

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗМЕНЕНИЙ ФАУНЫ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ПАРАЗИТОВ ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* LINNAEUS, 1758) В ПРИТОКЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

М.В. Рубанова^{1*}, О.В. Мухортова²

¹ Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия; ² Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия

* Эл. почта: rubanova-ievb@mail.ru

Статья поступила в редакцию 08.05.2024; принята к печати 16.06.2024

Представлены результаты исследований фауны многоклеточных паразитов речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, проведенных в 2019–2021 годах в р. Большой Черемшан – притоке Куйбышевского водохранилища. Идентифицированы до вида 8 паразитических организмов и до рода по 1 представителю Monogenea и Bivalvia. Отмечено упрощение структуры фауны паразитов окуня за счет выпадения отдельных видов, инвазия которыми связана с питанием рыб организмами макрозообентоса. Исследование видового и количественного состава зоопланктона установлено наличие в водоеме возможных промежуточных хозяев паразитов, инвазия которыми осуществляется трофическим путем. Паразитологические данные косвенно свидетельствуют о значимой роли отдельных видов планктонных ракообразных в питании окуня в районе исследований. В частности, разнообразие Crustacea (Cladocera, Copepoda) и тесные трофические связи рыб с сообществом зоопланктона определяют степень инвазии окуня некоторыми видами кишечных гельминтов. Нестабильная динамика зараженности рыб нематодой *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) в последние два года при высокой численности планктонных ракообразных *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) может указывать на неблагоприятные условия для распространения нематоды в водоеме. Приводятся сведения о чужеродном виде в сообществе зоопланктона – *Acanthocyclops americanus* Marsh, 1893, отмечено воздействие рачка на аборигенную фауну зоопланктона. Значимые изменения зараженности рыб за сравнительно небольшой период времени отражают высокую скорость трансформации фауны макропаразитов окуня. В 2019 году в составе паразитов окуня исследованного водоема впервые зарегистрирован чужеродный вид – *Aporhallingus muehlingi* (Jagerskiold, 1899). Трематода *A. muehlingi* за три года заняла доминирующее положение в фауне макропаразитов окуня. Межгодовые различия показателей заражения хозяина показывают, что новая для водоема паразитарная подсистема «*A. muehlingi* – *P. fluviatilis*» находится на этапе становления, определены сроки начала ее формирования. Установлен вектор распространения чужеродного паразита – расселение с первым промежуточным хозяином. Быстрый рост показателей инвазии рыб *A. muehlingi* свидетельствует о высокой скорости распространения облигатного первого промежуточного хозяина паразита – чужеродного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) на данном участке водоема, о тесных биотопических связях окуня с сообществом макрозообентоса. Актуальность полученных данных о распространении трематоды в р. Б. Черемшан определяется санитарно-эпизоотологическим значением *A. muehlingi* вследствие патогенности паразита для вторых промежуточных (рыбы) и окончательных (рыбоядные птицы, млекопитающие/человек) хозяев. Проанализировано косвенное влияние климатических (температура воды) и гидробиологических (уровенный режим) факторов на успешность реализации жизненного цикла *A. muehlingi*. Результаты исследования показали, что в настоящее время сложились благоприятные условия для проникновения чужеродных видов гидробионтов (макрозообентос, зоопланктон, паразиты) из Куйбышевского водохранилища в экосистему р. Б. Черемшан.

Ключевые слова: фауна многоклеточных паразитов, чужеродные виды, *Aporhallingus muehlingi*, планктонные ракообразные, приток Куйбышевского водохранилища.

ECOLOGICAL ASPECTS OF CHANGES IN THE FAUNA OF MULTICELLULAR PARASITES OF PERCH (*PERCA FLUVIATILIS* LINNAEUS, 1758) IN A TRIBUTARY OF THE KUIBYSHEV RESERVOIR

M.V. Rubanova^{1*}, O.V. Mukhortova²

¹ Samara Federal Research Center RAS, Institute of Ecology of Volga Basin RAS, Togliatti, Russia;

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia

* Email: rubanova-ievb@mail.ru

The results of studies of the fauna of multicellular parasites of the river bass *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, conducted in 2019–2021 in the Bolshoy Cheremshan river, a tributary of the Kuibyshev reservoir, are presented. Eight species of parasitic organisms and two representative of genera

related to Monogenea and Bivalvia were identified. The simplification of fauna structure of *P. fluviatilis* parasites that was noted could occur due to the loss of certain species, the invasion of which is associated with fish feeding on macrozoobenthos organisms. The study of species and quantitative composition of zooplankton community made it possible to establish the presence of possible intermediate hosts of parasites in the reservoir, the invasion by which is realized via trophic means. Parasitological data indirectly indicate a significant role of certain species of planktonic crustaceans in the nutrition spectrum of *P. fluviatilis*. In particular, the diversity of Crustacea (Cladocera, Copepoda) and close trophic connections of the fish with zooplankton community determine the degree of invasion of *P. fluviatilis* by some intestinal worms. The unstable dynamics of fish infection with the nematode *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) in the last two years, which is associated with a high number of planktonic crustaceans *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), may indicate unfavorable conditions for the spread of the nematode in the reservoir. Information is provided on an alien species in the zooplankton community – *Acanthocyclops americanus* Marsh, 1893, and an impact of the crustacean on the native fauna of zooplankton is noted. Significant changes in the qualitative and quantitative characteristics of fish infestation that occurred over a relatively short time reflect the high rate of transformation of *P. fluviatilis* macroparasites fauna. In 2019, a foreign species, *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899), was first recorded among perch parasites of the reservoir studied. This trematoda has gained a dominant position in the macroparasite perch fauna in three years. The interannual differences in the indicators of host infection show that the parasitic subsystem «*A. muehlingi* – *P. fluviatilis*» is at the stage of formation, the timing of the onset of its formation has been determined. The vector of the spread of the alien parasite has been established, which is dissemination by the first intermediate host. The rapid increase in the indicators of fish invasion by *A. muehlingi* suggests a high rate of propagation of the obligate first intermediate host of the parasite, i.e. the alien mollusk *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828), in the reservoir, and close biotopic relationships of *P. fluviatilis* with the macrozoobenthos community. The relevance of the obtained data on the spread of trematodes in the B. Cheremshan river is determined by the sanitary and epizootological significance of *A. muehlingi* due to the pathogenicity of the parasite for the second intermediate (fish) and final (fish-eating birds, mammals/humans) hosts. The indirect influence of climatic (water temperature) and hydrobiological (water level regiment) factors on the success of the life cycle of *A. muehlingi* is analyzed. The results of the study suggest that favorable conditions have been developing for the penetration of alien hydrobiont species (macrozoobenthos, zooplankton, parasites) from the Kuibyshev reservoir into the ecosystem of the B. Cheremshan river. **Keywords:** multicellular parasites fauna, alien species, *Apophallus muehlingi*, planktonic crustaceans, tributary of the Kuibyshev reservoir.

