

УДК 639.3.09

**ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ  
ПАРАЗИТОФАУНЫ И СТРУКТУРЫ КОМПОНЕНТНЫХ  
СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ ГОЛЬЯНА *PHOXINUS PHOXINUS*  
(LINNAEUS). 2. ВОДОЕМЫ СЕВЕРА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ  
ЧАСТИ РОССИИ**

© Г. Н. Доровских

Сыктывкарский государственный университет,  
Октябрьский пр., 55, Сыктывкар, 167001  
E-mail: dorovskg@mail.ru  
Поступила 10.01.2016

Сбор материала произведен по общепринятой методике с 1992 по 2013 г. из оз. Кривое на о-ве Колгуев, рек Волонга, Шапкина, Колва, Море-Ю, Воркута, Кара, Хальмер-Ю, озер Никэрэматы (бассейн р. Кара) и Мерцемпертято (п-ов Ямал). Исследовали 436 экз. гольяна возраста 1+—3+. В исследованных водоемах, за исключением р. Колва, паразитофауна гольяна обеднена и в значительной степени носит случайный характер. В реках Колва и Шапкина компонентные сообщества его паразитов зрелые (сбалансированные, по: Пугачев, 1999). Эти сообщества паразитов гольяна состоят из 3 групп видов, выделенных по соотношению их биомасс. В реках Море-Ю, Воркута, Кара, Хальмер-Ю, озерах Никэрэматы (бассейн р. Кара), Кривое на о-ве Колгуев и, видимо, Мерцемпертято сообщества паразитов незрелые (несбалансированные). Эти сообщества паразитов гольяна состоят из 1—3 групп видов, выделенных по соотношению их биомасс. Характеристики сообществ паразитов из р. Волонга требуют уточнения. Прослежена связь состояний описанных паразитарных сообществ гольяна с геологическим возрастом (четвертичная история) территории.

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

Водоемы северо-востока европейской части России, в частности бассейны рек Печора, Мезень, Северная Двина и Кама, в ихтиопаразитологическом отношении изучены достаточно хорошо (Доровских, 2002а, 2011; Доровских и др., 2009; Доровских, Степанов, 2010, 2011а, б). Однако видовой состав паразитов рыб, в том числе гольяна *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), из наиболее северных водоемов указанного района, за исключением р. Воркуты (Доровских, Степанов, 2014а) и оз. Кривого на о-ве Колгуев (Доровских, 2001, 2002а, б), практически неизвестен. Между тем эти данные важны для решения вопросов происхождения и формирования гидрофауны и, в частности ихтиопаразитофауны указанной территории.

Ранее отмечено закономерное изменение индексов разнообразия компонентных сообществ паразитов рыб в географических координатах (Пугачев, 1999), прослежена связь состояний этих сообществ с геологическим возрастом (четвертичная история) территории (Доровских, 2002а). Показано, что в бассейне р. Камы, верховьях р. Вычегды, притоках верхнего течения р. Северной Двины, в русле р. Печоры в районе Печорской низменности паразитофауна половозрелого гольяна однородна, компонентные сообщества его паразитов зрелые (сбалансированные) (по: Пугачев, 1999), в июне они находятся в состоянии сформированности (Доровских, Степанов, 2009а, 2011в, 2013). Паразитофауна гольяна из р. Воркуты и оз. Кривое на о-ве Колгуев (Доровских, 2002а; Доровских, Степанов, 2014а) в значительной мере носит случайный характер, сообщества его паразитов незрелые (несбалансированные), в июле и августе в оз. Кривое на о-ве Колгуев они пребывают в состоянии сформированности, во 2-й половине августа—начале сентября в р. Воркуте в них протекают процессы разрушения и формирования. Однако этих сведений недостаточно для характеристики ихтиопаразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов гольяна из водоемов указанной территории.

Цель работы — показать закономерности изменения паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов рыб в направлении с юга на север. В этой публикации приведены данные по паразитофауне и сообществам паразитов гольяна из наиболее северных водоемов восточно-европейской части России из числа изученных.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала осуществлен с соблюдением методических основ изучения компонентных сообществ паразитов рыб (Пугачев, 1999; Доровских, 2002в; Доровских, Степанов, 2009б, 2013) с 1992 по 2013 г. из оз. Кривого на о-ве Колгуев; русла р. Волонга (впадает в восточную часть Чешской губы Баренцева моря) в ее верхнем (GPS: 67°07'47.3'' N, 48°30'46.8'' E) и нижнем (GPS: 67°06'04.5'' N, 48°11'39.3'' E) течении; верхнего течения р. Шапкина (берет начало из оз. Б. Шапкино и впадает в нижнее течение р. Печоры); среднего течения р. Колва (бассейн р. Уса — правый приток нижнего течения р. Печоры) из участка русла в районе Водозабора, расположенного на 1 км выше пос. Харьягинский (Ненецкий автономный округ, Заполярный р-н) и русла реки напротив названного поселка (GPS: 67°09' N, 56°43' E), находящегося в 167.3 км севернее г. Усинск; р. Море-Ю (GPS: 67°59' N, 59°46' E); р. Воркута (приток р. Усы) в районе шахты «Воркутинская», микрорайона «Рудник» и пос. Южный; р. Кара (GPS: 68°52' N, 64°51' E), ее притока Хальмер-Ю (GPS: 68°07' N, 64°42' E) и оз. Никэрэматы (GPS: 67°59'24'' N, 63°41'05'' E), лежащего в бассейне р. Силоваяха (приток р. Хальмер-Ю); оз. Мерцемпертято (GPS: 67°52'1'' N, 70°27'51'' E), расположенного в бассейне р. Еркутаяха в юго-западной части п-ова Ямал (рис. 1). Даты отлова рыбы и объемы выборки указаны в табл. 1 и 2. Возраст гольяна 1+—3+ с преобладанием 2+. Гольяна отлавливали в течение 10—20 мин и сразу фиксировали в 10%-ном растворе формалина в пластиковые бутылки. Обработка проб

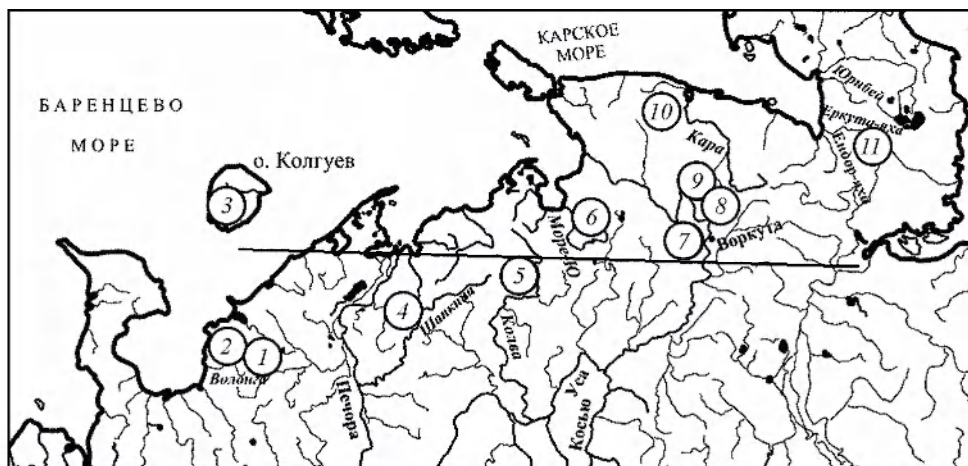


Рис. 1. Карта-схема района сбора материала.

1 — р. Волонга (верхнее течение); 2 — р. Волонга (нижнее течение); 3 — оз. Кривое на о-ве Колгуев; 4 — р. Шапкина; 5 — р. Колва, р-н Водозабор и пос. Харьягинск; 6 — р. Море-Ю; 7 — р. Воркута; 8 — оз. Никэрэматы; 9 — р. Хальмер-Ю; 10 — р. Кара; 11 — оз. Мерцемпертыто (бас. р. Еркута-яха, п-ов Ямал).

Fig. 1. Location of the sampling sites.

проведена общепринятыми методами (Быховская-Павловская, 1985) с учетом особенностей вскрытия рыб, фиксированных в формалине. В обязательном порядке на наличие паразитов просматривали осадок из емкостей, в которых хранилась рыба до вскрытия.

Возраст рыбы определен по чешуе и отолитам (Правдин, 1966).

