УДК 591.69:597.55

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (ACTINOPTERYGII, ODONTOBUTIDAE) В НАТИВНОЙ И ПРИОБРЕТЕННОЙ ЧАСТЯХ АРЕАЛА ХОЗЯИНА

© 2019 г. Е. П. Иешко[1], А. В. Коросов[2], С. Г. Соколов[1, 3*]

[1] Институт биологии Карельского научного центра РАН,
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185035 Россия
[2] Институт биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета, пр-т Ленина, 33, Петрозаводск, 185910 Россия
[3] Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр-т, 33, Москва, 119071 Россия
* e-mail: sokolovsg@mail.ru

Поступила 4.12.2018 г.
После доработки 14.01.2019 г.
Принята к публикации 15.01.2019 г.

Исследованы особенности накопления видового богатства сообществ паразитов ротана (*Perccottus glenii*) в естественных местообитаниях и зонах интродукции хозяина. Показано, что видовое богатство инфрасообществ паразитов ротана моделируется Гамма-законом как в нативной, так и в приобретенных частях ареала хозяина. Исключение составляют случаи для популяций хозяина в зонах интродукции, когда среднее значение видового богатства инфрасообществ не превышает двух видов. Для анализа видового богатства компонентных сообществ (s) использована степенная модель накопления видов $s = an^b$, где a – ожидаемое значение видового богатства на первой исследованной особи хозяина, а b – скорость нарастания видового богатства компонентных сообществ паразитов, обусловленная увеличением числа исследованных особей хозяина (n). Установлено, что инфра- и компонентные сообщества паразитов ротана в новых для этого хозяина водоемах значимо беднее по видовому богатству, чем в естественных местообитаниях. При этом компонентные сообщества паразитов не различаются по темпам накопления видового богатства, несмотря на то, что имеют различия по таксономическому разнообразию.

Ключевые слова: видовое богатство, инфра- и компонентные сообщества паразитов, кривые накопления видов, интродуценты, *Perccottus glenii.*

DOI: 10.1134/S0031184719020066

Экологическая паразитология, в отличие от экологии свободно живущих организмов, имеет определенные преимущества, связанные с выявлением минимальной единицы сообщества – инфрасообщества (Poulin, 2007). Инфрасообщества, при соблюдении определенных принципов однородности, являются статистически равноценными повторностями, количество и состав которых обусловливают структурированность

параметров компонентного сообщества паразитов, в частности видовое богатство. Визуальным выражением зависимости видового богатства паразитарных сообществ от числа исследованных хозяев (инфрасообществ) служит кривая накопления видового богатства.

Обычно построение кривых накопления служит инструментом оценки репрезентативности выборочного усилия для характеристики той или иной локальной паразитофауны либо нивелирования различий сравниваемых выборок хозяев по количеству исследованных особей (например,Walther et al., 1995; Poulin, 2007; Sellers et al., 2015; Anglade, Randhawa, 2018). Однако моделирование кривых может иметь более широкое применение, одно из которых – оценка скорости роста видового богатства, обусловленного увеличением числа исследованных рыб (Иешко, Коросов, 2012).

Дифференциация ареала рыб-интродуцентов на нативную и приобретенную части является существенным фактором изменчивости их паразитарных сообществ (Петрушевский, 1954; Kennedy, Bush, 1994; Paterson et al., 2012; Соколов, Жуков, 2016). Однако особенности накопления видового богатства паразитов у интродуцированных видов рыб в разных частях их ареала еще не подвергались детальному рассмотрению. К числу интродуцированных видов принадлежит ротан (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877). Нативная часть ареала этой пресноводной рыбы охватывает бассейн Среднего и Нижнего Амура и ряд сопредельных с ним водных систем, приобретенная часть – водоемы Сибири и Европы (Решетников, 2009; Reshetnikov, Schliewen, 2013).

Концепция экологического соответствия (ecological fitting – по англоязычной терминологии) определяет возможность формирования множественных ассоциаций интродуцента с видами аборигенной фауны (Agosta, Klemens, 2008; Harvey et al., 2012; Malcicka et al., 2015; Le Roux et al., 2017). Однако априори экологические связи интродуцированного вида с другими членами реципиентного сообщества имеют менее выраженный коадаптивный характер по отношению к экологическим связям, сложившимся в нативном для него биоценозе. Поэтому мы предполагаем, что инфрасообщества паразитов, сформированные у ротана в нативной части его ареала и в условиях интродукции, различаются по видовому богатству, а компонентные сообщества – по скорости накопления видового богатства. Настоящая работа направлена на проверку данной гипотезы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использован паразитологический материал, собранный из 9 водоемов, охваченных нативной и приобретенной частями ареала ротана (табл. 1). Видовой состав паразитов, показатели зараженности ротана и размерные характеристики обследованных рыб были приведены ранее (Соколов, Фролов, 2012; Соколов, 2013; Соколов, Мошу, 2013; Соколов и др., 2013, 2014; Sokolov et al., 2014). В настоящей публикации учтены только результаты полных паразитологических вскрытий рыб. Все отмеченные инфузории рода *Trichodina* Ehrenberg, 1838 рассматриваются в составе одного сборного таксона *Trichodina* spp.