Введение

Волжские водохранилища и их притоки находятся под влиянием природных факторов и интенсивной хозяйственной деятельности, изменяющих условия обитания организмов [17]. Антропогенная трансформация среды, осложненная глобальными климатическими изменениями, обусловила распространение чужеродных видов в природных и нарушенных экосистемах [32]. Биологические инвазии являются мировой экологической проблемой вследствие масштабы и увеличения скорости этого процесса в последние два десятилетия, усиления влияния вселенцев на среду обитания и структурно-функциональную организацию экосистем в целом [44]. Инвазионные виды считаются одной из основных угроз для биоразнообразия экосистем. В результате создания Единой глубоководной системы Европейской части России река Волга в настоящее время стала крупнейшей транзитной водной магистралью, связывающей бассейны Белого, Балтийского, Каспийского, Азовского, Черного морей. Соответственно, с середины прошлого столетия число видов гидробионтов крупных речных систем – Волги, Дона и Днепра возросло в среднем в 1,5 раза [12, 41]. Паразитологический аспект процесса биоинвазий также приобретает все большее значение. Паразитарные комплексы являются естественными элементами биоценозов, оказывающими регулятивное воздействие на разные уровни и компоненты экосистем. Паразитологическая ситуация в

водоеме является составной частью его экологического состояния, поэтому при оценке биоразнообразия необходимо учитывать паразитов и их сообщества. Данные о зараженности рыб паразитами со сложным циклом развития позволяют выявить ухудшение гидрохимического режима водоема, наличие изменений в его биоценозе, оценить уровень антропогенного воздействия, прогнозировать ход функционирования сообществ [35].

Паразиты могут быть использованы в качестве тест-объектов для определения характера и степени трансформации водных экосистем [34]. Вселение новых видов в водоем способно привести к катастрофическим последствиям вследствие заноса связанных с ними патогенных чужеродных паразитов [46]. В бассейне Волги зарегистрировано 47 чужеродных видов паразитов. Вероятность негативного влияния паразитарного фактора возрастает, поскольку с начала 2000-х годов регистрируется трехкратное увеличение числа новых видов паразитов, распространившихся с хозяевами [46]. Ярким примером экспансии чужеродного вида паразитов в бассейне Волги является расселение трематоды *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899). Трематода распространилась с моллюском-вселенцем *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828) [3], проникновение которого связывают с созданием в 1952 году Волго-Донского судоходного канала [41]. В настоящее время *L. naticoides* является значимым компонентом сообществ макрозообентоса водохранилищ Нижней и Средней Волги

[3, 11, 36], натурализовался на Верхней Волге [31, 38]. Расселению моллюска сопутствует занос ассоциированных с ним паразитов. В дельте Волги *A. muehlingi* входит в список 14 видов партенит и церкарий трематод, сопряженных с *L. naticoides* [3], и является широко распространенным паразитом рыб семейства карповых [2]. В Саратовском водохранилище *A. muehlingi* обнаружен в 2012–2013 годах у окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 и ерша *Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758, в настоящее время отмечен у 7 видов рыб, в том числе у вида-вселенца – черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) [13, 20, 21]. В Куйбышевском водохранилище паразит регистрируется ориентировочно с 1993 года у *P. fluviatilis* и у карповых [39, 44]. В водохранилищах Верхней Волги фауна трематод *L. naticoides* представлена 5 видами (в том числе *A. muehlingi*) и идентифицированной до рода *Xiphidiocercaria* sp. [31]. Инвазия *A. muehlingi* отмечена для рыб многих видов, включая рыб-вселенцев [42].

Фауна паразитов рыб относительно небольших водных экосистем, к которым относятся притоки рек, изучена в меньшей степени, чем в водохранилищах. Река Большой Черемшан является левым притоком Волги первого порядка, после ее зарегулирования впадает в Куйбышевское водохранилище. Начиная с конца 1980-х годов Куйбышевское водохранилище находится в фазе «дестабилизации» [6], осложненной инвазионными процессами [46] в сообществе макрозообентоса, ихтиоценозе, паразитоценозе [21, 36, 39]. Экологическое состояние притоков рек служит индикатором негативных тенденций, связанных с формированием экологических рисков более крупных речных систем [8]. Тем больший интерес представляют ихтиопаразитологические исследования таких водоемов, где регистрируются новые виды. Нельзя не учитывать и обратную зависимость состояния притоков от характеристик водохранилища. Состав ихтиоценоза р. Б. Черемшан представлен 21 видом рыб [14]. Речной окунь *P. fluviatilis* является одним из многочисленных, но малоизученных видов рыб данного водоема. Определяющими характеристиками биологии *P. fluviatilis* являются различия типов питания на разных этапах онтогенеза, эврибионтность, высокая экологическая пластичность [16]. Крайняя недостаточность данных о зараженности рыб в р. Б. Черемшан [22, 23] определяет актуальность паразитологических исследований в этом притоке Куйбышевского водохранилища.

Цель настоящей работы – определение характеристик и динамики фауны многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* на участке р. Б. Черемшан в 2019–2021 годах.

В задачи исследования входило:

1) определить видовой состав и параметры заражения рыб абorigенными и чужеродными паразитами;

2) изучить состав сообщества зоопланктона для выявления потенциальных трофических связей *P. fluviatilis* с промежуточными хозяевами паразитов;

3) проанализировать воздействие климатических (температура воды) и гидробиологических (уровневый режим) факторов на зараженность *P. fluviatilis* паразитом со сложным жизненным циклом.

Материалы и методы

Исследования проводили в нижнем течении р. Б. Черемшан, на участке в районе г. Дмитровграда (54.225435 N, 49.698368 E) (рис. 1).

Отловлено крючковой снастью 16 экз. *P. fluviatilis* в мае-июне 2019 года, 15 экз. в начале июня 2020 года, 16 экз. в мае-июне 2021 года. Всего исследовано 47 экз. преимущественно одноразмерных (длина тела 101–150 мм) рыб. Паразитологическое вскрытие рыб (исследованы кожа, жабры, плавники, мускулатура, ЖКТ, в том числе печень, плавательный пузырь, мочевой пузырь, полость тела, брыжейка, жировая ткань, гонады, глаза), фиксацию и обработку материала производили общепринятыми методами [5]. Прижизненную окраску паразитов осуществляли слабым раствором $C_{15}H_{17}ClN_4$. Для видовой идентификации паразитов при помощи бинокулярного микроскопа «Biolar» с микрофотонасадкой Levenhuk C-Series 5M pixels и описания жизненных циклов использовали соответствующие справочники [26–28]. Систематика паразитов приведена в соответствии с сайтом *Fauna Europaea* ([www. fauna-eu.org](http://www.fauna-eu.org)). Для выявления потенциальных трофических связей *P. fluviatilis* производили сбор проб зоопланктона в сентябре 2020 года, в мае-начале июня 2021 года в поверхностном (0,5 м) слое мерным цилиндром. Через планктонный сачок из сита с ячейей 64 мкм процеживали 50 л воды, осадок фиксировали 96° этиловым спиртом. Видовая идентификация беспозвоночных проведена с помощью соответствующего определителя [9]. В прибрежной части водоема, в месте отлова рыб измеряли температуру воды водным термометром (в оправе Шпиндлера) и уровень воды – с помощью футштока. Для количественной характеристики зараженности рыб использовали общепринятые показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ, доля заражения хозяина паразитами одного вида от общего числа рыб в выборке, %), индекс обилия (ИО, средняя численность паразитов одного вида у всех исследованных особей, включая незараженных, экз.). Для показателя ЭИ рассчитывали стандартную ошибку, данные по ИО представлены в виде $x \pm m$ (среднее \pm ошибка среднего). В программе Past3 был рассчитан индекс сходства видовой состава фауны паразитов на основании индекса Серенсена (при уровне значимости 50%). Использовали непараметрический корреляционный анализ (ранговый коэффициент Спирмена при уровне значимости (p) $\leq 0,05$ в программе Statistica).

