

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РОТАНА *Percottus glenii* И ЕГО ПАЗАРИТА, ЦЕСТОДЫ *Nippotaenia mogurndae*, ЗА ПРЕДЕЛАМИ ЕСТЕСТВЕННОГО АРЕАЛА

© 2022 г. Г. В. Алянкин^а, О. Н. Жигилева^{а, *}, А. Е. Жохов^{а, б}

^аЛаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: zhigileva@mail.ru

Поступила в редакцию 16.02.2021 г.

После доработки 28.06.2021 г.

Принята к публикации 16.07.2021 г.

На основании полиморфизма мультилокусных ДНК маркеров (ISSR) дана оценка уровня генетической изменчивости и дифференциации популяций двух инвазивных видов, ротана *Percottus glenii* и его специфичного паразита цестоды *Nippotaenia mogurndae*, из пяти водоемов приобретенной части ареала – бассейна р. Иртыш (Западная Сибирь). У *Percottus glenii* выявлен достаточно высокий для данного вида маркеров уровень генетического полиморфизма: общая доля полиморфных фрагментов для всех исследованных выборок по трем изученным ISSR-локусам достигала 92%, средняя гетерозиготность – 0.32. В отдельных популяциях ротана эти показатели были меньше и варьировали в пределах 53–74% и 0.20–0.23 соответственно. Межпопуляционная дифференциация была 35% ($G_{ST} = 0.35$). У *Nippotaenia mogurndae* уровень общего полиморфизма по четырем ISSR-локусам равнялся 73.7% (пределы варьирования 18–45%), гетерозиготность – 0.18 (0.06–0.15). Генетическая дифференциация выборок *N. mogurndae* сходна с таковой *P. glenii* – 38% ($G_{ST} = 0.38$). Однако показатели полиморфизма и генетические дистанции между выборками паразита были ниже, чем у хозяина. Популяционно-генетическая структура *P. glenii*, в отличие от *N. mogurndae*, частично совпадает со строением гидрографической сети региона. Полученные данные свидетельствуют, что у ротана на приобретенной части ареала (юге Западной Сибири) наблюдается высокий уровень генетического полиморфизма и за несколько десятилетий сформировалась популяционно-генетическая структура, характерная для этого вида в нативном ареале.

Ключевые слова: *Percottus glenii*, *Nippotaenia mogurndae*, биологические инвазии, полиморфизм, ISSR-маркеры, приобретенный ареал

DOI: 10.31857/S0320965222010028

ВВЕДЕНИЕ

Биологические инвазии представляют большую угрозу биоразнообразию: часто они необратимы, а успешно вселившиеся виды могут быстро наращивать численность с непредсказуемыми негативными последствиями для экосистем-реципиентов (Камакин, Ходоревская, 2018; Перова, 2020; Лазарева, 2021). Кроме того, инвазивный вид может стать распространителем несвойственных ранее экосистеме патогенных организмов и паразитов или включаться в циркуляцию местных видов паразитов (Соколов и др., 2012; Перова и др., 2018).

В связи с вышесказанным очень важно своевременно анализировать и прогнозировать жизнеспособность популяций видов-вселенцев во вновь приобретенных частях ареала. При оценке

степени натурализации популяции помимо таких стандартных характеристик, как численность, соотношение полов и возрастная структура, большое значение имеет изучение генетической структуры популяции и ее динамики. Данные о генетическом полиморфизме чужеродных видов за пределами естественного ареала также могут быть полезны для уточнения их таксономического статуса (Пряничникова и др., 2019), выявления источников инвазии и реконструкции путей распространения.

Исследование структуры популяций паразита и хозяина в совокупности позволяет более полно оценить степень влияния инвазивного вида на биоценоз. Ротан-головешка *Percottus glenii* Dubowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) и цестода *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti et Myiata, 1940 (Nippotaeniidea) представляют прекрасную мо-

дель для изучения закономерностей формирования популяционно-генетической структуры инвазивных видов на новой территории. Ротан-головешка, за последние десятилетия широко распространившийся на территории Евразии, относится к инвазивным видам рыб, негативно влияющим на аборигенную фауну гидробионтов (Кудерский, 2001). В 80-е гг. XX в. через Южно-Уральский инвазионный коридор он проник в Западную Сибирь, заселив Обь-Иртышский бассейн (Корляков, Нохрин, 2014). Ротан существенно угнетает местную фауну из-за неразборчивого хищничества и представляет опасность для естественных экосистем и объектов рыбного хозяйства (Orlova et al., 2006; Решетников, 2009; Халько и др., 2019).

Составляющая ядро паразитофауны ротана цестода *N. mogurndae* распространяется вслед за своим хозяином: этот паразит, начиная с 2004 года, отмечен в водоемах Европы (Kořuthová et al., 2004, 2008; Mierzejewska et al., 2010; Reshetnikov et al., 2011; Kvach et al., 2013). За Уралом, в водоемах Тюменской и Свердловской областей, он встречается с 2011 года (Соколов и др., 2011б; Zhigileva, Kulikova, 2016), в водоемах Новосибирской обл. – с 2013 г. (Соколов и др., 2013). В то же время, в некоторых районах приобретенного ареала ротана *N. mogurndae* по невыясненным причинам отсутствует (Соколов, Мошу, 2013).

