

# Ихтиопаразитология

## ПАРАЗИТОФАУНА И СТРУКТУРА КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ПАЗАРИТОВ ГОЛЪЯНА *PHOXINUS PHOXINUS* (L.) ИЗ РЕКИ ЕНИСЕЙ

### THE PARASITOFUNA AND OF THE COMPONENT COMMUNITY STRUCTURE OF PARASITES OF THE MINNOW *PHOXINUS PHOXINUS* (L.) FROM THE ENISEY RIVER

*Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов, Ю. К. Чугунова*  
*G. N. Dorovskikh, V. G. Stepanov, Yu. K. Chugunova*

*Сбор материала произведен по общепринятой методике в 2011, 2013 и 2014 гг. из бассейна р. Енисей. Исследовали 180 экземпляров голяна возраста 2+—3+. В бассейне р. Енисей компонентные сообщества его паразитов незрелые (несбалансированные, по: [43]). В р. Енисей в р-не г. Красноярска сообщества паразитов голяна состоят из 2-х групп видов, выделенных по соотношению их биомасс. Сообщества паразитов голяна из р. Тея и р. Енисей на 79-м км состоят из трех групп видов, выделенных по соотношению их биомасс, что свидетельствует о распределении видов в них неслучайным образом.*

*Наиболее приемлемым для сравнительного анализа является состояние сообщества паразитов голяна из бассейна р. Енисей, по крайней мере в р-не г. Красноярска, отмеченное в конце июня и в меньшей степени начале июля. В июле резко возрастает численность гиродактилюсов, но сообщество сохраняет состояние, близкое к сформированному.*

*Характеристики сообществ паразитов голяна из бассейна р. Енисей требуют уточнения.*

*The collection of the material was produced by the conventional method during 2011, 2013 and 2014 from the basin of Enisey river. We studied 180 specimens of Phoxinus phoxinus with age 2+—3+. Minnow component parasite communities were immature (unbalanced, according to [43]) in the basin of Enisey Rivers. From the Enisey river of the Krasnoyarsk town parasite communities of the minnow consist of two species groups, distinguished by their proportions in the total biomass. Communities of minnow parasites in Rivers Tea and Enisey on 79 km consist of three species groups distinguished by their proportions in the total biomass, which indicates that parasite communities are structured in a certain way and that the distribution of species in them is not random.*

*The most acceptable for the comparative analysis is the state of the community of parasites minnow basin. Yenisei, at least in the region of Krasnoyarsk, marked the end of June and, to a lesser extent, the beginning of July. In July, sharply increased the number of Gyrodactylus, but the community saves the state close to the form.*

*Characteristics of parasite communities of the minnow in the basin of Enisey Rivers require clarification.*

**Ключевые слова:** *паразиты рыб, паразитофауна, компонентное сообщество, Phoxinus phoxinus, гольян.*

**Keywords:** *fish parasites, parasite fauna, component communities, Phoxinus phoxinus minnow.*

## Введение

Исследования сезонной динамики ихтиопаразитофауны начаты в 1920—30-х гг. [1, 7], спустя 20 лет появились обобщения полученных данных [9, 49, 50]. Реакцию компонентных сообществ паразитов рыб на смену сезонов года начали изучать в 1990-х гг. [6, 11, 34—37, 42—46, 51]. Показано, что эти сообщества в течение года последовательно проходят стадии сформированности, разрушения и формирования [11, 16, 17, 20, 22—24, 27]. Первая отличается максимальными значениями числа видов в них, количества особей и биомассы паразитов, 2-я характеризуется отмиранием особей паразитов генерации прошлого года рождения, 3-я — появлением новой генерации паразитов. Сроки прохождения сообществом стадий развития совпадают с ранее сделанными наблюдениями за сменой генераций паразитов в бассейне среднего течения р. Вычегды (приток р. С. Двина), где в мае—июне последние наиболее многочисленны, откладывают яйца или производят молодь; в июле старые особи отмирают, и этот процесс постепенно сходит на нет, завершаясь обычно в августе; в июле начинается заражение новой генерацией паразитов рыб, постепенно набирая темпы, достаточно заметным становится в сентябре и у некоторых видов может продолжаться до мая следующего года [10].

Указанные исследования сезонной динамики паразитофауны и структуры сообществ инвадентов выполнены на сбалансированных (зрелых) компонентных сообществах паразитов ряда видов рыб. В какие сроки и как протекают эти процессы в несбалансированных (незрелых) сообществах, остается неизвестным. Такие сообщества зарегистрированы в водоемах севера восточно-европейской части России [15], на р. Колыме [46], р. Енисей (в черте г. Красноярска) и ее притоке — р. Кача [3—5, 48].

Использовать для выяснения особенностей сезонной динамики структуры незрелых компонентных сообществ паразитов рыб опубликованные работы невозможно в силу того, что в них, как правило, не указаны даты отлова рыбы, возраст паразитов и хозяина и т. д. При характеристике сообществ это делать необходимо, поскольку значения индексов видового разнообразия, используемых для описания сообществ, зависят от сезона года [16, 20, 22, 23], физиологического состояния организма хозяина [30], его возраста [18, 19], порой и от его половой принадлежности [14], степени загрязнения водоема [29, 31, 33], его географического положения [15, 25, 26, 28], других факторов.

Для получения достоверной картины состояния компонентного сообщества паразитов рыб в конкретном водоеме или его участке сбор материала рекомендовано проводить в период его сформированного состояния. Такое сообщество характеризуется максимальным видовым разнообразием. Виды в нем представлены зрелыми особями и личиночными стадиями паразитов, использующих рыбу как промежуточного хозяина. Оно отличается наличием в структуре, выделенной по соотношению условных биомасс составляющих его видов, 3-х групп

паразитов. Величина суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек биомасс этих видов, менее 0.25 [11, 12, 16]. Достоверно определить характер сообщества можно только по сборам паразитов взрослых рыб примерно одного возраста, размера, физиологического состояния, отловленных «за один присест» [11, 12, 21].

Цель работы — исследование сезонной динамики паразитофауны и структуры незрелого компонентного сообщества паразитов гольяна.

### Материал и методика

Сбор материала осуществлен с соблюдением методических основ изучения компонентных сообществ паразитов рыб [11, 12, 21, 25, 42] с 2010 по 2014 гг. из р. Тея, притока р. Вельмо, являющейся левым притоком р. Подкаменной Тунгуска (правый приток р. Енисей), у пос. Тея (GPS: 60°22'N, 92°37'E) (Северо-Енисейский р-н, Красноярский край); 79 км р. Енисей (протока Старый Енисей) по лоцкарте от Майнской ГЭС до порта Абакан (р-н с. Шушенское, Усть-Абаканский р-н, Республика Хакасия); протоки р. Енисей в черте г. Красноярска (за кинотеатром «Луч»).