Сравнение паразитофауны гольяна из разных водоемов и их участков проведено по набору видов и их представленности в сборах с использованием индекса общности Чекановского—Сёренсена в форме  $b$  ( $K_{CS}$ ), в котором исключено влияние различий в объеме сравниваемых коллекций (Песенко, 1982).

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

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 (Ивантер, 1979), а также значений индекса разнообразия Шеннона (Мэгарран, 1992) 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 (Денисенко и др., 2013).

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

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 гольяна из северных водоемов

Table 1. The parasite fauna of minnow from Northern reservoirs

Вид паразита	Р. Волонга		Бассейн р. Печоры			Оз. Мерцемпер- тято (бассейн р. Еркута-яха, п-ов Ямал) 28.06.2002 n = 15
	(верхнее течение) 27.07.2013 n = 15	(нижнее течение) 08.08.2013 n = 15	р. Шапкина 29.07.2003 n = 15	р. Колва		
				р-н Водозабора 26.07.1996 n = 29 (+129)	пос. Харьягинск 27.06.1992 n = 80	
<i>Thelohanellus oculileucisci</i> (Trojan, 1909)	—	—	—	6(19.3)	21(4.0)	—
<i>T. pyriformis</i> (Thelohan, 1892)	—	—	—	3(2.6)	—	—
<i>Myxidium macrocapsulare</i> Auerbach, 1910	—	—	—	—	1(0.2)	—
<i>Myxobolus bramae</i> Reuss, 1906	—	—	1(2.8)	—	—	—
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	—	—	1(0.13)	3(2.0)	8(0.4)	—
<i>M. muelleri</i> Butschli, 1882	—	—	—	3(0.2)	—	3(1.67)
<i>M. musculi</i> Keysselitz, 1908	—	—	—	+	—	12(2.07)
<i>Apiosoma</i> sp.	6(143.3)	2(37.5)	—	—	—	—
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	—	—	1(0.27)	—	3(0.1)	—
<i>Pellucidhaptor merus</i> (Zaika, 1961)	—	—	—	1(0.1)	—	—
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	?(0.8)	?(0.27)	?(0.47)	2(0.1)	8(0.3)	—
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	—	—	1(0.07)	1(0.04)	—	—
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	?(0.27)	1(0.07)	—	2(0.13)	2(0.1)	—
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	—	—	?(0.13)	+	—	—
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	—	?(0.13)	—	—	1(0.04)	—
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	1(0.07)	—	1(0.07)	1(0.04)	3(0.2)	—
<i>Schistocephalus nemachili</i> Dubinina, 1959	—	1(0.07)	—	—	—	—
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	—	3(0.33)	—	3(0.4)	—	—
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	—	—	—	—	2(3.0)	—
<i>P. elongatum</i> Nybelin, 1926	—	—	—	3(0.2)	—	—
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	—	—	15(7.87)	15(15.0)	40(3.8)	—
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845) larvae	—	—	8(1.80)	12(3.6)	42(13.0)	—

<i>Apatemon</i> sp. larvae	3(0.27)	3(0.33)	—	—	—	1(0.13)
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	8(2.8)	11(6.2)	—	7(3.0)	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	10(0.87)	5(0.7)	10(2.67)	9(1.6)	24(0.6)	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	2(0.27)	1(0.07)	—	—	5(0.2)	1(0.07)
<i>Argulus coregoni</i> Thorell, 1864	—	—	—	4(0.2)	5(0.2)	—

Примечание. Здесь и в табл. 2. За скобками — число зараженных данным видом паразита рыб; в скобках — индекс обилия; ? — паразиты собраны из осадка в материальной банке, в которой рыба хранилась до вскрытия; + — виды отмечены у гольяна из других его выборок из этого водоема.

Таблица 2

Паразитофауна гольяна из водоемов Заполярья

Table 2. The parasite fauna of the minnow from some reservoirs of the Polar Region

Вид паразита	Оз. Кривое (о-в Колгуев) 10.07.1992 n = 20	Р. Море-Ю 02.07.2004 n = 15	Р. Воркута (бассейн р. Усы, приток р. Печоры) 09.09.1997 n = 15 (+60)	Бассейн р. Кара		
				оз. Никэ- рэматы 07.08.2013 n = 15	р. Хальмер-Ю 26.07.2004 n = 18	р. Кара 24.08.2003 n = 10
<i>Myxobolus cybinae</i> Mitenev, 1971	—	—	1(0.20)	—	—	—
<i>M. lomi</i> Donee et Kulakowskaja, 1962	—	—	—	—	2(0.11)	—
<i>M. muelleri</i> Butschli, 1882	—	—	—	—	—	—
<i>M. muscoli</i> Keysselitz, 1908	—	1(0.07)	2(0.13)	—	—	2(0.8)
<i>Thelohanellus oculileucisci</i> (Trojan, 1909)	—	—	6(7.33)	—	—	—
<i>Trichodina</i> sp.	—	—	+	—	+	—
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	3(0.15)	1(0.07)	+	—	3(0.22)	—
<i>Pellucidhaptor merus</i> (Zaika, 1961)	—	—	+	—	—	—
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	1(0.05)	?(0.13)	+	?(0.27)	?(1.94)	—
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	1(0.05)	—	+	—	—	—
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	—	1(0.07)	—	—	—	—

Таблица 2 (продолжение)

Вид паразита	Оз. Кривое (о-в Колгуев) 10.07.1992 n = 20	Р. Море-Ю 02.07.2004 n = 15	Р. Воркута (бассейн р. Усы, приток р. Печоры) 09.09.1997 n = 15 (+60)	Бассейн р. Кара		
				оз. Никэ- рматы 07.08.2013 n = 15	р. Хальмер-Ю 26.07.2004 n = 18	р. Кара 24.08.2003 n = 10
<i>Gyrodactylus laevis</i> Malmberg, 1957	5(0.35)	—	—	—	?(0.11)	—
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	—	—	+	—	—	—
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	—	—	+	1(0.07)	?(0.11)	—
<i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder, 1800)	3(0.3)	—	—	—	—	—
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	—	1(0.07)	1(0.13)	1(0.07)	2(0.17)	—
<i>A. transversale</i> (Rudolphi, 1802)	1(0.05)	—	—	—	—	—
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	1(0.05)	—	1(0.07)	—	—	—
<i>P. elongatum</i> Nybelin, 1926	3(0.2)	—	—	—	—	—
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	20(74.7)	15(11.3)	15(224.80)	15(51.0)	18(63.8)	10(20.8)
<i>D. volvens</i> Nordmann, 1832 larvae	—	—	11(3.13)	—	—	—
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845) larvae	—	—	2(0.20)	—	4(0.9)	—
<i>Apatemon</i> sp.	—	—	—	5(0.47)	—	—
<i>Rhabdochona denudata</i> (Dujardin, 1845)	—	—	—	2(0.27)	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	—	1(0.13)	+	—	1(0.06)	4(2.2)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	—	—	+	—	—	—



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 (Денисенко и др., 2013).

Терминология, расчеты индексов и метод построения графиков, отражающих структуру компонентного сообщества паразитов, изложены в предыдущих публикациях (Доровских, 2002а, в; Доровских и др., 2007; Доровских, Степанов, 2009а, б).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

У гольяна из обследованных водоемов нашли от 3 до 24 видов паразитов (табл. 1, 2). Минимальное их число зарегистрировано у рыбы из русла р. Кара, на один вид больше у гольяна из оз. Мерцемпертьято — северо-восточной точке проведения работ. Наиболее богата его паразитофауна в р. Колва, протекающей в центре исследуемой территории, где у рыбы отметили 24 вида паразитов, в отдельных пунктах от 9 до 16 видов (Доровских, 2002а; Доровских, Степанов, 2015). В р. Волонга, юго-западном пункте сбора материала, разнообразие паразитофауны гольяна в разных участках составляет 8—10 видов. Всего здесь нашли 11 их видов.

Нет ни одного вида паразитов, который бы поражал гольяна во всех обследованных водоемах. В наибольшем числе пунктов найдены *Gyrodactylus aphyae* Malmberg, 1957 и *Diplostomum phoxini* Faust, 1918. Оба вида отсутствуют в оз. Мерцемпертьято, первого нет в р. Кара, хотя в западной части ее бассейна он имеется, а второго — в р. Волонга. Часть видов обнаружены только в одном из изученных водоемов. Это *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) и *Allocreadium transversale* (Rudolphi, 1802) в оз. Кривое; *Apiosoma* sp. и плероцеркоиды *Schistocephalus nemachili* Dubinina, 1959 в р. Волонга; *Myxobolus bramae* Reuss, 1906 — р. Шапкина; *Thelohanellus pyriformis* (Thelohan, 1892), *Myxidium macrocapsulare* Auerbach, 1910 и *Argulus coregoni* Thorell, 1864 — р. Колва; *Myxobolus cybinae* Mitennev, 1971 — р. Воркута; *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845) — оз. Никэрматы.