Исходные данные о регистрации s видов паразитов в n особях ротана, отловленных в конкретном водоеме, были собраны в таблицы размером $s \times n$, содержащие значения

Таблица 1. Данные об изученных выборках ротана

Водоем	Местонахождение	*n*, экз.
Нативная часть ареала ротана		
«Озеро-1»	Приморский край, 43°6′ с.ш., 131°37′ в.д.	30
«Озеро-2»	То же, 43°4′ с.ш.,131°36′ в.д.	30
«Озеро-3»	То же, 43°3′ с.ш.,131°34′ в.д.	30
Оз. Сладкое	Сахалин, 53°23′ с.ш.,142°0′ в.д.	47
Приобретенная часть ареала ротана		
Оз. Глушица Подстепная	Воронежская обл., 51º14′ с.ш., 41º42′ в.д.	37
«Горнослинкино-2»	Тюменская обл., 58º45′ с.ш., 68º47′ в.д.	23
Старица р. Драгиште у с. Булбоака	Республика Молдова, 48°22′ с.ш., 27°12′ в.д.	21
Оз. Жилое	Новосибирская обл., 55°18′ с.ш., 78°28′ в.д.	28
Мотовилихинский пруд	Пермский край, 58°02′ с.ш., 56°19′ в.д.	33

1 (регистрация вида) и 0 (отсутствие вида). Отдельный столбец этих таблиц отражал факты встречи разных видов паразитов на конкретной *i*-й особи хозяина, а отдельная строка – случаи обнаружения данного *j*-го вида паразита на разных особях. Всего было подготовлено 9 таких таблиц для отдельных водоемов. Кроме этого, были подготовлены две таблицы, объединяющие данные из нативной и приобретенной частей ареала ротана.

Для каждой таблицы исходных данных формировали дополнительную таблицу, в которой для каждого вида паразита рассчитывались накопленные частоты с использованием программной среды R-3.4.1 for Windows. Таким образом, получали ряды чисел, отображающие динамику пополнения видового списка паразитов по мере увеличения числа обследованных особей хозяина. После деления чисел в рядах на те же числа получали таблицу, состоящую из значений 0 (отсутствие вида паразита) и 1 (присутствие вида), которая обозначала факт регистрации данного вида паразита к моменту исследования данной особи (считая слева направо). Далее рассчитывался ряд значений суммы для каждого *i*-го столбца. Этот ряд соответствует числу видов паразитов (s_i), учтенных к моменту регистрации очередной *i*-й особи рыбы, и выражает динамику пополнения видового списка паразитов при заданном порядке следования рыб в изучаемой выборке ($s_1 \leq s_2 \leq \ldots \leq s_i \leq \ldots s_n$).

Изменение порядка включения рыб в представленный подсчет ведет к получению иного ряда накопления видового богатства паразитов. В этой связи для корректного анализа необходимо изучать или весь спектр вариантов кривых накопления числа видов, или существенное их множество. Это задача была решена путем случайной перестановки конкретных рыб в исходной выборке (ресамплинг) с последующим расчетом

новых частных рядов накопления числа видов. Для каждого нового ряда рассчитывалось свое уравнение регрессии. Для каждого водоема и объединенных выборок были рассчитаны по 150 вариантов перетасованных рядов (рис. 1). Оказалось, что при таком объеме повторности распределения параметров уравнений регрессии стабилизируются.

Для описания общего тренда нарастания видового богатства паразитов по мере увеличения объема выборки использовали уравнение степенной регрессии $s = an^b$. Смысл коэффициентов степенного уравнения легче понять, представив его в логарифмической форме как уравнение линии $\ln(s) = \ln(a) + \ln(n) \times b$. С геометрической точки зрения величина $\ln(a)$ – это точка, в которой ось ординат пересекается логарифмической линией, когда величина $\ln(n) \times b = 0$, иначе – когда логарифм объема выборки равен нулю $\ln(n) = 0$: $\ln(a) = \ln(s)$. Поскольку нулевой логарифм равен единице, $\ln(1) = 0$, то логарифмическая линия пересекает ординату $\ln(a) = \ln(s)$ в точке $n = 1$. Избавившись от логарифмов, получаем, что $a = s$ при $n = 1$. Таким образом, коэффициент a равен числу видов паразитов на первой рыбе, исследованной из данной выборки рыб. В свою очередь, коэффициент b характеризует (логарифмическую) скорость нарастания видового богатства компонентных сообществ паразитов (s) при росте числа проанализированных особей (n). Процедура ресамплинга преобразует a в наиболее ожидаемое видовое богатство паразитов у первой исследованной особи хозяина, и b в среднею скорость нарастания видового богатства.

Составление рядов накопления и оценка значимости различий между регрессионными параметрами a и b разных выборок выполнены с использованием непараметрического критерия Уилкоксона-Манна-Уитни (W) для независимых выборок в среде пакета R (Мастицкий, Шитиков, 2014; R-3.4.1 for Windows). Бета-разнообразие инфрасообществ по видовому богатству ($\beta_{\alpha\gamma}$-S разнообразие) оценивали по формуле «beta-2», предложенной Харисон с соавторами (Harrison et al.,1992). По данным Колефф и др.

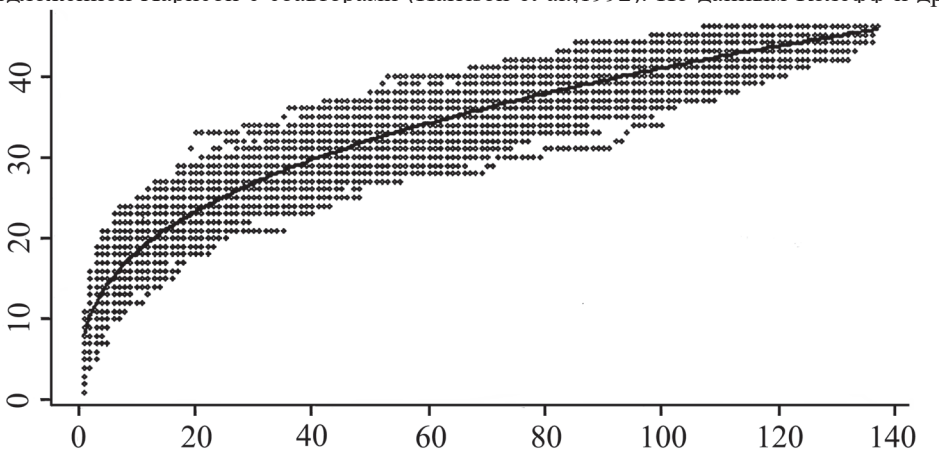

Рис. 1. Вариабельность динамики накопления видового богатства паразитов по 150 вариантам выборки из 137 экз. ротана из водоемов, охваченных нативной частью ареала (облако точек), и кривая степенной регрессии (линия).

