

УДК 591.69:597.55

ТЕНДЕНЦИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПАРАЗИТАРНЫХ НАСЕЛЕНИЙ РОТАНА *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) В НАТИВНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА ХОЗЯИНА

© 2014 г. С. Г. Соколов*, А. В. Жуков**

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

**Днепропетровский государственный аграрный университет,
49600 Украина, Днепропетровск, ул. Ворошилова, 25

E-mail: sokolovsg@mail.ru

Поступила в редакцию 04.12.2013 г.

Обнаружено, что разнообразие изученных паразитарных населений ротана, на уровне как особи, так и популяции хозяина, проявляется через три компонента – число видов, выравненность их численности и таксономическое разнообразие. Изменчивость разнообразия определяется локальными особенностями водоемов, а также половым и размерным факторами, действующими со стороны хозяина. Исследования выполнены в четырех водоемах дальневосточного региона России (Приморье и о-в Сахалин).

DOI: 10.7868/S0002332914050105

Ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 – один из широко распространенных видов пресноводных рыб Восточной Европы и северной части Азии. Однако на значительной территории он является интродуцентом (Reshetnikov, Ficetola, 2011). Нативная часть ареала этой рыбы приходится на бассейны среднего и нижнего Амура и смежные водоемы Приморья, Северо-Западного Сахалина, Северной Кореи и северо-восточной части Китая (Никольский, 1956). Литература по паразитам, инвазирующим ротана в нативной части его ареала, представлена более чем 60 источниками (Соколов, Фролов, 2012; Соколов, 2013). В подавляющем большинстве этих публикаций приведены данные только о видовом составе паразитов и общие показатели зараженности ротана теми или иными видами, без сравнительного анализа паразитарных населений в разных водоемах.

Цель исследования – определение основных тенденций изменчивости паразитарных населений ротана в нативной части ареала этого вида (на примере водоемов дальневосточного региона России).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Паразитологический материал собран из трех водоемов Приморского края России, условно названных нами “Озеро-1”, “Озеро-2”, “Озеро-3”, и оз. Сладкого в северо-западной части о-ва Сахалин.

“Озеро-1” (43°6′6.21″ с.ш., 131°37′56.77″ в.д.) – водоем в правобережной пойме приустьевом

участка р. Барабашевка; его площадь 5000 м². Исследовано 30 экз. ротана, выловленных 13–23 июля 2010 г. Абсолютная длина тела рыб (TL): min–max – 97–173 мм, медиана длины (Me) – 128.5 мм. Соотношение числа самцов и самок ротана в выборке – 1 : 0.73.

“Озеро-2” (43°4′41.97″ с.ш., 131°36′45.08″ в.д.) – левобережный каналовидный залив приустьевом участка р. Кедровая; его площадь 350 м². По-видимому, он представляет собой односторонне замкнутую старицу реки. Исследовано 30 экз. ротана, выловленных 10–12 июля 2010 г. TL (min–max) = 67–191 мм; Me = 92.5 мм; соотношение числа самцов и самок ротана в выборке 1 : 0.29.

“Озеро-3” (43°3′0.93″ с.ш. и 131°34′28.51″ в.д.) – заполненная водой канава на заболоченном лугу; площадь водоема 150 м². Исследовано 30 экз. ротана, выловленных 6 июля 2010 г. TL (min–max) = 68–151 мм; Me = 107 мм; соотношение числа самцов и самок ротана в выборке 1 : 2.86.

Озеро Сладкое (53°23′6.27″ с.ш., 142°0′55.84″ в.д.) – очень крупное проточное озеро мезоэвтрофного типа в северо-западной части о-ва Сахалин; площадь водоема 1730 км². Все рыбы выловлены из одного участка (залива) озера. Исследовано 47 экз. ротана, выловленных 11–20 июля 2009 г. TL (min–max) = 77–190 мм; Me – 121 мм; соотношение числа самцов и самок ротана в выборке 1 : 1.56.

Видовой состав паразитов ротана в обследованных водоемах и показатели зараженности рыб

приведены в серии предыдущих статей (Соколов, Фролов, 2012; Соколов, 2013). В настоящей публикации учтены только результаты полных паразитологических вскрытий рыб. Сочетанием слов виды/формы обозначены совокупности видов и неопределенных до вида форм паразитов.

Мы анализировали два аспекта разнообразия паразитарных населений – таксономический и видовой. Первый аспект отражает таксономическое различие членов населения, второй – количественную неоднородность его видового состава (чаще всего именно он отождествляется с разнообразием как таковым). Видовой аспект разнообразия населений анализировали с использованием следующих показателей: видовое богатство [=число выявленных видов/форм паразитов] (S), индекс Шеннона (H), выравненность Пилоу (E) и альфа Фишера [=индекс лог-ряда] (α) (Мэгарран, 1992). Также оценка разнообразия паразитарных населений выполнена с помощью кривых энтропии Реньи:

$$H_a = \frac{1}{1-a} \ln \sum_{i=1}^S p_i^a,$$

где p_i – доля i -го вида в паразитарном населении, S – число видов/форм в паразитарном населении, a – порядок энтропии. Энтропия Реньи связана с широким набором известных индексов разнообразия степенной зависимостью – числом Хилла $N_a = e^{H_a}$. Многие из известных мер разнообразия являются частным случаем числа Хилла, например $N_0 = S$; $N_1 = e^H$ (H – индекс Шеннона); $N_2 = 1/D$ (D – индекс Симпсона); $N_\infty = 1/\max(p_i)$ ($\max(p_i)$ – индекс Бергера–Паркера) (Hill, 1973).

Таксономический аспект разнообразия оценен с помощью индексов Варвика–Кларка: Δ – таксономическое разнообразие, Δ^* – таксономическое различие, Δ^+ – среднее таксономическое различие, $\text{sd}\Delta^+$ – стандартное отклонение таксономического различия и Λ^+ – дисперсия таксономического различия (Warwick, Clarke, 1995; Clarke, Warwick, 2001; Oksanen *et al.*, 2011). Для трематод использована макросистема класса, разработанная Шеллом (Schell, 1982); по остальным группам паразитов взяты классификационные построения, предложенные в информационной системе ZooDiv (<http://www.zin.ru/ZooDiv/animals.asp>).

