Доля биомассы видов генералистов	0.969	0.994
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.802	0.883
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.741	0.747
Выравненность видов по числу особей	0.365	0.246
Выравненность видов по биомассе	0.431	0.428
Индекс Шеннона по числу особей	0.801	0.541
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.947	0.940
Ошибка уравнений регрессии	0.049	0.299

Таблица 7 (продолжение 7)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	02.09.2007	20.09.2007
1	16	17
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	8	7
Общее число особей паразитов	541	592
Общее значение условной биомассы	138.2	146.4
Количество автогенных видов	6	5
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.040	0.030
Доля биомассы автогенных видов	0.087	0.053
Доля особей аллогенных видов	0.960	0.970
Доля биомассы аллогенных видов	0.913	0.947
Количество видов специалистов	2	1
Количество видов генералистов	6	6
Доля особей видов специалистов	0.007	0.002
Доля биомассы видов специалистов	0.007	0.002
Доля особей видов генералистов	0.993	0.998
Доля биомассы видов генералистов	0.993	0.998
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.909	0.921
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.874	0.918
Выравненность видов по числу особей	0.214	0.188
Выравненность видов по биомассе	0.265	0.201
Индекс Шеннона по числу особей	0.446	0.366
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.552	0.319
Ошибка уравнений регрессии	0.274	0.319

Таблица 7 (продолжение 8)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	03.10.2007	19.10.2007
1	18	19
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	8	9
Общее число особей паразитов	597	555
Общее значение условной биомассы	148.9	157.9
Количество автогенных видов	6	7
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.025	0.034
Доля биомассы автогенных видов	0.052	0.174
Доля особей аллогенных видов	0.975	0.966
Доля биомассы аллогенных видов	0.948	0.826
Количество видов специалистов	1	1
Количество видов генералистов	7	8
Доля особей видов специалистов	0.003	0.005
Доля биомассы видов специалистов	0.003	0.005
Доля особей видов генералистов	0.997	0.995
Доля биомассы видов генералистов	0.997	0.995
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.935	0.933
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.924	0.809
Выравненность видов по числу особей	0.157	0.160
Выравненность видов по биомассе	0.188	0.353
Индекс Шеннона по числу особей	0.327	0.351
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.391	0.776
Ошибка уравнений регрессии	0.245	0.193

Таблица 7 (продолжение 9)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыб	
	02.11.2007	22.11.2007
1	20	21
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	10	10
Общее число особей паразитов	649	635
Общее значение условной биомассы	164.7	176.4
Количество автогенных видов	8	8
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.045	0.069
Доля биомассы автогенных видов	0.089	0.192
Доля особей аллогенных видов	0.955	0.931
Доля биомассы аллогенных видов	0.911	0.808
Количество видов специалистов	2	3
Количество видов генералистов	8	7
Доля особей видов специалистов	0.011	0.030
Доля биомассы видов специалистов	0.010	0.027
Доля особей видов генералистов	0.989	0.970
Доля биомассы видов генералистов	0.990	0.973
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.911	0.880
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.885	0.781
Выравненность видов по числу особей	0.194	0.254
Выравненность видов по биомассе	0.946	0.385
Индекс Шеннона по числу особей	0.447	0.584
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.556	0.887
Ошибка уравнений регрессии	0.203	0.073

Таблица 7 (окончание)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Показатели	Даты отлова рыб	
	07.12.2007	21.12.2007
1	22	23
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	12	13
Общее число особей паразитов	806	978
Общее значение условной биомассы	236.9	302.2
Количество автогенных видов	10	11
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.114	0.133
Доля биомассы автогенных видов	0.273	0.319
Доля особей аллогенных видов	0.886	0.867
Доля биомассы аллогенных видов	0.727	0.681
Количество видов специалистов	3	4
Количество видов генералистов	9	9
Доля особей видов специалистов	0.051	0.061
Доля биомассы видов специалистов	0.043	0.063
Доля особей видов генералистов	0.949	0.939
Доля биомассы видов генералистов	0.957	0.937
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.839	0.832
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.704	0.664
Выравненность видов по числу особей	0.315	0.316
Выравненность видов по биомассе	0.445	0.463
Индекс Шеннона по числу особей	0.782	0.810
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.106	1.187
Ошибка уравнений регрессии	0.236	0.210



Таблица 8  
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Вид паразита	I	06.01.2007 n = 15		21.01.2007 n = 15		05.02.2007 n = 15		21.02.2007 n = 15		08.03.2007 n = 15	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	9	2.20	6	1.79						
<i>Hennequya seplini</i>	1.00	1	-0.38	0	-	11	2.40	15	2.71	69	4.23
<i>Dermocystidium perscae</i>	0.68	36	2.07	47	2.34	1	-0.38	2	0.31	1	-0.38
<i>Dactylogyru amphibotrium</i>	0.22	0	-	0	-	51	2.42	57	2.53	65	2.66
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	6	0.39	5	0.21	0	-	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	12	1.23	2	-0.56	3	-0.30	4	-0.02	6	0.39
<i>G. longiradix</i>	0.28	0	-	0	-	7	0.69	14	1.38	8	0.82
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	0	-	0	-	0	-	2	-0.12	0	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	15.71	12	1.68	15	1.90	0	-	0	-	0	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	1	-0.88	1	-0.88	8	1.27	0	-	10	1.49
<i>Phyllostomum folium</i>	0.42	30	1.49	26	1.35	2	-0.18	2	-0.18	7	1.07
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-	0	-	24	1.27	23	1.22	30	1.49
<i>D. volvens l.</i>	0.15	742	5.21	671	5.11	0	-	1	-1.92	0	-
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	0	-	0	-	916	5.42	1204	5.69	937	5.44
<i>Camallanus lacustris l.</i>	1.04	3	-1.16	2	-1.56	0	-	9	-	0	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	11	3.57	14	3.81	12	0.23	23	0.88	21	0.79
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	17	0.71	11	0.28	12	3.66	13	3.74	12	3.66
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	0	-	0	-	81	2.27	157	2.94	165	2.99
<i>Ergasilus britani</i>	0.34					1	-1.07	1	-1.07	2	-0.38

Таблица 8 (продолжение 1)  
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

Вид паразита	I	26.03.2007 n = 15		02.04.2007 n = 15		21.05.2007 n = 15		05.06.2007 n = 15		19.06.2007 n = 15	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	9	2.20	6	1.79						
<i>Heneguya creplini</i>	1.00	123	4.81	73	4.29	24	3.18	27	3.30	31	3.43
<i>Dermocystidium perscae</i>	0.68	1	-0.38	1	-0.38	2	0.31	1	-0.38	0	-
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	72	2.77	84	2.92	94	3.03	72	2.77	49	2.38
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	1	-1.14	1	-1.14	1	-1.14	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	8	0.68	57	2.64	106	3.26	75	2.91	43	2.36
<i>G. longiradix</i>	0.28	3	-0.16	7	0.69	14	1.38	12	1.23	1	-1.26
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	2	2.17	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	18	2.08	13	1.76	11	1.59	10	1.49	12	1.68
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	14	1.76	7	1.07	3	0.22	2	-0.18	1	-0.88
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	38	1.72	34	1.61	32	1.55	31	1.52	29	1.45
<i>D. volvens l.</i>	0.15	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	671	5.11	781	5.26	912	5.42	728	5.19	541	4.89
<i>Camallanus lacustris l.</i>	1.04	1	0.04	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	19	0.70	9	-0.06	1	-2.26	2	-1.56	2	-1.56
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	11	3.57	10	3.48	11	3.57	6	2.97	2	1.87
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	173	3.03	133	2.77	94	2.42	54	1.87	14	0.52
<i>Ergasilus britani</i>	0.34	3	0.03	3	0.03	5	0.54	3	0.03	1	-1.07

Таблица 8 (продолжение 2)  
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)**

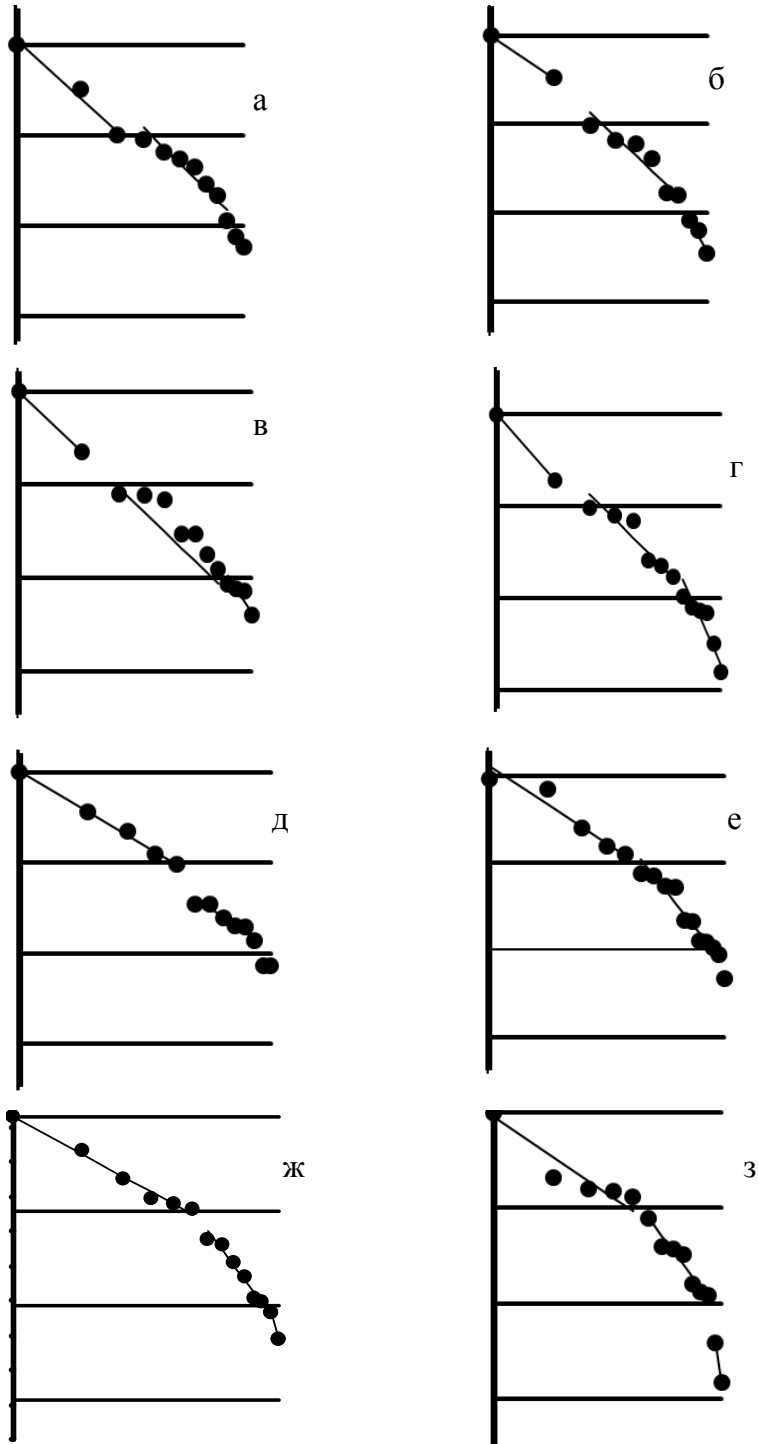
Вид паразита	I	06.07.2007 n = 15		19.07.2007 n = 15		03.08.2007 n = 15		18.08.2007 n = 15		02.09.2007 n = 15	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	9	2.20	6	1.79	12	2.48	12	2.48	8	2.08
<i>Henneguya creplini</i>	1.00	33	3.50	33	3.50	1	-0.38	1	-0.38	0	-
<i>Dermocystidium perscae</i>	0.68	0	-	0	-	9	0.69	4	-0.12	3	-0.41
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	30	1.89	12	0.97			0	-	0	-
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32			0	-	3	-0.30	0	-	1	-1.40
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	21	1.64	4	-0.02	0	-	0	-	0	-
<i>G. longiradix</i>	0.28	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	0	-	0	-	0	-	1	2.75	0	-
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	3	0.29	4	0.58	8	1.27
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	6	0.98	1	-0.81	0	-	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	1	-0.88	0	-	32	1.55	27	1.38	27	1.38
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	32	1.55	34	1.61	0	-	0	-	0	-
<i>D. volvens l.</i>	0.15	0	-	0	-	263	4.17	445	4.70	490	4.79
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	383	4.55	225	4.02	0	-	1	0.04	0	-
<i>Camallanus lacustris l.</i>	1.04	0	-	0	-	2	-1.56	0	-	2	-1.56
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	4	-0.87	7	-0.31	0	-	0	-	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	1	1.17	0	-	0	-	9	0.08	0	-
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	0	-	0	-	3	0.03	0	-	2	-0.38
<i>Ergasilus britani</i>	0.34	4	0.31	7	0.87						

Таблица 8 (продолжение 3)  
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из куры Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчет)**

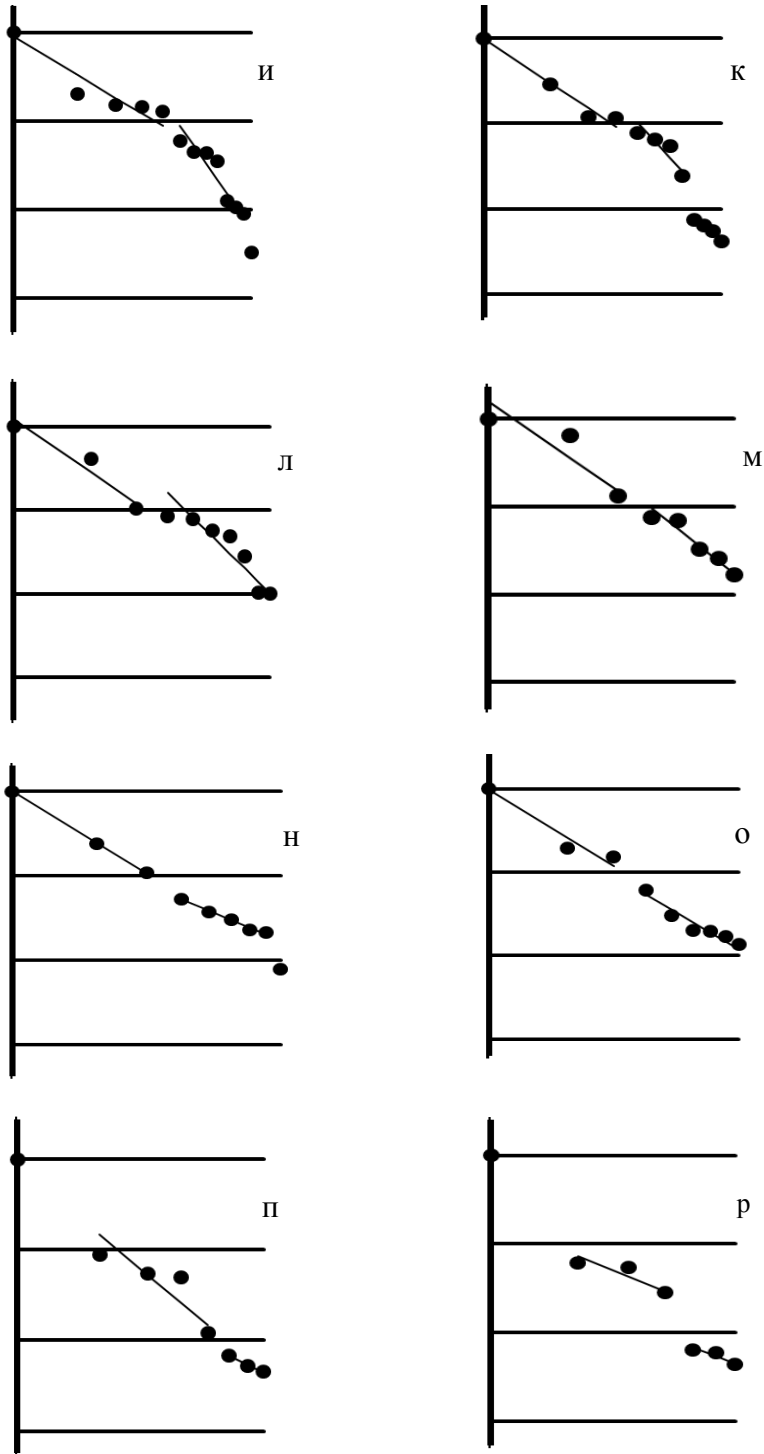
Вид паразита	I	20.09.2007 n = 15		03.10.2007 n = 15		19.10.2007 n = 15		02.11.2007 n = 15		22.11.2007 n = 15	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	9	2.20	6	1.79	12	2.48				
<i>Henneguya creplini</i>	1.00	2	0.69	3	1.10	4	1.39	6	1.79	9	2.20
<i>Dermocystidium percae</i>	0.68	0	-	2	0.31	1	-0.38	1	-0.38	0	-
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	1	-1.51	0	-	0	-	6	0.28	7	0.44
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	0	-	2	-0.71	0	-	1	-1.40	3	-0.30
<i>G. longiradix</i>	0.28	0	-	0	-	3	-0.16	0	-	9	0.94
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	1	2.75	0	-	0	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	11	1.59	5	0.80	6	0.98	5	0.80	6	0.98
<i>Phyllostomum folium</i>	0.42	0	-	1	-0.88	0	-	0	-	2	-0.18
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	29	1.45	24	1.27	18	0.98	29	1.45	32	1.55
<i>D. volvens l.</i>	0.15	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	545	4.90	558	4.92	518	4.85	591	4.98	559	4.93
<i>Camallanus lacustris l.</i>	1.04	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	3	-1.16	2	-1.56	3	-1.16	5	-0.65	3	-1.16
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	0	-	1	1.17	1	1.17	5	2.78
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	0	-	0	-	0	-	4	-0.73	0	-
<i>Ergasilus briani</i>	0.34	1	-1.07	0	-	0	-	0	-	0	-