По оси абсцисс – число исследованных особей рыб, по оси ординат – видовое богатство паразитов.

(Koleff et al., 2003), формула «beta-2» принадлежит к числу наиболее эффективных мер оценки бета-разнообразия.

Проверка гипотезы о соответствии полученных данных Гамма-распределению и сравнение распределений проводили с использованием критерия Колмогорова-Смирнова (D) в пакете Paststatistics (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовое богатство инфрасообществ паразитов ротана в исследованных водоемах, охваченных нативной частью ареала хозяина, изменялось от 1 до 10 видов. Наибольшее значение среднего видового богатства инфрасообществ характерно для «Озеро 1» (7.7), наименьшее – для «Озеро 2» (2.3).

В этих водоемах распределения видового богатства инфрасообществ паразитов достоверно моделировались Гамма–законом при уровне значимости $p \geq 0.05$ вне зависимости от среднего богатства инфрасообществ (рис. 2). При этом данные распределения значимо различались между собой, имея разный характер встречаемости особей с малым и большим числом видов паразитов на одной особи хозяина: D = 0.86, $p < 0.05$, для «Озеро 1» и «Озеро 3»; D = 0.42, $p < 0.05$ для «Озеро 1» и оз. Сладкое; D = 0.42, $p < 0.05$, для «Озеро 3» и оз. Сладкое; D = 0.83, $p < 0.05$, для «Озеро 1» и «Озеро 2»; D = 0.96, $p < 0.05$, для «Озеро 3» и «Озеро 2» D = 0.81, $p < 0.05$, для оз. Сладкое и «Озеро 2») (рис. 2*A*–2*D*).

Видовое богатство инфрасообществ паразитов ротана водоемов, охваченных приобретенной частью ареала хозяина, было заметно беднее и изменялось в диапазоне 1–7 видов. Наибольшее значение среднего видового богатства инфрасообществ харак-

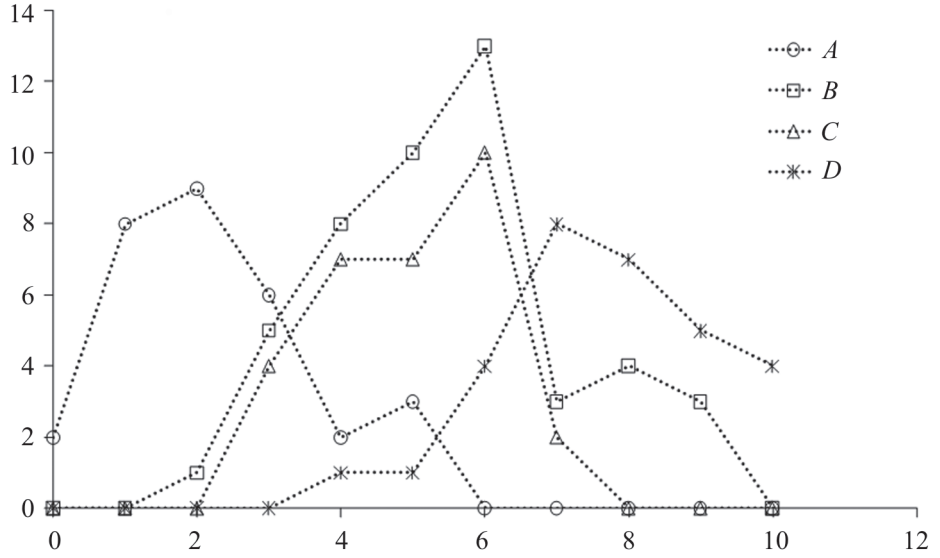

Рис. 2. Распределения видового богаства инфрасообществ паразитов ротана в нативной части ареала хозяина.

A – «Озеро 2», *B* – оз. Сладкое, *C* – «Озеро 3», *D* – «Озеро 1».

По оси абсцисс – видовое богатство инфрасообществ паразитов, по оси ординат – частоты встречаемости.

терно для оз. Глушица Подстепная (3.9), наименьшее – для Мотовилихинского пруда (1.4). Только в водоемах, где средние значения числа видов паразитов на одной рыбе было > 2 – оз. Глушица Подстепная и старица р. Драгиште, распределение видового богатства инфрасообществ достоверно моделируется Гамма-законом, при уровне значимости $p \geq 0.05$ (рис. 3*B,* 3*E*). При этом установлены статистически достоверные отличия распределений видового богатства инфрасообществ паразитов ротана из этих водоемов (D = 0.57, $p < 0.05$).

Для остальных водоемов, где среднее значение числа видов паразитов на одной рыбе было меньше (≤ 2), не наблюдалось согласования ни с одним из распространенных типов распределения (Пуассона, Гамма и НБР). Сравнение распределений видового богатства паразитов ротана в парах: Мотовлихинский пруд – оз. Жилое, Мотовилихинский пруд – «Горнослинкино-2» и оз. Жилое – «Горнослинкино-2» обнаружило достоверные различия между ними (D = 0.58, 0.66, 0.59 соответственно, $p < 0.05$ (рис. 3*A*, 3*C*, 3*D*).

Полученные графики степенных моделей накопления видового богатства компонентных сообществ паразитов, построенные для обобщенных данных по двум частям ареала ротана, имели выраженные отличия (рис. 4). Как показано на рис. 4, регрессионная кривая для нативной части ареала стартует с более высоких значений

