

ДИНАМИКА ФАУНЫ ГЕЛЬМИНТОВ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА *PERCA FLUVIATILIS* (ACTINOPTERYGII: PERCIFORMES) И ЕЕ ВЗАИМОСВЯЗЬ С ЗООПЛАНКТОНОМ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «САМАРСКАЯ ЛУКА» (РОССИЯ)

М. В. Рубанова¹, О. В. Мухортова^{1,2}, Н. Я. Поддубная³

¹Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Россия

e-mail: rubanova-ievb@mail.ru

²Тольяттинский государственный университет, Россия

e-mail: muhortova-o@mail.ru

³Череповецкий государственный университет, Россия

e-mail: poddoubnaia@mail.ru

Поступила: 24.08.2019. Исправлена: 22.11.2019. Принята к опубликованию: 24.11.2019.

Исследована фауна гельминтов пищеварительного тракта *Perca fluviatilis* (Perciformes) водоемов национального парка «Самарская Лука» (Россия) в период 1990–2016 гг. В начале 1990-х гг. у *P. fluviatilis* зарегистрировано девять видов кишечных гельминтов. Жизненные циклы 78% из них были связаны с организмами зоопланктона. Обнаружены корреляционные связи между зараженностью рыб отдельными видами гельминтов и численностью организмов зоопланктона. К 2012–2016 гг. доля паразитов, ассоциированных с зоопланктоном, уменьшилась до 67%. Из состава гельминтов, обнаруженных у *P. fluviatilis* в период 1990–1992 гг., к настоящему времени сохранилось семь видов. С 1996 г. обнаружено 12 новых паразитов, в том числе два чужеродных. Установлена двукратная смена вида-доминанта в 1990-х гг. В настоящее время к исторически сложившемуся набору факторов добавился новый. Это вселение, натурализация и включение чужеродных видов гидробионтов в трофические цепи ихтиоценоза и паразитарные системы исследованных водных объектов. Состав гельминтов окуня адекватно отображает особенности экологии хозяина и изменения, произошедшие в водоемах за 30-летний период времени. Определены тенденции структурно-функциональной перестройки экосистемы, обусловленной вселением чужеродных видов и сопряженной с этим коррекцией трофических связей рыб. Прогнозируется изменение стратегии поведения рыб, наращивание численности и более активное участие видов-вселенцев (рыбы, моллюски, паразиты) в трофических цепях водоемов национального парка «Самарская Лука», связанных с водохранилищем, расширение круга потребителей/хозяев чужеродных паразитов.

Ключевые слова: веслоногие ракообразные, ветвистоусые ракообразные, паразиты рыб, трансформация водных экосистем, чужеродные виды

Введение

Национальный парк «Самарская Лука» (Россия) расположен на территории, образованной излучиной Волги в ее среднем течении и Усинским заливом Куйбышевского водохранилища, где река делает дугу протяженностью более 200 км, направленную на восток, затем на юго-запад. Национальный парк «Самарская Лука» располагается на территории пяти административных образований и является природным участком, представляющим универсальную научную, экологическую и эстетическую ценность (Государственный доклад..., 2012). Географическое положение и климатические особенности, сочетание наземных, прибрежных и водных экосистем определяют уникальность этого фаунистического комплекса. Для территории национального парка «Самарская Лука» характерно большое разнообразие местообитаний, в том числе внутренние водоемы и 100-метровая буферная зона акватории Саратовского и Куйбышевского водохранилищ, где заре-

гистрировано 54 вида рыб (Доклад..., 2019). Основными направлениями научных исследований на территории национального парка «Самарская Лука» являются инвентаризация биоты, изучение динамических процессов в природных комплексах. Эволюционные и антропогенные сукцессии в водных биоценозах можно анализировать через видовое разнообразие биотических сообществ, в том числе через состав паразитических организмов (Румянцев, 1996). Гельминты рыб, имеющие сложный цикл развития, адекватно отображают изменения в биоценозе водоемов — динамику численности и биомассы зоопланктона и зообентоса, зарастание литоральной зоны, изменения в составе ихтиоценоза (Ieshko & Novokhatskaya, 2008; Аникиева и др., 2016). Наличие тех или иных паразитов в рыбах свидетельствует о составе сообществ зоопланктона и макрозообентоса, организмы которых являются промежуточными хозяевами паразитов (Ройтман, Цейтлин, 1982; Бурякина, 1995; Шабунин, Радченко 2012). Па-

разиты рыб являются индикаторами, показывающими распределение в разных частях акватории водоема видов планктона и бентоса (Радченко, 2002), представляют интерес как один из тестов для оценки экологии хозяев и состояния водоемов (Halmetoja et al., 2000; Аникиева и др., 2016).

Речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, обитающий в водоемах национального парка «Самарская Лука», является широко распространенным палеарктическим видом. Вид интродуцирован в водоемы Австралии (Arthington & McKenzie, 1997), Новой Зеландии (Closs et al., 2003) и других территорий. В бассейне Саратовского и Куйбышевского водохранилищ *P. fluviatilis* встречается повсеместно в разнообразных биотопах, в основном придерживается зоны макрофитов (Евланов и др., 1998). Особенности его биологии и экологии изучены (Решетников, 2002; Couture & Pyle, 2015; Смирнов, Смирнова, 2019). Молодь потребляет исключительно зоопланктон, с возрастом рыбы переходят на смешанное питание (планктонные ракообразные, макрозообентос, молодь рыб), в пищевом спектре крупных особей преобладает рыба (Никольский, 1950; Завьялов и др., 2007; Родионова, Дудакова, 2012). Фауна паразитов *P. fluviatilis* хорошо исследована в разнотипных водоемах Европы (Shukerova et al., 2010; Behrmann-Godel, 2013; Bielat et al., 2015). К важным факторам, определяющим состав фауны гельминтов рыб, относятся размерная / возрастная структура популяции хозяина (Francová & Ondračková, 2014; Kamiya et al., 2014; Aydoğdu et al., 2015), спектр питания рыб и состояние кормовой базы (Lafferty, 2012; Gavrilov & Goskova, 2018), сезонные изменения температурного режима водоема, экологии хозяев и паразитов (Шульман и др., 1974; Karvonen et al., 2005; Paull et al., 2012). Исследования многолетней динамики заражения рыб паразитами (видовой состав, обилие) позволяют определить степень и характер изменчивости фауны гельминтов во времени (Schade et al., 2015; Gavrilov & Goskova, 2018). Состав кишечных гельминтов *P. fluviatilis* в районе исследований в 1990–1992 гг. был представлен девятью видами (Бурякина, 1995). По данным Guillard et al. (2006), активное питание *P. fluviatilis* планктонными ракообразными приводит к значимому снижению их численности в водоеме, что негативно отражается на структуре сообщества зоопланктона. Большая часть (78%) кишечных гельминтов *P. fluviatilis* в начале 1990-х гг. была ассоциирована с ветвистоу-

сыми и веслоногими ракообразными (Бурякина, 1995). В ряде случаев изменения в зараженности *P. fluviatilis* гельминтами связывают в первую очередь именно с характеристиками зоопланктона (Казаков и др., 2010).

К настоящему времени в экосистеме Саратовского водохранилища произошли изменения, связанные с вселением чужеродных видов гидробионтов в сообщества фито- и зоопланктона, макрозообентоса, рыб и паразитов (Евланов и др., 2013; Sabitova et al., 2018). За последние два десятилетия количество новых видов паразитов, зарегистрированных в бассейне Волги, увеличилось в три раза (Zhokhov et al., 2019). Резкое увеличение числа паразитов-вселенцев связано, в свою очередь, с ростом числа чужеродных видов рыб и беспозвоночных, служащих окончательными и промежуточными хозяевами паразитов. Инвазионные виды воздействуют на экосистемы в целом, изменяя среду обитания и включаясь в трофические связи организмов (Vilà & Hulme, 2017; Perova et al., 2019). До настоящего времени не анализировали связь зараженности гельминтами *P. fluviatilis* с динамикой видов планктонных ракообразных в водоемах национального парка «Самарская Лука» и связанной с ними буферной зоне Саратовского водохранилища. Изучение таких взаимосвязей необходимо для понимания закономерностей трофических и других взаимодействий между различными биологическими компонентами в водных экосистемах. Сведения о зараженности гельминтами планктонных беспозвоночных в районе исследований недостаточны (Томиловская, 1998). Принципиальный ход жизненных циклов типичных паразитов *P. fluviatilis* известен (Скарлато, 1987; Пугачев, 2002, 2003а,б), приведены современные данные (Соколов и др., 2013; Минеева, 2018).

Цель работы – анализ многолетних (1990–2016 гг.) данных о составе и обилии гельминтов пищеварительного тракта *P. fluviatilis* в водоемах национального парка «Самарская Лука» и связанной с ними буферной зоне Саратовского водохранилища для выявления возможных изменений в экологии рыб и экосистеме в целом. В задачи исследования входило изучение видовой структуры и количественных характеристик инвазии *P. fluviatilis* кишечными гельминтами; выявление взаимосвязи параметров заражения хозяина с рядом гидробиологических данных (численность аборигенных видов планктонных ракообразных, температурный режим водоема).