Нами использована иерархия уровней разнообразия паразитарных населений, отвечающая концепции Уиттекера (Whittaker, 1960): α -разнообразие – разнообразие паразитов одной особи ротана; γ -разнообразие – разнообразие паразитов у ротана в пределах одного озера; δ -разнообразие – разнообразие паразитов у ротана во всех изученных озерах; $\beta_{\alpha\gamma}$ -разнообразие – разнообразие между паразитарными населениями особей ротана в

пределах одного озера; $\beta_{\gamma\delta}$ -разнообразие – разнообразие между множествами паразитов ротана отдельных озер.

Наиболее известный индекс β -разнообразия основывается на отношении общего числа видов/форм (S) в коллекции сайтов, к среднему видовому богатству на одном сайте (α) (Whittaker, 1960): $\beta = S/(\alpha - 1)$. В зависимости от выбранного уровня оценки β -разнообразия под сайтом можно понимать как особь ротана, так их выборку из отдельного озера. Нами расширено содержание данного индекса и помимо числа видов для оценки $\beta_{\alpha\gamma}$ - и $\beta_{\gamma\delta}$ -разнообразия использовались другие показатели – индексы Шеннона, выравненности и таксономического разнообразия.

Степень сходства между видовыми составами паразитов ротана из разных водоемов определена с использованием индексов Шумаковича–Симпсона – $I_{S_{ZS}}$ и Жаккара – I_j (Мэгарран, 1992).

Обработка данных проведена с помощью корреляционного, факторного и регрессионного анализов. Статистические вычисления выполнены с помощью программы Statistica 7.0. Расчет индексов видового разнообразия, энтропии Реньи и индексов таксономического разнообразия Варвика–Кларка проведен с помощью библиотеки Vegan (Oksanen *et al.*, 2011) программы Project R.

При вычислениях индексов разнообразия и статистических расчетах все отмеченные инфузории рода *Trichodina* Ehrenberg, 1838 рассматривались в составе одного сборного таксона *Trichodina* spp. Для кокцидий *Eimeriida* gen. sp., инфузорий *Trichodina* spp., *Epistylis* sp. и микоспориций *Henneguya alexeevi* Shulman, 1962, подсчет особей, колоний или плазмодиев которых оказался невозможным (Соколов, Фролов, 2012; Соколов, 2013), проведена формализация численности. Присутствие каждого из этих паразитов обозначалось 1, отсутствие – 0. Характеристика паразитов, отражающая степень гостальной приуроченности видов/форм к ротану (специфичные, эвриксенные и транзитные (случайные)), взята из работы Соколова, Фролова (2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наименьшими значениями α -разнообразия по всем индексам характеризуются паразитарные населения ротана в “Озере-2”, наибольшими по всем индексам, кроме выравненности, – в “Озере-1”. Наибольшей выравненностью характеризуются паразитарные населения ротана в “Озере-3”, однако здесь данный показатель не намного выше, чем в “Озере-1” (табл. 1). Минимальный уровень таксономического α -разнообразия отмечен для паразитарных населений ротана в “Озере-2”. Максимальными значениями индексов, описывающих данный аспект разнообразия, ха-

Таблица 1. Видовой и таксономический аспекты α -разнообразия паразитарных населений рогана

| Водоем | Видовой аспект разнообразия | | | | | | Таксономический аспект разнообразия | | | | | | | | | |
|-------------|-----------------------------|------|------|------|------|------|-------------------------------------|------|----------|------|------------|------|-------------------------------|----------------------|-------------|-------|
| | H | | S | | E | | α | | Δ | | Δ^* | | $\frac{\Delta^+}{sd\Delta^+}$ | | Λ^+ | |
| | M | S.E. | M | S.E. | M | S.E. | M | S.E. | M | S.E. | M | S.E. | M | S.E. | M | S.E. |
| “Озеро-1” | 1.55 | 0.04 | 7.67 | 0.28 | 0.54 | 0.01 | 3.32 | 0.3 | 64.35 | 1.5 | 85.83 | 0.97 | $\frac{81.43}{624.47}$ | $\frac{0.82}{22.8}$ | 309.60 | 18.55 |
| “Озеро-2” | 0.56 | 0.06 | 2.27 | 0.25 | 0.40 | 0.04 | 1.19 | 0.15 | 32.08 | 4.42 | 68.44 | 6.28 | $\frac{68.68}{200.8}$ | $\frac{6.3}{23.71}$ | 94.48 | 33.01 |
| “Озеро-3” | 1.27 | 0.05 | 4.97 | 0.22 | 0.56 | 0.01 | 2.70 | 0.3 | 53.15 | 2.5 | 75.37 | 1.39 | $\frac{78.9}{392.72}$ | $\frac{1}{18.56}$ | 175.36 | 16.33 |
| оз. Сладкое | 1.19 | 0.04 | 5.55 | 0.26 | 0.5 | 0.01 | 2.03 | 0.19 | 50.99 | 1.57 | 80.69 | 0.72 | $\frac{81.55}{453.00}$ | $\frac{0.94}{22.04}$ | 160.11 | 13.99 |
| Все водоемы | 1.15 | 0.04 | 5.23 | 0.19 | 0.5 | 0.01 | 2.28 | 0.13 | 50.25 | 1.57 | 77.97 | 1.52 | $\frac{78.13}{422.12}$ | $\frac{1.49}{16.48}$ | 181.81 | 11.91 |

Примечание. M – среднее значение; S.E. – стандартная ошибка.

