

УДК 576

**ПАРАЗИТАРНЫЕ СООБЩЕСТВА РЕЧНОГО ГОЛЬЯНА
(PHOXINUS PHOXINUS L.)**

© О. Н. Пугачев

В статье приводятся данные о структуре и разнообразии паразитарных сообществ речного гольяна с использованием материалов, полученных в результате полного паразитологического обследования рыб.

Последние несколько лет ознаменовались повышенным интересом к изучению сообществ паразитов, чему в немалой степени способствовало широкое внедрение вычислительной техники в практику паразитологических исследований. Доступность и сравнительная легкость проведения самых сложных статистических расчетов позволяют в настоящее время поставить изучение сложных сообществ, каковыми являются сообщества паразитов, на строго математическую основу. Сдерживающим фактором служит недоступность первичных данных, которые должны лежать в основе подобного рода работ. К сожалению, эти данные практически не публикуются и автору не известны доступные компьютерные банки данных, содержащие эту информацию. Целый ряд публикаций, посвященных данному вопросу, базируется либо на ограниченном первичном материале, либо на сравнительно небогатых опубликованных фаунистических данных (Kennedy *et al.*, 1986; Esch *et al.*, 1988; Guegan, Kennedy, 1993; Kennedy, Guegan, 1994; Kennedy, Bush, 1994, и др.). Тем не менее были сделаны весьма значимые и важные для понимания природы паразитарных сообществ и процессов в них выводы и сформулирован ряд гипотез, которые требуют более тщательного рассмотрения с привлечением разнообразных первичных данных.

Речной гольян широко распространен в Европе и Северной Азии — от Испании до Анадыря и бассейна Амура (включая систему оз. Ханка). На Камчатке отсутствует, но имеется в реках Охотского побережья (Берг, 1949). Он предпочитает холодные и чистые с большим содержанием кислорода и каменистым или песчаным дном водоемы. Широкий ареал и экологические характеристики речного гольяна делают его хорошей моделью для изучения паразитарных сообществ, особенно сообществ, не подвергающихся значительному антропогенному воздействию. Кроме того, паразитофауна речного гольяна достаточно разнообразна, имеется целый ряд узкоспецифичных видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили результаты полных паразитологических вскрытий 72 экз. речного гольяна из рр. Анадыря, Охоты, Колымы, Селенги (в месте впадения р. Орхон), верховьев Толы (приток Селенги). Кроме того, для сравнительного анализа паразитарных сообществ привлечены литературные данные по паразитам речного гольяна из рр. Печа и Туломы на Кольском п-ове (Шульман,

1983), Пяозера (Румянцев, Пермяков, 1994) и р. Каменной в Карелии (Иешко и др., 1982). При этом 595 рыб в р. Печа были вскрыты Шульманом (1983) в течение круглого года. Выбор литературных данных определялся, прежде всего, единством методов отбора материала (полное паразитологическое вскрытие по Догелю) и сравнимой квалификацией исследователей, что особенно важно при вовлечении в анализ систематических групп паразитов трудных для обнаружения и определения.

В соответствии с уже сложившимися подходами к описанию паразитарных сообществ (Bush, Holmes, 1986; Holmes, Price, 1986 и др.) в данной работе используются следующие понятия: инфрасообщество (infracommunity) - все паразиты отдельной особи хозяина; компонентное сообщество (component community) - сумма инфрасообществ в данной популяции хозяина; составное сообщество (compound community) - все паразитарные сообщества в экосистеме. Все виды паразитов подразделены на две группы (Lincoln e.a., 1982): аллогенные - использующие рыб в качестве промежуточных хозяев и достигающие половой зрелости в других позвоночных животных (обычно в птицах или млекопитающих) и автогенные - достигающие половой зрелости в рыбах. Для сравнения инфрасообществ по разнообразию использовался индекс Бриллюэна

$$H_B = \frac{(\ln N! - \sum \ln n_i!)}{N}$$

являющийся разновидностью индекса Шеннона для выборок, все особи в которых могут быть принципиально подсчитаны. Выравненность видов по обилию оценивалась с помощью следующего индекса

$$E = \frac{H_B}{H_{B_{\max}}}$$

где

$$H_{B_{\max}} = 1 / N \ln \left(\frac{N!}{\{[N/S]!\}^{1-r} \{([N/S]+1)!\}^r} \right)$$

$[N/S]$ - целая часть числа, $r = N - S[N/S]$. Поскольку в данном случае количество видов и особей является неслучайной величиной, то каждое отличное значение индекса Бриллюэна считается автоматически значимым.

Компонентные сообщества по разнообразию сравнивались при помощи индекса Шеннона

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

где p_i - относительное обилие i -го вида равно n_i/N . Выравненность видов в сообществе по обилию рассчитывалась по формуле $E=H'/\ln S$. Варiances индекса Шеннона рассчитывалась по формуле

$$\text{Var}H' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} - \frac{S-1}{2N^2}$$

Оценка достоверности различий между значениями индекса Шеннона для двух сообществ вычислялась при помощи критерия Стьюдента

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{(\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2)^{1/2}}$$

Количество степеней свободы

$$df = \frac{(\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2)^2}{[(\text{Var}H'_1)^2 / N_1] + [(\text{Var}H'_2)^2 / N_2]}$$

Для выявления отношений доминирования видов в сообществах использовался непараметрический индекс доминирования Бергера-Паркера $d=N_{\max}/N_T$, где N_T - общее количество паразитов в сообществе и N_{\max} - общее число особей доминантного вида, который отражает долю доминантного вида в сообществе. Для оценки

