

УДК 591.69:597.55

ПАРАЗИТЫ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО РОТАНА *Perccottus glenii* (Osteichthyes): АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЕ ПАРАЗИТОВ И ВОЗРАСТ ХОЗЯИНА

© 2011 г. С. Г. Соколов*, Е. Н. Протасова*, С. К. Холин**

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

** Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
690022 Владивосток, просп. 100 лет Владивостоку, 159

E-mail: sokolovsg@mail.ru

Поступила в редакцию 09.03.2011 г.

Изучены три возрастные группы ротана — сеголетки (0+), двухлетки (1+) и трех-, четырехлетки (2+ и 3+). Преобладающими длинноцикловыми паразитами ротана во всех трех возрастных группах являются мероцеркоиды *Ophiotaenia europaea*, личинки III возраста *Spiroхus contortus*, метацеркарии *Isthmiophora* sp. и Prohemistomidae gen. sp. Разные возрастные группы ротана играют разные роли в жизненном цикле *O. europaea*. Сеголетки являются вторым промежуточным хозяином *O. europaea*; ротаны в возрасте 1+ и старше — паратеническим хозяином. Альфа-разнообразие длинноцикловых паразитов ротана увеличивается с возрастом хозяина.

Ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 — широко распространенный в северной части Евразии вид рыб семейства Odontobutidae. На значительной площади своего современного ареала, охватывающей Восточную Европу, Западную Сибирь и Байкальский регион, он является интродуцентом и формирует антагонистические отношения с некоторыми нативными гидробионтами (Спановская и др., 1964; Решетников, 2001). В этой связи ротан привлекает к себе пристальное внимание специалистов разных направлений.

Возрастной динамике разнообразия паразитов рыб посвящена многочисленная литература, в том числе и обобщающего характера. Определены закономерности, которым в общих чертах подчиняется этот процесс как у морских, так и у пресноводных рыб (Догель, 1948; Полянский, Шульман, 1956). Однако у каждого вида рыб есть свои черты проявления этих закономерностей, связанные с особенностями поведения и питания вида, а также со спецификой гидроценозов, в которые он интегрирован (Стрелков и др., 1981). Таким образом, изучение возрастных изменений зараженности рыб — практически неисчерпаемый источник новых паразитологических знаний.

Задача исследования — оценка разнообразия паразитов у разных возрастных групп ротана. С этой целью мы провели паразитологическое обследование сеголеток, двух-, трех- и четырехлеток ротана, обитающих в бассейне р. Хопер. Исследования по данной проблеме ранее не проводились ни в естественной, ни в приобретенной частях ареала ротана.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в период с 9 по 15 октября 2010 г. Ротан выловлен из оз. Глушица Подстепная, расположенного в левобережной пойме р. Хопер (бассейн р. Дон), окрестность д. Варварино Новохоперского р-на Воронежской обл. Озеро изолировано от русла Хопра и других водоемов его поймы и соединяется с ними только во время высокого весеннего половодья. Методом полного паразитологического вскрытия исследовано 187 экз. сеголеток ротана (0+; абсолютная длина тела $26-70$ мм, $M \pm s.e. = 42.6 \pm 0.7$ мм), 28 экз. двухлеток (1+; $80-107$ мм, 90.8 ± 1.4 мм) и 23 экз. трех- и четырехлеток (2+ и 3+; $108-150$ мм, 126.4 ± 2.4 мм), объединенных в одну группу из-за большого перекрытия их размерных рядов. Возраст рыб определен по отолитам. Фиксацию и последующую обработку паразитов проводили общепринятыми методами (Быховская-Павловская, 1985). В анализе использовали традиционные параметры зараженности хозяев: встречаемость, интенсивность инвазии и обилие (Июфф, 1949; Bush *et al.*, 1997). Обилие охарактеризовано двумя показателями — средней арифметической и медианой численного ряда паразитов. Используются следующие обозначения параметров выборки: M — средняя арифметическая, Me — медиана, σ — среднее квадратическое отклонение, $s.e.$ — ошибка выборочной средней, либо ошибка выборочной доли (для параметра встречаемость).

Альфа-разнообразие паразитов является одной из основных характеристик паразитарного населения хозяина, оно отражает его сложность и структурированность. Мы рассматриваем два

уровня альфа-разнообразия паразитов, соответствующих иерархической структуре паразитарного населения (Соколов, 2004): разнообразие в отдельной особи ротана и в его выборке. Для последнего использовано название “альфа-разнообразие паразитов ротана популяционного уровня”. Разнообразие оценивали с использованием индексов Шеннона, Бриллюэна, Бергера–Паркера и выравниности видов (Мэггаран, 1992), получивших широкое применение в паразитологии. При расчете индексов Шеннона и Бриллюэна использован натуральный логарифм.