Таблица 8 (окончание)  
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из куры Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчет)**

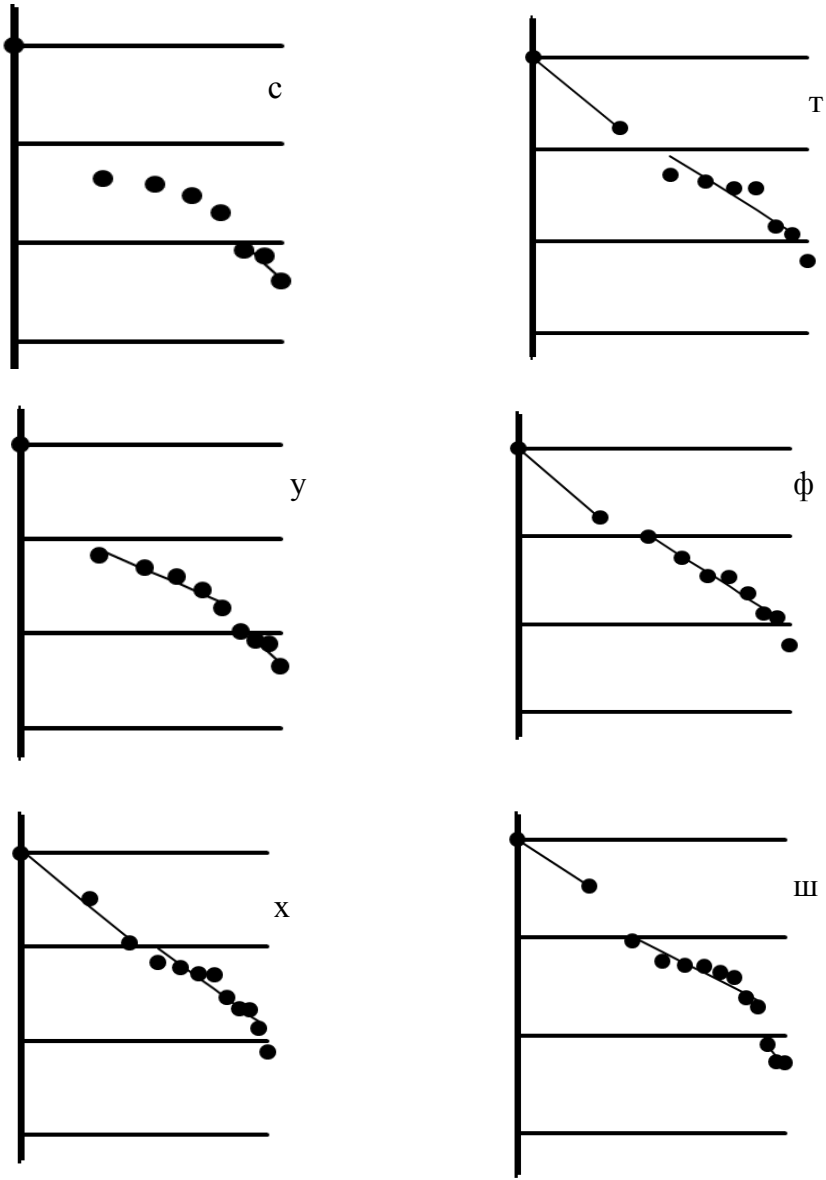
Вид паразита	I	Даты отлова рыбы					
		07.12.2007 n = 15			21.12.2007 n = 15		
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
I	2	43	44	45	46	46	
<i>Henneguya creplini</i>	1.00	10	2.30	12	2.48	2.48	
<i>Dermocystidium perscae</i>	0.68	3	0.72	1	-0.38	-0.38	
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	18	1.38	27	1.79	1.79	
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	0	-	0	-	-	
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	6	0.39	8	0.68	0.68	
<i>G. longiradix</i>	0.28	17	1.58	24	1.92	1.92	
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	0	-	1	1.48	1.48	
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	-	
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	9	1.39	14	1.83	1.83	
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	2	-0.18	1	-0.88	-0.88	
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	38	1.72	34	1.61	1.61	
<i>D. volvens l.</i>	0.15	0	-	0	-	-	
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	676	5.12	814	5.30	5.30	
<i>Camallanus lacustris l.</i>	1.04	0	-	0	-	-	
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	4	-0.87	4	-0.87	-0.87	
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	11	3.57	17	4.01	4.01	
<i>Unionidae gen.-sp. l.</i>	0.12	12	0.36	21	0.92	0.92	
<i>Ergasilus briani</i>	0.34	0	-	0	-	-	



**Рис. 2.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)  
 Рыба отловлена: а — 06.01.2007 г.; б — 21.01.2007 г.; в — 05.02.2007 г.; г — 21.02.2007 г.; д — 08.03.2007 г.; е — 26.03.2007 г.; ж — 02.04.2007 г.; з — 21.05.2007 г.



**Рис. 2 (продолжение).** Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)  
 Рыба отловлена: ; и — 05.06.2007 г.; к — 19.06.2007 г.; л — 06.07.2007 г.; м — 19.07.2007 г.;  
 н — 03.08.2007 г.; о — 18.08.2007 г.; п — 02.09.2007 г.; р — 20.09.2007 г.



**Рис. 2 (окончание).** Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из курьи Бессоновская (бас. р. Вычегда в р-не с. Парчег)  
 Рыба отловлена: с — 03.10.2007 г.; т — 19.10.2007 г.; у — 02.11.2007 г.; φ — 22.11.2007 г.;  
 x — 07.12.2007 г.; ш — 21.12.2007 г.



Паразитофауна ерша из р. С. Двины (р-н г. Котлас)

Вид паразита	Даты отлова рыбы					
	20—25.06.2011 n = 15	20—27.06.2012 n = 15	15—20.07.2011 n = 15	21.02.2007 n = 15	26.03.2007 n = 15	
1	2	3	4	5	6	
<i>Myxobolus muelleri</i>	3(0.6)	8(2.93)	2(0.53)	3(1.13)	7(3.2)	
<i>Apiosoma</i> sp.	13(46.4)	13(40.4)	12(15.3)	14(54.1)	15(64.0)	
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i>	13(7.2)	11(6.93)	13(6.93)	13(3.53)	14(8.93)	
<i>D. hemiamphibothrium</i>	1(0.07)	1(0.07)	3(0.27)	-	-	
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	3(0.2)	7(1.53)	4(0.6)	3(0.13)	6(1.47)	
<i>Bunodera luciopercae</i>	-	2(0.27)	4(0.27)	1(0.13)	2(0.13)	
<i>Diplostomum spathaceum</i> l.	3(0.93)	8(0.73)	1(0.07)	6(1.27)	7(1.67)	
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> l.	9(28.87)0	12(36.0)	12(25.0)	12(34.40)	12(44.87)	
<i>Rhabdochona denudata</i>	3(0.27)	-	-	-	4(1.0)	
<i>Unionidae</i> gen. sp. l.	8(1.93)	10(9.87)	5(7.07)	6(4.40)	8(4.67)	
<i>Ergasilus britani</i>	-	1(0.4)	-	2(0.13)	2(0.33)	
<i>E. sieboldi</i>	1(0.07)	3(0.8)	1(0.07)	1(0.07)	3(0.47)	

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из р. С. Двины (р-н г. Котлас)**

Показатели	Даты отлова рыб		
	20—25.06.2011	20—27.06.2012	15—20.07.2011
1	2	3	4
Исследовано рыб	15	15	15
Общее число видов паразитов	10	11	10
Общее число особей паразитов	1286	1499	841
Общее значение условной биомассы	188.9	305.2	160.3
Количество автогенных видов	8	9	8
Количество аллогенных видов	2	2	2
Доля особей автогенных видов	0.662	0.632	0.553
Доля биомассы автогенных видов	0.440	0.558	0.422
Доля особей аллогенных видов	0.338	0.368	0.447
Доля биомассы аллогенных видов	0.560	0.442	0.578
Количество видов специалистов	3	3	3
Количество видов генералистов	7	8	7
Доля особей видов специалистов	0.087	0.085	0.139
Доля биомассы видов специалистов	0.192	0.095	0.165
Доля особей видов генералистов	0.913	0.915	0.861
Доля биомассы видов генералистов	0.868	0.905	0.835
Доминантный вид по числу особей	<i>Apiosoma sp.</i>		<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>		<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ав/г; ал/г	ав/г; ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.541	0.404	0.446
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.549	0.436	0.577
Выравненность видов по числу особей	0.486	0.598	0.605
Выравненность видов по биомассе	0.5.94	0.653	0.599
Индекс Шеннона по числу особей	1.119	1.433	1.394
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.367	1.566	1.379
Ошибка уравнений регрессии	0.194	0.241	0.246

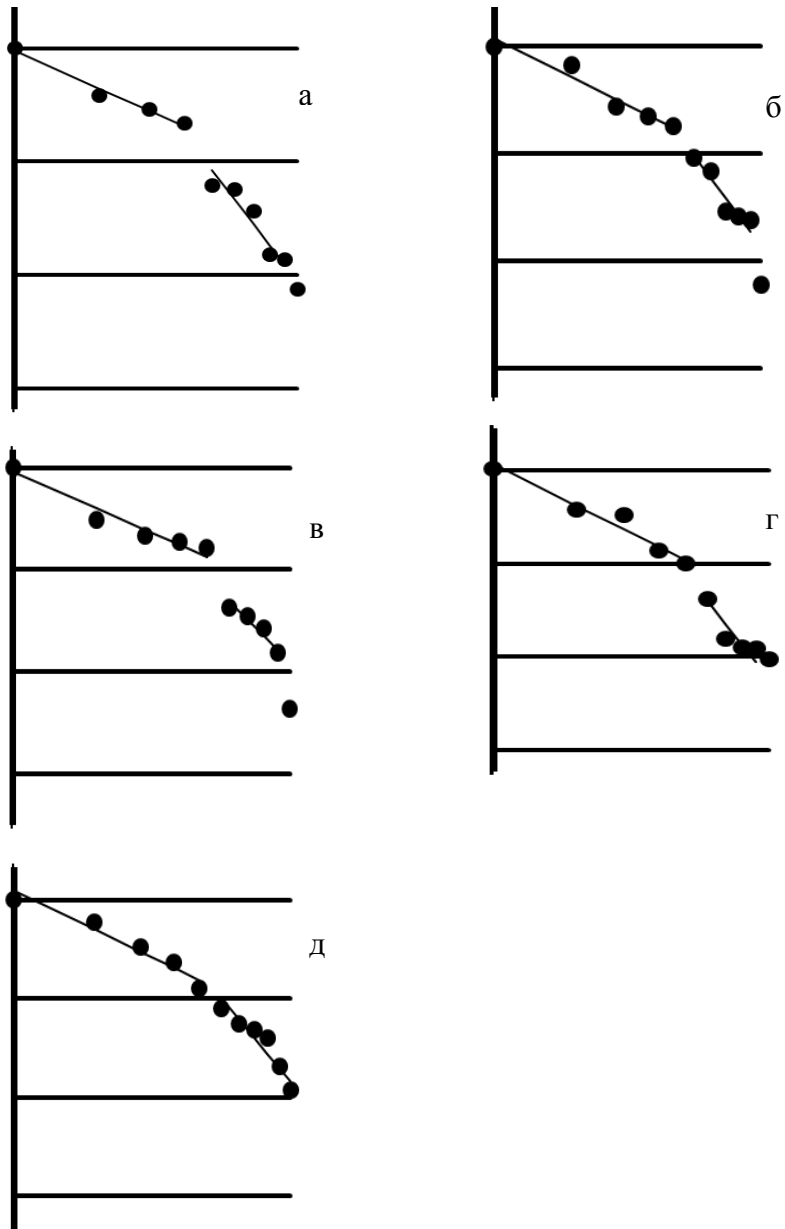
Таблица 10 (окончание)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из р. С. Двины (р-н г. Котлас)**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	21.02.2007	26.03.2007
1	5	6
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	10	11
Общее число особей паразитов	1489	1961
Общее значение условной биомассы	223.2	371.1
Количество автогенных видов	8	9
Количество аллогенных видов	2	2
Доля особей автогенных видов	0.641	0.644
Доля биомассы автогенных видов	0.417	0.543
Доля особей аллогенных видов	0.359	0.356
Доля биомассы аллогенных видов	0.583	0.457
Количество видов специалистов	2	2
Количество видов генералистов	8	9
Доля особей видов специалистов	0.037	0.080
Доля биомассы видов специалистов	0.055	0.094
Доля особей видов генералистов	0.963	0.920
Доля биомассы видов генералистов	0.945	0.906
Доминантный вид по числу особей	<i>Apiosoma sp.</i>	<i>Apiosoma sp.</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ав/г; ал/г	ав/г; ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.545	0.490
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.570	0.447
Выравненность видов по числу особей	0.475	0.540
Выравненность видов по биомассе	0.565	0.658
Индекс Шеннона по числу особей	1.093	1.295
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.302	1.577
Ошибка уравнений регрессии	0.247	0.251

Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из р. С. Двины (р-н г. Котлас)

Вид паразита	I	20—25.06.2011 n = 15		20—27.06.2012 n = 15		15—20.07.2011 n = 15		21.02.2007 n = 15		26.03.2007 n = 15	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
I	2	9									
<i>Myxobolus muelleri</i>	1.89	9	2.83	44	4.42	8	2.72	17	3.47	48	4.51
<i>Apiosoma sp.</i>	0.05	696	3.50	606	3.36	229	2.39	811	3.65	960	3.82
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	108	3.17	104	3.13	104	3.13	53	2.46	134	3.39
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	1	-1.14	1	-1.14	4	0.25	0	-	0	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	3	-0.30	23	1.73	9	0.79	2	-0.71	22	1.69
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	0	-	4	0.58	4	0.58	2	-0.12	2	-0.12
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	14	0.73	11	0.49	1	-1.91	19	1.03	25	1.31
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	421	4.64	540	4.89	375	4.53	516	4.85	673	5.11
<i>Rhabdochona denudata</i>	0.96	4	1.35	0	-	0	-	0	-	15	2.67
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	29	1.25	148	2.88	106	2.54	66	2.07	70	2.13
<i>Ergasilus britani</i>	0.34	0	-	6	0.72	0	-	2	-0.38	5	0.54
<i>E. sieboldi</i>	0.66	1	-0.42	12	2.07	1	-0.42	1	-0.42	7	1.53



**Рис. 3.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из р. С. Двина  
(р-н г. Котлас)

Рыба отловлена: а — 25.06.2011 г.; б — 27.06.2012 г.; в — 20.07.2011 г.; г — 24.07.2012 г.;  
д — 13.08.2012 г.

