

15. Доросинский Л.М. Клубеньковые бактерии и нитрагин. Л.: Колос, 1970. 184 с.
16. Ознобихина А.О. Границы всхожести семян фитомелиорантов в присутствии токсичных концентраций тяжёлых металлов // Самарский научный вестник. 2019. Т. 8, № 1 (26). С. 82–86.
17. Кожемяков А.П., Тимофеева С.В., Попова Т.А. Разработка и перспективы использования биопрепаратов комплексного действия // Защита и карантин растений. 2008. № 2. С. 42–43.
18. Звягинцев Д.Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии: учебное пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 224 с.
19. Разумовская З.Г., Чижик Р.Я., Громов Б.В. Лабораторные занятия по почвенной микробиологии. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1960. 179 с.
20. Посыпанов Г.С. Методы изучения биологической фиксации азота воздуха: справочное пособие. М.: Агропромиздат, 1991. 299 с.
21. Аристовская Т.В., Владимирская М.Е., Голлербах М.М. Большой практикум по микробиологии. М.: Высш. шк., 1962. 487 с.
22. Скипин Л.Н. Солонцы Сибири: экологические аспекты освоения. Ялуторовск: Тюм. издат. дом, 2000. 260 с.

### A MODEL BIOASSAY FOR INFLUENCE OF HEAVY METAL SALTS TOXICITY ON THE VIABILITY OF NODULE-FORMING BACTERIA *RHIZOBIUM MELILOTI*

© 2019

**Oznobikhina Anastasia Olegovna**, postgraduate student, assistant of Technosphere Safety Department  
*Industrial University of Tyumen (Tyumen, Russian Federation)*

**Pershakov Anatoly Yuryevich**, postgraduate student

of Production Technology, Storage and Processing Crop Production Department

**Yeremin Dmitry Ivanovich**, doctor of biological sciences, professor of Soil Science and Agrochemistry Department  
*Northern Trans-Urals State Agricultural University (Tyumen, Russian Federation)*

*Abstract.* The study consists of a bioassay of a medium experimentally contaminated with heavy metals using *Rhizobium meliloti* microorganisms as a test object. In vitro, the viability reaction of clover and alfalfa nodule bacteria to lead, cadmium, copper and zinc was established. The effect of the studied metals on the number of colonies depends on the concentration of the chemical element, physiological action of the microelement and biological characteristics of the strains used. The studies performed have determined a direct relationship of reducing the growth in the rhizobia colonies number of clover and alfalfa with an increase in the concentration of salts of heavy metals. Inhibition of the colonies number had a high regularity when the environment was contaminated with lead, copper and cadmium at a concentration of 0,3%; with a subsequent increase, complete death of microorganisms was observed. With the introduction of zinc into the nutrient medium in small concentrations, a positive resistance tendency of the clover and alfalfa bacteria was observed: thus, at 0,01–0,1% of the zinc salt content, the number of grown colonies was above the control level and amounted to 714–987 pcs. at the control value of 578 pcs. In an environment with a concentration of zinc 0,5%, a significant decrease in the growth of clover rhizobia was noted up to 65 pieces of colonies. At the same time, in the alfalfa rhizobia colonies in these concentrations a lower degree of survival was observed and the environment of zinc 0,3% became critical.

*Keywords:* nodule bacteria; clover rhizobia; alfalfa rhizobia; viability of colonies; heavy metals; environment modelling; environmental toxicity; inhibition of vitality; critical concentration; toxicants; zinc; copper; cadmium; lead; cultivation of technologically polluted soils.

\* \* \*

УДК 597–169:597.553.2(282.254.31+282.256.53)

DOI 10.24411/2309-4370-2019-13112

Статья поступила в редакцию 12.06.2019

### ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ ТУГУНА *COREGONUS TUGUN* (PALLAS, 1814) ИЗ РЕК ХАТАНГА И ЕНИСЕЙ

© 2019

**Поляева Ксения Викторовна**, ведущий специалист лаборатории гидробиологии  
*Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института  
рыбного хозяйства и океанографии (г. Красноярск, Российская Федерация)*

**Доровских Геннадий Николаевич**, доктор биологических наук,  
профессор кафедры безопасности жизнедеятельности

*Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина  
(г. Сыктывкар, Российская Федерация)*

**Чугунова Юлия Константиновна**, кандидат биологических наук,  
заведующий лабораторией гидробиологии

*Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института  
рыбного хозяйства и океанографии (г. Красноярск, Российская Федерация)*

*Аннотация.* Впервые приводятся данные о видовом составе и структуре компонентных сообществ паразитов тугуна, эндемика Сибири, отловленного в период нерестовой миграции из р. Хатанга и трех участков

р. Енисей. Комплекс паразитов тугуна из р. Хатанга, за весь период исследования, остается статистически одинаковым по видовому составу, числу особей и биомассе и отличается от таковых из р. Енисей. В р. Енисей, очевидно, были исследованы два разных стада тугуна: одно из них обитает в русле р. Енисей, другое – в р. Подкаменная Тунгуска. Состав паразитофауны тугуна обеих рек формируют виды-генералисты. Компонентные сообщества его паразитов характеризуются высокими значениями индекса Шеннона и наличием у большинства двух видов-доминантов (по числу особей и по биомассе). «Графическая» структура сообществ демонстрирует значительный разброс величин биомасс видов. В целом описание сообществ паразитов тугуна (за исключением «графической» структуры) соответствует характеристике зрелого сообщества в фазе разрушения. В сентябре в северных и заполярных водоемах процессы разрушения и формирования паразитофауны в сообществах тугуна протекают одновременно, что имеет приспособительное значение и помогает снижать нагрузку на организм хозяина со стороны паразитов, обеспечивает продолжение существования паразитов.