N. mogurndae характеризуется сложным жизненным циклом, в котором присутствует промежуточный хозяин. В исходном ареале промежуточным хозяином служат планктонная копепода *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857). В приобретенных частях ареала число промежуточных хозяев шире: кроме *M. leuckarti* это планктонные копеподы *Neutrodiaptomus incongruens* (Poppe, 1888), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *M. crassus* (Fischer, 1853) (Reshetnikov et al., 2011). Заражение рачков паразитом происходит при заглатывании его зрелых яиц; переход к окончательному хозяину, рыбе, происходит при поедании копепод (Демшин, 1985). Вследствие наличия у цестоды сложного жизненного цикла считается, что обнаружение этого паразита может служить маркером происхождения инвазивных популяций ротана из рыбохозяйственных источников, а не аквариумных (Reshetnikov et al., 2017; Соколов, 2018).

Ротан сравнительно хорошо изучен в генетическом отношении. Исследован аллозимный полиморфизм вида в нативном ареале и изменения этого типа полиморфизма при интродукции (Golubtsov et al., 2009). Кроме того, для ротана определена нуклеотидная последовательность полного митохондриального генома (Хуе et al., 2013), описаны три митохондриальные филогенетические линии, распространенные в разных частях Северо-Восточной Азии (Xu et al., 2014; Yang et al., 2020).

Эти три линии митохондриальной ДНК (мтДНК) встречаются и на колонизированной территории Европы, подтверждая происхождение инвазивных популяций из трех независимых источников (Grabowska et al., 2020). Разработаны микросателлитные маркеры, при помощи которых описана популяционно-генетическая структура ротана в нативном ареале (Zhang et al., 2021). Имеются данные об изменчивости микросателлитных локусов и участков мтДНК вида на европейской части России (King et al., 2015). Для Западной Сибири, куда ротан проник не так давно (Решетников, Петлина, 2007), данные о его генетической изменчивости этого вида фрагментарны (Zhigileva, Kulikova, 2016). В отличие от хозяина, сведения о генетической изменчивости цестоды *N. mogurndae* немногочисленны и касаются уточнения ее филогенетического положения (Соколов и др., 2018).

Цель работы – изучить генетическую изменчивость ротана и его паразита, цестоды *N. mogurndae*, в водоемах бассейна р. Иртыш.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ротана отлавливали в оз. Андреевское (Тюменский р-н, 57°02' с.ш., 65°76' в.д.) и р. Тобол (Ялуторовский р-н, 56°67' с.ш., 66°37' в.д.) в 2017 г.; в оз. Сундукуль (Нижнетавдинский р-н, 57°36' с.ш., 65°73' в.д.), оз. Оброчное (г. Тюмень, 57°15' с.ш., 65°64' в.д.) и р. Малый Емец (приток р. Вагай, Голышмановский р-н, 56°10' с.ш., 68°41' в.д.) в 2018 г. Все исследованные водоемы и водотоки лежат в пределах приобретенного ареала ротана и относятся к бассейну р. Иртыш. Озеро Оброчное соединяется протокой с р. Тура, оз. Сундукуль – с р. Капланка, оз. Андреевское – с р. Дуван, впадающей в р. Пышма (приток р. Тура) (рис. 1).

Ротана отлавливали удочкой. Всего поймано 170 особей, по 40 особей из каждого водного объекта, кроме р. Малый Емец, где добыто 10 особей. У рыб определяли пол, возраст, абсолютную длину и массу тела (Правдин, 1966). Зараженность ротана цестодой *N. mogurndae* изучали методом неполного гельминтологического вскрытия желудочно-кишечного тракта (Быховская-Павловская, 1985). Цестод извлекали из кишечника рыб, отмывали в физиологическом растворе и микроскопировали.

Для генетических исследований использовали образцы мышечной ткани рыб, которые фиксировали в 96%-ном этаноле и хранили при –20°C. Цестод замораживали в 50 мкл × 0.1 Трис-Ацетат-ЭДТА буфера. ДНК рыб и цестод экстрагировали методом щелочного лизиса по (Bender et al., 1983) с авторскими модификациями).

Генотипирование рыб и цестод проводили методом полимеразной цепной реакции последова-



Рис. 1. Карта-схема расположения мест отлова рыб: 1 – оз. Андреевское, 2 – р. Tobол, 3 – оз. Сундукуль, 4 – оз. Об-рочное, 5 – р. Малый Емец. Выделены границы Тюменской обл.

тельностью, ограниченных простыми повторами (Inter simple sequence repeat polymerase chain reaction – ISSR-PCR) (Zietjiewicz et al., 1994). Всего генотипировано 67 экз. рыб и 60 экз. цестод.

Для ISSR-PCR в качестве участков отжига праймеров использовали динуклеотидные микросателлитные локусы. Перед исследованием проводили апробацию праймеров. Из восьми апробированных праймеров отбирали те, кото-

рые давали воспроизводимые спектры с хорошо различимыми фракциями в количестве от 5 до 20. При работе с образцами ротана удовлетворительные результаты показали праймеры $(AG)_8C$ (UBC-808), $(AG)_8G$ (UBC-809), $(AG)_8T$ (UBC-807), при работе с ДНК цестоды – праймеры $(AG)_8C$ (UBC-808), $(AG)_8G$ (UBC-809), $(AG)_8T$ (UBC-807) и $(TC)_8C$ (UBC-823), их использовали в дальнейшей работе (рис. 2). Амплификацию проводили в

