

УДК 591.553:528.93 (477.75)

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

Мирошниченко А. И.

Предлагается использовать фаунистические комплексы в качестве компонента ландшафта. Рассмотрены принципы выявления и анализа фаунистических комплексов на примере паразитов рыб Крыма и связанных с их развитием свободноживущих беспозвоночных и позвоночных животных; а также выявления в фауне аборигенных и пришлых элементов, необходимых для понимания ее генезиса.

Ключевые слова: фаунистический комплекс, ландшафт, компонент.

ВВЕДЕНИЕ

Главная задача современного ландшафтоведения заключается в том, чтобы от физико-географического районирования территории до районов перейти к крупномасштабной ландшафтной съемке для изучения и классификации элементарных природных географических комплексов. При этом на первое место выдвигается не столько выявление пространственных закономерностей, сколько анализ взаимодействия между разными компонентами ландшафта и их динамике в пространстве и во времени. Для решения этих задач в отношении живой природы существенную, если не определяющую, роль могут играть паразитологические данные.

Это обусловлено, с одной стороны, тем, что число видов паразитов в несколько раз превышает число видов их хозяев – рыб, а с другой, тем, что паразиты принадлежат к разным типам и классам животных. Многие из них связаны в своем развитии и распространении с несколькими хозяевами (промежуточными и окончательными), которые в свою очередь представляют различные группы гидрофауны (черви, моллюски, ракообразные, насекомые, рыбы, птицы, млекопитающие). В результате паразитофауна рыб полнее и всестороннее отражает особенности становления, как отдельных зоогеографических районов, так и входящих в их состав водоемов и территорий и населяющих их животных и растений. И не только населяющих, а и связанных между собой определенными отношениями. Более того, паразиты сами показывают эти связи.

1. ИСТОРИЯ ВОПРОСА

На возможность использования паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов указывали многие исследователи [1-7 и др.]. Уже в первых эколого-фаунистических работах школы В. А. Догеля [8-12] делались попытки зоогеографического районирования по паразитам пресноводных рыб. Они показали, что паразитологические данные могут быть применены для выделения крупных зоогеографических регионов – областей и подобластей. В дальнейшем, благодаря глубоким исследованиям, проведенным в нашей стране В. А. Догелем и его школой [13-19], стало возможным провести зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб для всей территории Советского Союза, который был

осуществлен С. С. Шульманом [20]. Он показал возможность использования паразитологических данных для более дробного районирования – выделения провинций, округов, участков. Он показал также, что зоогеографическое районирование, проведенное по паразитам пресноводных рыб, не только подтверждает, но подчас существенно дополняет и уточняет мнения ихтиологов [21-23] в этом вопросе.

Г. В. Никольский [24-26] предложил выделять фаунистические комплексы, под которыми понимаются обусловленные историческим ходом развития группы видов, связанные между собой и окружающей средой определенными отношениями (выходом из межвидовой конкуренции, коадаптацией хищника и жертвы, паразита и хозяина, приспособлениями биологии размножения, адаптацией к определенным абиотическим факторам). Суть метода заключается в выявлении однородных по происхождению групп видов в гетерогенной фауне зоогеографического района. Последующего выяснения места и времени расселения таких групп видов, которые, как отмечал В. Я. Трофименко [27], в силу общности происхождения характеризуются сходным отношением к абиотическим (температуре, гидрохимическому и гидрологическому режимам и т. п.) и биотическим факторам среды (характеру пищевых, паразито-хозяинных и др. связей), обеспечивающих своеобразную автономность фаунистического комплекса, т. е. способность существовать независимо от других группировок животных.

В отношении паразитов пресноводных рыб попытка выделения фаунистических комплексов впервые была предпринята А. В. Гусевым [18] для моногеней Амура. В дальнейшем М. А. Ашурова [28] выполнила аналогичную работу в отношении паразитов рыб Тибетской провинции, З. С. Донец [29-31] – в отношении микроспоридий Украины и юга СССР, Ю. А. Стрелков и С. С. Шульман [32] провели анализ паразитов рыб Амура, У. Д. Джалилов [33] и Н. Г. Гаврилова [34] – паразитов рыб Туркменской провинции, В. Я. Трофименко [35] – гельминтов рыб Азиатской Субарктики, И. В. Екимова [36] – паразитов рыб Печоры, В. К. Митенев [37] – паразитов рыб Кольского полуострова, Ш. Р. Ибрагимов [39] – паразитов рыб Ленкоранской природной подобласти, М. Р. Данияров [40] – паразитов рыб реки Кафирниган, Б. К. Штегман [38] и А. К. Рустамов [41], называвшие аналогичные группировки типами фаун, использовали их для орнитогеографического анализа.

Понто-каспийско-аральская провинция, особенно Черноморский округ в паразитологическом отношении изучены хорошо. Это стало возможным, благодаря многочисленным работам паразитологов по Дунаю [42-50 и др.], Днестру [51-59 и др.], по Днепру [60-87 и др.], по Дону [88-94], Кубани [95-97], Колхидско-Анатолийскому участку [98-100], по Крыму [101-122]. В значительной степени этому способствовали также работы зарубежных авторов по паразитам рыб бассейна Дуная [123-146 и др.]. Это позволило дать зоогеографическую характеристику Черноморского округа на ихтиопаразитологическом материале [20, 30, 31, 57, 148]. При характеристике фаунистических комплексов, указывая наличие крымских видов в бассейнах рек Черноморского округа, мы использовали данные, названных отечественных и зарубежных авторов.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили паразитологические сборы автора от 1476 экз. пресноводных рыб, относящихся к 35 видам, осуществленные методом полных паразитологических вскрытий рыб в период с 1971 по 2007 годы из 43 водоемов (15 – реки, Северо-Крымский канал с отводными каналами, 22 - водохранилища, озера и пруды, 4 – рыбопитомники, рыбокомбинат, форелевые пруды КППЗ). Зарегистрировано 182 вида паразитов (микроспоридий – 40, инфузорий – 22, моногеней – 58, цестод – 9, трематод – 34; нематод – 5, скребней – 4, пиявок – 1, моллюсков – 2, ракообразных – 7).

Приступая к зоогеографическому анализу и выделению фаунистических комплексов, мы учитывали, что ихтиопаразитофауна Крыма гетерогенна и что не все виды паразитов, зарегистрированные у исследованных рыб, можно использовать в настоящем анализе. В связи с этим необходимо было выявить в гетерогенной фауне паразитов, попавших в водоемы Крыма недавно в связи с акклиматизацией рыб и водных беспозвоночных (вселенцев, интродуцентов), а также проникших самостоятельно из Днепра с водами Северо-Крымского канала и иными путями (пришельцев, иммигрантов). Исключив интродуцентов и иммигрантов, послуживших причиной недавнего обогащения фауны, мы сконцентрировали внимание на анализе аборигенной фауны, которая формировалась под влиянием естественно-исторических факторов и отражает условия и пути формирования ее на протяжении длительной истории.

Для выявления вселенных и аборигенных компонентов ихтиопаразитофауны мы учитывали следующее:

- видовой состав хозяев (рыб) исходного и искусственного (измененного человеком) водоема (например, водохранилища);
- наличие или отсутствие в водоеме аборигенных и вселенных хозяев, принадлежащих к одному виду;
- идентичность или разнокачественность экологических условий исходного и искусственного водоемов;
- наличие или отсутствие рассматриваемого вида паразита в исходном и искусственном водоеме;
- приуроченность этого вида паразита к одному или нескольким видам хозяев;
- встречаемость этого вида паразита на аборигенных и вселенных хозяевах;
- нахождение этого паразита на молоди или на хозяевах старших возрастов;
- участие в цикле развития паразита акклиматизированных или аборигенных промежуточных и окончательных хозяев;
- количественные характеристики инвазии (экстенсивность и интенсивность инвазии, индекс обилия этого паразита в исследованной выборке хозяина);
- экологическую специфику и зоогеографическое распространение (ареал) этого вида паразита и его хозяев.

Такой подход даст возможность понять условия формирования фаунистических комплексов, а, следовательно, провести реконструкцию возможных последовательностей событий, определивших современный облик фаунистического

комплекса. В. Н. Яковлеву [149-150] на основе палеонтологического материала из миоценовых и плиоценовых отложений Сибири и распространения пресноводных рыб неогена Голарктики удалось провести реконструкцию формирования фаунистических комплексов и уточнить понятие бореального равнинного фаунистического комплекса. Позже на крымском ихтиопаразитологическом материале был выделен бореальный горный фаунистический комплекс [108, 119], включенный в мировую фауну [151].

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Паразиты со сложным циклом развития, как правило, проявляют строгую приуроченность (специфичность) к первому промежуточному хозяину. Хотя в целом трематоды в качестве первого промежуточного используют моллюсков, но каждый вид трематод использует какой-то определенный или близкородственные виды моллюсков. Цестоды выбирают своего хозяина преимущественно среди ракообразных, скребни – среди ракообразных, реже среди моллюсков и личинок насекомых. Вторым промежуточным хозяином могут быть как беспозвоночные, так и позвоночные животные. Рыбы могут быть в этой цепочке как вторыми промежуточными (обычно мирные рыбы), так и окончательными хозяевами (преимущественно хищные рыбы). Окончательными хозяевами, кроме рыб, могут быть рыбацкие птицы и млекопитающие. Паразиты с прямым циклом также проявляют приуроченность к определенным видам или близкородственным видам хозяев. Среди них целый класс моногеней, которые проявляют строгую приуроченность к своим хозяевам рыбам, т. е. каждый вид моногеней, за редким исключением, инвазирует только свой вид рыбы. Определенную приуроченность к хозяевам проявляют и многие простейшие среди миксоспоридий, инфузорий, кокцидий и др. Эти связи между паразитами и их хозяевами возникли в процессе сопряженной эволюции и закрепились естественным отбором.

3. 1. Аборигены и вселенцы.

Чтобы дифференцировать аборигенов и вселенцев, в большинстве случаев достаточно учесть главную причинно-следственную связь. Так, моногеней, проявляющие строгую приуроченность к одному, очень редко в нашем материале, к двум видам хозяев, в большинстве случаев хорошо дифференцируются по хозяевам. Из них к вселенцам относятся некоторые дактилогиреусы: *Dactylogyrus anchoratus*, *D. extensus*, *D. vastator*, *D. intermedius*, *D. crassus*, обнаруженные только у карася и карпа; *D. achmerowi* – у карпа, *Dactylogyrus auriculatus*, *D. wunderi*, *D. zandti*, зарегистрированные только у леща; *Dactylogyrus chraniłowi* – только у синца; *D. rarissimus* и *D. rutili* – только у тарани; *D. hypophthalmichthys* – только у белого толстолобика, *D. stenopharyngodonis* и *D. lamellatus* – только у белого амура; а также некоторые гиродактилюсы: *Gyrodactylus sprostonae*, *G. stankovici*, *G. longoacuminatus* – у карася и карпа (сазана); *Gyrodactylus schulmani* – у карася, *G. rutilensis* – у тарани, *G. elegans* – у леща; и диплозооны: *Diplozoon paradoxum* – у леща, *Eudiplozoon nipponicum* – у карпа (сазана), *Paradiplozoon homoion* – у тарани и плотвы, *P. nagibinae* – у синца. Все перечисленные в этих случаях хозяева относятся

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

к вселенцам, как и их узкоспецифичные паразиты (моногенсы). Остальные виды моногенсы и их хозяева относятся к аборигенам. Далее следует отметить хорошую приуроченность некоторых микроспоридий и инфузорий к вселенным хозяевам. К ним относятся *Myxobolus rotundus*, обнаруженные только у леща, *Hoferellus carassii*, *Myxidium schulmani*, *Myxobolus carassii*, и инфузории *Trichodina reticulata*, найденные только у карася.

