

УДК 591.69:597.55

РАЗНООБРАЗИЕ ПАРАЗИТОВ РОТАНА *Percottus glenii* Dybowski 1877 (Actinopterygii: Perciformes) В УСЛОВИЯХ КРУПНОМАСШТАБНОГО РАСШИРЕНИЯ АРЕАЛА ХОЗЯИНА

© 2016 г. С. Г. Соколов*, А. В. Жуков**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071 Москва, Ленинский просп., 33

**Днепропетровский национальный университет им. О. Гончара,
49010 Украина, Днепропетровск, просп. Гагарина, 72

E-mail: sokolovsg@mail.ru

Поступила в редакцию 06.04.2015 г.

Установлено, что у ротана в водоемах из приобретенной части ареала видовые составы паразитов в основном беднее, а филогенетические расстояния между паразитами больше таковых из нативной части. Обнаружено, что паразитологические различия между популяциями ротана из приобретенной и нативной частей ареала, а также между популяциями внутри приобретенной части связаны с составом и обилием как специфичного, так и эвриксенного компонентов паразитофауны. Показано, что эти различия обусловлены генезисом интродукционных очагов ротана, а также локальными условиями реципиентных водоемов.

DOI: 10.7868/S0002332916040123

Ротан *Percottus glenii* Dybowski 1877 — вид рыб семейства Odontobutidae, существенно расширивший свой ареал за вторую половину XX и начало XXI вв. Нативная часть ареала ротана охватывает бассейны Среднего и Нижнего Амура и ряд сопредельных речных систем (Никольский, 1956), приобретенная часть — Восточную и Центральную Европу, Западную Сибирь, юг Центральной и Восточной Сибири (Решетников, 2009; Андреев и др., 2011; Зуев, Яблоков, 2013; Reshetnikov, Schliewen, 2013). Вселение этого вида нередко имеет негативные последствия для реципиентных экосистем (Litvinov, O’Gorman, 1996). Данный вид включен в перечень вселенцев, относящихся к приоритетным мишеням для исследований и контроля (Dergunova *et al.*, 2012).

О влиянии интродукций на паразитофауну накоплен большой фактический материал. Основные закономерности данного влияния по отношению к рыбам и их паразитам были определены еще в 30–50-х гг. XX в. (Догель, 1939; Петрушевский, Бауер, 1953; Петрушевский, 1958). Их проявление зависит от типа интродуцируемого материала (икра, малек, производители), а также от особенностей заселяемых водоемов, в первую очередь их биотического компонента. С 1990-х гг. наблюдается возрастание интереса к паразитологической составляющей в интродукционном процессе. В наши дни паразиты трактуются как немаловажный фактор в конкурентной борьбе между вселенцами и аборигенными видами хозяев

(Dove, 2000; Torchin *et al.*, 2002; Roche *et al.*, 2010), причем действие этого фактора неравнозначно на разных фазах натурализации хозяина-интродуцента (Drake, 2003). Особое внимание исследователей сфокусировано на восприимчивости видов местной фауны к паразитам, занесенным вместе с хозяевами-вселенцами (McIntyre, 1996; Blanc, 2001; Gagne *et al.*, 2015), роли хозяев-вселенцев в циклах развития аборигенных видов паразитов (Paterson *et al.*, 2013а, б; Reshetnikov *et al.*, 2013) и опосредованном воздействии вселенцев на циркуляцию паразита в реципиентной экосистеме (Тютин, Кияшко, 2005; Pulkkinen *et al.*, 2013).

Цель работы — определение основных трендов трансформации паразитарных населений ротана, связанных с интродукцией хозяина.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Паразитологический материал собран из 23 водоемов, обозначенных в тексте и на рисунках буквенно-цифровыми индексами (табл. 1). Географическое положение и бассейновая принадлежность этих водоемов, а также видовой состав паразитов, показатели зараженности ротана и размерные характеристики обследованных рыб были приведены ранее (Соколов, Фролов, 2012; Соколов, 2013; Соколов, Мошу, 2013, 2014; Соколов и др., 2013, 2014; Соколов, Протасова, 2014; Sokolov *et al.*, 2014). Мы учли результаты только полных паразитологических вскрытий рыб. При

Таблица 1. Данные об изученных выборках рыб

Водоем			n, экз.
точка отбора проб	название	местонахождение	
Нативная часть ареала ротана			
s1	“Озеро-3”	Приморье	30
s2	“Озеро-1”	»	30
s3	оз. Сладкое	Сахалин	47
s4	“Озеро-2”	Приморье	30
Приобретенная часть ареала ротана			
s5	Бердский пруд	Новосибирская обл.	30
s6	оз. Глушица Подстепная	Воронежская обл.	37
s7	оз. Ульяновское	То же	17
s8	оз. Сазанка	Саратовская обл.	37
s9	“Горнослинкино-1”	Тюменская обл.	14
s10	“Горнослинкино-2”	То же	23
s11	“Речпорт”	Тюменская обл.	32
s12	оз. Круглое	Самарская обл.	34
s13	старица р. Драгиште у с. Булбоака	Республика Молдова	21
s14	“Неверовский карьер”	Московская обл.	30
s15	Пруды Илевского рыбоводного хозяйства	Нижегородская обл.	39
s16	оз. Жилое	Новосибирская обл.	28
s17	оз. Проточное	Пермский край	20
s18	Мотовилихинский пруд	То же	33
s19	“Пруд-1”	»	19
s20	“Малое Конёво”	Архангельская обл.	17
s21	Придорожная канава	Новосибирская обл.	30
s22	“Юшала”	Свердловская обл.	17
s23	“Расловка”	Саратовская обл.	51

вычислениях индексов разнообразия и статистических расчетах все отмеченные инфузории рода *Trichodina* Ehrenberg, 1838 рассматривались в составе одного сборного таксона *Trichodina* spp.