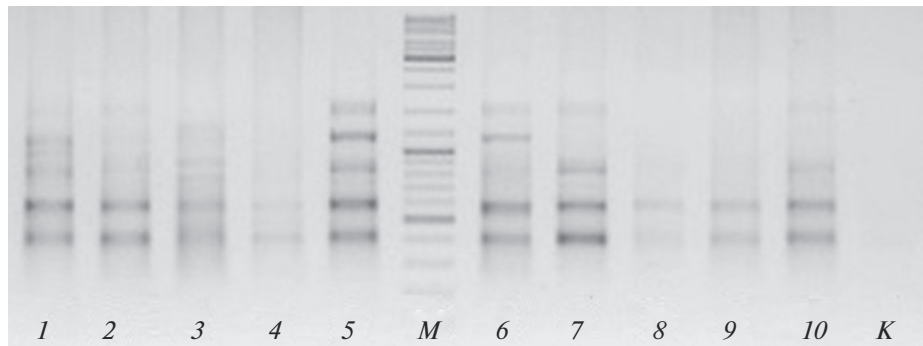


Рис. 2. Электрофореграмма ISSR-паттернов ротана-головешки с праймером (TC)₈C (UBC-823). Номера дорожек (1–10) соответствуют номерам особей из оз. Оброчное, M – маркер длины фрагментов ДНК GeneRuler Mix 100–10000 п.н. (эталонные фрагменты с повышенной концентрацией имеют размер 500, 1000 и 3000 п.н.), K – отрицательный контроль.

25 мкл реакционной смеси, содержащей ПЦР буфер (0.01 М Трис-НСl, 0.05 М КСl, 0.1% тритон X-100), 4 мМ MgCl₂, 0.2 мМ каждого из dNTPs, 1 мкл раствора тотальной клеточной ДНК, 2.5 мМ праймера и 0.2 ед./мкл Таq-полимеразы (Thermo Fisher Scientific) в следующем режиме: 94°C – 7 мин, затем 94°C – 30 с, 52(56)°C – 45 с, 72°C – 2 мин (40 циклов); 72°C – 7 мин (Zhigileva et al., 2013). Продукты ПЦР разделяли стандартным методом электрофореза в 2%-ном агарозном геле в Трис-ЭДТА-боратном буфере, окрашивали этидиум бромидом.

С использованием программы POPGEN (Yeh et al., 1999) рассчитывали частоты бэндов, долю полиморфных бэндов (P), генетическое разнообразие (среднюю ожидаемую гетерозиготность) (h), эффективное число аллелей (n_e), индекс генетического сходства Нея (I_N), генетическую дистанцию (D), показатели генетической дифференциации (H_T, H_S, G_{ST}) и потока генов (N_m). Дендрограммы строили на основании генетических дистанций Нея методом UPGMA с использованием программы POPGEN (Yeh et al., 1999). Для проверки модели изоляции расстоянием использовали тест Мантеля.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Размерно-возрастная структура и зараженность ротана. Основой всех изученных выборок ротана были особи возраста 3+. Соотношение полов варьировало от равного (1 : 1) в р. Тобол до полутора-двукратного преобладания особей женского или мужского пола в остальных водных объектах. Поскольку половой диморфизм по размерно-массовым показателям у ротана выражен слабо (Суслев и др., 2016), приведены средние величины абсолютной длины и массы тела рыб для наиболее распространенной возрастной группы без учета половой принадлежности особей (табл. 1).

В результате гельминтологического исследования выявлена инвазия цестодой *N. mogurndae* всех изученных популяций ротана. Экстенсивность инвазии варьировала в пределах 88–95%, интенсивность – 1–42, индекс обилия – 5.1–11.8 (табл. 2).

Генетический полиморфизм ротана. При генотипировании с применением трех ISSR-праймеров у ротана-головешки идентифицирован 41 амплифицированный фрагмент (табл. 3). Каждая популяция имеет специфический генетический профиль, обусловленный варьированием частот широко

Таблица 1. Характеристика исследованных выборок ротана

Выборка	Водоем	n	Соотношение ♂ : ♀	Возрастная группа, %				Параметры тела* (3+)	
				1+	2+	3+	4+	длина, см	масса, г
1	оз. Андреевское	40	1.0 : 1.2	0	17.5	82.5	0	16.40 ± 0.23	63.6 ± 2.2
2	р. Тобол	40	1.0 : 1.0	0	0	95.0	5.0	13.92 ± 0.19	68.0 ± 2.7
3	оз. Сундукуль	40	1.4 : 1.0	0	7.5	92.5	0	17.58 ± 0.32	83.9 ± 4.7
4	оз. Оброчное	40	1.0 : 2.0	2.5	10.0	82.5	5.0	16.79 ± 0.25	75.5 ± 2.8
5	р. Малый Емец	10	1.0 : 1.5	0	10.0	90.0	0	19.90 ± 0.29	105.4 ± 1.42

Примечание. n – объем выборки.

* Приведены средние значения со стандартной ошибкой.

Таблица 2. Показатели зараженности ротана цестодой *Nippotaenia mogurndae*

Выборка	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии		Индекс обилия
		Min–max	$M \pm SE$	
1	87.5 ± 5.23	1–20	6.94 ± 0.85	6.08 ± 0.83
2	95.0 ± 3.45	1–32	12.42 ± 1.19	11.80 ± 1.21
3	92.5 ± 4.16	1–23	5.54 ± 1.32	5.13 ± 1.24
4	87.5 ± 5.23	2–42	11.97 ± 1.49	10.48 ± 1.45
5	90.0 ± 5.45	2–19	9.23 ± 1.26	9.64 ± 1.23

Примечание. Здесь и в табл. 4 местонахождение выборки обозначено номерами (1–5) согласно табл. 1 и рис. 1. Приведены средние значения со стандартной ошибкой ($M \pm SE$).