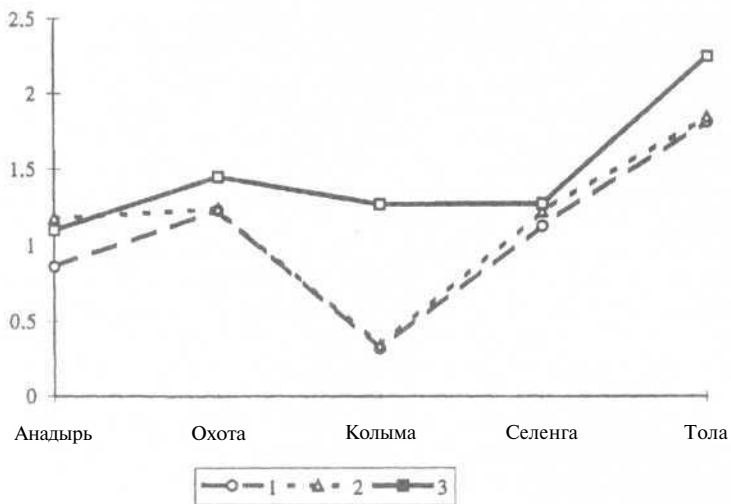


Рис. 1. Значения индекса Бриллюэна при расчете с использованием численности паразитов (1), индекса обилия (2) и интенсивности заражения (3).

По оси абсцисс — водоемы, из которых взяты выборки; расположены по направлению с севера на юг; по оси ординат — значения индекса Бриллюэна.

Fig. 1. Values of Brillouin index calculated with total parasite number (1), abundance (2) and intensity (3).

Abscissa — sample sites situated from the north to south; ordinate — values of Brillouin index.

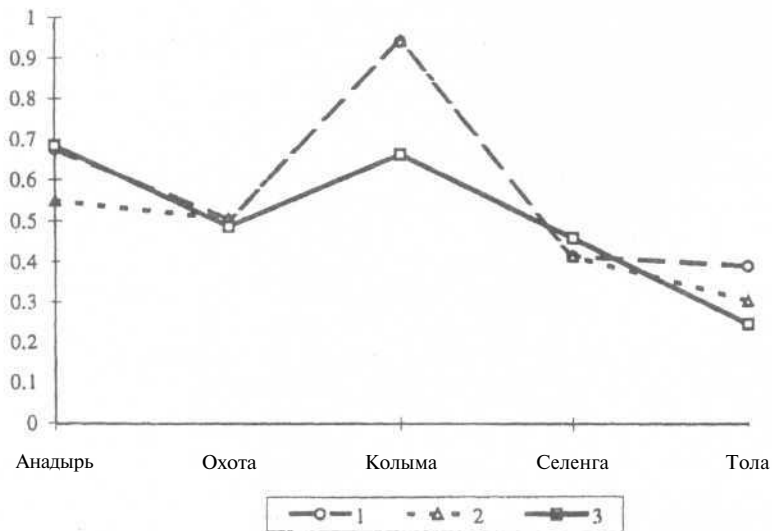


Рис. 2. Значения индекса доминирования Бергера—Паркера при расчете с использованием численности паразитов (1), индекса обилия (2) и интенсивности заражения (3).

По оси абсцисс — водоемы, из которых взяты выборки; расположены по направлению с севера на юг; по оси ординат — значения индекса Бергера—Паркера.

Fig. 2. Values of Berger—Parker dominance index calculated with total parasite number (1), abundance (2) and intensity (3).

Abscissa — sample sites situated from the north to south; ordinate — values of Berger—Parker index.

сходства между инфра- и компонентными сообществами использовался индекс сходства по Hulbert (1978)

$$C_{xy} = \sum_i \min(p_{xi}, p_{yi}),$$

где $p_{xi} = X_i/X$ — доля i -го вида в сообществе X и $p_{yi} = Y_i/Y$ — доля i -го вида в сообществе Y , который учитывает не только наличие или отсутствие вида в сообществе, но и его численность. Индекс сходства определялся для каждой пары инфрасообществ (или индивидуумов хозяев) отдельно, после вычисления его среднее значение. Сравнение компонентных сообществ осуществлялось сходным образом на основе суммарной численности каждого вида, которая для литературных данных вычислялась путем умножения индекса обилия на количество исследованных рыб или средней интенсивности заражения на количество зараженных рыб. Для оценки сходства между инфрасообществами и компонентными сообществами без учета численности видов паразитов применялся индекс Жаккара.

Выбор индексов определялся, с одной стороны, необходимостью сравнения полученных результатов с уже имеющимися в литературе данными по структуре паразитарных сообществ (Esch e. a., 1988; Kennedy e. a., 1986, и др.), а с другой, тем, что эти индексы весьма часто используются при исследовании сообществ разнообразных групп животных (Magurran, 1983). Необходимость использования литературных данных, особенно для анализа компонентных сообществ, предопределила необходимость специального исследования поведения индексов Бриллюэна и Бергера—Паркера при расчете с использованием численности видов, средней интенсивности и индекса обилия — наиболее обычных показателей, встречающихся в паразитологической литературе. Результаты свидетельствуют о том, что для расчета можно пользоваться численностью видов или их индексами обилия, при этом значения индексов весьма сходны, и наоборот, при использовании средней интенсивности инвазии значения индексов весьма отличны (рис. 1, 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего у речного голяна зарегистрировано 37 видов многоклеточных паразитов (табл. 1). Только 7 видов не представлено в нашем материале. 12 из них являются специалистами, т. е. встречающимися или только у речного голяна или у других представителей рода *Phoxinus* и близких филогенетически к ним *Oreoleuciscus*. Все они представлены почти исключительно моногенами, кроме *Diplostomum phoxini*. 21 вид представлен широко распространенными генералистами, среди которых имеются представители всех систематических групп, кроме моногений. Среди генералистов преобладают трематоды (10 видов). Некоторые виды отнесены к генералистам, так как на личиночной стадии не проявляют какой-либо строгой специфичности, например личинки *Raphidascaris acus* и плероцеркоиды *Triaenophorus nodulosus*. Один вид (*Gyrodactylus dulmaae*), типичный паразит *Nemacheilus*, отнесен нами к группе «захваченных специалистов».