Уровни организации паразитарных населений обозначены по аналогии с соответствующей им иерархией разнообразия паразитов (Соколов, Жуков, 2014): γ -уровень – население паразитов у совокупности особей ротана в одной точке отбора проб; δ -уровень – у таковой из всех точек отбора проб. Измерение разнообразия паразитарных населений, учитывающее численность и систематическую принадлежность их членов, выполнено с помощью индекса

$$I_a = \sum_{K=1}^N (t_K - t_{K-1}) H_{a,K},$$

где $H_{a,K}$ – индекс разнообразия Хаврды (Havrda) и Чарвата (Charvát) K -го таксономического ранга (видового, родового, семейственного и т.д.), a –

константа масштабирования ($a \geq 0$), t_K – таксономический уровень K -го ранга. При $a = 0$ $H_{0,K}$ – богатство K -го таксономического ранга в паразитарном населении (число видов, родов, семейств и т.д.), а I_0 – индекс Фэйта (Faith) за вычетом высоты таксономической дендрограммы; при $a = 1$ $H_{1,K}$ – индекс Шеннона K -го таксономического ранга, а I_1 – генерализация индекса Шеннона для таксономической дендрограммы; при $a = 2$ $H_{2,K}$ – индекс Симпсона K -го таксономического ранга, а I_2 – квадратичная энтропия Рао (Pavoine *et al.*, 2009). Для трематод использована макросистема класса, предложенная Шеллом (Schell, 1982), как одна из наиболее дробных на отрядном уровне; для остальных групп паразитов – классификационные построения, предложенные в информационной системе ZooDiv (<http://www.zin.ru/ZooDiv/animals.asp>).

Для получения сравнимых результатов и возможности их совместного графического отобра-

Таблица 2. Общая линейная модель влияния структуры ареала (разделение на нативную и приобретенную части) и индексов разнообразия меньшего порядка на индексы таксономического разнообразия

Предикторы	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средняя сумма квадратов	F-статистика	p-уровень
I_1					
Константа	37.87	1	37.87	4.32	0.05
I_0	99.93	1	99.93	11.39	0
Структура ареала	14.5	1	14.5	1.65	0.21
Ошибка	175.49	20	8.77	—	—
I_2					
Константа	6.59	1	6.59	4.10	0.06
I_0	8.15	1	8.15	5.07	0.04
Структура ареала	0.92	1	0.92	0.57	0.46
Ошибка	32.15	20	1.61	—	—
I_2					
Константа	0	1	0	0	0.99
I_0	1.09	1	1.09	12.06	0
I_1	30.44	1	30.44	337.11	0
Структура ареала	0.36	1	0.36	4.02	0.06
Ошибка	1.72	19	0.09	—	—

Примечание. “—” — оценка не предусмотрена форматом анализа. I_0 – I_2 — индексы таксономического разнообразия.

жения численность паразитов была трансформирована. Обилие паразитов, которое нельзя представить в рамках используемой методики числом особей (*Trichodina* spp. и др.), было обозначено числом 10. Далее было найдено среднее значение обилий каждого вида паразита в пределах отдельной выборки рыб и проведено логарифмирование этих результатов. Полученные значения нормированы к диапазону 0–1 так, что 1 соответствует максимальной численности данного вида среди всех населений γ -уровня организации, а 0 — минимальная.

Определение таксономического ранга паразитов, по которому различаются населения γ -уровня иерархии, выполнено с помощью пермутационного теста Харди–Сентерре (Pavoine *et al.*, 2009). Расширенный дисперсионный анализ проведен с помощью программы Statistica 7.0. Другие статистические процедуры и построение графиков проведены в среде R 3.0.3. Описание этих процедур приведено в дополнительных материалах к статье Павуан с соавт. (Pavoine *et al.*, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Паразитарное население ротана δ -уровня иерархии представлено 93 видами и неидентифицированными формами видового ранга (далее виды/формы). Таксономическое древо данного населения и распределение паразитов по населением γ -уровня представлены на рис. 1. Его анализ

свидетельствует о более высоком видовом богатстве паразитарных населений γ -уровня иерархии в нативной части ареала хозяина по сравнению с таковым в приобретенной. Данный вывод подтверждается значениями индексов I_0 , I_1 и I_2 (рис. 2). Индекс таксономического разнообразия паразитов I_0 в нативной части ареала хозяина значимо выше, чем в приобретенной ($F = 18.03$, $p = 0.003$, где F — отношение Фишера, p — уровень значимости). Его значение влияет на I_1 и I_2 (табл. 2). Расширенный дисперсионный анализ также свидетельствует о значимом влиянии индекса I_1 на паттерны разнообразия паразитов, характеризуемые I_2 (табл. 2). Учет модели влияния перечисленных индексов позволяет выявить характер зависимости I_2 от структуры ареала хозяина. В приобретенной части ареала ротана при таких же значениях индексов таксономического разнообразия паразитов I_0 и I_1 , как в нативной части, будет наблюдаться большее значение I_2 (рис. 2г).

Фракционирование разнообразия паразитов по таксономическим уровням (вид, род, семейство, отряд, класс, тип и царство) демонстрирует снижение значений индексов разнообразия при возрастании ранга таксонов в паразитарном населении. Так, на уровне вида паразитов значения I_0 , I_1 и I_2 равны соответственно 12.75, 3.21 и 0.85 для населений γ -уровня иерархии и — 93, 6.2 и 0.98 для населения δ -уровня. Те же значения, но для уровня царства равны 1.92, 0.64, 0.29 и 2, 0.79, 0.36