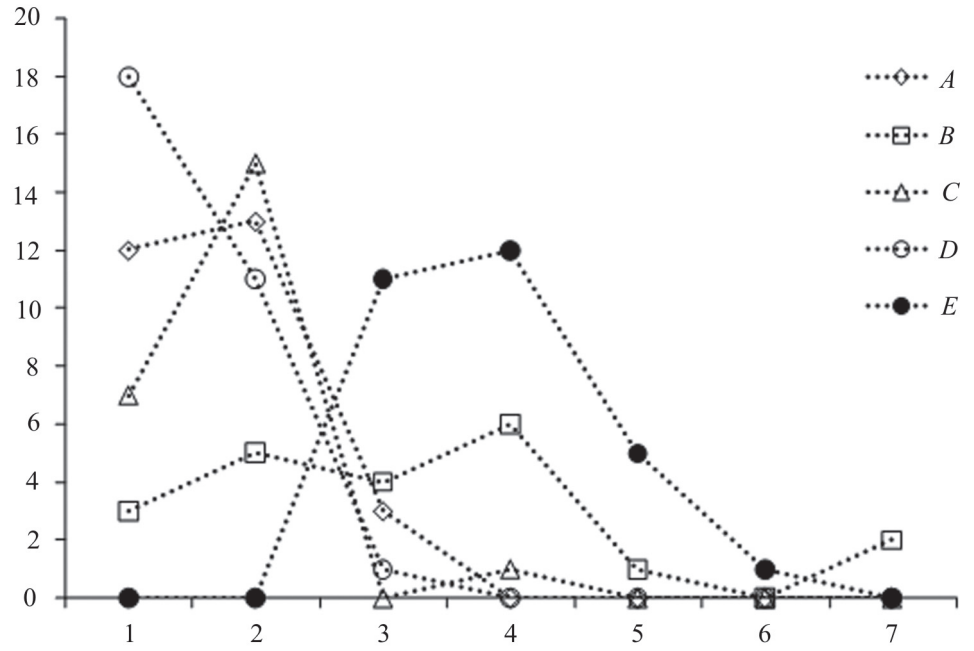

Рис. 3. Распределения видового богатства инфрасообществ паразитов ротана в приобретенной части ареала хозяина.

A – оз. Жилое, *B* – старица р. Драгиште, *C* – «Горнослинкино-2», *D* – Мотовилихинский пруд, *E* – оз. Глушица Подстепная.

По оси абсцисс – видовое богатство инфрасообществ паразитов, по оси ординат – частоты встречаемости.

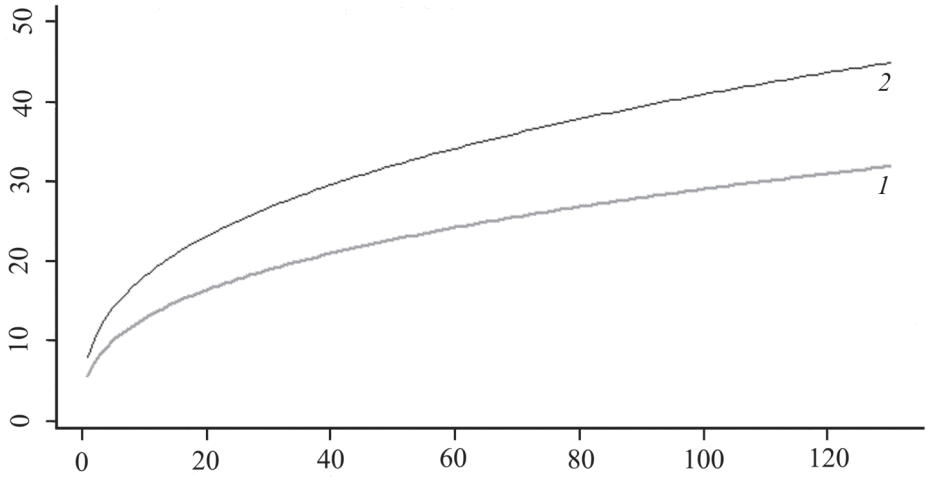

Рис. 4. Линии регрессии накопления видового богатства в компонентных сообществах паразитов ротана из нативной $s = 7.96n^{0.35}$ и приобретенной $s = 5.45n^{0.36}$ частей ареала хозяина.

1 – сообщества в нативной части ареала, *2* – сообщества в приобретенной части ареала. По оси абсцисс – число исследованных особей рыб, по оси ординат – видовое богатство паразитов.

($a_1 = 7.96$ против $a_2 = 5.45$) и проходит выше линии, характеризующей накопление видов паразитов в приобретенной части ареала ротана.

Таким образом, ожидаемое значение видового богатства первого из случайно взятых паразитарных инфрасообществ, приходящихся на нативную часть ареала хозяина, выше, чем таковое в приобретенной части (7.96 против 5.45). Значимость этих различий была оценена по характеру распределений коэффициентов *a* и *b*, полученных при расчете 150 вариантов уравнений регрессии (см. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА). Оказалось, что распределение коэффициента *a*, рассчитанное для обобщенной выборки ротана из нативной части ареала, смещено вправо относительно распределения, полученного для рыб, населяющих приобретенную часть ареала; отличия значимы: W = 19279 (для $n_1 = 150$, $n_2 = 150$), $p < 0.01$ (рис. 5*A*). Распределения коэффициентов *b* для выборок из обеих частей ареала значимо не различалось: W = 10025 (для $n_1 = 150$, $n_2 = 150$), $p = 0.103$ (рис. 5*B*).

Параметры степенных моделей, рассчитанные для каждого из изученных водоемов, выражают уже обозначенный феномен: ожидаемое значение видового богатства первого из случайно взятых паразитарных инфрасообществ (*a*), приходящихся на нативную часть ареала ротана, в целом выше, чем в приобретенной части (табл. 2). Коэффициент *a* имеет достоверную положительную корреляцию с медианой видового богатства паразитарных инфрасообществ ($r = 0.95$ при $p < 0.05$) и богатством компонентных сообществ ($r = 0.71$ при $p < 0.05$). В этой связи частичное перекрывание размахов варьирования коэффициента *a,* выявленное при сравнении компонентных сообществ паразитов из двух частей ареала ротана, по-видимому, связано с тем, что относительно «бедные» и «богатые» компонентные сообщества встречаются в каждой из них (табл. 2).