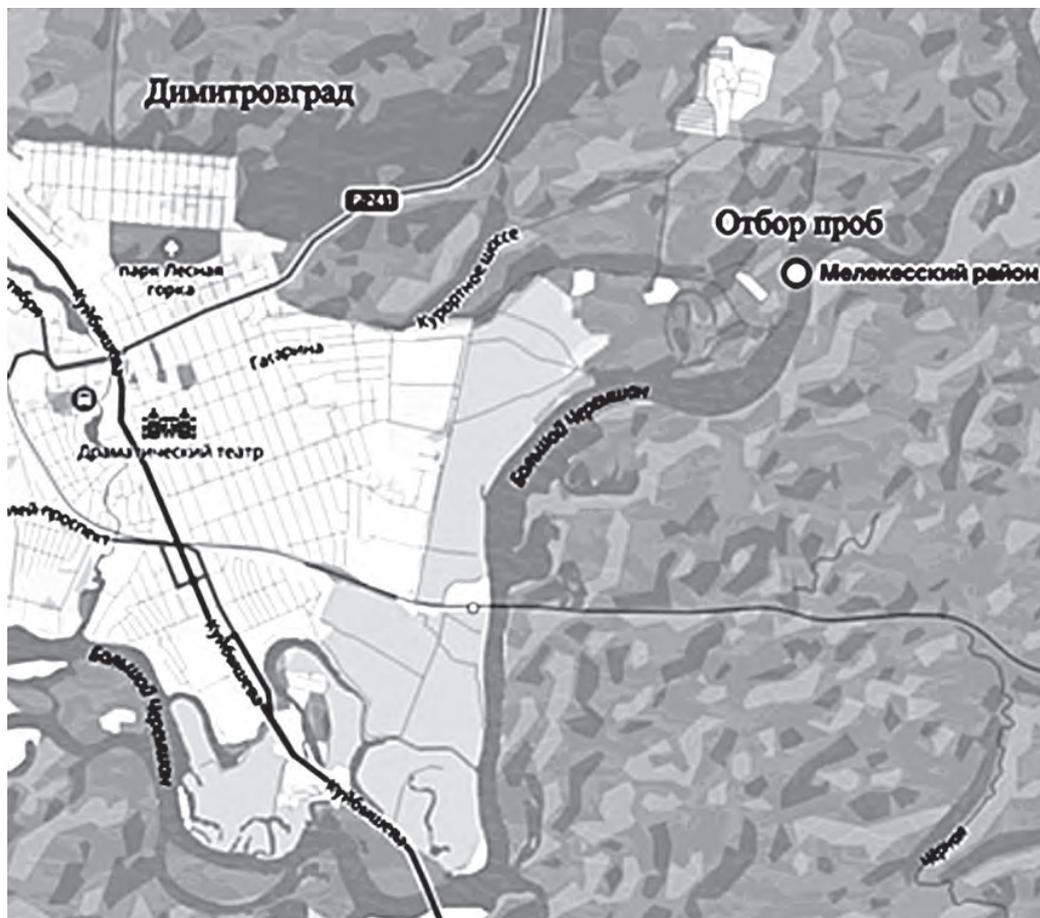


Рис. 1. Карта-схема района исследований с указанием места отбора проб в нижнем течении р. Б. Черемшан (Куйбышевское водохранилище)

Результаты и обсуждение

Видовой состав паразитов и количественные характеристики зараженности *P. fluviatilis* в р. Б. Черемшан другими исследователями ранее не изучены, литературные сведения отсутствуют. Первые данные о фауне многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* получены нами в 2015 году [22] (табл. 1).

В 2015 году обнаружено 8 видов паразитических организмов и гложидии моллюсков, идентифицированные до р. *Anodonta* sp., чужеродные паразиты не зарегистрированы (табл. 1).

В 2019–2021 годах состав многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* представлен 5 видами и 2 личиночными формами, идентифицированными до рода, относящимися к 4 классам. К классу Trematoda относятся четыре вида (*Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845), *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776), *Ichthyocotylurus variegatus* (Creplin, 1825), *A. muehlingi*), Nematoda – 1 (*Camallanus lacustris* (Zoega, 1776)); Monogenea – 1 (*Dactylogyrus* sp.) и Bivalvia – 1 (*Anodonta* sp.) (табл.

1). Впервые отмеченная в фауне многоклеточных паразитов окуня в р. Б. Черемшан с 2019 года трематода *A. muehlingi* (рис. 2) является чужеродной для бассейна Волги.

Высокая экстенсивность инвазии рыб личиночными формами моллюсков р. *Anodonta* sp. и метацеркариями трематод (табл. 1) указывает на приуроченность *P. fluviatilis* к придонным местообитаниям. Анализ динамики показателя экстенсивности инвазии паразитов (табл. 1) показал, что в течение четырех лет отмечена неоднократная смена видов-доминантов и субдоминантов (табл. 2).

Доминирующее положение в фауне макропаразитов окуня в 2015 году занимали одновременно 2 вида: гложидии рода *Anodonta* sp. и типичная трематода окуневых рыб – *B. luciopercae*. В 2019 году трематода *B. luciopercae* являлась содоминантом гложидий р. *Anodonta* sp. В 2020 году максимальная зараженность рыб отмечена для вида-доминанта *Anodonta* sp. и чужеродной трематоды *A. muehlingi*, выступившей в роли суб-

Параметры выборок рыб, видовой состав и параметры заражения *P. fluviatilis* многоклеточными паразитами в р. Б. Черемшан в разные годы