**Ключевые слова:** тугун; *Coregonus tugun*; нерестовая миграция; эндемик Сибири; паразитофауна тугуна; паразитофауна сиговых; структура сообществ; компонентное сообщество; графическая структура; аллогенные виды; автогенные виды; виды-генералисты; условная биомасса; река Енисей; река Хатанга; Красноярский край; паразитофауна рыб; село Ярцево; деревня Сумароково; поселок Бор.

#### Введение и объект исследования

Тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) – эндемик Сибири, населяет реки от Оби до Яны. В р. Енисей встречается на всем протяжении, образуя наибольшие концентрации в пределах Туруханского и Енисейского районов Красноярского края [1, с. 113]. В системе р. Хатанга тугун является второстепенным компонентом ихтиофауны [2, с. 421].

Всего у тугуна обнаружено 39 видов паразитов [3–6; 7, с. 107–108; 8, с. 686–687], в р. Хатанга – 16 [7, с. 107–108; 8, с. 686–687], в р. Енисей – 21 вид [9, с. 146; 7, с. 107–108].

В работе, помимо уточнения состава паразитофауны тугуна из разных местообитаний в период нерестовой миграции, рассмотрены характеристики сообществ его паразитов как необходимых компонентов устойчивости экосистем [10, с. 2]. Сведения о состоянии паразитарных сообществ в этот период жизни рыбы немногочисленны [11]. Ранее исследователи изучали возрастную и сезонную динамику структуры сообществ паразитов рыб, ее зависимость от принадлежности хозяина к той или иной группе (в том числе половой) у хозяина одного вида из нескольких местообитаний, в разные годы [11–22].

Целью работы являлось уточнение состава паразитофауны и описание структуры компонентных сообществ паразитов тугуна из рек Хатанга и Енисей во время нерестовой миграции.

#### Материалы и методики исследования

Материал был собран по общепринятой методике [23] из р. Хатанга (р-н с. Хатанга (Таймырский Долгано-Ненецкий р-н; GPS: 71°59' с.ш., 102°30' в.д.) и р. Енисей (р-н с. Ярцево (Енисейский р-н; GPS: 60°14' с.ш., 90°13' в.д.), пос. Бор (Туруханский р-н; GPS: 61°36' с.ш., 90°01' в.д.) и д. Сумароково (Туруханский р-н; GPS: 61°39' с.ш., 89°45' в.д.). Рыбу брали из неводных уловов. Сразу после вылова её фиксировали в 10%-ном растворе формалина. На наличие паразитов просматривали осадок из емкостей, в которых хранили рыбу до вскрытия. Даты отлова тугуна и объемы выборок указаны в табл. 1.

Абсолютная длина тела рыб из р. Хатанга 100–135 мм (115,0 ± 1,31), масса 7,5–20,4 г. (11,8 ± 0,62), возраст 2+–4+. Выборки тугуна из р. Хатанга за 2011 и 2014 гг. составлены в несколько приемов. Длина тела тугуна из р. Енисей 109–149 мм (126,4 ± 1,47), масса 7,79–25,0 (13,4 ± 0,57), возраст 2+–5+.

Сравнение паразитофауны тугуна из разных мест сбора материала проводили 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 [24, с. 152].

$$K_{CS} = 2(\min p_{i1}, p_{j2}, p_{z2} \dots)$$

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 тугуна.

Сопоставление значений индекса разнообразия Шеннона проводилось с помощью критерия  $t_{st}$  [25].

Анализ экологического благополучия или напряженности в сообществе паразитов основан на предположенном индексе оценки преобладающей жизненной стратегии видов  $D_{E'}$  сообществ зообентоса [26, с. 48].

$$D_{E'} = \frac{H'_{spB}}{H'_{spBmax}} - \frac{H'_{spA}}{H'_{spAmax}} = \frac{(H'_{spB} - H'_{spA})}{\log(N)}$$

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

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 [26].

Терминология, расчеты индексов и метод построения графиков, отражающих структуру компонентного сообщества паразитов, изложены в предыдущих публикациях [27, с. 104–105; 28, с. 162; 29, с. 305].

#### Результаты исследования

Всего у тугуна двух рек было обнаружено 23 вида многоклеточных паразитов, из них в р. Хатанга – 16, в р. Енисей – 13 видов (количество разнится от 5 до 8 в зависимости от участка) (табл. 1). Обнаруженные простейшие: *Capriniana piscium* (В.) J., *Apiosoma* sp., *Trichodina* sp., *Trichodinella epizootica* (R.) и *Epistylis* sp. встречались единично и были крайне малочисленны, поэтому расчет структуры сообществ паразитов тугуна был произведен без учета этих видов.