### 3. Компонентные сообщества паразитов ерша из бассейна реки Мезень

Таблица 12

**Паразитофауна ерша из бассейна р. Мезень**

Вид паразита	р. Мезень 4–25.08.1989 n = 18	р. Мезень 07.1990 n = 12	р. Вашка 07.1990 n = 16	р. Ертом 07.1990 n = 18
1	2	3	4	5
<i>Dermacystidium sp.</i>	-	-	-	1(0.33)
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	16(13.80)	1(0.07)	15(6.40)	13(6.93)
<i>D. hemiamphibotrium</i>	1(0.06)	-	2(0.27)	4(0.27)
<i>Gyrodactylus longiradix</i>	-	-	3(0.40)	8(2.40)
<i>G. cernuae</i>	-	-	6(0.80)	2(0.33)
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	10(1.33)	5(0.53)
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	-	1(0.27)	2(0.27)	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	6(0.80)	-	3(1.60)	3(0.33)
<i>Phyllodistomum simile</i>	-	-	2(0.80)	-
<i>P. folium</i>	1(0.13)	-	-	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	10(3.33)	-	-	-
<i>Sphaerostomum bramae</i>	-	-	1(0.20)	-
<i>S. globiporum</i>	-	-	-	1(0.07)
<i>Diplostomum commutatum l.</i>	2(0.13)	1(0.13)	-	-
<i>D. helveticum l.</i>	-	1(0.07)	-	-
<i>D. spathaceum l.</i>	-	1(0.07)	-	-
<i>D. volvens l.</i>	15(6.40)	10(4.00)	12(8.40)	-
<i>Ichthyocotylurus platycephalus l.</i>	-	-	6(3.20)	6(3.40)
<i>I. variegates l.</i>	-	-	3(10.70)	9(11.40)
<i>Apatemon sp. l.</i>	2(0.87)	1(0.07)	-	-
<i>Rhabdochona denudata</i>	1(0.07)	4(0.67)	-	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	-	2 (0.40)	-	-
<i>Camallanus lacustris</i>	5(0.13)	-	1(0.07)	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	-	1(0.07)	3(0.73)	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1(0.07)	1(0.07)	-	-
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	-	-	2(0.27)	-

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из бассейна р. Мезень**

Показатели	р. Мезень 04—25.08.1989	р. Мезень 07.1990
1	2	3
Исследовано рыб	12	18
Общее число видов паразитов	11	11
Общее число особей паразитов	85	387
Общее значение условной биомассы	32.6	131.6
Количество автогенных видов	6	8
Количество аллогенных видов	5	3
Доля особей автогенных видов	0.235	0.713
Доля биомассы автогенных видов	0.620	0.830
Доля особей аллогенных видов	0.765	0.287
Доля биомассы аллогенных видов	0.380	0.170
Количество видов специалистов	1	2
Количество видов генералистов	10	9
Доля особей видов специалистов	0.012	0.537
Доля биомассы видов специалистов	0.007	0.350
Доля особей видов генералистов	0.988	0.463
Доля биомассы видов генералистов	0.993	0.650
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum volvens</i>	<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Diplostomum volvens</i>	<i>Allocreadium isoporum</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ав/с; ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.714	0.614
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.351	0.627
Выравненность видов по числу особей	0.472	0.540
Выравненность видов по биомассе	0.637	0.624
Индекс Шеннона по числу особей	1.088	1.294
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.528	1.497
Ошибка уравнений регрессии	0.426	0.433

Таблица 13 (продолжение 2)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из бассейна р. Мезень**

Показатели	р. Вашка 07.1990	р. Ертом 07.1990
1	4	5
Исследовано рыб	16	18
Общее число видов паразитов	15	10
Общее число особей паразитов	377	390
Общее значение условной биомассы	416.7	232.0
Количество автогенных видов	12	8
Количество аллогенных видов	3	2
Доля особей автогенных видов	0.523	0.431
Доля биомассы автогенных видов	0.896	0.724
Доля особей аллогенных видов	0.477	0.569
Доля биомассы аллогенных видов	0.104	0.276
Количество видов специалистов	4	4
Количество видов генералистов	11	6
Доля особей видов специалистов	0.313	0.382
Доля биомассы видов специалистов	0.065	0.154
Доля особей видов генералистов	0.687	0.618
Доля биомассы видов генералистов	0.935	0.846
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum volvens</i>	<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Triaenophorus nodulosus</i>	<i>Triaenophorus nodulosus</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г; ав/г	ав/с; ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.337	0.438
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.762	0.542
Выравненность видов по числу особей	0.744	0.656
Выравненность видов по биомассе	0.399	0.615
Индекс Шеннона по числу особей	2.015	1.509
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.080	1.417
Ошибка уравнений регрессии	0.449	0.184



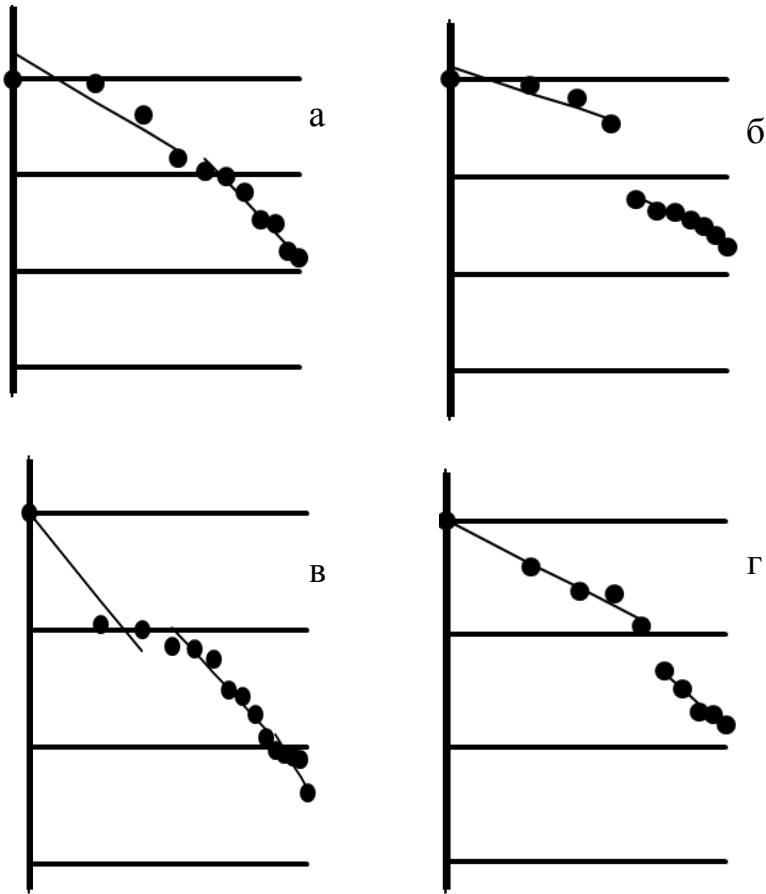
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша  
из бассейна р. Мезень**

Вид паразита	I	р. Мезень 04—25.08.1989 n = 18		р. Мезень 07.1990 n = 12	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	3	4	5	6
<i>Dermocystidium sp.</i>	0.68	0	-	0	-
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	207	3.82	1	-1.51
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	1	-1.14	0	-
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	0	-	0	-
<i>G. longiradix</i>	0.28	0	-	0	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	12	1.68	0	-
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	0.95	0	-	0	-
<i>S. bramae</i>	1.46	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	2	-0.18	0	-
<i>P. simile</i>	1.11	0	-	0	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	1.01	50	3.93	0	-
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	0.28	0	-	1	-1.29
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-	1	-1.91
<i>D. volvens l.</i>	0.19	96	2.90	60	2.43
<i>D. commutatum l.</i>	0.19	2	-0.94	2	-0.94
<i>D. helveticum l.</i>	0.19	0	-	1	-1.67
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	0	-	0	-
<i>I. platycephalus l.</i>	0.43	0	-	0	-
<i>Apatemon sp. l.</i>	0.29	13	1.33	1	-1.23
<i>Camallanus lacustris</i>	1.04	2	0.73	0	-
<i>Rhabdochona denudata</i>	0.96	1	-0.04	10	2.26
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	1.13	0	-	6	1.91
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	0	-	1	-2.26
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	1	1.17	1	1.17
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	0	-	0	-

Таблица 14 (окончание)

**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша  
из бассейна р. Мезень**

Вид паразита	I	р. Вашка 07.1990 n = 16		р. Ергом 07.1990 n = 18	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	7	8	9	10
<i>Dermocystidium sp.</i>	0.68	0	-	5	1.23
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	96	3.05	104	3.13
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.32	4	0.25	4	0.25
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	12	1.08	5	0.21
<i>G. longiradix</i>	0.28	6	0.53	36	2.33
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	15.71	20	5.75	8	4.83
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	24	2.37	5	0.80
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	0.95	0	-	1	-0.05
<i>S. bramae</i>	1.46	3	1.48	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	0	-	0	-
<i>P. simile</i>	1.11	12	2.59	0	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	1.01	0	-	0	-
<i>Rhipidocotyle campanula l.</i>	0.28	4	0.10	0	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-	0	-
<i>D. volvens l.</i>	0.19	126	3.17	0	-
<i>D. commutatum l.</i>	0.19	0	-	0	-
<i>D. helveticum l.</i>	0.19	0	-	0	-
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	21	1.64	171	3.74
<i>I. platycephalus l.</i>	0.43	33	2.65	51	3.09
<i>Apatemon sp. l.</i>	0.29	0	-	0	-
<i>Camallanus lacustris</i>	1.04	1	0.04	0	-
<i>Rhabdochona denudata</i>	0.96	0	-	0	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	1.13	0	-	0	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	11	0.14	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	0	-
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	4	-0.73	0	-



**Рис. 4.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из бассейна р. Мезень  
 Рыба отловлена из: а — р. Мезень, 04—25.08.1989 г.; б — р. Мезень, 07.1990 г.; в —  
 р. Вашка, 07.1990 г.; г — р. Ертом, 07.1990 г.

\* \* \*

1. Голикова Е. А. Фауна паразитов ерша из участков среднего течения реки Вычегды с разной антропогенной нагрузкой // Фауна и экология беспозвоночных Европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2001. С. 56—63. (Тр. Коми научн. центра УрО РАН. № 166).

2. Голикова Е. А. Паразифауна ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.) из Средней Печоры // Материалы Всероссийск. научн. конференции «Закономерности функционирования природных и антропогеннотрансформированных экосистем». Сыктывкар: ВЕСИ, 2014. С. 83—86.

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

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

5. Доровских Г. Н. Видовой состав паразитов рыб бассейна Средней Вычегды // Сыктывкарский госуниверситет. Сыктывкар, 1986. 20 с. (Рук. деп. в ВИНТИ 7 мая 1986 г., № 3287 — В86 Деп.).
6. Доровских Г. Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегда (фауна, экология, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. 25 с.
7. Доровских Г. Н. *Cystidicoloides tenuissima* (Nematoda: Ascarophididae) в популяциях своих хозяев в условиях бассейна реки Мезень // Паразитология. 1996. Т.30, вып. 4. С. 357—363.
8. Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Простейшие // Паразитология. 1997. Т.31, вып. 4. С. 296—306.
9. Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Моногенеи (*Monogenea*) // Паразитология. 1997. Т.31, вып. 5. С. 427—437.
10. Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Трематоды (*Trematoda*) // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 6. С. 551—564.
11. 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.
12. Доровских Г. Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек Северо-Востока Европейской России. Пиявки (*Hirudinea*), моллюски (*Mollusca*), раки (*Crustacea*), паукообразные (*Arachnida*) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 158—163.
13. Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2002. 50 с.
14. Доровских Г. Н., Мартемьянов Ф. Н. Паразитофауна некоторых видов рыб Печорского водохранилища // Материалы II молодежн. научн. конференции «Рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов». Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 1993. С. 18—19.
15. Доровских Г. Н., Мартемьянов Ф. Н. К видовому составу паразитов рыб бассейна реки Печора // Тр. Коми научн. центра УрО РАН. 1994. № 136. С. 117—121.
16. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Сезонная динамика структуры сообществ паразитов ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) // Материалы XXVIII международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Петрозаводск: Изд-во Карел. научн. центра РАН, 2009. С. 191—195.
17. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна окуневых рыб Percidae CUVIER, 1816 из водоемов северо-востока европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2011. 168 с.
18. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Структура компонентного сообщества паразитов ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) в разные сезоны года // Паразитология. 2011. Т. 45, вып. 2. С. 104—113.
19. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России. Простейшие: Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2015. 216 с.

20. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России: книдарии, моногенеи, цестоды и аспидогастеры. Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2016. 191 с.
21. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна ерша из бассейнов рек северо-востока европейской части России // Сб. материалов по итогам круглого стола с международным участием «Современное естествознание: наука, образование, инновации». Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2016. С. 4—7.
22. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России: трематоды, нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2017. 303 с.
23. Доровских Г. Н., Турбылева В. А. Видовой состав паразитов сига, щуки, плотвы, налима, окуня и ерша // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2007. № 15. С. 106—109.
24. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Седрисева В. А. Паразитофауна некоторых видов рыб национального парка «Югид-Ва» и Печоро-Ильчского государственного природного заповедника // Коми республик. науч.-практ. конференция «Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера (к 10-летию нац. парка «Югид-Ва»)». Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2004. С. 39—42.
25. Доровских Г. Н., Турбылева В. А., Степанов В. Г. Видовой состав паразитов рыб бассейна верхнего течения реки Печора // Разнообразие и пространственно-экологическая организация животного населения Европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2008. С. 35—53. (Тр. Коми научн. центра УрО РАН. № 184)
26. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Седрисева В. А., Макарова Л. Р. Систематический обзор паразитов рыб бассейна верхнего течения реки Печоры // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 2005. № 14. С. 281—288.
27. Дулькин А. Л. Гельминтофауна рыб Кубенского озера // Тр. Вологод. с.-х. ин-та. 1941. Вып. 3. С. 127—130.
28. Екимова И. В. Материалы по паразитофауне рыб р. Печоры // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 3/24. С. 542—546.
29. Екимова И. В. Итоги паразитологического исследования рыб р. Печоры // 8-я сессия учен. совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера». Тез. докл. Петрозаводск, 1969. С. 185—187.
30. Екимова И. В. Паразитофауна рыб реки Печоры: Дис. ... канд. биол. наук. Тюмень. 1971. 268 с.
31. Екимова И. В. Паразитофауна рыб реки Печоры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1971. 21 с.
32. Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб Европейского округа // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Тез. докл. Тюмень, 1971. С. 26—30.
33. Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб р. Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1976. С. 50—68.
34. Ивашевский Г. А. Видовой состав некоторых видов рыб бассейна нижнего течения реки Сухоны // Сб. студент. научн. работ. Тез. докл. Вологда, 1994. С. 51—52.