Таблица 3. Характеристика полиморфизма ISSR-маркеров *Perccottus glenii* и *Nippotaenia mogurndae*

Праймер	Нуклеотидная последовательность	Число ампликонов в спектре	Среднее число ампликонов на особь	Число уникальных ампликонов	Доля полиморфных ампликонов, %
<i>Perccottus glenii</i>					
UBC-808	(AG) ₈ C	8	4.2	2	75
UBC-809	(AG) ₈ G	16	9.38	3	100
UBC-807	(AG) ₈ T	17	7.04	1	100
<i>Nippotaenia mogurndae</i>					
UBC-808	(AG) ₈ C	7	6.59	0	43
UBC-809	(AG) ₈ G	9	7.02	2	33
UBC-807	(AG) ₈ T	11	9.22	1	100
UBC-823	(TC) ₈ C	11	2.47	3	100

распространенных вариантов, а также наличием уникальных фракций. У ротана из оз. Андреевское выявлен один уникальный вариант (p1-1), из оз. Сундукуль – два (p1-6, p2-10), из р. Малый Емец – три (p2-4, p2-8, p3-9).

Суммарная доля полиморфных локусов по трем ISSR-маркерам для совокупной выборки ротана, объединяющей все исследованные нами популяции, достигала 92%, генетическое разнообразие – 0.32. В отдельных выборках ротана эти показатели были существенно меньше и варьировали в пределах 53–74% и 0.20–0.23 при средних значениях $61.7 \pm 4.91\%$ и 0.22 ± 0.01 соответственно (табл. 4). Выявленная особенность свидетельствует о выраженной локальной дифференциации популяции ротана исследованного региона, на что также указывают высокий показатель межпопуляционной дифференциации и низкий – потока генов между популяциями (табл. 5).

Наименьшая генетическая дистанция ($D = 0.06$) у ротана-головешки наблюдается между популяциями оз. Андреевского и р. Тобол, наибольшая ($D = 0.29$) – между популяциями озер Сундукуль

и Андреевское (табл. 6). Однако тест Мантеля не выявил наличия достоверной корреляции географических расстояний с генетическими дистанциями между популяциями ротана, связь между этими признаками слабая ($r = 0.07$, $p = 0.848$).

Дендрограмма генетических дистанций ротана частично отражает характер гидрографической сети (рис. 3). В один кластер объединяются выборки из оз. Андреевское и р. Тобол, расстояние между которыми ~190 км (по воде), во второй кластер – выборки из оз. Сундукуль и оз. Оброчное, также близко расположенные и принадлежащие бассейну одной реки. Исключение составляет выборка из р. Малый Емец, которая также входит во второй кластер, хотя находится на расстоянии >1000 км.

Генетический полиморфизм цестоды *Nippotaenia mogurndae*. У *N. mogurndae* в целом с использованием четырех праймеров описано 38 ампликонов (табл. 3). Выявлено по три уникальных варианта в выборках из р. Тобол (p2-1, p2-3, p7-11) и оз. Оброчное (p3-1, p7-1, p7-2).

Таблица 4. Показатели генетического полиморфизма в отдельных выборках ротана *Percottus glenii* и его паразита *Nippotaenia mogurndae*

Выборка	<i>P. glenii</i>				<i>N. mogurndae</i>			
	<i>n</i>	<i>P</i> , %	<i>h</i>	<i>n_e</i>	<i>n</i>	<i>P</i> , %	<i>h</i>	<i>n_e</i>
1	10	52.63	0.196	1.31	13	42.11	0.153	1.26
2	23	55.26	0.223	1.37	14	44.74	0.149	1.25
3	12	71.05	0.225	1.35	12	21.05	0.069	1.12
4	12	73.68	0.234	1.36	12	18.42	0.060	1.10
5	10	56.10	0.219	1.39	9	26.32	0.115	1.21
Среднее	—	61.74	0.219	1.36	—	30.53	0.109	1.23

Примечание. *n* – объем выборки, *P* – доля полиморфных амплифицированных фрагментов, *h* – средняя ожидаемая гетерозиготность, *n_e* – эффективное число аллелей.

Таблица 5. Показатели генетической дифференциации популяций ротана *Percottus glenii* и его паразита *Nippotaenia mogurndae*

Вид	<i>H_T</i>	<i>H_S</i>	<i>G_{ST}</i>	<i>N_m</i>	<i>I_N</i>	<i>D</i>
<i>Percottus glenii</i>	0.318	0.206	0.35	0.92	0.748–0.938	0.064–0.291
<i>Nippotaenia mogurndae</i>	0.177	0.109	0.38	0.81	0.828–0.981	0.019–0.188

Примечание. *H_T* – средняя ожидаемая гетерозиготность в тотальной популяции, *H_S* – средняя ожидаемая гетерозиготность внутри субпопуляций, *G_{ST}* – показатель генетической дифференциации между популяциями, *N_m* – поток генов, *I_N* – индекс генетического сходства Нея, *D* – генетическая дистанция.