**Таблица 1** – Паразитофауна тугуна *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) из рек Хатанга и Енисей

Вид паразита	Р. Хатанга			Р. Енисей		
	24.09.2011	10.09.2013	8– 14.09.2014	Пос. Бор, 09.2011	С. Ярцево, 29.08.2014	Д. Сумароко- во, 22.09.2014
	n = 15					
1	2	3	4	5	6	7
<i>Capriniana piscium</i> (Bütschli, 1889) Jankowski, 1973	–	1(0,9)	–	–	5(1,4)	3(1,86)
<i>Epistylis</i> sp.	1(1,2)	–	–	–	–	–
<i>Apiosoma</i> sp. 1	–	1(0,3)	–	–	–	–
<i>Apiosoma</i> sp. 2	–	–	–	–	?(123)	–
<i>Apiosoma</i> sp. 3	–	–	–	–	–	2(0,53)
<i>Trichodina</i> sp.	–	1(0,1)	–	–	–	–
<i>Trichodinella epizootica</i> (Raabe, 1950)	–	–	–	–	3(1,6)	–
<i>Trichodinella</i> sp.	2(1,4)	–	–	–	–	–
<i>Discocotyle sagittata</i> (Leuckart, 1842)	–	–	–	2(0,1)	–	–
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781) pl	2(0,2)	2(0,2)	2(0,2)	–	–	–
<i>Triaenophorus crassus</i> Forel, 1868 pl	1(0,06)	1(0,06)	6(0,86)	–	–	–
<i>Dibothriocephalus ditremus</i> (Creplin, 1825) Lühe, 1899), pl	5(0,7)	9(1,3)	8(2,4)	2(0,15)	3(0,2)	2(0,3)
<i>Dibothriocephalus dendriticus</i> (Nitzsch, 1824) Lühe, 1899 pl	3(0,3)	2(0,3)	–	–	–	1(0,2)
<i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder, 1800) Nufer, 1905	–	–	–	–	–	1(0,06)
<i>Crepidostomum</i> sp.	–	1(0,06)	–	–	–	–
<i>Phyllodistomum umblae</i> (Fabricius, 1780) Bakke, 1982	3(0,3)	1(0,3)	4(2,26)	–	–	–
<i>Azygia</i> sp.	–	1(0,06)	1(0,06)	–	–	–
<i>Diplostomum</i> sp. 1 mc	–	–	–	–	2(0,3)	–
<i>Diplostomum</i> sp. 2 mc	–	–	–	–	–	4(0,3)
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (Rudolphi, 1802) Odening, 1969 mc	–	1(0,8)	–	–	–	–
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (Rudolphi, 1809) Odening, 1969 mc	12(21,4)	13(54,6)	15(27,9)	–	9(2,5)	8(4,5)
<i>Cystidicola farionis</i> Fisher, 1798	3(0,8)	–	1(0,06)	2(0,1)	–	–
<i>Salmonema ephemeridarum</i> (von Linstow, 1872) Moravec, Santos, Brasil-Sato, 2008	–	–	–	–	7(0,6)	?(0,53)
<i>Phylonema sibirica</i> (Bauer, 1946)	–	–	1(0,06)	–	–	–
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larva	8(1,3)	9(3,2)	2(0,33)	3(0,4)	–	?1(0,06)
<i>Neoechinorhynchus</i> ( <i>Neoechinorhynchus</i> ) <i>rutili</i> (Müller, 1780)	–	2(0,2)	1(0,33)	1(0,05)	–	–
<i>Neoechinorhynchus</i> ( <i>Neoechinorhynchus</i> ) <i>tumidus</i> Van Cleave et Bangham, 1949	10(1,5)	12(6,6)	12(2,8)	–	–	–
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 acantella	–	–	–	1(0,05)	–	–
<i>Echinorhynchus cinctulus</i> (Porta, 1905) Amin, 2013	–	1(0,06)	–	–	–	–
<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller, 1780	–	–	–	–	1(0,06)	5(0,5)
<i>Acariformes</i> gen. sp.	?1(0,06)	–	–	–	–	–

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

У рыб из всех мест сбора материала присутствует только *Dibothriocephalus ditremus* (С.) L. В наибольшем числе пунктов зарегистрированы метацеркарии *Ichthyocotylurus erraticus* (R.) O. и личинки *Raphidascaris acus* (B.).

Только у рыбы из р. Хатанга отмечены 12 видов паразитов, из которых *Crepidostomum* sp., *Ichthyocotylurus pileatus* (R.) O. и *Echinorhynchus cinctulus* (P.) A. для тугуна указаны впервые. В состав паразитофауны тугуна из р. Енисей входят 10 видов, из которых впервые здесь зарегистрированы *Diplostomum* sp. и *Salmonema ephemeridarum* (v. L.) M., S., B.-S.

Сравним паразитофауну тугуна из разных водоемов и их участков по набору видов и их представленности по числу особей и биомассе с использованием индекса общности Чекановского–Сьеренсена в форме  $b$  (табл. 2).

Комплексы паразитов тугуна из р. Хатанга в разные годы статистически одинаковы по набору видов и их представленности по числу особей и биомассе, но отличны от таковых из всех участков сбора материала из р. Енисей. Исключение составила паразитофауна тугуна из р. Хатанга в 2011 и 2014 гг., когда она различалась по индексу Чекановского–Сьеренсена, рассчитанному по значению биомассы паразитов. На всех участках р. Енисей комплексы паразитов тугуна (рассчитанные по числу особей и их биомассе), по индексу видового разнообразия достоверно различаются между собой. В то же время паразитофауна тугуна из р-нов д. Сумароково и с. Ярцево статистически одинакова по обоим значениям индекса Чекановского–Сьеренсена.

Число видов паразитов, количество их особей и биомасса больше у тугуна из р. Хатанга. Паразитофауну тугуна из обоих водотоков формируют виды-генералисты. У тугуна из р. Хатанга и р. Енисей (в р-не пос. Бор) по биомассе преобладают автогенные, по числу особей – аллогенные виды. У рыбы из р. Енисей (р-ны с. Ярцево и дер. Сумароково) по биомассе и числу особей доминируют автогенные виды.

В комплексе паразитов тугуна из р. Хатанга по числу особей, а в 2011 г и по биомассе, доминируют метацеркарии *I. erraticus* (R.) O., в 2013 и 2014 гг. по биомассе лидировал *Neoechinorhynchus* (*Neoechinorhynchus*) *tumidus* V.C. et B. В р. Енисей в р-нах с. Ярцево и д. Сумароково по обоим значениям индекса доминирования преобладают метацеркарии *I. pileatus* (R.) O., в р-не пос. Бор наибольшее число особей отмечено у личинок *R. acus* (B.), а биомасса – у *Discocotyle sagittata* (L.).

Для исследованных компонентных сообществ паразитов тугуна характерна значительная разница величин индексов, рассчитанных по значениям числа особей паразитов и их биомассы (табл. 3), за исключением таковых из р. Енисей в р-нах пос. Бор и особенно д. Сумароково. В этих случаях разница в значениях индексов минимальна.