35. Ивашевский Г. А. Зоогеографический анализ паразитов рыб бассейна Северной Двины. Научн. докл. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 1997. 20 с. (Тр. Коми научн. центра УрО РАН. Вып. 392).
36. Кудрявцева Е. С. Паразитофауна рыб реки Сухона и Кубенского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1955. 17 с.
37. Кудрявцева Е. С. Систематический обзор паразитов рыб реки Сухона и Кубенского озера // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1957. Т. 20. С. 69—136.
38. Кудрявцева Е. С. Паразитофауна рыб р. Сухоны и Кубенского озера // Зоологический журнал. 1957. Т. 36, вып. 9. С. 1292—1304.
39. Кудрявцева Е. С. Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера. Сообщение 1 // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1959. Т. 24. С. 175—185.
40. Кудрявцева Е. С. Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера. Сообщение 2 // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1962. Т. 27. С. 216—254.
41. Кудрявцева Е. С. Сезонные изменения паразитофауны ерша Кубенского озера // Уч. зап. Калинин. пед. ин-та. 1971. Т. 89. С. 26—33.
42. Мартемьянов Ф. Н. Сравнительная характеристика паразитофауны ерша (*Gymnocephalus cernua*) из естественного (оз. Коматы) и рукотворного (Печорское водохранилище) водоёмов // 3-я Молодеж. научн. конф. ин-та биологии. Тез. докл. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 1995. С. 38—39.
43. Радченко Н. М. Паразиты рыб озер Европейского Севера России (систематика, эколого-фаунистический анализ, зоогеография): Дис. ... докт. биол. наук. М., 1999. 69 с.
44. Радченко Н. М. Эколого-паразитологические исследования рыб Кубенского озера. Вологда: Вологодский ин-т развития образования, 2002. 156 с.
45. Радченко Н. М. Ихтиопаразитологический мониторинг крупных озер Вологодской области. Вологда: Вологодский гос. тех. ун-т, 2005. 108 с.
46. Спасский А. А., Ройтман В. А. Гельминтофауна рыб реки Печора // Вопросы ихтиологии. 1958. Вып. 11. С. 192—204.
47. Степанов В. Г., Ошибов В. Л. Предварительные данные по зимней паразитофауне рыб бассейна среднего течения реки Вычегды // Тезисы 11-й Коми республик. молодежной конференции. Сыктывкар, 1990. С. 128.
48. Сциборская Т. В. Паразитофауна некоторых рыб реки Печора // Рыбы бассейна верхней Печоры. М.: Изд-во Моск. об-ва испытателей природы, 1947. С. 209—216.
49. Юшков В. Ф., Ивашевский Г. А. Паразиты позвоночных животных Европейского Северо-Востока России: Каталог. Сыктывкар: Изд-во Коми научн. центра УрО РАН, 1999. 232 с.

## КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ 5. ЕРШ

### THE COMPONENT COMMUNITIES OF THE FISH PARASITES FROM RESERVOIRS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART 5. RUFF

*Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов*  
*G. N. Dorovskikh, V. G. Stepanov*

*В работе содержатся сведения о компонентных сообществах паразитов хариуса и ерша из водоемов Северо-Востока Европейской части России. Исследование является логическим продолжением публикаций по видовому составу ихтиопаразитов и паразитофауне рыб из ряда бассейнов рек этого обширного региона. В статье приведены данные о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса и ерша из ранее не исследованных в паразитологическом отношении водоемов.*

*The work contains information about the component communities of parasites of grayling and ruff from the waters of the northeast of European Russia. The study is a logical continuation of publications on the species composition of parasites of fishes and parasite fauna of fish from several river basins in this vast region. The article presents information about the parasite fauna and the structure of component communities of parasites of grayling and ruff from a previously not investigated in relation to parasitological reservoirs.*

**Ключевые слова:** *рыба, паразиты, паразитофауна, компонентные сообщества.*

**Keywords:** *fish, parasites, parasite fauna, component communities.*

Это последняя, пятая часть, работы, содержащей сведения о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) и ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) из бассейнов главных рек Северо-Востока Европейской части России. В этой публикации речь идет о паразитофауне и структуре компонентных сообществ паразитов ерша из бассейнов рек Печора и Кара. Координаты названных мест сбора материала и линейные размеры паразитов ерша указаны в четвертой части работы [2].

Таблица 1

## Паразитофауна ерша из бассейна р. Печоры

Вид паразита	р. Печора пос. Якша 05.08.2005	карьер «Пожня» 07.07.2012	водохранилище Печорской ГРЭС 28.06.2008	р. Кожва 20.07.2009
	n = 15	n = 15	n = 15	n = 15
1	2	3	4	5
<i>Mухоболus muelleri</i>	(0.07)	1(0.07)	-	(0.13)
<i>M. ellipsoides</i>	(0.2)	-	-	-
<i>Аpiosoma sp.</i>	(2. 0)	2(206.67)	-	-
<i>Derrocystidium sp.</i>	-	-	-	(14.4)
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	(0.20)	6(1.33)	(0.13)	(0.93)
<i>D. hemiamphibotrium</i>		1(0.07)		
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	-	(0.13)
<i>Proteocephalus cernuae</i>	-	-	1(0.07)	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	(0.07)	-	-	(0.60)
<i>Phyllodistomum folium</i>	-	-	-	(0.40)
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	-	15(34.8)	(22.53)	(0.53)
<i>D. volvens l.</i>	-	-	-	(0.13)
<i>Ichthyocotylurus variegates l.</i>	-	-	(38.87)	(13.27)
<i>Raphidascaris acus l.</i>	-	-	1(0.07)	(0.33)

Таблица 2

## Характеристика компонентных сообществ паразитов ерша из бассейна р. Печоры

Показатели	р. Печора пос. Якша 05.08.2005	Карьер «Пожня» 07.07.2012
	1	3
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	5	5
Общее число особей паразитов	38	598
Общее значение условной биомассы	8.7	98.9
Количество автогенных видов	5	3
Количество аллогенных видов	0	2
Доля особей автогенных видов	1.0	0.037
Доля биомассы автогенных видов	1.0	0.086
Доля особей аллогенных видов	0.0	0.963
Доля биомассы аллогенных видов	0.0	0.914
Количество видов специалистов	1	2
Количество видов генералистов	4	3
Доля особей видов специалистов	0.079	0.039
Доля биомассы видов специалистов	0.076	0.067
Доля особей видов генералистов	0.921	0.961
Доля биомассы видов генералистов	0.924	0.933
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Mухоболus ellipsoides</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>



Таблица 2 (продолжение)

**Характеристика компонентных сообществ паразитов ерша из бассейна р. Печоры**

Показатели	р. Печора пос. Якша 05.08.2005	Карьер «Пожня» 07.07.2012
1	2	3
Характеристика доминантного вида	ал/г; ав/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.789	0.873
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.491	0.779
Выравненность видов по числу особей	0.484	0.293
Выравненность видов по биомассе	0.824	0.455
Индекс Шеннона по числу особей	0.779	0.471
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.326	0.732
Ошибка уравнений регрессии	0.152	0.065

Таблица 2 (окончание)

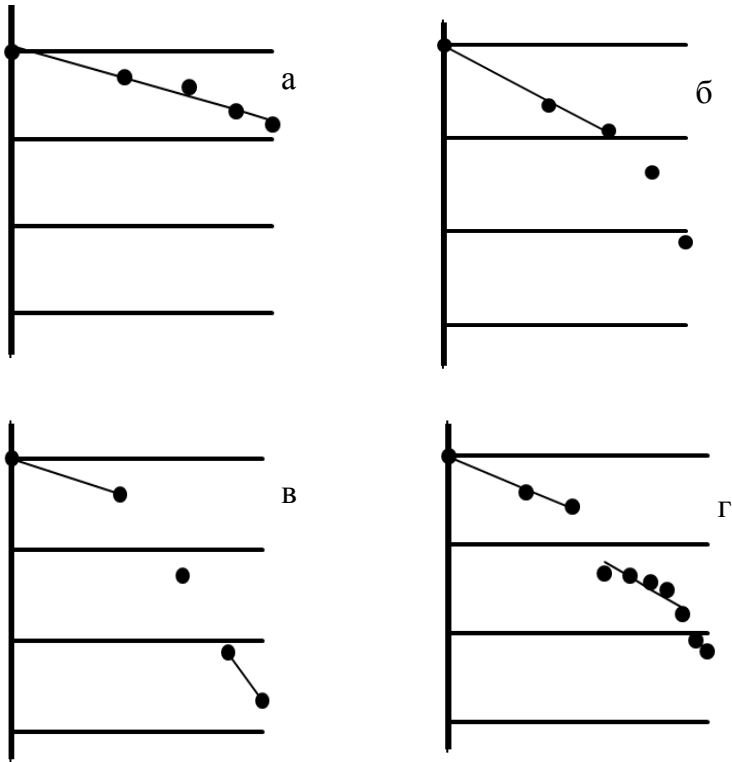
**Характеристика компонентных сообществ паразитов ерша из бассейна р. Печоры**

Показатели	водохранилище Печорской ГРЭС 28.06.2008	р. Кожва 20.07.2009
1	4	5
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	5	10
Общее число особей паразитов	924	484
Общее значение условной биомассы	198.6	244.4
Количество автогенных видов	3	7
Количество аллогенных видов	2	3
Доля особей автогенных видов	0.004	0.550
Доля биомассы автогенных видов	0.025	0.793
Доля особей аллогенных видов	0.996	0.450
Доля биомассы аллогенных видов	975	0.207
Количество видов специалистов	2	1
Количество видов генералистов	3	9
Доля особей видов специалистов	0.003	0.030
Доля биомассы видов специалистов	0.024	0.013
Доля особей видов генералистов	0.997	0.970
Доля биомассы видов генералистов	0.976	0.987
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Dermocystidium sp.</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Dermocystidium sp.</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.630	0.468
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.724	0.607
Выравненность видов по числу особей	0.427	0.498
Выравненность видов по биомассе	0.424	0.509
Индекс Шеннона по числу особей	0.687	1.146
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.683	1.172
Ошибка уравнений регрессии	-	0.226

Таблица 3

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

Вид паразита	I	р. Печора пос. Якша 05.08.2005 n = 15			карьер «Пожня» 07.07.2012 n = 15			водохранилище Печорской ГРЭС 28.06.2008 n = 15			р. Кожва 20.07.2009 n = 15		
		N	Ln(IN)	Ln(IN)	N	Ln(IN)	Ln(IN)	N	Ln(IN)	Ln(IN)	N	Ln(IN)	Ln(IN)
1	2	3	4		5	6							
<i>Muxobolus muelleri</i>	1.89	1	0.64		1	0.64		0	-		2	1.33	
<i>M. ellipsoides</i>	1.42	3	1.45		0	-		0	-		0	-	
<i>Dermocystidium sp.</i>	0.68	0	-		0	-		0	-		217	5.00	
<i>Dactygyrus amphibotrium</i>	0.22	3	-0.41		20	1.86		2	-0.82		14	1.13	
<i>D. hemiamphibotrium</i>	0.25	0	-		2	-0.82		0	-		0	-	
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-		0	-		0	-		2	3.45	
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	0	-		0	-		1	1.48		0	-	
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	1	-0.81		0	-		0	-		9	1.39	
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	0	-		0	-		0	-		6	0.91	
<i>Allocreadium isoporium</i>	1.01	0	-		522	4.34		0	-		0	-	
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-		0	-		338	3.91		8	0.17	
<i>D. volvens l.</i>	0.19	0	-		0	-		0	-		2	-0.97	
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	0	-		54	2.59		583	4.97		199	3.89	
<i>Raphidascaris acuis l.</i>	0.10	0	-		0	-		1	-2.26		5	-0.65	



**Рис. 1.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из бассейна р. Печора Рыба отловлена из: а — р. Печора в р-не пос. Якша, 05.08.2005 г.; б — карьер «Пожня», 07.07.2012 г.; в — водохранилище Печорской ГРЭС, 06.2008 г.; г — р. Кожва, 20.07.2009 г.

Паразитофауна ерша из р. Печоры в р-не с. Дутово [1]

Вид паразита	Даты отлова рыбы			
	19.06.2009 n = 15	21—29. 06.2010 n = 28	06—13. 07.2010 n = 30	19.07.2009 n = 15
1	2	3	4	5
<i>Myxobolus musculi</i>	2(0.3)	-	-	-
<i>Henneguya creplini</i>	-	1(0.04)	-	-
<i>Trichodina sp.</i>	-	+	+	-
<i>Dermocystidium sp.</i>	10(12.1)	6(1.1)	16(2.2)	4(4.9)
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	15(5.1)	24(8.6)	28(5.3)	5(1.6)
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	-	-	-	-
<i>Diphyllobothrium dendriticum pl.</i>	-	-	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	1(0.04)	-	-
<i>Proteocephalus cernuae</i>	-	4(0.1)	-	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	-	3(0.5)	1(0.04)	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	8.(0.6)	6(0.7)	10(0.9)	9(1.4)
<i>D. volvens l.</i>	11(2.5)	13(3.0)	17(2.9)	13(4.5)
<i>Ichthyocotylurus variegates l.</i>	14(9.6)	11(3.4)	17(1.8)	13(7.6)
<i>Contracaecum sp. l.</i>	-	1(0.04)	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	-	-	2(0.1)

Таблица 4 (окончание)

Паразитофауна ерша из р. Печоры в р-не с. Дутово [1]

Вид паразита	Даты отлова рыбы			
	20.07.2010 n = 15	25.07.2009 n = 15	26—30. 07.2010 n = 30	02—09. 08.2010 n = 30
1	6	7	8	9
<i>Myxobolus musculi</i>	-	-	-	-
<i>Henneguya creplini</i>	-	-	-	-
<i>Dermocystidium sp.</i>	3(1.6)	10(6.8)	14(10.6)	9(1.6)
<i>Trichodina sp.</i>	+	-	+	+
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	8(1.1)	1(0.1)	17(3.3)	21(2.0)
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	-	-	4(0.2)	6(0.2)
<i>Diphyllobothrium dendriticum pl.</i>	-	-	3(0.1)	3(0.1)
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	-	6(0.3)	2(0.09)
<i>Proteocephalus cernuae</i>	-	-	-	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	-	-	3(0.1)	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	11(1.9)	10(1.6)	12(0.7)	12(0.8)
<i>D. volvens l.</i>	12(3.0)	12(5.7)	7(1.8)	20(2.2)
<i>Ichthyocotylurus variegates l.</i>	15(70.5)	14(6.2)	7(2.5)	4(2.3)
<i>Contracaecum sp. l.</i>	1(0.07)	-	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	-	2(0.1)	-	-