Сравнение выборок рыб по числу видов и обилию паразитов выполнено с использованием медианного теста Краскала–Уоллиса (непараметрический однофакторный анализ ANOVA), по встречаемости – с применением одностороннего t -критерия для долей с арксинус-преобразованием ϕ (Лакин, 1990). Проверка выборок рыб на однородность по долям зараженных особей проведена с помощью G -критерия (Животовский, 1991). Многомерная статистическая обработка данных проведена с помощью дискриминантного и канонического анализов. Незараженные особи были исключены из многомерного анализа. Все вычисления, кроме t - и G -критериев, выполнены с помощью программы Statistica for Windows (ver. 8). Вычисление t - и G -критериев проведено с помощью электронной таблицы Excel 2003 SP.

Способность личинок цестоды *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 к паразитированию в паратеническом хозяине установлена экспериментально. В эксперименте использована одна особь лягушки озерной *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771 с длиной тела 50 мм, пойманная 3 июня 2010 г. на берегу оз. Круглого (Мордовская пойма, Самарская обл.). По данным коллег из Института экологии волжского бассейна РАН (Тольятти), осуществляющих тщательный мониторинг гельминтофауны амфибий Мордовской поймы, этот вид цестод не был отмечен у земноводных ни в 2010 г., ни во все предыдущие годы наблюдений (Чихляев, 2004; Минеева, 2006; А.А. Кириллов, персональное сообщение). Инкапсулированные личинки *O. europaea* (18 экз.), извлеченные из стенки кишечника ротана, введены лягушке пипеткой *per os* 3 июня 2010 г. Лягушка содержалась в лабораторных условиях при температуре 25–28°C и была вскрыта через 22 ч после заражения. В стенке ее кишечника обнаружено 10 не имеющих капсулы личинок *O. europaea*, которые не претерпели видимых изменений по сравнению с таковыми из ротана.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У сеголеток ротана отмечено четыре вида и две неопределенных до вида формы паразитов (табл. 1). Немногим более половины исследованных осо-

бей свободны от паразитов. Из числа зараженных сеголетков большинство особей (73.3%) содержит только один вид паразита. Общая численность паразитов в рыбах, как правило, мала – третий квартиль (P_{75}) общей интенсивности инвазии (всеми видами в целом) равен 3 экз. Показатели альфа-разнообразия паразитов ротана данной возрастной группы приведены в табл. 2.

Двухлетки ротана заражены двумя видами и двумя неопределенными до вида формами паразитов (табл. 1). Незараженные особи составляют только 7.1% от численности исследованной выборки рыб. Как и для предыдущей возрастной группы рыб, для двухлеток характерна большая доля моноинвазий (46.2% от числа зараженных особей), общая интенсивность инвазии рыб этого возраста ($P_{75} = 15.5$ экз.) выше, чем таковая сеголеток. Показатели альфа-разнообразия паразитов даны в табл. 3.

В выборке трех- и четырехлеток ротана присутствуют три вида и две неопределенных до вида формы паразитов (табл. 1). Общая зараженность рыб этой возрастной группы – 100%. Рыбы с моноинвазиями занимают незначительную долю выборки (4.3% от числа зараженных особей). Общая интенсивность инвазии рыб этого возраста ($P_{75} = 23.5$ экз.) выше, чем сеголеток и двухлеток. Показатели альфа-разнообразия паразитов указаны в табл. 4.

Попарное сравнение возрастных групп ротана по встречаемости паразитов выявило статистически значимые различия для *Isthmiophora* sp., *Prohemistomidae* gen. sp. и *Spiroxys contortus* Rudolphi, 1819 ($t = 1.923–6.328$, $df = 49–213$, $p < 0.05$) во всех случаях, и отсутствие таковых для *Trichodina mutabilis* Kazubski et Migala, 1968, *O. europaea* и *Opisthioglyphe ranae* Frölich, 1791 ($t = 0.089–1.504$, $df = 49–213$, $p > 0.05$). Проверка возрастных групп на гетерогенность по доле зараженных особей также показала, что по первым трем гельминтам исследованные группы рыб статистически значимо гетерогенны ($G = 59.859–64.199$, $df = 2$, $p < 0.05$), т.е. доля зараженных особей каждым из этих паразитов увеличивается с возрастом рыб. По видам *T. mutabilis*, *O. europaea* и *O. ranae* исследованные группы рыб следует считать однородными ($G = 0.483–4.048$, $df = 2$, $p > 0.05$).

В возрастном ряду исследованного вида рыб происходит значимое увеличение обилия *Isthmiophora* sp., *Prohemistomidae* gen. sp., *O. europaea* и *S. contortus* ($\chi^2 = 6.1–57.14$, $df = 2$, $p < 0.05$). Изменение этого параметра у видов *T. mutabilis* и *O. ranae* не достигает порога статистической значимости ($\chi^2 = 1.02$, $df = 2$, $p > 0.05$; $\chi^2 = 0.55$, $df = 2$, $p > 0.05$ соответственно).