Даты отлова, объемы выборок, длина и вес тела рыбы указаны в табл. 1—2. Гольяна (возраст 2+—3+) отлавливали в течение 10—20 мин. и сразу фиксировали в 10 %-м растворе формалина в пластиковые бутылки. Обработка проб проведена общепринятыми методами [2, 47] с учетом особенностей вскрытия рыб, фиксированных в формалине [12, 21]. В обязательном порядке на наличие паразитов просматривали осадок из емкостей, в которых хранилась рыба до вскрытия.

Возраст рыбы определен по чешуе, отолитам и жаберным крышкам [41].

Сравнение паразитофауны гольяна осуществлено по набору видов и их представленности в сборах с использованием индекса общности Чекановского — Сьеренсена в форме  $b(K_{CS})$ , в котором исключено влияние различий в объеме сравниваемых коллекций [40].

$$K_{CS} = \sum (\min p_{i1}, p_{j2}, p_{z2}, \dots \text{ и т. д.}),$$

где  $p_{i1}$  — минимальная доля по числу особей или биомассе  $i$ -го вида в 1-й из сравниваемых паразитофаун;  $p_{j2}, p_{z2}$  — минимальные доли  $j$ -го и  $z$ -го видов по числу особей или биомассе во 2-й из рассматриваемых фаун паразитов гольяна.

Сопоставление долей аллогенных и автогенных видов, видов-генералистов и специалистов [38], а также значений индекса разнообразия Шеннона [39] проведено с помощью критерия  $t_{st}$ .

Анализ экологического благополучия или напряженности в сообществе паразитов основан на предложенном индексе оценки преобладающей жизненной стратегии видов  $D_E'$  сообществ зообентоса [8].

$$D_E' = H'_{spB} / H'_{spB \max} - H'_{spA} / H'_{spA \max} = (H'_{spB} - H'_{spA}) / \log(N),$$

где  $H'_{spB}$  — индекс разнообразия видов (Шеннона) по биомассе;  $H'_{spA}$  — индекс разнообразия видов (Шеннона) по количеству особей;  $N$  — количество видов в выборке.

Таблица 1

## Паразитофауна голяяна из р. Енисей в черте г. Красноярска в 2011 г.

Вид паразита	Даты отлова рыб и объемы выборок						
	23 апреля	8 мая	18 мая	25 июня	30 августа	20 ноября	
	n = 15						
<i>I</i>	2	3	4	5	6	7	
<i>Muxobolus strelkovi</i> Kostarev et Kulemina, 1971	—	—	—	—	—	1(0.07)	
<i>Ariosoma</i> sp.	—	—	—	—	+	—	
<i>Trichodina</i> sp.	—	+	—	+	+	+	
<i>Paratrichodina</i> sp.	—	—	—	—	+	+	
<i>Trichodinella</i> sp.	+	+	—	+	—	—	
<i>Pellucidhaptor merus</i> (Zaika, 1961)	1(0.07)	—	1(0.07)	?(0.13)	—	1(0.07)	
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	—	—	?(0.21)	—	—	—	
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	—	?(0.21)	—	—	—	—	
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	—	?(0.13)	1(0.07)	—	—	—	
<i>G. rannonicus</i> Molnar, 1968	—	—	?(0.13)	—	—	—	
<i>Triaenophorus nodulosus</i> Pallas, 1781 larvae	—	1(0.07)	1(0.07)	—	—	—	
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	14(7.60)	15(18.47)	15(9.87)	15(19.67)	15(18.2)	15(16.8)	
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	—	—	2(0.33)	—	—	—	
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> (Linstow, 1901)	—	—	2(0.21)	—	—	1(0.13)	
Всего видов	2(3)	4(6)	8(?)	2(4)	1(4)	4(6)	
Длина тела голяяна, мм	70—84	75—87	62—70	76—86	69—84	75—86	
Вес тела рыбы, г.	3.95—6.91	3.7—6.94	4.1—5.9	4.66—6.56	3.24—6.15	2.65—6.71	

**Примечание.** Здесь и в табл. 2 за скобками число зараженных данным видом паразита рыб; в скобках — индекс обилия; ? — паразиты со-  
браны из осадка в материальной банке, в которой рыба хранилась до вскрытия.

## Паразитофауна голяна из бассейна р. Енисей

Вид паразита	Даты оглова рыб и объемы выборок									
	13.07.2010	30.06.2014	1.07.2013	20.08.2013	11.10.2013	19.07.2011				
	79-й км р. Енисей	р. Енисей в черте г. Красноярска								
	n = 15									
1	2	3	4	5	6	7				
<i>Mухosoma phoxinaceum</i> Bauer, 1948	1(0.07)	—	—	—	—	—				
<i>Mухobolus musculi</i> Kysselitz, 1908	—	—	1(0.07)	—	1(0.07)	—				
<i>M. muelleri</i> Butschli, 1882	—	—	—	—	—	3(0.6)				
<i>Thelohanelius pyriformis</i> (Thelohan, 1892)	—	—	—	—	—	1(0.07)				
<i>Apiosoma</i> sp.	+	—	—	—	—	—				
<i>Trichodina</i> sp.	+	—	+	—	—	—				
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	—	—	2(0.33)	—	—	7(2.87)				
<i>Pellucidhaptor merus</i> (Zaika, 1961)	?(0.67)	1(0.07)	—	1(0.07)	—	?(0.13)				
<i>Gyrodactylus aphyuae</i> Malmberg, 1957	?(147.0)	?(4.33)	?(18.93)	—	1(0.07)	?(0.8)				
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	?(3.80)	?(1.60)	?(0.87)	—	—	?(0.2)				
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	—	1(0.07)	—	—	—	?(0.07)				
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	?(0.73)	—	—	—	—	—				
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	?(7.73)	?(0.21)	?(0.20)	—	—	—				
<i>G. rannonicus</i> Molnar, 1968	—	?(0.40)	?(0.53)	—	—	—				
Diplozoidea (дипзорпа)	—	—	—	1(0.07)	—	—				
<i>Triacnophorus nodulosus</i> Pallas, 1781 larvae	—	—	—	1(0.13)	1(0.07)	—				
<i>Allocreadium isopororum</i> (Olbers, 1926)	—	—	—	—	—	1(0.07)				
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	13(177.0)	15(11.93)	15(13.60)	13(4.13)	15(4.60)	15(250.1)				
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	—	—	3(0.21)	—	—	—				
<i>Capillaria tomentosa</i> Dujardin, 1843	—	—	—	—	—	2(0.13)				
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	—	—	—	1(0.07)	—	1(0.13)				
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	2(0.33)	—	—	—	—	—				
Всего видов	8(10)	7	8(9)	5	4	11				
Длина тела голяна, мм	84—97	46—71	42—63	60—76	48—67	55—71				
Вес тела рыбы, г.	6.7—10.1	1.5—5.2	1.2—3.9	3.5—7.2	1.8—4.2	2.8—6.2				

Индекс  $D_E'$  представляет собой разность информационных оценок выравненностей для видов конкретного сообщества по количеству особей и по биомассе. Будучи безразмерным, он изменяется в интервале между  $-1$  и  $1$  при критическом переходном значении  $0$ . Значения, близкие к  $-1$ , указывают на полное отсутствие стресса, что соответствует К-стратегии, значения, близкие к  $1$ , — на наличие сильного стресса, что соответствует г-стратегии [8].