Материал и методы

Материал для работы собран на омывающем юго-западную часть территории национального парка «Самарская Лука» правобережном участке Саратовского водохранилища, протоке Студеный Ерик, оз. Мелкое Гусиное (водные объекты расположены вблизи с. Мордово 53.1000 N, 49.2700 E) круглогодично в 1996–1997 гг., в январе – феврале 2009 г., в мае – сентябре / октябре 2002 г., 2012–2016 гг. Буферная зона Саратовского водохранилища и выбранные водоемы образуют единую систему: протока Студеный Ерик, в устье которой отловлены особи *P. fluviatilis*, является притоком водохранилища. Оз. Мелкое Гусиное во время половодья и паводков затапливается его водами. В 1996–1997 гг. отлов рыбы осуществляли ставными сетями с ячейей $\times 30$, $\times 40$, $\times 45$ мм и поплавочной удочкой, с 2002 г. – поплавочной удочкой и спиннингом. Выборки *P. fluviatilis* на 80–85% представлены особями с длиной тела 50–250 мм, важным компонентом рациона которых являются организмы зоопланктона (Рубанова, 2003а). Паразитов фиксировали и обрабатывали общепринятыми методами, длину рыб измеряли от конца рыла до конца чешуйного покрова (Быховская-Павловская, 1985). Методом неполного паразитологического вскрытия исследовано 1133 экз. рыб (табл. 1).

Дополнительно обработаны паразитологические (1990–1992 гг.) данные по 1579 экз. *P. fluviatilis* (табл. 1) и гидробиологические (1990–2002 гг.) данные архива Института экологии Волжского бассейна РАН.

Прижизненную окраску паразитов производили слабым раствором нейтрального красного. Видовую принадлежность паразитов определяли по соответствующему справочнику (Скарлато, 1987). Систематика гельминтов приведена в соответствии с сайтом Fauna Europaea (<https://fauna-eu.org/>). Для молодых форм Cestoda, Trematoda, Nematoda видовая идентификация затруднена, вследствие чего паразиты не определены до вида и обозначены как «sp.». Сведения о жизненных циклах паразитов, представляющих основу фауны кишечных гельминтов *P. fluviatilis*, взяты из литературных источников (Скарлато, 1987; Куперман и др., 1997; Соколов и др., 2013). Сведения о промежуточных хозяевах сопутствующих видов гельминтов (Мозговой и др., 1968; Супряга, Мозговой, 1974; Пугачев, 2003а), в том числе чужеродных (Стень-

ко, 1976; Пугачев, 2002) и прочих паразитов (Пугачев, 2002, 2003б) также приведены по соответствующим литературным данным. Литературные данные о жизненных циклах гельминтов, содержащие сведения о зараженности планктонных ракообразных, использованы для проведения корреляционного анализа в данной работе.

С 2009 г. проводили сбор проб зоопланктона в поверхностном (0.5 м) слое мерным цилиндром в зарослях высшей водной растительности. Через планктонный сачок из сита с ячейей 64 мкм процеживали 30 л воды, фиксировали 96% этиловым спиртом. Камеральную обработку осуществляли по стандартной методике (Салазкин и др., 1984; Rogers & Thorp, 2019). Для видовой идентификации зоопланктона использовали определители (Kotov & Bekker, 2016; Sinev, 2014; Rogers & Thorp, 2019). Производили измерения температуры воды ($^{\circ}\text{C}$).

В качестве характеристик зараженности *P. fluviatilis* гельминтами использовали общепринятые в паразитологии индексы: экстенсивность инвазии (ЭИ, %) – процентная доля заражения хозяина паразитами одного вида и общий индекс обилия (экз.) – средняя численность паразитов данной группы (кишечные гельминты) в особях хозяина (Беклемишев, 2009). Характеристику сообщества зоопланктона давали по процентной доле от общей численности (N, %) и встречаемости (Pв, %). Анализировали взаимосвязь паразитов *P. fluviatilis* с видами зоопланктона, распространенными только в Саратовском водохранилище в районе исследований. Данные в таблицах представлены в виде $x \pm SD$ (среднее \pm стандартное отклонение). В программе Statistica 8.0 были рассчитаны: 1. критерий Краскела-Уоллиса (непараметрический дисперсионный анализ) для сравнения средних значений; 2. дендрограмма сходства состава фауны гельминтов методом Weighted pair-group centroid (median) на основании коэффициента Серенсена (при уровне значимости 50%); 3. тест Манна-Уитни (U, $p < 0.05$) для сравнения двух независимых выборок; 4. коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0.05$); 5. анализ Planned Contrasts for One-Way ANOVA (F, $p < 0.05$) без графического представления в тексте (Herve & Williams, 2010; Грибовский и др., 2016); критерий Шапиро-Уилка (SW-W, p) для проверки гипотезы «случайная величина распределена нормально» как эффективный показатель проверки нормальности. В программе R 3.3.2 различия

между значениями суммарного индекса обилия в группах определяли с помощью теста Тьюки, где различия считались значимыми при $p < 0.05$ (Мастицкий, Шитиков, 2014).

Результаты

В исследованных водных объектах национального парка «Самарская Лука» у *P. fluviatilis*

с 1990 по 2016 гг. обнаружено 19 гельминтов пищеварительного тракта (16 паразитов определены до вида), относящихся к четырем таксономическим группам: Cestoda – четыре вида, Trematoda – семь видов, Nematoda – пять видов, Acanthocephala – три вида (табл. 2). Видовая идентификация затруднена для трех таксонов: Cestoda sp., Trematoda sp., Nematoda sp.