Таблица 2. Видовое богатство компонентных сообществ, медиана богатства инфрасообществ, $\beta_{\alpha\gamma}$-S разнообразие и коэффициенты уравнения накопления видового богатства паразитов в изученных выборках ротана, $s = an^b$

Водоемы	Видовое богатство компонентных сообществ	Медиана видового богатства инфра-сообществ	$\beta_{\alpha\gamma}$-S	Коэффициенты уравнения	
				a	b
Нативная часть ареала ротана					
«Озеро 1»	21	8	0.04	8.42	0.27
«Озеро 2»	13	2	0.06	3.3	0.41
«Озеро 3»	8	5	0.005	6.33	0.08
Оз. Сладкое	24	6	0.04	5.53	0.38
Приобретенная часть ареала ротана					
Оз. Глушица Подстепная	7	4	0.19	3.74	0.19
«Горнослинкино-2»	5	2	0.40	1.32	0.40
старица р. Драгиште	15	3	0.43	4.13	0.43
Оз. Жилое	4	2	0.20	2.17	0.20
Мотовилихинский пруд	6	1	0.44	1.37	0.44

Коэффициент b имеет положительную корреляцию с величиной $\beta_{\alpha\gamma}$-S разнообразия инфрасообществ ($r = 0.71$ при $p < 0.05$). Оба параметра уравнения накопления видового богатства компонентного сообщества зависят от размерной структуры выборки хозяина. Анализ двух группировок рыб из «Озеро1» с длиной тела (L) 97–127 ($n = 15$) и 130–173 ($n = 15$) мм показывает, что паразитарные сообщества относительно мелких рыб отличались от таковых у крупных рыб более низкими значениями коэффициента a, но более высокими значениях коэффициента b (рис. 6).

В то же время, при сходстве размерной структуры выборок рыб, но небольших различиях в медианных значениях богатства инфрасообществ, коэффициенты уравнения не имеют существенных различий, что демонстрирует сравнение компонентных сообществ паразитов ротана из «Озеро 2» и старицы р. Драгиште (нативная и приобретенная части его ареала, соответственно) (табл. 2; рис. 7). При этом между этими двумя компонентными сообществами паразитов наблюдаются весомые отличия по качественному составу. К примеру, в старице р. Драгиште у ротана не были обнаружены мискоспоридии и моногенеи, но в «Озеро 2» к этим группам относится 30% видов, выявленных у ротана.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение численности паразитов в популяциях хозяев обычно моделируется одним из трех математических законов: Пуассона, Гамма или отрицательным биномиальным (Павлов, Иешко, 1986). Распределения видового богатства инфрасообществ паразитов во всех исследованных выборках ротана из нативной и двух (из пяти) выборок из приобретенной частей его ареала соответствуют Гамма-закону, который проявляется при наличии индивидуальных различий рыб по устойчивости к заражению. Распределения в остальных трех водоемах, которые охвачены приобретенной частью ареала ротана и которые отличаются бедностью видового богатства инфра- и

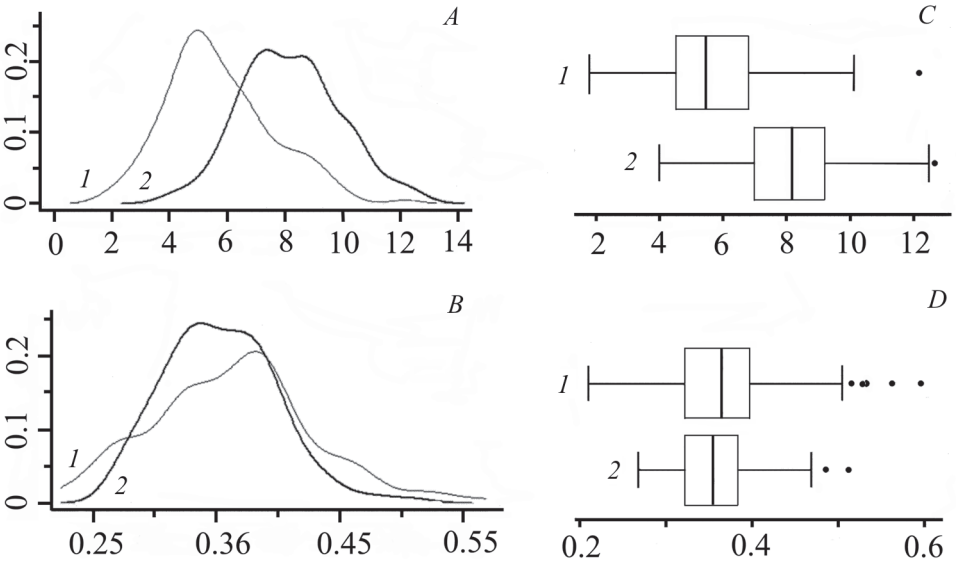

Рис. 5. Сглаженные распределения коэффициентов *a* и *b* уравнений степенной регрессии $s=an^b$, рассчитанных для 150 вариантов выборок ротана из нативной и приобретенной частей его ареала, и их статистические характеристики.

A – распределения коэффициента *a*; по оси абсцисс – значения *a*, по оси ординат – частоты;
B – распределения коэффициента *b*, по си абсцисс – значения *b*, по оси ординат – частоты;
C – медиана и квантили 50 и 95% коэффициента *a*, *D* – медиана и квантили 50 и 95% коэффициента *b*,
1 – нативная часть ареала, *2* – приобретенная часть ареала.

компонентных сообществ паразитов, не имеют согласования с известными математическими законами (Пуассона, Гамма и НБР). Таким образом, моделирование Гамма-законом становится успешным при средних значениях числа видов в инфрасообществах более двух вне зависимости от местообитания хозяина. Соответствие распределений видового богатства инфрасообществ паразитов в большинстве проанализированных выборок ротана Гамма-закону подтверждает наличие естественных различий особей данного хозяина по зараженности паразитами, обусловленных половым и размерно-возрастным факторами (Соколов, Жуков, 2014).

Обычно состав паразитов на отдельных особях хозяина отличается меньшим богатством, чем в целой популяции, причем в популяции преобладают особи хозяев с малым числом видов паразитов (Kennedy, Guegan, 1996; Poulin, 2007). Анализ видового богатства инфрасообществ паразитов ротана в обеих частях ареала хозяина (рис. 2, 3) подтверждает оба этих наблюдения.