Терминология, расчеты индексов и метод построения графиков, отражающих структуру компонентного сообщества паразитов, изложены в предыдущих публикациях [11, 13, 20, 21, 32].

## Результаты и обсуждение

Для гольяна из бассейна р. Енисей указаны 22 (с инфузориями 26) вида паразитов (табл. 1—2). У рыбы из всех выборок найден *Diplostomum phoxini* Faust, 1918. Во всех пунктах сбора материала отмечены *Gyrodactylus aphyae* Malmberg, 1957, *G. macronychus* Malmberg, 1957 и *Pellucidhaptor merus* (Zaika, 1961). Только на 79 км русла зарегистрированы *Myxosoma phoxinaceum* Bauer, 1948, *Gyrodactylus laevis* Malmberg, 1957 и *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780); в протоке в черте г. Красноярска — *Myxobolus strelkovi* Kostarev et Kulemina, 1971, *M. musculi* Keysselitz, 1908, *G. magnificus* Malmberg, 1957, *G. pannonicus* Molnar, 1968, *Diplozoidae gen. sp.* (дипорпа), *Triaenophorus nodulosus* Pallas, 1781 и *Pseudoechinorhynchus borealis* (Linstow, 1901); в русле р. Тея — *M. muelleri* Butschli, 1882, *Thelohanellus pyriformis* (Thelohan, 1892), *Allocreadium isoporum* (Olbers, 1926) и *Capillaria tomentosa* Dujardin, 1843.

Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов в разные сезоны года различаются весьма существенно [16, 17, 20, 22, 23, 24, 27], поэтому сравнение таковых, находящихся на разных фазах развития, бессмысленно. В связи с этим необходимо выяснить особенности сезонной динамики структуры незрелых компонентных сообществ паразитов рыб, что позволит выявить состояние сообщества, наиболее подходящее для сравнительного анализа.

В 2011 г. из указанной протоки р. Енисей в черте г. Красноярска рыбу на наличие паразитов изучали с апреля по ноябрь (табл. 1). Такие же работы проведены в 2013 и 2014 гг. (табл. 2). К сожалению, рекомендованный для подобных работ временной интервал в сборе материала не выдержан [34—36], поэтому полученные данные следует рассматривать как предварительные. Наибольшее число видов паразитов отмечено, даже без учета инфузорий, во 2-й декаде мая 2011 г. (8/?), в самом конце июня 2014 г. (7) и начале июля 2013 г. (8/9); наименьшее число видов зарегистрировано в апреле (2/3), июне (2/4) и августе (1/4) 2011 г. В июне 2014 г. (7) и августе 2013 г. (5) видовое разнообразие паразитов выше.

Сравним фауну паразитов гольяна, отловленного в разное время из протоки р. Енисей в черте г. Красноярска, по набору видов и их представленности по числу особей и биомассе с использованием индекса общности Чекановского — Сьеренсена.

С апреля по ноябрь 2011 г. нашли 10(14) видов паразитов. Различия в числе особей разных видов в паразитофауне гольяна статистически недостоверны; ве-

личины биомасс видов в составе совокупностей паразитов за 8 и 18 мая, будучи статистически схожими, достоверно отличаются от таковой за 23 апреля; представленность видов по биомассе 18 мая не совпадает с тем, что наблюдается в июне, августе и ноябре (табл. 3).

Рассмотрим характеристики компонентных сообществ паразитов гольяна из протоки р. Енисей в черте г. Красноярска в разные периоды 2011 г. (табл. 4).

Максимальные значения числа особей паразитов зарегистрированы в конце июня и 1-й декаде мая, в последнем случае отмечена и наибольшая биомасса паразитов; минимальные величины этих показателей были в апреле. Во 2-й декаде мая биомасса автогенных и аллогенных видов ( $t_{st} = 0.129$ ;  $P \gg 0.05$ ), видов-специалистов и видов-генералистов ( $t_{st} = 0.129$ ;  $P \gg 0.05$ ) примерно одинакова. В другое время по численности и биомассе преобладали аллогенные виды и виды-специалисты. Видом-доминантом весь период наблюдений был аллогенный специалист *D. phoxini*.

В мае величины индексов, рассчитанные по биомассе и численности паразитов, существенно разнятся, индекс  $D_E'$  близок 1. Возможно, это указывает на процесс формирования сообщества. В апреле, июне и особенно августе величины индексов разнятся меньше, индекс  $D_E'$  близок критическому переходному значению. Видимо, в сообществе идут процессы, связанные с появлением особей новой генерации и отмиранием таковых прошлого года рождения. В ноябре напряженность в сообществе, состоящего из особей этого года рождения, вновь усиливается.

Величины индекса Шеннона, рассчитанные по числу особей, у анализируемого сообщества паразитов гольяна во все даты статистически одинаковы. Наибольшие отличия, но статистически недостоверные отмечены между индексом Шеннона за 18 мая и другие периоды проведения работ. Значения индекса разнообразия, полученные по величинам биомасс, у сообщества в мае статистически достоверно отличаются от таковых за другие даты (табл. 5).

Во все периоды исследования, за исключением августа, когда сообщество было представлено 1-м видом, оно состояло из 2-х групп паразитов, выделенных по соотношению биомасс (рис. 1).

Высокие значения индекса доминирования, низкие индексов выравненности и Шеннона позволяют предположить, что компонентное сообщество паразитов гольяна в изучаемом районе незрелое. Однако выделить фазу сформированности у анализируемого сообщества не удалось. Поэтому в 2013—2014 гг. с июня по октябрь собран дополнительный материал по паразитофауне гольяна из этого же участка водотока (табл. 2).

В последнем случае у гольяна отметили 13 (14) видов паразитов. Число особей и биомасса паразитов 1-го июля статистически достоверно отличаются от таковых в августе и октябре; различия в количестве особей в составе фауны паразитов в 3-й декаде июня, июле, августе и октябре статистически не достоверны, по биомассе — достоверны; в августе и октябре различия по числу особей и биомассе паразитов не существенны (табл. 6).