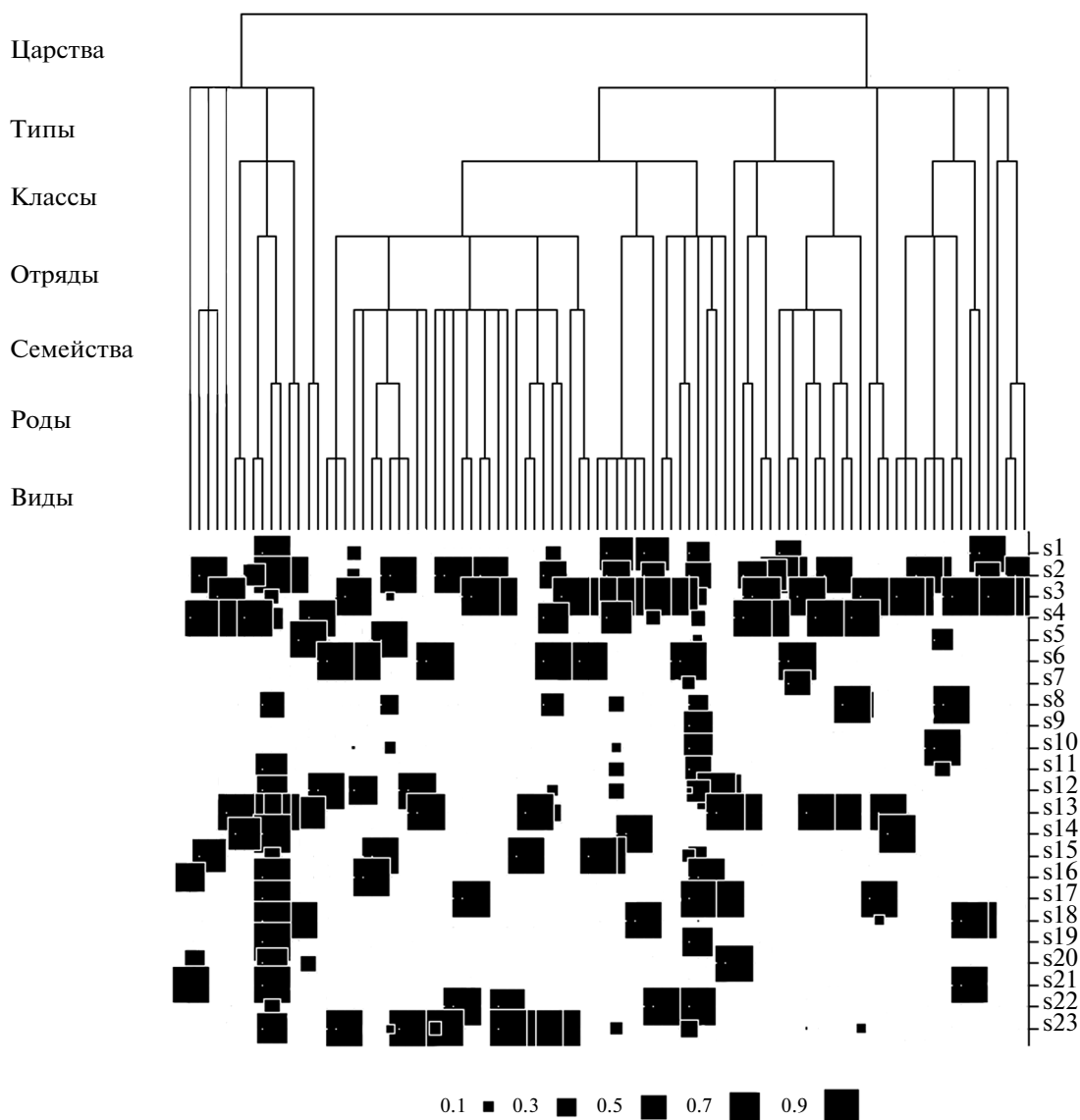


Рис. 1. Таксономическое древо паразитарного населения ротана δ -уровня иерархии и распределение отдельных видов по населением γ -уровня. s1–s23 – точки отбора проб; для рис. 1 и 3. Размер черных квадратов соответствует численности особей паразитов, нормированной к диапазону 0–1.

соответственно. Тест Харди–Сентерре показывает, что на уровне отряда соотношение скоростей снижения разнообразия у паразитарных населений γ - и δ -уровней иерархии отличается от аналогичного соотношения у населений, таксономическая структура которых организована по случайному принципу, свидетельствуя о таксономической сверхдисперсии. Таксономическая сверхдисперсия проявляется в отношении всех трех индексов разнообразия. Она свидетельствует о том, что в населениях γ -уровня иерархии наблюдаются большее число отрядов и (или) большая выравненность численности их представителей, чем это наблюдается в населении со случайно сгенерированной таксономической

структурой. В итоге можно предположить, что существует причина, которая приводит к неслучайному формированию таксономического разнообразия паразитарных населений ротана на отрядном уровне.

В результате двойного анализа главных координат выявлены основные тенденции трансформации паразитарных населений ротана γ -уровня иерархии на ареале хозяина. Область пространства, задаваемого полученными в анализе осями, которая расположена вблизи начала координат, соответствует нативной части ареала ротана (рис. 3а). Этот вывод следует из расположения в данной области паразитарных населений из точек s1–s4 (табл. 1). Периферия указанного пространства