Все три возрастные группы ротана статистически значимо различаются по значениям индексов Шеннона ($t = 133.59–856.62$, $df = 343.54–917.86$,

Таблица 1. Зараженность ротана оз. Глушица Подтепная

Паразит	Локализация	Возрастная группа											
		0+, n = 187				1+, n = 28				2+–3+, n = 23			
		P ± s.e., %	ИИ, экз.	M ± s.e.	A, экз.	P ± s.e., %	ИИ, экз.	M ± s.e.	A, экз.	P ± s.e., %	ИИ, экз.	M ± s.e.	A, экз.
<i>Trichodina mutabilis</i>	Жабры, плавники	1.6 ± 0.9	1–1773	9.5 ± 9.48	0	–	–	–	–	4.3 ± 4.2	1	0.04 ± 0.04	0
<i>Orphioaenia eugraea</i> , mт	Стенка кишечника и полость тела	10.2 ± 2.2	1–3	0.12 ± 0.03	0	10.7 ± 5.8	1	0.11 ± 0.06	0	26.1 ± 9.2	1–2	0.35 ± 0.13	0
<i>Isthmiophora</i> sp., mтс	Стенка ротовой полости	3.2 ± 1.3	1–2	0.04 ± 0.02	0	14.3 ± 6.6	1–12	0.61 ± 0.44	0	69.6 ± 9.6	1–31	4.61 ± 1.44	2
<i>Oristhioglyphe ranae</i> , mтс	Жабрные лепестки	0.5 ± 0.5	1	0.005 ± 0.005	0	–	–	–	–	–	–	–	–
Prohemistomidae gen. sp., mтс	Скелетная мускулатура	6.4 ± 1.8	1–2	0.07 ± 0.02	0	42.9 ± 9.4	1–6	1.04 ± 0.31	0	69.6 ± 9.6	1–18	3.48 ± 0.95	2
<i>Spirochus sontoitis</i> , juv	Стенка кишечника, брыжейка, печень, скелетная мускулатура	39.6 ± 3.6	1–6	0.73 ± 0.08	0	92.9 ± 4.9	2–33	7.75 ± 1.45	5	100 ± 0	1–28	11.91 ± 1.66	12

Примечание. mт – мерозооид, mтс – метациркария, juv – личинка III возраста; P – встречаемость паразитов, ИИ – интенсивность инвазии, A – обилие паразитов; n – число особей рыб, M – медиана (для табл. 1–4), s.e. – статистическая ошибка, “–” – паразит отсутствует.

Таблица 2. Характеристики альфа-разнообразия паразитов сеголеток (0+) ротана, $n = 187$

Показатель	Уровень разнообразия	
	особь ротана $M \pm \sigma$ (min–max)	выборка ротана
Общее число видов паразитов	–	6
Общее число особей паразитов	–	1956
Число рыб без паразитов	97	97
Число видов паразитов в особях хозяина	1.28 ± 0.47 (1–3)	0.61 ± 0.72 (0–3)*
Число особей паразитов в особях хозяина	21.73 ± 186.79 (1–1774) $Me = 2$	10.46 ± 129.66 (0–1774)* $Me = 0$
Индекс Бергера–Паркера	0.91 ± 0.17 (0.5–1)	0.91
Индекс Бриллюэна	0.09 ± 0.17 (0–0.68)	–
Индекс Шеннона	–	0.38
Выравненность видов	0.97 ± 0.13 (0.01–1)	0.21

Примечание. σ – среднее квадратическое отклонение, min–max – предельные значения, “–” – для данного уровня разнообразия показатели не рассчитываются (для табл. 2–4).

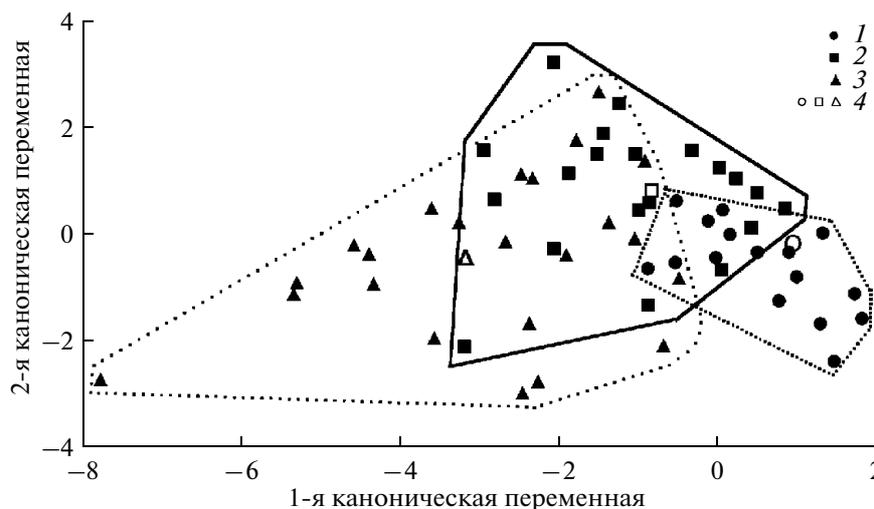
* $M \pm \sigma$ (min–max) (для табл. 2–4).