| Параметры выборок | | Год | | | |
|--------------------------|--|-----------------------|--------------------------------------|--|--------------------------------------|
| | | 2015 ¹ | 2019 | 2020 | 2021 |
| Количество рыб в выборке | | 16 | 16 | 15 | 16 |
| Длина рыб, см | | 12,30–15,0 | 11,32–14,9 | 10,10–15,0 | 10,11–14,2 |
| Виды паразитов | <i>p. Dactylogyrus</i> sp. | 0 | 0 | $6,67 \pm 6,44$ $0,07 \pm 0,56$ | 0 |
| | <i>Rhipidocotyle campanula</i> | $\frac{16,67}{0,5}$ | $37,5 \pm 12,1$ $0,5 \pm 0,73$ | $33,33 \pm 12,17$ $6,53 \pm 9,76$ | $37,5 \pm 12,1$ $3,0 \pm 4,61$ |
| | <i>Bunodera luciopercae</i> | $\frac{100,0}{19,17}$ | $43,75 \pm 12,4$ $4,75 \pm 15,32$ | $6,67 \pm 6,44$ $0,07 \pm 0,26$ | $50,0 \pm 12,5$ $7,13 \pm 8,94$ |
| | <i>Ichthyocotylurus variegatus</i> mtc | $\frac{16,67}{10,5}$ | $12,5 \pm 8,27$ $0,18 \pm 0,54$ | $40,0 \pm 12,65$ $1,93 \pm 3,78$ | $31,25 \pm 11,58$ $1,53 \pm 2,77$ |
| | <i>Apothallus muehlingi</i> mtc | 0 | $12,5 \pm 8,27$ $0,13 \pm 0,34$ | $46,67 \pm 12,88$ $1,53 \pm 1,84$ | $56,25 \pm 12,4$ $6,73 \pm 9,01$ |
| | <i>Camallanus lacustris</i> | $\frac{16,67}{0,17}$ | $18,75 \pm 9,76$ $0,31 \pm 0,79$ | 0 | $6,25 \pm 6,05$ $0,07 \pm 0,26$ |
| | <i>Raphidascaris acus</i> larvae | $\frac{66,67}{0,33}$ | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Contracaecum microcephalum</i> larvae | $\frac{66,67}{0,33}$ | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Acanthocephalus lucii</i> | $\frac{50,0}{1,33}$ | 0 | 0 | 0 |
| | <i>p. Anodonta</i> sp. larvae | $\frac{100,0}{56,0}$ | $50,0 \pm 12,5$ $1,81 \pm 5,15$ | $53,33 \pm 12,88$ $18,13 \pm 26,66$ | $50,0 \pm 12,5$ $13,54 \pm 16,59$ |
| | Число видов паразитов | | 8 | 6 | 6 |

Примечание: ¹ – по опубликованным данным [22]; в числителе – экстенсивность инвазии, %; в знаменателе – индекс обилия, экз.



а



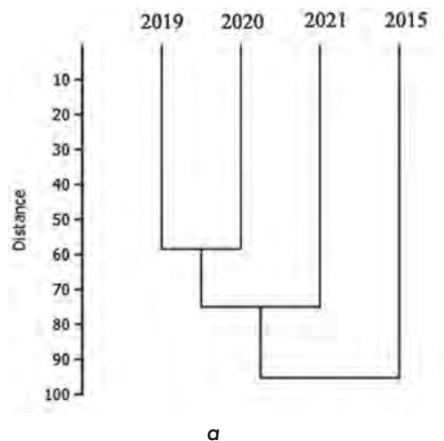
б

Рис. 2. Чужеродная трематода *A. muehlingi*, $L = 0,5$ мм (а) и метацирকারии паразита на жаберных крышках и челюстях *P. fluviatilis* (б) в р. Б. Черемшан: 1 – семенники *A. muehlingi* расположены наискосок от изогнутого экскреторного пузыря Y-образной формы

Доминирующие виды в фауне многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* в разные годы

| Статус вида | Год | | | |
|-------------|---|-----------------------|---------------------|---------------------|
| | 2015 ¹ | 2019 | 2020 | 2021 |
| Доминант | <i>Anodonta</i> sp. = <i>B. luciopercae</i> | <i>Anodonta</i> sp. | <i>Anodonta</i> sp. | <i>A. muehlingi</i> |
| Субдоминант | – | <i>B. luciopercae</i> | <i>A. muehlingi</i> | <i>Anodonta</i> sp. |

Примечание: ¹ – по опубликованным данным [22].



б

Рис. 3. Коэффициент сходства Серенсена видового состава (а) паразитов *P. fluviatilis* (б) в р. Б. Черемшан в разные годы

доминанта (табл. 1, 2). Низкая экстенсивность инвазии рыб трематодой *B. luciopercae* в 2020 году (табл. 1) обусловлена сезонными особенностями жизненного цикла паразита – обычным для этой трематоды перерывом в поступлении новой генерации в популяцию хозяина в июне [19]. В 2021 году отмечена максимально высокая за период исследований зараженность рыб чужеродной трематодой *A. muehlingi*, вид занял доминирующее положение в фауне макропаразитов окуня.

Сравнительный анализ сходства фауны макропаразитов по коэффициенту Серенсена в разные годы показал значительное совпадение для 2019, 2020 и 2021 годов (рис. 3). Выявлено значимое отличие группы этих годов от 2015 года.

Низкое сходство видового состава паразитов в 2019–2021 годах по сравнению с 2015 годом обусловлено значимыми изменениями в зараженности *P. fluviatilis*. Начиная с 2019 года в фауне макропаразитов *P. fluviatilis* больше не регистрировались широкоспецифичная нематода *Contracaecum microcephalum* (Rudolphi, 1809) и типичные для окуня нематода *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) и скребень *Acanthocephalus lucii* (Muller, 1776). Инвазия *P. fluviatilis* этими видами связана с питанием организмами бентоса – промежуточными хозяевами паразитов. Отсутствие этих видов косвенно указывает на изменения в структуре сообщества макрозообентоса р. Б. Черемшан. Это подтверждается литературными сведениями (2009 год), в частности, о широком распространении в Черемшан-

ском заливе Куйбышевского водохранилища, в который впадает р. Б. Черемшан, ракообразных *Asellus aquaticus* Linnaeus, 1758 [10] – промежуточных хозяев скребня *A. lucii*. Исчезновение *A. lucii* из состава фауны паразитов окуня исследованного водоема указывает на возможность проникновения в него чужеродных видов макрозообентоса, распространенных, по данным Е.М. Куриной [10], в Черемшанском заливе, и их негативного воздействия на аборигенное бентическое сообщество. Также в 2020 году в выборке окуня не обнаружена типичная для окуневых рыб нематода *C. lacustris*. При этом ранее (2015 год) экстенсивность инвазии окуня видами *C. microcephalum*, *R. acus*, *A. lucii*, *C. lacustris* была высока (табл. 1). В то же время фауна макропаразитов окуня пополнилась чужеродной трематодой *A. muehlingi* и единично – моногенеей р. *Dactylogyrus* sp.

Пути инвазии *P. fluviatilis* паразитами различаются в зависимости от особенностей жизненного цикла паразита и способа заражения хозяина. Два вида родов *Dactylogyrus* sp. и *Anodonta* sp. являются эктопаразитами и имеют прямой цикл развития. Из паразитов со сложным циклом развития два вида (*I. variegatus*, *A. muehlingi*) инвазируют рыб, проникая через покровы тела. Прочие передаются через трофические связи хозяина. Инвазия *P. fluviatilis* трематодой *Rh. campanula* происходит при питании карповыми рыбами – вторыми промежуточными хозяевами паразита, а первыми промежуточными хозяевами служат