Из паразитов со сложным циклом развития у вселенцев следует отметить трематод. Для некоторых видов трематод ведущей причинно-следственной связью была акклиматизация промежуточных хозяев - недостающего звена для осуществления жизненного цикла паразита. С акклиматизацией моллюска *Lithoglyphus naticoides* связано появление *Apophallus donicus* (= *Rossicotrema donicum*), *A. muehlingi*, *Nicolla skrjabini* (= *Crowcrocaecum skrjabini*). С акклиматизацией *Valvata piscinalis* - появление в Симферопольском водохранилище *Ichthyocotylurus pileatus*, *I. platycephalus*, *I. variegatus* (= *Cotylurus communis*). Что касается видов рода *Diplostomum*, паразитирующих в глазах рыб на стадии метацеркарий (*Diplostomum commutatum*, *D. mergi*, *D. paracaudum*, *D. spathaceum*, *D. volvens*), найти ведущую причинно-следственную связь затруднительно, так как среди указываемых для них промежуточных хозяев преимущественно из рода *Lymnaea*, в Крыму встречаются *Lymnaea auricularia*, являющийся аборигеном, и *L. stagnalis* - акклиматизант; в то же время отсутствует *L. ovata*, наиболее часто указываемый в качестве промежуточного хозяина. Это же можно сказать и в отношении метацеркарий *Tylodelphys clavata*, зарегистрированных как у акклиматизированных рыб (каarp, карась, тарань, лещ, чехонь, окунь, судак), так и у аборигенов (голавль, голянь), причем у голяня зарегистрирован один раз в непосредственной близости от Симферопольского водохранилища. Однако в водоемах, где не проводилась акклиматизация моллюсков, не встречаются представители этих родов трематод и потому их, вероятно, следует отнести к вселенцам. Другим доводом в пользу этого является приуроченность представителей рода *Diplostomum* только, а представителей *Tylodelphys* - преимущественно к акклиматизированным видам рыб. *D. spathaceum*, *D. commutatum*, *D. helveticum* обнаружены только у карася, *D. paracaudum* - у карася, карпа, чехони и белого амура, *D. volvens* (= *D. baeri*) - у судака (все акклиматизанты). Дополнительным доводом в пользу вселенцев служит сравнение показателей зараженности, которые у вселенцев значительно выше. Лишь *D. phoxini* является исключением. Он паразитирует только у голяня (абориген), но не в глазах, а в головном мозге, и не встречается у акклиматизированных рыб. Развитие его связано с моллюском *L. auricularia* [152] - тоже аборигеном. Инвазионное начало может быть связано как с моллюсками и рыбами, акклиматизированными здесь, так и с птицами, в том числе и пролетными. Вероятно, таким путем попал *Posthodiplostomum brevicaudatum*, единичные экземпляры которого зарегистрированы у карпа из Белогорского рыбобпитомника [101]. К вселенцам относятся и некоторые виды цестод - *Cleistobothrium opsariichthydis*, завезенный в 60-х годах из р. Амур и регистрируемый в Крыму с 1972 года [104], *Cysticercus*

Gryporhynchus pusillus, единичные экземпляры которого отмечены у карпа из Белогорского рыбопитомника.

Пожалуй, наибольшие сомнения не только относительно цестод, но и относительно всех, зарегистрированных нами паразитов, вызывает принадлежность к аборигенам или вселенцам *Ligula intestinalis*. Несмотря на приуроченность преимущественно к акклиматизированным рыбам и искусственным водоемам, этот вид иногда встречается в реках у рыб-аборигенов. Более того, в реках, в частности, в Салгире, известны некоторые копеподы (*Acanthocyclops viridis*, *Eucyclops serrulatus*) – возможные промежуточные хозяева лигулы. Все это, а также то, что лигула имеет космополитическое распространение и является, по сути, убиквистом, не дает оснований с полной уверенностью причислить ее ни к аборигенам, ни к вселенцам. Поэтому лигула отнесена к числу паразитов, появление которых в водоемах Крыма не ясно. По этой же причине к их числу мы относим *Ichthyophthirius multifiliis*, *Chilodonella piscicola* (= *Chilodonella cyprini*), *Capriniana piscium* (= *Trichophrya intermedia*), *Trichodinella epizootica*. Среди нематод и скребней мы не нашли видов, которые можно отнести к вселенцам. Напротив, все 3 вида ракообразных – *Caligus lacustris*, *Ergasilus sieboldi* и *Argulus foliaceus* – относятся к ним. Они зарегистрированы только в искусственных водоемах, *C. lacustris* обнаружен только у карася из Северо-Крымского канала; *E. sieboldi* – у леща, судака, радужной форели; *A. foliaceus* – у леща, тарани, чехони, окуня, судака, голавля, усача. Как видно из этого перечня хозяев, два вида, а именно, усач и голавль – аборигены, что может поставить под сомнение правильность включения *A. foliaceus* в группу вселенцев. Однако, учитывая адаптацию этого вида к широкому кругу хозяев, и то, что им поражены преимущественно акклиматизированные виды рыб и только в искусственных водоемах, мы не сомневаемся в завозе этого рачка с акклиматизационным материалом. И даже предполагаем возможность расширения круга его хозяев за счет других видов рыб, в том числе и аборигенов.

Таким образом, выявленная паразитофауна вселенцев включает 63 вида: *Dermocystidium percae*, *Hofereilus carassii*, *Myxidium rhodei*, *M. schulmani*, *Myxobolus carassii*, *M. dispar*, *M. parvus*, *M. rotundus*, *Dermocystidium percae*, *Trichodina reticulata*, *Dactylogyrus anchoratus*, *D. achmerowi*, *D. auriculatus*, *D. chranilowi*, *D. crassus*, *D. ctenopharyngodonis*, *D. extensus*, *D. hypophthalmichthys*, *D. intermedius*, *D. lamellatus*, *D. rarissimus*, *D. rutili*, *D. vastator*, *D. wunderi*, *D. zandti*, *Gyrodactylus anguilla*, *G. elegans*, *G. longoacuminatus*, *G. schulmani*, *G. sprostonae*, *G. stankovici*, *G. zhukovi*, *Diplozoon paradoxum*, *Eudiplozoon nipponicum*, *Paradiplozoon homoion*, *P. nagibinae*, *Lamellodiscus elegans*, *L. fraternus*, *Ligophorus gussevi*, *L. kaohsianghsieni*, *Cleistobothrium opsariichthydis*, *Cysticercus Gryporhynchus pusillus*, *Khawia rossitensis*, *Kh. sinensis*, *Nicolla skrjabini*, *Ichthyocotylurus leucisci*, *I. pileatus*, *I. platycephalus*, *I. variegatus*, *Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*, *D. paracaudum*, *D. spathaceum*, *D. volvens*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *P. cuticola*, *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*, *Apophallus muehlingi*, *Apophallus donicus* (= *Rossicotrema donicum*), *Ergasilus sieboldi*, *Caligus lacustris*, *Argulus foliaceus*

К вселенцам следовало бы отнести *Gyrodactylus katharineri*, единственный экземпляр которого найден на голавле из Симферопольского водохранилища, и

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

единичные экземпляры *G. rutilensis* с гольяна, однако эти виды не обнаружены у их обычных хозяев – карпа и тарани. Напротив, *Bathybothrium rectangulum* – типичный паразит усача, найден у карася из Мраморного водохранилища и не регистрировался у усача. По этой же причине мы не можем уверенно включить ни в группу вселенцев, ни в группу аборигенов цестод *Bothriocephalus scorpii*, *Paradilepis scolecina*, *Scolex pleuronectis*, некоторые виды миксоспоридий (*Myxobolus bramae*, *M. cyprini*), и относим их, как и пять отмеченных выше (*I. multifiliis*, *Ch. piscicola*, *C. piscium*, *T. epizootica* и *L. intestinalis*), в группу паразитов, появление которых в водоемах Крыма не ясно.

Остальные виды, кроме вселенцев (63) и паразитов, появление которых в водоемах Крыма не ясно (13), относятся к аборигенам. Некоторые из них встречаются в искусственных водоемах и на хозяевах-вселенцах, но значительно реже. К аборигенам относятся 90 видов: *Myxidium salmonis*, *Zschokkella nova*, *Neomyxobolus olae*, *Chloromyxum barbi*, *Ch. fluviolatile*, *Ch. truttae*, *Myxobilatus gasterostei*, *Myxosoma branchiale*, *Myxobolus bramae*, *M. caudatus*, *M. cyprini*, *M. cyprinicola*, *M. exiguus*, *M. gobiorum*, *M. impressus*, *M. infundibulatus*, *M. koi*, *M. lobatus*, *M. lomi*, *M. macrocapsularis*, *M. muelleri*, *M. musculi*, *M. oviformis*, *M. pfeifferi*, *M. pseudodispar*, *M. rachmani*, *M. salmonis*, *M. schulmani*, *M. squamae*, *M. strelkovi*, *M. subepithelialis*, *M. tauricus*, *Myxosoma branchiale*, *Sphaerospora elegans*, *Sphaeromyxa sevastopoli*, *Dermocystidium branchialis*, *Tripartiella obtusa*, *Trichodina domerguei*, *T. fultoni*, *T. jiroveci*, *T. intermedia*, *T. rectuncinata*, *T. nemachili*, *T. nigra*, *T. rostrata*, *Paratrichodina incisa*, *Apiosoma amoebae*, *A. gobionis*, *A. kurense*, *A. piscicolum*, *Dactylogyrus borealis*, *D. carpathicus*, *D. chalcalburni*, *D. ergensi*, *D. folkmanovae*, *D. gobii*, *D. goktschaicus*, *D. nanoides*, *D. naviculoides*, *D. petenyi*, *D. tauricus*, *D. yinwenyingae* (= *D. nasalis*), *Gyrodactylus barbi*, *G. gobii*, *G. gobiensis*, *G. gracilihamatus*, *G. hronosus*, *G. jiroveci*, *G. laevis*, *G. limneus* (= *G. phoxini*), *G. leucisci* (= *Gyrodactylus* sp. 3), *G. macronychus*, *G. markakulensis*, *G. markewitschi* (= *Gyrodactylus* sp. 1), *G. mugili*, *G. pannonicus*, *G. proterorhini*, *G. rarus*, *G. scardinii*, *G. thymalli*, *Gyrodactylus* sp. 2, *Ligophorus chabaudi*, *L. mugilinus*, *L. szidati*, *L. vanbenedini*, *Octomacrum europaeum*, *Polyclithrum* sp. 1, *Caryophyllaeides fennica*, *Levenseniella branchiosoma*, *Crepidostomum metoecus*, *Nicolla wisniewskii* (= *Crowcrocaecum wisniewskii*), *Diplostomum phoxini*, *Rhabdochona gnedini* (= *Rhabdochona sulaki*), *Rh. denudata*, *Hepaticola petruschewskii* (= *Schulmanella petruschewskii*), *Metechinorhynchus truttae*, *Paralongicollum nemacheili*, *Pomphorhynchus laevis*, *Caspiobdella fadejevi*, *Anodonta piscinalis*, *Unio pictorum*.