Максимальные значения числа особей паразитов и их биомассы зарегистрированы 1-го июля; минимальные величины этих показателей — в авгу-

Таблица 3

**Достоверность различий паразитофауны голяна из р. Енисей в черте г. Красноярска в 2011 г.**

Даты сбора материала	Даты отлова рыб							
	23 апреля	8 мая	18 мая	25 июня	30 августа	20 ноября		
23 апреля		0.979±0.07 0.292	0.908±0.11 0.836	0.998±0.09 0.023	0.991±0.07 0.137	0.992±0.06 0.126		
8 мая	0.437±0.17 3.210*		0.916±0.12 0.726	0.979±0.07 0.288	0.979±0.07 0.288	0.979±0.07 0.288		
18 мая	0.444±9.18 3.089*	0.712±0.28 1.008		0.908±0.11 0.866	0.902±0.10 0.956	0.910±0.11 0.807		
25 июня	0.975±0.30 0.083	0.705±0.23 1.283	0.444±0.18 3.092*		0.993±0.06 0.121	0.996±0.05 0.073		
30 августа	0.960±0.14 0.286	0.705±0.23 1.283	0.437±0.17 3.210*	0.968±0.12 0.255		0.988±0.05 0.222		
20 ноября	0.868±0.18 0.737	0.705±0.23 1.283	0.508±0.19 2.491*	0.862±0.18 0.760	0.863±0.17 0.796			

**Примечание.** Здесь и в табл. 6 в числителе значение индекса общности Чекановского — Сьеренсена в форме  $b$  и его ошибка; в знаменателе —  $t_{sr}$  (пороговое значение 2.228—3.182); \* — статистически достоверные различия.

Характеристики компонентных сообществ паразитов голяна из р. Енисей в черте г. Красноярска в 2011 г.

Показатели	Даты отлова рыбы					
	23 апреля	8 мая	18 мая	25 июня	30 августа	20 ноября
<i>I</i>	2	3	2	4	5	6
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	2	4	8	2	1	4
Общее число особей паразитов	115	283	164	297	273	255
Общее значение условной биомассы	17.8	58.9	50.8	45.9	40.95	43.9
Количество автогенных видов	1	3	6	1	0	3
Количество аллогенных видов	1	1	2	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0.009	0.021	0.067	0.007	0	0.012
Доля биомассы автогенных видов	0.019	0.280	0.530	0.014	0	0.120
Доля особей аллогенных видов	0.991	0.979	0.933	0.993	1.000	0.988
Доля биомассы аллогенных видов	0.981	0.720	0.470	0.986	1.000	0.880
Количество видов-специалистов	2	3	5	2	1	2
Доля особей видов-специалистов	1.0	0.996	0.945	1.0	1.000	0.992
Доля биомассы видов-специалистов	1.0	0.733	0.474	1.0	1.000	0.888
Количество видов-генералистов	0	1	3	0	0	2
Доля особей видов-генералистов	0	0.004	0.055	0	0	0.008
Доля биомассы видов-генералистов	0	0.267	0.526	0	0	0.112
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>					
Доминантный вид по значению биомассы	То же					
Характеристика доминантного вида	ал/с					
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.991	0.979	0.902	0.993	1.000	0.988
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.981	0.720	0.446	0.986	1.000	0.880
Выравненность видов по числу особей	0.072	0.090	0.237	0.058	0	0.055
Выравненность видов по биомассе	0.133	0.472	0.609	0.109	0	0.336
Индекс Шеннона по числу особей	0.030	0.124	0.492	0.040	0	0.077
Индекс Шеннона по значению биомассы	0.072	0.655	1.266	0.075	0	0.466
Ошибка уравнений регрессии	—	—	0.226	—	—	—
$D_F'$	0.138	0.882	0.857	0.116	—	0.646

Примечание. ал — аллогенный вид; с — вид-специалист.

Таблица 5

Достоверность различий значений индекса Шеннона, характеризующего сообщества паразитов гольяна из р. Енисей в черте г. Красноярска в 2011 г.

Даты сбора материала	Даты отлова рыб							
	23 апреля	8 мая	18 мая	25 июня	30 августа	20 ноября		
23 апреля		0.491	1.532	0.071	0.290	0.282		
8 мая	2.944*		1.129	0.449	0.769	0.226		
18 мая	<b>5.759*</b>	<b>2.752*</b>		1.514	1.737	1.330		
25 июня	0.017	<b>2.983*</b>	<b>5.838*</b>		0.424	0.230		
30 августа	0.562	<b>4.337*</b>	<b>7.767*</b>	0.610		0.590		
20 ноября	1.501	0.689	<b>2.847*</b>	1.503	2.026			