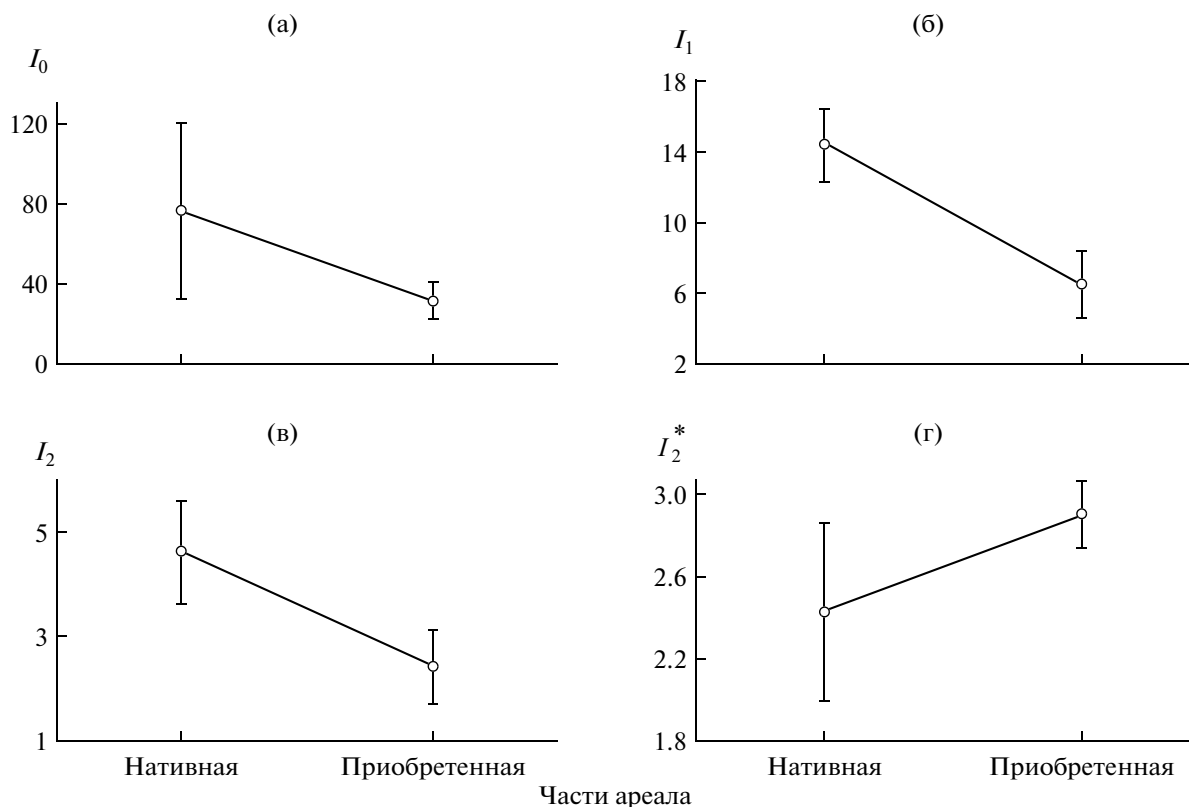


Рис. 2. Значения индексов разнообразия I_0 (а), I_1 (б), I_2 (в) и I_2^* (I_2 с учетом ковариат) (г) для паразитарных населений ротана γ -уровня иерархии.

соответствует приобретенной части ареала (рис. 3а). В паразитарных населенных, сформированных в приобретенной части ареала ротана, но расположенных в зоне, ограниченной координатами точек s1–s4, таксономическая структура наиболее близка к таковой в нативной части. Это населения из точек s5, s8, s10 и s13.

Наиболее существенные различия между таксономическими структурами паразитарных населений γ -уровня, сформированных в нативной и приобретенной частях ареала хозяина, связаны с представителями отрядов Nippotaeniidea, Caryophyllidea, Cyclophyllidea, Proteocephalidea, Pseudophyllidea, Azygiida, Echinostomida, Plagiorchiida, Strigeidida и группы Trematoda ordo indet. (тип Plathelminthes), Rhabditida (Nematoda), Chlamidodontida, Mobilida, Pleurostomatida (Ciliophora) и Diplomonadida (Polyplastigota) (рис. 3б). Эти же группы паразитов определяют основные тенденции изменчивости таксономических структур паразитарных населений того же иерархического уровня, относящихся к приобретенной части ареала ротана.

Преобразования, затрагивающие перечисленные выше отряды типа Plathelminthes, характерны для паразитарных населений из точек s6, s9, s12, s15, s17, s22 и s23. Некоторые представители этих отрядов – *Isthmiophora melis* (Schrank 1788)

(Echinostomida) и *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti et Miyata 1940 (Nippotaeniidea) – встречаются у ротана в обеих частях ареала, однако их обилие (как в абсолютном и нормированном, так и в долевого выражении) значительно выше у рыб, находящихся в приобретенной части своего ареала. В частности, наибольшая доля *I. melis* в суммарной численности членов паразитарного населения приходится на точку s6 (0.14). Отряды Azygiida и Pseudophyllidea представлены у ротана в разных частях его ареала викарирующими видами – *Azygia lucii* (Müller 1776), *Triaenophorus nodulosus* (Pallas 1781) (приобретенная часть) и *Azygia* sp., *Triaenophorus orientalis* Kuperman 1968 (нативная часть). Однако большую роль в структуризации качественного и количественного составов паразитарных населений ротана эти гельминты играют в приобретенной части ареала хозяина. К примеру, доли *A. lucii* в видовом составе (по отношению к числу видов) и в суммарной численности паразитов равны по 0.14 (точка s6), а доли *Azygia* sp. – 0.04 и 0.05 соответственно (точка s3). Виды/формы, входящие в отряды Proteocephalidea, Plagiorchiida, Strigeidida, также более обильны у ротана в этой части ареала. Представители отрядов Caryophyllidea и Cyclophyllidea зарегистрированы нами только у интродуцированного ротана. В