Однако не все виды аборигенов пригодны для эколого-географического анализа. Из приведенного списка мы исключаем инфузорий (6 видов), которые подверглись серьезной ревизии в последнее время, а новых сведений об их экологии и распространении недостаточно, чтобы судить о приуроченности отдельных видов к конкретным фаунистическим комплексам. Исключаем из анализа 1 вид гиродактилуса, не определенный до вида. Таким образом, из дальнейшего эколого-географического анализа исключены вселенцы (60 вид), паразиты, появление которых в водоемах Крыма не ясно (14), инфузории, подвергшиеся ревизии (6 видов), гиродактилус, не определенный до вида, т.е. всего 56 видов. Оставшиеся 63

вида аборигенов использованы для последующего анализа. Они выступают как элементарные единицы, входящие в состав рассматриваемых ниже фаунистических комплексов

3. 2. Анализ фаунистических комплексов.

Включая паразита в тот или иной фаунистический комплекс, мы учитывали экологическую специализацию его и его хозяина, ареал паразита и его хозяина, представляющих единую исторически сложившуюся систему отношений, а также особенности водоема, в котором этот вид паразита доминирует, и напряженность инвазии.

В связи с тем, что предложенное гидрологами [153-155] выделение в Крыму трех групп рек (западной части Северного макросклона Крымских гор, впадающих в Черное море, восточной части Северного макросклона, впадающих в Сиваш, и южного макросклона, впадающих в Черное море) совпадает с различиями в ихтиофауне этих районов, мы вправе ожидать отличия и в составе паразитов. Поэтому, характеризуя каждый комплекс, и приводя сведения о видовом составе паразитов, мы указываем наличие или отсутствие их в каждом из этих районов, называя их для краткости западный, восточный и южный.

3. 2. 1. Бореальный равнинный фаунистический комплекс.

Ведет свое происхождение от индийской фауны, часть которой проникла в Азию севернее широты теперешних Гималаев, где в условиях умеренно теплого климата широко расселилась по материк к северу и далее проникла в Европу [31, 150, 156]. Орогенические движения в геосинклинальном поясе Тетиса, проявившиеся в олигоцене, привели к отделению этой части фауны от исходной и к формированию автохтонной бореальной равнинной фауны, которая приобрела многочисленные адаптации к равнинным условиям с одновременной специализацией к различным экологическим нишам. Обилие экологических ниш, связанное с разнообразными типами озер и рек с медленным течением, песчаным и илистым грунтом, средним и малым содержанием кислорода обусловило богатство различных групп беспозвоночных и рыб. Палеонтологические данные, касающиеся паразитов этого времени, отсутствуют. Что касается рыб, то они были представлены видами подсемейств *Syrprininae*, *Leuciscinae*, *Varbinae*, и семейств *Esocidae*, и *Percidae* [150]. Широкое распространение представителей этого комплекса по обширной территории Евразии способствовало разделению его на экологические группировки, отличавшиеся степенью теплолюбивости или эвритермности. Несомненно, что такие группировки возникли и среди паразитов. В сформировавшемся таким образом бореальном равнинном комплексе лимитирующим фактором, ограничившем в дальнейшем, как видовое разнообразие, так и распространение большинства видов, было четвертичное похолодание. В результате исчезли многие термофильные виды в Сибири, а современное распространение их ограничено Европой и Дальним Востоком (верхнетретичная экологическая группировка) или только Европой (понто-каспийская экологическая группировка). Эвритермные виды, которые перенесли похолодание и сохранили

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

непрерывный ареал, составляют собственно бореальную равнинную экологическую группировку [31, 115, 150,].

В условиях Крыма виды бореального равнинного комплекса распространены в нижних и средних участках рек, стекающих с северного макросклона Крымских гор. Комплекс представлен видами, адаптированными к равнинным участкам рек с медленным течением, наличием илистых и песчаных грунтов, средним и малым содержанием кислорода. Из аборигенных рыб к этому комплексу относятся голавль, пескарь, щиповка, шемая и рыбец. В их питании значительную роль играет планктон. Паразиты хорошо представлены, как видами с прямым циклом развития, так и со сложным. Среди моногеней дактилологирусы доминируют над гиродактилюсами. В таблице № 1 приведен видовой состав паразитов рыб этого комплекса с подразделением на экологические группировки и с указанием о распространении их по районам. В целом наиболее представленный в Крыму бореальный равнинный комплекс, включающий 32 вида паразитов, хорошо выражен только в двух районах – западном и восточном. В южном районе этот комплекс представлен всего одним эврибионтным видом – миксоспоридией *Мухоболус musculi*.

Это объясняется тем, что представители бореального равнинного фаунистического комплекса проникли в Крым в плейстоценовую эпоху. Они смогли заселить только бассейны рек, стекающих с северного макросклона Крымских гор, которые имели связь с бассейнами рек Днепра, Дона, Кубани во время регрессий Черного моря. Реки южного макросклона такой связи не имели (материковый склон здесь круто обрывается в море) и не испытали обогащения в плейстоценовую эпоху. Отсутствие в южном районе представителей бореального равнинного комплекса связано не только с историческими причинами – различного рода преградами (с севера – водораздел, с юга – соленое море), но и с современными условиями - отсутствием у рек южного склона достаточных равнинных участков [108, 115].

Сравнение паразитофауны рыб из западного и восточного районов показывает, что отдельные группировки бореального равнинного комплекса выражены не одинаково. Наиболее полно в обоих районах представлена собственно бореальная равнинная экологическая группировка, включающая 16 видов. Заметнее различия этих районов в составе более теплолюбивой понто-каспийской группировки, включающей 13 видов. Из них 9 видов являются общими для обоих районов, 2 вида встречаются только в западном, 2 – только в восточном районе. Наконец, абсолютное различие наблюдается в составе верхнетретичной группировки. Если учесть, что вселение в плейстоцене происходило не в межледниковое время, а во время похолоданий, когда уменьшался сток в море, происходили регрессии моря и объединялись речные системы (а Пра-Салгир чаще объединялся с Пра-Доном и Пра-Кубанью, чем реки западного района с системой Пра-Дунай-Пра-Днепр, вследствие батиметрической разницы базиса эрозии), становится понятным такое соотношение [114, 116].

Таблица 1.

Распространение видов бореального равнинного комплекса.

Название паразита	Районы		
	Западный	Восточный	Южный
Бореальная равнинная группировка			
1. <i>Zschokkella nova</i>	+	+	-
2. <i>Chloromyxum fluviatile</i>	+	+	-
3. <i>Myxobolus bramae</i>	+	+	-
4. <i>M. gobiorum</i>	+	+	-
5. <i>M. musculi</i>	+	+	+
6. <i>M. muelleri</i>	+	+	-
7. <i>M. oviformis</i>	+	+	-
8. <i>M. pseudodispar</i>	+	+	-
9. <i>Trichodina rostrata</i>	+	+	-
10. <i>Dactylogyrus gobii</i>	+	+	-
11. <i>D. yinwenyingae</i>	+	+	-
12. <i>Gyrodactylus gobii</i>	+	+	-
13. <i>G. gobiensis</i>	+	+	-
14. <i>G. markakulensis</i>	+	+	-
15. <i>Caryophyllaeides fennica</i>	+	+	-
16. <i>Anodonta piscinalis</i>	+	+	-
Понто-каспийская группировка			
17. <i>Myxobolus exiguus</i>	+	+	-
18. <i>M. strelkovi</i>	+	+	-
19. <i>M. schulmani</i>	+	+	-
20. <i>M. subepithelialis</i>	+	+	-
21. <i>Dactylogyrus chalcalburni</i>	-	+	-
22. <i>D. ergensi</i>	+	-	-
23. <i>D. folkmanovae</i>	+	+	-
24. <i>D. nanooides</i>	+	+	-
25. <i>D. naviculoides</i>	+	-	-
26. <i>G. gracilihamatus</i>	+	+	-
27. <i>G. leucisci</i>	+	+	-
28. <i>Rhabdochona demudata</i>	+	+	-
29. <i>Hepaticola petruschewskii</i>	-	+	-
Верхнетретичная группировка			
30. <i>Myxobolus cyprini</i>	-	+	-
31. <i>M. koi</i>	-	+	-
32. <i>M. macrocapsularis</i>	-	+	-
Всего по районам:	24	31	1

3. 2. 2. Бореальный предгорный фаунистический комплекс.

Ведет свое происхождение от индийской фауны, как и бореальный равнинный. Однако формировался он в условиях предгорного ландшафта. В соответствии с этим экологические адаптации, отражающие специфику комплекса, направлены на существование в реках с быстрым течением, галечниковым или щебнистым грунтом, прозрачной водой с высоким и средним содержанием кислорода. Слагающие комплекс виды реофильны, оксифильны и холодолюбивы, но достаточно эврибионтны. Рыбы, принадлежащие к этому комплексу (гольян и голец) – типичные литофилы. Значительную роль в их питании играет бентос, состоящий главным образом из эпифауны, а также падающие на воду насекомые. Инфауна, как и планктон, очень бедны. Большинство паразитов обладает высокой приуроченностью к одному виду хозяина и большую часть паразитофауны составляют виды с прямым циклом развития, которые отличаются высокой гостальной специфичностью [116]. Гиродактилюсы доминируют над дактилогирисами [113].

В условиях Крыма бореальный предгорный комплекс ограничен в своем распространении участками рек северного макросклона в пределах Внешней (Третьей) и Внутренней (Второй) гряд Крымских гор. В реках южного макросклона этот комплекс не представлен. Исследованная нами паразитофауна бореального предгорного комплекса беднее таковой бореального равнинного и включает 16 видов (Таблица 2). Из них 12 видов – паразиты с прямым циклом развития и только 4 – со сложным. Такое соотношение является следствием малого разнообразия и количественной бедности пищевых объектов, как бентосных, так и (особенно) планктонных, в том числе животных, являющихся промежуточными хозяевами паразитов. Паразиты со сложным циклом развития используют в качестве промежуточных хозяев бентосных беспозвоночных (моллюсков, ракообразных и насекомых), а из позвоночных – рыб, питающихся эпифауной, которая составляет основную часть бентоса бореального предгорного комплекса. Среди промежуточных хозяев отсутствуют планктонные формы. Трематода *Diplostomum phoxini*, паразитирующая в головном мозге голяна, использует его как второго промежуточного хозяина, имеет ограниченное распространение (участок реки Бурульчи в пределах комплекса). Первым промежуточным хозяином служит моллюск *Lymnaea auricularia* [152]. Нематода *Rhabdochona ergensi* использует гольца как второго промежуточного хозяина. Первыми служат нимфы поденок. Для скребней *Paralongicollum nemacheili* и *Pomphorhynchus laevis* голяны и голец являются окончательными хозяевами. Первыми промежуточными хозяевами служат бокоплавцы, которые находятся здесь в благоприятных условиях и размножаются в больших количествах. Вследствие этого, несмотря на качественную бедность комплекса паразитами со сложным циклом развития, экстенсивность и интенсивность инвазии рыб ими очень высока. Из четырех видов паразитов со сложным циклом развития шире распространен *P. laevis*, имеющий только одного промежуточного хозяина – бокоплавца *Dikerogammarus balcanicus* и использующий в качестве окончательного хозяина рыб.

Таблица 2.