**Примечание.**  $t_{st}$  (пороговое значение критерия Стьюдента 2.042–2.131); \* — статистически достоверные различия.

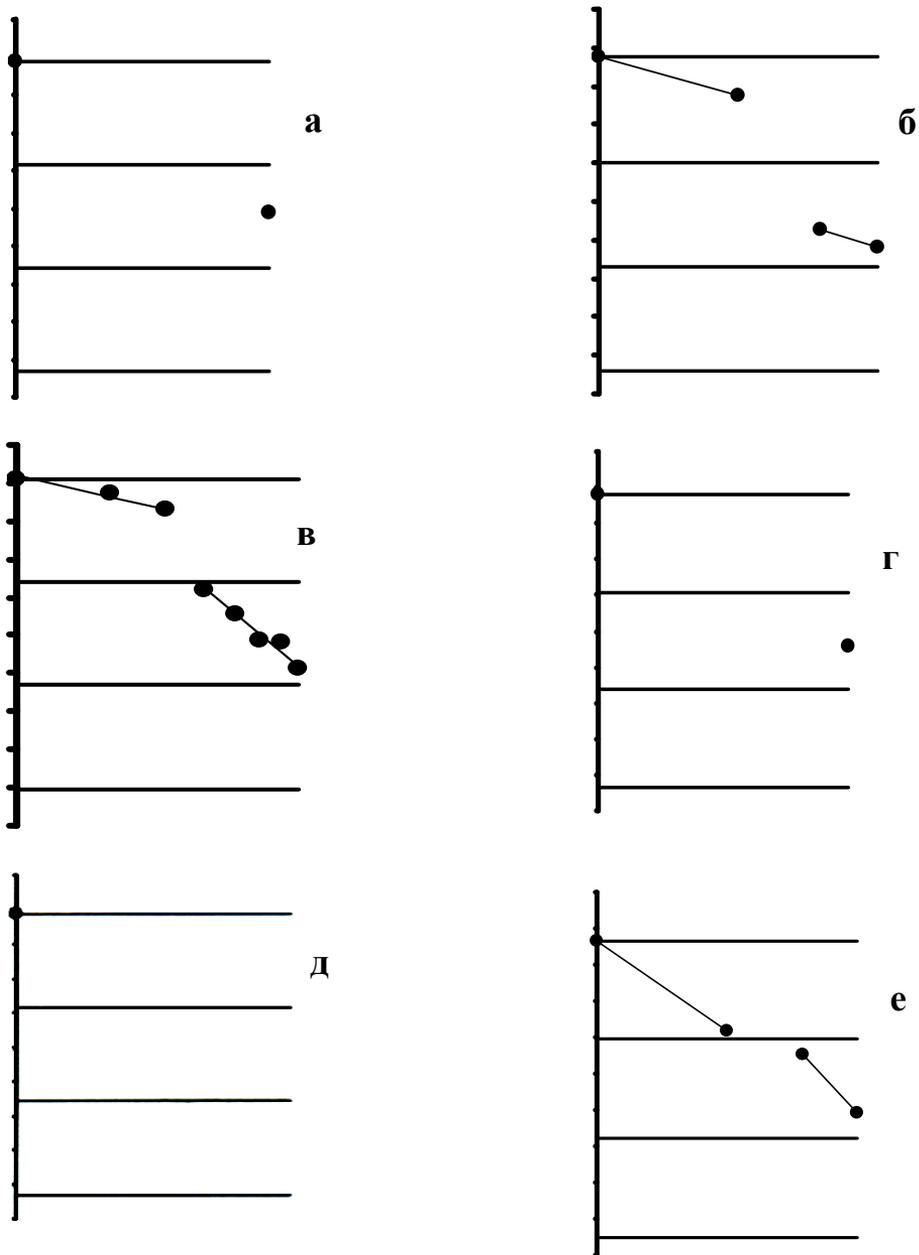


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов голяяна из р. Енисей в 2011 г. На всех графиках: по оси абсцисс — натуральные логарифмы порядковых номеров последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда; по оси ординат — натуральные логарифмы значений условных биомасс видов паразитов, образующих компонентное сообщество. Прямые, параллельные оси абсцисс, — теоретически рассчитанные критические уровни. Рыба отловлена: а — 23 апреля; б — 8 мая; в — 18 мая; г — 25 июня; д — 30 августа; е — 20 ноября

Таблица 6

## Достоверность различий паразитофауны голяна из разных районов бассейна р. Енисей

Водоемы, их участки и даты отлова рыбы	79-й км р. Енисей 13.07.2010	Р. Енисей в черте г. Красноярска					Р. Тей 19.07.2011
		30.06.2014	1.07.2013	20.08.2013	11.10.2013		
79-й км р. Енисей 13.07.2010		0.780±0.24 0.976	0.844±0.25 0.624	0.526±0.25 <b>1.896</b>	0.539±0.18 <b>2.478*</b>	0.530±0.18 <b>2.611*</b>	
30.06.2014	0.755±0.26 0.939		0.670±0.25 1.320	0.645±0.18 1.971	0.655±0.19 1.813	0.642±0.18 1.988	
1.07.2013	0.850±0.24 0.612	0.398±0.19 <b>3.074*</b>		0.391±0.22 <b>2.768*</b>	0.405±0.25 <b>2.380*</b>	0.404±0.18 <b>3.311*</b>	
20.08.2013	0.882±0.18 <b>4.182*</b>	0.228±0.19 <b>4.063*</b>	0.221±0.18 <b>4.328*</b>		0.939±0.13 0.132	0.926±0.13 0.354	
11.10.2013	0.396±0.13 <b>3.355*</b>	0.396±0.25 <b>2.416*</b>	0.314±0.17 <b>4.032*</b>	0.809±0.31 0.616		0.961±0.11 0.354	
р. Тей 19.07.2011	0.439±0.18 <b>3.187*</b>	0.574±0.19 <b>2.241*</b>	0.328±0.17 <b>3.953*</b>	0.222±0.19 <b>4.095*</b>	0.392±0.24 <b>2.533*</b>		

сте и октябре (табл. 7). В июне (по числу особей:  $t_{st} = 1.623$ ;  $P > 0.05$ ; по биомассе:  $t_{st} = 0.889$ ;  $P \gg 0.05$ ) и июле (по числу особей:  $t_{st} = 1.151$ ;  $P > 0.05$ ) аллогенные и автогенные виды представлены примерно одинаково, но по биомассе в последнем случае доминировали автогенные виды ( $t_{st} = 2.058$ ;  $P < 0.05$ ); в августе и октябре по числу особей преобладали аллогенные виды ( $t_{st} = 8.854-12.213$ ;  $P \ll 0.001$ ), по биомассе автогенные и аллогенные виды ( $t_{st} = 1.180-1.645$ ;  $P > 0.05$ ) представлены статистически одинаково. В июне и июле по обоим показателям доминировали виды-специалисты (по числу особей:  $t_{st} = 7.809$ ;  $P \ll 0.001$ ; по биомассе:  $t_{st} = 26.997$ ;  $P \ll 0.001$ ); в августе и октябре по числу особей преобладали виды-специалисты ( $t_{st} = 10.115-15.681$ ;  $P \ll 0.001$ ), по биомассе в августе — виды-генералисты ( $t_{st} = 3.467$ ;  $P \ll 0.001$ ); в октябре по биомассе и те, и другие представлены примерно одинаково ( $t_{st} = 1.073$ ;  $P \gg 0.05$ ).

В июне вид-доминант — аллогенный специалист *D. phoxini*; в июле — автогенный специалист *G. aphyae*; в августе и октябре по числу особей преобладал *D. phoxini*, по биомассе — *T. nodulosus*.

Судя по величине индекса  $D_E$ , в августе и особенно в октябре сообщество испытывает сильный стресс, в июне и июле величина этого индекса соответствует критическому переходному значению (табл. 7).

Различия в величинах индекса Шеннона, рассчитанных по значениям биомасс, статистически недостоверны; по числу особей существенная разница отмечена между таковыми за октябрь и июнь, июль; значительны различия, но статистически недостоверны между индексами за август и июнь, июль (табл. 8).

В июне и октябре сообщество паразитов гольяна состояло из 2-х, в августе — 3-х групп видов, выделенных по соотношению биомасс. В июле точка, принадлежащая *M. musculi*, легла на границу между 2-й и 3-й группами видов (рис. 2).

В июне и июле значения всех индексов невысоки и таковые, рассчитанные по величинам биомасс и числу особей паразитов, имеют небольшую разницу. В августе и октябре значения индекса доминирования, полученные по величинам числа особей инвадентов, высоки, по значениям биомасс — низкие; величины индексов Шеннона и выравниваемости видов невысоки, это позволяет предположить, что компонентные сообщества паразитов гольяна в изучаемом районе несбалансированные.

Для уточнения сделанных наблюдений рассмотрим паразитофауну гольяна и структуру сообществ его паразитов из р. Енисей выше (79-й км р. Енисей) и ниже (р. Тея) г. Красноярска (табл. 2, 7; рис. 2).