Накопление видового богатства компонентного сообщества паразитов ротана имеет степенную зависимость от числа обследованных особей хозяина. Степенная или взаимосвязанная с ней логарифмическая зависимость между данными параметрами – одна из общих закономерностей организации компонентных паразитарных сообществ (например, Walther et al., 1995; Dove, Cribb, 2006; Sarabeev, 2015; Sellers et al., 2015). Инновация использованного нами подхода (см. также Иешко, Коросов, 2012) состоит в биологической интерпретации коэффициентов (*a* и *b*) полученных уравнений.

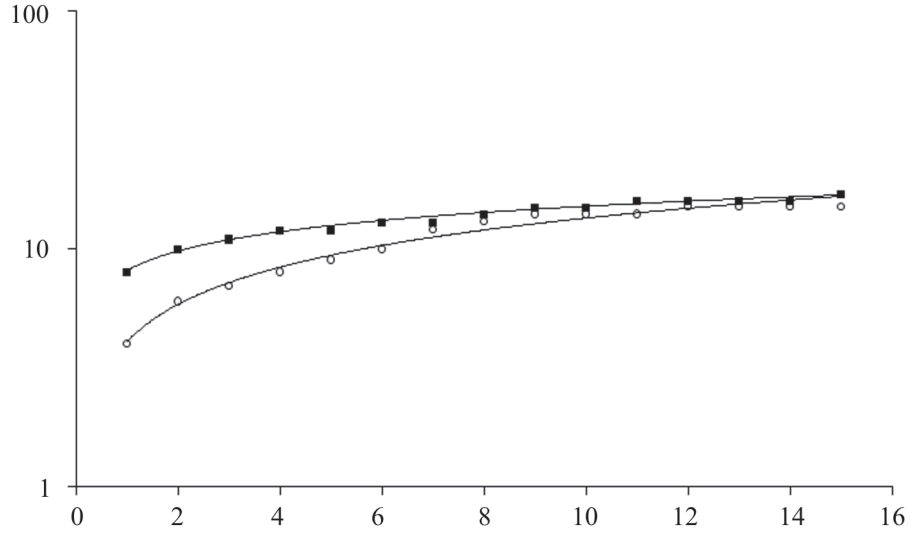

Рис. 6. Уравнения степенной регрессии для накопления видового богатства компонентных сообществ паразитов в выборках крупных L = 130–173 мм (черные квадратики; $s = 8.09n^{0.27}$ при $R^2 = 0.99$) и относительно мелких L = 97–127 мм (белые кружки; $s = 4.08n^{0.52}$ при $R^2 = 0.98$) ротанов из «Озеро 1».

По оси абсцисс – число исследованных особей рыб, по оси ординат – видовое богатство компонентных сообществ (шкала логарифмическая).

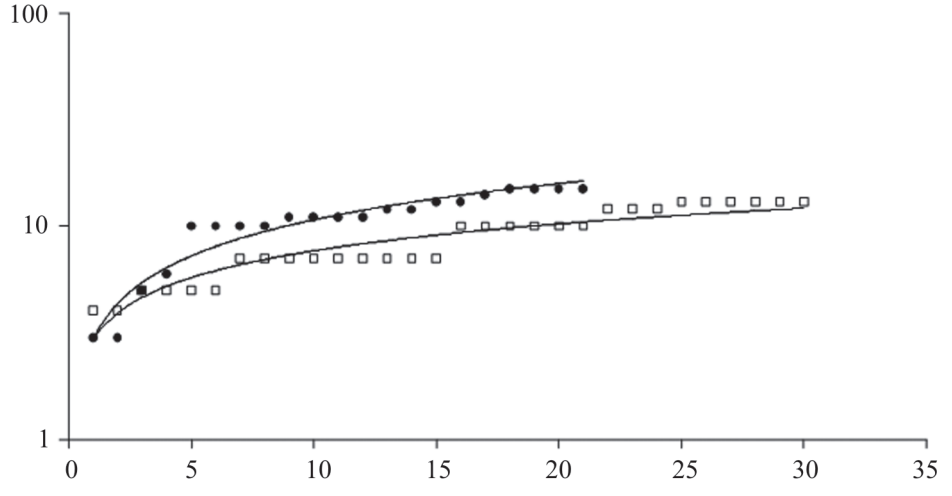

Рис. 7. Уравнения степенной регрессии для накопления видового богатства компонентных сообществ паразитов в выборках ротана из «Озеро 2»в нативной части ареала хозяина (черные кружки; $s = 2.89n^{0.57}$ при $R^2 = 0.92$) и старицы р. Драгиште в приобретенной части ареала хозяина (белые квадратики; $s = 2.91n^{0.42}$ при $R^2 = 0.88$).

По оси абсцисс – число исследованных особей рыб, по оси ординат – видовое богатство компонентных сообществ (шкала логарифмическая).

Помимо этого, нами предложен алгоритм сравнения моделей накопления видового богатства, основанный на статистическом анализе коэффициентов степенного уравнения. Данный метод позволяет вычленить вклад каждого из коэффициентов в различие сравниваемых моделей. По мнению ряда авторов, нелинейный характер роста видового богатства компонентного сообщества паразитов объясняется влиянием межвидового конкурентного взаимодействия между видами в инфрасообществах (Goater et al., 1987; Norton et al., 2004, Poulin, 2007). Мы не имеем аргументов для подтверждения или оспаривания этого мнения на примере паразитов ротана. На данный момент для нас очевиден лишь тот факт, что нелинейность обусловлена агрегированным, левосмещенным распределением видового богатства паразитарных инфрасообществ. В связи с агрегированным распределением кривая накопления растет динамично в начальный период, а затем скорость регистрации новых видов паразитов резко снижается.