Название паразита	Районы		
	Западный	Восточный	Южный
1. <i>Neomyxobolus olae</i>	-	+	-
2. <i>Myxobolus infundibulatus</i>	+	+	-
3. <i>M. lomi</i>	+	+	-
4. <i>Apiosoma piscicolum</i>	-	+	-
5. <i>Paratrichodina incisa</i>	-	+	-
6. <i>Trichodina nemachili</i>	-	+	-
7. <i>Dactylogyrus borealis</i>	-	+	-
8. <i>Gyrodactylus jiroveci</i>	-	+	-
9. <i>Gyrodactylus laevis</i>	+	+	-
10. <i>G. limneus</i>	-	+	-
11. <i>G. macronychus</i>	-	+	-
12. <i>G. pannonicus</i>	-	+	-
13. <i>Diplostomum phoxini</i>	-	+	-
14. <i>Rhabdochona ergensi</i>	-	+	-
15. <i>Paralongicollum nemacheili</i>	-	+	-
16. <i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	+	-
Всего по районам:	4	16	0

Что касается паразитов с прямым циклом развития, составляющих 75% паразитов бореального предгорного комплекса, то они представлены двумя группами - миксоспоридиями и моногенеями. Все 3 вида миксоспоридий имеют быстро опускающиеся опоры, что является приспособлением к жизни в условиях быстрого течения. Наибольшую долю не только среди паразитов с прямым циклом развития, но и в целом в паразитофауне бореального предгорного комплекса составляют моногенеи (6 видов). Так же, как и миксоспоридии, моногенеи на протяжении жизненного цикла связаны только с одним хозяином - рыбой. Однако в силу высокой приуроченности к определенному виду хозяина 5 из них паразитируют только на одном из видов рыб. Это дает возможность вполне определенно говорить о том, с каким видом рыб они могли расселяться [111, 114, 116]. Большой процент узкоспецифичных паразитов в фауне бореального предгорного комплекса - одна из характерных его особенностей. Другой особенностью, отражающей специфику бореального предгорного комплекса, является адаптация его представителей к непостоянному гидрологическому режиму и большой скорости течения. Лимитирующее влияние скорости течения на паразитов видно из соотношения дактилогирусов и гиродактилюсов в фауне комплекса. Гиродактилюсы представлены пятью видами, дактилогирусы – одним. Как те, так и другие во взрослом состоянии имеют надежный прикрепительный диск, позволяющий прочно фиксироваться на хозяине и противостоять течению. Но дактилогирусы откладывают яйца, которые подвержены сносу водным потоком. В еще большей степени подвержены сносу их свободноплавающие личинки, которые

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

к тому же должны найти хозяина в течение нескольких часов, пока останутся инвазионными. Поэтому вполне понятно преобладание среди моногеней гиродактилюсов, обладающих живорождением. Заметим также, что преобладание гиродактилюсов над дактилогирусами не только качественное, но и количественное. Если сопоставить данные по интенсивности и экстенсивности инвазии гольяна дактилогирусом и гиродактилюсами, то окажется, что интенсивность инвазии в разных водоемах *D. borealis* и *G. limneus* (= *G. phoxini*) не более 1 экз. на рыбу, *G. laevis* 1-3, *G. macronychus* 1-12, *G. pannonicus* 1-75, экз. на рыбу; соответственно экстенсивность инвазии *D. borealis* от 3.7 до 7.7%, *G. limneus* 4.6-14.3 %, *G. laevis* 12.8 %, *G. macronychus* 11.1-45.4 %, *G. pannonicus* 9.5-48.1%. Таким образом, еще одной особенностью бореального предгорного комплекса является не только качественное, но и количественное преобладание гиродактилюсов над дактилогирусами в фауне моногеней.

Ранее в некоторых работах ихтиопаразитологов [36, 157-159] было обращено внимание на то, что в южных и средних широтах Европейской части СССР дактилогирусы доминируют над гиродактилюсами. В более высоких широтах (водоемы Карелии) соотношение между этими группами сглаживается, а в северных (водоемы Кольского полуострова) соотношение обратное, т.е. гиродактилюсы доминируют над дактилогирусами. Причем, в зоне тундры дактилогирусы не встречаются [158].

Позже мы показали, что преобладание гиродактилюсов над дактилогирусами зависит не только и не столько от широты местности, сколько от соотношения представителей различных комплексов в гетерогенной фауне данной местности [113]. Мы обратили внимание, что в бореальном предгорном комплексе такой южной территории, как Крым, в фауне моногеней соотношение такое же, как в водоемах Кольского полуострова. Сходство наблюдается не только в соотношении, но и в качественном составе. У гольяна Кольского полуострова, как и у гольяна из крымских водоемов, отмечены *D. borealis*, *G. phoxini*, *G. macronychus*, *G. pannonicus*, *G. laevis* [37]. Добавим к этому, что даже в таком удаленном от сравниваемых территорий районе, как бассейн р. Пенжины, где специальные исследования гольяна не проводились, также отмечены *D. borealis* и *G. phoxini* [159]. Все, отмеченные территории, находящиеся в разных широтах и долготах, сходны в одном - они горные, а в ихтиопаразитофауне их значительную долю составляют виды бореального предгорного комплекса, в котором доминируют реофильные гиродактилюсы. Из сказанного видно, что эколого-географический анализ паразитофауны, основанный на выделении фаунистических комплексов с учетом экологической специфики составляющих их видов, дает возможность выявить зависимость и характер распространения паразитов, что важно не только для зоогеографии, но и для понимания генезиса фауны [114].

Обратимся к анализу паразитов бореального предгорного комплекса по районам Крыма. Казалось бы, для существования представителей этого комплекса имеются условия как в западном, так и в восточном и южном районах. Однако сравнение видового состава по районам (табл. 2) показало, что в южном районе они отсутствуют, а в западном представлены всего четырьмя видами (*Muxobolus*

infundibulatus, *M. lomi*, *Gyrodactylus laevis*, *Pomphorhynchus laevis*), которые не проявляют строгой приуроченности к хозяевам. Все остальные виды, кроме этих четырех, строго приурочены к одному виду хозяина, но распространение их ограничено только восточным районом. Указанные различия могут быть связаны с тем, что рыбы бореального предгорного комплекса заселили только восточный район. В то же время в реки западного района рыбы бореального предгорного комплекса проникнуть не смогли, а их паразиты (4 вида) в силу эврибионтности могли быть занесены с эврибионтными рыбами другого комплекса. Для того, чтобы убедиться, что это действительно так, проанализируем сопредельные с Крымом территории и выявим возможности заселения западного и восточного районов представителями бореального предгорного комплекса. Гипсометрический анализ территорий показывает, что предгорные участки притоков Днепра находятся очень далеко от соответствующих участков рек западного района. Ближе к ним находятся соответствующие участки более удаленных бассейнов Днестра и Дуная. Однако и они отстоят от рек западного района, по меньшей мере, в 2-3 раза дальше, чем соответствующие участки бассейна Кубани от рек восточного района. Более того, левые притоки Кубани, стекающие со склонов Большого Кавказа, впадают в нее даже в нижнем течении. Это значит, что рыбам бореального предгорного комплекса необходимо было преодолеть расстояние в 150-200 км для вхождения в предгорные участки рек восточного района. Если вновь обратиться к западному району, можно отметить, что рыбам из Днестра и Дуная пришлось бы преодолеть, кроме равнинных участков этих рек, весь обнажавшийся шельф северо-западной части Черного моря, что явилось, по-видимому, непреодолимым препятствием. Итак, по всей вероятности, вселение рыб бореального предгорного комплекса, а вместе с ними и их паразитов имело место во время регрессий в плейстоцене, когда в связи с общим похолоданием представители бореального предгорного комплекса могли спуститься в равнинные участки рек сопредельных территорий и проникнуть в водоемы Крыма. При этом в реки восточного склона проникли как рыбы, так и их паразиты, а в реки западного района проникли только некоторые эврибионтные паразиты с рыбами другого комплекса, вероятно, бореального равнинного. Отсутствие представителей бореального предгорного комплекса в южном районе объясняется теми же причинами, что и отсутствие представителей бореального равнинного комплекса. Выявленный характер распространения представителей бореального предгорного комплекса еще раз подтверждает, что они проникли в Крым с соседних территорий, не являясь его коренными обитателями, ввиду чего они, как и представители бореального равнинного комплекса отнесены нами к плейстоценовым иммигрантам.

3. 2. 3. Переднеазиатский фаунистический комплекс.

Ведет свое происхождение от индийской фауны, однако формировался независимо от бореального равнинного и бореального предгорного комплексов в области сухих субтропиков. Формирование гидрофауны комплекса происходило в водоемах горного питания в условиях горообразования, аридизации климата и влияния факторов пльвиальных эпох [153-156]. Представители этого комплекса

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

хорошо адаптированы к быстрому течению, реофильны, но в отличие от представителей бореального предгорного комплекса они способны существовать в мутной воде. Виды, слагающие комплекс, эвритермны, но менее холодоустойчивы, чем представители бореального предгорного комплекса. Они оксифильны, но достаточно эврибионтны в отношении кислородного режима.

Распространение видов переднеазиатского комплекса в Крыму ограничено участками рек в пределах Третьей, Второй и частично и Первой гряд северного макросклона, а на южном макросклоне средними и нижними участками рек. Первой гряды Крымских гор. Из исследованных нами рыб к этому комплексу принадлежат крымский усач и южная быстрянка. Сходные с бореальным предгорным комплексом условия существования отразились на направленности адаптаций к основным экологическим факторам и обусловили большое сходство в характере паразитофауны и в соотношении отдельных групп паразитов. Обращаясь к табл. 3, мы видим, что в паразитофауне переднеазиатского комплекса, включающего 18 видов, преобладают паразиты с прямым циклом развития (17 видов, 94.4%). Один вид - *Rh. gnedini* - имеет сложный цикл развития. Это связано с малым разнообразием как бентосных, так и особенно планктонных беспозвоночных, что ограничивает круг возможных промежуточных хозяев и приводит к тому, что трофические связи становятся немногочисленными и короткими. Из паразитов с прямым циклом развития 8 видов составляют миксоспоридии. Все они имеют быстро опускающиеся споры, адаптированные к одному из наиболее сильно действующих факторов - скорости течения. Анализ паразитов переднеазиатского комплекса в отношении приуроченности к хозяевам показывает, что 5 видов миксоспоридий (*Myxosoma branchialis*, *Myxobolus caudatus*, *M. lobatus*, *M. impressus*, *M. tauricus*) - специфичные паразиты усача, один вид (*Myxobolus rachmani*) - специфичный паразит быстрянки. Среди моногеней, представленных восемью видами, пять (*Dactylogyrus carpathicus*, *D. goktschaicus*, *D. petenyi*, *Gyrodactylus barbi*, *G. markewitschi*) - специфичные паразиты усача, три вида (*Dactylogyrus tauricus*, *Gyrodactylus hronosus* и *Octomacrum europaeum*) - специфичные паразиты быстрянки. Единственный вид паразитов со сложным циклом развития (*Rhabdochona gnedini*=*Rh. sulaki*) - также специфичный паразит усача. Это позволяет говорить о том, что паразитофауна переднеазиатского комплекса характеризуется преобладанием паразитов с прямым циклом развития и узкой специфичностью по отношению к хозяевам в еще большей степени, чем паразитофауна бореального предгорного комплекса.

Таблица 3.

Распространение видов переднеазиатского комплекса.