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из р. Печоры в р-не с. Дутово**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	19.06.2009	21—29.06.2010
1	2	3
Исследовано рыб	15	28
Общее число видов паразитов	6	10
Общее число особей паразитов	454	456
Общее значение условной биомассы	186.1	146.9
Количество автогенных видов	3	6
Количество аллогенных видов	3	4
Доля особей автогенных видов	0.579	0.561
Доля биомассы автогенных видов	0.763	0.697
Доля особей аллогенных видов	0.421	0.439
Доля биомассы аллогенных видов	0.237	0.303
Количество видов специалистов	1	2
Количество видов генералистов	5	8
Доля особей видов специалистов	0.170	0.458
Доля биомассы видов специалистов	0.091	0.399
Доля особей видов генералистов	0.830	0.542
Доля биомассы видов генералистов	0.909	0.601
Доминантный вид по числу особей	<i>Dermocystidium sp.</i>	<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Dermocystidium sp.</i>	<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>
Характеристика доминантного вида	ав/г	ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.399	0.452
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.665	0.310
Выравненность видов по числу особей	0.763	0.650
Выравненность видов по биомассе	0.558	0.841
Индекс Шеннона по числу особей	1.367	1.498
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.000	1.936
Ошибка уравнений регрессии	0.118	0.345

Таблица 5 (продолжение 1)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из р. Печоры в р-не с. Дутово**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	06—13.07.2010	19.07.2009
1	4	5
Исследовано рыб	30	15
Общее число видов паразитов	6	6
Общее число особей паразитов	394	302
Общее значение условной биомассы	114.5	105.8
Количество автогенных видов	3	3
Количество аллогенных видов	3	3
Доля особей автогенных видов	0.574	0.328
Доля биомассы автогенных видов	0.705	0.583
Доля особей аллогенных видов	0.426	0.672
Доля биомассы аллогенных видов	0.295	0.417
Количество видов специалистов	1	1
Количество видов генералистов	5	5
Доля особей видов специалистов	0.404	0.079
Доля биомассы видов специалистов	0.307	0.050
Доля особей видов генералистов	0.596	0.921
Доля биомассы видов генералистов	0.693	0.950
Доминантный вид по числу особей	<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Dermocystidium sp.</i>	<i>Dermocystidium sp.</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/г	ал/г; ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.404	0.377
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.394	0.472
Выравненность видов по числу особей	0.821	0.818
Выравненность видов по биомассе	0.779	0.774
Индекс Шеннона по числу особей	1.470	1.467
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.396	1.387
Ошибка уравнений регрессии	0.321	0.146

Таблица 5 (продолжение 2)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из р. Печоры в р-не с. Дутово**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	20.07.2010	25.07.2009
1	6	7
Исследовано рыб	15	15
Общее число видов паразитов	6	6
Общее число особей паразитов	1174	309
Общее значение условной биомассы	296.2	119.4
Количество автогенных видов	2	3
Количество аллогенных видов	4	3
Доля особей автогенных видов	0.035	0.343
Доля биомассы автогенных видов	0.068	0.642
Доля особей аллогенных видов	0.965	0.657
Доля биомассы аллогенных видов	0.932	0.358
Количество видов специалистов	1	1
Количество видов генералистов	5	5
Доля особей видов специалистов	0.014	0.006
Доля биомассы видов специалистов	0.013	0.004
Доля особей видов генералистов	0.986	0.994
Доля биомассы видов генералистов	0.987	0.996
Доминантный вид по числу особей	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Dermocystidium sp.</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>	<i>Dermocystidium sp.</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.901	0.330
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.881	0.584
Выравненность видов по числу особей	0.255	0.752
Выравненность видов по биомассе	0.295	0.662
Индекс Шеннона по числу особей	0.457	1.347
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.528	1.186
Ошибка уравнений регрессии	0.064	0.145

Таблица 5 (окончание)

**Характеристика компонентного сообщества паразитов ерша  
из р. Печоры в р-не с. Дутово**

Показатели	Даты отлова рыбы	
	26—30.07.2010	02—09.08.2010
1	8	9
Исследовано рыб	30	30
Общее число видов паразитов	9	8
Общее число особей паразитов	588	307
Общее значение условной биомассы	452.9	169.5
Количество автогенных видов	5	4
Количество аллогенных видов	4	4
Доля особей автогенных видов	0.740	0.472
Доля биомассы автогенных видов	0.901	0.728
Доля особей аллогенных видов	0.260	0.528
Доля биомассы аллогенных видов	0.099	0.272
Количество видов специалистов	1	1
Количество видов генералистов	8	7
Доля особей видов специалистов	0.168	0.195
Доля биомассы видов специалистов	0.048	0.078
Доля особей видов генералистов	0.832	0.805
Доля биомассы видов генералистов	0.952	0.922
Доминантный вид по числу особей	<i>Dermocystidium</i> <i>sp.</i>	<i>Dermocystidium</i> <i>sp.</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Dermocystidium</i> <i>sp.</i>	<i>Dermocystidium</i> <i>sp.</i>
Характеристика доминантного вида	ав/г	ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.511	0.251
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.480	0.311
Выравненность видов по числу особей	0.636	0.811
Выравненность видов по биомассе	0.635	0.897
Индекс Шеннона по числу особей	1.398	1.686
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.395	1.864
Ошибка уравнений регрессии	0.298	0.120

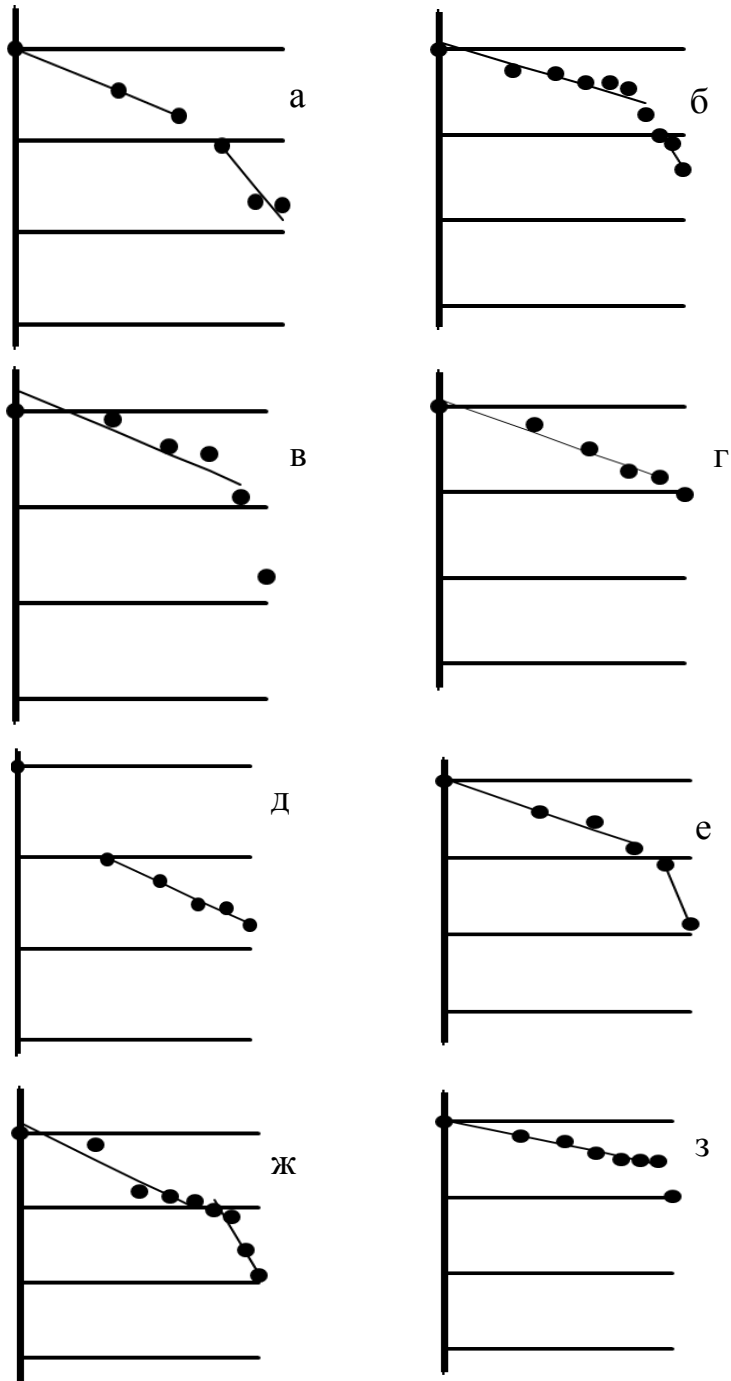


Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из р. Печоры в р-не с. Дугово

Вид паразита	I	Даты оглова рыбы											
		19.06.2009 n = 15			21—29.06.2010 n = 28			06—13.07.2010 n = 30			19.07.2009 n = 15		
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	3	4	5	6								
<i>Myxobolus muscoli</i>	0.24	5	0.19	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Henneguya creplini</i>	1.00	0	-	1	0.00	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Dermocystidium sp.</i>	0.68	181	4.82	31	3.05	66	3.81	73	3.91				
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	77	2.83	206	3.82	159	3.56	24	1.67				
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	1	2.75	0	-	0	-				
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	4.33	0	-	0	-	0	-	0	-				
<i>Diphylobothrium dendriticum pl.</i>	4.37	0	-	0	-	0	-	0	-				
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	0	-	3	2.57	0	-	0	-				
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	0	-	0	-	1	-0.88	0	-				
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	0	-	14	1.76	27	1.38	21	1.13				
<i>D. volvens l.</i>	0.19	9	0.28	20	1.08	87	2.80	68	2.55				
<i>D. helveticum l.</i>	0.19	38	1.97	84	2.77	0	-	0	-				
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	0	-	0	-	54	2.59	114	3.34				
<i>Contracaecum sp. l.</i>	2.30	144	3.57	95	3.15	0	-	0	-				
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	1	0.83	0	-	2	1.87				

Таблица 6 (окончание)  
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша из р. Печоры в р-не с. Дутово**

Вид паразита	I	Даты отлова рыбы											
		20.07.2010 n = 15			25.07.2009 n = 15			26—30.07.2010 n = 30			02—09.08.2010 n = 15		
		N	Ln(IN)	Ln(IN)	N	Ln(IN)	Ln(IN)	N	Ln(IN)	Ln(IN)	N	Ln(IN)	Ln(IN)
1	2	3	4	5	6	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Muxobolus musculi</i>	0.24	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Henneguya creplini</i>	1.00	0	-	0	-	318	5.38	77	3.96	60	2.58	2	3.45
<i>Dermocystidium sp.</i>	0.68	24	2.80	102	4.25	99	3.09	60	2.58	2	3.45	0	-
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	17	1.32	2	-0.82	9	4.95	2	3.45	0	-	0	-
<i>Triacnophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	4.33	0	-	0	-	3	2.57	3	2.57	3	2.57	3	2.57
<i>Diphyllobothrium dendriticum pl.</i>	4.37	0	-	0	-	6	3.26	6	3.26	6	3.26	6	3.26
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	0	-	0	-	3	0.22	0	-	0	-	0	-
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.42	0	-	0	-	21	1.13	24	1.27	24	1.27	24	1.27
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	29	1.45	24	1.27	54	2.32	66	2.52	66	2.52	66	2.52
<i>D. volvens l.</i>	0.19	45	2.14	86	2.79	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>D. helveticum l.</i>	0.19	0	-	0	-	75	2.92	69	2.83	69	2.83	69	2.83
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	1058	5.56	93	3.13	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Contracaecum sp. l.</i>	2.30	1	0.83	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.24	0	-	2	1.87	0	-	0	-	0	-	0	-



**Рис. 2.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из р. Печора в р-не с. Дутово

Рыба отловлена: а — 19.06.2009 г.; б — 21—29.06.2010 г.; в — 6—13.07.2010 г.; г — 19.07.2009 г.; д — 20.07.2010 г.; е — 25.07.2009 г.; ж — 30.07.2010 г.; з — 2—9.08.2010 г.

## Паразитофауна ерша из бассейнов рр. Печоры и Кары

Вид паразита	р. П. Пижма 20.06.2008  n = 15	оз. Коматы 15.07.1992  n = 13	оз. Моло- товой- Ямботы 03.08.2013 n = 15	оз. Никэ- рэматы (бас. р. Кара) 06.08.2013 n = 10
1	2	3	4	5
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	9(3.20)	13(8.67)	1(0.33)	1(0.27)
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	2(0.20)	7(3.80)	-	-
<i>G. longiradix</i>	-	2(0.13)	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	-	3(0.40)	-	-
<i>Proteocephalus cernuae</i>	-	1(0.07)	-	-
<i>Eubothrium crassum pl.</i>	-	-	-	2(0.13)
<i>Bunodera luciopercae</i>	1(2.40)	2(0.27)	-	-
<i>Allocreadium isoporum</i>	4(0.47)	-	-	-
<i>Phyllodistomum pseudofolium</i>	-	6(2.40)	-	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	14(38.4)	-	-	-
<i>D. volvens l.</i>	-	13(154.27)	-	-
<i>D. helveticum l.</i>	-	3(0.40)	15(104.2)	10(41.13)
<i>D. pungiti l.</i>	-	1(0.07)	-	-
<i>Ichthyocotylurus variegates l.</i>	-	12(378.73)	15(32.8)	10(6.0)
<i>I. platycephalus l.</i>	-	1(0.07)	-	-
<i>Tylodelphys clavata l.</i>	-	11(22.00)	-	-
<i>Rhabdochona denudata</i>	1(0.07)	-	-	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	2(0.20)	12(5.60)	3(0.21)	1(0.07)
<i>Contracaecum sp. l.</i>	-	-	-	1(0.07)
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	5(1.33)	-	-	-

**Характеристика компонентных сообществ паразитов ерша  
из бассейна р. Печоры**

Показатели	р. П. Пижма 20.06.2008	оз. Коматы 15.07.1992
1	2	3
Исследовано рыб	15	13
Общее число видов паразитов	8	13
Общее число особей паразитов	694	8747
Общее значение условной биомассы	123.2	2098.5
Количество автогенных видов	7	7
Количество аллогенных видов	1	6
Доля особей автогенных видов	0.170	0.037
Доля биомассы автогенных видов	0.310	0.090
Доля особей аллогенных видов	0.830	0.963
Доля биомассы аллогенных видов	0.690	0.910
Количество видов специалистов	2	4
Количество видов генералистов	6	9
Доля особей видов специалистов	0.073	0.022
Доля биомассы видов специалистов	0.092	0.023
Доля особей видов генералистов	0.927	0.978
Доля биомассы видов генералистов	0.908	0.977
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum spathaceum</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Diplostomum spathaceum</i>	<i>Ichthyocotylurus variegates</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.830	0.657
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.690	0.668
Выравненность видов по числу особей	0.336	0.363
Выравненность видов по биомассе	0.508	0.413
Индекс Шеннона по числу особей	0.698	0.931
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.057	1.059
Ошибка уравнений регрессии	0.198	0.253

**Характеристика компонентных сообществ паразитов ерша  
из бассейнов рр. Печоры и Кары**

Показатели	оз. Молотовей- Ямботы 03.08.2013	оз. Никэрэматы (бас. р. Кара) 06.08.2013
1	4	5
Исследовано рыб	15	10
Общее число видов паразитов	4	6
Общее число особей паразитов	2063	634
Общее значение условной биомассы	415.6	164.4
Количество автогенных видов	2	3
Количество аллогенных видов	2	3
Доля особей автогенных видов	0.004	0.011
Доля биомассы автогенных видов	0.005	0.274
Доля особей аллогенных видов	0.996	0.989
Доля биомассы аллогенных видов	0.995	0.726
Количество видов специалистов	1	1
Количество видов генералистов	3	5
Доля особей видов специалистов	0.002	0.006
Доля биомассы видов специалистов	0.004	0.008
Доля особей видов генералистов	0.998	0.994
Доля биомассы видов генералистов	0.996	0.992
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum helveticum</i>	<i>Diplostomum helveticum</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Diplostomum helveticum</i>	<i>Diplostomum helveticum</i>
Характеристика доминантного вида	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.758	0.973
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.703	0.702
Выравненность видов по числу особей	0.416	0.088
Выравненность видов по биомассе	0.457	0.417
Индекс Шеннона по числу особей	0.576	0.157
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.634	0.718
Ошибка уравнений регрессии	-	0.019