Таблица 2. Видовой и таксономический аспекты β -, γ -, и δ -разнообразия паразитарных населений ротана

| Разнообразие | “Озеро-1” | “Озеро-2” | “Озеро-3” | оз. Сладкое | δ -разнообразие |
|--------------------------------------|-----------|-----------|-----------|-------------|------------------------|
| γ - S | 21 | 13 | 8 | 24 | 45 |
| γ - H | 1.87 | 1.27 | 1.73 | 1.72 | 2.39 |
| γ - E | 0.61 | 0.5 | 0.83 | 0.54 | 0.63 |
| γ - α | 3.54 | 2.64 | 1.32 | 3.57 | 6.77 |
| γ - Δ | 68.79 | 43.65 | 58.42 | 60.87 | 68.35 |
| γ - Δ^* | 86.58 | 85.52 | 74.57 | 79.26 | 77.5 |
| γ - Δ^+ | 76.19 | 85.25 | 80.28 | 76.37 | 78.26 |
| γ - Λ^+ | 419.19 | 311.5 | 277.7 | 494.71 | 466.51 |
| $\beta_{\alpha\gamma}$ - S | 1.74 | 4.73 | 0.61 | 3.32 | — |
| $\beta_{\alpha\gamma}$ - H | 0.2 | 1.27 | 0.36 | 0.44 | — |
| $\beta_{\alpha\gamma}$ - Δ^* | 0.35 | 1.67 | 0.4 | 0.55 | — |
| $\beta_{\alpha\gamma}$ - Λ^+ | 0.35 | 2.3 | 0.58 | 2.09 | — |
| $\beta_{\gamma\delta}$ - S | — | — | — | — | 7.6 |
| $\beta_{\gamma\delta}$ - H | — | — | — | — | 1.07 |
| $\beta_{\gamma\delta}$ - Δ^* | — | — | — | — | 0.54 |
| $\beta_{\gamma\delta}$ - Λ^+ | — | — | — | — | 1.57 |

Примечание. “—” — отсутствие значений при соответствующих уровнях разнообразия.

рактируются паразитарные населения ротана в “Озере-1”, а также по индексу Δ^+ — в оз. Сладком (табл. 1). Во всех особях ротана из “Озера-1” и “Озера-3”, в 60% особей из “Озера-2” и 98% особей из оз. Сладкого есть специфичные для этого хозяина и эвриксенные виды паразитов.

Данные по β -, γ -, и δ -разнообразию паразитарных населений ротана приведены в табл. 2. В формировании γ -разнообразия паразитарных населений ротана участвуют от 8 до 24 видов/форм. Сходство коллекций паразитов, собранных от ротанов из четырех обследованных водоемов, невелико ($I_j = 0.09-0.38$), хотя степень их перекрытия в отдельных случаях очень высокая ($I_{Szs} = 0.19-1$). В выборках ротана из всех обследованных водоемов, кроме оз. Сладкого, доли специфичных для него видов занимают около трети видового состава паразитов (30.8–37.5%). В оз. Сладком на их долю приходится 16.7%, что в значительной степени связано с регистрацией у ротана в данном водоеме транзитных видов паразитов. Транзитные виды — случайный элемент паразитофауны, уменьшающий представленность других ее компонентов. В трех других обследованных водоемах они у ротана не зарегистрированы. К специфичным видам относятся 62.9% особей (с учетом формализованной численности ряда видов) паразитов, обнаруженных в выборке ротана из “Озера-3”, 21% — из “Озера-2”, 45.6% — из “Озера-1” и 19% — из оз. Сладкого. Доли особей рыб, в которых численность специфичных видов составляет не менее 50% числа всех отмеченных в

них особей паразитов, также различаются по водоемам (“Озеро-3” — 73.3, “Озеро-2” — 23.3, “Озеро-1” — 50, оз. Сладкое — 21.3%).

При всех порядках a энтропии Реньи γ -разнообразие паразитарных населений ротана в оз. Сладком и водоеме “Озере-1” характеризуется высокими значениями (рис. 1). Для “Озера-3” характерны низкие уровни γ -разнообразия при малых порядках a , но высокие — при больших. Для “Озера-2” при малых порядках a γ -разнообразие характеризуется средними значениями, а при больших порядках — малыми. Таким образом, по совокупности показателей наиболее разнообразно на уровне видового γ -разнообразия паразитарное население ротана в “Озере-1”, а наименее — в “Озере-2”. Уровень γ -разнообразия паразитов ротана в оз. Сладком лишь немного уступает таковому в водоеме “Озере-1”. Рыбы в “Озере-2” характеризуются большим видовым богатством паразитов, чем в “Озере 3”, но благодаря более выравненному распределению редких видов/форм общий уровень γ -разнообразия паразитарного населения у ротана “Озера-3” выше (рис. 1, табл. 2).

Индексы таксономического разнообразия не позволяют однозначно ранжировать водоемы по степени возрастания γ -разнообразия паразитарных населений ротана. По индексам γ - Δ и γ - Δ^* наибольшим разнообразием характеризуется “Озеро-1”. Максимальным значением индекса γ - Δ^+ характеризуется “Озеро-2”, а по индексу γ - Λ^+ — оз. Сладкое.