Название паразита	Районы		
	Западный	Восточный	Южный
1. <i>Chloromyxum barbi</i>	+	+	-
2. <i>Myxosoma branchiale</i>	+	+	-
3. <i>Myxobolus caudatus</i>	+	+	-
4. <i>M. impressus</i>	+	+	+
5. <i>M. lobatus</i>	+	+	-
6. <i>M. rachmani</i>	+	-	-
7. <i>M. squamae</i>	+	+	+
8. <i>M. tauricus</i>	+	+	+
9. <i>Trichodina fultoni</i>	+	+	-
10. <i>Dactylogyrus carpathicus</i>	+	+	-
11. <i>D. goktschaicus</i>	+	+	-
12. <i>D. petenyi</i>	+	+	-
13. <i>D. tauricus</i>	+	-	-
14. <i>Gyrodactylus barbi</i>	+	+	-
15. <i>G. hronosus</i>	+	+	-
16. <i>G. markewitschi</i>	+	+	-
17. <i>Octomacrum europaeum</i>	+	-	-
18. <i>Rhabdochona gnedini</i>	+	+	-
Всего по районам:	18	15	3

Если далее рассмотреть соотношение дактилогирозов и гиродактилюсов в фауне моногеней переднеазиатского комплекса, то увидим, что эвритермные дактилогирозы преобладают над холодоустойчивыми гиродактилюсами (4:3), т.е. соотношение обратное тому, что наблюдается в бореальном предгорном комплексе. Возможно, это соотношение несколько иное, если иметь в виду, что не включен в анализ один вид гиродактилюса с усача, не определенный до вида и, может быть, относящийся к переднеазиатскому комплексу. Тем не менее, учитывая и это, удельный вес дактилогирозов в переднеазиатском комплексе выше, чем в бореальном предгорном, что является отражением тех условий, в которых формировались эти комплексы - более высоким температурным режимом переднеазиатского комплекса по сравнению с бореальным предгорным, адаптацией паразитов и их хозяев не только к горным, но и к аридным условиям.

Особого внимания заслуживает видовой состав паразитов переднеазиатского комплекса. Именно здесь представлены в наибольшем количестве новые виды. Среди них *M. tauricus*, *M. impressus* с усача и *D. tauricus* с быстрянки, являющиеся либо эндемиками Крыма, либо не найденными за его пределами видами. Однако, принимая во внимание, что паразитофауна усача и быстрянки изучены хорошо и многими исследователями как в СССР, так и в Западной Европе, возможность того, что их пропустили в водоемах Европы и Кавказа, маловероятна. Скорее они

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

отсутствуют в водоемах этих территорий. Можно предполагать, что эти виды в ходе дальнейших исследований будут найдены в водоемах Передней Азии, где ихтиопаразитологические исследования не проводились. И то и другое может свидетельствовать об эндемизме, большой древности и былых связях Крыма с Передней Азией, необходимо отметить также общие виды с Закавказьем - *Dactylogyrus goktschaicus*, известный из Кубани [95] и оз. Севан [164] и *Mухobolus caudatus*, известный из Куры [165] и Риони (устное сообщение Н. Сперанти), *M. rachmani*, - из Куры и Ленкорани [167] и, возможно, также общие с Передней Азией.

Распространение паразитов переднеазиатского комплекса по районам показывает (табл. 3), что наиболее полно они представлены в западном районе (13 видов), хуже - в восточном (7 видов) и всего одним видом - в южном. Заметим, однако, что видимое обеднение паразитофауны в южном районе, вероятно, не отражает действительный состав паразитов и связано с малым количеством вскрытых рыб (всего 2 экз. усача, вскрытых в 1973 г. из р. Учан-Су). К сожалению, из-за редкой встречаемости усача в реках южного склона, а возможно, и полного исчезновения, мы не смогли добыть его в большем количестве. Однако то, что и в южном районе встречается наиболее характерный для крымского усача вид *Mухobolus tauricus* и то, что сам усач распространен во всех трех районах, в том числе и в южном, куда не могли проникнуть представители бореального равнинного и бореального предгорного комплексов, свидетельствует о том, что крымский усач и его паразитофауна являются более древними, коренными жителями Крыма. Не вызывает сомнения, что проникнуть с соседних территорий после образования черноморской котловины ни усач, ни тем более его паразитофауна, особенно богато представленная по сравнению с другими рыбами пресноводными дактилогирисами, не могли. Поэтому мы относим паразитов усача, как и самого усача, к понтическим реликтам.

Если паразитофауна усача не вызывает сомнения в ее древности, то этого, на первый взгляд, нельзя с уверенностью сказать о паразитофауне другого представителя переднеазиатского комплекса - южной быстрянки. Обращаясь к табл. 3, мы видим, что специфичные паразиты быстрянки (*M. rachmani*, *D. tauricus*, *O. europaeum*) распространены только в западном районе и не встречаются ни в восточном, ни в южном, как и сама быстрянка. Такое распространение наталкивает на мысль, что быстрянка не является коренным обитателем Крыма, а вселилась в реки западного района из бассейнов Дуная, Днестра или Днепра. На это указывает также ее специфичный паразит *O. europaeum*, известный только из бассейна Дуная [124, 145, 143]. Однако *M. rachmani* не известен ни в Дунае, ни в Днестре, ни в Днепре, но зарегистрирован в Ленкорани [167] и Сурхандарье [169], т.е. в Закавказье и Средней Азии. Наконец, специфичный вид быстрянки *Dactylogyrus tauricus*, описанный в 1978 г. [103], не найден ни в одном из водоемов Европы, но, возможно, существует в Передней Азии, откуда сведений о паразитах рыб нет. Таким образом, становится менее вероятным первоначальное предположение о проникновении быстрянки в Крым из Дуная, с которым имеется только один общий вид. Не исключено, что быстрянка пришла из Передней Азии.

Рассмотрим в связи с этим распространение быстринок в реках бассейна Черного моря. По данным Л. С. Берга [170] и Г. У. Линдберга [171], в Дунае обитает типичный представитель этого рода *Alburnoides bipunctatus*, в Днестре, Днепре, Доне встречается подвид *A. bipunctatus rossicus*, а в Кубани быстринка представлена племенем *A. bipunctatus rossicus kubanicus*. Исследованная нами быстринка относится к подвиду *A. bipunctatus fasciatus*. Она же распространена в западном Закавказье и в реках черноморского побережья Малой Азии, но не встречается в бассейнах рек Дунайско-Кубанского участка. Таким образом, мы видим, что у быстринки больше связей с Передней Азией. Однако то, что она распространена только в западном районе Крыма и отсутствует в восточном и южном районах, не позволяет нам уверенно говорить о том, что быстринка, как и усач, является древним (коренным) обитателем Крыма. Об этом свидетельствует и то, что у быстринки обнаружен всего один вид дактилогируса, в то время как у усача их три, а у быстринок из различных водоемов Европы и Азии известно 7 видов [103]. Это обстоятельство может указывать на то, что быстринка в большей степени, чем усач, испытала воздействие неблагоприятных факторов и была элиминирована в реках восточного и южного районов, а в реках западного района потеряла часть паразитов и в первую очередь особенно чувствительных к осолонению дактилогирусов. Таким образом, паразитофауна переднеазиатского комплекса является коренной крымской, сохранившейся здесь, вероятно, с третичного периода, на этом основании мы относим виды, слагающие переднеазиатский комплекс, к третичным (понтическим, по терминологии И. И. Пузанова) реликтам.

3. 2. 4. Бореальный горный фаунистический комплекс.

Анализируя бореальный предгорный комплекс в старом понимании [24, 31, 150], мы убедились в его большой неоднородности. Комплекс распадается на две группы, резко отличающиеся экологией, распространением, списком хозяев. И хозяева и связанные с ними паразиты занимают свой участок реки. Это позволило выделить из бореального предгорного комплекса еще один комплекс, в большей степени адаптированный уже не к предгорным, а к горным условиям, назвав его бореальным горным [119].

Бореальный горный комплекс формировался в горных ручьях и реках с быстрым течением, высоким содержанием кислорода, низкими температурами, щебнистым и галечниково-валунным грунтом. В силу этого представители комплекса реофильны, оксифильны, холодолюбивы. Фауна беспозвоночных, в том числе промежуточных хозяев, крайне бедна. Среди паразитов, фауна которых также небогата, имеются виды с прямым и сложным циклами развития. Как те, так и другие обладают строгой приуроченностью к хозяевам. Из исследованных нами рыб к этому комплексу относится ручьевая форель, возможно и подкаменщик, которого не удалось добыть. Несмотря на то, что современное распространение представителей комплекса имеет прерывистый ареал, связанный с горными странами, большинство видов являются общими для этих стран.

В условиях Крыма распространение горного комплекса ограничено верхними участками рек, находящимися в пределах I гряды крымских гор. Паразитофауна

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

бореального горного комплекса включает 7 видов, (табл. 4). Заметно больший удельный вес, чем в бореальном предгорном и переднеазиатском комплексах, составляют паразиты со сложным циклом развития (3 вида. 42.8%). Паразиты с прямым циклом развития представлены 4 видами. Из них 2 - миксоспоридии: *Myxobolus salmonis* с быстро опускающимися спорами и *Myxidium salmonis* со спорами, занимающими промежуточное положение по скорости погружения, что свидетельствует об адаптациях спор к быстрому течению и способности их противостоять сносу водным потоком. В связи со слабой изученностью гаплоспоридий, в том числе и *Dermocystidium branchialis*, мы не рассматриваем его в отношении адаптации к скорости течения. Единственный вид моногеней - *Gyrodactylus thymalli* хорошо приспособлен к жизни в условиях быстрого течения. Что касается паразитов со сложным циклом развития, то все они реофильны, оксифильны и холодолюбивы, как и их промежуточные хозяева горошинки и гаммарусы. В отношении специфичности представителей бореального горного комплекса можно сказать следующее. Все паразиты - специфичные паразиты лососевых. Из них наиболее узкую специфичность проявляют *Myxobolus salmonis* и *Nicolla wisniewskii* - специфичные паразиты форели, а также *Gyrodactylus thymalli* - паразит форели и хариуса.

Таблица 4.

Распространение видов бореального горного комплекса.

Название паразита	Районы		
	Западный	Восточный	Южный
1. <i>Myxidium salmonis</i>	+	+	+
2. <i>Chloromyxum truttae</i>	+	+	-
3. <i>Myxobolus salmonis</i>	+	+	-
4. <i>Dermocystidium branchialis</i>	-	+	+
5. <i>Gyrodactylus thymalli</i>	+	+	+
6. <i>Crepidostomum metoecus</i>	+	+	+
7. <i>Nicolla wisniewskii</i>	-	+	-
8. <i>Metechinorhynchus truttae</i>	+	+	+
10. Всего по районам:	6	8	5

В связи с большим сходством экологических условий бореального горного и арктического пресноводного комплексов распространение специфичных паразитов лососевых связано с горными странами и зоной тундры. *Myxidium salmonis* может опускаться в равнинные участки рек с проходными лососевыми и даже в море. Общие для типично пресноводных хариуса и форели *G. thymalli* и *N. wisniewskii* связаны в распространении с хозяевами, и их ареал составляют ареалы хариуса и форели. Там, где нет хариуса, но есть форель, как это имеет место в Крыму, ареалы *G. thymalli* и *N. wisniewskii* не прерываются.

По устному сообщению Р. Эргенса, *G. thymalli*, паразитирующий у разных форм форели и хариуса из бассейнов Дуная, водоемов Крыма и Кавказа,

различаются между собой некоторыми деталями в строении красных крючков и соединительной пластинки. Однако не ясно, являются ли эти различия подвидовыми. Возможно, *G. thymalli* из разных районов и разных хозяев окажутся близкими видами. Но уже то, что у форели и хариуса имеется общий или, возможно, близкие виды паразитов среди такой отличающейся узкой специфичностью группы, как гиродактилюсы, может свидетельствовать об общности происхождения и вероятности того, что хариус также относится к бореальному горному комплексу, но в силу реофильности, оксифильности и холодолюбивости проник в арктические реки, вероятно, еще в ледниковую эпоху - *Muxobolus salmonis* - узкоспецифичный паразит форели, распространен только в горных странах и только в горных участках рек или в горных озерах, это типичный горный вид, известный пока только из водоемов Кавказа [31, 148], Памира [40] и Крыма [104].