Более 60 % рыб было заражено 2 видами (*Diplostomum phoxini* и *Raphidascaris acus*). Это так называемые «core species». 7 видов заражали рыб с экстенсивностью 10—60 %. Среди них 5 «специалистов» и 2 «генералиста». Остальные виды встречались с частотой гораздо меньшей 10 %, в том числе и половина всех специалистов. Столь низкая доля часто встречающихся видов определяется выборкой из р. Печа.

Предварительные исследования зависимостей между параметрами, используемыми для описания паразитарных сообществ, показали их определенную взаимосвязь. Так, для инфрасообществ индекс Бриллюэна и индекс доминирования Бергера—Паркера связаны достоверной отрицательной связью ($r = -0.984$, $p < 0.01$, $n = 66$), что отражает реальную связь между разнообразием сообщества и доминированием: чем более разнообразно сообщество, тем ниже доминирование. Индекс Бриллюэна связан

Таблица 1

Зараженность речного голяна (*Phoxinus phoxinus*) многоклеточными паразитамиTable I. Metazoan parasites of *Phoxinus phoxinus* from different localities

Вид	Характеристика вида	Место исследований									
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Dactylogyrus borealis</i>	AB/C	0	7.1 (0.29)	0	0	53.3(1)	5.4 (0.07)	6.6 (0.06)	13.3 (0.1)	27 (0.3)	0
<i>Dactylogyrus phoxini</i>	AB/C	0	0	13 (0.13)	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pellucidhaptor merus</i>	AB/C	0	14.3 (0.14)	0	0	66.7 (3.4)	28.7 (0.8)	6.6 (0.06)	0	0	0
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	AB/C	0	21.4 (0.21)	0	40 (0.47)	86.7 (3.87)	13.1 (1.1)	20 (0.2)	100 (73.7)	0	0
<i>Gyrodactylus dulmaae</i>	AB/C3	0	0	0	0	7.7 (0.07)	0	0	0	0	0
<i>Gyrodactylus laevis</i>	AB/C	0	0	0	0	7.7 (0.2)	3.2 (0.09)	0	0	0	0
<i>Gyrodactylus llewellyni</i>	AB/C	0	7.0 (0.07)	0	0	13.3 (0.2)	0	0	0	0	0
<i>Gyrodactylus longoacuminatus</i>	AB/Г	0	0	0	0	7.7 (0.07)	0	0	0	0	0
<i>Gyrodactylus macronychus</i>	AB/C	0	0	0	0	80 (3.73)	13.9 (0.6)	0	93.3 (29.8)	20 (0.6)	29.3 (1)
<i>Gyrodactylus magnificus</i>	AB/C	0	14.3 (0.29)	0	0	80 (20.2)	23 (1.6)	0	80 (30.7)	13 (0.2)	39.6(1.5)
<i>Gyrodactylus minimus</i>	AB/C	0	0	0	0	20 (0.47)	0	0	0	0	0
<i>Gyrodactylus pannonicus</i>	AB/C	0	7.1 (0.07)	0	0	7.7 (0.13)	0	0	0	0	0
<i>Gyrodactylus phoxini/limnaeus</i>	AB/C	0	14.3 (0.21)	0	7.7 (0.07)	80 (2.6)	11.6(0.2)	20 (0.3)	13.3(1.8)	7 (0.1)	29.3 (0.9)
<i>Paradiplozoon</i> sp.	AB/Г	0	0	0	7.7 (0.07)	0	0	0	0	0	0
<i>Ligula intestinalis</i>	АЛ/Г	7.7 (0.08)	0	0	0	7.7 (0.4)	0.5 (0.005)	0	0	0	0
<i>Proteocephalus exiguus</i> (pl.)	AB/Г	7.7 (0.46)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl.)	AB/Г	0	0	0	0	0	0.2 (0.002)	0	0	0	0
<i>Allocreadium transversale</i>	AB/Г	23.1 (1)	0	7.7 (0.07)	0	0	47.9 (1)	46.6 (0.9)	40 (0.6)	0	29.3 (0.5)
<i>Diplostomum commutatum</i>	АЛ/Г	100 (10.7)	0	0	0	0	7.3 (0.09)	0	0	0	0
<i>Diplostomum phoxini</i>	АЛ/С	69.2 (31.38)	0	20 (3.47)	40 (1.73)	73 (13.5)	96.1 (123.4)	93.3 (148.3)	100 (107.1)	27 (0.5)	0
<i>Diplostomum spathaceum</i>	АЛ/Г	7.7 (0.23)	0	40 (1.2)	0	0	0	0	0	87(3)	0
<i>Diplostomum</i> sp.	АЛ/Н	0	0	0	7.7 (0.2)	0	14.2 (0.3)	0	6.6 (0.3)	0	0