В обоих случаях материал собран во 2-й декаде июля. У рыбы из русла р. Енисей на 79-м км нашли 8 (10) видов паразитов, у гольяна из р. Тея — 11. Общих видов 4. Различия по числу особей и биомассе видов в составе паразитофауны гольяна этих двух участков бассейна р. Енисей статистически достоверны (табл. 6). Их отличие от таковой из р-на г. Красноярска не столь существенно. Паразитофауна гольяна на 79-м км статистически достоверно отличается от таковой из участка в р-не г. Красноярска по числу особей в октябре, по биомассе в августе и октябре; значимые различия по биомассе совокупностей

Характеристики компонентных сообществ паразитов голяна из бассейна р. Енисей

Показатели	Даты и места отлова рыбы									
	13.07.2010	30.06.2014	1.07.2013	20.08.2013	11.10.2013	19.07.2011				
	79-й км р. Енисей	р. Енисей в черте г. Красноярска								
<i>I</i>	5	3	4	5	6	7				
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15				
Общее число видов паразитов	8	7	8	5	4	11				
Общее число особей паразитов	5054	279	521	67	72	3827				
Общее значение условной биомассы	921.2	47.3	98.9	42.1	26.7	595.7				
Количество автогенных видов	7	6	6	4	3	10				
Количество аллогенных видов	1	1	2	1	1	1				
Доля особей автогенных видов	0.475	0.358	0.603	0.075	0.042	0.020				
Доля биомассы автогенных видов	0.558	0.420	0.676	0.775	0.605	0.035				
Доля особей аллогенных видов	0.525	0.642	0.397	0.925	0.958	0.980				
Доля биомассы аллогенных видов	0.442	0.580	0.324	0.225	0.395	0.965				
Количество видов-специалистов	7	7	6	2	2	6				
Доля особей видов-специалистов	0.999	1.0	0.992	0.940	0.972	0.996				
Доля биомассы видов-специалистов	0.994	1.0	0.990	0.233	0.404	0.991				
Количество видов-генералистов	1	0	2	3	2	5				
Доля особей видов-генералистов	0.001	0	0.008	0.060	0.028	0.004				
Доля биомассы видов-генералистов	0.006	0	0.010	0.767	0.596	0.009				
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>		<i>G. arhyae</i>		<i>Diplostomum phoxini</i>					
Доминантный вид по значению биомассы	<i>G. arhyae</i>		То же		<i>T. nodulosus</i>		То же			
Характеристика доминантного вида	ал/с; ав/с	ал/с	ав/с	ал/с; ав/г	ал/с; ав/г	ал/с				
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.525	0.642	0.545	0.925	0.958	0.980				
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.519	0.580	0.623	0.745	0.587	0.965				
Выравненность видов по числу особей	0.416	0.517	0.467	0.227	0.158	0.053				
Выравненность видов по биомассе	0.424	0.544	0.446	0.424	0.549	0.084				
Индекс Шеннона по числу особей	0.865	1.007	0.970	0.365	0.219	0.126				
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.882	1.059	0.926	0.685	0.761	0.201				
Ошибка уравнений регрессии	0.192	0.291	0.104	—	—	0.139				
D <sub>F</sub>	0.019	0.061	—0.049	0.458	0.900	0.072				

**Примечание.** *D. phoxini* — *Diplostomum phoxini*; *G. arhyae* — *Gyrodactylus arhyae*; *T. nodulosus* — *Triaenophorus nodulosus*; ав — автогенный вид; г — вид-генералист.

Таблица 8

**Достоверность различий значений индекса Шеннона, характеризующего сообщества паразитов гольяна из разных районов бассейна р. Енисей**

Водоемы, их участки и даты отлова рыбы	79-й км р. Енисей 13.07.2010	Р. Енисей в черте г. Красноярска					Р. Тея 19.07.2011
		30.06.2014	1.07.2013	20.08.2013	11.10.2013		
79-й км р. Енисей 13.07.2010		0.559	0.443	1.785	<b>2.648*</b>	<b>3.948*</b>	
30.06.2014	0.582		0.128	1.369	<b>2.669*</b>	<b>3.277*</b>	
1.07.2013	0.140	0.458		1.933	<b>2.678*</b>	<b>3.606*</b>	
20.08.2013	0.659	1.363	0.846		0.459	0.863	
11.10.2013	0.464	1.283	0.676	0.337		0.387	
Р. Тея 19.07.2011	<b>2.332*</b>	<b>3.213*</b>	<b>2.612*</b>	1.853	<b>2.587*</b>		