Различия между кривыми накопления по коэффициенту *a*, построенными для сообществ паразитов в двух частях ареала ротана (рис. 4, 5*A*), свидетельствуют о более высоком видовом богатстве инфра- и компонентных сообществ в нативной части ареала хозяина. Данное заключение вытекает из положительной корреляции коэффициента *a* с числом видов в компонентных сообществах и медианой богатства инфрасообществ. Различие по видовому богатству – одно из проявлений общей тенденции обеднения α- и γ- разнообразия паразитарных сообществ рыб, связанного с интродукцией самого хозяина (см., например, Догель, 1939; Poulin, Mouillot, 2003; Torchin et al., 2003; Sarabeev, 2015; Goedknegt et al., 2016; Соколов, Жуков, 2016). Согласно концепции экологического соответствия, колонизация хозяина-вселенца нативным для реципиентой экосистемы паразитом не требует коэволюционной связи между ними и обусловлена способностью паразита к поиску экологически эквивалентного ресурса (Agosta, 2006; Brooks et al., 2006). В этой связи видовое богатство инфра- и компонентных сообществ паразитов у хозяина-вселенца, не имеющего родственных видов в зоне интродукции, к числу которых принадлежит ротан, во многом производно от фауны аборигенных для реципиентных экосистем эвригостальных видов паразитов. Таким образом, главными причинами обеднения видового богатства у интродуцированного ротана мы считаем саму интродукцию как естественный фактор потери разнообразия нативных для переселенцев паразитов и, по-видимому, слабое перекрывание экологических ниш интродуцированного ротана и местных представителей ихтиофауны, препятствующее переходу на него эвригостальных видов паразитов с алиментарным способом заражения (Соколов, Жуков, 2016).

Обращает на себя внимание тот факт, что значение коэффициента *a*, полученное для выборки рыб из отдельного озера, может быть ниже величины *a* для объединенной выборки из группы водоемов. Так, для выборок рыб из пяти озер, охваченных приобретенной частью ареала ротана, *a* изменяется в интервале 1.32–4.13, но этот же коэффициент для обобщенной выборки из этих озер равен 5.45. Причина этого очевидна и кажется чисто технической – в каждом из пяти озер число видов паразитов меньше, чем суммарно во всех озерах.

Компонентные сообщества паразитов нативного и интродуцированного ротанов не различаются по темпам накопления видового богатства (рис. 4, 5*B*). Учитывая различия по таксономическому разнообразию между компонентными сообществами паразитов,

сформированными у ротана в сравниваемых частях ареала (Соколов, Жуков, 2016), можно сказать, что качественный состав видов не оказывает влияния на механизмы формирования богатства инфрасообществ и динамику накопления видового богатства компонентных сообществ у этого хозяина. К сожалению, динамика накопления видов паразитов в разных частях ареала хозяина пока описана только на примере ротана и, соответственно, не имеет аналогов для сравнения.

Сравнение кривых накопления видового богатства в компонентных сообществах, относящихся к разным размерным группам рыб одного водоема, демонстрирует выраженные отличия коэффициентов *a* и *b*, что подтверждает данные, полученные ранее (Иешко, Коросов, 2012). Наши данные о положительной корреляции коэффициента *b* с величиной $\beta_{\alpha\gamma}$-*S* разнообразия, полученные при анализе частных выборок ротана, соотносятся с выводами Доува и Крибба (Dove, Cribb, 2006) о взаимосвязи темпа накопления видового богатства компонентного паразитарного сообщества и уровня гетерогенности интрасообществ паразитов по видовому составу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные позволяют отвергнуть гипотезу о различиях между компонентными сообществами паразитов нативного и интродуцированного ротанов по темпам накопления видов, но подтверждают различия паразитарных сообществ этих рыб по числу входящих в них видов. Качественный состав видов не оказывает влияния на механизмы формирования богатства инфрасообществ и динамику накопления видового богатства компонентных сообществ у этого хозяина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена за средства федерального бюджета по государственному заданию КарНЦ РАН (№0221-2017-0042) и при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Догель В.А. 1939. Влияние акклиматизаций рыб на распространение рыбных эпизоотий. Известия Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства **21**: 51–64.

Иешко Е.П., Коросов А.В. 2012. Оценка видового богатства паразитофауны рыб: экологический подход. Принципы экологии **4**: 28–40.

Мастицкий С.Э., Шитиков В.К. 2014. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. Электронная книга. Режим доступа: http://r-analytics.blogspot.com (23 ноября 2018).

Павлов Ю.Л., Иешко Е.П. 1986. Модель распределения численности паразитов. Доклады Академии наук СССР **289** (3): 746–748.

Петрушевский Г.К. 1954. Изменения паразитофауны рыб в связи с их акклиматизацией. Труды проблемных и тематических совещаний, вып. 4, с. 29–38.

Решетников А.Н. 2009. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии. Российский журнал биологических инвазий **1**: 22–35.

Соколов С.Г. 2013. Новые данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii*, Actinopterygii: Odontobutidae) в Приморском крае с описанием нового вида миксоспоридий рода *Myxidium* (Myxozoa: Myxidiidae). Паразитология **47** (1): 77–99.

Соколов С.Г., Бакланов М.А., Зиновьев Е.А. 2014. Особенности паразитофауны ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877, Actinopterygii, Odontobutidae) в водоемах города Перми. Экология **5**: 397–400.

Соколов С.Г., Фролов Е.В. 2012. Разнообразие паразитов ротана (*Perccottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала. Зоологический журнал **91** (1): 17–29.

Соколов С.Г., Лебедева Д.И., Ядрёнкина Е.Н. 2013. Первые данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) в водоемах лесостепной зоны Западно-Сибирской равнины. Паразитология **47** (6): 448–460.

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 РАН **15** (3): 213–221.

Соколов С.Г., Жуков А.В. 2014. Тенденции изменчивости паразитарных населений ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) в нативной части ареала хозяина. Известия РАН. Сер. Биологическая **5**: 518–528.

Соколов С.Г., Жуков А.В. 2016. Разнообразие паразитов ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Perciformes) в условиях крупномасштабного расширения ареала хозяина. Известия РАН. Сер. Биологическая **4**: 439–448.