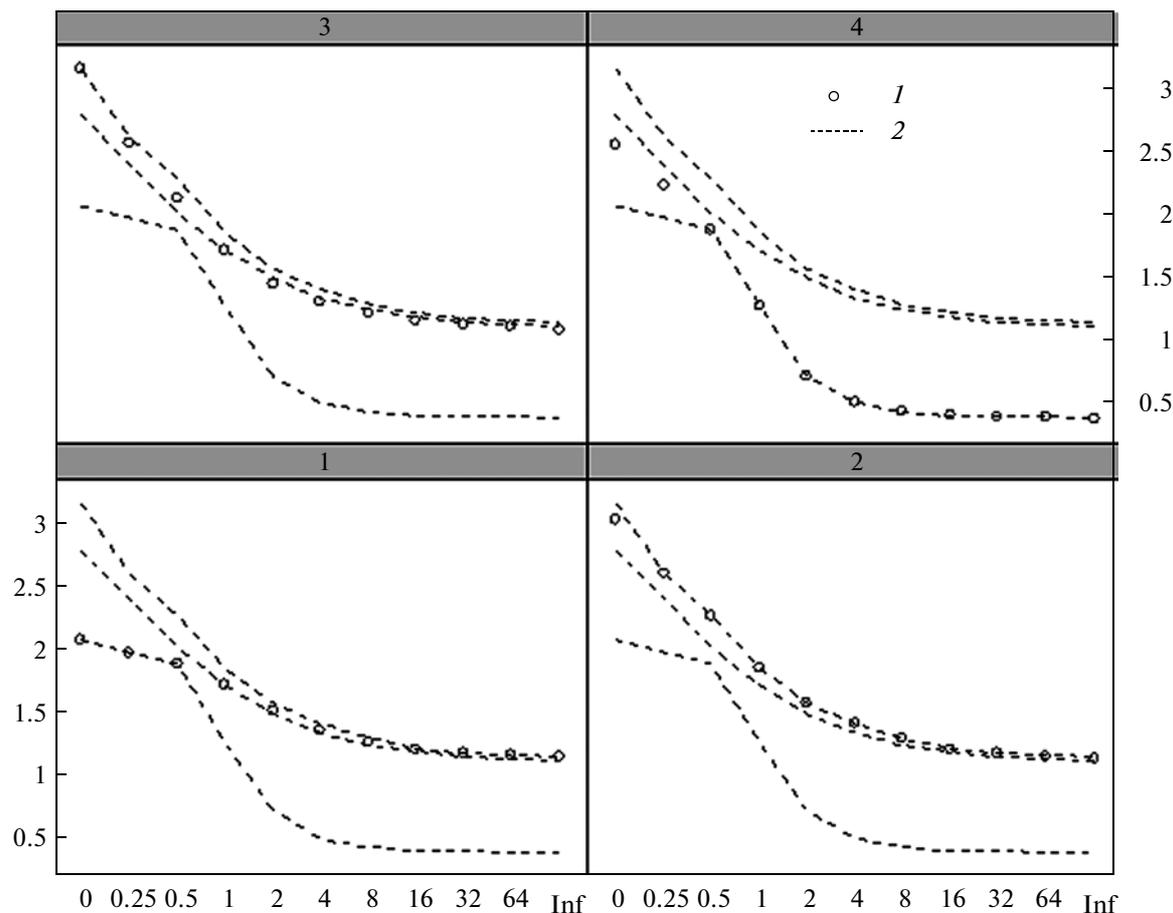


Рис. 1. Кривые энтропии Реньи. 1 – “Озеро-3”; 2 – “Озеро-1”; 3 – оз. Сладкое; 4 – “Озеро-2”; 1 – экспериментальные значения для соответствующего водоема; 2 – экстремальные и медианные значения для объединенной выборки из всех озер. По оси абсцисс – порядок энтропии (a); по оси ординат – энтропия Реньи.

Анализ корреляционной матрицы индексов α -разнообразия свидетельствует о высокой согласованности изменения индексов между собой (табл. 3). Очевидна корреляция индекса Шеннона с видовым богатством и выравненностью, что

является следствием функциональной зависимости разнообразия по Шеннону от этих двух мер разнообразия. Индексы таксономического разнообразия проявляют статистически достоверную позитивную корреляцию с S , H и E .

Таблица 3. Корреляционная матрица индексов α -разнообразия (показаны только достоверные значения)

| Индекс разнообразия | Видовой аспект разнообразия | | | | Таксономический аспект разнообразия | | | |
|---------------------|-----------------------------|------|------|----------|-------------------------------------|------------|------------|-------------|
| | H | S | E | α | Δ | Δ^* | Δ^+ | Λ^+ |
| H | 1 | 0.84 | 0.69 | 0.56 | 0.89 | 0.34 | 0.24 | 0.46 |
| S | 0.84 | 1 | 0.27 | 0.37 | 0.62 | 0.34 | 0.21 | 0.52 |
| E | 0.69 | 0.27 | 1 | 0.49 | 0.83 | 0.33 | 0.29 | – |
| α | 0.56 | 0.37 | 0.49 | 1 | 0.57 | – | – | 0.35 |
| Δ | 0.89 | 0.62 | 0.83 | 0.57 | 1 | 0.54 | 0.41 | 0.35 |
| Δ^* | 0.34 | 0.34 | 0.33 | – | 0.54 | 1 | 0.87 | – |
| Δ^+ | 0.24 | 0.21 | 0.29 | – | 0.41 | 0.87 | 1 | – |
| Λ^+ | 0.46 | 0.52 | – | 0.35 | 0.35 | – | – | 1 |

Примечание. “–” – отсутствие значений, удовлетворяющих критерию отбора; для табл. 3, 4.

Таблица 4. Факторный анализ матрицы индексов разнообразия (варимаксвращение, приведены факторные нагрузки, превышающие 0.3 по модулю)

| Показатель | Фактор 1 | Фактор 2 | Фактор 3 |
|-----------------------|----------|----------|----------|
| Индексы разнообразия | | | |
| <i>H</i> | 0.73 | — | 0.59 |
| <i>S</i> | 0.31 | — | 0.82 |
| <i>E</i> | 0.91 | — | — |
| α | 0.73 | — | — |
| Δ | 0.83 | 0.36 | 0.35 |
| Δ^* | — | 0.93 | — |
| Δ^+ | — | 0.95 | — |
| Λ^+ | — | — | 0.86 |
| Дисперсия выборки | | | |
| Объясненная дисперсия | 2.73 | 2.05 | 2 |
| Доля общей дисперсии | 0.34 | 0.26 | 0.25 |

Факторный анализ иллюстрирует представление о сложной структуре разнообразия паразитарных населений. В результате анализа выделены три фактора, которые совместно описывают 85% признакового пространства, сформированного индексами разнообразия паразитарных населений ротана (табл. 4).

Фактор 1 характеризуется наибольшими нагрузками таких переменных, как *H*, *S*, *E*, α и Δ . Из всех указанных индексов наилучшим маркером фактора 1 является выравненность. Поэтому можно предложить такую интерпретацию фактора 1 — это компонента разнообразия, которая связана с выравненностью распределения обилий видов/форм паразитов, влияющая как на видовой уровень разнообразия, так и на некоторые аспекты таксономического разнообразия (количественно описывающиеся индексом Δ).

Фактор 2 описывает изменчивость индексов таксономического разнообразия. Следует отметить, что этот фактор не связан с индексами видового разнообразия. Это позволяет предположить существование относительно независимых механизмов формирования таких аспектов разнообразия, как видовой и таксономический.