Таблица 6. Показатели генетического сходства (выше диагонали) и генетические дистанции (ниже диагонали) между выборками *Percottus glenii* и *Nippotaenia mogurndae*

Выборка	оз. Андреевское	р. Тобол	оз. Сундукуль	оз. Оброчное	р. Малый Емец
<i>Percottus glenii</i>					
оз. Андреевское	—	0.9378	0.7477	0.7730	0.7788
р. Тобол	0.0642	—	0.8026	0.8174	0.7869
оз. Сундукуль	0.2907	0.2199	—	0.8943	0.8583
оз. Оброчное	0.2575	0.2016	0.1117	—	0.8410
р. Малый Емец	0.2500	0.2397	0.1528	0.1732	—
<i>Nippotaenia mogurndae</i>					
оз. Андреевское	—	0.8284	0.9016	0.8622	0.9291
р. Тобол	0.1883	—	0.8915	0.8441	0.8819
оз. Сундукуль	0.1036	0.1149	—	0.9696	0.9813
оз. Оброчное	0.1483	0.1695	0.0308	—	0.9544
р. Малый Емец	0.0735	0.1256	0.0189	0.0189	—

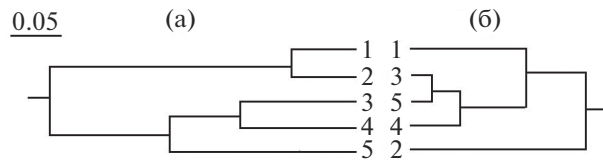


Рис. 3. Дендрограмма генетических дистанций по ISSR-маркерам разных выборок ротана (а) и цестоды *Nippotaenia mogurndae* (б). 1 – оз. Андреевское, 2 – р. Тобол, 3 – оз. Сундукуль, 4 – оз. Оброчное, 5 – р. Малый Емец.

Уровень дифференциации популяций паразита сопоставим с аналогичными показателями хозяина: межпопуляционная доля генетической изменчивости (G_{ST}) – 0.38, поток генов (N_m) – 0.81 (табл. 5). Однако уровень генетического полиморфизма цестоды в 2 раза ниже, чем у хозяина, особенно в отдельных гемипопуляциях (табл. 4). Уровень полиморфизма в выборках цестод от рыб из разных водных объектов варьирует в пределах 18–45%, генетическое разнообразие – 0.06–0.15 при средних значениях $30.5 \pm 6.07\%$ и 0.11 ± 0.02 соответственно. Генетическое сходство между выборками цестод из разных водоемов выше по сравнению с хозяином, в то время как генетические дистанции как минимум в 2 раза меньше, чем у рыб (табл. 5, 6). Наибольшая генетическая дистанция ($D = 0.18$) наблюдается между популяциями оз. Андреевское и р. Тобол, наименьшая ($D = 0.0019$) – между популяциями р. Малый Емец и озерами Оброчное и Сундукуль. Как и у хозяина, корреляция между географическими расстояниями и генетическими дистанциями у паразита недостоверна ($r = 0.54$, $p = 0.110$).

Дендрограмма генетических дистанций *N. mogurndae* не согласуется с географическими расстояниями между популяциями, а также не совпадает с дендрограммой окончательного хозяина – ротана (рис. 3). При этом выявлена средняя корреляция между генетическими дистанциями ротана и цестоды ($r_s = 0.648$, $p = 0.847$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ротан-головешка, впервые зарегистрированный за Уралом в 80-е годы XX в., за несколько десятилетий сформировал устойчивые самовоспроизводящиеся популяции в водоемах и водотоках бассейна р. Иртыш. По литературным данным (Решетников, Чибилев, 2009; Корляков, Нохрин, 2014), имеется два водных пути, соединяющих бассейн р. Волга с Обь-Иртышским бассейном – через реки Чусовая и Миасс. Для выяснения точного источника проникновения ротана в Обь-Иртышский бассейн требуются дополнительные исследования популяций вселенца на территории

Свердловской и Челябинской областей, в том числе, с использованием генетических маркеров. Поскольку обе эти реки соединяются с р. Исеть, можно предположить, что именно она служила “входными воротами” ротана в Западную Сибирь, и далее путь расселения проходил на восток в направлении Исеть–Тобол–Иртыш–Обь. Исходя из этого предположения, популяции из р. Тобол и ее бассейна можно считать наиболее близкими к исходной популяции в регионе. Наиболее молодой из исследованных следует считать популяцию р. Малый Емец, наиболее удаленную (>1000 км по воде) от исходной популяции.

Суммарные показатели генетического полиморфизма ротана ($P = 92\%$, $h = 0.32$) в исследованной нами части Обь-Иртышского бассейна оказались довольно высокими, несмотря на его недавнюю интродукцию, что обычно подразумевает заселение небольшой группой (группами) особей, и неизбежно должно отражаться на уровне полиморфизма популяции вселенца вследствие “эффекта основателя”. Если сравнивать с другими видами рыб, то у ротана показатели ISSR полиморфизма не ниже, а в ряде случаев даже выше, чем у широко распространенных видов рыб Обь-Иртышского бассейна. Так, у карповых рыб (язя *Leuciscus idus* L., ельца *Leuciscus idus* L. и плотвы *Rutilus rutilus* Pallas, 1811) по сопоставимому набору маркеров полиморфность варьирует в пределах 83–86%, гетерозиготность – 0.26–0.36 (Жигилева et al., 2013). У щуки *Esox lucius* L. и речного окуня *Perca fluviatilis* L. показатели полиморфизма равны 69.6 и 85%, гетерозиготности – 0.24 и 0.28 соответственно (Жигилева и др., 2017). Сохранение исходного генетического разнообразия ротана при расселении показано и в других работах. В частности, в Европе выявлены все три линии гаплотипов мтДНК этого вида, известные в нативном ареале (Grabowska et al., 2020). Более высокий уровень гетерозиготности и генетической дифференциации ротана на колонизированных территориях по сравнению с исходным ареалом выявлен по данным аллозимного анализа (Golubtsov et al., 2009). Таким образом, суммируя наши данные и данные по другим видам гене-

тических маркеров, можно утверждать, что сокращение генетического разнообразия при расселении нехарактерно для этого вида.