**Примечание.**  $t_{sr}$  (пороговое значение критерия Стьюдента 2.042—2.048); \* — статистически достоверные различия.

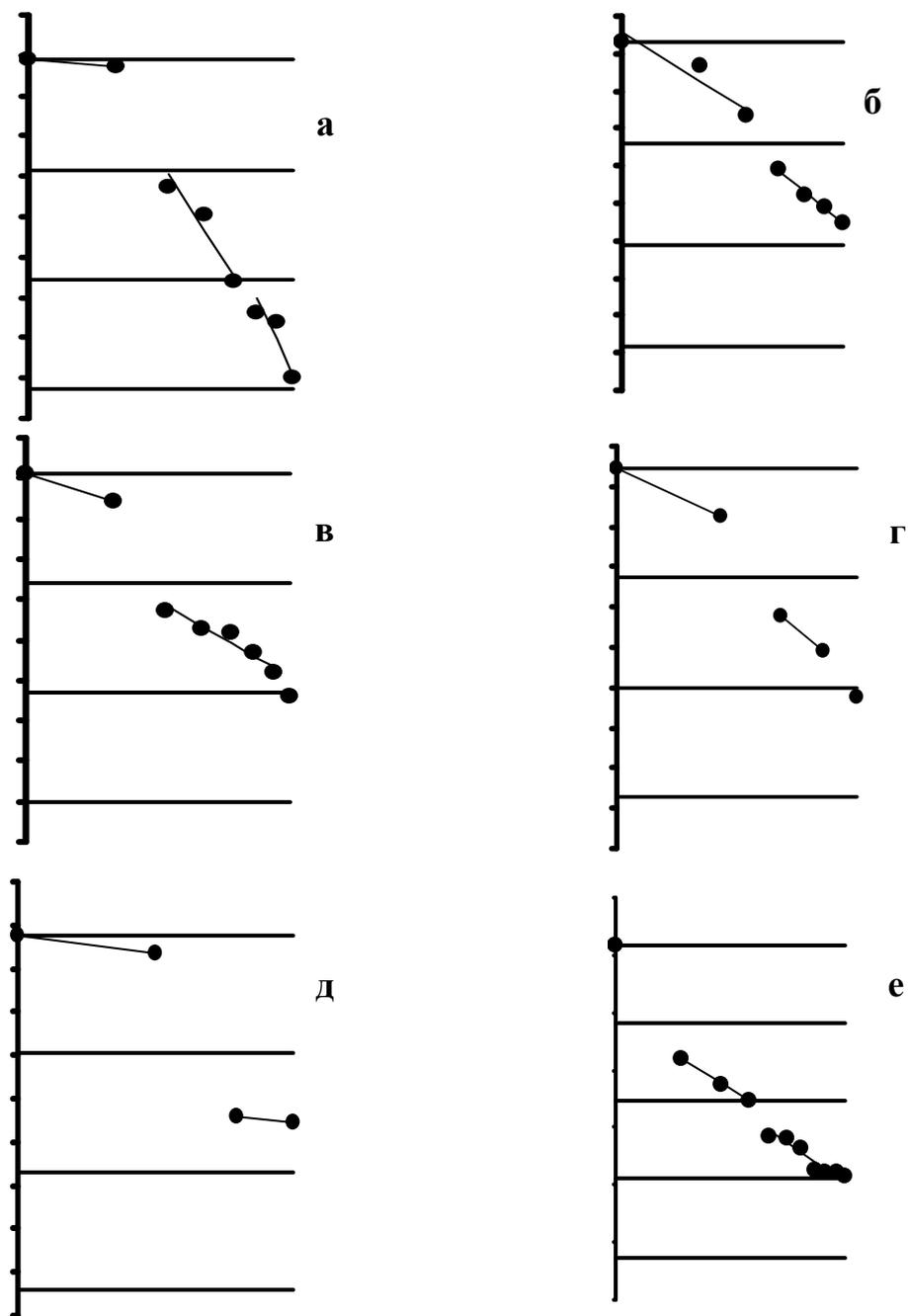


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов голяна из бассейна р. Енисей. Участок русла реки Енисей у порта Абакан (79-й км): а — рыба отловлена 13.07.2010; в черте г. Красноярска: б — 30.06.2014; в — 1.07.2013; г — 20.08.2013; д — 11.10.2013; русло р. Тей: е — 19.07.2011

паразитов из р. Тея и р-на г. Красноярска отмечались на протяжении всего срока наблюдений, по числу особей — только в июле (табл. 6). Сообщества инвадентов на 79-м км и из р. Тея отличаются существенно большим числом особей и их биомассой по сравнению с паразитарным комплексом из р. Енисей в р-не г. Красноярска. В сообществе паразитов из реки на 79-м км аллогенные и автогенные виды представлены примерно одинаково, в таковом из р. Тея доминируют аллогенные виды; в обоих сообществах достоверно преобладают виды-специалисты. В комплексе инвадентов из р. Тея по числу особей и биомассе лидирует аллогенный специалист *D. phoxini*; в р. Енисей на 79-м км по числу особей доминирует *D. phoxini*, по биомассе — автогенный специалист *G. aphyae*.

Компонентное сообщество паразитов гольяна из р. Тея по характеристикам является незрелым, находящимся в самом начале фазы разрушения или в конце фазы сформированности. Оно, как и сообщество видов из русла р. Енисей на 79-м км, образовано 3-мя группами видов выделенных по соотношению биомасс (рис. 2). Сообщество паразитов из р. Енисей на 79-м км, видимо, находится в конце фазы сформированности, на что указывают наличие 2-х видов-доминантов. Можно утверждать, что оно несбалансированно. Для обоих сообществ значение индекса  $D_E'$  близко критическому переходному значению, т. е. в обоих комплексах паразитов фазы разрушения и формирования, видимо, налегают друг на друга.

Действительно, с конца июня по конец ноября в кишечнике гольяна отмечены процеркоиды р. *Triaenophorus* Rudolphi, 1793, т. е. процесс заражения этими паразитами гольяна растянут во времени. В июле *D. borealis* представлен яйцекладущими и закончившими яйцекладку особями, *P. merus* — отмирающими, *A. isoporum* — молодыми червями. Максимум разнообразия и численности представителей р. *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 здесь приходится на конец июня — июль, на те же сроки, что и в бассейнах среднего течения р. Печоры [22] и р. Вычегды [16, 17], верхнего течения р. С. Двина [20, 23], где они в ряде случаев становятся доминантами [20].

## Заключение

Итак, компонентное сообщество паразитов гольяна в изучаемом районе незрелое (несбалансированное). Выделить его фазу сформированности не удалось.

В июне и июле значения всех индексов невысоки и таковые, рассчитанные по величинам биомасс и числу особей паразитов, имеют небольшую разницу.

У гольяна из р. Енисей наибольшее число видов паразитов нашли во 2-й декаде мая, июне и июле; наименьшее их число было в апреле, июне и августе. Максимальные значения числа особей паразитов зарегистрированы в 1-й декаде мая, в конце июня и начале июля; в мае, начале июля отмечена и наибольшая их биомасса; минимальные величины этих показателей были в апреле, августе и октябре. В сообществах паразитов гольяна доминируют виды-специалисты и аллогенные виды. Видом-доминантом во всех пунктах сбора материала на протяжении всего периода наблюдений был аллогенный специалист

*D. phoxini*; в начале июля 2013 г. в р-не г. Красноярска таковым стал автогенный специалист *G. aphyae*, в августе и октябре здесь по биомассе лидировал *T. nodulosus*; в июле 2010 г. в сообществе из р. Енисей на 79-м км по биомассе лидировал *G. aphyae*.

Сообщество паразитов гольяна из р. Тея и р. Енисей на 79-м км образовано 3-мя группами видов, выделенных по соотношению биомасс. В р-не г. Красноярска таковое представлено 2-мя группами инвадентов. Исключение составило состояние сообщества в августе 2011 г. и в июле и августе 2013 г. В 1-м случае выделилась одна группа видов, во 2-м — три.

В 2011 г. значения индекса Шеннона за 18 мая, рассчитанные по числу особей и величинам биомасс, существенно отличались от таковых за другие даты; в 2013—2014 гг. подобное отмечено между таковыми за июнь, июль и август, октябрь.

В апреле у сообщества паразитов гольяна из р. Енисей в р-не г. Красноярска величина индекса  $D_E'$  близка к критическому переходному значению, в мае его значение стремится к 1, затем в июне у комплексов паразитов из р. Енисей в р-не г. Красноярска и в июле у таковых из р. Тея, р. Енисей на 79-м км и в р-не г. Красноярска показатель возвращается к критическому переходному значению, а в августе, октябре и ноябре напряженность в сообществе вновь усиливается.

Таким образом, наиболее приемлемым для сравнительного анализа является состояние сообщества паразитов гольяна из р. Енисей, по крайней мере в р-не г. Красноярска, отмеченное в конце июня и в меньшей степени начале июля. В июле резко возрастает численность гиродактилюсов, но сообщество сохраняет состояние, близкое к сформированному.

*Работа является частью исследования, выполняемого по контракту № 2014/217 на выполнение государственных работ в сфере научной деятельности в рамках базовой части государственного задания Минобрнауки России.*

\* \* \*

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

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

3. Герман Ю. К. Структура сообществ паразитов непромысловых рыб в водоемах и водотоках бассейна реки Енисей : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ: Бурятский гос. университет, 2006. 22 с.

4. Герман Ю. К. Структура сообществ паразитов непромысловых рыб в водоемах и водотоках бассейна реки Енисей : дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ: Красноярский гос. университет, 2006. 167 с.

5. Герман Ю. К., Пронин Н. М. Паразитофауна и особенности сообщества паразитов гольяна обыкновенного *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus) рек Енисей и Кача // Паразитология. 2010. Т. 44. Вып. 1. С. 3—11.