Статистически значимые различия величин индекса Шеннона, рассчитанные по числу особей, оказались у сообществ паразитов из р. Хатанга и р. Енисей в р-нах пос. Бор и дер. Сумароково, из последнего водотока – в р-нах пос. Бор и с. Ярцево (табл. 4).

Величины индекса  $DE'$ , полученные для выборок из р. Хатанга в 2013 г. и р. Енисей, близки к переходному значению, равному нулю. У сообщества паразитов из р. Енисей в р-не пос. Бор индекс имеет отрицательную величину, у других – положительную. У комплекса паразитов тугуна из р. Хатанга в 2011 и 2014 гг. значения  $DE'$  выше 0,3, что указывает на некоторое усиление стрессового воздействия на сообщество (см. табл. 3).

В сообществах паразитов тугуна из р. Енисей в р-нах пос. Бор и с. Ярцево по соотношению биомасс выделяется по 1-й группе видов, в р-не д. Сумароково и р. Хатанга в 2011 и 2014 гг. – 2, в 2013 г. – 3 группы видов (рис. 1).

Суммы ошибок уравнений регрессии (табл. 3), описывающих расположение точек значений биомасс видов в составе сообществ, за исключением случаев из р. Енисей в р-не пос. Бор и р. Хатанга в 2014 г., выше своего критического значения 0,25.

**Таблица 2** – Достоверность различий фауны многоклеточных паразитов тугуна *Coregonus tugin* (Pallas, 1814) из рр. Хатанга и Енисей

Место лова		Р. Хатанга			Р. Енисей		
		2011	2013	2014	Пос. Бор, 2011	С. Ярцево, 2014	Д. Сумароково, 2014
Р. Хатанга	2011		0,942 ± 0,164 0,354	0,862 ± 0,167 1,056	0,105 ± 0,101 8,888*	0,027 ± 0,052 18,781*	0,048 ± 0,070 13,534*
	2013	0,589 ± 0,200 2,046		0,855 ± 0,142 1,015	0,070 ± 0,072 12,939*	0,031 ± 0,049 19,853*	0,046 ± 0,070 13,656*
	2014	0,550 ± 0,214 2,100*	0,610 ± 0,199 1,953		0,089 ± 0,087 10,436*	0,053 ± 0,099 9,470*	0,050 ± 0,079 11,923*
Р. Енисей	Пос. Бор, 2011	0,281 ± 0,180 3,983*	0,168 ± 0,147 5,667*	0,170 ± 0,127 6,500*		0,053 ± 0,101 9,395*	0,051 ± 0,079 12,028*
	С. Ярцево, 2014	0,043 ± 0,064 14,962*	0,032 ± 0,049 19,844*	0,117 ± 0,097 9,087*	0,199 ± 0,178 4,484*		0,820 ± 0,248 0,725
	Д. Сумароково, 2014	0,072 ± 0,085 10,899*	0,048 ± 0,064 14,915*	0,158 ± 0,114 7,382*	0,112 ± 0,112 7,890*	0,602 ± 0,250 1,589	

*Примечание.* В числителе значение индекса общности Чекановского–Сьеренсена в форме  $b$ ; в знаменателе –  $t_{st}$ ; \* – статистически достоверные различия. В правой части таблицы приведены значения индекса общности, рассчитанные по числу особей паразитов, в левой – по биомассе.

**Таблица 3** – Характеристика компонентных сообществ паразитов тугуна *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) из рр. Хатанга и Енисей