Таблица 10

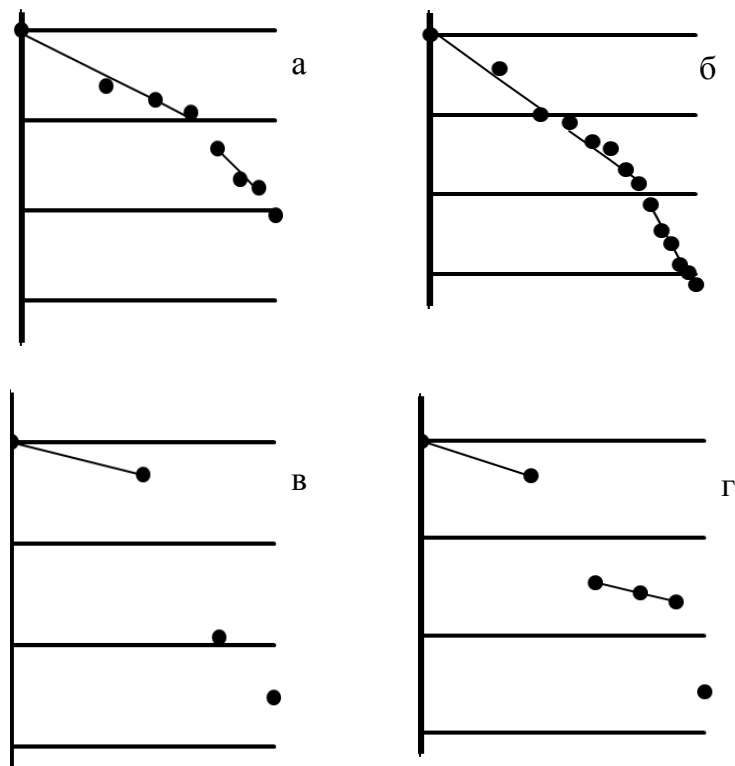
**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша  
из бассейна р. Печоры**

Вид паразита	I	р. П. Пижма 28.06.2008 n = 15		оз. Коматы 15.07.1992 n = 13	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	3	4	5	6
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	48	2.36	130	3.36
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	0.25	3	-0.30	57	2.64
<i>G. longiradix</i>	0.28	0	-	2	-0.56
<i>Triaenophorus nodulosus pl.</i>	15.71	0	-	6	4.55
<i>Proteocephalus cernuae</i>	4.37	0	-	1	1.48
<i>Bunodera luciopercae</i>	0.45	36	2.77	4	0.58
<i>Phyllodistomum pseudofolium</i>	1.02	0	-	36	3.60
<i>Allocreadium isoporum</i>	1.01	7	1.96	0	-
<i>Diplostomum spathaceum l.</i>	0.15	576	4.44	0	-
<i>D. volvens l.</i>	0.19	0	-	2314	6.08
<i>D. pungiti l.</i>	0.28	0	-	1	-1.28
<i>D. helveticum l.</i>	0.19	0	-	6	0.13
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	0	-	5681	7.24
<i>I. platycephalus l.</i>	0.43	0	-	1	-0.85
<i>Tylodelphys clavata l.</i>	0.21	0	-	330	4.25
<i>Rhabdochona denudata</i>	0.96	1	-0.04	0	-
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	3	-1.16	84	2.18
<i>Unionidae gen. sp. l.</i>	0.12	20	0.88	0	-

Таблица 11

**Приведенные линейные размеры (мм) паразитов ерша  
из бассейнов рр. Печора и Кара**

Вид паразита	I	оз. Молотовей- Ямботы 03.08.2013 n = 15		оз. Никэрэматы (бас. р. Кара) 06.08.2013 n = 10	
		N	Ln(IN)	N	Ln(IN)
1	2	3	4	5	6
<i>Dactylogyrus amphibotrium</i>	0.22	5	0.47	4	0.25
<i>Eubothrium crassum pl.</i>	21.86	0	-	2	3.78
<i>D. helveticum l.</i>	0.19	1563	5.68	617	4.75
<i>Ichthyocotylurus variegatus l.</i>	0.25	492	4.80	9	0.80
<i>Raphidascaris acus l.</i>	0.10	3	-1.16	1	-2.26
<i>Contraeaecum sp. l.</i>	2.30	0	-	1	0.51



**Рис. 3.** Вариационные кривые условных биомасс паразитов ерша из бассейнов рр. Печора и Кара

Рыба отловлена из: а — р. П. Пижма, 20.06.2008 г.; б — оз. Коматы, 15.07.1992 г.; в — оз. Молотовей-Ямботы, 03.08.2013 г.; г — оз. Никэрэматы (бассейн р. Кара), 06.08.2013 г.

\* \* \*

1. Голикова Е. А. Паразифауна ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.) из Средней Печоры // Материалы Всероссийск. научн. конференции «Закономерности функционирования природных и антропогеннотрансформированных экосистем». Сыктывкар: ВЕСИ, 2014. С. 83–86.

2. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Компонентные сообщества паразитов рыб из водоемов северо-востока европейской части России. Хариус, ерш. Часть 4 // Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2. Биология, геология, химия, экология. Сыктывкар: Сыктывкарский госуниверситет, 2018. Вып. 8 (наст. сборник).



## КИСЛОТНЫЙ ГЕМОЛИЗ ЭРИТРОЦИТОВ КУРИНОГО ЭМБРИОНА

### HEMOLYSIS OF CHICKEN EMBRYO RED BLOOD CELLS BY ACID ACTION

*А. А. Мищенко, Е. А. Лебедева*  
*A. A. Mischenko, E. A. Lebedeva*

*Проведены исследования кислотной устойчивости эритроцитов 10–12-дневных эмбрионов кур Gallus gallus. Показана более высокая резистентность таких эритроцитов по сравнению с эритроцитами человека. Замена  $Na^+$  в инкубационной среде на эквивалентное количество холина<sup>+</sup> не изменяет резистентность эритроцитов человека, но вызывает повышение резистентности эритроцитов куриного эмбриона. Степень изменений зависит от соотношения  $Na^+$  и холина.*

*Acid resistance of 10–12 day Gallus gallus chicken embryos erythrocytes was investigated. It was demonstrated the increased resistance of chicken erythrocytes relatively human erythrocytes. The chicken embryos erythrocytes resistance was increased by the replacement of  $Na^+$  with choline<sup>+</sup> in the incubation medium. That increasing was dependent on choline<sup>+</sup> —  $Na^+$  relation.*

**Ключевые слова:** эритроцит, куриный эмбрион, кислотный гемолиз,  $Na^+/H^+$ -обмен.

**Key words:** erythrocyte, chicken embryo, acid hemolysis,  $Na^+/H^+$ -exchange.

### Введение

Формирование функций органов и тканей в ходе онтогенеза — важная часть исследований сравнительной, эволюционной физиологии и эмбриологии. Ядерные эритроциты позвоночных животных содержат набор характерных для эукариотических клеток органелл. В этом аспекте эритроциты птиц вызывают интерес как развивающаяся параллельно эритроцитам млекопитающих ветвь кислород-транспортной системы крови.

Мембрана эритроцитов кур содержит анион-транспортную систему, подобную анион-транспортной системе млекопитающих по рН-зависимости, температурной зависимости, чувствительности к ингибиторам [10]. Тем не менее, транспорт катионов в такие эритроциты имеет свои особенности и зависит, в частности, от дыхания клеток [7]. Более крупные размеры клеток сказываются на транспорте газов через эритроцитарную мембрану [13].

Формирование ядерных эритроцитов птиц в онтогенезе также характеризуется рядом особенностей. В крови высокая активность этих клеток сохраняется вплоть до момента, когда концентрация гемоглобина достигает 1/3 его содержания у вылупляющегося птенца. В течение 6 дней эмбрионального развития происходит замещение первичных (primitive) клеток дефинитивными [6].

Большую роль в эмбриональном гемопоэзе играет не только печень, но и сосудистые островки кроветворения [16].

Несмотря на более чем столетний период исследований эритроцитов куриных эмбрионов в знаниях об этих клетках еще есть пробелы. Отсутствуют данные по кислотной резистентности этих клеток. Вместе с тем, метод кислотного гемолиза, будучи простым и чувствительным инструментом оценки свойств эритроцитарной мембраны, может дать ценную информацию об ее физико-химических свойствах.

### **Объекты и методы исследований**

В экспериментах использованы эритроциты крови декапитированных куриных эмбрионов 10—12 дневного возраста массой  $5.0 \pm 0.6$  г. Образцы крови были любезно предоставлены Лабораторией физиологии сердца Института физиологии Коми НЦ УрО РАН. Для сравнительной оценки резистентности таких эритроцитов проведены также исследования на эритроцитах крови человека, взятой на Республиканской станции переливания крови (г. Сыктывкар). Для выделения клеток кровь центрифугировали в режиме 3 тыс. об/мин, надосадочный слой жидкости с лейкоцитами удаляли. К оставшемуся плотному осадку эритроцитов добавляли изотонический 0.9 % раствор NaCl (pH 7.4) с последующим центрифугированием при том же режиме. После трехкратной отмывки клетки ресуспендировали в изотоническом растворе NaCl, оптическая плотность приготовленной суспензии составляла 0.7 ед.

Гемолиз проводили в двух вариантах: а) буферным раствором по Макилвейну (состав 0.31 г/л  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  и 1.87 г/л лимонной кислоты, pH=2.5); б) 0.1 н раствором соляной кислоты.

Кислотный гемолиз буфером по Макилвейну проводили методом, предложенным И. И. Гительзон и И. А. Терсковым [2], гемолиз соляной кислотой вызывали методом, взятым из работы М. А. Артюкова с соавторами [1]. Оптическую плотность суспензии после добавления гемолитика регистрировали каждые 20 с на фотоэлектроколориметре КФК 2 при длине волны  $\lambda = 540$  нм.

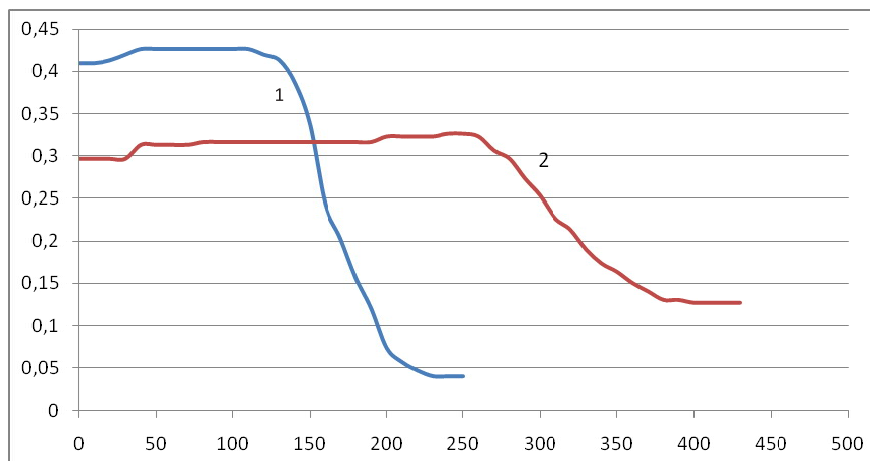
Серия экспериментов проведена с использованием изотонического, 145 мМоль, раствора холинхлорида (MSDS, China).

Все эксперименты проведены при комнатной температуре 18—22 °С. Результаты обрабатывали методом парных и непарных сравнений, достоверность различий оценивали по критерию Ван дер Вардена [3].

### **Результаты**

Данные по гемолизу буферным раствором по Макилвейну приведены на рис. 1 ( $n = 5$ ). В таких экспериментах полученные результаты не зависят от буферных свойств цитоплазмы эритроцитов.

Параметры кислотного гемолиза эритроцитов человека согласуются с литературными данными [2]. Разрушение клеток начинается со 2-й мин., заканчивается в течение 3.5 — 4 мин. В течение 170 с лизируется 50 % клеток.

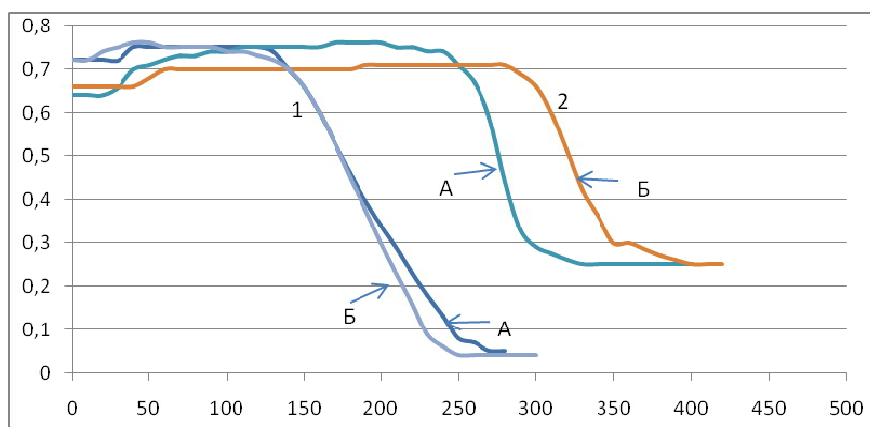


**Рис. 1.** Кислотный гемолиз эритроцитов человека (1) и куриного эмбриона (2) в буфере по Макилвейну (рН 2.6)

Ось абсцисс — время, с.; ось ординат — величина оптической плотности суспензии

Гемолитическая стойкость эритроцитов куриного эмбриона выше. Начало гемолиза приходится на  $260 \pm 15$  с. Таким образом, длительность лаг-фазы увеличена в 2 раза по сравнению с эритроцитами человека ( $p < 0.05$ ). Процесс разрушения клеток завершается к 6-й мин., 50 % клеток лизируется в течение  $320 \pm 15$  с. В целом эритроциты куриного эмбриона демонстрируют в 2 раза более высокую резистентность по сравнению с эритроцитами человека. Кроме того, остается высоким конечное значение оптической плотности после полного гемолиза эритроцитов куриного эмбриона.

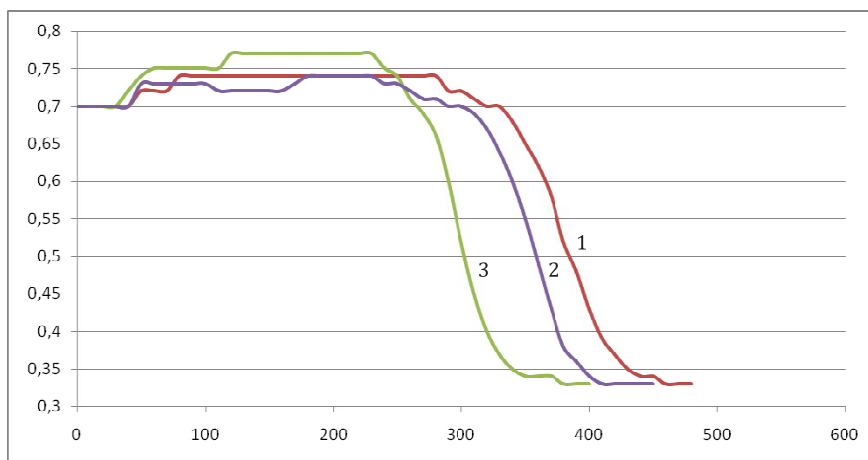
Использование в качестве гемолитика соляной кислоты (0.1 н) вместо буферного раствора не меняет общей картины гемолитической устойчивости клеток (рис. 2,  $n = 6$ ). Резистентность эритроцитов куриных эмбрионов в этих экспе-



**Рис. 2.** Кислотный гемолиз эритроцитов человека (1) и куриного эмбриона (2) Клетки трехкратно отмыты в изотоническом растворе NaCl. А — эксперименты с NaCl, Б — эксперименты с холинхлоридом

риментах также в 2 раза выше резистентности эритроцитов человека. Величина оптической плотности после завершения гемолиза в 5 раз выше, чем в суспензии с эритроцитами человека.