<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	АЛ/Г	30.8 (17)	0	7.7 (0.07)	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	АЛ/Г	0	0	0	0	0	46.2 (1.4)	0	6.6 (0.06)	0	0
<i>Parasymphylodora marke-witschi</i>	АВ/Г	23 (0.77)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	АВ/Г	7.7 (0.31)	0	0	0	0	0	6.6(0.1)	0	0	0
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	АВ/Г	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19.8 (0.5)
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	АВ/Г	7.7 (0.08)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tylodelphys clavata</i>	АЛ/Г	7.7 (0.15)	0	0	0	0	10 (0.08)	0	0	13 (0.3)	0
<i>Camallanus lacustris</i>	АВ/Г	0	0	0	0	0	0.2 (0.002)	0	0	0	0
<i>Capillaria tomentosa</i>	АВ/Г	0	7.0 (0,36)	0	0	7.7 (0.07)	0	0	0	0	0
<i>Contraecaecum</i> sp. (1)	АЛ/Г	0	0	0	0	0	0.3 (0.008)	0	0	0	0
<i>Haplonema hamulatum</i> (1)	АВ/Г	0	0	0	33.3 (1.8)	80 (16.6)	0	0	0	0	0
<i>Raphidascaris acus</i> (1)	АВ/Г	0	78.6(27.1)	13.3 (0.13)	0	0	78.3 (5.0)	93.3 (13)	86.6 (9.7)	80 (8)	9.9(0.1)
<i>Rhabdochona denudata</i>	АВ/Г	0	0	0	0	0	0.5 (0.02)	0	0	0	0
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	АВ/Г	0	7.0 (0.07)	7.7 (0.07)	0	0	2.5 (0.05)	6.6 (0.4)	26.6 (0.3)	0	0
<i>Argulus foliaceus</i>	АВ/Г	0	0	0	0	0	0.2 (0.002)	0	0	7 (0.1)	0

Примечание. АВ — автогенный вид, АЛ— аллогенный вид, С— «специалист», Г— «генералист», СЗ — «захваченный специалист», Н — вид с неизвестной приуроченностью. Здесь и в табл. 3, 5: I — р. Охота, II — р. Колыма, III — р. Анадырь, IV — р. Селенга, V — р. Тола, VI — р. Печа, VII — Верхнетулумское водохранилище, VIII — Нижнетулумское водохранилище, IX — оз. Пяозеро, X — р. Каменная. Первая цифра — экстенсивность заражения, в скобках — индекс обилия.

Таблица 2

Характеристики инфрасообществ речного голяна

Table 2. Characteristics of the parasite infracommunities of *Phoxinus phoxinus*

Показатели	р. Охота	р. Колыма	р. Анадырь	р. Селенга	р. Тола
Исследовано рыб/заражено	13/13	14/13	15/11	15/14	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита	0.15	0.29	0.53	0.67	0
Количество видов (min—max) $\bar{X} \pm s. e.; \sigma$	11(1-5) 2.92±0.88; 1.27	10(1-4) 1.92±0.61; 0.83	7(1-3) 1.45±0.01; 0.78	6(1-4) 1.43±0.38; 0.82	16(5-11) 6.73± 1.74; 1.73
Количество особей (min—max) $\bar{X} \pm s. e.; \sigma$	810(10-206) 62.3± 17.2; 57.1	403(6-102) 31 ±8.6; 25.6	85(1-39) 7 ± 2.11; 10.96	65(1-30) 4.6±1.2; 7.4	997(20-159) 66.5 ±17.2; 35.4
Количество АВ видов (min—max) $X \pm s. e.; \sigma$	5(0-2) 0.77±0.21; 0.8	10(1-4) 1.92±0.61; 0.83	4(0-2) 0.54±0.16; 0.65	4(0-2) 0.93±0.25; 0.59	13(4-10) 5.93±1.53; 1.61
Доля особей АВ видов (min—max) $\bar{X} \pm s. e.; \sigma$	(0-0.27) 0.08 ±0.02; 0.1	1	(0-1) 0.24±0.07; 0.37	(0-1) 0.67± 0.18; 0.42	(0.5-1) 0.76±0.2; 0.16
Количество АЛ видов (min—max) $\bar{X} \pm s. e.; \sigma$	6(1-3) 2.15±0.6; 0.77	0	3 (0-2) 0.91 ±0.27; 0.51	2(0-2) 0.5±0.13; 0.63	3(0-1) 0.8±0.21; 0.4
Доля особей АЛ видов (min—max) $X \pm s. e.; \sigma$	(0.73-1) 0.92±0.25; 0.1	0	(0-1) 0.76±0.23; 0.37	(0-1) 0.33±0.09; 0.42	(0-0.5) 0.24±0.06; 0.16
Количество С видов (min—max) $X \pm s. e.; \sigma$	1(0-1) 0.69±0.13; 0.46	6(1-3) 0.85±0.29; 1.03	2(0-2) 0.45 ±0.2; 0.65	3 (0-2) 1±0.15; 0.55	11(3-8) 5.67±0.37; 1.44
Доля особей С видов (min—max) $X \pm s. e.; \sigma$	(0-0.96) 0.43 ±0.09; 0.34	(0-1) 0.1 ±0.07; 0.26	(0-1) 0.31±0.13; 0.42	(0-1) 0.7±0.11; 0.4	(0.3-1) 0.79±0.05; 0.18
Количество Г видов (min—max) $X \pm s. e.; \sigma$	10(1-4) 2.23 ±0.09; 1.05	3(0-2) 1 ±0.11; 0.39	5(0-3) 1±0.22; 0.74	2(0-2) 0.46±0.17; 0.63	4(0-2) 1±0.17; 0.65
Доля особей Г видов (min—max) $X \pm s. e.; \sigma$	(0.04-1) 0.57±0.09; 0.34	(0-1) 0.9 ±0.07; 0.26	(0-1) 0.69±0.13; 0.42	(0-1) 0.3±0.11; 0.4	(0-0.7) 0.21±0.05; 0.18
Доминантный вид	Dp	Ra	Dp	Hh	Gm
Характеристика доминантного вида	АЛ/С	АВ/Г	АЛ/С	АВ/Г	АВ/С
Сходство между инфрасообществами C_{xy} (min—max) $X \pm s. e.; \sigma$	(0.023-1) 0.4±0.03; 0.31	(0-1) 0.68 ±0.05; 0.44	(0-1) 0.22±0.05; 0.36	(0-1) 0.21±0.03; 0.33	(0.042-0.869) 0.46±0.05; 0.2
Сходство между инфрасообществами по Жаккару (min—max) $X \pm s. e.; \sigma$	(0.17-1) 0.41 ±0.02; 0.19	(0-1) 0.34±0.03; 0.27	(0-1) 0.19±0.04; 0.32	(0-1) 0.21±0.03; 0.31	(0.11-0.86) 0.51±0.01; 0.15
Сходство между инфрасообществами (АВ) C_{xy} (min—max) $X \pm s. e.; \sigma$	(0-1) 0.195±0.06; 0.33	(0-1) 0.68 ±0.05; 0.44	(0-1) 0.027±0.02; 0.15	(0-1) 0.18±0.04; 0.34	(0.046-0.797) 0.448±0.02; 0.4