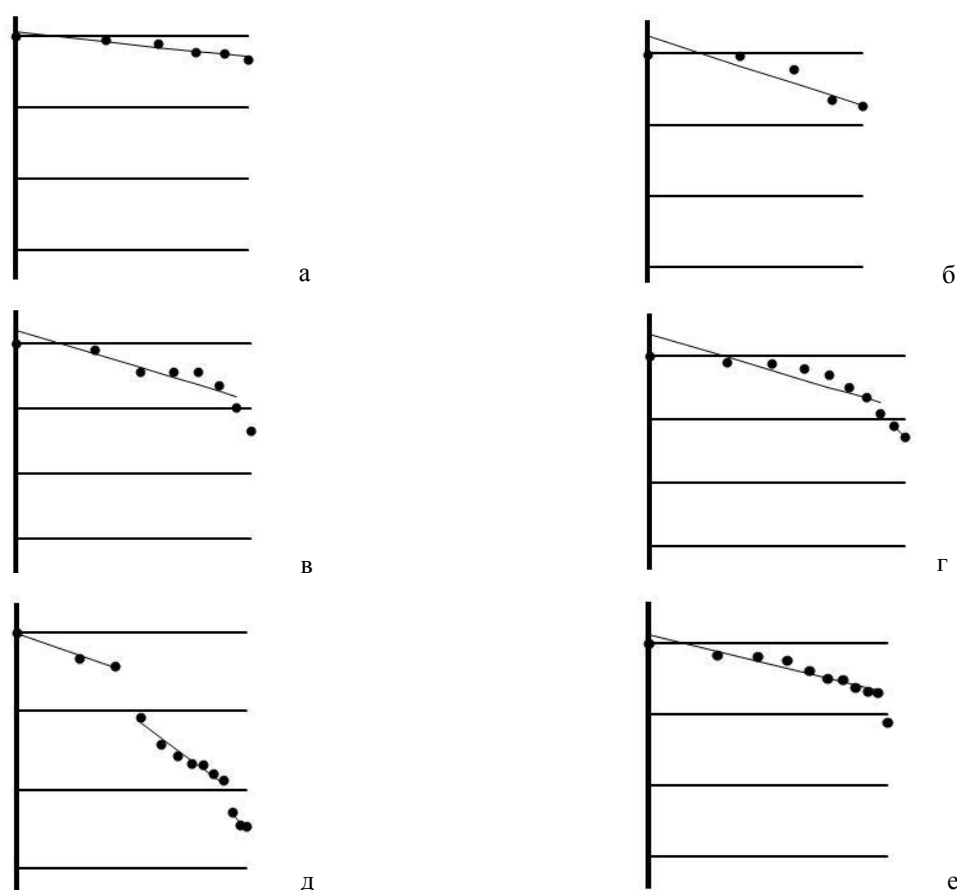
Показатели	Р. Хатанга			Р. Енисей		
	2011	2013	2014	Пос. Бор, 2011	С. Ярцево, 2014	Д. Сумароково, 2014
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	10	13	11	6	5	8
Общее число особей паразитов	399	1017	560	17	56	97
Общее значение условной биомассы	264,9	723,2	315,4	14,6	15,5	39,9
Количество автогенных видов	7	9	9	4	3	4
Доля особей автогенных видов	0,16	0,16	0,19	0,23	0,88	0,88
Доля биомассы автогенных видов	0,70	0,74	0,62	0,69	0,75	0,77
Количество аллогенных видов	3	4	2	2	2	4
Доля особей аллогенных видов	0,84	0,84	0,81	0,77	0,12	0,12
Доля биомассы аллогенных видов	0,30	0,26	0,38	0,31	0,25	0,23
Количество видов-генералистов	10	13	10	6	5	8
Доля особей видов-генералистов	1,0	1,0	0,99	1,0	1,0	1,0
Доля биомассы видов-генералистов	1,0	1,0	0,99	1,0	1,0	1,0
Доминантный вид по числу особей	<i>I. erraticus</i>	<i>I. erraticus</i>	<i>I. erraticus</i>	<i>R. acus</i>	<i>I. pileatus</i>	<i>I. pileatus</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>I. erraticus</i>	<i>N. tumidus</i>	<i>N. tumidus</i>	<i>D. sagittata</i>	<i>I. pileatus</i>	<i>I. pileatus</i>
Характеристика доминантного вида	г/ал	г/ал; г/ав	г/ал; г/ав	г/ав; г/ав	г/ал	г/ал
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0,804	0,805	0,748	0,470	0,678	0,690
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0,240	0,536	0,289	0,242	0,354	0,332
Выравненность видов по числу особей	0,368	0,306	0,413	0,836	0,614	0,555
Выравненность видов по биомассе	0,852	0,498	0,744	0,975	0,855	0,828
Индекс Шеннона по числу особей	0,848	0,784	0,991	1,498	0,988	1,533
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1,962	1,278	1,784	1,747	1,376	1,722
Ошибка уравнений регрессии	0,392	0,253	0,130	0,239	0,121	0,316
Индекс $D_E'$	0,484	0,192	0,331	-0,139	0,241	0,273

Примечание. *D. sagittata* – *Discocotyle sagittata* (Leuckart, 1842); *I. erraticus* – *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Odening, 1969 mc; *I. pileatus* – *Ichthyocotylurus pileatus* (Rudolphi, 1802) Odening, 1969 mc; *R. acus* – *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) larva; *N. tumidus* – *Neoechinorhynchus (Neoechinorhynchus) tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949; *ав* – автогенный вид; *ал* – аллогенный вид; *г* – вид-генералист.

**Таблица 4** – Достоверность различий значений индекса Шеннона, характеризующего сообщества многоклеточных паразитов тугуна *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) из рр. Хатанга и Енисей

Место лова		Р. Хатанга			Р. Енисей		
		2011	2013	2014	Пос. Бор, 2011	С. Ярцево, 2014	Д. Сумароково, 2014
Р. Хатанга	2011		0,828	-1,687	3,774*	0,995	2,209*
	2013	0,056		-3,105	4,353*	1,560	2,889*
	2014	0,022	-0,039		3,015*	-0,025	1,218
Р. Енисей	Пос. Бор, 2011	-0,043	0,042	-0,006		2,524*	1,720
	С. Ярцево, 2014	-0,113	0,009	-0,064	0,211		-0,951
	Д. Сумароково, 2014	-0,044	0,039	-0,009	0,010	-0,203	

Примечание. В правой части таблицы приведены значения  $t_{st}$ , рассчитанные по числу особей паразитов, в левой – по их биомассе; \* – статистически достоверные различия.



**Рисунок 1** – Вариационные кривые условных биомасс паразитов тугуна из рек Енисей и Хатанга. *а* – р. Енисей, пос. Бор (09.2011); *б* – р. Енисей, с. Ярцево (29.08.2014); *в* – р. Енисей, д. Сумароково (22.09.2014); *г* – р. Хатанга (24.09.2011); *д* – р. Хатанга (10.09.2013); *е* – р. Хатанга (8–14.09.2014). По оси абсцисс – упорядоченный ряд значений условных биомасс видов образующих компонентное сообщество; по оси ординат – порядковые номера последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда. Шкала логарифмическая. Прямые, параллельные оси абсцисс, – теоретически рассчитанные критические уровни

#### Обсуждение результатов исследования

Из года в год комплекс паразитов тугуна из р. Хатанга по набору видов, их представленности по числу особей и биомассе остается статистически одинаковым и отличается от таковых из р. Енисей. Из последнего водотока исследовали на наличие паразитов, видимо, два разных стада тугуна. Одно из них обитает в русле р. Енисей, другое – в р. Подкаменная Тунгуска. Скот тугуна из р. Подкаменная Тунгуска в район устья у пос. Бор происходит между 2-й половиной августа и 1-й половиной сентября, нерест, как и в р. Енисей, в конце сентября и октябре [30, с. 43]. В р. Хатанга эти процессы проходят на 1–2 недели раньше [2, с. 423]. Следовательно, сбор материала для этой работы произведен в период нерестовой миграции тугуна.