Замена хлорида натрия на холинхлорид не влияет на резистентность эритроцитов человека и приводит к увеличению резистентности эритроцитов куриных эмбрионов (рис. 2). В частности, время начала гемолиза увеличивается на 16 % ( $p < 0.05$ ) (с  $240 \pm 10$  с до  $280 \pm 15$  с), время окончания — на 21% ( $p < 0.05$ ) (с  $330 \pm 20$  с до  $400 \pm 20$  с). Продолжительность гемолиза 50 % клеток также сдвигается с 270 к 320 с. Действие холинхлорида носит концентрационно-зависимый характер: резистентность клеток возрастает при увеличении доли холинхлорида в изотонической смеси холинхлорида и NaCl (рис. 3,  $n = 4$ ).



**Рис. 3.** Кислотная резистентность эритроцитов куриного эмбриона при разных объемных соотношениях изотонических растворов холинхлорида и NaCl  
Ось абсцисс — время, с.; ось ординат — оптическая плотность эритроцитарной суспензии. 1 — раствор холинхлорида; 2 — смесь растворов холинхлорида и NaCl 9:1; 3 — смесь растворов холинхлорида и NaCl 1:9.

### Обсуждение

В работе представлены данные по кислотной резистентности эритроцитов 10—12-дневных куриных эмбрионов. К основным особенностям эритроцитов немлекопитающих следует отнести наличие ядра и органелл. Согласно данным [13] на долю ядра в эритроцитах кур может приходиться 22 % внутриклеточного объема эритроцитов. С этим может быть связан тот факт, что оптическая плотность гемолизированных эритроцитов куриного эмбриона остается высокой по сравнению с гемолизатом эритроцитов человека. Мы полагаем, что воздействие гемолитика на хроматин ядра приводит к его деконденсации и набуханию с последующим повышением оптической плотности.

Суммарная концентрация катионов в плазме крови кур в среднем на 30 ммоль выше, чем у млекопитающих. Основные различия касаются ионов Na, Ca, K [11]. Тем не менее, эксперименты с гемолизом эритроцитов проводились

при одинаковых концентрациях NaCl (или холинхлорида), изотоничных содержанию клеток млекопитающих (300 мосмоль). При условии, что клетки ведут себя как линейный осмометр, сравнительно небольшое увеличение объема ядерных эритроцитов в этих условиях (порядка 10 %) не снижает их кислотной устойчивости.

Одним из ключевых, запускающих гемолиз событий, является опосредуемый анионным обменником вход в клетку  $H^+$  [9]. Часть поступивших  $H^+$  удаляется во внеклеточную среду за счет активации  $Na^+/H^+$ -обмена. Поскольку активность этого антипорта может быть достаточно высока в ядерных эритроцитах [5, 12], мы провели эксперименты с блокадой  $Na/H$ -обмена, заменив NaCl эквимоллярным количеством холинхлорида. При высокой активности антипорта можно было ожидать снижения резистентности эритроцитов в этих условиях. Однако параметры резистентности ядерных эритроцитов увеличились. В то же время эритроциты человека не отреагировали на подобную замену внеклеточной среды. Результаты этих экспериментов показали, что  $Na^+/H^+$ -обмен не может быть причиной высокой кислотной резистентности эритроцитов куриных эмбрионов.

Высокая устойчивость эритроцитов куриного эмбриона по сравнению с эритроцитами человека может объясняться разными соотношениями площади поверхности к объему у этих клеток. Площадь поверхности двояковогнутых безъядерных эритроцитов млекопитающих составляет около  $145 \text{ мкм}^2$  при объеме клетки  $86 \text{ мкм}^3$  [15]. Следовательно, соотношение площадь—объем равно 1.7. Эритроциты куриного эмбриона в течение 7-дневного периода развития уменьшаются в объеме от  $600 \text{ мкм}^3$  до  $160\text{—}200 \text{ мкм}^3$  [14]. Если рассматривать эритроцит кур как эллипсоид вращения, то при соотношении длинной и короткой полуосей 5 мкм и 4 мкм соответственно рассчитанное значение площади поверхности составляет  $235 \text{ мкм}^2$ . Соотношение площадь—объем близко к единице. Альтернативный вариант расчетов [10] сделан для эритроцита сферической формы, поэтому завышен ( $290 \text{ мкм}^2$ ). Следует также учесть, что плотность анионообменника в мембране эритроцита человека ( $8300$  копий / $\text{мкм}^2$ ) в 3 раза выше, чем в мембране эритроцита кур ( $2760$  копий / $\text{мкм}^2$ ) [10]. Следовательно, количество анионообменника составит  $1.2 \cdot 10^6$  копий на один эритроцит человека и  $6.3 \cdot 10^5$  копий на один эритроцит куриного эмбриона. Это значит, что потенциальная способность мембраны эритроцитов человека переносить  $H^+$  в 2 раза выше, чем у ядерных эритроцитов куриного эмбриона, что хорошо согласуется с полученными нами данными о 2-х кратной более высокой устойчивости последних. Более низкая проницаемость мембраны ядерных эритроцитов к молекулам воды [4] так же может незначительно увеличить их резистентность, снижая степень осмотического стресса клеток.

Вопрос о влиянии холинхлорида на кислотную устойчивость эритроцитов куриного эмбриона остается открытым. В эритроцитарной мембране млекопитающих имеется транспортная система для холина, функция которой неясна [8]. Такой обменник способен переносить не только холин, но и катионы Cs, Rh, Li и в особенности  $Mg^{2+}$ . Это не анионный обменник, он не блокируется стильбеновыми производными SITS, DIDS. Аналогичный транспорт найден у эритро-

цитов кур. Его активность, высокая у однодневных эмбрионов, затем снижается по мере развития цыпленка [7]. При сравнительно большом объеме таких эритроцитов выход катионов в среду с холинхлоридом мог бы компенсировать набухание и осмотический шок клеток на начальных стадиях гемолиза.

*Авторы выражают благодарность коллективу группы биопейсмекеров под руководством В. А. Головки за предоставленный для работы материал крови куриных эмбрионов.*

\* \* \*

1. Артюков М. А., Наквасина С. Г., Резван О. В., Башарина Г. А., Вашанов В. Г. Практикум по биофизике. Владивосток: Изд. ВГУ, 2001. 152 с.

2. Гительзон И. И., Терсков И. А. Эритрограммы как метод клинического исследования крови: учеб. пособие. Красноярск: Изд-во Сибирского отд. АН СССР, 1959. 247 с.

3. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

4. Brahm J., Wieth J. O. Separate pathways for urea and water, and for chloride in chicken erythrocytes // J. Physiol. 1977. Vol. 266. P. 727—749.

5. Cala P. M., Maldonado H. M. pH regulatory Na/H exchange by Amphiuma red blood cells // J. Gen. Physiol. 1994. Vol. 103. P. 1035—1053.

6. Dawson A. D. Some observation on the primitive and definitive erythrocytes of the developing chick // Z. Zellforsch. 1936. № 24. P. 256—268.

7. Drew C., Lapaix F., Egee S., Thomas S., Ellory J. C., Staines H. M. Age-dependent changes in cation transport in the chicken erythrocyte // Comp. Biochem. Physiol. a Mol. Integr. Physiol. 2002. Vol. 133. P. 169—178.

8. Ebel H., Hollstein M., Gunteer T. Role of the choline exchanger in Na<sup>+</sup>-independent Mg<sup>2+</sup> efflux from rat erythrocytes // Biochem. et Biophys. Acta. 2002. Vol. 1559. P. 135—144.

9. Ivanov I. T. Low pH-induced hemolysis of erythrocytes is related to entry of the acid into cytosole and oxidative stress on cellular membranes // Biochim. et Biophys. Acta. 1999. Vol. 1415. P. 349—360.

10. Jay D. G. Characterization of the chicken erythrocyte anion exchange protein // J. Biol. Chem. 1983. Vol. 258. P. 9431—9436.

11. Morgan V. E., Chichester D. F. Properties of the blood of the domestic fowl // J. Biol. Chem. 1935. Vol. 110. P. 285—298.

12. Motais R., Borgese F., Fievet B., Garcia-Romeu F. Regulation of Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> exchange and pH in erythrocytes of fish // Comp. Biochem. and Physiol. Part A: Physiology. 1992. Vol. 102 (Pt. 2). P. 597—602.

13. Nguyen Phu D., Yamaguchi K., Scheid P., Pliper J. Kinetics of oxygen uptake and release by red blood cells of chicken and duck // J. exp. Biol. 1986. Vol. 125. P. 15—36.

14. O'Connor R. J. Growth and differentiation in the red blood cells of the chicken embryo // J. Anat. 1952. Vol. 86 (Pt. 3). P. 320—325.

15. Uzoigwe C. The human erythrocyte has developed the biconcave disc shape to optimise the flow properties of the blood in the large vessels // Medical. Hypotheses. 2006. Vol. 67. P. 1159—1163.

16. Wong G. K., Cavey M. J. Development of the liver in the chicken embryo. II. Erythropoietic and granulopoietic cells // Anat. Rec. 1993. P. 131—143.

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ И НАПРАВЛЕННОСТИ НЕОТЕКТОНИЧЕСКИХ ДВИЖЕНИЙ В ПРЕДЕЛАХ ОЧЬПАРМИНСКОГО ВАЛА МОРФОМЕТРИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ

### DETERMINATION OF RELATIVE INTENSITY AND ORIENTATION OF NONOTECTONIC MOVEMENTS UNDER THE OCHPARMINSKIY SHAFT BY MORPHOMETRIC METHODS

**В. Ф. Лысова**

*V. F. Lysova*

*Приведены результаты морфометрического анализа рельефа с использованием топографических карт масштаба 1:100000. Морфометрический анализ был произведен по квадратам, соответствующим на местности 36 км<sup>2</sup>. Для каждого квадрата вычислены амплитуда абсолютных высот и коэффициент развития рельефа. По результатам исследований составлены карта вертикальной расчлененности рельефа и карта развития рельефа. Определена относительная интенсивность неотектонических движений, выделены области с нисходящим и восходящим типом развития рельефа, указывающие на разную интенсивность позднечетвертичных тектонических движений. Проведен анализ изменения интенсивности и направленности тектонических движений на неотектоническом этапе.*

*The results of morphometric analysis of the topography with the use of topographic maps of the scale 1: 100000 are presented. Morphometric analysis on squares corresponding to the terrain of 36 km<sup>2</sup> was performed. For each square, the amplitude of absolute heights and the coefficient of development of the relief are calculated. Based on the results of the research, a map of the vertical relief division and a map of the relief development were compiled. The relative intensity of neotectonic movements is determined, the regions with a descending and ascending type of relief development are identified, indicating a different intensity of late Quaternary tectonic movements. An analysis of the change in the intensity and direction of tectonic movements at the neotectonic stage was made.*

**Ключевые слова:** *морфометрический анализ рельефа, тип развития рельефа, коэффициент развития рельефа, вертикальная расчлененность рельефа, амплитуда абсолютных высот, неотектонические движения.*

**Keywords:** *morphometric analysis of the relief, type of relief development, coefficient of relief development, vertical subdivision of the relief, amplitude of absolute heights, neotectonic movements.*

### Введение

Морфометрический анализ Очпарминского вала как тектонической структуры выполнен в пределах границы, показанной на «Структурно-тектонической



карте Тимано-Печорской нефтегазоносной провинции» (главные редакторы В. И. Богацкий, В. А. Дедеев, А. Н. Шарданов, 1985). Согласно данной карте, Очпарминский вал является тектонической структурой II-го порядка и по неотектоническому плану относится к Тиманской гряде — крупнейшей (надпорядковой) структуре. Очпарминский вал расположен в осевой части Южного Тимана. К северной части вала примыкают Вымская депрессия, Вымский вал и Тобыльская депрессия (структуры II-го порядка). К северо-западу от Очпарминского вала находится южная оконечность Цилемско-Четласского мегавала (структура I-го порядка), к юго-западу — Верхненившерская, а к юго-востоку — Верхневольская депрессия (структуры II-го порядка). На большей части Очпарминского одностороннего горстообразного вала на дневную поверхность выходят додоманиковые отложения, представляющие собой породы фундамента [4].

В рельефе Очпарминский вал выражен возвышенностью Очпарма (кроме северной части). Высшей точкой возвышенности является гора Потчурк, абсолютная отметка которой составляет 323 м. Она расположена в южной части рассматриваемой тектонической структуры, а к центральной части приурочена вторая вершина Очпармы — гора Ныйнерек с абсолютной отметкой 262 м.

Целью работы является определение относительной интенсивности и направленности неотектонических движений с использованием морфометрического анализа рельефа.

### Материал и методика

В основу исследований положены идеи Вальтера Пенка, использовалась методика Н. А. Шумилова и автора [2, 3]. Для достижения поставленной цели были проанализированы вертикальная расчлененность рельефа и форма склонов, выделены участки с разной глубиной расчленения и типом развития рельефа — нисходящим или восходящим.

Картографическим источником послужили топографические карты масштаба 1:100000. Поле карты было разделено на квадраты с длиной стороны 6 см. На местности площадь квадрата составляла 36 км<sup>2</sup>. В каждом квадрате было произведено снятие абсолютных отметок по 36 точкам с шагом 1.0 см.