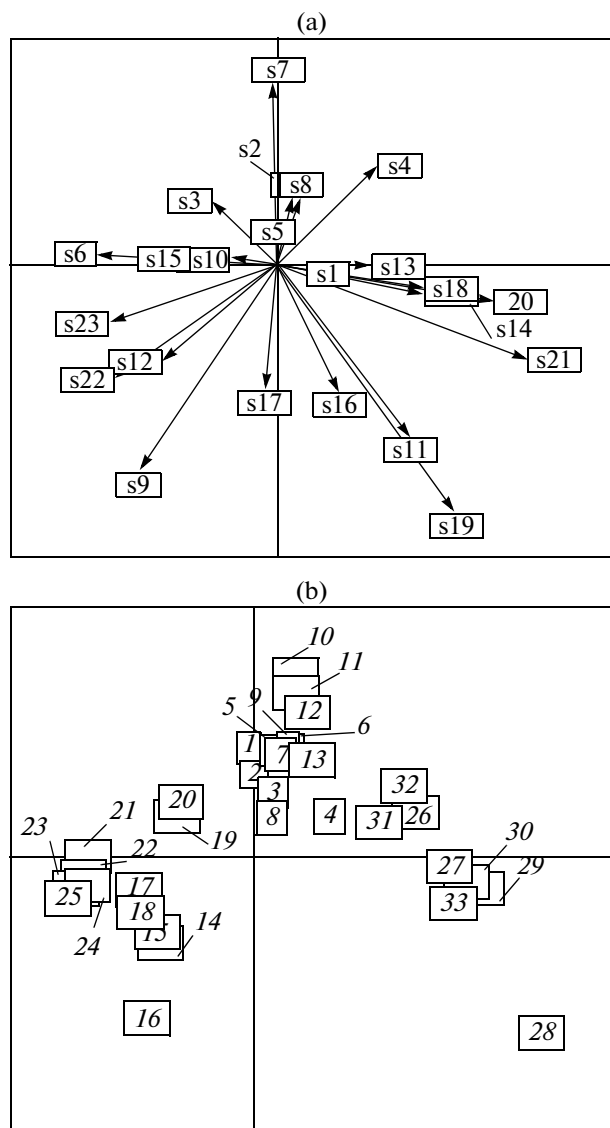


Рис. 3. Расположение паразитарных населений ротана γ -уровня иерархии (а) и таксономических группировок паразитов уровня отряда (б) в пространстве осей двойного анализа главных координат. 1 – Neoechinorhynchida, 2 – Echinorhynchida, 3 – Rhynchobdellida, 4 – Acariformes, 5 – Arguloida, 6 – Cyclopoida, 7 – Poecilostomatoida, 8 – Unionoida, 9 – Chromadorea ordo indet., 10 – Rhabditida, 11 – Diactophymatida, 12 – Trichinellida, 13 – Nematoda ordo indet., 14 – Caryophyllidea, 15 – Cyclophyllidea, 16 – Nippotaeniidea, 17 – Proteocephalidea, 18 – Pseudophyllidea, 19 – Dactylogyridea, 20 – Gyrodactylidea, 21 – Azygiida, 22 – Echinostomida, 23 – Plagiorchiida, 24 – Strigeidida, 25 – Trematoda ordo indet., 26 – Eimeriida, 27 – Pleurostomatida, 28 – Mobilida; 29 – Sessilida, 30 – Chlamidodontida, 31 – Glugeida, 32 – Bivalvulida, 33 – Diplomonadida.

точке s9 наблюдается крайний вариант таксономической структуры паразитарного населения, соответствующий рассматриваемому тренду, когда *N. mogurndae* – единственный паразит, зарегистри-

рованный у обследованных рыб. Положение в пространстве двух осей главных координат точки s15 (рис. 3а) в определенной степени эфемерно ввиду присутствия высокообильных (в нормированном выражении) неидентифицированных метацеркарий Echinostomatidae gen. sp. и моногенеи *Gyrodactylus* sp.

Трансформационный тренд, связанный с отрядами Mobilida, Chlamidodontida, Pleurostomatida и Diplomonadida, характерен для паразитарных населений в точках s11, s14, s16 и s18, s20, s21 (рис. 3). Представители отряда Mobilida (главным образом *Trichodina* spp.) в точках s11 и s19 – преобладающие паразиты ротана (доли в суммарной численности паразитов в населениях 0.47 и 0.59 соответственно). В точках s14, s16, s18, s20, s21 представленность этих инфузورий менее высокая (доли в населениях 0.25–0.32) и близкая к таковой у того или иного из трех других перечисленных отрядов протистов. На долю *Trichodina* spp. в видовых составах паразитарных населений из перечисленных точек приходится от 0.14 (точка s18) до 0.5 (точка s19) частей. В населениях, приуроченных к нативной части ареала хозяина, эти инфузории занимают более скромные позиции: доли в суммарной численности особей паразитов – 0.007–0.2 (средняя 0.07), в видовом составе – 0.04–0.13 (средняя 0.07). Представители других перечисленных отрядов протистов либо не отмечены у ротана в нативной части его ареала (Chlamidodontida, Diplomonadida), либо, в случае с Pleurostomatida, занимают меньшую долю в суммарной численности членов населения и видовом составе – 0.06 и 0.05 соответственно (точка s2). В приобретенной части ареала ротана данные значения для Pleurostomatida равны 0.25 и 0.14 соответственно (точка s18).

Изменчивость таксономических структур паразитарных населений, связанная с представителями отряда Rhabditida, наиболее выражена в точке s7 – единственном из обследованных месте, где нематоды этой группы (личинки *Spiroxys contortus* (Rudolphi 1819)) – преобладающий паразит ротана.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В целом число видов/форм паразитов, отмеченных у ротана в приобретенной части ареала, больше такового в нативной части. Согласно полученным нами данным, это соотношение составляет 48 против 45 видов/форм, а с учетом всего известного массива данных – 126 против 83 (Соколов, Фролов, 2012; Соколов, 2013; Соколов, Мошу, 2013, 2014; Соколов и др., 2013, 2014; Kvach *et al.*, 2013; Соколов, Протасова, 2014; Sokolov *et al.*, 2014). Близкородственные ротану виды рыб на заселенных им новых территориях отсутствуют. Таким образом, все паразиты, отмеченные у

него в приобретенной части ареала, либо принесены с собой, либо перешли к нему от неродственных рыб местной фауны. Первая из этих зоогеографических групп паразитов немногочисленна. Из 16 (с условным учетом *Goussia obstinata* Sokolov et Moshu 2014) видов паразитов, приуроченных к ротану в нативной области распространения (Соколов, Фролов, 2012; Соколов, 2013; Соколов, Мошу, 2014), только 5 встречаются у него в приобретенной части ареала (Соколов, Мошу, 2014; Sokolov *et al.*, 2014). Применительно к выборкам рыб, учтенным нами в ходе исследования, это соотношение равно 9 : 4. Обеднение состава специфичных паразитов нередко наблюдается у рыб-интродуцентов (Петрушевский, 1958; Kennedy, Bush, 1994).

Большинство отмеченных у интродуцированного ротана видов/форм паразитов приобретены им на колонизируемых территориях, поэтому продемонстрированные выше количественные различия между паразитофаунами ротана в двух частях ареала не вызывают удивления. Приобретенный ареал этой рыбы намного больше нативного и охватывает разные речные бассейны и природно-климатические зоны (от таежной до степной) со свойственным им набором паразитов, способных колонизировать данного вселенца. Взаимосвязь между размером ареала и числом видов паразитов у рыб-интродуцентов уже отмечалась ранее: размер ареала интродуцента зависит от времени, прошедшего с момента вселения (Guegan, Kennedy, 1993). Становится очевидным, что видовой состав паразитов интродуцированного ротана претерпел изменения во временной шкале, связанной с расширением его ареала, подробно описанным в ихтиологической литературе (Reshetnikov, Ficetola, 2011). Однако при сопоставлении паразитофаун ротана в нативной и приобретенной частях его ареала не стоит забывать и о меньшей изученности первой из них (Соколов, 2013).