Фактор 3 маркируется индексом Λ^+ , тесно коррелирует с *H*, *S* и Δ . Максимальные факторные нагрузки характерны для индексов *S* и Λ^+ , что позволяет интерпретировать фактор 3 как видовое богатство, которое в наибольшей степени влияет на индекс Λ^+ , а также на индексы *H* и Δ .

Для выявления природы динамики факторов разнообразия был проведен регрессионный анализ влияния длины тела, местообитания и пола хозяина на факторы 1–3 (табл. 5). Фактор 1 изменяется в зависимости от местообитания и пола хозяина. Влияния пола и местообитания не зави-

симы друг от друга. Значения фактора 1 у самцов всегда выше, чем у самок. Наибольшим значением фактора 1 характеризуются паразитарные населенности ротана в “Озере-3”, наименьшим — в “Озере-2” (рис. 2). Формально между размерами тела хозяина и фактором 1 нет линейной связи. Однако анализ рис. 2 свидетельствует о том, что с увеличением размеров животного размах колебаний фактора 1 существенно снижается, а сам фактор стремится к нулю. Так как факторные значения центрированы, у более крупных особей разнообразие, описываемое фактором 1, стабилизируется и стремится к среднему значению, тогда как у мелких особей разнообразие паразитарных населений может варьировать в широких пределах.

На фактор 2 (таксономическое разнообразие) влияют пол хозяев, местообитание и их взаимодействие. Влияние пола четко проявляется только в “Озере-2”, где наблюдается резкое уменьшение значения фактора 2 у самок. Во всех остальных местообитаниях различия в таксономическом разнообразии между самками и самцами недостоверны. С увеличением размеров хозяев наблюдается стабилизация вариации фактора 2, подобно тому, как это происходит для фактора 1 (рис. 2).

Фактор 3 зависит от размеров хозяина, его местообитания и пола. Зависимость от последней из перечисленных переменных можно рассматривать как тенденцию, поскольку она проявляется при $p = 0.06$, что несколько выше общепринятого порогового значения $p = 0.05$. Наибольшим значением фактора 3 характеризуются паразитарные населенности ротана в “Озере-1”. У самок значение этого фактора достоверно выше, чем у самцов. С увеличением размеров хозяина происходит увеличение фактора 3 (рис. 2).

Таблица 5. Регрессионный анализ (общая линейная модель) влияния длины тела, пола и местообитания ротана на факторы разнообразия паразитарных населений (унивариантный тест значимости)

| Фактор | Предиктор | Сумма квадратов | Число степеней свободы | Средняя сумма квадратов | F-статистика | p-уровень |
|--------|----------------------------|-----------------|------------------------|-------------------------|--------------|-----------|
| 1 | Коэффициент | 1.04 | 1 | 1.04 | 1.41 | 0.24 |
| | Длина тела хозяина (L) | 1.23 | 1 | 1.23 | 1.68 | 0.20 |
| | Местообитание хозяина (Lc) | 40.86 | 3 | 13.62 | 18.60 | 0.00 |
| | Пол хозяина (Sx) | 4.16 | 1 | 4.16 | 5.68 | 0.02 |
| | Lc × Sx | 2.68 | 3 | 0.89 | 1.22 | 0.30 |
| | Ошибка | 93.74 | 128 | 0.73 | — | — |
| 2 | Коэффициент | 2.16 | 1 | 2.16 | 2.79 | 0.10 |
| | L | 1.32 | 1 | 1.32 | 1.71 | 0.19 |
| | Lc | 8.06 | 3 | 2.69 | 3.48 | 0.02 |
| | Sx | 8.13 | 1 | 8.13 | 10.54 | 0.00 |
| | Lc × Sx | 25.15 | 3 | 8.38 | 10.87 | 0.00 |
| | Ошибка | 98.77 | 128 | 0.77 | — | — |
| 3 | Коэффициент | 12.09 | 1 | 12.09 | 25.34 | 0.00 |
| | L | 13.78 | 1 | 13.78 | 28.88 | 0.00 |
| | Lc | 26.64 | 3 | 8.88 | 18.61 | 0.00 |
| | Sx | 1.70 | 1 | 1.70 | 3.56 | 0.06 |
| | Lc × Sx | 2.10 | 3 | 0.70 | 1.46 | 0.23 |
| | Ошибка | 61.08 | 128 | 0.48 | — | — |

Примечание. × – взаимодействие переменных.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследованные водоемы имеют разные значения γ -разнообразия паразитарных населений ротана. Нам удалось ранжировать водоемы по видовому аспекту разнообразия. Выстроенный сравнительный ряд водоемов не имеет связи с географическим фактором, поскольку удаленное от остальных исследованных водоемов оз. Сладкое не занимает в нем краевого положения. В то же время он находит определенное сочетание с размером водоемов. Несомненно, зависимость разнообразия паразитов рыб от данного показателя выражается через возможности водной экосистемы разветвлять трофические цепи и поддерживать разнообразие водных и околоводных животных. При прочих равных условиях (климатический пояс, уровень трофности и пр.) данные возможности у малого водоема ниже по сравнению с более крупным. Паразитарные населения из среднего по площади (в обследованном нами ряду) “Озера-1” и крупного оз. Сладкого характеризуются близкими и относительно высокими значениями γ - S -разнообразия, но существенно различаются по $\beta_{\alpha\gamma}$ - S -разнообразию (1.74 и 3.32 соответственно), а следовательно, и по уровню гетерогенности населений. Исходя из больших размеров оз. Сладкого можно предполагать, что истинное γ - S -разнообразие паразитов

ротана в данном водоеме выше зарегистрированного, относящегося только к одному заливу озера. Низкому γ - S -разнообразию в малом по площади “Озере-3” соответствует низкое $\beta_{\alpha\gamma}$ - S -разнообразие, что свидетельствует об относительно невысокой гетерогенности паразитарных населений особей ротана. Низкое γ - S -разнообразие паразитов в малом по площади “Озере-2” сочетается с высоким $\beta_{\alpha\gamma}$ - S -разнообразием, что обусловлено высокой гетерогенностью паразитарных населений особей ротана в этом водоеме. Эта гетерогенность проявляется и в аспектах разнообразия, которые диагностируются с помощью индексов Шеннона и таксономического разнообразия (табл. 2). Разный уровень гетерогенности паразитарных населений ротана в четырех обследованных водоемах прослеживается и по численности (в процентном выражении) особей рыб, в которых специфичные для этого хозяина паразиты занимают доминантное или субдоминантное положение.