6. Голикова Е. А. Экология паразитов гольяна обыкновенного и их сообществ в условиях малых рек бассейна Вычегды : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2005. 25 с.
7. Горбунова М. Н. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы // Уч. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1936. Т. 7. № 3. С. 5—30.
8. Денисенко С. Г., Барбашова М. А., Скворцов В. В., Беляков В. П., Курашов Е. А. Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу «разности выравненностей» ( $D_E'$ ) // Биология внутренних вод. 2013. № 1. С. 46—55.
9. Догель В. А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1958. С. 9—54.
10. Доровских Г. Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. 25 с.
11. Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2002. 50 с.
12. Доровских Г. Н. Методика мониторинга гидробиоценозов по структуре и видовому богатству сообществ паразитов рыб. Экологический мониторинг : учебно-методическое пособие. Сыктывкар: Сыктывкарский ун-т, 2002. С. 50—105.
13. Доровских Г. Н. Компонентные сообщества паразитов гольяна речного в бассейнах рек Печора, Мезень и в оз. Кривое на о. Колгуев // Тр. Коми научн. центра УрО РАН. 2002. № 170. С. 151—162.
14. Доровских Г. Н. Влияние пола гольяна *Phoxinus phoxinus* L. на состав паразитофауны и структуру компонентного сообщества паразитов // Паразитология. 2014. Т. 48. Вып. 4. С. 270—283.
15. Доровских Г. Н. Итоги изучения географической изменчивости паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.). 2. Водоемы севера восточно-европейской части России // Паразитология. 2016. Т. 50. Вып. 4. С. 303—324.
16. Доровских Г. Н., Голикова Е. А. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2004. Т. 38. Вып. 5. С. 413—425.
17. Доровских Г. Н., Голикова Е. А. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов молоди гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2009. Т. 43. Вып. 2. С. 161—171.
18. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Возраст хозяина и структура компонентных сообществ паразитов у гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2007. Т. 41. Вып. 4. С. 284—298.
19. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Изменение структуры компонентных сообществ паразитов с возрастом хозяина // Экология. 2008. Т. 39. № 3. С. 227—232.
20. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Сезонная динамика структуры сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне верхнего течения реки Северная Двина // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2009. № 3. С. 33—43.
21. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Методы сбора и обработки ихтиопаразитологических материалов : учебное пособие. Сыктывкар: Сыктывкарский ун-т, 2009. 131 с.

22. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов голяяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Печоры. 1 // Паразитология. 2011. Т. 45. Вып. 4. С. 277—286.
23. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Сезонная динамика структуры сообщества паразитов голяяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне реки Луза // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2011. № 9. С. 41—48.
24. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов голяяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Печоры. 2 // Паразитология. 2012. Т. 46. Вып. 3. С. 161—170.
25. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Итоги изучения географической изменчивости паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов голяяна *Phoxinus phoxinus* (L.). 1. Бассейны рек Камы и С. Двины // Паразитология. 2013. Т. 47. Вып. 2. С. 113—122.
26. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов голяяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из рек Море-ю и Кара и озера Кривое на острове Колгуев // Электронный научн. журн. «Арктика и Север». Архангельск: Северный (Арктический) федерал. ун-т им. М. В. Ломоносова. 2013. № 12. С. 166—172. (<http://narfu.ru/upload/iblock/ced/17.pdf>)
27. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов голяяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Печора. 3 // Паразитология. 2014. Т. 48. Вып. 1. С. 54—62.
28. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов голяяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Воркута // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2014. № 7. С. 42—49.
29. Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов голяяна *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) в условиях загрязнения водотока нефтью // Паразитология. 2015. Т. 49. Вып. 6. С. 412—427.
30. Доровских Г. Н., Седрисева В. А., Степанов В. Г., Бознак Э. И. Встречаемость опухолей у *Phoxinus phoxinus* (L.), их влияние на организм голяяна, его паразитофауну и компонентное сообщество его паразитов // Паразитология. 2006. Т. 40. Вып. 3. С. 225—243.
31. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Голикова Е. А., Вострикова А. В. Структура компонентных сообществ паразитов голяяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов // Паразитология. 2008. Т. 42. Вып. 4. С. 280—291.
32. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Вострикова А. В. Компонентные сообщества паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и голяяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из реки Печора // Паразитология. 2007. Т. 41. Вып. 5. С. 381—391.
33. 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 3-й (XXVI) междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера». Сыктывкар: Коми научн. центр УрО РАН, 2005. С. 39—85.

34. Доровских Г. Н., Терещенко В. Г. Опыт применения метода динамического фазового портрета для анализа структурных перестроек в компонентных сообществах паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2009. Т. 43. Вып. 1. С. 46—56.
35. Доровских Г. Н., Терещенко В. Г., Степанов В. Г. Количественный анализ сезонной динамики видовой структуры компонентного сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Печора // Паразитология. 2012. Т. 46. Вып. 2. 2012. С. 111—117.
36. Доровских Г. Н., Терещенко В. Г., Степанов В. Г. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов ерша из реки Вычегда // Паразитология. 2016. Т. 50. Вып. 1. С. 58—68.
37. Жохов Е. А. Сезонная динамика структуры сообщества кишечных гельминтов язя (*Leuciscus idus* L.) в Рыбинском водохранилище // Экология. 2003. № 6. С. 454—458.
38. Ивантер Э. В. Основы практической биометрии (введение в статистический анализ биологических явлений). Петрозаводск: Карелия, 1979. 94 с.
39. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с. (Magurran A. E. Ecological diversity and its measurement. London: Croom Helm., 1983. 170 pp.).
40. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 250 с.
41. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-ть, 1966. 376 с.
42. Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 1999. 50 с.
43. Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2000. Т. 34. Вып. 3. С. 196—209.
44. Русинек О. Т. Паразиты рыб озера Байкал : автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2005. 48 с.
45. Русинек О. Т. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 571 с.
46. Степанов В. Г. Экология паразитов гольяна гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.) и их компонентные сообщества в бассейнах рек северо-востока европейской части России : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: Ин-т биол. внутр. вод, 2007. 26 с.
47. Ченьшева Н. Б., Кузнецова Е. В., Воронин В. Н., Стрелков Ю. А. Паразитологическое исследование рыб : методическое пособие. СПб.: ГосНИОРХ, 2009. 20 с.
48. Чугунова Ю. К., Пронин Н. М. Компонентные сообщества паразитов и взаимодействие паразитофаун промысловых рыб реки Кача (бассейн Енисея) // Сибирский экологический журнал. 2011. № 1. С. 77—85.
49. Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part 1. Monogenea // Advances in Parasitology. 1977. Vol. 15. P. 133—199.
50. Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part IV. Adult Cestoda, Nematoda and Acanthocephala // Advances in Parasitology. 1982 Vol. 20. P. 1—292.
51. 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.