Такие виды как *Thelohanellus oculileucisci* (Trojan, 1909) и *Pellucidhaptor merus* (Zaika, 1961) встречены у рыбы только из водотоков, относящихся к бассейну р. Уса (реки Колва и Воркута); *Myxobolus musculi* Keysselitz, 1908 — у рыбы из рек Усинского бассейна и р. Море-Ю, верхнее и среднее течение которой расположено рядом с верхним течением р. Колва; метацицеркарии *Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845) — у рыбы из рек Колва, Шапкина, Воркута и Хальмер-Ю, притоки двух последних рек берут начало недалеко друг от друга; *Trichodina* sp. — у гольяна из рек Воркута и Хальмер-Ю; *Phyllodistomum folium* (Olbers, 1926) и *P. elongatum* Nybelin, 1926 обнаружены у гольяна из оз. Кривое, р. Колва и первый вид еще у рыбы из р. Воркута.

Сравним паразитофауну гольяна из разных водоемов и их участков по набору видов и их представленности по числу особей и биомассе с использованием индекса общности Чекановского—Сёренсена в форме  $b$  (табл. 3).

По этому показателю значимо различна паразитофауна гольяна из рек Волонга, Шапкина, Колва в районе пос. Харьягинск и оз. Мерцемпертято, статистически достоверно отличаются они и от таковых из прочих водоемов. Паразитофауна гольяна из р. Колва, отловленного в районе Водозабора, совпадает с таковой из рек Море-Ю и Кара, но отличается от комплексов паразитов из прочих водоемов и из р. Колва у поселка. Паразитофауна рыбы из р. Шапкина по числу особей паразитов похожа на таковую из р. Кара ( $K_{CS} = 0.58$ ;  $t_{st} = 1.826$ ;  $P > 0.05$ ), но по биомассе эти различия существенны ( $K_{CS} = 0.32$ ;  $t_{st} = 3.402$ ;  $P < 0.01$ ). Паразитофауна рыбы из р. Волонга и с учетом *Apiosoma* sp. статистически значимо отличается от таковой из оз. Кривое ( $K_{CS} = 0.001$ ;  $t_{st} = 7.398$ ;  $P < 0.001$ ), рек Колва ( $K_{CS} = 0.015$ ;  $t_{st} = 11.71$ ;  $P < 0.001$ ) и Шапкина ( $K_{CS} = 0.013$ ;  $t_{st} = 24.06$ ;  $P < 0.001$ ).

Комплексы паразитов гольяна из разных водоемов бассейна р. Кара (табл. 3), разных участков рек Воркута (Доровских, Степанов, 2014а) и Волонга без учета инфузорий (по числу особей:  $K_{CS} = 0.667 \pm 0.224$ ;  $t_{st} = 1.487$ ;  $P \gg 0.05$ ; по биомассе:  $K_{CS} = 0.803 \pm 0.179$ ;  $t_{st} = 1.101$ ;  $P \gg 0.05$ ) и с учетом инфузорий (по числу особей:  $K_{CS} = 0.855 \pm 0.137$ ;  $t_{st} = 1.057$ ;  $P \gg 0.05$ ; по биомассе:  $K_{CS} = 0.501 \pm 0.207$ ;  $t_{st} = 2.411$ ;  $P > 0.05$ ) статистически схожи между собой. Паразитофауна гольяна из исследованных участков русла р. Колва статистически различна.

Паразитофауна гольяна из р. Воркута и водоемов бассейна р. Кара не отличается от таковых из р. Море-Ю и оз. Кривое. Исключение составило значимое различие представленности паразитов по биомассе у рыбы из р. Море-Ю и оз. Никэрэматы.

Определение возраста паразитов показало, что черви *P. longicollis* и *A. transversale* из оз. Кривое, собранные особи *A. isoporum* (Looss, 1894) и *Dactylogyrus borealis* Nybelin, 1936 из рек Воркута и Хальмер-Ю находятся в состоянии яйцекладки, их матки забиты яйцами. В р. Волонга *A. isoporum* с яйцами в матке, у части его особей отмечен процесс яйцеобразования. Экземпляры *D. borealis* из р. Море-Ю полностью сформированы с округлыми яйцеклетками в яичнике, но к яйцекладке еще не приступали (?). В р. Воркута *P. merus* яйцекладущие, *P. folium* представлен молодыми особями. В реках Воркута, Волонга и оз. Мерцемпертято *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780) зрелые, как и *R. phoxini* в р. Волонга и *R. denudata* в оз. Никэрэматы. Все представители рода *Gyrodactylus* в исследованных водоемах были с зародышами.

В указанный временной период в анализируемых паразитарных сообществах процессы яйцекладки и отрождения личинок червями, отмирание паразитов генерации прошлого года рождения и заражение паразитами этого года рождения протекают одновременно, т. е. стадии формирования и разрушения сообщества налегают одна на другую.

Наибольшие значения числа особей и биомассы паразитов отмечены у гольяна из р. Воркуты, примерно в 2 раза более низкие величины этих показателей зарегистрированы у рыбы из оз. Кривое и р. Колва в точке Водозабора. Самые низкие величины числа особей и биомассы паразитов у



Таблица 3

Уровни значимости различий паразитофауны гольяна из разных водоемов Заполярья

Table 3. The significance level of differences between minnow parasite faunas from different reservoirs of the Polar Region

Водоемы и их участки	Оз. Кривое	Река		Оз. Никэр- рэматы	Река						Оз. Мер- цемпер- тято
		Море-Ю	Воркута		Хальмер- Ю	Кара	Шапкина	Колва		Волонга	
								водозабор	поселок		
Оз. Кривое		0.96 ± 0.08 0.525	0.92 ± 0.09 0.823	0.98 ± 0.06 0.344	0.99 ± 0.05 0.137	0.91 ± 0.28 0.311	0.49 ± 0.16 3.188*	0.31 ± 0.12 5.880*	0.12 ± 0.05 18.825*	0.01 ± 0.01 79.26*	0 0
Р. Море-Ю	0.92 ± 0.10 0.738		0.93 ± 0.10 0.722	0.96 ± 0.08 0.475	0.97 ± 0.08 0.364	0.93 ± 0.17 0.425	0.17 ± 0.06 12.858*	0.96 ± 0.09 0.386	0.17 ± 0.06 12.947*	0.02 ± 0.05 20.913*	0.03 ± 0.06 15.527*
Р. Воркута	0.86 ± 0.12 1.154	0.92 ± 0.11 0.759		0.92 ± 0.10 0.740	0.93 ± 0.10 0.710	0.91 ± 0.16 0.530	0.49 ± 0.16 3.155*	0.16 ± 0.05 15.887*	0.32 ± 0.12 5.698*	0.01 ± 0.03 32.012*	0.01 ± 0.02 39.975*
Оз. Никэр- рэматы	0.92 ± 0.18 0.406	0.12 ± 0.10 8.774*	0.92 ± 0.11 0.688		0.97 ± 0.07 0.419	0.91 ± 0.16 0.540	0.50 ± 0.16 3.042*	0.31 ± 0.12 5.871*	0.15 ± 0.05 15.943*	0.01 ± 0.03 27.309*	0.01 ± 0.09 10.520*
Р. Хальмер- Ю	0.95 ± 0.07 0.662	0.94 ± 0.11 0.553	0.93 ± 0.09 0.763	0.93 ± 0.11 0.592		0.91 ± 0.16 0.530	0.52 ± 0.17 2.847*	0.32 ± 0.12 5.501*	0.17 ± 0.06 13.621*	0.01 ± 0.03 34.260*	0 0
Р. Кара	0.86 ± 0.20 0.687	0.93 ± 0.11 0.668	0.86 ± 0.20 0.681	0.86 ± 0.19 0.686	0.86 ± 0.21 0.651		0.58 ± 0.23 1.826	0.94 ± 0.25 0.256	0.16 ± 0.10 8.613*	0.01 ± 0.03 36.815*	0.03 ± 0.10 9.104*
Р. Шапкина	0.26 ± 0.14 5.352*	0.38 ± 0.19 3.158*	0.28 ± 0.15 4.948*	0.28 ± 0.15 4.772*	0.28 ± 0.15 4.883*	0.32 ± 0.20 3.402*		0.35 ± 0.13 5.035*	0.19 ± 0.07 11.563*	0.25 ± 0.18 4.247*	0.02 ± 0.07 13.027*
Р. Колва (во- дозабор)	0.18 ± 0.09 8.573*	0.20 ± 0.10 7.746*	0.18 ± 0.10 8.149*	1.18 ± 0.09 8.488*	0.19 ± 0.10 7.967*	0.93 ± 0.24 0.280	0.20 ± 0.10 7.746*		0.41 ± 0.16 3.747*	0.01 ± 0.03 29.646*	0.01 ± 0.01 60.821*
Р. Колва (поселок)	0.09 ± 0.08 11.754*	0.27 ± 0.14 5.078*	0.29 ± 0.12 5.731*	0.18 ± 0.31 2.685*	0.22 ± 0.12 6.355*	0.09 ± 0.08 12.004*	0.27 ± 0.14 5.078*	0.37 ± 0.15 4.194*		0.04 ± 0.05 17.066*	0.01 ± 0.02 43.152*
Р. Волонга	0.01 ± 0.1 50.425*	0.02 ± 0.06 17.077*	0.02 ± 0.05 18.802*	0.01 ± 0.04 21.426*	0.03 ± 0.05 19.073	0.08 ± 0.03 28.125*	0.03 ± 0.06 17.005*	0.01 ± 0.04 25.965*	0.01 ± 0.04 25.992*		0.01 ± 0.03 33.041*
Оз. Мерцем- пертято	0 0	0.01 ± 0.03 28.325*	0.01 ± 0.01 89.196*	0.02 ± 0.07 19.118*	0	0.05 ± 0.13 7.283*	0.02 ± 0.07 13.027*	0.01 ± 0.02 45.100*	0.01 ± 0.02 44.295*	0.07 ± 0.13 6.962*	