По устному сообщению Н. Сперанти, *Muxobolus salmonis* найден в горных участках рек Ингури и Риони. То, что *M. salmonis* - единственный вид этого рода, отмеченный у лососевых, сохранился в горных участках, и не последовал за хозяевами в более молодой арктический комплекс, указывает на горное происхождение представителей рода *Salmo*. К такому же выводу приходят З. С. Донец [31], основываясь на зоогеографическом анализе миксоспоридий, и О. Н. Пугачев [172], исходя из анализа паразитофауны лососевых, сиговых и хариусовых. Эти и наши данные подтверждают аналогичное мнение ихтиологов [149], основанное на приуроченности палеонтологических находок лососевых палеогена к континентальным отложениям, и редкости этих находок в связи с экологическими причинами [147].

Все сказанное позволило нам выделить в Крыму бореальный горный комплекс. Понятно, что описание комплекса нуждается в уточнении и дополнении. По-видимому, и в других горных районах, где имеются сходные экологические условия, будут обнаружены относящиеся к этому комплексу виды и не только среди паразитов, но и в свободноживущей фауне, которые расширят наши представления о комплексе и будут способствовать уточнению истории формирования бореального горного комплекса и, в частности, генезиса лососевых.

Резюмируя все сказанное, подчеркнем, что современная паразитофауна пресноводных рыб Крыма гетерогенна. Аборигенная ихтиопаразитофауна состоит из представителей четырех фаунистических комплексов - бореального равнинного, бореального предгорного, бореального горного и переднеазиатского.

Список литературы

1. Jhering H. On the ancient relations between New Zealand and South America // Trans and Proc. New Zeal. Inst. - 1891. - V. 24. - P. 431-445.
2. Jhering H. Die Helminthen als Hilfsmittel der Zoogeografischen Forschung // Zool. Anz. - 1902. - Bd. 26. - S. 42-51.
3. Совинский К. В. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна // Зап. Киевского о-ва естествоиспытателей. - 1904. - Т. 18. - 487 с.
4. Kellog V. Ectoparasites of Mammals // Amer. nature. - 1914. - V. 48. - P. 257-279.
5. Скрябин К. И. К фауне паразитических червей пустынь и степей Туркестана // Тр. Гос. ин-та эксперим. ветеринарии. - 1924. - Т. 2, вып. 1. - С. 78-91.
6. Harrison L. Host and parasite // Proc. Linn., 1928. - V. 53. - P. 9-59.

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

7. Metcalf. M. Parasites and the aid their give in problems of taxonomy, geographical distribution and paleogeography // Smith mus. coll. – 1929. – V. 86. – P. 3-36.
8. Догель В. А., Быховский Б. Е. Паразиты рыб Каспийского моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 149 с.
9. Догель В. А. Влияние прерывистого распространения хозяина на его паразитофауну. // Изв. АН Каз. ССР. Сер. Зоология. – 1945. - № 4. – С. 5-8.
10. Догель В. А. Курс общей паразитологии. – Л.: Наука, 1947 а. – 372 с.
11. Догель В. А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоол. журн. – 1947 б. – Т. 27, № 6. – С 481-492.
12. Догель В. А., Ахмеров А. Х. Паразитофауна рыб Амура и ее зоогеографическое значение // Тр. юбил. науч. сессии ЛГУ. Биол. науки. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1946. – С. 171-178.
13. Петрушевский Г. К., Бауер О. Н. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири // Изв. ВНИОРХ. – 1948. – Т. 27. – С. 217- 231.
14. Бауер О. Н. Зоогеографическое районирование паразитофауны рыб Сибири // Реф. сб. Зап.-Сиб. фил. АН СССР. – 1948. – С. 63-68.
15. Бауер О. Н. Паразитофауна сегов СССР, ее зоогеографическая характеристика и рыбохозяйственное значение // Тр. Барабинского отд. ВНИИ озерного и речного рыбного хоз-ва. – 1950. – Т.4. – С. 59-76.
16. Догель В. А., Боголепова И. И., Смирнова К. В. Паразитофауна озера Байкал и ее зоогеографическое значение. // Вестник ЛГУ. – 1949. – Вып. 7. – С. 13-34.
17. Шульман С. С. Значение данных по паразитам рыб для смежных дисциплин // Тр. пробл. совещ. Зоол. ин-та АН СССР. – 1954. – Т. 4. – С. 153-162.
18. Гусев А. В. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1955. – Т. 19. – С. 171-398.
19. Полянский Ю. И. Материалы по паразитологии рыб северных морей // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1955. – т. 19. – С. 5-170.
20. Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитов рыб СССР // Основные проблемы паразитологии рыб. – М.-Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. – С. 184-231.
21. Берг Л. С. Разделение Палеарктики на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Тр. I Всесоюз. геогр. съезда 1933 г. – Л.: Изд-во Геогр. о-ва, 1934. – С. 3-10.
22. Никольский Г. В. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве // Изв. АН СССР. Сер. Биол. – 1947 а. - № 1. – С. 127-138.
23. Никольский Г. В. Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953 а. – С. 77-90.
24. Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. – 1947 б. – Т. 26, вып. 3. – С. 221-232.
25. Никольский Г. В. О методике зоогеографических исследований // Вопр. геогр. – 1951. – Т. 24. – С. 263-275.
26. Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953 б. – С. 65-76.
27. Трофименко В. Я. Основные направления и проблемы развития гельминтогеографии // Паразитические организмы Северо-Восточной Азии. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975.– С. 9-20.
28. Ашурова М. А. Зоогеографический анализ паразитофауны рыб Тибетской провинции Нагорно-Азиатской подобласти // Зоол. журн. – 1973. – Т. 52. - № 11. – С. 1602-1606.
29. Донец З. С. Некоторые особенности распространения микоспоридий в пресноводных водоемах УССР // Проблемы паразитологии. – Киев: Изд-во АН УССР, 1963. – С. 441-444.
30. Донец З. С. Зоогеографическая характеристика слизистых споровиков (Myxosporidia) пресноводных рыб УССР // Паразитология, 1967. – Т.1, вып. 3. – С. 185- 190.
31. Донец З. С. Зоогеографический анализ микоспоридий южных водоемов СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1979. – Т. 87. – С. 65-90.
32. Стрелков Ю. А., Шульман С. С. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. – 1971. – Т. 25. – С. 196-292.
33. Джалилов У. Д., Гаврилова Н. Г. Зоогеографический анализ паразитов рыб Туркменской провинции Средиземноморской подобласти // Зоол. журн. – 1967. – Т. 46, № 2. – С. 274-276.

34. Гаврилова Н. Г. Зоогеографический анализ паразитов рыб Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи в пределах Туркестанской провинции // Паразитология. – 1968. – Т. 2, № 3. – С. 232-236.
35. Трофименко В. Я. Гельминтофауна рыб пресных вод азиатской Субарктики: Автореф. дис... канд. биол. наук. – М., 1969. – 16 с.
36. Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции в пределах СССР. – Свердловск, 1976. – С. 50-68.
37. Митенев В. К. К эколого-географическому анализу фауны паразитов рыб рек Кольского полуострова // Материалы рыбохозяйственных исследований. Северного бассейна. – Мурманск, 1972. – Т. 21. – С. 260-271.
38. Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – Т. 1, вып. 2. – 164 с.
39. Ибрагимов Ш. Р. Краткий экологический и зоогеографический анализ паразитофауны некоторых водоемов Ленкоранской природной области // Материалы науч. конф. аспирантов АН Азерб. ССР. – Баку – 1976. – С.174-179
40. Данияров М. Р. Зоогеографический анализ паразитов рыб реки Кафирнигап // Материалы Респ. конф. молодых ученых и специалистов, посвящ. 50-летию комсомола Таджикистана. Секция биол. наук. – Душанбе: Дониш, 1976. – С. 65-76.
41. Рустамов А. К. Фаунистический комплекс – единица орнитогеографического анализа // Тез. докл. 5-ой Прибалтийской орнитологической конф. – Тарту, 1963. – С. 174-175.
42. Боровицкая М. П. Сравнение паразитофауны промысловых рыб из придунайских лиманов и реки Дуная // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. Отд. зоол. – 1952. – Т. 71, № 4. – С. 10-26.
43. Захваткин В. О., Петрушевский Г. К. К паразитофауне некоторых эндемичных рыб бассейна Дуная и Черного моря // Тр. Ленинградского о-ва естествоисп. – 1952. – Т. 71. – С. 87-91.
44. Кулаковская О. П. О размещении паразитов рыб в реках Карпат и Прикарпатья // Конф. по вивченню флори і фауни Карпат та прилеглих територій. – Київ, 1960. – С. 277-280.
45. Кулаковская О. П. Фрагменты к паразитофауне рыб верховьев р. Тисы и Серета // Helminthologia (Bratislava) – 1967. – Vol. 8, N 164. – P. 289-295.
46. Палий М. А. К паразитофауне форели и хариуса из некоторых водоемов Закарпатья и сопредельных территорий // Тез. докл. Респ. совещ. по форелеводству. – Станислав, 1960. – С. 41-44.
47. Гусев А. В., Изюмова Н. А. Материалы по изучению паразитофауны рыб реки Тисы // Работы по паразитофауне юго-запада СССР. – Кишинев: Изд-во Института зоологии АН МССР, 1965. – С. 39-40.
48. Костенко С. М. Новые сведения об урцеоляриидах Дуная // Материалы 1 съезда Всесоюзного общества протозоологов. – Баку: ЭЛМ, 1971. – С. 287.
49. Костенко С. М. Urceolariidae – паразиты рыб советского участка Дуная // Гидробиол. журн.. – 1972. – Т. 8, вып. 3. – С. 107-112.
50. Кулаковская О. П., Коваль В. П. Паразитофауна рыб бассейна реки Дуная. – Киев: Наук. думка, 1973. – 210 с.
51. Захваткін В. О. Паразити риб водойм Закарпатської області // Наук. зап. Львівського наук. природозн. музею АН УРСР. – 1951. – Т. 1. – С. 119-149
52. Захваткін В. О., Кулаківська О. П. Паразити риб верхів'я Дністра // Наук. зап. Львівського наук. природозн. музею АН УРСР. – 1951. – Т. 1. – С. 150-155
53. Шумило Р. П. Паразитофауна рыб низовьев реки Днестр: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Одесса, 1953. – 16 с.
54. Шумило Р. П. К вопросу о зоогеографии паразитов рыб нижнего течения реки Днестр // Тр. Одесского университета. – 1958. – Т. 148, вып. 3. – С. 279-281.
55. Кулаковская О. П. Паразиты рыб бассейна верхнего Днестра: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Киев, 1955. – 14 с.
56. Кулаковская О. П. Изученность паразитов рыб из рек Карпат и Прикарпатья. // Науч. зап. Ужгородского университета. – Ужгород, 1956. – Т. 40. - С. 309-318.
57. Кулаковская О. П. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб УССР // Материалы совещ. по вопр. зоогеогр. суши. – Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1957. – С. 65-68.
58. Маркевич А. П., Коваль В. П., Кулаковская О. П. Гельминтофауна рыб бассейна Днестра // Восьмое совещ. по паразитол. проблемам. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – С. 92-93.
59. Мариц Н. М. Паразитофауна плавней реки Прут // Уч. зап. Тираспольского пед. ин-та. – 1957. – Т. 5. – С. 209-224.