моллюски родов *Anodonta* и *Unio* [7, 28]. Трематода *B. luciopercae* и нематода *C. lacustris* заражают окуней при питании преимущественно планктонными ракообразными [27]. Среди массовых видов зоопланктона регистрировались ветвистоусые ракообразные *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O.F. Müller, 1776) и *B. (Eubosmina) longispina* Leydig, 1860, их численность достигала 65 тыс. экз./м³. Численность веслоногих ракообразных достаточно высока: *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) – 90 тыс. экз./м³ и чужеродного *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893) – 75 тыс. экз./м³. Отмечены коловратки (*Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Brachionus quadridentatus* Herman, 1783, *B. bennini* Leissling, 1924 и т. д.) и основные виды водорослей, вызывающих цветение воды (*Ceratium* sp., *Anabaena* sp.). Активное питание *P. fluviatilis* планктонными ракообразными (Crustacea, Copepoda) определяет высокую зараженность рыб трематодой *B. luciopercae* в течение всего периода исследований (табл. 1). Мы получили статистическую зависимость ($r = 0,49, p \leq 0,05$) за 2019 год между двумя характеристиками: индекс обилия *B. luciopercae* и численность промежуточного хозяина – *M. leuckarti*. Процесс инвазии окуней трематодой *B. luciopercae* включает перерыв между элиминацией паразитов старой генерации из популяции хозяина и поступлением новой [19, 30]. Нематода *C. lacustris* поступает в популяцию окуней круглогодично [19], в том числе благодаря тому, что инвазия ею может передаваться дополнительно через организмы бентоса [18]. Смена компонентов питания рыб в зависимости от возраста/размера (планктонное и хищное) не приводит к резким изменениям зараженности *C. lacustris* по той же причине [4, 18]. В отношении *C. lacustris* с 2020 года отмечена крайне нестабильная динамика показателей экстенсивности инвазии и индекса обилия (табл. 1). Отсутствие *C. lacustris* в выборке *P. fluviatilis* в 2020 году и снижение зараженности рыб нематодой в 2,7–3,0 раза в 2021 году в сравнении с 2015 и 2019 годами при высокой численности *M. leuckarti* (промежуточный хозяин паразита) может указывать на неблагоприятные условия для распространения нематоды в водоеме. Возможно, это связано с вытеснением отдельных аборигенных компонентов сообщества зоопланктона чужеродным *A. americanus*, для которого отмечена явная тенденция к доминированию, в том числе наблюдаются конкурентные отношения с *M. leuckarti* [45]. Отметим, что параметры заражения *P. fluviatilis* паразитами в разные годы (2015, 2019–2021) в наших исследованиях не зависят от размерно-возрастного состава рыб, поскольку выборки всех лет представлены особями, относящимися к одной размерной группе с длиной тела 101–150 мм (табл. 1). Также можно не учитывать (исключая *B. luciopercae*) влияние сезона года на зараженность окуней в выборках рыб, поскольку они отобраны в одни и те же месяцы.

Отдельный блок исследований был посвящен чужеродной трематодой *A. muehlingi*. Жизненный цикл *A. muehlingi* триксенный [37]. Источником распространения паразита в бассейне Волги является чужеродный моллюск *L. naticoides* [3]. Вторые промежуточные хозяева – рыбы, облигатными окончательными хозяевами служат чайковые птицы, факультативными – другие птицы и млекопитающие, в том числе человек [26, 29]. Метацеркарии трематоды являются возбудителем инвазионного заболевания – апофаллеза, способны вызвать массовое заражение и гибель молоди рыб [3]. Заражение представляет опасность и для дефинитивных хозяев – плотоядных млекопитающих и человека [15, 28]. Апофаллез рыб в настоящее время выявлен на всем протяжении Волги от дельты до верхневолжских водохранилищ [46]. По литературным источникам в 2009–2018 годах в р. Б. Черемшан из чужеродных видов бентоса найдены моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897), *L. naticoides* не отмечен [10, 36]. В то же время в Черемшанском заливе, образованном устьевой частью реки, в 2009–2015 годах численность *L. naticoides* достигала 50 экз./м², биомасса – 0,05 г/м² [36]. В самом Куйбышевском водохранилище моллюск регистрируется с середины 1990-х годов [44], вид является доминантом прибрежного ценоза вселенцев (73% биомассы) [35]. Отметим, что в начале 2000-х годов почти все особи окуней, а также ельцов *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) и других карповых (возраста 2+), выловленные в Свяжском заливе Куйбышевского водохранилища, были заражены *A. muehlingi* [44]. По устному сообщению И.Ф. Галанина, инвазия рыб регистрируется примерно с 1993 года, что совпадает со временем проникновения моллюска *L. naticoides* в водохранилище [44]. В 2019–2020 годах в Усинском заливе Куйбышевского водохранилища экстенсивность инвазии *P. fluviatilis* чужеродной трематодой достигала 94% [39]. Обнаружение у окуня в р. Б. Черемшан чужеродной трематоды, ассоциированной с *L. naticoides*, свидетельствует о вселении моллюска и его распространении, по крайней мере, до участка в районе г. Димитровграда. Увеличение экстенсивности инвазии окуня *A. muehlingi* с 2019 по 2021 год в 4,5 раза, индекса обилия – в 52 раза (табл. 1) свидетельствует о быстрых темпах натурализации *L. naticoides* в новом для него водоеме.

Межгодовые колебания показателей инвазии *A. muehlingi* (табл. 1) позволяют предположить, что процесс заражения окуня зависел от ряда факторов. Так, весной 2019 года в Куйбышевском водохранилище зарегистрирован аномально низкий уровень воды (<http://ulmeria.ru/sites/default/files/subgov/files/2023/12/09>). Такая ситуация повлияла на уловенный режим р. Б. Черемшан в мае-июне 2019 года: по нашим наблюдениям, уровень воды был понижен на 0,9–1,2 м (рис. 4).



а



б

Рис. 4. Уровень воды в месте отлова рыб в 2015 году (а) и 2019 году (б)

Температурный режим водохранилища в мае-июне 2019 года характеризовался повышенной на 2,0–2,3 °С температурой воды, мелководья притока прогрелись до 25 °С.

Мы выявили значимые связи между экстенсивностью инвазии окуня *A. muehlingi* и температурой воды ($r = 0,64, p \leq 0,05$), а также между экстенсивностью инвазии окуня *A. muehlingi* и уровнем воды ($r = 0,49, p \leq 0,05$). Поэтому мы считаем, что падение уровня воды и ее быстрый прогрев стали причиной более тесного контакта хозяев разного ранга (первый и второй промежуточный), что способствовало заражению рыб *A. muehlingi*. Это соответствует литературным данным о большей зараженности молоди воблы в дельте Волги в маловодные годы вследствие более тесного контакта рыб с церкариями *A. muehlingi* [29]. Быстрый рост показателей инвазии *P. fluviatilis* метацеркариями трематоды в р. Б. Черемшан в следующие (2020, 2021) годы (табл. 1) косвенно свидетельствует о росте численности *L. naticoides*. Очевидно, что чужеродный моллюск *L. naticoides* проник в р. Б. Черемшан раньше, чем мы обнаружили занесенную им трематоду у *P. fluviatilis*. Это соответствует литературным данным о более позднем обнаружении *A. muehlingi* по сравнению с *L. naticoides*. В низовьях Волги трематоды *A. muehlingi* потребовалось более 30 лет с момента обнаружения *L. naticoides* в конце 1960-х годов [1], чтобы стать видо-доминантом в гельминтофауне рыб [3]. С учетом того, что исследования паразитофауны окуня в 2016–2018 годах не проводились, а *L. naticoides* в р. Б. Черемшан в 2009–2018 годах не зарегистрирован [10, 36]; трематода *A. muehlingi* заняла доминирующее положение в фауне макропаразитов *P. fluviatilis* в течение