Как отмечают Шитиков и Розенберг (2005), при оценке биоразнообразия с помощью традиционных синэкологических индексов не учитывается морфологическое и экологическое сходство/различие между видами в сообществе. Видовое богатство как индекс разнообразия рассматривает каждый вид как изолированный таксон, информационно равноудаленный от всех

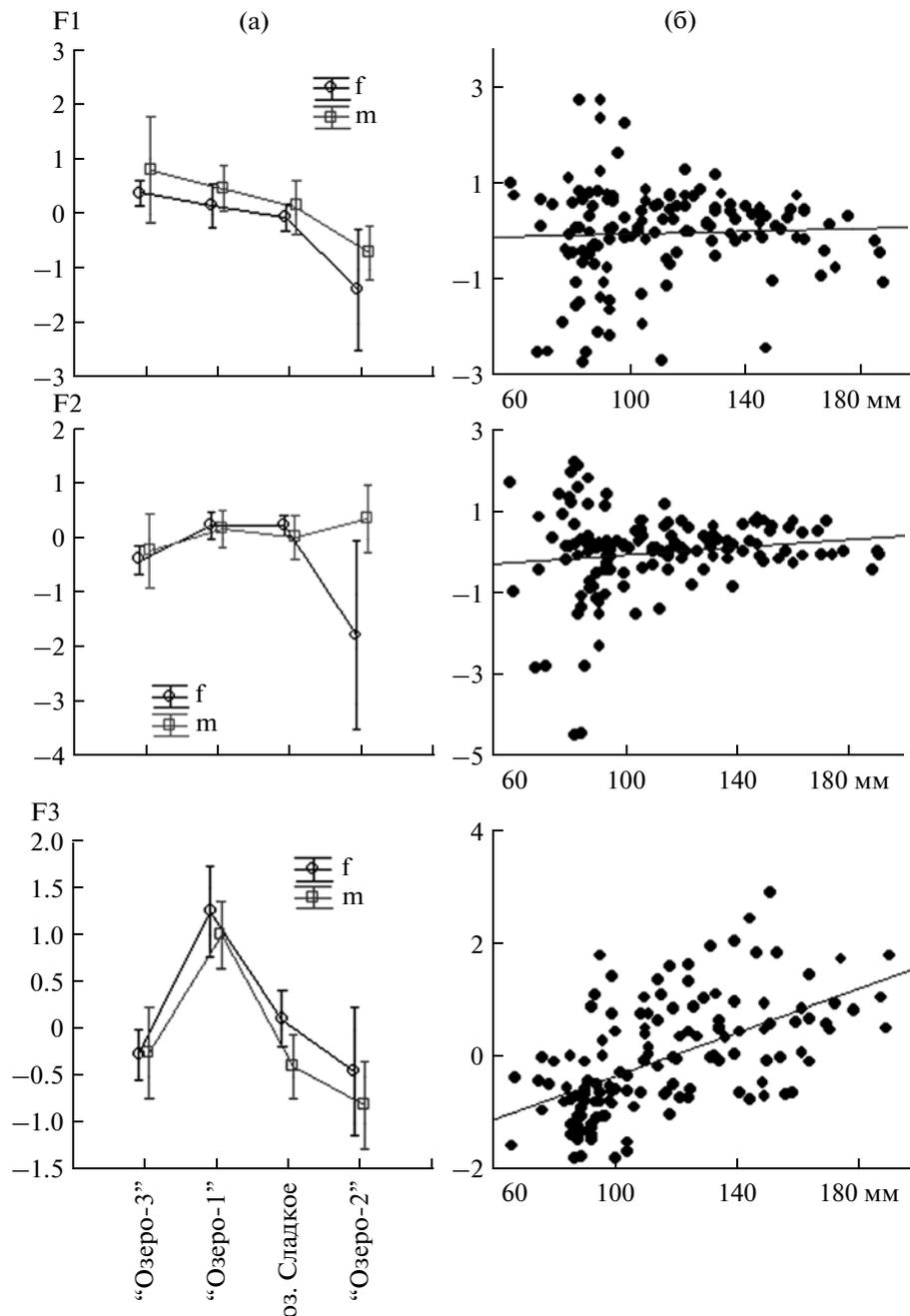


Рис. 2. Зависимость факторов разнообразия паразитарных населений F1, F2 и F3 от пола и местообитания (а), а также от длины тела (б) ротана; f – самки, m – самцы.

остальных. Прочие индексы (Шеннона, Симпсона и т.д.) различают виды по их численности и поэтому зависят только от числа видов и соотношения их обилий. Численность вида как основа для сравнения – очень динамичная и далеко не единственная его характеристика, из чего следует односторонность данного подхода. Отметим, что биологическое разнообразие существует и на субвидовом уровне. Поскольку все индивидуумы различны, то разнообразие сообщества равняется числу со-

ставляющих его особей. Часто мы не можем различить индивидуальность особей, поэтому под уровнем биоразнообразия подразумевается видовой уровень. В итоге применяемые в синэкологии индексы видового разнообразия неспособны к полноценной оценке биоразнообразия.

Биоразнообразие представляет собой сложное многокомпонентное явление, для описания которого недостаточно одного показателя. Рой с соавт. (Roy *et al.*, 2004) вводят понятие «вектор

разнообразия», элементами которого являются многочисленные индексы разнообразия — характеристики спектра жизненных форм, индексы Шеннона и выравненность Пилоу, таксономическое и функциональное расстояния между видами. Описание разнообразия отдельного сообщества может быть выполнено с помощью вектора разнообразия, а описание разнообразия совокупности сообществ — с помощью матрицы векторов. Очевидно, что нет формальных ограничений на число элементов в векторе разнообразия, так как нет критерия для отбора “лучшего” индекса, но число реальных компонент разнообразия конечно и определяется природой разнообразия совокупности сообществ, а не произвольным выбором числа и качества индикаторов разнообразия. Если компонента разнообразия одна и она охватывает разнообразие, описываемое как традиционными синэкологическими индексами, так и индексами таксономического разнообразия, то последние оказываются излишними — вырожденными. Если компонент разнообразия больше одной, то вероятно, что индексы таксономического разнообразия описывают аспекты разнообразия, которые не могут быть отражены без них.