Таблица 1. Выборка *Perca fluviatilis* в водоемах Саратовского водохранилища
Table 1. Sampling of *Perca fluviatilis* in the water bodies of the Saratov reservoir

Водоем	Год и количество исследованных особей <i>P. fluviatilis</i> , экз.											
	архивные данные			оригинальные данные								
	1990	1991	1992	1996	1997	2002	2009	2012	2013	2014	2015	2016
Участок водохранилища	341	801	318	296	200	204	20	33	62	38	42	10
Студеный Ерик	34	56	29	32	28	32	15	15	35	21	20	7
Мелкое Гусиное	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	13	0
Общее количество окуней, экз.	375	857	347	328	228	236	35	48	97	69	75	17

Таблица 2. Гельминты пищеварительного тракта *Perca fluviatilis*, ассоциированные с зоопланктоном
Table 2. Helminths of the digestive tract of *Perca fluviatilis* associated with zooplankton

Вид гельминта		Годы			Виды зоопланктона – промежуточные хозяева паразита
		1990–1992	1996–2009	2012–2016	
1		2	3	4	5
Cestoda	<i>Proteocephalus percae</i> (Muller, 1780)	+	+	+	<i>Cyclops strenuus strenuus</i> Fischer, 1851, <i>Cyclops vicinus</i> Ulanin, 1875, <i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901, <i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851), <i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857), <i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820), <i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857), <i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)
	<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	+	+	+	<i>Cyclops vicinus</i> , <i>Microcyclops varicans</i> (Sars, 1863), <i>Eudiaptomus graciloides</i>
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934	-	-	+	<i>Cyclops st. strenuus</i> , <i>C. vicinus</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i> , <i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863), <i>Eucyclops serrulatus</i>
Trematoda	<i>Bucephalus polymorphus</i> von Baer, 1827	-	+	-	*
	<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845)	-	+	+	*
	<i>Bunodera luciopercae</i> (Muller, 1776)	+	+	+	<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776), <i>Eudiaptomus graciloides</i> , <i>Daphnia</i> (<i>Daphnia</i>) <i>pulex</i> (Leydig, 1860), <i>Daphnia</i> (<i>Daphnia</i>) <i>galeata</i> Sars, 1864, <i>Daphnia</i> (<i>Daphnia</i>) <i>cucullata</i> Sars, 1862, <i>Eurycercus</i> (<i>Eurycercus</i>) <i>lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776), <i>Thermocyclops oithonoides</i> , <i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)
	<i>Nicolla skrjabini</i> (Iwanitzky, 1928)	-	-	+	*
	<i>Allocreadium transversale</i> (Rudolphi, 1802),	-	+	-	*
	<i>Sphaerostomum globiporum</i> (Rudolphi, 1802)	-	+	-	*
Nematoda	<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	+	+	+	<i>Mesocyclops leuckarti</i> , <i>Megacyclops viridis</i>
	<i>Camallanus truncatus</i> (Rudolphi, 1814)	+	+	+	
	<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	+	+	+	<i>Cyclops strenuus</i> , <i>Megacyclops viridis</i> , <i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)
	<i>Contraecum microcephalum</i> (Rudolphi, 1819)	-	-	+	<i>Thermocyclops oithonoides</i> , <i>Diacyclops bicuspidatus</i>
Acanthocephala	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	-	+	+	*
	<i>Echinorhynchus cinctulus</i> Porta, 1905	+	-	-	*
	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Muller, 1776)	+	+	+	*

Примечание: приведены оригинальные данные по видам паразитов, согласующиеся с литературными источниками; – = вид паразита отсутствует; + = вид паразита присутствует; * = планктонные ракообразные не участвуют в жизненном цикле паразита; в пятом столбце в качестве промежуточных хозяев паразитов указаны виды зоопланктона, распространенные только в Саратовском водохранилище в районе исследований.

Состав гельминтов пищеварительного тракта *P. fluviatilis* в 1990–1992 гг. по нашим данным представлен восемью видами, жизненные циклы шести из них (75%) были связаны с организмами зоопланктона. По данным Бурякиной (1995), у *P. fluviatilis* в районе исследований в 1990–1992 гг. отмечена еще нематода *Cucullanellus minutus* (Rudolphi, 1819), но нами паразит не зарегистрирован. Цикл развития гельминта недостаточно изучен, известно, что он реализуется с участием планктонных ракообразных (Скарлато, 1987). С учетом оригинальных и литературных данных у *P. fluviatilis* в начале 1990-х гг. обнаружено девять видов кишечных гельминтов, жизненные циклы семи из которых (78%) включают планктонных ракообразных. С 1996 по 2009 гг. жизненные циклы 6 из 12 определенных до вида паразитов (50%) осуществлялись с участием ветвистоусых и веслоногих ракообразных (табл. 2). В период 2012–2016 гг. доля гельминтов, ассоциированных с зоопланкто-

ном, увеличилась до 67% (8 из 12 определенных до вида паразитов) (табл. 2).