Видовые составы паразитарных населений ротана γ -уровня организации в приобретенной части ареала хозяина беднее таковых в нативной части (рис. 2). Данный эффект характерен для рыб-интродуцентов (Петрушевский, 1958). При этом филогенетическая удаленность видов/форм паразитов друг от друга в населении γ -уровня организации, сформированных в приобретенной части ареала ротана, больше таковой в населении в нативной части. Об этом свидетельствуют значения I_2 , отмеченные при равенстве параметров населений, связанных с числом видов/форм и их обилием (индексы I_0 и I_1) (рис. 2г), в двух частях ареала хозяина. Приведенное положение совпадает с выводом Пулена, Муйо (Poulin, Mouillot, 2003) о большей филогенетической гетерогенно-

сти паразитов у рыб в зонах интродукции по сравнению с таковой в нативных частях их ареалов.

Специфичные для рассматриваемого хозяина виды отмечены в 73.7% паразитарных населений γ -уровня, относящихся к приобретенной части ареала ротана, и во всех населении того же уровня, относящихся к его нативной части (из числа учтенных в данном исследовании). В паразитарных населении первой из указанных групп этих видов меньше, чем в таковых второй (1–2 (средняя 1.4) по сравнению с 3–6 (средняя 4.3)). Однако первые более вариабельны по представленности специфичных для ротана видов при близости между собой средних значений этого параметра в обеих частях ареала ротана. Доли специфичного компонента в видовых составах паразитарных населений γ -уровня, сформированных в приобретенной и нативной частях ареала ротана, равны соответственно 0.07–1 (средняя 0.33) и 0.17–0.38 (средняя 0.31), а в суммарной численности особей сравниваемых населений – 0.001–1 (средняя 0.27) и 0.15–0.42 (0.29) соответственно. Разные интродукционные очаги ротана возникли в результате выпуска рыб в природную среду после аквариумного содержания либо заноса ротана вместе с рыбобосадочным материалом коммерческих видов дальневосточного комплекса (Reshetnikov *et al.*, 2011 и др.). Расширение этих очагов обеспечивалось саморасселением ротана и переносом его из водоема в водоем человеком (в большинстве случаев рыбаками-любителями). Первый из указанных путей интродукции исключал попадание в реципиентные водоемы специфичных для этой рыбы сменно-хозяйных паразитов (Русинек, 1989). К их числу в обследованных нами водоемах, охваченных приобретенной частью ареала ротана, относятся *N. mogurndae* и *Henneguya alexeevi* Schulman 1962. Перенос рыб рыбаками-любителями также может способствовать изменению видового состава паразитов у вновь формируемой локальной популяции ротана, поскольку особи, выловленные из одного водоема и выпущенные в другой, могут быть свободны от какого-то из этих специфичных паразитов.

На различие паразитарных населений ротана γ -уровня в приобретенной части его ареала влияют и локальные экологические факторы. Значимость этих факторов четко демонстрируют водоемы s18 и s19, расположенные в разных концах г. Перми. Водоемы обследованы в одно и то же календарное время, и выборки рыб из них имели сходные размерные характеристики – средние значения абсолютной длины тела 101.1 и 101.0 мм соответственно. Нормированная численность *N. mogurndae* в выборках ротана из этих водоемов составляла 0.005 и 0.68 соответственно, а индексы обилия (переходя на абсолютную численность особей) – 0.03 и 22.1 (Соколов и др., 2014). Доли этого вида цестод в суммарной численности всех

паразитов ротана в этих водоемах составляли 0.001 и 0.4 соответственно. Пути заражения ротана *N. mogurndae* зависят от его размера — непосредственно через планктонных рачков у рыб длиной до 80 мм и преимущественно (если не исключительно) через каннибализм у более крупных рыб. Данное положение сформулировано исходя из особенностей жизненного цикла *N. mogurndae* — использования планктонных копепод в качестве промежуточного хозяина, размерно-возрастных особенностей диеты ротана и экспериментов по заражению рыб (Решетников и др., 2010; Соколов и др., 2011а). Тем не менее для особей длиной >80 мм связь между каннибализмом и зараженностью этой цестодой пока не получила однозначного подтверждения. Достаточно сказать, что у крупных особей ротана Влоцлавского водохранилища (Польша), зараженных *N. mogurndae*, собственная молодь в питании либо не отмечалась совсем (Grabowska *et al.*, 2009), либо регистрировалась спорадически (Mierzejewska *et al.*, 2010). Водоем s18 намного крупнее, чем s19, и, по всей видимости, имеет более богатую кормовую базу для ротана, препятствующую каннибализму. Однако исходя из приведенных фактов данное объяснение разной зараженности рыб в этих водоемах гипотезой не очевидно и не исключено влияние иных условий среды.

Наиболее выраженные различия между паразитарными населенными ротана γ -уровня иерархии (рис. 3а) в приобретенной и нативной частях ареала хозяина, а также между населенными внутри приобретенной части могут быть связаны не только со специфичным компонентом населения, но и с эвриксенным. Последний объединяет виды/формы нескольких отрядов гельминтов и инфузорий (рис. 3б). Еще одна группа паразитов из выявленного тренда — *Diplomonadida* (рис. 3б) — представлена у ротана неидентифицированной формой рода *Spironucleus* Lavie 1936, гостальность которой не ясна.

Одна из актуальных проблем экологии связана с поиском параметров, пригодных для прогнозирования разнообразия паразитов у рыб-вселенцев (Kennedy, Bush, 1994; Paterson *et al.*, 2012 и др.). Поскольку большинство видов паразитов приобретено интродуцированным ротаном на новой территории, мы предположили зависимость видового состава его паразитов от богатства ихтиофауны водоемов-реципиентов (Соколов и др., 2014). Данная зависимость определяется возможностью обогащения паразитофауны вселенца видами, не имеющими (на уровне параксенных хозяев) строгой привязки к определенной систематической группе рыб. Разнообразие таких паразитов в водоемах поддерживается за счет разнообразных экологических групп рыб. Идея о роли местных рыб и связанных с ними эвригостальных паразитов в формировании паразитофауны интродуцентов не