Таблица 3. Характеристики альфа-разнообразия паразитов двухлеток (1+) ротана, $n = 28$

Показатель	Уровень разнообразия	
	особь ротана $M \pm \sigma$ (min–max)	выборка ротана
Общее число видов паразитов	–	4
Общее число особей паразитов	–	266
Число рыб без паразитов	2	2
Число видов паразитов в особях хозяина	1.73 ± 0.78 (1–3)	1.61 ± 0.88 (0–3)
Число особей паразитов в особях хозяина	10.23 ± 8.04 (2–33) $Me = 8.5$	9.5 ± 8.19 (0–33) $Me = 7.5$
Индекс Бергера–Паркера	0.84 ± 0.19 (0.5–1)	0.82
Индекс Бриллюэна	0.24 ± 0.25 (0–0.7)	–
Индекс Шеннона	–	0.63
Выравненность видов	0.86 ± 0.25 (0.27–1)	0.46

Таблица 4. Характеристики альфа-разнообразия паразитов трех- и четырехлеток (2+–3+) ротана, $n = 23$

Показатель	Уровень разнообразия	
	особь ротана $M \pm \sigma$ (min–max)	выборка ротана
Общее количество видов паразитов	–	5
Общее количество особей паразитов	–	469
Число рыб без паразитов	0	0
Число видов паразитов в особях хозяина	2.7 ± 0.7 (1–4)	2.7 ± 0.7 (1–4)
Число особей паразитов в особях хозяина	20.39 ± 14.46 (5–70) $Me = 17$	20.39 ± 14.46 (5–70) $Me = 17$
Индекс Бергера–Паркера	0.69 ± 0.16 (0.44–1)	0.58
Индекс Бриллюэна	0.57 ± 0.23 (0–0.96)	–
Индекс Шеннона	–	1.03
Выравненность видов	0.74 ± 0.19 (0.36–1)	0.64



Распределение особей ротана в пространстве двух канонических переменных: 1 – сеголетки, 0+; 2 – двухлетки, 1+; 3 – трех- и четырехлетки, 2+–3+; 4 – центры групп.

$p < 0.001$) и Бриллюэна (в нашем случае различия между значениями этого индекса можно рассматривать как “достоверные” (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992)). В возрастном ряду рыб происходит значимое увеличение числа видов паразитов в особях хозяина ($\chi^2 = 84.85$, $df = 2$, $p < 0.05$; $\chi^2 = 37.02$, $df = 2$, $p < 0.05$ – с учетом и без учета незараженных особей соответственно) и общего обилия паразитов (все виды в целом) ($\chi^2 = 82.54$, $df = 2$, $p < 0.05$; $\chi^2 = 81.76$, $df = 2$, $p < 0.05$) (табл. 2–4).

В многомерный анализ были включены только виды паразитов, по которым выборки рыб имеют статистически значимое различие: *Isthmiophora* sp., Prohemistomidae gen. sp., *O. europaea* и *S. contortus*. На рисунке представлено положение трех возрастных групп ротана в пространстве канонических переменных. Первая каноническая переменная описывает общую численность паразитов в особи хозяина (увеличение численности справа налево). Вторая переменная описывает видовое богатство паразитов в особях хозяина, определяемое числом видов паразитов и их численностью,

которое увеличивается вдоль оси переменной сверху вниз. Таким образом, положение рыб разного возраста в системе координат определяется структурой сформированного в них паразитарного населения. Самый высокий вклад в изменчивость структуры населения вносят *S. contortus* и *Isthmiophora* sp. (табл. 5). Значения дистанций Махаланобиса между тремя возрастными группами ротана являются высоко значимыми ($p < 0.001$ во всех случаях). Однако двухлетки и объединенная группа трех- и четырехлеток по уровню сложности и структурированности паразитарного населения ближе друг к другу, чем к сеголеткам, что выражается в сильном перекрытии выборок на диаграмме и в точности классификации. Процент правильных классификаций по дискриминантным функциям для сеголеток составил 98.9%, для двухлеток – 42.3%, а трех- и четырехлеток – 60.9%. Паразитарное население сеголеток имеет упрощенную структуру по отношению к паразитарным населением, сформированным у рыб двух других исследованных возрастных групп.