Первичные данные каждого квадрата обрабатывались для получения следующих характеристик:

— абсолютной средней арифметической высоты рельефа ( $\bar{h}$ );

— средней арифметической высоты, приведенной к базису эрозии, то есть к минимальной высотной отметке рельефа в пределах данного квадрата

$$\bar{h}_{np} = \bar{h} - h_{min};$$

— средней формальной высоты:

$$\bar{h}_f = \frac{h_{max} + h_{min}}{2},$$

где  $h_{max}$  и  $h_{min}$  — максимальные и минимальные высотные отметки в пределах квадрата, а также средней формальной высоты —  $\bar{h}_{фп}$ , приведенной к базису эрозии:



$$\bar{h}_{\phi np} = \bar{h}_{\phi} - h_{min};$$

— коэффициента развития рельефа, вычисленного с использованием средней арифметической и средней формальной высот, приведенных к базису эрозии:

$$K_p = \frac{\bar{h}_{np}}{\bar{h}_{\phi np}};$$

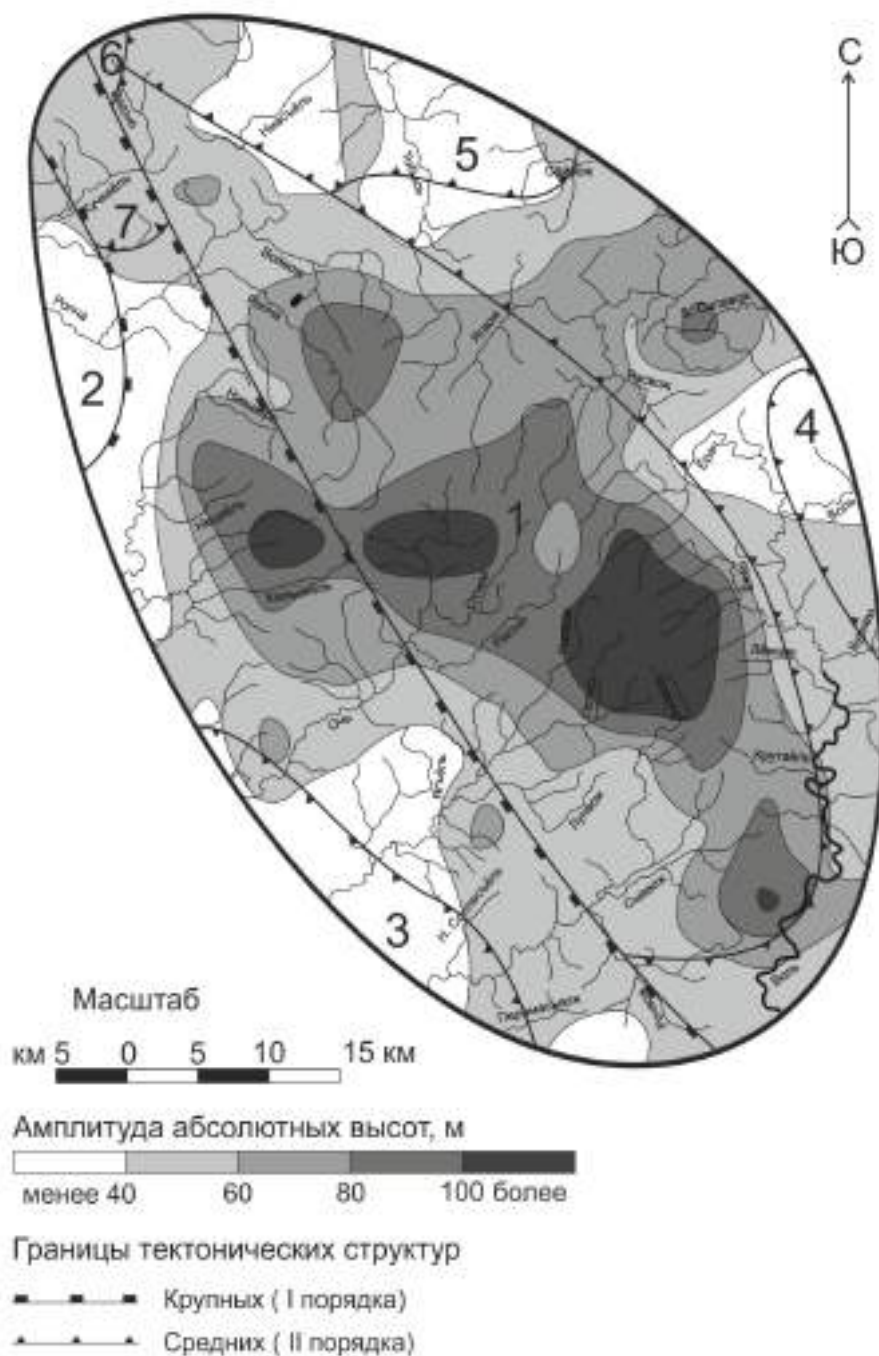
— амплитуды абсолютных высот рельефа в пределах квадрата.

Если в пределах квадрата преобладают склоны выпуклой формы, то значение средней арифметической высоты превышает значение средней формальной высоты, а следовательно, и значение коэффициента развития рельефа более 1.0 [2]. И, наоборот, при преобладании склонов вогнутой формы значение коэффициента развития рельефа менее 1.0. Вычислив коэффициент развития рельефа, можно установить тип развития рельефа — восходящий или нисходящий, указывающий на соотношение интенсивности вертикальных позднечетвертичных тектонических движений и денудационных процессов. Значения коэффициента развития рельефа более 1.0 свидетельствуют об интенсивном поднятии территории, а менее 1.0 — о значительном ослаблении положительных тектонических движений или об опускании территории [2].

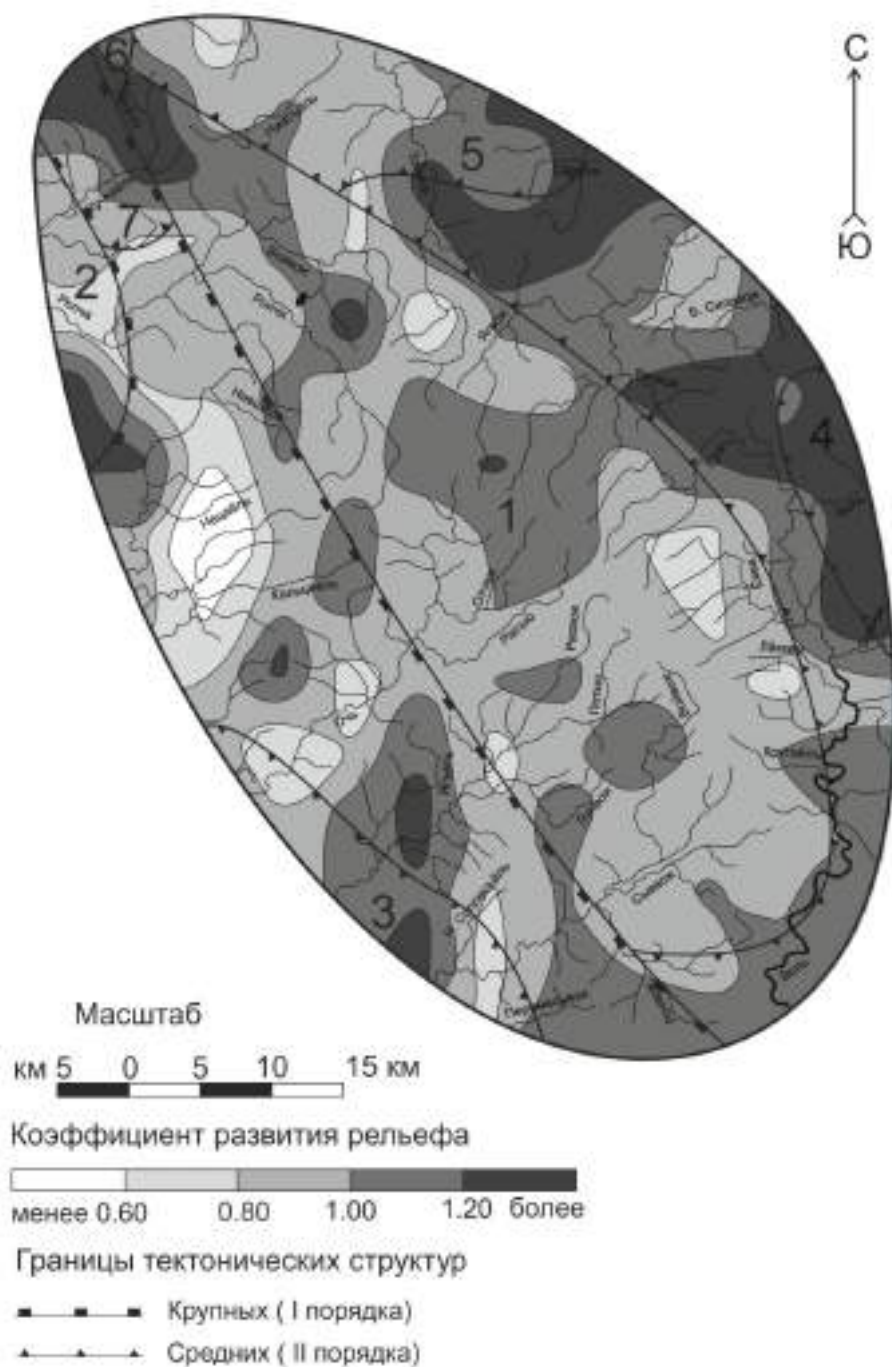
## Результаты и обсуждение

Максимальная высотная отметка в пределах Очпарминского вала находится на водораздельном пространстве в верховьях рек Потью и Войвож и составляет 323 м, а минимальная (124 м) приурочена к долине р. Потью, южнее устья р. Расвожа.

Представление об относительной интенсивности неотектонических движений дает карта вертикальной расчлененности рельефа, составленная с использованием амплитуды абсолютных высот рельефа. Амплитуда абсолютных высот вычислялась как разность между наибольшей и наименьшей абсолютными отметками в пределах квадрата. Значения амплитуд относились к центрам квадратов, между которыми методом интерполяции проводились изолинии. В результате выполненных исследований была составлена карта вертикальной расчлененности рельефа в масштабе 1:500000 (рис. 1). Амплитуды абсолютных высот на территории Очпарминского вала варьируются от 31 в долине среднего течения р. Ёрач до 133 м в бассейне верхнего течения р. Потью. Наибольшим вертикальным расчленением рельефа характеризуется территория, охватывающая водораздел и верховья рек Расвож, Потью, Войвож, Ёвва и Ёрыч, а также участок в бассейне верхнего течения р. Очь. В целом, значительными амплитудами высот обладают центральная и юго-восточная части рассматриваемой тектонической структуры. Незначительная расчлененность рельефа наблюдается в крайней северной и юго-западной части Очпарминского вала. На участки с амплитудой абсолютных высот менее 40 м приходится всего около 3 % территории вала. Наибольшую площадь (33 %) занимают участки с амплитудой высот от 40 до 60 м, от 60 до 80 м — 31 %.



**Рис. 1.** Карта вертикальной расчлененности рельефа Очпарминского вала  
 Дополнительные обозначения: 1 — Очпарминский вал, 2 — Цилемско-Четласский мега-  
 вал, 3 — Верхненившерская депрессия, 4 — Верхневольская депрессия, 5 — Тобыльская  
 депрессия, 6 — Вымский вал, 7 — Вымская депрессия



**Рис. 2.** Карта развития рельефа Очпарминского вала  
Дополнительные обозначения: 1 — Очпарминский вал, 2 — Цилемско-Четлаский мегавал, 3 — Верхненившерская депрессия, 4 — Верхневольская депрессия, 5 — Тобыльская депрессия, 6 — Вымский вал, 7 — Вымская депрессия

Относительную интенсивность и направленность вертикальных позднечетвертичных тектонических движений можно установить по карте развития рельефа. На ней проведены изолинии, имеющие значения 0.6, 0.8, 1.0, 1.2 (рис. 2). Значения коэффициента развития рельефа на изученной территории изменяются от 0.57 (участок в верховье р. Тобысь) до 1.37 (участок в бассейне верхнего течения р. Войвож, являющейся правым притоком р. Ропча).

Анализ карты позволил выделить участки с восходящим и нисходящим типом развития рельефа. 56 % территории в пределах Очпарминского вала характеризуется преобладанием склонов вогнутой формы, то есть нисходящим типом развития рельефа. Наибольшую площадь занимают участки со значениями коэффициента развития рельефа от 0.8 до 1.0 (45 %) и от 1.0 до 1.2 (37 %), а наименьшую (7 %) — более 1.2. Интересным является тот факт, что участки с наибольшим и наименьшим значением коэффициента развития рельефа граничат друг с другом. Это свидетельствует об интенсивных разнонаправленных тектонических движениях в данном месте.

### **Заключение**

Сравнительный анализ карты вертикальной расчлененности рельефа и карты развития рельефа позволил выявить изменения в направленности неотектонических движений в позднечетвертичное время. Следует отметить, что изменение знака и интенсивности неотектонических движений в позднечетвертичное время наблюдается практически на всей рассматриваемой территории.

Устойчивой тенденцией к поднятию характеризуется только территория в верховьях рек Ягвож, Очь и Отчем. Уменьшилась интенсивность положительных тектонических движений в юго-восточной части и увеличилась в юго-западной части Очпарминского вала. Наибольшие изменения в направленности и интенсивности тектонических движений проявились в северной части исследуемой структуры — опускания сменились интенсивными поднятиями.

Изменение направленности и интенсивности тектонических движений в позднечетвертичное время, вероятно, обусловлено их гляциоизостатической составляющей. Разнонаправленные движения соседних блоков происходили во время деградации плейстоценовых ледниковых покровов вследствие неравномерного во времени и пространстве уменьшения толщины льда, а также благодаря различной мощности ледниковых и водно-ледниковых отложений.

Проведенные исследования могут иметь практическое применение не только при строительстве различных объектов и поисках полезных ископаемых [2], но и при размещении полигонов подземного захоронения токсичных отходов [1] и решении геоэкологических задач.

\* \* \*

1. Ваньшин Ю. В. Проблемы геоморфологии и морфотектоники // Тезисы докладов межведомственной научной конференции. Саратов: СГУ, 1998. С. 17.

2. Лысова В. Ф. Определение относительной интенсивности и направленности неотектонических движений в пределах Вольской депрессии морфометрическими метода-

ми // Вестник Сыктывкарского университета. Сер. 2: биология, геология, химия, экология. 2017. Вып. 7. С. 113—120.

3. Лысова В. Ф., Шумилов Н. А. Определение знака и интенсивности позднечетвертичных тектонических движений в пределах Южного Тимана // Геология европейского севера России. Сыктывкар, 2008. Сб. 6. С. 59—66.

4. Тектоническая карта Печорской плиты // Серия предпринтов «Научные доклады». Коми филиал АН СССР, 1985. Вып. 142. 12 с.

## ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

**Гаврилов Александр Леонидович**, ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН, научный сотрудник; 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; тел.: (343) 210-38-58, e-mail: gavrilov@ipae.uran.ru

**Gavrilov Aleksandr**, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of RAS (IPAE UB RAS), Ekaterinburg, research fellow, 8 Marta, 202; Phone (343) 210-38-58, mail: gavrilov@ipae.uran.ru

**Доровских Геннадий Николаевич**, ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина», Институт социальных технологий, профессор кафедры безопасности жизнедеятельности, д. б. н.; 167001, г. Сыктывкар, Октябрьский пр., 55; тел.: (8212) 255-180, e-mail: dorovskg@mail.ru

**Dorovskikh Gennady Nikolaevich**, Syktyvkar State University of Pitirim Sorokin, Institute of Social Technologies, professor of Biology, 167001, Syktyvkar, Oktyabrsky Avenue, 55; Phone (8212) 255-180, e-mail: dorovskg@mail.ru

**Лебедева Елена Александровна**, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии Коми НЦ УрО РАН, Лаборатория физиологии сердца, научный сотрудник, к. б. н.; г Сыктывкар, ул. Первомайская, 50; тел: 89042318447, e-mail: mirestel@yandex.ru

**Lebedeva Elena Alexandrovna**, Institute of Physiology, Komi Science Centre, the Ural's Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Pervamayskaya str., 50; Phone 89042318447, e-mail: mirestel@yandex.ru

**Лысова Валентина Фёдоровна**, ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина», Институт естественных наук, доцент кафедры естественнонаучного образования, к. г.-м. н.; 167005, г. Сыктывкар, Петрозаводская, 12; тел.: 8-(965) 860-26-41, e-mail: valentina271162@rambler.ru

**Lysova Valentina Fedorovna**, Syktyvkar State University of Pitirim Sorokin, Institute of Natural Sciences, associated professor of Science Education, Candidate of Geological and Mineralogical Sciences, 167005, Syktyvkar, Petrozavodskaya Street, 12; Phone 8-(965) 860-26-41, e-mail: valentina271162@rambler.ru

**Мищенко Александр Александрович**, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Медицинский институт, доцент кафедры физиологии, к. б. н.; г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120; тел.: 89121476688, e-mail Sasha241073@mail.ru

**Mischenko Alexander**, Syktyvkar State University, Medical Institute, associated professor of Physiology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, Phone 89121476688, e-mail Sasha241073@mail.ru

**Степанов Владимир Григорьевич**, ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет», Медицинский Институт, доцент кафедры биологии, к. б. н.; г. Сыктывкар, Петрозаводская, 120; тел. (8212) 22-23-02, e-mail: Stepanov@syktsu.ru

**Stepanov Vladimir**, Syktyvkar State University, Medical Institute, associated professor of biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya Street, 120, Phone (8212) 22-23-02, e-mail: Stepanov@syktsu.ru