нова (Петрушевский, 1958; Kennedy, Bush, 1994; Paterson *et al.*, 2012). Безоговорочный пример, демонстрирующий рассматриваемую зависимость, — паразиты *Ergasilus sieboldi* Nordmann 1832 и *A. lucii*, которые встречаются у ротана только в тех водоемах, ихтиофауна которых обогащена нативными носителями этих видов (Соколов и др., 2011б, 2012). Иногда данная связь может быть завуалирована трансформационными процессами, идущими в ихтиофауне водоема-реципиента под влиянием ротана. Известны случаи, когда местный паразит циркулирует в экосистеме только при участии интродуцированного ротана, который вытеснил из нее нативные виды рыб (Reshetnikov *et al.*, 2013; Соколов, Новожилов, 2015). Тем не менее мы согласны с Патерсоном с соавт. (Paterson *et al.*, 2012), утверждающими, что связь видового богатства паразитов хозяина-вселенца с рассматриваемым параметром не однозначна. Это обусловлено как зоогеографическим фактором, а именно наличием/отсутствием соответствующих видов паразитов в реципиентных для вселенца водных сообществах, так и экологическим — степенью перекрытия экологических ниш интродуцента и рыб местной фауны (Paterson *et al.*, 2012; Соколов и др., 2014).

В итоге рассмотренные данные позволяют заключить, что причина, влияющая на таксономическую организацию изученных паразитарных населений ротана, связана с различием местообитаний данного хозяина по эволюционно-историческим (коренные для него и недавно освоенные) и локальным экологическим условиям, а также с разным генезисом интродукционных очагов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Р.С., Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л., Юрьев И.И., Вокин А.И. Первая находка ротана-головешки (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) в бассейне верхнего течения реки Лены // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Сер. биология и экология. 2011. Т. 4. № 4. С. 143–145.
- Догель В.А. Влияние акклиматизации рыб на распространение рыбных эпизоотий // Изв. Всерос. НИИ озерн. и речн. рыбн. хоз-ва. 1939. Т. 21. С. 51–64.
- Зуев И.В., Яблоков Н.О. Первая находка ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) в бассейне Среднего Енисея // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Сер. биология. 2013. Т. 6. № 3. С. 243–245.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Петрушевский Г.К. Изменение паразитофауны рыб при их акклиматизации // Основные проблемы паразитологии рыб / Под ред. Полянского Ю.И. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 256–266.

- Петрушевский Г.К., Бауер О.Н. Влияние акклиматизации рыб на их паразитофауну // Изв. Всерос. НИИ озERN. и речн. рыбн. хоз-ва. 1953. Т. 32. С. 259–273.
- Решетников А.Н. Современный ареал рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. 2009. Т. 1. № 1. С. 17–27.
- Решетников А.Н., Протасова Е.Н., Соколов С.Г., Пельгунов А.Н., Воропаева Е.Л. Заражение *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) паразитом *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti et Miyata, 1940 (Nippotaeniidae, Cestoda) вследствие каннибализма // Рос. журн. биол. инвазий. 2010. № 4. С. 69–73.
- Русинек О.Т. О цикле развития *Nippotaenia mogurndae* (Cestoda, Nippotaeniidae) – паразита ротана-головешки из дельты р. Селенги // Биопродуктивность, охрана и рациональное использование сырьевых ресурсов рыбохозяйственных водоемов Восточной Сибири / Под ред. Пронина Н.М. Улан-Удэ: БНЦ СО АН СССР, 1989. С. 60–62.
- Соколов С.Г. Новые данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) в Приморском крае с описанием нового вида микоспоридио рода *Muxidium* (Muxozoa: Muxidiidae) // Паразитология. 2013. Т. 47. № 1. С. 77–99.
- Соколов С.Г., Жуков А.В. Тенденции изменчивости паразитарных населений ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) в нативной части ареала хозяина // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 5. С. 518–528.
- Соколов С.Г., Мошу А.А. Первые сведения о паразитах ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) в водоемах Республики Молдова // Изв. СамарНЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3. С. 213–221.
- Соколов С.Г., Мошу А.А. *Goussia obstinata* sp. n. (Sporozoa: Eimeriidae) – новый вид кокцидий из кишечника ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) // Паразитология. 2014. Т. 48. № 5. С. 382–392.
- Соколов С.Г., Новожилов О.А. Зараженность ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii, Odontobutidae) паразитами в копанных прудах // Биол. внутр. вод. 2015. № 2. С. 110–112.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н. Паразиты интродуцированного ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) на северной границе ареала хозяина // Рос. журн. биол. инвазий. 2014. № 3. С. 83–87.
- Соколов С.Г., Фролов Е.В. Разнообразие паразитов ротана (*Perccottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 1. С. 17–29.
- Соколов С.Г., Бакланов М.А., Зиновьев Е.А. Особенности паразитофауны ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877, Actinopterygii, Odontobutidae) в водоемах города Перми // Экология. 2014. № 5. С. 397–400.
- Соколов С.Г., Лебедева Д.И., Ядренкина Е.Н. Первые данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) в водоемах лесостепной зоны Западно-Сибирской равнины // Паразитология. 2013. Т. 47. № 6. С. 448–460.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Холин С.К. Паразиты интродуцированного ротана *Perccottus glenii* (Osteichthyes): альфа-разнообразие паразитов и возраст хозяина // Изв. РАН. Сер. биол. 2011а. № 5. С. 584–592.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н., Воропаева Е.Л. Взаимодействие интродуцированного ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) с местными видами рыб: паразитологический аспект проблемы // Поволжск. экол. журн. 2011б. № 2. С. 203–211.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н., Шедько М.Б. Паразиты ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae), интродуцированного в водоемы европейской части России // Успехи совр. биологии 2012. Т. 132. № 5. С. 477–492.
- Тютин А.В., Кияшко В.И. Встречаемость цестод семейства Ligulidae у карповых рыб верхневолжских водохранилищ после вселения черноморско-каспийской тюльки // Проблемы цестодологии / Под ред. Алимova А.Ф. Вып. 3. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2005. С. 267–276.
- Blanc G. Introduction of pathogens in European aquatic ecosystems: attempt of evaluation and realities // Environmental impact assessment of Mediterranean aquaculture farms / Eds Uriarte A., Basurco B. Zaragoza, Spain: CIHEAM-IAMZ, 2001. P. 37–56.
- Dergunova N.N., Petrosyan V.G., Dgebuadze Yu. Yu. Priority targets for alien species control in Russia // Ecol. Safety. 2012. V. 6. № 1. P. 372–389.
- Dove A.D.M. Richness patterns in the parasite communities of exotic poeciliid fishes // Parasitology. 2000. V. 120. № 6. P. 609–623.
- Drake J.M. The paradox of the parasites: implications for biological invasion // Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B. 2003. V. 270. Suppl. 2. P. 133–135.
- Gagne R.B., Hogan J.D., Pracheil B.M., McIntyre P.B., Hain E.F., Gilliam J.F., Blum M.J. Spread of an introduced parasite across the Hawaiian archipelago independent of its introduced host // Freshwater Biol. 2015. V. 60. № 2. P. 311–322.
- Grabowska J., Grabowski M., Pietraszewski D., Gmur J. Nonselective predator – the versatile diet of Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in the Vistula River (Poland), a newly invaded ecosystem // J. Appl. Ichthyol. 2009. V. 25. № 4. P. 451–459.
- Guégan J.F., Kennedy C.R. Maximum local helminth parasite community richness in British fresh-water fish? A test of the colonization time hypothesis // Parasitology. 1993. V. 106. № 1. P. 91–100.
- Kennedy C.R., Bush A.O. The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land // Parasitology. 1994. V. 109. № 2. P. 187–196.
- Kvach Y., Drobinia O., Kutsokon Y., Hoch I. The parasites of the invasive Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Fam. Odontobutidae), with the first report of *Nippotaenia mogurndae* in Ukraine // Knowl. Managt. Aquatic Ecosys. 2013. V. 409. № 5. P. 1–5.