В то же время, в локальных популяциях ротана показатели полиморфизма значительно ниже, и довольно сильно выражена генетическая дифференциация. Высокие уровни дифференциации и преобладание межпопуляционной составляющей генетической изменчивости, зарегистрированные у ротана в исследованной части Обь-Иртышского бассейна, характерны для этого вида и в исходном ареале, что показано с использованием других видов генетических маркеров – микросателлитов (Zhang et al., 2021) и маркеров мтДНК (Yang et al., 2020). Таким образом, можно заключить, что у ротана характерная для него генетическая структура популяций могла сформироваться за относительно короткое время – несколько десятилетий с момента заселения юга Западной Сибири.

Модель изоляции расстоянием, оцененная тестом Мантеля, для ротана оказалась несостоятельна. Это может быть связано с тем, что в процессе активного расселения ротана дифференцировка его локальных популяций, по-видимому, происходит главным образом в результате дрейфа генов. Наличие уникальных генетических вариантов в относительно недавно сформировавшихся популяциях вселенца озер Андреевское, Сундукуль и Оброчное также можно объяснить эффектами генетического дрейфа.

Паразит ротана, цестода *N. mogurndae* обнаружена во всех исследованных нами водных объектах бассейна р. Иртыш с достаточно высокими показателями встречаемости (до 88–95%) и обилия (5.1–11.8). Аналогичные высокие показатели зараженности этим паразитом описаны для размерной группировки ротана 80–130 мм в его первичном ареале (Ермоленко, 2004). Это, на наш взгляд, свидетельствует об успешной натурализации в водоемах юга Западной Сибири не только ротана, но и его паразита, *N. mogurndae*. Учитывая, что *N. mogurndae* имеет сложный жизненный цикл, включение паразита в местные трофические цепи можно рассматривать как признак успешной натурализации инвазивных видов – и паразита, и его хозяина. Наличие *N. mogurndae* в паразитофауне ротана бассейна р. Иртыш также указывает на рыбохозяйственный, а не аквариумный источник инвазии ротана в регионе, и подтверждает гипотезу о проникновении ротана через Южно-Уральский инвазионный коридор из Волжского бассейна, где оба инвайдера также успешно натурализовались (Соколов и др., 2011a; Kirilenko, Shemonaev, 2017).

У *N. mogurndae* выявлен более низкий уровень полиморфизма по сравнению с хозяином, что может быть обусловлено его узкой гостальной специфичностью, более стабильными условиями обитания паразита внутри организма хозяина и соответственно с этим меньшей необходимостью приспосабливаться к разным условиям обитания в разных водоемах. Наибольшие показатели инвазии и генетического полиморфизма, а также наличие редких генетических вариантов выявлены в выборке *N. mogurndae* из р. Тобол. Это может указывать на первичность тобольского очага инвазии этой цестоды в бассейне р. Иртыш и подтверждает выявленную ранее закономерность о ведущем значении этой реки в качестве “входных ворот” для многих инвазивных видов Обь-Иртышского бассейна: “Гидробионты, широко расселившиеся в пределах Обского бассейна, в первую очередь обнаруживаются на восточном склоне Урала в пределах бассейна р. Тобол, а в последствии расселяются по Оби в восточном направлении” (Корляков, Нохрин, 2014, с. 25).

В целом, несмотря на синхронность процессов заселения паразита и хозяина, на что указывают близкие значения показателей генетической дифференциации популяций ротана и цестоды, для них выявлен разный уровень полиморфизма. Влияние генетического дрейфа на популяции паразита выражено сильнее. В отличие от ротана, для цестоды отсутствует даже слабая корреляция генетических дистанций и географических расстояний между ее популяциями. Таким образом, процесс формирования генетической структуры популяций ротана и цестоды во вновь приобретенном ареале можно рассматривать как интересный пример коэволюции двух видов с изначально разным уровнем генетической изменчивости, который, однако, не мешает этим видам успешно осваивать новые территории. При этом необходимо учитывать, что на генетическую структуру популяций цестоды может также влиять популяционная динамика ее промежуточного хозяина – циклопа *Mesocyclops leuckarti* (Демпшин, 1985; Košuthová et al., 2008). Однако этот аспект требует дальнейшего изучения.

Выводы. Полученные данные свидетельствуют, что у ротана на приобретенной части ареала (юг Западной Сибири) наблюдается высокий уровень генетического полиморфизма. За несколько десятилетий сформировалась популяционно-генетическая структура с выраженной межпопуляционной компонентой изменчивости, характерная для этого вида в нативном ареале. У паразита ротана, цестоды *N. mogurndae*, несмотря на более низкий по сравнению с хозяином уровень полиморфизма, процессы генетической