Примечание. В числителе значение индекса общности Чекановского—Сёренсена в форме  $b$ ; в знаменателе —  $t_{st}$  (пороговое значение 2.447); \* — статистически значимые различия.

рыбы из оз. Мерцемпертято, несколько выше — в верхнем течении р. Волонга (табл. 4, 5). При учете *Apiosoma* sp. в составе сообщества паразитов гольяна из последнего водотока по числу особей оно идет следом за таковым из р. Воркута, а по биомассе делит 4—5-е место с комплексом видов из р. Хальмер-Ю.

По числу видов в исследуемых сообществах паразитов преобладают автогенные виды, виды-генералисты доминируют в таковых из р. Воркута и оз. Мерцемпертято, виды-специалисты — в сообществах из рек Хальмер-Ю, Шапкина и оз. Кривое.

По доле особей и биомассы аллогенные виды и виды-специалисты лидируют в водоемах, указанных в табл. 5. Автогенные виды первенствуют в оз. Мерцемпертято, реках Волонга и Колва, виды-генералисты — в оз. Мерцемпертято и р. Колва. В р. Шапкина аллогенные и автогенные виды представлены примерно одинаково (по числу особей:  $t_{st} = 1.048$ ;  $P > 0.05$ ; по биомассе:  $t_{st} = 1.722$ ;  $P > 0.05$ ), как и число особей у видов-специалистов и видов-генералистов ( $t_{st} = 0.584$ ;  $P \gg 0.05$ ), но по биомассе доминируют виды-генералисты ( $t_{st} = 7.028$ ;  $P < 0.001$ ).

Различаются анализируемые сообщества и по виду-доминанту. В водоемах, указанных в табл. 5, это аллогенный специалист *D. phoxini*; в р. Колва — автогенные генералисты, в районе Водозабора — *T. oculileucisci*; в районе пос. Харьягинск — *R. campanula*; в р. Шапкина — по числу особей лидирует аллогенный специалист *D. phoxini*, а по биомассе — автогенный генералист *M. bramae*; в оз. Мерцемпертято — автогенные генералисты, по числу особей *M. musculi*, а по биомассе — *M. muelleri* Butschli, 1882; в р. Волонга — автогенный специалист *Rhabdohona phoxini* Moravec, 1968. При учете *Apiosoma* sp. в составе паразитофауны гольяна из р. Волонга, в верховьях инфузории лидируют по числу особей и биомассе, в низовьях по числу особей.

Самые высокие значения индекса доминирования как по числу особей, так и биомассе, отмечены для сообществ паразитов из водоемов, перечисленных в табл. 5, низкие — у таковых из рек Колва и Шапкина и оз. Мерцемпертято, средние значения — у сообществ из р. Волонга (табл. 4). С учетом *Apiosoma* sp. в составе паразитофауны гольяна из последнего водотока индекс Бергера-Паркера, рассчитанный по числу особей паразитов, по своему значению равен таковому комплексов видов из водоемов, указанных в табл. 5, по биомассе — его величина несколько снижается.

Для сообществ из рек Колва и Волонга в верхнем течении и р. Шапкина отмечены наиболее высокие значения индекса Шеннона и выравненности видов, рассчитанные как по числу особей паразитов, так и их биомассе; у таковых из водоемов, перечисленных в табл. 5, самые низкие величины этих показателей; у сообществ из р. Волонга в нижнем течении и оз. Мерцемпертято — средние значения индекса Шеннона.

Величины индексов Шеннона, рассчитанные по числу особей и биомассе, наиболее сильно разнятся, хотя и статистически недостоверно ( $t_{st} = 0.552$ — $1.453$ ;  $P > 0.05$ ), у сообществ паразитов из р. Волонга. С учетом инфузорий эти различия более существенны (нижнее течение:  $t_{st} = 1.273$ ;  $P > 0.05$ ; верхнее:  $t_{st} = 2.024$ ;  $P > 0.05$ ; для  $P_{0.05}$  пороговое значение  $t_{st} = 2.120$ ). Меньшие расхождения величин индексов у паразитарных сообществ из оз. Кривое, р. Шапкина и оз. Никэрэматы ( $t_{st} = 0.478$ — $0.582$ ;

Таблица 4

Характеристики компонентных сообществ паразитов голяна из северных водоемов

Table 1. Characteristics of the parasite component communities of the minnow from northern reservoirs

Показатели	Р. Волонга		Р. Шапкина	Р. Колва		Оз. Мерцем-пертято (бассейн р. Еркута-яха, п-ов Ямал)
	верхнее течение	нижнее течение		р-н Водозабора	пос. Харьягинск	
Исследовано рыб	15	15	15	24	15	15
Общее число видов паразитов	7(8)	9(10)	10	16	14	4
Общее число особей паразитов	80(2230)	123(686)	244	1161/725.6*	667	59
Общее значение условной биомассы	42.7(145.0)	90.1(116.9)	70.1	308.1/192.6*	175.9	21.1
Количество автогенных видов	6(7)	7(8)	8	15	13	3
Количество аллогенных видов	1	2	2	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0.950(0.998)	0.951(0.991)	0.406	0.690	0.852	0.966
Доля биомассы автогенных видов	0.978(0.993)	0.847(0.882)	0.650	0.821	0.914	0.977
Доля особей аллогенных видов	0.050(0.002)	0.049(0.009)	0.594	0.310	0.148	0.034
Доля биомассы аллогенных видов	0.022(0.007)	0.153(0.118)	0.350	0.179	0.086	0.023
Количество видов специалистов	4	4	7	8	7	0
Доля особей видов специалистов	0.738(0.026)	0.813(0.146)	0.553	0.421	0.192	0
Доля биомассы видов специалистов	0.845(0.249)	0.812(0.626)	0.312	0.404	0.122	0
Количество видов генералистов	3(4)	5(6)	3	8	7	4
Доля особей видов генералистов	0.262(0.974)	0.187(0.854)	0.447	0.579	0.808	1.0
Доля биомассы видов генералистов	0.155(0.751)	0.188(0.374)	0.688	0.596	0.878	1.0
Доминантный вид по числу особей	<i>R. phoxini</i> ( <i>Apiosoma</i> sp.)	<i>R. phoxini</i> ( <i>Apiosoma</i> sp.)	<i>D. phoxini</i>	<i>T. oculileucisci</i>	<i>R. campanula</i>	<i>M. musculi</i>
Доминантный вид по значению биомассы	То же	<i>R. phoxini</i>	<i>M. bramae</i>	То же	То же	<i>M. muelleri</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с(ав/г)	ав/с(ав/г)	ал/с; ав/г	ав/г	ав/г	ав/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.525(0.964)	0.756(0.821)	0.484	0.397	0.507	0.525
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.760(0.706)	0.797(0.614)	0.537	0.412	0.531	0.570
Выравненность видов по числу особей	0.731(0.099)	0.448(0.821)	0.646	0.596	0.575	0.639
Выравненность видов по биомассе	0.461(0.418)	0.340(0.281)	0.568	0.624	0.584	0.667