Сравнение состава фауны гельминтов *P. fluviatilis* разнотипных по экологическим условиям водных объектов (буферный участок водохранилища, протока, озеро) с помощью критерия Краскела-Уоллиса ($H = 0.25$, $df = 1$, $p = 0.62$) позволило сделать вывод об отсутствии значимых различий, так как эти водоемы имеют постоянную (протока Студеный Ерик) или сезонную (оз. Мелкое Гусиное) связь с Саратовским водохранилищем. Сходство (коэффициент Серенсена) состава фауны кишечных гельминтов *P. fluviatilis* в разнотипных водоемах было высоким (62–100%), что также указывало на взаимный обмен видами и определенное сходство экологических условий. Аналогичная картина высокого сходства (82–100%) отмечается в ряде лет в составе фауны гельминтов, но при этом кластерный анализ позволил условно выделить две основные группы данных (рис. 1).

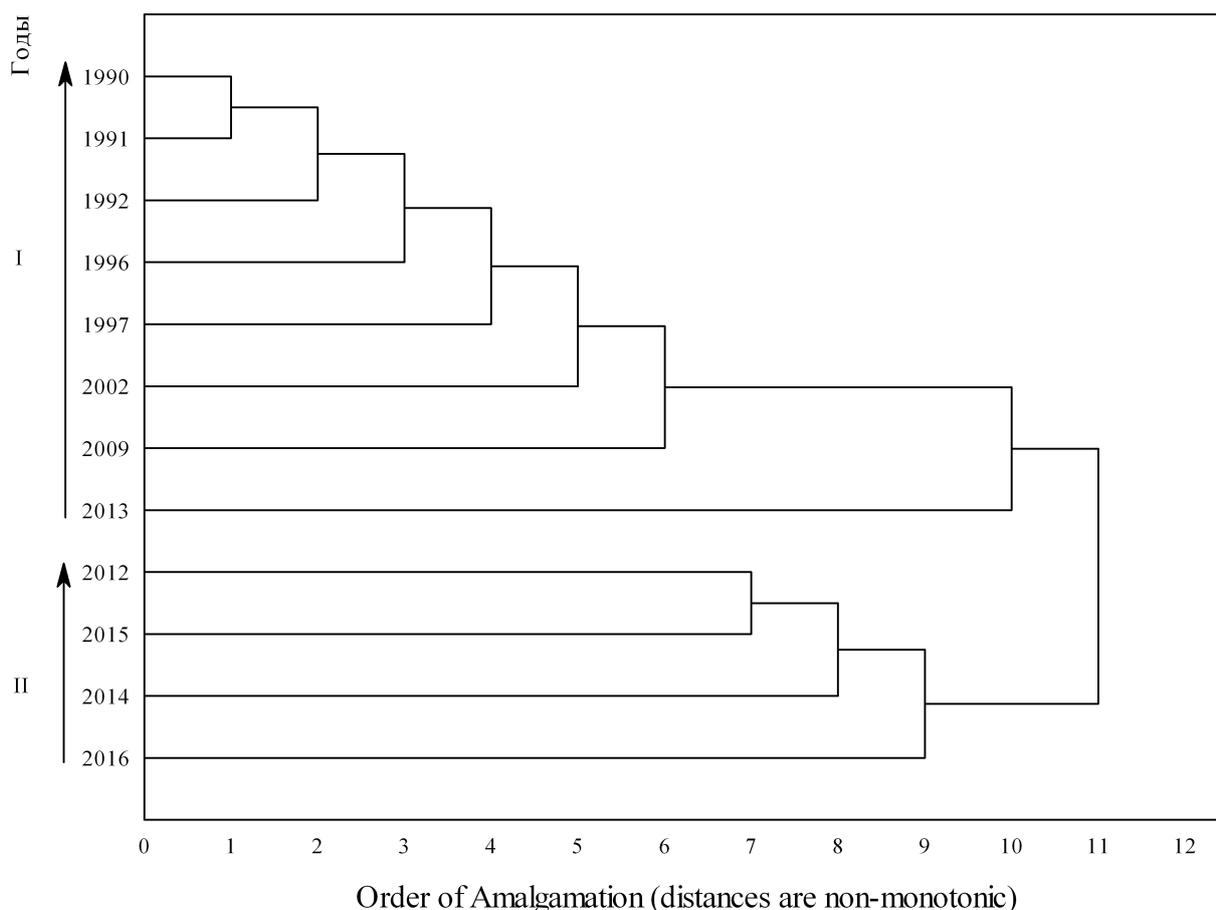


Рис. 1. Дендрограмма сходства структуры ассоциаций гельминтов *Perca fluviatilis* Саратовского водохранилища: по оси абсцисс – порядок объединения, по оси ординат – годы исследования гельминтов, I и II – наиболее крупными сравнительно однородными группами.