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

60. Малевицкая М. А. Новые виды рода *Dactylogyrus* Diesing, 1850 (Trematoda) из реки Днепра // Докл. АН СССР. – 1941. – Т.30, № 3. – С. 267-269.
61. Малевицкая М. А. Материалы к изучению паразитических червей семейства Dactylogyridae рыб Днепра. // Тр. ВНИОРХ. – 1949. – Т. 6 – С. 27-40.
62. Малевицкая М. А., Лопухина А. М. Материалы к изучению паразитов рыб нижнего Днепра // Тр. УкрНИРХ. – 1955. – Т. 10. – С. 40-49.
63. Маркевич А. П. Гельминтофауна рыб Днепра в районе Канева // Наук. зап. Київського Гос. ун-та – 1949. – Т. 8. – С. 8-12.
64. Маркевич А. П. Паразитофауна пресноводных рыб УССР. – Киев: Изд-во АН УССР, 1951. – 375 с.
65. Залевська Н. М. Матеріали до пізнання Туграносомідає риб Дніпра // Тр. Ін-та зоол. АН УССР. – 1950. – Т. 4. – С. 120-125.
66. Залевская-Шаповал Н. М. Кровепаразитические простейшие рыб бассейна Днепра // Восьмое совещ. по паразитол. проблемам. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – С. 71-72
67. Коваль В. П. Дигенетические сосальщики рыб нижнего Днепра // Тр. биолого-почвенного факультета Киевского ун-та. – 1950. – Т. 5. – С. 187-207.
68. Коваль В. П. Матеріали до паразитофауни риб Каховського водосховища // Вісник Київськ. ун-та. Сер. біол. – 1958. – Т. 1, № 2 – С. 127-136.
69. Коваль В. П. Дигенетические трематоды р. Днепр // Вопросы экологии. – Киев: Изд-во Киевск. ун-та, 1959. – Т.3 – С. 167-216.
70. Коваль В. П. Паразитофауна рыб дельты Днепра // Вісник Київськ. ун-та. Сер. біол. – 1962 а. – Т. 3, № 1 – С. 98-104.
71. Коваль В. П. Паразити риб Дніпровського лиману // Вісник Київськ. ун-та. Сер. біол. – 1962 б. – Т. 4, № 2 – С. 81-86.
72. Коваль В. П. Паразитофауна рыб в низовье Каховского водохранилища на девятом году его существования // Проблемы паразитологии. – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 473-474.
73. Коваль В. П., Донец З. С., Комарова М. С., Пронина Д. В. Паразитофауна рыб среднего Днепра в районе м. Канева // Вісник Київськ. ун-та. Сер. біол. – 1960. – Т. 1, № 3 – С. 133-142.
74. Комарова Т.И. Материалы к паразитофауне хищных рыб среднего Днепра в районе г. Канева // Проблемы паразитологии: Тр. УРНОП. - Киев: Изд-во - АН УССР, 1961. - Ч. 1. – С. 250-256.
75. Комарова Т.И. Гельминты промысловых рыб дельты Днепра // Проблемы паразитологии: Тр. УРНОП. - Киев: Наукова думка, 1964. – С. 77-89.
76. Комарова Т. И. Гельминтофауна промысловых рыб Днепровского лимана // Паразиты, промежуточные хозяева и переносчики. - Киев, 1966. – С. 57-66.
77. Комарова Т.И. Паразитофауна личинок и мальков рыб в верховьях Кременчугского водохранилища // Проблемы паразитологии: Тр. VII науч. конф. паразитол. УССР. Ч. 1. - Киев, 1972 а. – С. 380-382.
78. Комарова Т.И. Паразиты молоди рыб Кременчугского водохранилища и их влияние на организм хозяев. – Киев: Наукова думка, 1982. – 224 с.
79. Исков М. П., Коваль В. П. Паразитофауна рыб Каховского водохранилища через 8 лет после его наполнения // Паразиты и паразитозы человека и животных. – Киев: Наукова думка, 1965. – С. 192-207.
80. Костенко С. М. Паразитические инфузории рыб среднего Днепра: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Киев, 1968. – 19 с.
81. Исков М. П. Материалы по паразитофауне рыб р. Днепра в зоне будущего Каневского водохранилища // Рыбное хозяйство. – Киев: Урожай, 1969. – Вып. 7. – С. 27-33.
82. Исков М. П. Факторы, обуславливающие особенности формирования паразитофауны рыб в Каховском водохранилище // Гидробиол. журн. – 1975. – Т. 2, № 4. – С. 69-74.
83. Пашкевичуте А. С. Моногенетические сосальщики рыб низовьев основных рек Украины: Автореф. дис... канд. биол. наук. - Киев, 1969. – 15 с.
84. Коваль В. П., Пашкевичуте А. С. Моногенетические сосальщики рода *Diplozoon* в рыбах водоемов Украины // Гидробиол. журн. – 1973. – Т. 9, № 1. – С. 76-82.
85. Кулаківська О. П. Паразити риб малих річок басейну Прип'яті // Проблеми малих річок України. – Київ: Наукова думка, 1974. – С. 97-98.
86. Анцышкіна Л. М. Паразитофауна рыб Запорожского водохранилища // Паразиты и паразитозы животных и человека. – Киев: Наук. думка, 1975. – С. 7-14.

87. Андцьшкіна Л. М., Костенко С. М. Паразитические инфузории (Сем. *Urceolariidae* Stein, 1867) рыб Запорожского водохранилища // Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. Ч. 1. – Киев: Наук. думка, 1976. – С. 17-18.
88. Шевченко Н. Н. Паразитофауна рыб р. Донца // III экологическая конф. Киевского Гос. ун-та: Тезисы докл. Ч. 1. – Киев, 1954. – С. 292-296.
89. Шевченко Н. Н. Паразиты рыб реки Северского Донца в среднем течении // Тр. НИИ биол. и биол. фак. Харьковского госуниверситета. – 1956. – Т. 23. – С. 269-301.
90. Шевченко Н. Н. О весенней паразитофауне некоторых видов рыб нижнего течения Сев. Донца. – Тр. НИИ биол. и биол. фак. Харьковского госуниверситета. – 1957. – Т. 26. – С. 5-12.
91. Смирнова К. В. Паразитофауна рыб Дона и Цимлянского водохранилища // Изв. ВНИОРХ. – 1954. – Т. 34. – С. 179-198.
92. Красильникова Н. И. Первые результаты исследования паразитофауны рыб Верхнего Дона // Проблемы паразитологии. – Киев: Изд-во АН УССР, 1963. – С. 456-457.
93. Красильникова Н. И. Список паразитов рыб Верхнего Дона // Работы НИРЛ Воронежского университета, 1965. – Сб. 3. – С. 130-142.
94. Красильникова Н. И. Паразиты рыб Верхнего Дона: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Л., 1966. – 21 с.
95. Шаова Н. Д. Микоспоридии рыб нижнего и среднего течения реки Кубани. – Паразитология, 1969 а. – Т. 3, вып. 1. – С. 92-96.
96. Шаова Н. Д. Влияние паводков на паразитофауну рыб бассейна р. Кубани. – Паразитология, 1969 б. – Т. 3, вып. 5. – С. 399-405.
97. Шаова Н. Д. Паразиты рыб бассейна реки Кубани. – Автореф. дис... канд. биол. наук. – Л., 1969 в. – 25с.
98. Чернова Т. Н. Новые виды слизистых споровиков (*Mucosporidia*) рыб некоторых водоемов западной Грузии. – Вестн. зоол. – 1970. – № 1. – С. 60-64.
99. Чернова Т. Н. Зоогеографическая характеристика паразитофауны рыб водоемов Колхидско-Анатолийского участка // УИИ науч. конф. паразитологов Украины: Тез. докл. – Киев: Наук. думка, 1975. – С. 170-174.
100. Чернова Т. Н. Паразитофауна рыб оз. Джапана и особенности ее формирования // I Всесоюзный съезд паразитологов: Тезисы докл. Ч. 2. – Киев: Наук. думка, 1978. – С. 165-170.
101. Мирошниченко А. И. Новые для Крыма виды трематод из пресноводных рыб // Проблемы паразитологии. Ч. 2. – Киев: Наукова думка, 1975. – С. 38-39.
102. Мирошниченко А. И. Моногеней пресноводных рыб Крыма // Исследования моногеней в СССР: Материалы Всесоюз. симпоз. по моногеней. – Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1977. – С. 102-103.
103. Мирошниченко А. И. *Dactylogyrus tauricus* sp. n. (*Monogenea*: *Dactylogyridae*) – новый вид моногеней с быстрянки // Паразитология. – 1978 а. – 12, вып. 1. – С. 53-57.
104. Мирошниченко А. И. Аборигенные и пришлые представители паразитофауны рыб Крыма // I Всесоюз. съезд паразитологов: Тез. докл. Ч. 3. – Киев: Наук. думка, 1978 б. – С. 100-102.
105. Мирошниченко А. И. *Mucobolus tauricus* sp. n. – новый вид микоспоридий (*Snidosporidia*: *Mucosporidia*) крымского усача // Паразитология. – 1979 – Т. 13, вып. 4. – С. 436-437.
106. Мирошниченко А. И. Паразитофауна рыб бассейна р. Салгир // Охрана и рациональное использование природных ресурсов. – Симферополь: Изд-во СГУ, 1980. – С. 121-127.
107. Мирошниченко А. И. Паразитофауна усача *Barbus tauricus* из водоемов Крыма // Тез. докл. симпоз. гидропаразитол. при IV съезде Всесоюз. гидробиол. о-ва. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 30-31.
108. Мирошниченко А. И. Паразитофауна пресноводных рыб Крыма: Автореф. дис... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1982. – 23 с.
109. Мирошниченко А. И. Паразитофауна акклиматизированных в Крыму рыб // I Международный симпозиум по ихтиопаразитологии. – Ческе Будеевице: Публикация Института паразитологии АН ЧССР, 1983. – С. 19.
110. Мирошниченко А. И. Микоспоридии рыб Крыма // Вестник зоологии. – 1984 а. – № 6. – С. 16-22.
111. Мирошниченко А. И. Зоогеографическое районирование Крыма в свете ихтиопаразитологических данных // 8 Всесоюзная зоогеографическая конференция: Тезисы докладов. – М.: Изд-во АН СССР, 1984 б. – С. 216-217.
112. Мирошниченко А. И. Паразитофауна рыб Северо-Крымского канала // VIII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. – Л.: Наука, 1985 – С. 94-96.