Таблица 2 (продолжение)

Показатели	р. Охота	р. Колыма	р. Анадырь	р. Селенга	р. Тола
Сходство между инфра-сообществами (АЛ) C_{xy} (min—max) $\bar{X} \pm s.e.; \sigma$	(0.023-1) 0.44±0.04; 0.34	0	(0-1) 0.251±0.05; 0.41	(0-1) 0.215±0.05; 0.4	(0-1) 0.524±0.05; 0,19
Сходство между инфра-сообществами (С) C_{xy} (min—max) $\bar{X} \pm s.e.; \sigma$	+	(0-0.5) 0.079±0.03; 0.15 n=7	(0-1) 0.486±0.21; 0.5 n=4	(0-1) 0.43±0.06; 0.45 n=11	(0.022-0.834) 0.474±0.02; 0.19 n=15
Сходство между инфра-сообществами (Г) C_{xy} (min—max) $\bar{X} \pm s.e.; \sigma$	(0.029-1) 0.447±0.03; 0.3 n=13	(0-1) 0.833±0.05; 0.38 n=12	(0-1) 0.381±0.08; 0.46 n=9	(0-1) 0.9±0.04; 0.13 n=5	(0.25-1) 0.866±0.03; 0.28 n=12
Индекс Бергера—Паркера (min—max) $\bar{X} \pm s.e.; \sigma$	(0.33-1) 0.78±0.22; 0.18	(0.5-1) 0.93±0.26; 0.13	(0.67-1) 0.91±0.04; 0.14	(0.53-1) 0.91±0.04; 0.15	(0.29-0.929) 0.47±0.05; 0.18
Выровненность (min—max) $\bar{X} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.969) 0.49±0.08; 0.31	(0-0.909) 0.22±0.07; 0.26	(0-1) 0.22±0.1; 0,38	(0-1) 0.23±0.1; 0.37	(0.16-0.91) 0.72±0.05; 0.18
Индекс Бриллюена (min—max) $\bar{X} \pm s.e.; \sigma$	(0-1.071) 0.5±0.1; 0.35	(0-0.682) 0.15±0.05; 0.18	(0-0.624) 0.14±0.07; 0.23	(0-0.957) 0.14±0.07; 0.27	(0.241-1.766) 1.21±0.09; 0.35

Примечание. АВ — автогенные виды; АЛ — аллогенные виды. С — специалист, Г — генералист. Dp — *Diplostomum phoxini*; Ra — *Raphidascaris acus* (1); Hh — *Haplonema hamulatum* (1); Gm — *Gyrodactylus magnificus*; + — сходство в данном случае не подсчитывалось, так как обнаружен только один вид-специалист.

достоверной положительной связью как с числом паразитов на особи хозяина ($r = 0.407$, $p < 0.01$, $n = 66$), так и с количеством видов на особи хозяина ($r = 0.92$, $p < 0.01$, $n = 66$). В то же время индекс Бергера—Паркера связан с этими параметрами достоверной отрицательной связью, причем более сильно — с числом видов на особи хозяина ($r = -0.268$, $p < 0.05$; $r = -0.815$, $p < 0.01$, $n = 66$). Численность паразитов и количество видов связаны достоверной положительной связью ($r = 0.565$, $p < 0.01$, $n = 66$). Если исключить из объединенной выборки особей, у которых был обнаружен только один вид паразита, т. е. $NB = 0$ и $d = 1$, то установленные зависимости сохраняются, кроме связи вышеупомянутых индексов с численностью паразитов на особи хозяина. На уровне компонентных сообществ сохраняются отмеченные выше отношения только между индексами Шеннона и Бергера—Паркера ($r = -0.965$, $p < 0.01$, $n = 10$) и между численностью паразитов и числом видов ($r = 0.789$, $p < 0.01$, $n = 10$). Индекс сходства не был скоррелирован ни с одним из индексов и параметров. Не обнаружено достоверных корреляций индексов Бриллюена, Шеннона и Бергера—Паркера с географическими характеристиками мест исследований (широтой, высотой, высотой местности над уровнем моря). Незначительная корреляция обнаружена между индексом Бергера—Паркера и широтой ($r = 0.551$, $p = 0.098$, $n = 10$). Основные характеристики инфра- и компонентных сообществ представлены в табл. 2, 3.