Задача идентификации компонент разнообразия нами решена средствами многомерного факторного анализа (Жуков, 2009). Разнообразие изученных паразитарных населений трехкомпонентное — число видов/форм, выравненность численности и таксономическое разнообразие. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что таксономическое разнообразие независит от видового богатства и выравненности, а значит, предоставляет новую информацию о разнообразии, которую классические индексы выразить не способны.

Аналогичные результаты получены для сообществ почвенной мезофауны (Жуков и др., 2007) и герпетобионтных пауков (Прокопенко и др., 2010). Компоненты, связанные с видовым богатством и выравненностью, коррелируют с индексами таксономического разнообразия (табл. 3). Корреляция — это информационный вклад в оценку компоненты разнообразия. Таким образом, таксономический аспект разнообразия несет информацию о видовом аспекте, а видовой о таксономическом — нет. Этот результат — закономерное следствие природы рассматриваемых разнообразий, поскольку видовой уровень — частный случай таксономического разнообразия как общего явления. Очевидно, что один из ключевых аспектов разнообразия биотических сообществ — различия, описываемые таксономическими отношениями.

Эти обстоятельства позволяют высказать положение об индексах видового и таксономического разнообразия как о взаимодополняемых

мерах разнообразия. Существуют ли факторы, регулирующие формирование таксономического разнообразия особи рыбы-хозяина? Таксономический статус паразита является маркером его биологических особенностей, и только в таком контексте можно обсуждать особенности формирования таксономического разнообразия паразитов. Заражение неким видом паразита может облегчать заражение другими таксономически близкими видами. Тогда увеличение видового разнообразия будет сопровождаться ростом таксономического разнообразия в меньшей степени, чем можно было ожидать в случайном процессе. Напротив, межвидовая конкуренция или перекрестный иммунитет, которые могут действовать в отношении систематически близких групп паразитов, будут способствовать увеличению таксономического разнообразия при увеличении видового разнообразия паразитов у отдельной особи рыбы. Очевидно, что общий потенциал заражения отдельной особи хозяина в конечном счете определяется составом паразитофауны водоема, в котором она обитает, а реализация этого потенциала определяется ее трофическим статусом, размером этой особи и другими факторами. Результаты проведенного нами факторного анализа свидетельствуют в пользу того, что рост видового богатства у особей ротана не связан с тем, к какому надвидовому таксону принадлежит каждая вновь приобретенная ими особь паразита.

Факторный анализ показал, что α -разнообразие паразитов и гетерогенность паразитарных населений особей ротана определяются локальными особенностями водоемов, а также половым и размерными факторами, действующими со стороны хозяина. Одним из влияющих на них параметров водоема может быть его размер. Просматривается связь данного параметра с таксономическим α -разнообразием паразитарных населений ротана, выраженным индексами Δ^* и Δ^+ . В крупном оз. Сладком и среднем по площади “Озеро-1” (в ряду обследованных) оно выше, чем в водоемах малой площади — “Озере-2” и “Озере-3” (рис. 2, табл. 1). Без сомнения, местообитание хозяина влияет на качественный и количественный составы его паразитов бóльшим числом своих характеристик. Однако отсутствие данных о биотических и ряде физических (рН и др.) параметров водоемов, откуда выловлены ротаны, не позволяет провести полноценный анализ данного вопроса.

Влияние полового фактора на зараженность рыб паразитами не раз обсуждалось в литературе. Согласно распространенной концепции, гендерные различия в зараженности позвоночных определяются разной иммунной активностью самцов и самок. Самцы имеют пониженную иммунную активность. Это связано с относительно низкой стрессоустойчивостью самцов в связке с отрицательным влиянием стресса на функционирование

иммунной системы (Herbert, Cohen, 1993). Низкая стрессоустойчивость обусловлена истощением энергетических ресурсов самцов, которые приоритетно затрачиваются ими на осуществление брачного поведения и развитие “турнирных” органов (Zuk, 1990). Вторая, но более весомая причина пониженной иммунной активности самцов заключается в иммуноподавляющем действии тестостерона (Folstad, Karter, 1992 и др.). Указанная концепция предполагает более высокую зараженность самцов позвоночных животных.

Для лучеперых рыб иммуноподавляющее действие тестостерона подтверждено на примере карпа *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Rohlenová *et al.*, 2011). Однако в действительности более сильную зараженность самцов рыб по сравнению с самками регистрируют не часто (Pickering, Christie, 1980; Chhanda, Chandra, 2011). Многочисленные сведения о более высокой зараженности самок (Аникиева, Малахова, 1982; Thomas, 2002; и др.) свидетельствуют о недооцененности экологических факторов в формировании межполовых паразитологических различий у рыб (Reimchen, Nosil, 2001). Отмеченные нами различия между самцами и самками ротана касаются иной (по отношению к встречаемости и интенсивности инвазии) стороны разнообразия паразитов и связаны главным образом с видовым богатством и выравненностью обилий видов/форм. Самцы ротана имеют более выравненный по обилию, а самки — более богатый в видовом отношении состав паразитов.