Таблица 4 (продолжение)

Показатели	Р. Волонга		Р. Шапкина	Р. Колва		Оз. Мерцемпертято (бассейн р. Воркута-яха, п-ов Ямал)
	верхнее течение	нижнее течение		р-н Водо-забора	пос. Харья-гинск	
Индекс Шеннона по числу особей	1.422(0.206)	0.983(0.647)	1.487	1.654	1.518	0.886
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.897(0.870)	0.746(1.113)	1.308	1.729	1.540	0.925
Ошибка уравнений регрессии	0.293(0.049)	0.107(0.140)	0.185	0.260	0.162	0.369
Индекс $D_E$	-0.621(0.735)	-0.248(0.466)	-0.179	0.062	0.019	0.065

Примечание. В столбцах 2 и 3 в скобках приведены данные расчетов, полученные с учетом *Ariposoma* sp. Здесь и в табл. 5. *R. phoxini* — *Rhabdohona phoxini*, *D. phoxini* — *Diplostomum phoxini*, *M. bramae* — *Muxobolus bramae*, *T. oculitencisci* — *Thelohanellus oculitencisci*, *R. sampanula* — *Rhipidocotyle sampanula*, *M. muscui* — *Muxobolus muscui*, ав — автотенный вид, ал — аллотенный вид, с — вид-специалист, г — вид-генералист, \* — сделан перерасчет на выборку объемом 15 экз. гольяна.

$P > 0.05$ ), далее идут таковые из рек Море-Ю, Воркута, Колва в р-не Водозабора и р. Хальмер-Ю ( $t_{st} = 0.232-0.374$ ;  $P \gg 0.05$ ), более близки значения индексов у сообществ из оз. Мерцемпертято ( $t_{st} = 0.169$ ;  $P \gg 0.05$ ), р. Колва у поселка ( $t_{st} = 0.062$ ;  $P \gg 0.05$ ) и р. Кара ( $t_{st} = 0.024$ ;  $P \gg 0.05$ ).

Значения индекса Шеннона у сообществ паразитов гольяна из разных участков русла р. Воркута (Доровских, Степанов, 2014а), рек Волонга и Колва, водоемов, принадлежащих бассейну р. Кара, статистически не различаются (табл. 6).

Величины индекса Шеннона у сообщества паразитов гольяна из р. Шапкина статистически совпадают с таковыми, характеризующими комплексы видов из рек Волонга и Колва и по биомассе из оз. Мерцемпертято. Значения индекса разнообразия, рассчитанного по числу особей, у сообществ из р. Колва соответствуют величинам показателей комплексов видов из р. Волонга. Однако значения индекса, полученные на основе данных о биомассе паразитов, за исключением таковых, описывающих группировки видов из р. Колва у поселка и верхнего течения р. Волонга, статистически различаются.

Разнообразие сообществ из водоемов, указанных в табл. 5, а по биомассе и р. Волонга, статистически одинаково. С другой стороны, величина индекса Шеннона сообщества паразитов из р. Воркута совпадает со значениями показателей комплексов видов из оз. Кривое, р. Волонга в нижнем течении и водоемов бассейна р. Кара, а также с характеристиками, рассчитанными по биомассе для сообщества из оз. Мерцемпертято. Величины индекса Шеннона сообщества паразитов из р. Море-Ю статистически равны показателям, ха-

Таблица 5

Характеристики компонентных сообществ паразитов голяна из водоемов Заполярья

Table 5. Characteristics of the parasite component communities of the minnow from some reservoirs of the Polar Region

Показатели	Оз. Кривое	Р. Море-Ю	Р. Воркута	Бассейн р. Кара		
				оз. Никэрэматы	р. Хальмер-Ю	р. Кара
Исследовано рыб	20	15	15	15	18	10
Общее число видов паразитов	8	7	8	6	8	3
Общее число особей паразитов	1515/1136.3*	177	3540	782	930/775*	228/342*
Общее значение условной биомассы	239.2/179.4*	28.1	581.7	124.0	144.8/120.7*	36.1/54.2*
Количество автогенных видов	7	6	6	4	7	2
Количество аллогенных видов	1	1	2	2	1	1
Доля особей автогенных видов	0.013	0.045	0.034	0.013	0.038	0.126
Доля биомассы автогенных видов	0.042	0.078	0.100	0.041	0.053	0.117
Доля особей аллогенных видов	0.987	0.955	0.966	0.987	0.962	0.874
Доля биомассы аллогенных видов	0.958	0.922	0.900	0.959	0.947	0.883
Количество видов специалистов	5	4	2	3	6	1
Доля особей видов специалистов	0.995	0.977	0.953	0.985	0.995	0.874
Доля биомассы видов специалистов	0.966	0.955	0.890	0.954	0.992	0.883
Количество видов генералистов	3	3	6	3	2	2
Доля особей видов генералистов	0.005	0.023	0.047	0.015	0.005	0.126
Доля биомассы видов генералистов	0.034	0.045	0.110	0.046	0.008	0.117
Доминантный вид по числу особей	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	То же	То же	То же	То же	То же	То же
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.987	0.955	0.953	0.978	0.962	0.874
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.958	0.922	0.889	0.945	0.947	0.883
Выравненность видов по числу особей	0.044	0.135	0.113	0.075	0.095	0.411
Выравненность видов по биомассе	0.107	0.206	0.200	0.153	0.123	0.403
Индекс Шеннона по числу особей	0.092	0.262	0.234	0.135	0.197	0.452
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.222	0.400	0.415	0.274	0.256	0.443
Ошибка уравнений регрессии	0.075	0.145	0.053	0.007	0.084	0.246
Индекс $D_E^2$	0.144	0.163	0.200	0.178	0.065	-0.019

Таблица 6

Уровни значимости различий значений индекса Шеннона, характеризующего сообщества паразитов голяна из разных водоемов Заполярья

Table 6. Significance levels of differences in the value of the Shannon index characterizing parasite communities of the minnow from different reservoirs of the Polar Region

Водоемы и их участки	Оз. Кривое	Река		Оз. Никэрматы	Река							Оз. Мерцемпертято
		Море-Ю	Воркута		Хальмер-Ю	Кара	Шапкина	Колва		Волонга		
								водозабор	поселок	верхнее течение	нижнее течение	
Оз. Кривое		0.603	0.579	0.188	0.464	1.229	5.225*	4.834*	6.360*	5.145*	2.557*	3.817*
Р. Море-Ю	0.546		0.088	0.415	0.213	0.532	3.644*	4.358*	3.499*	3.521*	2.191*	2.141*
Р. Воркута	0.687	0.042		0.363	0.136	0.668	4.093*	4.936*	3.879*	3.976*	1.975	2.544*
Оз. Никэрматы	0.181	0.354	0.447		0.242	1.002	4.624*	5.565*	4.346*	4.522*	2.303*	3.134*
Р. Хальмер-Ю	0.135	0.439	0.562	0.062		0.808	4.429*	5.361*	4.164*	4.533*	2.139*	2.953*
Р. Кара	0.707	0.112	0.081	0.482	0.581		2.995*	3.650*	2.899*	2.861*	1.289	1.435
Р. Шапкина	3.609*	2.468*	2.721*	3.099*	3.466*	2.389*		0.545	0.089	0.205	1.281	2.170*
Р. Колва (водозабор)	5.716*	3.927*	4.472*	4.851*	5.517*	3.884*	1.342		0.411	0.776	1.769	2.995*
Р. Колва (поселок)	4.399*	3.112*	3.446*	3.928*	4.256*	3.047*	0.673	0.607		0.281	1.295	2.078*
Р. Волонга (верх)	2.002	1.253	1.334	1.706	1.898	1.161	1.088	2.390*	1.709		1.131	1.994
Р. Волонга (низ)	1.560	0.822	0.919	1.293	1.451	0.775	1.493	2.834*	2.117*	0.372		0.361
Оз. Мерцемпертято	2.880*	1.627	1.841	2.300*	2.713*	1.526	1.287	3.103*	2.080*	0.080	0.536	

Примечание. При  $P_{0.05}$  критическое значение  $t_{SI} = 2.042$ , \* — статистически достоверные различия.