трех лет (2019–2021). Высокая степень инвазии рыб *A. muehlingi* и тенденция к росту показателей зараженности в 2020–2021 годах (табл. 1) свидетельствует о наличии благоприятных условий для реализации жизненного цикла паразита в водоеме. Распространению трематоды в р. Б. Черемшан способствует разнообразие вторых промежуточных и окончательных хозяев. Так, в 2020 году паразит обнаружен нами в районе исследований у обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) [23]. По литературным данным, в водоеме отмечен 21 вид рыб, в основном карповые и окуневые [14], способные выступать в роли второго промежуточного хозяина *A. muehlingi*. Широко представлена группа окончательных хозяев паразита – рыбоядные птицы, плотоядные млекопитающие/человек. В районе исследований находятся гнездовья представителей утиных, являющихся потребителями рыбы. Орнитофауна поймы реки включает 10 видов, связанных с водоемом, наиболее многочисленны чайковые птицы [14] – облигатные окончательные хозяева. Отмечены синантропные млекопитающие, существует потенциальная опасность заражения человека, поскольку данный участок реки активно используется для рекреации и рыболовства.

Заключение

Межгодовые различия видового состава и количественных характеристик фауны макропаразитов окуня в р. Б. Черемшан, неоднократная смена доминантных/субдоминантных видов свидетельствуют о значительных ее изменениях, произошедших за небольшой период времени (2015, 2019–2021 годы). Результаты исследования являются показателем изменений

в экологии *P. fluviatilis* (трофические, биотопические связи), в составе сообществ зоопланктона и макрозообентоса, в экосистеме водоема.

Определено, что сочетанное воздействие хозяйственной деятельности человека, климатических и гидробиологических условий способствовало проникновению в экосистему реки чужеродных видов гидробионтов – моллюски, зоопланктон, паразиты. Обнаружение у окуня чужеродной трематоды, ассоциированной с моллюском-вселенцем, является подтверждением принадлежности водоема к волжскому «инвазионному коридору».

Вектором распространения паразита является расселение с облигатным первым промежуточным хозяином – моллюском-вселенцем *L. naticoides* (из Куйбышевского водохранилища в приток). Установлены сроки возникновения новой паразитарной системы «*L. naticoides* – *A. muehlingi* – Osteichthyes: Percidae – fish-eating birds, Mammalia/*Homo sapiens* Linnaeus, 1758». Инвазия окуня *A. muehlingi* достоверно свидетельствует о расселении на участке р. Б. Черемшан от ее устья до района г. Димитровграда чужеродного моллюска *L. naticoides*. Доминирующее/содоминирующее положение *A. muehlingi* в фауне многоклеточных паразитов окуня, рост показателей зараженно-

сти трематодой в межгодовом аспекте указывают на высокую скорость натурализации *L. naticoides* в новом водоеме-реципиенте. Актуальность полученных данных о зараженности рыб *A. muehlingi* определяется эпизоотологическим значением трематоды.

Чужеродные паразиты рыб могут быть использованы в качестве биологических меток при оценке миграционной активности, определения вектора и направления распространения, прогнозирования динамики численности популяций хозяев-вселенцев. Ожидается дальнейшее распространение видов-вселенцев (макрозообентос, зоопланктон, паразиты и др.) из Куйбышевского водохранилища в притоки.

Финансирование. Исследования выполнены в рамках темы государственного задания «Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна» 122032500063-0 (регистрационный номер 1021060107212-5-1.6.20; 1.6.19) ИЭБВ РАН – филиала СамНЦ РАН и частично государственного задания № 124032500016-4 «Разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных континентальных вод» ИБВВ РАН.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Белявская ЛИ, Вьюшкова ВП. Донная фауна Волгоградского водохранилища. Труды Саратовского отд. ГОСНИОРХ. 1971;(10):93-106.
2. Бисерова ЛИ. Трематоды *Aporhynchus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги: Особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые. Диссертация. М.; 2005.
3. Бисерова ЛИ. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов. Искусственное воспроизводство ценных гидробионтов, акклиматизация и аквакультура. Труды ВНИРО. 2010;(148):137-141.
4. Быховская-Павловская ИЕ. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня. Паразитол. сб. Зоологического института АН СССР. 1940;8:99-130.
5. Быховская-Павловская ИЕ. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука; 1985.
6. Зусмановский ГС. Биология судака *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) Центральной части Куйбышевского водохранилища. Диссертация. Казань: КГУ; 1994.
7. Иванцев ВВ, Черногоренко МИ. Жизненный цикл *Rhipidocotyle illense* (Trematoda: Vucephalidae). Вестник зоологии. 1984;(2):66-70.
8. Кирпичникова НВ, Полянин ВО, Курбатова ИЕ, Черненко ЮД. Критерии оценки экологического состояния водосборов малых рек и выноса биогенных веществ в Ивановское водохранилище. Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2021;(6):81-105.
9. Коровчинский НМ, Котов АЮ, Неретина АН, Гарибян ПГ. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 2. М.: Товарищество научных изданий КМК; 2021.
10. Курина ЕМ. Особенности распространения чужеродных видов макрозообентоса в притоках волжских водохранилищ. В кн.: Экологический сборник 5: Труды молодых ученых Поволжья. Международная научная конференция. Тольятти: Кассандра; 2015. С. 209-215.
11. Курина ЕМ. Моллюски понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках. Вода: химия и экология. 2017;8(110):56-63.
12. Лазарева ВИ, Жданова СМ, Сабитова РЗ. Расселение восточно-азиатской копепо-