Для паразитарных сообществ рыб из сем. Salmonidae Rafinesque, 1815 и сем. Coregonidae Lacépède, 1804 во время нерестовой миграции и в преднерестовой период отмечают высокие значения индекса доминирования Бергера–Паркера, слабую выравниваемость видов паразитов по обилию, низкие значения индекса Шеннона [11, с. 4]. Это характеристики незрелых сообществ, которые совпадают с таковыми из оз. Байкал [31]. Сообщества паразитов тугуна похожи на незрелые сообщества паразитов рыб Байкала только тем, что в них отсутствуют виды-специалисты (см. табл. 3).

Компонентные сообщества паразитов тугуна из всех мест сбора материала характеризуются высокими значениями индекса Шеннона, рассчитанных по числу особей и биомассе паразитов. В ряде случаев такой результат получен только по биомассе. Характерна существенная разница величин индексов, основанных на количестве экземпляров паразитов и их биомассе. У большинства сообществ отмечено по два вида-доминанта: один по числу особей, другой по биомассе. Разброс величин биомасс видов в «графической» структуре сообщества значителен. Только у одного сообщества в «графической» структуре число уровней более двух. Лишь два сообщества паразитов имеют суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек биомасс видов в их составе, выше критического значения 0,25. Величины индекса  $DE'$  ниже 0,3 (за исключением двух случаев), т.е. близки к переходному значению, равному нулю [26, с. 48]. Описание сообществ паразитов тугуна, за исключением «графической» структуры (рис. 2, 3), соответствует характеристике зрелого сообщества в фазе разрушения [27, с. 111–112]. Расхождения характеристик отдельных сообществ паразитов тугуна, скорее всего, объясняются несоответствиями в сроках отлова рыбы и различиями погодных условий.

Сделанный вывод о состоянии сообществ паразитов тугуна несколько расходится с наблюдениями за возрастным составом найденных экземпляров инвадентов. Нематоды, использующие рыбу в качестве

окончательного хозяина, были половозрелыми; скребни – половозрелыми и молодыми; у трематод, для которых рыба служит дефинитивным хозяином, обнаружены как половозрелые, так и молодые особи; метацеркарии двуусток присутствовали в виде гибнущих, живых крупных и мелких экземпляров; среди плероцеркоидов цестод были крупные и мелкие, недавно оказавшиеся в рыбе, некоторые из них находились еще на стадии процеркоида; личинки *R. acuis* (В.) представлены погибающими и живыми крупными индивидами, а также мелкими, только что попавшими в рыбу.

Таким образом, в паразитарных сообществах тугуна рек Енисей и Хатанга осенью процессы яйцекладки и отрождения личинок, отмирание паразитов генерации прошлых лет рождения и заражение паразитами текущего года рождения протекают одновременно, т.е. стадии формирования и разрушения сообщества налегают друг на друга. Схожее явление отмечено у паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из водоемов Приполярного Урала и Заполярья [29, с. 321]. Сообщества паразитов гольяна среднего течения рек Печора и Вычегда, напротив, разрушаются в июле-августе, а формируются в сентябре и далее [27, с. 111–112; 28, с. 168], т.е. эти процессы разнесены во времени.

Аналогичные результаты получены при наблюдениях за слайником *Paradiplazoon homoion* (В. et N.). В условиях бассейна среднего течения р. Вычегды на плотве в августе встречаются только неполовозрелые черви генерации этого года [32, с. 122]. На однокличную продолжительность жизни этих моногеней в водоемах средней полосы указывают и другие авторы [33, с. 59], а в условиях озера в черте г. Нарьян-Мар (устье р. Печоры) в августе на плотве одновременно отмечены дипорпы и моногеней разных размеров и возрастов.

В тундровых озерах, реках Щугор и Егра (бассейн р. Илыч, приток р. Печоры), пойменных водоемах Нижней Печоры, оз. Кривое на о. Колгуев, где исследования проведены в период с июня по август включительно, на хозяевах обычно одновременно встречались особи паразитов всех возрастов [29, с. 310].

Таким образом, в условиях непродолжительного лета наблюдается налегание друг на друга процессов разрушения и формирования паразитарных сообществ, а также, в некоторых случаях, возможно, и удлинение жизненного цикла паразита.

Обычно система «паразит – хозяин» при условии относительной стабильности среды находится в неравновесном состоянии во время своего становления, т.е. в период появления молоди паразитов и отмирания особей старой генерации. Эти процессы завершаются снижением интенсивности заражения паразитами рыбы [27, с. 111–112; 28, с. 168], возможно, до уровня обеспечивающего равновесное состояние системы.

Сообщества паразитов рыб, как и свободноживущих организмов [34, с. 221], формируются не хаотично [15, р. 471–472; 35, р. 572; 31, с. 155; 36, р. 751], а случайность как определяющий фактор действует только на этапе заражения особей хозяев, что в ходе эволюции паразитического образа жизни компенсируется выполнением закона большого чис-

ла яиц и личинок, а также весьма тонким приспособлением паразита к биологии хозяина [37, р. 223]. Последнее показано на примере сообществ паразитов щуки *Esox lucius* L., исследованных сразу после нереста последней. Видимо, под влиянием изменившегося гормонального фона организма хозяина изменилась их структура. Тогда как у молоди щуки структура сообщества осталась практически прежней. При достижении щукой половой зрелости у *Ergasilus sieboldi* N. изменяются морфометрические признаки [38, с. 130–132].

Процессы формирования и разрушения паразитарного сообщества тугуна по времени совпадают с его нерестовой миграцией и началом нереста, который проходит при температуре воды +4°C и ниже. После икрометания тугун рассредоточивается по мелководьям, курьям, боковым протокам и переходит к активному питанию [30, с. 43].