Таблица 5. Факторная структура изменчивости переменных при каноническом анализе зараженности разновозрастных групп ротана

Паразит	Нагрузка в канонических переменных	
	1	2
<i>Ophiotaenia europaea</i>	–0.023	–0.291
Prohemistomidae gen. sp.	–0.482	–0.057
<i>Isthmiophora</i> sp.	–0.522	–0.646
<i>Spiroxya contortus</i>	–0.722	0.676
Факторная дисперсия, %	92.08	7.92

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Популяции ротана, населяющие европейские водоемы, могут различаться по возрастной структуре: протяженности возрастного ряда (от 3+ до 10+) и количественной представленности отдельных возрастных групп рыб (Решетников, 2001; Дгебуадзе, Скоморохов, 2005; Кириленко, Шемонаев, 2011; Grabowska *et al.*, 2011). Полными сведениями о возрастном составе ротана в оз. Глушице Подстепной мы не располагаем. Тем не менее, по данным, полученным нами совместно с А.Н. Решетниковым осенью 2010 г. и весной 2011 г., в этом водоеме встречаются особи ротана с абсо-

лутной длиной тела до 229 мм и возраста 5+. Таким образом, настоящим исследованием охвачены рыбы младших и, по-видимому, средних возрастов.

Различия трех изученных возрастных групп ротана по видовому составу паразитов определяются только двумя видами, встречающимися с низкой частотой — *T. mutabilis* и *O. ranae*. Два вида (личинки *O. europaea* и *S. contortus*) и две неопределенных до вида формы паразитов (метацеркарии *Isthmiophora* sp. и *Prohemistomidae* gen. sp.) являются общими для всех анализируемых возрастных групп ротана. Описания указанных форм и комментарии по их систематическому положению даны в отдельной публикации (Соколов и др., 2011). Подавляющее большинство особей *Prohemistomidae* gen. sp. были недоразвитыми, с непропорционально широким телом, слабо развитыми органом Брандеса и половым зачатком, но чрезмерно широкими каналами вторичной экскреторной системы. Метацеркарии семейства *Prohemistomidae* отмечены нами у ротана в ряде других водоемов Европейской части России, как в весенний, так и осенний сезоны года, но во всех случаях преобладающими были описанные выше недоразвитые экземпляры. По-видимому, ротан для паразитов этой систематической группы является abortивным хозяином.

С увеличением возраста ротана происходит значимое увеличение его зараженности трематодами *Isthmiophora* sp., *Prohemistomidae* gen. sp., нематодой *S. contortus* (все гельминты по параметрам встречаемость и обилие) и цестодой *O. europaea* (только по параметру обилие) (табл. 1). *Isthmiophora* sp. и *Prohemistomidae* gen. sp. имеют перкутантный, а *O. europaea* и *S. contortus* — алиментарный способ заражения рыб. Все перечисленные паразиты — это длиннопериодические гельминты, которые на фазе развития, связанной с рыбами, лишены возможности покинуть хозяина. Жизненный цикл *O. europaea* проходит по триксенному типу, в котором рыбы занимают звено второго промежуточного хозяина (Biserkov, Genov, 1988; Соколов и др., 2011). Первым промежуточным хозяином этого паразита являются веслоногие ракообразные (Шарпило, Монченко, 1971; Biserkov, Genov, 1988), а окончательным — змеи, главным образом обыкновенный уж *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 и водяной уж *N. tessellata* Laurenti, 1768 (Шарпило, 1976). В нашем эксперименте с озерной лягушкой личинки *O. europaea* располагались у нее в стенке кишечника и не показывали заметных морфологических изменений по сравнению с таковыми от ротана. Таким образом, личинки этой цестоды, сформированные у второго промежуточного хозяина, способны переходить в другого хозяина, сохраняя характерную для них локализацию и уровень развития. В этом случае последний из указанных хозяев явля-

ется паратеническим, а для рассматриваемых личинок характерен паратенический паразитизм.