- ды *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Cyclopoidea) в бассейне р. Волги. Биология внутренних вод. 2022;(2):147-157.
13. Минеева ОВ. Материалы к фауне многоклеточных паразитов обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758 в Саратовском водохранилище. Российский паразитологический журнал. 2016;1:16-23.
 14. Михеев ВА. Видовой состав и распределение позвоночных в пойме среднего течения реки Большой Черемшан. Вестник Мордовского университета. 2007;(4):52-54.
 15. Онищенко ГГ, Черкасский БЛ, ред. Противоэпидемические мероприятия. Т. 1. Санитарные правила и методические документы. М.: ИНТЕРСЭН; 2006.
 16. Решетников ЮС, ред. Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука; 2002.
 17. Розенберг ГС. Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию. Тольятти: ИЭВБ РАН, Кассандра; 2009.
 18. Ройтман ВА, Цейтлин ДГ. Очерк биологии некоторых гельминтов, ассоциированных с окунем в озерных биоценозах. В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука; 1982.
 19. Рубанова МВ. Экологическая характеристика многовидовой ассоциации гельминтов окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) Саратовского водохранилища (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2011.
 20. Рубанова МВ. Мониторинг паразитов окуня в Саратовском водохранилище. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014;23(2):120-123.
 21. Рубанова МВ. Распространение апофаллеза у рыб Саратовского водохранилища. В кн.: Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики. Материалы XIII Международной научно-практической конференции: в 5 томах. Т. 2. Тольятти: ВУиТ; 2016. С. 113-116.
 22. Рубанова МВ. Фауна гельминтов окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 (Osteichthyes, Perciformes) р. Большой Черемшан (Куйбышевское водохранилище). Известия СНЦ РАН. 2016;8(5-3):489-492.
 23. Рубанова МВ. Гельминтофауна *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) в р. Большой Черемшан (Куйбышевское водохранилище). В кн.: Экологический сборник 8: Труды Всероссийской (с международным участием) научной конференции. Тольятти: «Анна»; 2021. С. 121-124.
 24. Семенов ДЮ. Трансформация фаунистических комплексов и экологических групп рыбного населения Средней Волги в условиях Куйбышевского водохранилища. В кн.: Природа Сибирского Поволжья. Сборник научных трудов XIII межрегиональной научно-практической конференции. Ульяновск; 2011. С. 207-212.
 25. Семенова НН, Иванов ВМ. Чайковые птицы как распространители апофаллеза рыб в дельте Волги и Северном Каспии. В кн.: Гельминтология сегодня: Проблемы и перспективы. Тезисы докладов научной конференции. Т. 2. М.; 1989. С. 95-96.
 26. Скарлато ОА, ред. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Паразитические многоклеточные. (Первая часть). Т. 2. Вып. 143. Л.: Наука; 1985.
 27. Скарлато ОА, ред. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Т. 3. Вып. 149. Л.: Наука; 1987.
 28. Судариков ВЕ, Шигин АА, Курочки ЮВ, Ломакин ВВ, Стенько РП, Юрлова НИ. Метатеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. М.: Наука; 2002.
 29. Терпугова НЮ. Влияние объема волжского стока на зараженность ранней молоди воблы некоторыми паразитическими организмами. В кн.: Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. Материалы VIII научно-практической конференции молодых ученых с международным участием. Москва; 2020. С. 134-137.
 30. Тютин АВ. Сезонная динамика зараженности окуневых рыб трематодой *Bunodera luciopercae* в условиях Рыбинского водохранилища. Биология внутренних вод. 1996;1:73-78.
 31. Тютин АВ, Пряничникова ЕГ, Морозова ДА. Особенности сообществ трематод у понтоазовского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) в Угличском и Рыбинском водохранилищах (бассейн Верхней Волги). Российский журнал биологических инвазий. 2023;16(4):104-117.

Общий список литературы/References

1. Beliauskaya LI, Vyushkova VP. [Bottom fauna of the Volgograd reservoir]. In: Trudy Saratovskogo Otdeleniya GOSNIORH. Saratov; 1971. Т. 10. p. 93-106. (In Russ.)
2. Biserova LI. [Trematodes *Apophallus muehlingi* and *Rossicotrema donicum* – Parasites of Fish in Volga Delta: Ecological Features and Ichthyoparasitoses Caused by Them. PhD Dissertation]. Moscow; 2005. (In Russ.)
3. Biserova LI. [Parasitological aspects of invasions of alien species. Artificial reproduction of valuable hydrobionts, acclimatization and aquaculture]. Trudy VNIRO. 2010;(148):137-141. (In Russ.)

4. Bykhovskaya-Pavlovskaya IYe. [The influence of age on changes in the parasite fauna of perch]. *Parazitologicheskii Sbornik Zoologicheskogo Instituta AN SSSR*. 1940;8:99-130. (In Russ.)
5. Bykhovskaya-Pavlovskaya IE. *Parazity Ryb. Rukovodstvo po Izucheniyu*. [Fish Parasites. Study guide]. Leningrad: Nauka; 1985. (In Russ.)
6. Zusmanovsky GS. [Biology of pike perch *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the central part of the Kuibyshev Reservoir]. PhD Theses. Kazan: KSU; 1994. (In Russ.)
7. Ivantsiv VV, Chernogorenko MI. [Life cycle of *Rhipidocotyle illense* (Trematoda: Bucephalidae)]. *Vestnik Zoologii*. 1984;(2):66-70. (In Russ.)
8. Kirpichnikova NV, Polianin VO, Kurbatova IE, Chernenko YD. [Criteria for assessing the ecological state of small river catchment areas and the removal of nutrients into the Ivankovskoye Reservoir]. *Vodnoye Khozyaystvo Rossii Problemy Tekhnologii Upravleniye*. 2021;(6):81-105. (In Russ.)
9. Korovchinsky NM, Kotov AYu, Neretina AN, Garibyan PG. *Vetvistousye Rakoobraznye (Crustacea: Cladocera) Severnoy Yevrazii Tom 2 [Cladocera of Northern Eurasia Vol 2]* Moscow: KMK; 2021. (In Russ.)
10. Kurina EM. [Features of the distribution of alien species of macrozoobenthos in the tributaries of Volga reservoirs]. In: *Ekologicheskii Sbornik 5: Trudy Molodykh Uchenykh Povolzhya*. Togliatti: Kassandra; 2015. P. 209-215. (In Russ.)
11. Kurina YeM. [Mollusks of the Ponto-Caspian and Ponto-Azov complexes in the reservoirs of the Middle and Lower Volga and their tributaries]. *Voda Khimiya i Ekologiya*. 2017;8(110):56-63. (In Russ.)
12. Lazareva VI, Zhdanova SM, Sabitova RZ. [Distribution of the East Asian copepod *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Cyclopoida) in the basin of the river Volga]. *Biologiya Vnutrennikh Vod*. 2022;(2):147-157. (In Russ.)
13. Mineyeva OV. [Materials related to fauna of multicellular parasites of the common pike *Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758 in Saratov Reservoir]. *Rossiyskiy Parazitologicheskii Zhurnal*. 2016;1:16-23. (In Russ.)
14. Mikheyev VA. [Species composition and distribution of vertebrates in the floodplain of the middle course of Bolshoy Cheremshan River]. *Vestnik Mordovskogo Universiteta*. 2007;(4):52-54. (In Russ.)
15. Onishchenko GG, Cherkassky BL, eds. *Protivoepidemicheskiye Meropriyatiya. T. 1. Sanitarnye Pravila i Metodicheskiye Dokumenty. [Anti-Epidemic Measures. Vol. 1. Sanitary Rules and Methodological Documents]*. Moscow: INTERSEN; 2006. (In Russ.)
16. Reshetnikov YS. ed. *Atlas Presnovodnykh Ryb Rossii. T. 2. [Atlas of Freshwater Fishes of Russia. Vol. 2]*. Moscow: Nauka; 2002. (In Russ.)
17. Rosenberg GS. *Volzhskiy Basseyn Na Puti k Ustoichivomu Rzvitiyu*. [Volga Basin: on the Way to Sustainable Development]. Togliatti: IEVB RAN, Kassandra; 2009. (In Russ.)
18. Roytman WA, Tseitlin DG. [Essay on the biology of some helminths associated with perch in lake biocenoses]. In: *Gelminty v Presnovodnykh Biotsenozakh*. Moscow: Nauka; 1982. (In Russ.)
19. Rubanova MV. [Ecological Characteristics of Multispecies Association of Perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) Helminths of Saratov Reservoir]. PhD Theses. Togliatti: IEVB RAN; 2011. (In Russ.)
20. Rubanova MV. [Monitoring of perch parasites in Saratov Reservoir]. *Samarskaya Luka Problemy Regionalnoy i Globalnoy Ekologii*. 2014;23(2):120-123. (In Russ.)
21. Rubanova MV. [Distribution of apophallosis in fish of Saratov reservoir]. In: *Tatishchevskiy Chteniya: Aktualnye Problemy Nauki i Praktiki. Materialy XIII Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii: v 5 Tomakh*. 2016. p. 113-116. (In Russ.)
22. Rubanova MV. [Helminthic fauna of perch *Perca fluviatilis* L., 1758 (Osteichthyes, Perciformes) in the river Bolshoy Cheremshan (Kuibyshev Reservoir)]. *Izvestiya SNTs RAN*. 2016;8(5-3):489-492. (In Russ.)
23. Rubanova MV. [Helminthic fauna of *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the river Bolshoy Cheremshan (Kuibyshev Reservoir)]. In: *Ekologicheskii Sbornik 8: Trudy Vserossiyskoy (s Mezhdunarodnym Uchastiyem) Nauchnoy Konferentsii*. Togliatti: Anna; 2021. P. 121-124. (In Russ.)
24. Semenov DYU. [Transformation of faunal complexes and ecological groups of the fish population of Middle Volga in the conditions of the Kuibyshev Reservoir]. In: *Priroda Simbirskogo Povolzhya Sbornik Nauchnykh Trudov XIII Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii*. Ulyanovsk; 2011. P. 207-212. (In Russ.)
25. Semenova NN, Ivanov VM. [Gull birds as distributors of fish apophallosis in the delta of Volga and in the Northern Caspian Sea]. In: *Gelmintologiya Segodnya: Problemy i Perspektivy Tezisy Dokladov Nauchnoy Konferentsii. Pt 2*. Moscow; 1989. P. 95-96. (In Russ.)
26. Scarlato OA, ed. *Opredelitel Parazitov Presnovodnykh Ryb Fauny SSSR. Tom 2. Paraziticheskiye Mnogokletochnye. [Key to Parasites of Freshwater Fish Fauna of the USSR. (Pt 1):2. Vol. 143. Parasitic Multicellulates]*. Leningrad: Nauka; 1985. (In Russ.)