дифференциации происходят синхронно с аналогичными хозяина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.О. Спрудзанс (Тюменский государственный университет) за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при частичной поддержке Правительства Тюменской обл. в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Ленинград: Наука.
- Демшин Н.И. 1985. Постэмбриональное развитие цестоды *Nippotaenia togurndae* (Nippotaeniidea, Nippotaeniidae) // Паразитология. Т. 19. № 1. С. 39.
- Ермоленко А.В. 2004. Фауна паразитов головешки ротана *Perccottus glenii* (Eleotridae) Приморского края // Паразитология. Т. 38. № 3. С. 253.
- Жигилева О.Н., Егорова А.Г., Хохлов Д.А. 2017. Особенности генетики популяций некоторых видов хищных рыб Обь-Иртышского бассейна // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Н.В. Глотова (1939–2016). Йошкар-Ола, 11–14 апреля 2017 г. Йошкар-Ола: ООО ИПФ “СПРИНГ”. С. 91.
- Камакин А.М., Ходоревская Р.П. 2018. Влияние популяции вселенца *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 на рыбное население Каспийского моря // Биология внутр. вод. № 2. С. 51. <https://doi.org/10.7868/S0320965218020067>
- Корляков К.А., Нохрин Д.Ю. 2014. Тенденции возникновения инвазионного коридора Волга-Обь // Вест. Совета молодых ученых и специалистов Челябинской обл. № 2. С. 19.
- Кудерский Л.А. 2001. Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 1. С. 6.
- Лазарева В.И. 2021. Первая находка *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Соперода) в бассейне р. Оки // Биология внутр. вод. № 1. С. 91. <https://doi.org/10.31857/S0320965221010071>
- Перова С.Н. 2020. Расширение ареала каспийского вселенца пиявки *Archaeobdella esmonti* (Annelida: Clitellata: Hirudinida) в бассейне Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 2. С. 198. <https://doi.org/10.31857/S0320965220010155>
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Тютин А.В. 2018. О расширении ареала обитания причерноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) и ассоциированных с ним видов трематод в бассейне Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 2. С. 91. <https://doi.org/10.7868/S0320965218020122>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Москва: Пищ. пром-сть. 376 с.
- Пряничникова Е.Г., Ворошилова И.С., Сабитова Р.З. 2019. Вселение *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae) в бассейн р. Волги // Биология внутр. вод. Т. 2. № 2. С. 95. <https://doi.org/10.1134/s032096521903015x>
- Решетников А.Н. 2009. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 22.
- Решетников А.Н., Петлина А.П. 2007. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в реке Оби // Сиб. экол. журн. Т. 14. № 4. С. 551.
- Решетников А.Н., Чибилев Е.А. 2009. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в бассейне р. Иртыш и анализ возможных последствий для природы и человека // Сиб. экол. журн. Т. 16. № 3. С. 405.
- Соколов С.Г. 2018. Паразитофауна ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii, Odontobutidae) в хронологически первой точке интродукции вида // Биология внутр. вод. № 4. С. 90. <https://doi.org/10.1134/S0320965218040137>
- Соколов С.Г., Мошу А.Я. 2013. Первые сведения о паразитах ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) в водоемах республики Молдова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 15. № 3. С. 213.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н. 2011а. Паразитофауна ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) в некоторых водоемах Европейской части России // Поволж. экол. журн. № 4. С. 507.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Пельгунов А.Н. и др. 2011б. Данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) в бассейне Иртыша // Поволж. экол. журн. № 1. С. 103.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н., Шедько М.Б. 2012. Паразиты ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae), интродуцированного в водоемы европейской части России // Успехи соврем. биологии. Т. 132. № 5. С. 477.
- Соколов С.Г., Лебедева Д.И., Ядренкина Е.Н. 2013. Первые данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) в водоемах лесостепной зоны западно-сибирской равнины // Паразитология. № 6. С. 448.
- Соколов С.Г., Белькова Н.Л., Майкова О.О. 2018. Филогенетическое положение цестоды *Nippotaenia togurndae* Yamaguti et Miyata, 1940 (Cestoda: Nippotaeniidae), паразита ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae), основанное на частичной