Agosta S.J. 2006. On ecological fitting, plant-insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection. Oikos **114** (3): 556–565.

Agosta S.J., Klemens J.A. 2008. Ecological fitting by phenotypically flexible genotypes: implications for species associations, community assembly and evolution. Ecology Letters **11** (11): 1123–1134.

Anglade T., Randhawa H.S. 2018. Gaining insights into the ecological role of the New Zealand sole (*Peltorhamphus novaezeelandiae*) through parasites. Journal of Helminthology **92** (2): 187–196.

Brooks D.R., McLennan D.A., León-Règagnon V., Hoberg E. 2006. Phylogeny, ecological fitting and lung flukes: helping solve the problem of emerging infectious diseases. Revista Mexicana de Biodiversidad **77** (2): 225–233.

Dove A.D., Cribb T.H. 2006. Species accumulation curves and their applications in parasite ecology. Trends in Parasitology **22** (12): 568–574.

Goedknegt M.A., Feis M.E., Wegner K.M., Luttikhuizen P.C., Buschbaum C., Camphuysen K., van der Meer J., Thieltges D.W. 2016. Parasites and marine invasions: Ecological and evolutionary perspectives. Journal of Sea Research **113**: 11–27.

Goater T.M., Esch G.W., Bush A.O. 1987. Helminth parasites of sympatric salamanders: ecological concepts at infracommunity, component and compound community level. American Midland Naturalist **118** (2): 289–300.

Hammer Ø., Harper D.A. T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica **4** (1): 1–9. Режим доступа: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (23 ноября 2018).

Harvey J.A., Ximénez de Embún M.G., Bukovinszky T., Gols R. 2012.The roles of ecological fitting, phylogeny and physiological equivalence in understanding realized and fundamental host ranges in endoparasitoid wasps. Journal of Evolutionary Biology **25** (10): 2139–2148.

Harrison S., Ross S.J., Lawton, J.H. 1992, Beta diversity on geographic gradients in Britain Journal of Animal Ecology **61** (1): 151–158.

Kennedy C.R., Bush A.O. 1994. The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. Parasitology **109** (2): 187–196.

Kennedy C.R., Guegan J.F. 1996. The number of niches in intestinal helminth communities of *Anguilla anguilla*: are there enough spaces for parasites? Parasitology **113** (3): 293–302.

Koleff P., Gaston K.J., Lennon J.J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. Journal of Animal Ecology **72** (3): 367–382.

Le Roux J.J., Hui C., Keet J.-H., Elli A.G. 2017. Co-introduction vs ecological fitting as pathways to the establishment of effective mutualisms during biological invasions. New Phytologist **215**: 1354–1360.

Malcicka M., Agosta S.J., Harvey J.A. 2015. Multi level ecological fitting: indirect life cycles are not a barrier to host switching and invasion. Global Change Biology **21** (9): 3210–33218.

Norton J., Rollinson D., Lewis J. 2004. Patterns of infracommunity species richness in eels, *Anguilla anguilla*. Journal of Helminthology **78** (2): 141–146.

Paterson R.A., Townsend C.R., Tompkins D.M., Poulin R. 2012. Ecological determinants of parasite acquisition by exotic fish species. Oikos **121** (11): 1889–1895.

Poulin R. 2007. Evolutionary ecology of parasites (2nd Edition). Princeton, Princeton University Press, 332 p.

Poulin R., Mouillot D. 2003. Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity. Journal of Biogeography **30** (6): 837–845.

R-3.4.1 for Windows. The R Project for Statistical Computing. Режим доступа: https://cran.r-project.org/bin/windows/base/ (23 ноября 2018).

Reshetnikov A.N., Schliewen U.K. 2013 First record of the invasive alien fish rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) in the Upper Danube drainage (Bavaria, Germany). Journal of Applied Ichthyology **29** (6): 1367–1369.

Sarabeev V. 2015. Helminth species richness of introduced and native grey mullets (Teleostei: Mugilidae). Parasitology International **64** (4): 6–17.

Sellers A.J, Ruiz G.M, Leung B, Torchin M.E. 2015. Regional variation in parasite species richness and abundance in the introduced range of the invasive Lionfish, *Pterois volitans*. PLoS One. **10**: e0131075.

Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N. 2014. A checklist of parasites of non-native populations of rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae). Journal of Applied Ichthyology **30** (3): 574–596.

Torchin M.E., Lafferty K.D., Dobson A.P., McKenzie V.J., Kuris A.M. 2003. Introduced species and their missing parasites. Nature **421** (6923): 628–630.

Walther B.A., Cotgreave P., Price R.D., Gregory R.D., Clayton D.H. 1995. Sampling effort and parasite species richness. Parasitology Today **11** (8): 306–310.

SPECIES RICHNESS OF PARASITE ASSEMBLAGES IN THE CHINESE SLIPPER *PERCCOTTUS GLENII* DYBOWSKI, 1877 (ACTINOPTERYGII) IN THE HOST'S NATIVE AND NON-NATIVE RANGES

E. P. Ieshko, A. V. Korosov, S. G. Sokolov

Keywords: species richness; infra- & component parasite communities; species accumulation; geographic ranges; invaders, *Perccottus glenii.*

SUMMARY

Species richness of parasite communities in the Chinese sleeper *Perccottus glenii* was studied in its natural habitats and regions where this host had been introduced. Species richness of parasite infracommunities in both the native and acquired parts of the host's range is sufficiently described by Gamma distribution except for the introduced populations with species-poor (≤ 2) infracommunities. The resampling method was applied to estimate the statistical significance of differences in coefficients of the power-law equation $s = an^b$, where a is the expected species richness in the first host individual examined, and b is the rate of species accumulation in parasite component communities (s) related to the increase in the number of examined host individuals (n). The species richness of infra- and component parasite communities in the Chinese sleeper was found to be significantly higher in native than in introduced habitats. Nevertheless, the rates of species accumulation in component parasite communities did not differ between the native and non-native ranges in spite of the differences in the taxonomic composition of parasites.