Взаимосвязь длины тела ротанов и разнообразия сформированных у них паразитарных населений проявляется в двух вариантах: в одном из них, отдельные параметры разнообразия увеличиваются (*S*) вслед за ростом длины тела рыб, в другом — уменьшают свою дисперсию (*E* и индексы таксономического разнообразия). Размер тела в той или иной степени взаимосвязан с возрастом рыб. Векторное движение особи по размерно-возрастному ряду сопровождается расширением индивидуальной арены жизни, сменой трофического статуса, увеличением объема поглощаемой пищи, продолжительностью жизни и связанной с ней возможностью накопления паразитов, развитием приобретенного иммунитета к патогенам. Связь видового богатства и обилия паразитов с размерным (в действительности с размерно-возрастным) параметром хозяев многократно демонстрировалась на примере различных видов рыб (Chappell, 1969; Muñoz, Zamora, 2011 и др.), включая ротана (Соколов и др., 2012). Она обусловлена всеми перечисленными факторами с разной долей влияния каждого из них (Догель, 1958; Poulin, 1997 и др.). Наши данные отвечают наиболее распространенной тенденции расширения видового состава паразитов с увеличением длины тела особей рыб (Догель, 1958).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразие изученных паразитарных населений, как на α -, так и γ -уровнях иерархии проявляется через три компонента — число видов/форм, выравненность их численности и таксономическое разнообразие. Вариабельность этих компонентов определяется локальными особенностями водоемов, половым и размерным факторами, действующими со стороны хозяина. Самцы ротана имеют более выравненный по обилию, а самки — более богатый в видовом отношении состав паразитов. Увеличение длины тела рыб сопровождается увеличением видового богатства паразитов и уменьшением дисперсии индексов выравненности и таксономического разнообразия паразитов. Рост видового богатства у особей ротана не связан с тем, к какому надвидовому таксону принадлежит каждая вновь приобретенная ими особь паразита.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникиева Л.В., Малахова Р.П. Распределение цестоды *Proteocephalus exiguus* в зависимости от возраста и пола хозяина // Гельминты в пресноводных биоценозах / Под ред. Рыжикова К.М. М.: Наука, 1982. С. 68–73.
- Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб / Под ред. Полянского Ю.И. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 9–54.
- Жуков О.В. Екоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин. Дніпропетровськ: Вид-во Свідлер А. Л., 2009. 239 с.
- Жуков О.В., Пахомов О.Є., Кунах О.М. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дошові черв'яки (Lumbricidae). Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту. 2007. 371 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Прокопенко О.В., Кунах О.М., Жуков О.В., Пахомов О.Є. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Павуки (Aranei). Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. 340 с.
- Соколов С.Г. Новые данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) в Приморском крае с описанием нового вида микоспоридий рода *Muxidium* (Muxozoa: Muxidiidae) // Паразитология. 2013. Т. 47. Вып. 1. С. 77–99.
- 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., Протасова Е.Н., Холин С.К. Паразиты интродуцированного ротана *Perccottus glenii* (Osteichthyes): альфа-разнообразие паразитов и возраст хозяина // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 5. С. 584–592.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количе-

- ственные методы экологии и гидробиологии / Под ред. Розенберга Г.С. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 91–129.
- Chappell L.H. The parasites of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. from a Yorkshire Pond II. Variation of the parasite fauna with sex and size of fish // J. Fish. Biol. 1969. V. 1. № 4. P. 339–347.
- Chhanda M.S., Chandra K.J. Caryophyllaeid infestations on the sex and size of walking catfish *Clarias batrachus* // Bang. J. Anim. Sci. 2011. V. 40. № 1–2. P. 56–59.
- Clarke K.R., Warwick R.M. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2001. V. 216. P. 265–278.
- Folstad I., Karter A.J. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap // Amer. Nat. 1992. V. 139. № 3. P. 603–622.
- Herbert C., Cohen S. Stress and immunity in humans: a meta-analytic review // Psychosom. Med. 1993. V. 55. № 4. P. 364–379.
- Hill M.O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // Ecology. 1973. V. 54. № 2. P. 427–432.
- Muñoz G., Zamora L. Ontogenetic variation in parasite infracommunities of the clingfish *Sicyases sanguineus* (Pisces: Gobiessocidae) // J. Parasitol. 2011. V. 97. № 1. P. 14–19.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R. et al. Vegan: community ecology package. R package version 2.0-2. 2011. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pickering A.D., Christie P. Sexual differences in the incidence and severity of ectoparasitic infestation of the brown trout, *Salmo trutta* L. // J. Fish. Biol. 1980. V. 16. № 6. P. 669–683.
- Poulin R. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1997. V. 28. P. 341–358.
- Reimchen T.E., Nosil P. Ecological causes of sex-biased parasitism in threespine stickleback // Biol. J. Linnean Soc. 2001. V. 73: № 1. P. 51–63.
- 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.
- Rohlenová K., Morand S., Hyršl P. et al. Are fish immune systems really affected by parasites? An immunoeological study of common carp (*Cyprinus carpio*) // Parasites & Vectors. 2011. V. 4. № 120. P. 1–18.
- Roy A., Tripathi S.K., Basu S.K. Formulating diversity vector for ecosystem comparison // Ecol. Modelling. 2004. V. 179. № 4. P. 499–513.
- Schell S.G. Trematoda // Synopsis and classification of living organisms / Ed. Parker S.P. N.Y.: McGraw-Hill, 1982. V. 1. P. 740–807.
- Thomas J.D. The ecology of fish parasites with particular reference to helminth parasites and their salmonid fish hosts in Welsh rivers: a review of some of the central questions // Adv. Parasitol. 2002. V. 52. P. 1–154.
- Warwick R.M., Clarke K.R. New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. V. 129. P. 301–305.
- Whittaker R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecol. Monographs. 1960. № 30. P. 279–338.
- Zuk M. Reproductive strategies and disease susceptibility: an evolutionary viewpoint // Parasitol. Today. 1990. V. 6. № 7. P. 231–233.

Variation Trends in the Parasite Communities of the Chinese Sleeper *Percottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) in Its Native Habitat

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 Dnepropetrovsk State Agrarian University, ul. Voroshilova 25, Dnepropetrovsk, 49600 Ukraine

e-mail: sokolovsg@mail.ru

The diversity of parasite communities in the Chinese sleeper *Percottus glenii*, at the level of single specimens and populations, is manifested through three components: the number of species, the evenness of their abundance, and the taxonomic diversity. Variations in the diversity depend on the local characteristics of water bodies, as well as the sexual and dimensional factors of the host. This study was performed in four water bodies of the Russian Far East (Primorskii krai and Sakhalin Island).