ОБСУЖДЕНИЕ

Инфрасообщества. Практически все показатели демонстрируют значительную изменчивость (табл. 2), что в свою очередь свидетельствует о том, что инфрасообщества паразитов речного гольяна не отличаются стабильностью и предсказуемостью. Следует отметить, что сходство инфрасообществ по видам «генералистам»

Таблица 3

Характеристики компонентных сообществ речного голяна

Table 3. Characteristics of the parasite component communities of *Phoxinus phoxinus* (based on abundance)

Показатели	Водоёмы Северной Азии					Кольский п-ов			Карелия	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Исследовано рыб	13	14	15	15	15	595	15	15	15	11
Общее число видов паразитов	11	10	7	6	16	21	9	11	9	6
Общее число особей паразитов	810	403	85	65	997	80383	2450	3712	198	50
Количество автогенных видов	5	10	4	4	13	14	8	8	6	6
Количество аллогенных видов	6	0	3	2	3	7	1	3	3	0
Доля особей автогенных видов	0.04	1	0.08	0.55	0.79	0.07	0.09	0.58	0.71	1
Доля особей аллогенных видов	0.96	0	0.92	0.45	0.21	0.93	0.91	0.42	0.29	0
Количество видов «специалистов»	1	7	2	3	12	8	5	6	5	3
Доля видов «специалистов»	0.5	0.05	0.68	0.52	0.99	0.94	0.91	0.96	0.13	0.74
Количество видов «генералистов»	10	3	5	3	4	13	4	5	4	3
Доля видов «генералистов»	0.5	0.95	0.32	0.48	0.01	0.06	0.09	0.04	0.87	0.26
Характеристика доминантного вида	АЛ С	АВ Г	АЛ С	АВ Г	АВ С	АЛ С	АЛ С	АЛ С	АЛ Г	АВ С
Доминантный вид	Dp	Ra	Dp	Hh	Gm	Dp	Dp	Dp	Ds	Gm
Индекс Бергера—Паркера	0.505	0.938	0.673	0.409	0.303	0.904	0.908	0.421	0.611	0.333
Выровненность E	0.516	0.151	0.495	0.693	0.663	0.149	0.166	0.595	0.565	0.897
Индекс Шеннона H	1.237	0.348	0.964	1.242	1.837	0.455	0.365	1.427	1.241	1.607

Примечание. Dp — *Diplostomum phoxini*, Ds — *Diplostomum spathaceum*, Gm — *Gyrodactylus magnificus*, Hh — *Haplonema hamulatum* (1), Ra — *Raphidascaris acus* (1). I-X — обозначения водоёмов такие же, как в табл. 1.

Таблица 4

Встречаемость доминантных видов (процент инфрасообществ, в которых данный вид доминировал)

Table 4. Frequency of dominance (%) of parasite species in infracommunities

Доминантный вид	Характеристика	Охота	Колыма	Анадырь	Селенга	Тола	В целом
<i>Diplostomwn phoxini</i>	АЛ/С	69		28	36	40	36
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	АВ/Г		85			10	21
<i>Gyrodactylus magnificus</i>	АВ/С		7.5			40	12
<i>Diplostomum spathaceum</i>	АЛ/Г			45	9		8
<i>Diplostomum commutatum</i>	АЛ/Г	31					6
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	АВ/С				20	10	6
<i>Haplonema hamulatum</i> (1.)	АВ/Г				28		6
<i>Dactylogyrus phoxini</i>	АВ/С			9			1
<i>Ichthyocotylunus pileatus</i>	АЛ/Г			9			1
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	АВ/Г			9			1
<i>Paradiplozoon</i> sp.	АВ/Н				7		1
<i>Capillaria tomentosa</i>	АВ/Г		7.5				1

выше, чем по видам «специалистам», за исключением инфрасообществ из рек Анадырь и Охота. Это же характерно и для индекса сходства по аллогенным видам, за исключением р. Колымы. В табл. 4 приведены данные о встречаемости доминантных видов. Среди наиболее часто встречающихся доминантов «генералисты» и «специалисты» представлены практически одинаковым числом видов. Однако возглавляют список личиночные формы трематод, которые могут накапливаться в течение длительного времени. Даже «специалист» *G. magnificus*, обладающий высоким репродуктивным потенциалом (живорождение, простой жизненный цикл), но коротким сроком индивидуальной жизни, занимает лишь третье место. Таким образом, можно сделать вывод о том, что на уровне инфрасообществ способность к доминированию не определяется такими характеристиками вида паразита, как «генералист» — «специалист» и «аллогенный» — «автогенный». Скорее всего, вследствие того места, которое речной голяян занимает в структуре ихтиоценоза, следует ожидать наиболее частого доминирования личиночных форм гельминтов (трематод и нематод). Доминирование короткоциклового «специалиста» является, скорее всего, временным событием в «жизни» инфрасообществ. Частота такого события может быть напрямую связана с количеством генераций этих видов паразитов и временем взятия проб.

Весьма отличается от водоема к водоему и частота встречаемости количества видов паразитов на особи хозяина. Если в объединенной выборке инфрасообществ проявляется уже отмеченная Кеннеди (Kennedy, 1990) закономерность, а именно большинство особей хозяина заражены одним видом паразита (рис. 3), то это же распределение значительно отличается от такого «усредненного распределения» в каждом отдельном водоеме (рис. 4).

Компонентные сообщества. Полученные данные (табл. 3) свидетельствуют о том, что и компонентные сообщества значительно различаются по разнообразию и обилию. Практически все значения индекса Шеннона достоверно различаются по критерию Стьюдента. Сходство компонентных сообществ по индексу Жаккара и C_{xy} не только значительно варьирует, но и характеризуется в целом малыми величинами (табл. 5). Тем не менее наблюдается тенденция к снижению разнообразия и выравниванию сообществ по мере удаления от предполагаемого центра происхождения рода *Phoxinus* и, наоборот, возрастание индекса доминирования (рис. 5). Харак-

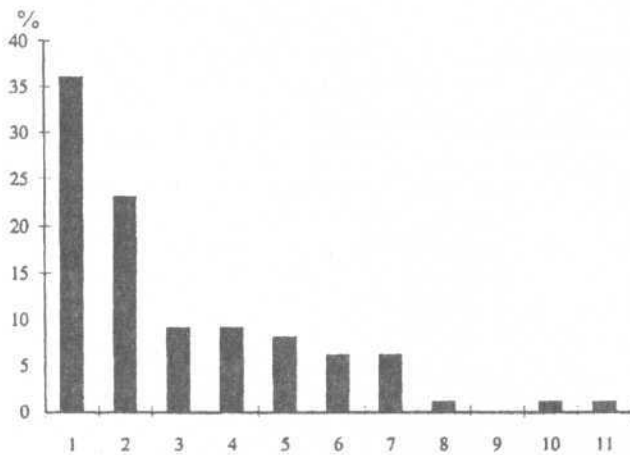


Рис. 3. Частота встречаемости числа видов паразитов на особи хозяина (по нашим данным, все выборки суммированы, $n = 66$).