рактизирующим комплексы паразитов из оз. Кривое, р. Воркута и водоемов бассейна р. Кара, а по биомассе и оз. Мерцемпертято.

Величины индекса Шеннона сообщества паразитов из оз. Мерцемпертято статистически равны таковым из рек Кара и Волонга, а по его значениям, полученным по данным о биомассе, еще и характеристикам комплексов видов из рек Воркута, Море-Ю и Шапкина.

В сообществе паразитов гольяна из русла р. Кара по соотношению биомасс выделяется 1 группа видов (рис. 2). Возможно, позже они разделятся на 2 группы. Во всяком случае, значения биомасс 2 видов лежат на границе между 1-й и 2-й группами. В этом случае «графическая структура» данного сообщества будет походить на таковые из р. Море-Ю и оз. Мерцем-

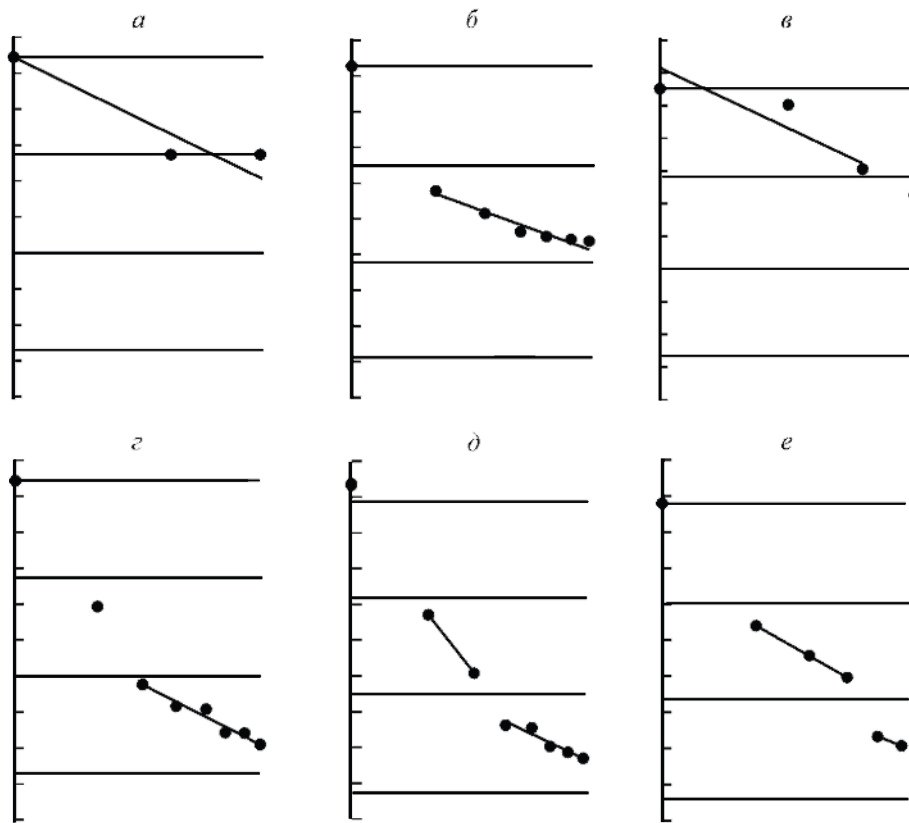


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из ряда водоемов Заполярья.

*a* — рыба отловлена 25.08.2003, р. Кара; *б* — 02.07.2004, р. Море-Ю; *в* — 28.06.2002, оз. Мерцемпертято (п-ов Ямал); *г* — 10.07.1992, оз. Кривое (о-в Колгуев); *д* — 26.07.2004, р. Хальмер-Ю; *е* — 07.08.2002, оз. Никэрматы; *ж* — 09.09.1997, реки Воркута, Волонга; *з* — 27.07.2013, верхнее течение (учтены *Apiosoma* sp.); *и* — 08.08.2013, нижнее течение (учтены *Apiosoma* sp.); *к* — 27.07.2013, верхнее течение (без *Apiosoma* sp.); *л* — 08.08.2013, нижнее течение (без *Apiosoma* sp.); *м* — 29.07.2003, реки Шапкина, Колва; *н* — 27.06.1992, р-н пос. Харьягинский; *о* — 26.07.1996, р-н водозабора. 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.

Fig. 2. Variation curves of conditional biomass values of minnow parasites from some reservoirs of the Polar region.

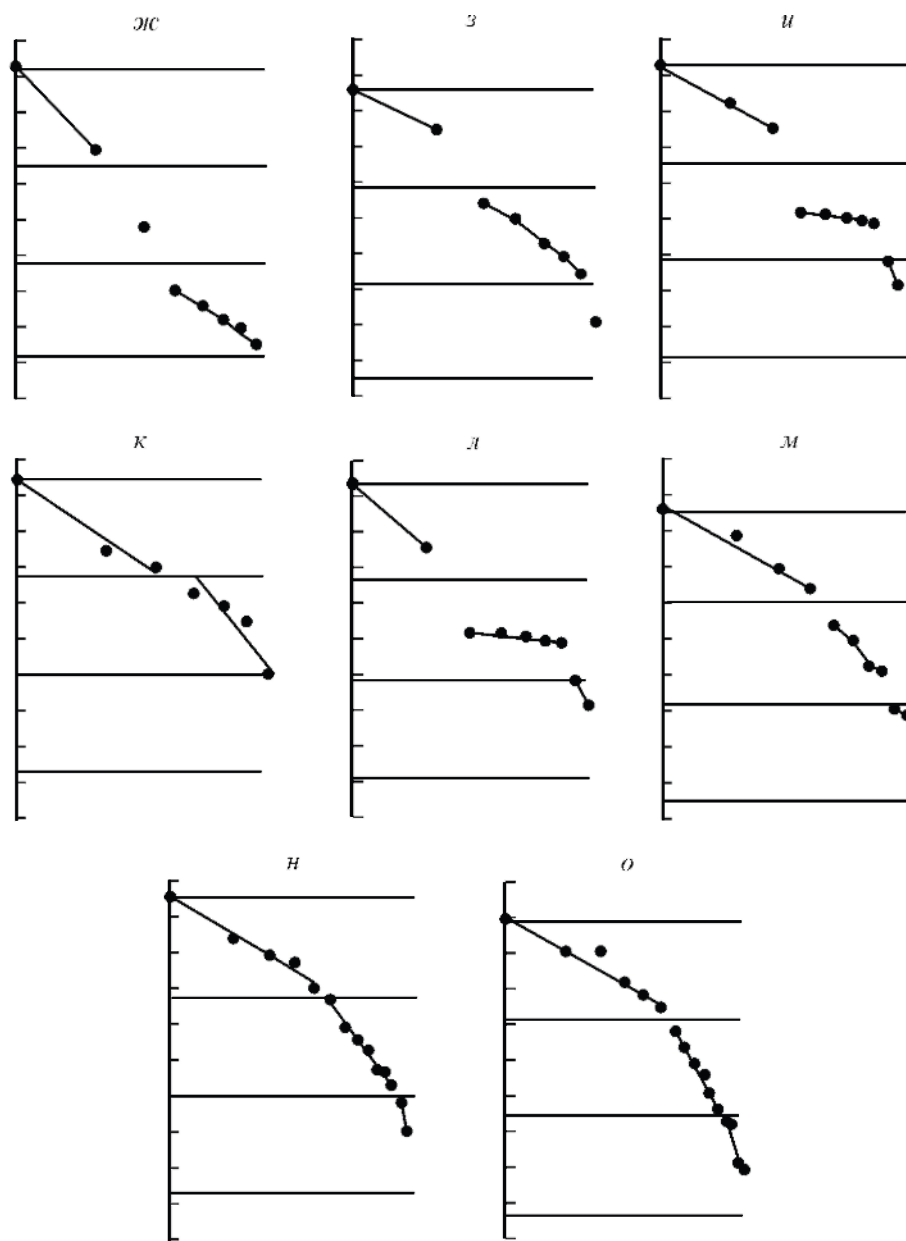


Рис. 2 (продолжение).