По нашим данным разные возрастные группы ротана играют различные роли в жизненном цикле *O. europaea*, что определяется особенностями их спектров питания. В европейских водоемах веслоногие ракообразные служат пищевым объектом для особей ротана, длина тела которых, как правило, не превышает 80 мм (Спановская и др., 1964; Решетников, 2003; Дгебуадзе, Скоморохов, 2005; Коjšo *et al.*, 2008). Рачки этой систематической группы в составе пищевого комка ротанов длиннее 80 мм отмечены в единичных случаях. Так, Грабовская с соавт. (Grabowska *et al.*, 2009) сообщают об их находке в кишечнике у одного из 181 обследованных ротанов размерной группы 80–119 мм из Влоцлавского водохранилища (Польша), но не указывают длину этой особи. Информация о потреблении ротаном в европейских водоемах веслоногих рачков содержится в работах Еловенко (1985), Бакланова (2001), Бознака (2004) и других авторов, однако эти исследователи не уточняют длину рыб, у которых отмечены данные пищевые объекты. В нашем случае ротаны длиной до 80 мм являются сеголетками. Без сомнения, цестоды *O. europaea*, отмеченные нами в сеголетках, приобретены ими от веслоногих рачков — первых промежуточных хозяев этого гельминта. Таким образом, в исследованном водоеме ротан данной возрастной группы исполняет роль второго промежуточного хозяина *O. europaea*. Личинки указанного гельминта у сеголеток паразитируют в инкапсулированном состоянии и локализируются только в полости тела. Такую локализацию мы рассматриваем как первичную для данного вида рыб. У исследованных нами двух-, трех- и четырехлеток ротана личинки *O. europaea* тоже инкапсулированные, но располагаются только в стенке кишечника. Общеизвестно, что жизнеспособность инкапсулированных личинок гельминтов сохраняется длительное время, а их местоположение в теле зараженной особи всегда является неизменным. Возрастная динамика обилия *O. europaea* у рассматриваемого вида рыб и разная локализация личинок этого паразита у сеголеток и особей 1+–3+ свидетельствуют о том, что заражение последних произошло в возрасте от годовика и старше. Судя по рассмотренным выше материалам, веслоногие рачки для особей ротана длиной более 80 мм (в нашем случае это двух-, трех- и четырехлетки) являются спорадическими кормовыми объектами. Наиболее вероятным путем заражения таких рыб цестодой *O. europaea* является каннибализм. По литературным данным эта форма хищничества отмечена у особей ротана, достигших длины 45 мм, а у рыб с длиной тела свыше 60 мм собственная молодь может быть преобладающим компонентом питания (Спановская и др., 1964; Залозных, 1982; Кириленко, Шемонаев,

2011). Таким образом, в оз. Глушица Подстепная двух-, трех- и четырехлетки ротана выступают в качестве паратенического хозяина *O. europaea*. Локализацию личинок этого вида в стенке кишечника ротана мы рассматриваем как вторичную, соответствующую паратеническому паразитизму.

Нематода *S. contortus* использует организм различных видов рыб, в том числе и ротана, в качестве паратенического хозяина, в котором паразитирует личинка III возраста, формирующаяся в веслоногих рачках (Hedrick, 1935; Хромова, 1971). Однако учитывая указанные выше различия в спектрах питания ротанов возраста 0+ и 1+–3+, можно сделать вывод о разных источниках поступления *S. contortus* в популяцию ротана. Сеголетки заражаются при питании копепоидным планктоном, а двух-, трех- и четырехлетки при ихтиофагии (в значительной степени при каннибализме). Не исключено, что еще одним источником заражения особей ротана из последних трех возрастных групп являются крупные беспозвоночные, в частности личинки стрекоз, которые также могут выступать в качестве паратенического хозяина этой нематоды (Hedrick, 1935).

Таким образом, возрастная динамика зараженности ротана видами *O. europaea* и *S. contortus* определяется накоплением их в хозяине (Горбунова, 1936). Факторы, способствующие эффекту накопления: паратенический паразитизм этих гельминтов и каннибализм хозяина. Положительная взаимосвязь между возрастом ротана и зараженностью его *Isthmiophora* sp. также определяется этим эффектом, однако экологические факторы, влияющие на его проявление, неясны. Учитывая высказанное выше предположение об абортивных хозяино-паразитарных отношениях между ротаном и метацеркариями семейства Prohemistomidae, возрастные изменения зараженности ротана этими трематодами не находят объяснений. В целом, возрастная динамика встречаемости и (или) обилия четырех указанных гельминтов у ротана подчиняется правилу увеличения зараженности рыб с возрастом, сформулированному Догелем (1938, 1948).

В возрастном ряду от сеголеток к совокупной группе трех- и четырехлеток наблюдается последовательное усложнение структуры паразитарного населения и взаимосвязанное с ним увеличение альфа-разнообразия паразитов (рисунок, табл. 2–4). Этот процесс прослеживается как на индивидуальном, так и популяционном уровне организации разнообразия и проявляется в снижении степени доминирования отдельных видов паразитов (индекс Бергера–Паркера) и возрастании числа видов и особей паразитов в особях ротана и значений индексов Бриллюэна (в усредненном выражении) и Шеннона. Указанные изме-

нения альфа-разнообразия паразитов в возрастном ряду рыб сопровождаются увеличением выравненности видов на популяционном уровне своей иерархической организации, но снижением этого показателя на индивидуальном уровне, что обусловлено большей долей моноинвазий у сеголеток и двухлеток (табл. 2–4).