Fig. 1. Dendrogram of the similarity of the structure of associations of helminths of *Perca fluviatilis* in the Saratov reservoir: along the abscissa axis – the order of association, along the ordinate axis – the years of research of helminths, I and II – largest relatively homogeneous groups.

В первую группу вошли 1990–2013 гг., в которые отмечено максимальное количество видов гельминтов (~ 16 из всего списка паразитов), в том числе, все основные – *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776), *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814), *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776), *Acanthocephalus lucii* (Muller, 1776), *Proteocephalus percae* (Muller, 1780), сопутствующие – *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781), *Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845), *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779), редкие – *Allocreadium transversale* (Rudolphi, 1802), *Neoechinorhynchus rutili* (Muller, 1780), *Vucephalus polymorphus* von Baer, 1827, *Echinorhynchus cinctulus* Porta, 1905, Cestoda sp., Nematoda sp. и единичные паразиты, встречающиеся в отдельные годы – *Sphaerostomum globiporum* (Rudolphi, 1802), Trematoda sp. Во вторую группу вошли 2012–2016 гг., когда состав кишечных гельминтов представлен основными видами, из группы сопутствующих

видов исключен *Triaenophorus nodulosus*, трематода *Rhipidocotyle campanula* поменяла свой статус на редкий (в отдельные годы – единичный), уменьшилось количество редких и единично встречающихся видов. В то же время в эти годы состав гельминтов *P. fluviatilis* пополнился двумя чужеродными видами (*Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934) и аборигенной, но ранее не отмеченной у *P. fluviatilis* нематодой *Contracaecum microcephalum* (Rudolphi, 1819). Данные 2013 г. на дендрограмме рис. 1 отнесены к первой группе за счет изменений в группе основных видов (исключена нематода *Camallanus truncatus*) и единичных видов (зарегистрирована чужеродная цестода *Bothriocephalus acheilognathi*).

В составе гельминтов пищеварительного тракта *P. fluviatilis* условно выделены четыре группы видов: основные, сопутствующие, редкие и единичные (табл. 3).

Таблица 3. Экстенсивность инвазии (%) *Perca fluviatilis* гельминтами пищеварительного тракта ($x \pm SD$)*
Table 3. The invasion rate (%) of *Perca fluviatilis* with the helminths of the digestive tract ($x \pm SD$)*

Статус видов	Вид гельминта	Год					
		1990–2009 **	2012	2013	2014	2015	2016
Основные	<i>B. luciopercae</i>	45.5 ± 3.49	47.92 ± 7.27	29.90 ± 4.63	34.78 ± 5.76	49.33 ± 5.81	47.06 ± 12.48
	<i>C. lacustris</i>	40.8 ± 3.18	72.92 ± 6.48	56.7 ± 4.35	42.03 ± 5.99	56.0 ± 5.77	52.94 ± 12.48
	<i>C. truncatus</i>	33.9 ± 3.00	12.50 ± 4.82	0	1.45 ± 1.45 ^c	5.33 ± 2.61 ^c	5.88 ± 5.88 ^c
	<i>A. lucii</i>	24.4 ± 3.07	6.25 ± 3.53	5.15 ± 2.26	21.74 ± 5.01	18.67 ± 4.53	11.76 ± 8.05
	<i>P. percae</i>	11.3 ± 2.15	6.25 ± 3.53	8.25 ± 2.81	15.94 ± 4.44	20.00 ± 4.65	17.65 ± 9.53
Сопутствующие	<i>T. nodulosus</i>	5.2 ± 1.09	0	2.06 ± 1.45 ^p	0	0	0
	<i>R. campanula</i>	2.8 ± 0.79	10.42 ± 4.46	8.25 ± 2.81	0	1.53 ± 1.31 ^p	0
	<i>R. acus</i>	0.7 ± 0.41	4.17 ± 2.92	9.28 ± 2.96	1.45 ± 1.45	4.0 ± 2.28	5.88 ± 5.88
	<i>N. skrjabini</i>	0	4.17 ± 2.92	3.09 ± 1.77	7.25 ± 3.14	12.00 ± 3.78 ^o	0
	<i>C. microcephalum</i>	0	56.25 ± 7.24	42.27 ± 5.04	31.88 ± 5.65	16.00 ± 4.26	17.65 ± 9.53
Редкие	<i>A. transversale</i>	1.3 ± 0.69	0	0	0	0	0
	Cestoda	1.1 ± 0.61	0	1.03 ± 1.03	1.45 ± 1.45	0	0
	<i>N. rutili</i>	0.8 ± 0.46	0	1.03 ± 1.03	0	0	0
	<i>B. polymorphus</i>	0.7 ± 0.45	0	0	0	0	0
	<i>E. cinctulus</i>	0.4 ± 0.37	0	0	0	0	0
	Nematoda	0	0	0	1.45 ± 1.45	0	5.88 ± 5.88
Единичные	<i>S. globiporum</i>	0.4 ± 0.37	0	0	0	0	0
	Trematoda	0.3 ± 0.27	0	0	0	0	0
	<i>B. acheilognathi</i>	0	0	1.03 ± 1.03	0	0	0