пертято, где виды делятся на 2 группы. В остальных сообществах по соотношению биомасс выделяется по 3 группы видов. Однако в таковых из оз. Кривое, р. Хальмер-Ю и оз. Никэрматы в 1-й группе содержится по 1 виду, рек Воркута и Волонга по 2—3, р. Шапкина — 4, р. Колва в районе поселка — 5, Водозабора — 6 видов. Суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек значений биомасс видов в составе сообществ, за исключением случая из оз. Мерцемпертято, меньше своего

критического значения 0.25 (Доровских, 2002а, в; Доровских, Степанов, 2009б, 2015).

«Графическая структура» сообществ паразитов гольяна из р. Волонга в случае, когда в их составе не рассматриваются инфузории, образована двумя группами видов, выделенных по соотношению их биомасс. Сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек значений биомасс видов в составе сообщества, остается ниже критического значения.

Обсуждаемые паразитарные сообщества, за исключением таковых из р. Волонга, незначительно различаются по величине  $D_E'$ , которые концентрируются вокруг нулевого значения (табл. 4, 5). У сообществ из р. Волонга значения этого критерия имеют отрицательные значения, с учетом инфузорий — положительные, в обоих случаях существенно отклоняясь в сторону своего возможного предела.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что сообщества паразитов гольяна из оз. Кривое, рек Море-Ю и Воркута, водоемов бассейна р. Кара характеризуются высокими значениями индекса Бергера-Паркера, низкими — индексов Шеннона и выравниваемости видов (табл. 5), что характерно для несбалансированных сообществ. В противоположность им сообщества из рек Колва и Шапкина имеют низкие величины индексов доминирования и выравниваемости видов по обилию, высокие — индексов Шеннона (табл. 4), т. е. являются сбалансированными. Характеристики сообщества паразитов из оз. Мерцемпертято требуют уточнения. Возможно, неудачно выбрано время сбора материала. Индексы разнообразия, характеризующие сообщества паразитов гольяна из р. Волонга, с учетом инфузорий или без них, частью соответствуют таковым зрелых сообществ, частью незрелых. Характеристики этих сообществ не подходят ни под одно из ранее сделанных описаний (Доровских, 2002а; Доровских, Голикова, 2004, 2009; Доровских и др., 2007, 2008; Доровских, Степанов, 2007, 2008; Буторина, Резник, 2015), лишь в какой-то мере напоминая таковые из ряда водоемов Приполярного Урала (Доровских, Степанов, 2014б). Эти отличия касаются видового состава паразитов, прежде всего наличия *Apiosoma* sp., доминирующих в сообществе не только по числу особей, но в верхнем течении и по биомассе, значительных различий величин индексов разнообразия, рассчитанных по данным о числе особей паразитов и их биомассе, величины  $D_E'$ . Если не учитывать наличия инфузорий в составе паразитофауны гольяна, то можно утверждать, что указанные сообщества находятся в условиях почти полного отсутствия стресса. При рассмотрении в их составе инфузорий можно заключить, что сообщества паразитов из р. Волонга, особенно в верхнем ее течении, пребывают в условиях значительного стресса, в низовьях — более умеренного. Однако на этой территории нет ни промышленных объектов, ни населенных пунктов, стоки которых могли бы вызвать загрязнение вод, поэтому объяснить описанный факт пока не представляется возможным.

Итак, в оз. Кривое, реках Море-Ю и Воркута, водоемах бассейна р. Кара и, вероятно, в оз. Мерцемпертято сообщества паразитов гольяна не-

зрелые; в реках Колва и Шапкина — зрелые; в р. Волонга сообщества паразитов с учетом инфузорий или без них частью соответствуют зрелым сообществам, частью — незрелым (рис. 1). Такое географическое распределение паразитарных сообществ, как мы ранее предположили (Доровских, 2002а, 2011), связано с историей становления гидрофауны исследуемой территории. Последняя в свою очередь обусловлена ледниковыми явлениями, захватившими эту территорию в четвертичный период. Сопоставим наши данные со сведениями, полученными геологами.

На п-ове Ямал сартанский (танамский) ледниковый пояс ( $18—20 \pm 2$  тыс. л. н.) лежит в зоне между  $65.5$  и  $67^\circ$  с. ш. и проходит по южному подножию Салехардских увалов (Гросвальд, 1983; Архипов, 2000), захватывая район проведения наших работ. Следовательно, в это время формироваться паразитофауна гольяна в оз. Мерцемпертято не могла.

На северо-востоке Европы поздневалдайский (полярный, осташковский) ледник в свою максимальную стадию ( $17—24$  тыс. л. н.) практически целиком покрывал территорию, ограниченную с юга реками Усой, Печорой и Цильмой, полностью преграждая сток на север (Гросвальд, 1983). Полярный ледник, распространяясь со стороны Пай-Хоя — Новая Земля и с шельфа Баренцева и Карского морей, небольшими языками заходил в долину р. Шапкиной в ее верхнем и среднем течении, а также перекрывал верхнее течение р. Колвы, оставляя долину р. Лаи свободной (Структура..., 1977; Гросвальд, 2009; Андреичева, 2002; Андреичева, Марченко-Вагапова, 2003). Здесь возникли приледниковые озера. Наиболее крупное из них, продолжавшее, вероятно, существовать и в голоцене, занимало Колвинскую депрессию (Квасов, 1975; Палеогеография..., 1982). Именно у гольяна из рек Колва и Шапкина найдены зрелые компонентные сообщества паразитов. Полная дегляциация района р. Колвы произошла в бореальном ( $8.5—8.0$  тыс. л. н.) или в конце пребореального ( $10.0—9.5$  тыс. л. н.) времени (Давыдова и др., 1992а).

В вепсовскую стадию ( $15—12$  тыс. л. н.) названная территория освободилась ( $18—12$  тыс. л. н.) от ледника, который отступил в нижнее течение Печоры (Давыдова и др., 1992б). Образовалось Нижне-Печорское озеро, сток которого проходил по сквозной долине в Чешскую губу, куда сбрасывались воды из озер водосборных бассейнов Северной Двины и Мезени (Чернов, 1953; Квасов, 1975). Видимо, не случайно характеристики компонентных сообществ паразитов гольяна из р. Волонга, впадающей в эту губу, не соответствуют ни одному из ранее сделанных описаний, осуществленных по материалам собранным из водоемов расположенных южнее и восточнее.

В начале беллинга ( $12$  тыс. л. н.) на востоке, в районах, прилегающих к Пай-Хою, продолжал сохраняться, несмотря на интенсивное таяние, Большеземельский ледниковый массив (Палеогеография..., 1982). Около  $10$  тыс. л. н. на рубеже позднего валдая и голоцена лед Карского центра погребал Печорскую низменность, север Западной Сибири и Таймыр (Гросвальд, 2009). Около или позже  $9$  тыс. л. н. северная часть Большеземельской тундры подверглась Мархидскому оледенению. Этим и объясняют большую длину правых притоков р. Усы, в том числе р. Колвы, и близость их водоразделов к Печорскому морю, а также относительно более короткое течение рек, впадающих непосредственно в Печорское море

(Чернов, 1953; Квасов, 1975). Именно в находящихся в этом районе оз. Кривое, рек Море-Ю и Воркута, водоемах бассейна р. Кара и оз. Мерцемпертято отмечены несбалансированные сообщества паразитов.

К северу от Мархидского лежит Вельтский или Мархида — 2-голоценовый моренный вал (Гросвальд, 1983), еще севернее — моренный пояс, образованный следующим (последним?) наступанием льда с шельфа, возраст которого близок 8.5 тыс. лет (Гросвальд и др., 1974; Tveranger et al., 1995). На п-ове Ямал к северу от 68° с. ш., от района озер Ярро-то и р. Еркутаяха, в бассейне которой расположено оз. Мерцемпертято, находится ямало-гыданский позднеледниковый краевой комплекс (Гросвальд, 1983; Архипов, 2000). Таким образом, сообщества паразитов гольяна из оз. Мерцемпертято и рек Море-Ю и Кара, в «графической» структуре которых отмечены по 2 группы видов, как раз находятся в этой зоне последнего (?) оледенения.

Закономерности в изменениях паразитофауны гольяна из водоемов севера Европейской России, Урала и п-ова Ямал в основных чертах повторяют закономерности, известные для некоторых отрядов амфибиотических насекомых (Pan'kov et al., 1996; Паньков, 2000) и моллюсков Pisidioidea (Овчанкова и др., 2015). Эти закономерности согласуются с реконструкциями флоро- и фауногенетических событий (обзор: Доровских, 2011), предложенных для наземной и водной биоты, и, вероятно, объясняются теми же палеоклиматическими факторами и миграционными процессами, имевшими место в позднем плейстоцене и голоцене. Суть этих процессов сводилась к заполнению «экологического вакуума», образующегося вслед за отступающим ледником.