Многомерный анализ выявил существенное влияние двух гельминтов *S. contortus* и *Isthmiophora* sp. на изменчивость структуры паразитарного населения ротана. Влияние этих паразитов объясняется тем, что первый из них является самым обильным (или единственным) видом у большинства особей сеголеток (у 72% зараженных особей), двухлеток (92%) и трех-, четырехлеток (74%), а второй занимает аналогичное место у оставшейся доли рыб в группе двухлеток (8%) и трех-, четырехлеток (26%), при этом в последней группе он является вторым по численности и встречаемости видом паразитов.

Причины, обуславливающие доминирование *S. contortus*, неясны. Определенное объяснение мы можем дать только для единой картины преобладания *S. contortus* над *O. europaea* у рыб всех исследованных возрастов. Как отмечалось выше, для обоих перечисленных паразитов основным, если не единственным, способом заражения ротана оз. Глушица Подстепная в возрасте от года и старше является каннибализм. В условиях каннибализма эти гельминты поступают в организм хищника в виде “пакетов” (Lotz *et al.*, 1995) – структурированных скоплений особей паразитов, сформированных в мелких (по отношению к хищнику) экземплярах собственного вида. В нашем случае, “пакеты” могут включать как один (из названной пары), так и оба указанных вида. В случае первого варианта, “пакеты” с *S. contortus* встречаются чаще таковых с *O. europaea*, а в случае второго варианта число особей *S. contortus* в “пакетах”, как правило, больше чем *O. europaea* (табл. 1). Таким образом, преобладание *S. contortus* над *O. europaea* у крупных рыб является следствием ранговых отношений этих видов у мелких особей ротана.

В период изучения ротан был слабо заражен паразитической инфузорией *T. mutabilis*. Это короткоциклового паразита, который дает вспышку численности в весенне-летние месяцы (Костенко, 1981; Pojman'ska, 1995). Не исключено, что весной и летом данный вид становится доминирующим паразитом ротана, изменяя при этом общую структуру населения паразитов. Таким образом, в данной публикации нами описана сезонная (осенняя) модель возрастных изменений альфа-разнообразия паразитов ротана, в основу которой положены данные по длинноцикловым видам (*Isthmiophora* sp., Prohemistomidae gen. sp., *O. europaea* и *S. contortus*). Однако эта модель будет

справедлива для части паразитарного населения ротана оз. Глушица Подстепная, объединяющей эту категорию паразитов, в других сезонных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В оз. Глушица Подстепная преобладающими длинноцикловыми паразитами сеголеток, двухлеток, трех- и четырехлеток вселенца-ротана являются мероцеркоиды *O. europaea*, личинки III возраста *S. contortus*, метацеркарии *Isthmiophora* sp. и Prohemistomidae gen. sp. Альфа-разнообразие длинноцикловых паразитов ротана увеличивается с возрастом хозяина. В основе отмеченной динамики разнообразия лежат снижение степени доминирования отдельных видов паразитов и возрастание числа видов и особей паразитов в особях ротана.