По оси абсцисс — число видов паразитов в инфрасообществе; по оси ординат — частота встречаемости (в процентах от общего количества исследованных хозяев) инфрасообществ с данным числом видов паразитов.

Fig. 3. Frequency distribution of infracommunities richness (original data, all samples, $n = 66$).

Abscissa — parasite species number in infracommunity; ordinate — frequency distribution (percentage wise from total number of examined hosts) of infracommunities with given parasite species number.

терно и согласованное изменение индексов: при возрастании индекса Шеннона увеличивается выравненность сообществ по обилию и уменьшается значение индекса доминирования.

Таким образом, полученные данные пока свидетельствуют о том, что по крайней мере инфрасообщества паразитов речного гольяна характеризуются невысокой стабильностью и предсказуемостью. Тем не менее выявляются некоторые закономерности и тенденции, которые отражают особенности экологии и расселения гольяна.

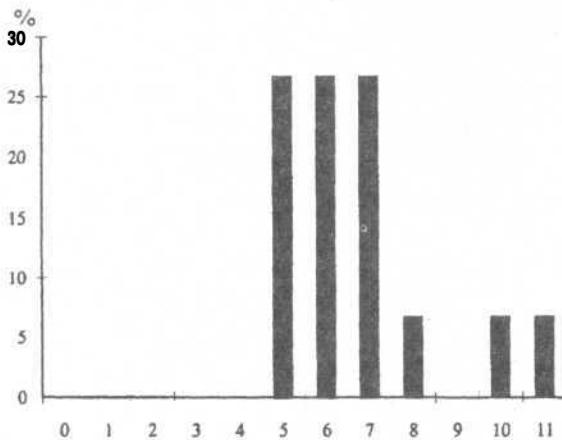


Рис. 4. Частота встречаемости числа видов паразитов на особи хозяина (инфрасообщества из р. Толы, $N = 15$, $S = 16$).

По оси абсцисс — число видов паразитов в инфрасообществе; по оси ординат — частота встречаемости (в процентах от общего количества исследованных хозяев) инфрасообществ с данным числом видов паразитов.

Fig. 4. Frequency distribution of infracommunities richness (sample from Tola river, $N = 15$, $S = 16$).

Abscissa — parasite species number in infracommunity; ordinate — frequency distribution (percentage wise from total number of examined hosts) of infracommunities with given parasite species number.

Таблица 5

Матрица коэффициентов сходства между компонентными сообществами

Table 5. Matrix of similarity indexes between parasite component communities¹

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
I	1	0.000	0.286	0.063	0.080	0.185	0.177	0.100	0.177	0.063
II	0.000*	1	0.133	0.143	0.444	0.292	0.462	0.400	0.267	0.231
III	0.535*	0.029*	1	0.083	0.046	0.167	0.333	0.286	0.231	0.182
IV	0.400	0.015	0.400	1	0.222	0.174	0.250	0.308	0.154	0.091
V	0.205*	0.045*	0.204*	0.525*	1	0.321	0.250	0.286	0.250	0.158
VI	0.527*	0.241*	0.554*	0.467*	0.359*	1	0.364	0.524	0.364	0.227
VII	0.511*	0.086*	0.709*	0.403*	0.208*	0.604*	1	0.539	0.286	0.250
VIII	0.424*	0.064*	0.451*	0.516	0.444*	0.609*	0.467*	1	0.429	0.417
IX	0.042	0.633	0.289	0.046	0.121*	0.298*	0.117*	0.142*	1	0.364
X	0.016*	0.037*	0.033*	0.015*	0.399*	0.161*	0.027*	0.267*	0.091*	1

Примечание в верхней половине таблицы — индекс сходства по Жаккару, в нижней — C_{xy} ; условные обозначения мест исследований те же, что и в табл. 1; звездочкой отмечены достоверно различные по индексу Шеннона сообщества.

¹ Comment: upper half of the table — Jaccard index, lower half— C_{xy} ; conventional signs of localities are the same as in table 1; asterisk — significantly different parasite component communities by Shannon diversity index.

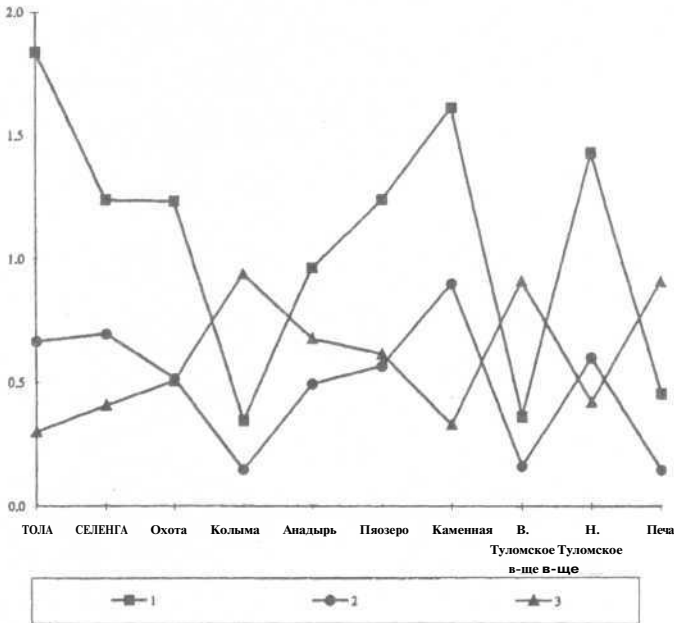


Рис. 5. Распределение индексов в зависимости от удаленности от предполагаемого центра происхождения рода *Phoxinus*.