Примечание: * – повторность данных в табл. 1, ** – приведено общее среднее значение экстенсивности инвазии за 1990–1992, 1996, 1997, 2002, 2009 гг., меняющие статус виды: О – основные, С – сопутствующие, Р – редкие.

В 1990–1992 гг. к группе основных видов отнесены паразиты, имеющие наиболее высокие показатели заражения, использующие *P. fluviatilis* в качестве окончательного хозяина, ежегодно заражающие его. Сопутствующие виды представлены паразитами, использующими *P. fluviatilis* в основном как дополнительного (синоним: второй промежуточный) хозяина. Степень инвазии ими рыб ниже, чем у основных (экстенсивность заражения 0.7–5.2%). Отмечены в популяции хозяина ежегодно. Средние значения показателей заражения хозяина редкими видами несколько ниже, чем сопутствующими (экстенсивность заражения 0.4–1.3%), в межгодовом аспекте регистрируются в популяции *P. fluviatilis* нерегулярно. Единичные виды могут использовать *P. fluviatilis* в качестве факультативного окончательного хозяина, достигая в нем зрелости. Они отмечены в 1–2 особях хозяина только один раз за весь период исследований. В настоящее время (2012–2016 гг.) значения экстенсивности инвазии основных, сопутствующих видов значительно отличаются от первоначальных: экстенсивность инвазии *Contra-caecum microcephalum* 16–56% (табл. 3).

В период 1996–2009 гг. у *P. fluviatilis* зарегистрировано 14 видов гельминтов, 12 из которых определено до вида (табл. 2). Основу фауны гельминтов составляли пять видов (36%): *Camallanus lacustris*, *Camallanus truncatus*, *Bunodera luciopercae*, *Acanthocephalus lucii*, *Proteocephalus percae* (табл. 3). Циклы развития 4 из них (29%) реализуются с обязательным участием планктонных ракообразных – промежуточных хозяев паразитов (табл. 2). Уровень заражения *P. fluviatilis* гельминтами всех основных и сопутствующих видов связан с размерно-возрастной структурой популяции хозяина. Степень инвазии *P. fluviatilis* 4 основными видами, заражение которыми связано с зоопланктоном – *Camallanus lacustris*, *C. truncatus*, *Bunodera luciopercae*, *Proteocephalus percae* (табл. 3) – увеличивается по мере роста рыб. Зараженность скребнем *Acanthocephalus lucii* уменьшается при увеличении размеров тела хозяина вследствие ослабления его трофических связей с бентическими ракообразными (*Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758)) на фоне более активного питания рыбой. Полный состав основных и сопутствующих видов складывается у особей размерной группы 101–150 мм и сохраняется до достижения хозяином размеров тела 250 мм. Переход особей более крупного размера на преимущественное питание рыбой определяет увеличение в целом зараженности гельминтами, инвазия

которыми связана с ихтиофагией. Редкие и единичные виды паразитов поступают в популяцию *P. fluviatilis* при размерах тела рыб более 100 мм.

В фауне кишечных гельминтов *P. fluviatilis* в разные годы доминировали паразиты, относящиеся к разным таксонам, но ассоциированные с зоопланктоном: в 1990 г. – нематода *Camallanus truncatus*, в 1991–1992 гг. – трематода *Bunodera luciopercae*, с 1996 г. по настоящее время – нематода *C. lacustris*. Среди основных видов наибольшим колебаниям в межгодовом аспекте подвержена зараженность рыб *Camallanus truncatus*, *Acanthocephalus lucii* и *Proteocephalus percae*. Экстенсивность инвазии *P. fluviatilis* первоначальным доминантом (*Camallanus truncatus*) стабильно снижалась с 1991 по 2013 гг., в 2014 г. – достигла минимума, в настоящее время вид относится к сопутствующим (табл. 3).

Основные виды гельминтов, связанные с зоопланктоном

Встречаемость промежуточных хозяев *Camallanus lacustris* и *C. truncatus*, веслоногих ракообразных *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) (78.61 ± 5.45) и *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820) (56.95 ± 6.11), высока (табл. 2). Отмечена прямая положительная связь зараженности речного окуня *Camallanus lacustris* с увеличением долей численности циклопов *Mesocyclops leuckarti* ($r = 0.87$, $U = 62.5$, $p < 0.05$) и *Megacyclops viridis* ($r = 0.97$, $U = 54$, $p < 0.05$), достоверность значений сравниваемых выборок высока и составляет 82% (рис. 2, табл. 2, табл. 3).