Авторы благодарны Н.А. Карпову, В.В. Давыденко и А.А. Давыденко (Хоперский государственный заповедник) за активную помощь в организации полевых работ и М.О. Скоморохову (ИПЭЭ РАН) за определение возраста ротана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакланов М.А. Головешка-ротан *Perccottus glenii* Dyb. в водоемах г. Перми // Вестн. Удмурт. ун-та. 2001. № 5. С. 29–41.
- Бознак Э.И. Головешка-ротан *Perccottus glenii* (Eleotridae) из бассейна реки Вычегда // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. С. 712–713.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Горбунова М.Н. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы // Учен. зап. ЛГУ. № 7. Сер. биол. 1936. Вып. 3. С. 5–30.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. Некоторые данные по образу жизни ротана *Perccottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) озерной и прудовой популяций // Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере. 2005. Т. 9. С. 212–231.
- Догель В.А. Некоторые итоги работ в области паразитологии // Зоол. журн. 1938. Т. 17. С. 889–904.
- Догель В.А. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете // Вестн. ЛГУ. 1948. № 3. Сер. биол. С. 31–39.
- Еловенко В.Н. Морфо-экологическая характеристика ротана *Perccottus glehni* Dyb. в границах естественного ареала и за его пределами: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 1985. 25 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Залозных Д.В. Некоторые аспекты биологии ротана в водоемах Горьковской области // Наземные и водные экосистемы. Вып. 5. Горький: Горьковск. гос. ун-т, 1982. С. 44–47.
- Июф И.Г. Aphaniptera Киргизии // Эктопаразиты. Вып. 1. М.: Изд-во АМН СССР, 1949. 211 с.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. Данные о морфологии и биологии ротана-головешки *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 из озера Круглое Мордовской поймы Саратовского водохранилища // Изв. Самарск. науч. центра РАН. 2011. Т. 13. С. 207–210.
- Костенко С.М. Фауна Украины Т. 36. Вип. 4 (Урцеоларіїди). Київ: Наук. Думка, 1981. 148 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Минеева О.В. Особенности динамики заражения озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) некоторыми видами гельминтов: Автореф. дис. канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. 19 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его изменение. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Полянский Ю.И., Шульман С.С. Возрастные изменения паразитофауны рыб // Тр. Карело-финского фил. АН СССР. 1956. Вып. 4. С. 3–26.
- Решетников А.Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62. С. 352–361.
- Решетников А.Н. Влияние ротана, *Perccottus glenii*, на амфибий в малых водоемах: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2003. 24 с.
- Соколов С.Г. Паразитарное население биологической среды как объект синэкологии // Тр. Ин-та паразитологии РАН. 2004. Т. 44. С. 372–381.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н. Паразитофауна ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) в некоторых водоемах Европейской части России // Поволжск. экол. журн. 2011. № 3. С. 230–251.
- Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. Об изменчивости ротана (*Perccottus glehni* Dyb., fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4. С. 632–643.
- Стрелков Ю.А., Чернышева Н.Б., Юнчис О.Н. Закономерности формирования паразитофауны молоди пресноводных рыб // Тр. ЗИН АН СССР. 1981. Т. 108. С. 23–30.
- Хромова Л.А. Моллюски как резервуарные хозяева *Spirochys contortus* (Rudolphi, 1819) (Nematoda: Gnathostomatidae) // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. 1971. Т. 21. С. 126–128.
- Чихляев И.В. Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология): Автореф. дис. канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. 19 с.
- Шарпило В.П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. Киев: Наук. Думка, 1976. 287 с.
- Шарпило В.П., Монченко В.И. О жизненном цикле офиотении европейской – *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae) // Вестн. зоологии. 1971. № 6. С. 90–92.
- Biserkov V., Genov T. On the life-cycle of *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae) // Khelminthologia. 1988. V. 25. P. 7–14.

- Bush A., Lafferty K., Lotz J., Shostak A.* Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // *J. Parasitol.* 1997. V. 83. P. 575–583.
- Grabowska J., Grabowski M., Pietraszewski D., Gmur J.* Non-selective 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. P. 451–459.
- Grabowska J., Pietraszewski D., Przybylski M. et al.* Life-history traits of Amur sleeper, *Perccottus glenii*, in the invaded Vistula River: early investment in reproduction but reduced growth rate // *Hydrobiologia.* 2011. V. 661. P. 197–210.
- Hedrick L.* The life history and morphology of *Spiroxys contortus*. Nematoda; Spiruridae // *Trans. Amer. Micr. Soc.* 1935. V. 54. P. 307–335.
- Koščo J., Manko P., Miklisová D., Košuthová L.* Feeding ecology of invasive *Perccottus glenii* (Perciformes, Odontobutidae) in Slovakia // *Czech. J. Anim. Sci.* 2008. V. 53. P. 479–486.
- Lotz J., Bush A., Font W.* Recruitment-driven spatially discontinuous communities: a null model for transferred patterns in target communities of intestinal helminthes // *J. Parasitol.* 1995. V. 81. P. 12–24.
- Pojman'ska T.* Seasonal dynamics of occurrence and reproduction of some parasites in four cyprinid fish cultured in ponds. I. Protozoa // *Acta Parasitol.* 1995. V. 40. P. 21–25.

Parasites of the Introduced Amur Sleeper, *Perccottus glenii* (Osteichthyes): Alpha-Diversity of Parasites and Age of the Host

S. G. Sokolov^a, E. N. Protasova^a, and S. K. Kholin^b

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

^b*Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, pr. 100-letiya Vladivostoka 159, Vladivostok, 690022 Russia*
e-mail: sokolovsg@mail.ru

Received March 9, 2011

Three age groups of the Amur sleeper have been studied: underyearlings (0+), two-year-olds (1+), and three- and four-year-olds (2+ and 3+). The long-cycle parasites prevalent in all three age groups are the merocercoids of *Ophiotaenia europaea*, third-instar larvae of *Spiroxys contortus*, and metacercaria of *Isthmiophora* sp. and Prohemistomidae gen. sp. Different age groups of the Amur sleeper have different roles in the life cycle of *O. europaea*. Underyearlings are second intermediate hosts of *O. europaea*, and Amur sleepers aged 1+ and older are parathenic hosts. The alpha-diversity of long-cycle parasites of the Amur sleeper increases with the age of the host.