Доказано [39, с. 107], что в момент начала заражения и в период интенсивного роста паразита защитные реакции организма хозяина более выражены, что является дополнительной нагрузкой на него. Однако реактивность организма хозяина и агрессивность паразита зависят от состояния среды.

Таким образом, снижение нагрузки на организм хозяина может обеспечиваться низкими температурами среды, которые оказывают влияние на организм рыбы и паразита. Последние, в силу активного питания тугуна, продолжают проникать в хозяина. Низкая температура воды замедляет их развитие, и половозрелого состояния они достигают только к весенне-летнему сезону.

#### Выводы

Компонентные сообщества паразитов тугуна из рек Хатанги и Енисей в осенний период находятся одновременно на стадиях своего разрушения и формирования. Очевидно, температура воды в условиях рассматриваемого района имеет решающее влияние на состав и структуру сообщества паразитов тугуна, что характерно для паразитарных сообществ Заполярья.

Описанное состояние сообществ инвадентов в период нерестовой миграции тугуна, т.е. в августе и сентябре, имеет приспособительное значение, а именно снижает нагрузку на организм хозяина со стороны паразитов и обеспечивает продолжение существования последних.

#### Список литературы:

1. Попов П.А. Пресноводные рыбы Арктического побережья Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 4 (32). С. 107–126. DOI: 10.17223/19988591/32/6.
2. Будин Ю.В., Шадрин Е.Н., Пупина Д.В. Морфоэкологическая характеристика тугуна *Coregonus tugun* водоемов бассейна Хатанги // Вопросы рыболовства. 2016. Т. 17, № 4. С. 421–431.
3. Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Простейшие. СПб.: ЗИН РАН, 2001. 242 с.
4. Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногеней, цестоды. СПб.: Труды ЗИН РАН, 2002. Т. 297. 248 с.
5. Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды. СПб.: Труды ЗИН РАН, 2003. Т. 298. 224 с.

6. Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. СПб.: Труды ЗИН РАН, 2004. Т. 304. 250 с.
7. Поляева К.В. Паразитофауна тугуна *Coregonus tugin* (Pallas) рек Енисея и Хатанги // Труды центра паразитологии. М.: ООО «Говарищество научных изданий КМК», 2016. С. 107–108.
8. Чугунова Ю.К., Будин Ю.В. Паразитофауна сиговых рыб р. Хатанги. Современное состояние // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: мат-лы II всерос. науч. конф. с междунар. уч. СПб.: ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2018. С. 682–687.
9. Бауер О.Н. Паразиты рыб реки Енисея // Известия ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 97–173.
10. Орлова М.В., Орлов О.Л. Охрана паразитических видов животных: Проблемы и Перспективы // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Т. 4, № 1. С. 1–21. DOI: 10.24189/ncr.2019.011.
11. Пугачев О.Н. Паразитарные сообщества и нерест рыб // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 3–10.
12. Bush A.O., Aho J.M., Kennedy C.R. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness // Evolution. Ecol. 1990. Vol. 4, № 1. P. 1–20.
13. 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, pt. 2. P. 175–185.
14. Kennedy C.R. Longterm and seasonal changes in composition and richness of intestinal helminth communities in eels *Anguilla anguilla* of an isolated English river // Folia Parasitologica. 1997. Vol. 44, № 4. P. 267–273.
15. Valtonen E.T., Pulkkinen K., Poulin R., Julkunen M. The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea // Parasitology. 2001. Vol. 122, № 4. P. 471–481.
16. Дугаров Ж.Н., Пронин Н.М. Сообщества паразитов байкальского сига *Coregonus baicalensis* Dybowski, 1874 и возраст хозяина // Известия РАН. Серия Биологическая. 2010. № 6. С. 731–739.
17. Carballo M.C., Cremonte F., Navone G.T., Timi J.T. Similarity in parasite community structure may be used to trace latitudinal migrations of *Odontesthes smitti* along Argentinean coasts // Journal of Fish Biology. 2012. № 80. P. 15–28. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2011.03125.x.
18. Шухгалтер О.А. Фауна паразитов европейской сардины (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792) атлантического побережья северной Африки: широтный анализ компонентных сообществ и его использование при изучении внутривидовой структуры хозяина // Паразитология. 2013. Т. 47, вып. 4. С. 273–287.
19. Marcos T.-D., Marcos S.B.O., Raissa A.G., Luis M.A.S. Ecology and seasonal variation of parasites in wild *Aequidens tetramerus*, a Cichlidae from the Amazon // Acta Parasitologica. 2014. Vol. 59 (1). P. 158–164. DOI: 10.2478/s11686-014-0225-3.
20. Буторина Т.Е., Резник И.В. Фауна и структура сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* рек южной Якутии // Паразитология. 2015. Т. 49, вып. 3. С. 145–159.
21. Sehgal Ravinde N.M. Manifold habitat effects on the prevalence and diversity of avian blood parasites // International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife. 2015. № 4. P. 421–430.
22. Зарипова Ф.Ф., Файзулин А.И. Характеристика функционирования сообщества гельминтов озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) (Amphibia, Anura) в следующие друг за другом годы в условиях Зауралья Республики Башкортостан // Современная герпетология. 2016. Т. 15, вып. 1/2. С. 14–19.
23. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
24. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 250 с.
25. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с. (Magurran A.E. Ecological diversity and its measurement. London: Crom Helm, 1983. 170 p.).
26. 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. DOI: 10.7868/S032096521040079.
27. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Структура компонентного сообщества паразитов ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) в разные сезоны года // Паразитология. 2011. Т. 45, вып. 2. С. 104–113.
28. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Печоры. 2 // Паразитология. 2012. Т. 46, вып. 3. С. 161–170.
29. 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.
30. Юрьев А.Л., Юрьев И.И., Вокин А.И., Хлуднев Г.Б., Хлыстов В.С. Ихтиофауна бассейна среднего течения реки Нижней Тунгуски: состав и современное состояние // Известия Иркутского государственного университета. 2015. Т. 14. Серия «Биология. Экология». С. 39–56.
31. Русинек О.Т. Анализ паразитарных сообществ рыб озера Байкал // Паразитология. 2006. Т. 40, вып. 2. С. 155–170.
32. Доровских Г.Н. Некоторые данные по экологии диплозоид (Monogenea, Diplozoidae) – паразитов рыб бассейна среднего течения р. Вычегды // Экология редких, малоизученных и хозяйственно важных животных европейского Северо-Востока СССР. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО АН СССР, 1989. С. 116–124. (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР. № 100).
33. Хотеновский И.А. Фауна СССР. Моногении. Подотряд Octomacrinea Khotenovsky. Л.: Наука, 1985. 263 с.
34. May R.M. Patterns in multi-species communities // Theoretical Ecology: Principles and Applications. Oxford: Blackwell, 1981. P. 197–227.
35. González M.T., Poulin R. Nested patterns in parasite component communities of a marine fish along its