- Litvinov A.G., O'Gorman R. Biology of amur sleeper (*Percottus glehni*) in the delta of the Selenga river, Buryatia, Russia // J. Great Lakes Res. 1996. V. 22. № 2. P. 370–378.
- McIntyre P.B. Environmental stress and colonization time as predictors of the susceptibility of fish communities to introduced parasites // J. Undergrad. Sci. 1996. V. 3. № 2. P. 75–77.
- Mierzejewska K., Martyniak A., Kakareko T., Hliwa P. First record of *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti and Miyata, 1940 (Cestoda, Nippotaeniidae), a parasite introduced with Chinese sleeper to Poland // Parasitol. Res. 2010. V. 106. № 2. P. 451–456.
- Paterson R.A., Townsend C.R., Tompkins D.M., Poulin R. Ecological determinants of parasite acquisition by exotic fish species // Oikos. 2012. V. 121. № 11. P. 1889–1895.
- Paterson R.A., Lal A., Dale M., Townsend C.R., Poulin R., Tompkins D.M. Relative competence of native and exotic fish hosts for two generalist native trematodes // Int. J. Parasitol. Parasites Wildl. 2013a. V. 2. P. 136–143.
- Paterson R.A., Rauque C.A., Fernandez M.V., Townsend C.R., Poulin R., Tompkins D.M. Native fish avoid parasite spillback from multiple exotic hosts: consequences of host density and parasite competency // Biol. Invasions. 2013b. V. 15. № 10. P. 2205–2218.
- Pavoine S., Love M.S., Bonsall M.B. Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages: application to rockfish (genus: *Sebastes*) in the Southern California Bight // Ecol. Lett. 2009. V. 12. № 9. P. 898–908.
- Poulin R., Mouillot D. Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity // J. Biogeogr. 2003. V. 30. № 6. P. 837–845.
- Pulkkinen K., Ruokonen T., Mykrø M., Tambe G., Karjalainen J., Hämäläinen H. Indirect effects of invasive crayfish on native fish parasites // Ecosphere. 2013. V. 4. № 4. P. 1–9.
- Reshetnikov A.N., Ficetola G.F. Potential range of the invasive fish rotan (*Percottus glenii*) in the Holarctic // Biol. Invasions. 2011. V. 13. № 12. P. 2967–2980.
- Reshetnikov A.N., Schliewen U.K. First record of the invasive alien fish rotan *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) in the Upper Danube drainage (Bavaria, Germany) // J. Appl. Ichthyol. 2013. V. 29. № 6. P. 1367–1369.
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. The host-specific parasite *Nippotaenia mogurndae* confirms introduction vectors of the fish *Percottus glenii* in the Volga river basin // J. Appl. Ichthyol. 2011. V. 27. № 5. P. 1226–1231.
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Chikhlyayev I.V., Fayzulin A.I., Kirillov A.A., Kuzovenko A.E., Protasova E.N., Skomorokhov M.O. Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Percottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes // Copeia. 2013. V. 2013. № 1. P. 103–110.
- Roche D.G., Leung B., Franco E.F., Torchin M.E. Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes // Int. J. Parasitol. 2010. V. 40. № 13. P. 1525–1530.
- Schell S.G. Trematoda // Synopsis and classification of living organisms / Ed Parker S.P. V. 1. N.Y.: McGraw-Hill, 1982. P. 740–807.
- Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N. A checklist of parasites of non-native populations of rotan *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) // J. Appl. Ichthyol. 2014. V. 30. № 3. P. 574–596.
- Torchin M.E., Lafferty K.D., Kuris A.M. Parasites and marine invasions // Parasitology. 2002. V. 124. Suppl. P. 137–151.

The Diversity of Parasites in the Chinese Sleeper *Percottus glenii* Dybowski 1877 (Actinopterygii: Perciformes) under the Conditions of Large-Scale Range Expansion

S. G. Sokolov^a and A. V. Zhukov^b

^a Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, pr. Leninskii 33, Moscow, 119071 Russia

^b Oles Gonchar Dnipropetrovsk National University, pr. Gagarina 72, Dnipropetrovsk, 49010 Ukraine

e-mail: sokolovsg@mail.ru

It has been found that the species composition of parasites infesting the Chinese sleeper *Percottus glenii* in water bodies from the nonnative part of its range is more depleted. Here, the phylogenetic distances between parasites exceed those in the native part of the range. It has been revealed that parasitological differences between *P. glenii* populations from the nonnative and native parts of the range, as well as between populations inside the nonnative part, have similar composition and abundance of the host-specific and euryxenous components in the parasitic fauna. It has been shown that these differences are determined by the genesis of sites from which *P. glenii* is introduced, as well as the local conditions of the recipient water bodies.