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

113. Мирошниченко А. И. О соотношении дактилогирусов и гиродактилосов в фауне // X Конференция Украинского общества паразитологов: Материалы конф. – Киев: Наукова думка, 1986 а – Ч.2. – С. 30.
114. Мирошниченко А. И. Становление ихтиопаразитофауны Крыма // Изучение экосистем Крыма в природоохранном аспекте: Сб. науч. ст. – Киев: УМК ВО, 1988 б. - С. 90-94.
115. Мирошниченко А. И. Ихтиопаразитофауна бореального равнинного фаунистического комплекса в Крыму // Экологические аспекты охраны природы Крыма: Сб. науч. ст. - Киев: УМК ВО, 1991. - С. 109-113.
116. Мирошниченко А. И. Ихтиопаразитофауна бореального предгорного комплекса в Крыму // Рациональное использование и охрана экосистем Крыма: Тематич. сб. науч. тр. – Киев: УМК ВО, 1992. – С. 86-90.
117. (Мирошниченко А.) Miroshnichenko A. Origin of Monogenea fauna in Crimea // VII European multicollodium of Parasitology. – Parassitologia. – 1996. – Vol. 38, N 1-2. – P. 42.
118. Мирошниченко А. И. Ихтиопаразитофауна переднеазиатского комплекса в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: Тематич. сб. науч. тр. – Киев: УМК ВО, 1997. – С. 91-94.
119. Мирошниченко А. И. Ихтиопаразитофауна бореального горного фаунистического комплекса в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: Тематич. сб. науч. тр. – Симферополь: СГУ, 1998. - С. 66-69.
120. Мирошниченко А. И. Обзор паразитофауны рыб Крыма // Актуальные вопросы развития инновационной деятельности в государствах с переходной экономикой: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. к 80-летию НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 78-80.
121. Мирошниченко А. И. Ч. 2. Моногенеи // Каталог гельминтов позвоночных Украины. Акантоцефалы. Моногенеи. / О. И. Лисицына, А. И. Мирошниченко. – Киев: Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Украинское научное общество паразитологов, 2008. – С. 59-139.
122. (Мальцев В., Мирошниченко А.) Maltsev V., Miroshnichenko A. On transcontinental transfer of parasites from the Far East into the Black and Azov seas in the process of haarder (*Mugil soiyu*) acclimatization // Parasitology International. – Amsterdam – Lausanne – New York – Oxford – Shannon – Tokyo. – 1998. – Vol. 47. – P. 325.
123. Roman E. Contributii la cunoasterea faunei de monogeneedin RPR // Bull. Stiint. Acad. R.P. Romine. Arc. biol., agron. geol. – 1953. – V. 5, N 4. – P. 106-113.
124. Roman E., Bychowsky B. E. Un interessant trematode monogeneu – *Octomacrum europaeum* nov. sp. – parasit de *Alburnoides bipunctatus* (Bloch) // Commun. Acad. Rep. Pop. Romine. – 1956. – V. 6, N 7. – P. 901-904.
125. Какачева-Аврамова Д. Хелминтологично проучване на риби от неякои водоеми на Тракия. Ч. 2 // Зоол. ин-т с музей. – 1965. – С. 83-120.
126. Какачева-Аврамова Д. Хелминты по риби от реки на Западна Стара Планина. 1. // Изв. Центр. хелминтол. лабор. Бълг. АН. – 1968. – Кн. 12. – С. 97-103.
127. Какачева-Аврамова Д. Хелминты по риби от реки на Западна Стара Планина. 2. // Изв. Центр. хелминтол. лабор. Бълг. АН. – 1969. – Кн. 13. – С. 61-74.
128. Какачева-Аврамова Д. Хелминты по риби от реки на Западна Стара Планина. 3 // Изв. Центр. хелминтол. лабор. Бълг. АН. – 1970. – Кн. 14. – С. 91-104.
129. Какачева-Аврамова Д. Принос към хелминтофауната на риби от р. Тунджа // Изв. Центр. хелминтол. лабор. Бълг. АН. – 1972 а. – Кн. 15. – С. 89-107.
130. Какачева-Аврамова Д. *Dactylogyrus dimitrovae* n. sp. (Monogenoidea) from the gills of *Alburnoides bipunctatus* Bloch // Докл. Бълг. АН. – 1972 б. – Кн. 25, № 10. – С. 1411-1413
131. 129. Какачева-Аврамова Д. Принос към зоогеографическая анализ на хелминтофауната на сладководните риби в Болгария // Изв. Центр. хелминтол. лабор. Бълг. АН. – 1973. – Т. 16. – С. 81-85.
132. Žitňan R. *Gyrodactylus thymalli* sp. n. aus dem Flossen der Asche (*Thymallus thymallus*) // Helminthologia. – 1960. – N 2. – S. 266-269.
133. Žitňan R. Príspevek k helminthofaune ryb Laborca pri Oborine. – Sb. Vychodosl. muzea Kosice. – 1964 а. – N 5. – P. 91-96.
134. Žitňan R. Vier neue Arten monogenetischer Saugwürmer aus der Gattung *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 // Helminthologia. – 1964 б. – Bd. 5. – N 1-4. – S. 115-122.
135. Žitňan R. Monogenoidea ryb tecucich vod Potiskej niziny (Helminty ryb Potiskej niziny CSSR // Biologia (Bratislava). – 1966. – N 21. – P. 763-770.

136. Ergens R. Zwei weitere Befunde der *Gyrodactylus*-Art (Monogenoidea) aus der Tschechoslovakei // Vestnik Cs. Zool. Spol. – 1961. – Bd. 15, N 1. – S. 25-27.
137. Ergens R. Revision of the helminthofauna of Fishes from Tschechoslovakia. IV. Grup of species *Gyrodactylus elegans* Nordmann, 1832 (Monogenoidea) // Folia parasitologica. – 1966. – V.13, N 3. – P. 212-221.
138. (Ergens R.) Эргенс Р. Паразитофауна рыб из территории Черногории. 1. Polyonchoinea (Monogenoidea) некоторых рыб Скадарского озера и Большого Черного озера // Польопривреда и шумарство. – Титоградо – 1970. – Год 16, бр. 1-2. – С. 1-38.
139. Ergens R. Variability of hard parts of opisthaptor of two species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenoidea) from *Phoxinus phoxinus* (L.) // Folia parasitologica. – 1976. – V. 23. – P. 11-126.
140. Cankovic M., Delic S., Rukavika J. Parasitofauna sladkovodnih riba Bosne i Hercegovina // Diela Acad. nauk i umjeth BiH. – Sarajevo. – 1968. – N 33. – 160 s.
141. Moravec F. Species of the Genus *Rhabdochona* Railliet, 1916 (Nematoda: Rhabdochonidae) from Fishes of Czechoslovakia. – Folia parasitologica. – 1968. – V. 15, N 9. – P. 29-40.
142. Lom J. On a New Taxonomic Character in Myxosporidia, as Demonstrated in Descriptions of Two New Species of *Myxobolus* // Folia parasitologica. – 1969. – V. 16, N 2. – P. 97-103.
143. Lucky Z. Prispvek k poznani zabrohlistu jizni Moravy // Sbornik VSZ a lesn v Brne. – 1957. – V. 5, N 2. – P. 123-132.
144. Ergens R., Lom J. Puvodci parazitarnych nemoci ryb. – Praha: Academia, 1970. – 383 p.
145. Ergens R., Gussev A. V., Izjumova N. A., Molnar K. Parasite fauna of Fishes of the Tisa River Basin. – Praha: Academia, 1975. – Roc. 85, ses. 2. – P. 3-117.
146. Vojtek J. Metacercarie z ryb Ceskoslovenska // Folia prirodoved. fak. UJEP Brne. – 1974. – T. 15, N 2. – P. 13-51.
147. Сычевская Е. К., Яковлев В. Н. Современные представления о филогенетических взаимоотношениях лососеобразных // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология) – Л.: Наука, 1976. – С. 111-113
148. Донец З. С., Вартанян Л. К., Мкртчян З. А. Новый вид микоспоридий (Myxosporidia, Snidosporidia) из мышц форели // Биол. журн. Армении. – 1973. – Т. 26, № 3. – С. 84-85.
149. Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопросы ихтиологии. – 1961. – Т.1, вып. 2. – С. 22-36.
150. Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. – 1964. – Т. 1, вып. 1 (30). – С. 10-22.
151. Шульман С. С. Донец З. С., Ковалева А. А. Класс микоспоридий мировой фауны. Т. 1. – С.-Петербург: Наука, 1997. – 578 с.
152. Стенько Р. П. Обнаружение церкарии *Diplostomum phoxini* (Faust, 1918) Arvy et Buttner, 1954 (Diplostomatidae) у моллюсков Крыма // Паразитология – 1976. – Т. 10, вып. 6. – С. 482-487.
153. Олиферов А. Н., Гольдин М. В. Реки и озера. – Симферополь: Таврия, 1966. – 43 с.
154. Олиферов А. Н. Гидрография и гидрология // Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. – Симферополь: Сонат, 1999. – С. 12-15. с.
155. Олиферов А. Н., Тимченко З. В. Реки и озера Крыма. – Симферополь: Доля, 2005. – 214 с.
156. Гусев А. В. Систематика, состав индийской фауны, зоогеография и эволюция моногеней пресноводных рыб // Фауна, систематика, и филогения моногеней // Тр. Биолого-почвенного ин-та ДВНЦ АН СССР. – Владивосток, 1976. – Т. 35. (138). – С. 5-32
157. Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. – Л.: Наука, 1974. – С. 3-107.
158. Митенев В. К., Шульман Б. С. Моногеней рыб Кольского полуострова // Исследования моногеней в СССР: Материалы Вессоюз. симпозиума по моногеней. – Л.: ЗИН АН СССР, 1977. – С. 93-97.
159. Коновалов С. М. Особенности паразитофауны щуки р. Пенжины // Паразитология. – 1967. – Т. 1, № 2. – С. 137-143.
160. Абдурахманов Ю. А. История формирования современного рыбного населения пресных вод Азербайджана // Тр. Ин-та зоологии АН АзССР. – 1960. – Т. 21. – С. 56-81
161. Абдурахманов Ю. А. Рыбы пресных вод Азербайджана. – Баку: Изд-во АН АзССР. – 1962. – 404.
162. Касымов А. Г. Зоогеографический анализ и история развития пресноводной фауны р. Куры // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и мед. наук. – 1963. – № 3. – С.45-56.
163. Касымов А. Г. Пресноводная фауна Кавказа. – Баку: Изд-во ЭЛМ, 1972. – 285 с.

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК КОМПОНЕНТ ЛАНДШАФТА

164. Гусев А. В. К изучению дактилогирусов Евразии // Докл. АН СССР. – 1966. – Т. 167, № 4. – С. 950-952.
165. Чиаберашвили В. А. Паразитофауна рыб рек Куры, Алазани и Иори. // Тр. Грузинского зоотехническо-ветеринарного учебно-исследовательского ин-та. – 1968. – Т. 36. – С. 92-92.
166. Шаова Н. Д. Паразиты рыб бассейна реки Кубани: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Л., 1969. – 25 с.
167. Ибрагимов Ш. Р. Новый вид микоспоридий рода *Mухobolus* (Protozoa, Mухosporidia) из усача реки Ленкоранчай // Паразитология. – 1977. – Т. 11, № 6. – С. 537-538.
168. Пузанов И. И. Своеобразие фауны Крыма и ее происхождение // Уч. зап. Горьковского ун-та. – 1949. – Т. 14. – С. 5-32.
169. Алламуратов Б. Паразиты рыб бассейна Сурхандарья: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Киев, 1966. – 21 с.
170. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 3. – С. 929-1382.
171. Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня мирового океана в четвертичный период. – Л.: Наука, 1972. – 548 с.
172. Пугачев О. Н. Генезис паразитофауны лососевых // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. – Л.: Наука, 1979. – С. 86.

A. I. Miroshnichenko Faunistic complex as a landscape component

Use of Faunistic complexes as landscape components is proposed. Principles of search and analysis of Faunistic complexes are reviewed on the example of parasites of Crimean fishes together with free-living invertebrates and vertebrates connected with their development, and also search of indigenous and new elements, which are necessary for understanding the genesis of fauna.

Keywords: Faunistic complex, landscape, component

A I. Мирошниченко Фауністичний комплекс як компонент ландшафту.

Пропонується використовувати фауністичний комплекс в якості компоненту ландшафту. Розглянуті принципи виявлення та аналізу фауністичних комплексів на прикладі паразитів риб Криму, та пов'язаних з їх розвитком безхребетних і хребетних тварин, а також виявлення у фауні аборигенних та прибулих елементів, які необхідні для розуміння її генезису.

Ключові слова: фауністичний комплекс, ландшафт, компонент.

Статья поступила в редакцию 25.07.2008 г