27. Scarlato OA, ed. *Opredelitel Parazitov Presnovodnyh Ryb Fauny SSSR. Paraziticheskie mnogokletochnye. [Key to parasites of freshwater fish fauna of the USSR. Parasitic multicellular]. (Pt 2):3. Vol. 149. Leningrad: Nauka; 1987. (In Russ.)*
28. Sudarikov VE, Shigin AA, Kurochkiye YuV, Lomakin VV, Stenko RP, Yurlova NI. *Metatserkarii trematod – Parazity Presnovodnykh Gidrobiontov Tsentralnoy Rossii. T. 2. [Metacercariae of Trematodes as Parasites of Freshwater Aquatic Organisms in Central Russia. Vol. 2]. Moscow: Nauka; 2002. (In Russ.)*
29. Terpugova NYu. [The influence of Volga runoff volume on the infection of early juvenile roach with some parasitic organisms]. In: *Sovremennye Problemy i Perspektivy Razvitiya Rybohoziaystvennogo Kompleksa. Materialy VIII Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii Molodykh Uchenykh s Mezhdunarodnym Uchastiyem. Moscow; 2020. P. 134-137. (In Russ.)*
30. Tiutin AV. [Seasonal dynamics of infection of perch fish with the trematode *Bunodera luciopercae* in the conditions of Rybinsk Reservoir]. *Biologiya Vnutrennikh Vod. 1996;1:73-78. (In Russ.)*
31. Tiutin AV, Prianichnikova YeG, Morozova DA. [Features of trematode communities in the Ponto-Azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) in Uglich and Rybinsk Reservoirs (Upper Volga basin)]. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2023;16(4):104-117. (In Russ.)*
32. Dgebuadze YuYu. Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations. *Rus J Biol Invasions. 2014;5(2):61-64.*
33. Halmetoja A, Valtonen ET, Koskenniemi E. Perch (*Perca fluviatilis* L.) parasites reflect ecosystem conditions: a comparison of a natural lake and two acidic reservoirs in Finland. *Int J Parasitol. 2000;30(14):1437-1444.*
34. Ieshko EP, Novokhatskaya OV. Trends in succession of parasitofauna of fish of eutrophied water bodies. *J Ichthyol. 2008;48(8):665-670.*
35. Kurina EM, Seleznev DG. Analysis of the patterns of organization of species complexes of Ponto-Caspian and Ponto-Azovian macrozoobenthos in the Middle and Lower Volga reservoirs. *Rus J Biol Invasions. 2019;50(1):65-74.*
36. Kurina EM. Specific features of distribution of alien species of macrozoobenthos in the bays of reservoirs (by example of water bodies of the Middle and Lower Volga basins). *Rus J Biol Invasions. 2020;11(2):118-125.*
37. Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin *Z Parasitenkd. 1970;(33):194-210.*
38. Perova SN, Pryanichnikova EG, Tyutin AV. Expansion of the range of the black sea snail *Lithoglyphus naticoides* (c. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the upper Volga basin. *Inland Water Biol. 2018;11(2):234-235.*
39. Rubanova MV, Mukhortova OV. Ecological aspects of the formation of the helminth fauna of *Perca fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes) of the Usinsky BAY (Kuibyshev Reservoir, Russia). *IOP Conf Ser Earth Environ Sci 818. Bristol, 2021;12042.*
40. Slynko YV, Dgebuadze YY, Novitskiy RA, Kchristov OA. Invasions of alien fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian basin: composition, vectors, invasion routes, and rates. *Rus J Biol Invasions. 2011;2(1):49-59.*
41. Tyutin AV, Slynko YuV. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species specific trematoda in the Upper Volga basin. *Rus J Biol Invasions. 2010;1(1):45-49.*
42. Tyutin AV, Verbitsky VB, Verbitskaya TI, Medyantseva EN. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin. *Rus J Biol Invasions. 2013;4(1):54-59.*
43. Vilà M, Hulme PE. *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services. Heidelberg: Springer; 2017.*
44. Yakovlev VA, Akhmetzyanova NS, Yakovleva AV. Distributional patterns and size-weight parameters of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper reach of the Kuibyshev reservoir. *Rus J Biol Invasions. 2010;1(4):313-322.*
45. Zhikharev V, Vodeneeva E, Kudrin I, Gavrillo D, Startseva N, Kulizin P, Erina O, Tereshina M, Okhapkin A, Shurganova G. The species structure of plankton communities as a response to changes in the trophic gradient of the mouth areas of large tributaries to a lowland reservoir. *Water. 2023;15:74.*
46. Zhokhov AE, Pugacheva MN, Molodozhnikova NM, Berechikidze IA. Alien parasite species of the fish in the Volga River basin: A review of data on the species number and distribution. *Rus J Biol Invasions. 2019;10(2):136-152.*