latitudinal range on the Pacific coast of South America // *Parasitology*. 2005. Vol. 131. P. 569–577. DOI: 10.1017/S0031182005007900.

36. Behnke J.M. Structure in parasite component communities in wild rodents: predictability, stability, associations and interactions ... or pure randomness? // *Parasitology*. 2008. Vol. 135. P. 751–766. DOI: 10.1017/S0031182008000334.

37. Gómez A., Nichols E. Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target // *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. 2013. № 2. P. 222–227.

38. Доровских Г.Н., Черный М.И. Зависимость морфометрических признаков *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832 (Сорепода, Ergasilidae) от размера и возраста хозяина // Труды Коми научного центра УрО РАН. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН, 1994. № 136. С. 121–132.

39. Иешко Е.П., Высоцкая Р.У., Серезенко Л.П. Паразито-хозяйинные отношения как неспецифический адаптивный синдром // Эколого-популяционный анализ паразитов и кровососущих членистоногих. Петрозаводск: КНЦ АН СССР, 1991. С. 103–109.

## SPECIES COMPOSITION AND STRUCTURE OF PARASITES COMPONENT COMMUNITIES OF TUGUN *COREGONUS TUGUN* (PALLAS, 1814) FROM THE KHATANGA AND YENISEI RIVERS

© 2019

**Polyaeva Kseniya Viktorovna**, leading specialist of Hydrobiology Laboratory  
Krasnoyarsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography  
(Krasnoyarsk, Russian Federation)

**Dorovskikh Gennady Nikolaevich**, doctor of biological sciences, professor of Life Safety Department  
Pitirim Sorokin Syktyvkar State University (Syktyvkar, Russian Federation)

**Chugunova Yuliya Konstantinovna**, candidate of biological sciences, head of Hydrobiology Laboratory  
Krasnoyarsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography  
(Krasnoyarsk, Russian Federation)

**Abstract.** Tugun *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) is an endemic of Siberia. Information about the species composition and structure of tugun parasite community on the stage of spawning migration is described in this paper. We carried out ichtioparasitologic studies in the Yenisey and the Khatanga Rivers in 2011–2014. Tugun parasite complex from the Khatanga River remains statistically identical in species composition, number of individuals and biomass and differs from those of the Yenisei's tugun over the entire study period. Apparently two different stocks of tugun were investigated in the Yenisei River. One of them lives in the Yenisei's streambed, the other one lives in the Podkamennaya Tunguska River. The composition of the parasitic fauna of tugun from two rivers is formed by generalist species. Tugun parasites component communities from all material collection stations have high values of the Shannon index and two dominant species (by numbers of parasites and by biomass). We found out that the species biomasses differ significantly on the «graphic» community structure. The description of tugun parasite communities corresponds to characteristic of a climax community on the stage of destruction except the «graphic» structure. In the analyzed parasitic communities the processes of egg laying and larval appearance, the death of parasites of previous year generation and infection with this year parasites occur simultaneously. The stages of formation and destruction of the community overlap. The described state of tugun parasites communities has an adaptive value. The load on the host body is reduced which ensures the long-term existence of parasites.

**Keywords:** tugun; *Coregonus tugun*; spawning migration; Siberia's endemic; tugun parasitic fauna; whitefishes parasitic fauna; component community; community structure; graphic structure; allogenic species; autogenic species; generalist species; conditional biomass; Yenisei river; Khatanga river; Krasnoyarsk Krai; fish parasitic fauna; Yartsevo village; Sumarokovo village; Bor settlement; fish parasites.

\* \* \*

УДК 581.331.2:582.632.1 (571.56–25)

DOI 10.24411/2309-4370-2019-13113

Статья поступила в редакцию 08.06.2019

## ВЛИЯНИЕ УРБОСРЕДЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЁРЕН БЕРЁЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH) (НА ПРИМЕРЕ Г. ЯКУТСКА)

© 2019

**Солдатова Виктория Юрьевна**, кандидат биологических наук, доцент биологического отделения  
**Самсонова Алгыстаана Петровна**, студент биологического отделения

Северо-Восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова (г. Якутск, Российская Федерация)

**Аннотация.** Изучена изменчивость пыльцевых зерен березы повислой в зависимости от качества городской среды. Материал собран из 12 точек. Всего изучено и промерено 1190 листьев и 24000 пыльцевых зерен. Фертильность пыльцы варьировала от 69 до 92%. Статистически значимое понижение фертильности наблюдалось в условиях интенсивной транспортной нагрузки (более 2000 авт./час), в центральной части города, и в местах с необустроенной проезжей частью. В таких же условиях наблюдается статистически значимое повышение процента «условно фертильных» пыльцевых зерен. Обнаружены статистически значимые корреляции между показателем флуктуирующей асимметрии (ФА) и процентом фертильных, полуфертиль-