- последовательности гена 18s рРНК // Изв. Росс. акад. наук. Сер. биол. № 3. С. 275.
- Суляев В.В., Решетникова С.Н., Интересова Е.А. 2016. Биология ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в водоемах южно-таежной зоны Западной Сибири // Вестник Новосиб. гос. аграр. ун-та). Т. 1. С. 78.
- Халько В.В., Шемонаев Е.В., Кириленко Е.В., Халько Н.А. 2019. Физиолого-биохимические показатели сеголетков аборигенного *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1792) и инвазионного *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877) видов рыб в пойменном озере круглое (Саратовское водохранилище) // Биология внутр. вод. № 1. С. 79.
https://doi.org/10.1134/S0320965219010121
- Bender W., Pierre S., Hognes D.S. 1983. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from Ace and rosy loci of bithorax complex in *Drosophila melanogaster* // J. Mol. Biol. V. 168. P. 17.
https://doi.org/10.1016/S0022-2836(83)80320-9
- Golubtsov A.S., Ilyin I.I., Mina M.V. 2009. Polymorphisms at two enzyme loci (*Sod* and *Odh*) in populations of the Amur sleeper, *Perccottus glenii* (Pisces, Eleotrididae), from its native range and the colonized area: the effect of introduction on genetic variation // J. Zool. Syst. Evol. Res. V. 31(4). P. 269.
https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1993.tb00196.x
- Grabowska J., Kvach Yu., Rewicz T. et al. 2020. First insights into the molecular population structure and origins of the invasive Chinese sleeper, *Perccottus glenii*, in Europe // NeoBiota. V. 57. P. 87.
https://doi.org/10.3897/neobiota.57.48958
- King T.L., Eackles M.S., Reshetnikov A.N. 2015. Rapid isolation of microsatellite DNAs and identification of polymorphic mitochondrial DNA regions in the fish rotan (*Perccottus glenii*) invading European Russia // Conserv. Genet. Res. V. 7. P. 363.
https://doi.org/10.1007/s12686-015-0430-x
- Kirilenko E.V., Shemonaev E.V. 2017. Distribution of the Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Odontobutidae) in fish communities of floodplain waterbodies in the Samarskaya Luka National Park (Samara region, Russia) // Nature Conservation Research. V. 2. № 4. P. 90.
https://doi.org/10.24189/ncr.2017.026
- Košuthová L., Letková V., Koščo J., Košuth P. 2004. First record of *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti and Miyata, 1940 (Cestoda: Nippotaeniidae), a parasite of *Perccottus glenii* Dybowski, 1877, from Europe // Helminthologia. V. 41. № 1. P. 55.
https://doi.org/10.1007/s00436-009-1685-5
- Košuthová L., Koščo J., Miklisová D. et al. 2008. New data on an exotic *Nippotaenia mogurndae* (Cestoda), newly introduced to Europe // Helminthologia. V. 45. P. 81.
https://doi.org/10.2478/s11687-008-0015-2
- Kvach Yu., Drobinia O., Kutsokon Yu., Goch I. 2013. The parasites of the invasive Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Fam. Odontobutidae), with the first report of *Nippotaenia mogurndae* in Ukraine // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. V. 409 (05).
https://doi.org/10.1051/kmae/2013048
- Mierzejewska K., Martyniak A., Kakareko T., Hliwa P. 2010. First record of *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti and Miyata, 1940 (Cestoda, Nippotaeniidae), a parasite introduced with Chinese sleeper to Poland // Parasitol. Res. V. 106. № 2. P. 451.
https://doi.org/10.1007/s00436-009-1685-5
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A. et al. 2006. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // Helgol. Mar. Res. V. 60. P. 98.
https://doi.org/10.1007/s10152-006-0026-7
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. 2011. The host-specific parasite *Nippotaenia mogurndae* confirms introduction vectors of the fish *Perccottus glenii* in the Volga River basin // J. Appl. Ichthyol. V. 27. № 5. P. 1226.
https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01792.x
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. 2017. Detection of a neglected introduction event of the invasive fish *Perccottus glenii* using parasitological analysis // Hydrobiologia. V. 788. P. 65.
https://doi.org/10.1007/s10750-016-2987-0
- Xue W., Hou G., Li C. et al. 2013. Complete mitochondrial genome of Chinese sleeper, *Perccottus glenii* // Mitochondrial DNA. V. 24. P. 339.
https://doi.org/10.3109/19401736.2012.760081
- Xu W., Yin W., Chen A. et al. 2014. Phylogeographical analysis of a cold-temperate freshwater fish, the amur sleeper (*Perccottus glenii*) in the amur and Liaohe River basins of Northeast Asia // Zool. Sci. V. 31. P. 671.
https://doi.org/10.2108/zs130046
- Yang P., Hu Z., Liu Y. et al. 2020. Mitochondrial genetic diversity and population structure of the Amur sleeper (*Perccottus glenii*) in Northeast China // Pakistan J. Zool. V. 52(4). P. 1531.
https://doi.org/10.17582/journal.pjz/20190528220510
- Yeh F.C., Yang R., Boyle T. 1999. Popgene. Version 1.31. University of Alberta and Centre for International Forestry Research. http://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene_download.html
- Zhang Y., Sun J., Shi L. et al. 2021. Population genetic pattern of the freshwater fish Amur sleeper (*Perccottus glenii*) across its native distribution area in China // Conserv. Genet. V. 22(1). P. 125.
https://doi.org/10.1007/s10592-020-01323-0
- Zhigileva O.N., Kulikova A.A. 2016. Specific biological features and genetic variation of Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Odontobutidae) in aquatic bodies of Tyumen oblast // J. Ichthyol. V. 56. № 1. P. 124.
https://doi.org/10.1134/S0032945216010173
- Zhigileva O.N., Baranova O.G., Pozhidaev V.V. et al. 2013. Comparative analysis of using isozyme and ISSR-PCR markers for population differentiation of cyprinid fish // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 13. P. 159.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13_1_19
- Zietjewicz E., Rafalski A., Labuda D. 1994. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. V. 20. P. 176.

Genetic Variability of the Amur Sleeper *Perccottus glenii* and of their Parasite, Cestode *Nippotaenia mogurndae*, outside the Natural Area of Distribution

G. V. Alyamkin^a, O. N. Zhigileva^{a, *}, and A. E. Zhokhov^{a, b}

^a*AquaBioSafe Laboratory, University of Tyumen, Tyumen, Russia*

^b*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: zhigileva@mail.ru

Based on multilocus DNA markers (ISSR), we assessed the level of genetic variability and differentiation of populations of two invasive species, Amur sleeper *Perccottus glenii* and its specific parasite *Nippotaenia mogurndae*, from five reservoirs in the acquired part of the distribution area – the Irtysh River basin, Western Siberia. We revealed a high genetic polymorphism of neutral DNA markers in *P. glenii*. In general, the proportion of polymorphic loci was 92%, the average heterozygosity was 0.32. These indicators were lower in certain populations of *P. glenii* and varied within 53–74% and 0.2–0.23, respectively. The interpopulation component accounted for approximately 35% of the variability ($G_{ST} = 0.35$). In *N. mogurndae*, polymorphism was 73.7%, heterozygosity was 0.18, varying within 18–45% and 0.06–0.15, depending on the population. The level of genetic differentiation of *N. mogurndae* ($G_{ST} = 0.38$) was similar to that of *P. glenii*, which indicates that the processes of genetic differentiation of the parasite and the host are synchronous. Polymorphism and genetic distances of the parasite were lower than those of the host. The population genetic structure of *P. glenii* was partially consistent with the structure of the hydrographic network, in contrast to *N. mogurndae*. The data obtained indicate that during dispersal, no significant reduction in genetic polymorphism occurred in the Amur sleeper, and over several decades a population-genetic structure characteristic of this species in the native range was formed in the acquired part of the distribution area.

Keywords: *Perccottus glenii*, *Nippotaenia mogurndae*, biological invasions, polymorphism, ISSR markers, acquired habitat