Описанные наблюдения, с одной стороны, подтверждают заключение о том, что незрелые сообщества паразитов находятся на более молодых в геологическом отношении территориях, а зрелые — на более старых. С другой стороны, они требуют уточнения характеристик незрелых сообществ паразитов гольяна.

## ПОДДЕРЖКА ИССЛЕДОВАНИЯ

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.

## Список литературы

- Андреичева Л. Н. 2002. Плейстоцен европейского Северо-Востока. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН. 323 с.
- Андреичева Л. Н., Марченко-Вагапова Т. И. 2003. Развитие Природной среды и климата в антропогене на северо-востоке Европы. Сыктывкар: Геопринт. 24 с.
- Архипов С. А. 2000. Главные геологические события позднего плейстоцена (Западная Сибирь). Геология и геофизика. 41 (6): 792—799.
- Буторина Т. Е., Резник И. В. 2015. Фауна и структура сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* рек Южной Якутии. Паразитология. 49 (3): 145—159.
- Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. Ленинградское отделение. 122 с.

- Гросвальд М. Г. 1983. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука. 216 с.
- Гросвальд М. Г. 2009 Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания. Материалы гляциологических исследований. 106: 152 с.
- Гросвальд М. Г., Лавров А. С., Потапенко Л. М. 1974. Ледниковая стадия мархиды-вельт: Двойной сердж Баренцева ледникового щита? Материалы гляциологических исследований. 24: 173—188.
- Давыдова Н. Н., Делюсина И. В., Субетто Д. А. 1992а. Большеземельская тундра. История озер Восточно-Европейской равнины (История озер). СПб.: Наука. 35—45.
- Давыдова Н. Н., Квасов Д. Д., Раускас А. В., Саарсе Л. А. 1992б. Проблемы палеолимнологического районирования Восточно-Европейской равнины. История озер Восточно-Европейской равнины (История озер). СПб.: Наука. 12—18.
- Денисенко С. Г., Барбашова М. А., Скворцов В. В., Беляков В. П., Курашов Е. А. 2013. Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу «разности выравненностей» ( $D_E'$ ). Биология внутренних вод. 1: 46—55.
- Доровских Г. Н. 2001. Школа В. А. Догеля на северо-востоке европейской части России. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 329: С. 15—21.
- Доровских Г. Н. 2002а. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография). Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 50 с.
- Доровских Г. Н. 2002б. Компонентные сообщества паразитов гольяна речного в бассейнах рек Печора, Мезень и в оз. Кривое на о-ве Колгуев. Тр. КомиНЦ УрО РАН. 170: 151—162.
- Доровских Г. Н. 2002в. Методика мониторинга гидробиоценозов по структуре и видовому богатству сообществ паразитов рыб. Экологический мониторинг. Учебно-методическое пособие. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та. 50—105.
- Доровских Г. Н. 2011. Зоогеография паразитов рыб главных рек северо-востока Европы. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та. 142 с.
- Доровских Г. Н., Голикова Е. А. 2004. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.). Паразитология. 38 (5): 413—425.
- Доровских Г. Н., Голикова Е. А. 2009. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов молоди гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.). Паразитология. 43 (2): 161—171.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2007. Возраст хозяина и структура компонентных сообществ паразитов у гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.). Паразитология. 41 (4): 284—298.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2008. Зависимость структуры компонентных сообществ паразитов от возраста хозяина. Паразитология. 42 (2): 101—113.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2009а. Сезонная динамика структуры сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне верхнего течения реки Северная Двина. Рыбоводство и рыбное хозяйство. 3: 33—43.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2009б. Методы сбора и обработки ихтиопаразитологических материалов. Уч. пос. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та. 131 с.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2010. Паразитофауна рыб и рыбообразных из водоемов северо-востока европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та. 192 с.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2011а. Паразитофауна карповых рыб Cyprinidae Bonaparte, 1832 из водоемов северо-востока европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та. 186 с.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2011б. Паразитофауна окуневых рыб Percidae Cuvier, 1816 из водоемов северо-востока европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та. 168 с.



- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2011в. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Печоры. 1. Паразитология. 45 (4): 277—286.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2013. Итоги изучения географической изменчивости паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.). 1. Бассейны рек Камы и С. Двины. Паразитология. 47 (2): 113—122.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2014а. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Воркута. Рыбоводство и рыбное хозяйство. 7: 42—49.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2014б. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из водоемов западных склонов Приполярного Урала. Рыбоводство и рыбное хозяйство. 3: 47—56.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2015. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) в условиях загрязнения водотока нефтью. Паразитология. 49 (6): 412—427.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Голикова Е. А., Вострикова А. В. 2008. Компонентные сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов. Паразитология. 42 (4): 280—291.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Вострикова А. В. 2007. Компонентные сообщества паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae) и гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) из реки Печора. Паразитология. 41 (5): 381—391.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Шергина Н. Н. 2009. Паразитофауна и микобиота гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из водоемов северо-востока европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та. 114 с.
- Ивантер Э. В. 1979. Основы практической биометрии (введение в статистический анализ биологических явлений). Петрозаводск: Изд-во Карелия. 94 с.
- Квасов Д. Д. 1975. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука. 278 с.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с. (Magurran A. E. 1983. Ecological diversity and its measurement. London, Croom Helm. 170 p.).
- Овчанкова Н. Б., Паньков Н. Н., Шадрин Н. Ю. 2015. Фауна и зоогеографическая характеристика моллюсков надсемейства Pisidioidea севера и востока Европейской России. Вести. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о Земле. 25 (2): 126—134.
- Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет (Атлас-монография). 1982. М.: Наука. 156 с.
- Паньков Н. Н. 2000. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Гармония. 192 с.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 250 с.
- Правдин И. Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Пугачев О. Н. 1999. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография). Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 50 с.
- Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы. 1977. М.: Наука. 142 с.
- Чернов А. А. 1953. Четвертичные отложения. Производительные силы Коми АССР. 1. М.: Изд-во АН СССР. 181—219.
- Pan'kov N. N., Ivanov V. D., Novokshonov V. G. 1996. Caddisflies (Insecta: Trichoptera) of the Sylva River Basin, the Middle Urals. Russian Entomological Journal. 5 (1—4): 97—106.
- Tveranger J., Astakhov V. I., Mangerud J. 1995. The margin of the last Barents-Kara ice sheet at Markhida, northern Russia. Quaternary Research. 44 (3): 328—340.

RESULTS OF THE STUDY OF GEOGRAPHICAL VARIABILITY  
OF THE PARASITE FAUNA AND OF THE STRUCTURE OF COMPONENT  
COMMUNITIES OF MINNOW *PHOXINUS PHOXINUS* (LINNAEUS)  
PARASITES. 2. THE WATER BODIES OF THE NORTHEASTERN  
EUROPEAN RUSSIA

G. N. Dorovskikh

*Key words:* fish parasites, parasite fauna, component community, *Phoxinus phoxinus*, minnow.

SUMMARY

The material was collected according to commonly accepted methods in 1992—2013 from the following sites: the Lake Krivoye (Kolguev Island); Volonga, Schapkina, Kolva, More-Yu, Vorkuta, Kara, and Khalmer-Yu Rivers; Lakes Nikaramata (the Kara River basin) and Mercempertato (Yamal Peninsula). A total of 436 of the minnow *Phoxinus phoxinus* with age 1+—3+ were examined. In the examined water bodies, excluding the Kolva River, the parasite fauna of the minnow is impoverished, and, to a greater extent, possesses an occasional character. In rivers Kolpina and Shapkina Rivers, component communities of minnow parasites are mature (balanced, according to Pugachev, 1999). These minnow parasite communities consist of three groups of species separated according to the ratio of their biomasses. In More-Yu, Vorkuta, Kara, and Khalmer-Yu Rivers, and in Lakes Nikaramata, and probably, Mercempertato, parasite communities are immature (unbalanced). These minnow parasite communities consist of 1—3 groups of species separated according to the ratio of their biomass. Characteristics of communities from the Volonga River need clarification. Associations between the state of the described minnow parasite communities and their geological age (Quaternary history) are traced.

---