1 — индекс Шеннона; 2 — индекс выравненности видов по обилию; 3 — индекс доминирования Бергера—Паркера.

Fig. 5. Distribution of indexes depending on remoteness from prospective centre of origin of genus *Phoxinus*.

1 — Shannon index, 2 — evenness, 3 — Berger—Parker dominance index.

Список литературы

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1—3. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1948—1949.
- Иешко Е. П., Малахова Р. П., Голицына Н. Б. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1982. С. 5—25.
- Румянцева Е. А., Пермяков Е. В. Паразиты рыб Пяозера // Экологическая паразитология. Петрозаводск: КНЦ РАН, 1994. С. 53—78.
- Шульман Б. С. Экологические особенности паразитофауны рыб бассейна реки Туломы (Кольский полуостров): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1983. 20 с.
- Bush A. O., Holmes J. C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: Patterns of association // Can. J. Zool. 1986. Vol. 64. P. 132—142.
- Esch G. W., Kennedy C R., Bush A. O., Aho J. M. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization // Parasitology. 1988. Vol. 96. P. 519—532.
- Guegan J.-F., Kennedy C R. Maximum local helminth parasite community richness in British freshwater fish: a test of the colonization time hypothesis // Parasitology. 1993. Vol. 106. P. 91—100.
- Holmes J. C., Price P. W. Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology // Syst. Zool. 1986. Vol. 29. P. 203—213.
- Kennedy C. R. Helminth communities in freshwater fish: structured communities or stochastic assemblages? // Parasite communities: Patterns and Processes. London: Chapman and Hall, 1990. P. 131—156.
- Kennedy C. R., Bush A. O. The relationship between pattern and scale in parasite communities: stranger in a strange land // Parasitology, 1994. Vol. 109. P. 187—196.
- Kennedy C. R., Guegan J.-F. Regional versus local helminth parasite richness in British freshwater fish: saturated or unsaturated parasite communities? // Parasitology. 1994. Vol. 109. P. 175—185.
- Kennedy C. R., Bush A. O., Aho J. M. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? // Parasitology. 1986. Vol. 93. P. 205—215.
- Lincoln R. J., Oxshall G. A., Clark P. F. A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- Magurran A. E. Ecological diversity and its measurement. London: Croom Helm, 1983. 170 p.
- ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034
- Поступила 10.11.1999

METAZOAN PARASITE COMMUNITIES OF THE RIVER MINNOW (PHOXINUS PHOXINUS L.)

O. N. Pugachev

Key words: Parasite, fish, community

SUMMARY

Phoxinus phoxinus being a widely distributed through Palaearctic and ecologically specialised species is a good model to study parasite communities. 72 specimens of *P. phoxinus* from 5 localities of the Siberia and Mongolia has been studied by the author and 651 specimens — from 5 localities in Kola Peninsula by the other researches. 595 specimens were studied by B. S. Shulman (1983) year around.

To describe infra- and component parasite communities the Brillouin, Shannon, Berger—Parker indexes were used. Communities within individual fish were compared within, and between localities with quantitative percentage similarity index (Esch e. a., 1988). The Brillouin, Shannon and Berger—Parker indexes can be calculated based on abundance or total number of parasites of each species for component or compound communities. Intensity cannot be used.

Significant negative correlation was observed between the Brillouin and Berger—Parker dominance indexes ($r = -0.984$, $p < 0.01$, $n = 66$) in infracommunities. The Brillouin index was significant positive correlated with the number of parasites in infacommunity ($r = 0.407$, $p < 0.01$, $n = 66$) and with the number of species in infracommunity ($r = 0.92$, $p < 0.01$, $n = 66$). Berger—Par-

ker dominance index was significant negative correlated with the number of parasite in infacom-
munity ($r = -0.815$, $p < 0.01$, $n = 66$) and with the number of species in infracommunity ($r = -0.268$,
 $p < 0.05$). Total number of parasites and the number of species in infracommunity was positive
correlated significantly ($r = 0.565$, $p < 0.01$, $n = 66$). These correlations remain the same at the
component community level for the Shannon / Berger—Parker indexes ($r = -0.965$, $p < 0.01$, $n = 10$)
and total number of parasites / number of species ($r = 0.789$, $p < 0.01$, $n = 10$) only. Similarity index
was not correlate with any other indexes and parameters. No significant correlation was found between
the Brillouin, Berger—Parker indexes and geographical characters of localities (longitude, latitude,
altitude above sea-level). Weak correlation ($r = 0.551$, $p < 0.098$, $n = 10$) was observed only between
the Berger—Parker dominance index and the latitude.

37 metazoan parasites have been found in all localities (specialists — 40 %, allogenic species —
22 %, rare species — 40 %). Allogenic generalist species of the genus *Diplostomum* (*D. phoxini* in
most cases) were dominant in 60 % of the component communities and 36 % of infracommunities
on average. 20 % of the component communities were dominant by autogenic specialists *Gyrodac-*
tylus magnificus and only 12 % of the infracumminutues were dominated by this species. Trematode
and nematode larvae were core species in most localities.

Frequency distribution of infracommunity richness varied from locality to locality being
overdispersed in combine sample.

Parasite communities at least on the infracommunity level demonstrate high variability of all
parameters. Some tendency to decrease the diversity seems to be present depending on remoteness
from prospective centre of origin of the genus *Phoxinus*.