Взаимосвязь экстенсивности инвазии *P. fluviatilis* нематодой *Camallanus truncatus* с обилием циклопов отрицательная ($r = -0.67$, $U = 31$, $p < 0.01$; $r = -0.77$, $U = 42$, $p < 0.05$, соответственно), достоверность значений в сравниваемых выборках высока и составляет 95% (рис. 3, табл. 2, табл. 3).

С помощью однофакторного анализа Planned Contrasts также выявлена статистически достоверно значимая зависимость экстенсивности инвазии *P. fluviatilis* нематодами от долей численности веслоногих ракообразных: *Camallanus lacustris* – *Mesocyclops leuckarti* ($F = 2.11$, $p < 0.05$) и *Megacyclops viridis* ($F = 9.94$, $p < 0.05$); *C. truncatus* – *M. leuckarti* ($F = 10.11$, $p < 0.05$) и *M. viridis* ($F = 7.77$, $p < 0.05$) (табл. 2, табл. 3). Достоверность значений в сравниваемых выборках высока и составляет 96%. Следовательно, полученные с помощью анализа Planned Contrasts данные подтверждают рассчитанные ранее среднестатисти-

ческие зависимости экстенсивности инвазии *P. fluviatilis* нематодами *Camallanus lacustris* и *C. truncatus* от доли численности ассоциированных с ними видов зоопланктона (*Mesocyclops leuckarti* и *M. viridis*). Критерий Шапиро-Уилка также указывает на нормальность распределения между статистически значимой зависимостью экстен-

сивности инвазии (%) *P. fluviatilis* нематодами от долей численности веслоногих ракообразных: *Camallanus lacustris* – *Mesocyclops leuckarti* (SW-W = 0.884, p = 0.0986) и *Megacyclops viridis* (SW-W = 0.9035, p = 0.1758); *C. truncatus* – *M. leuckarti* (SW-W = 0.9271, p = 0.3506) и *M. viridis* (SW-W = 0.9104, p = 0.2162).

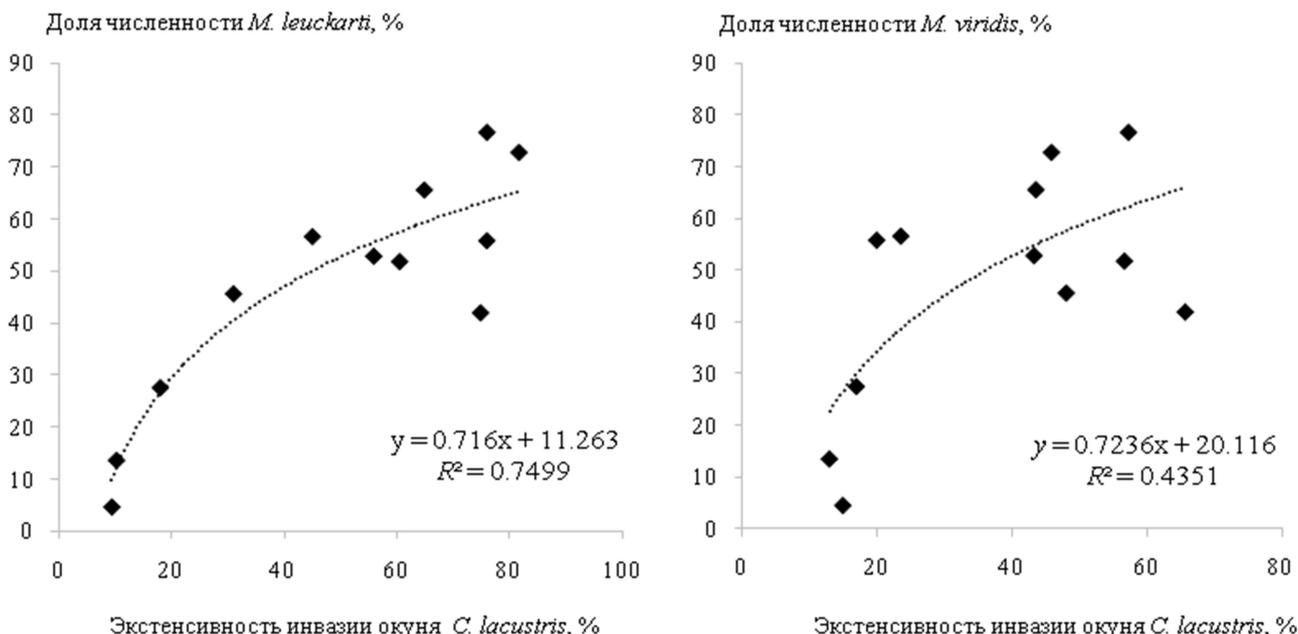


Рис. 2. Взаимосвязь экстенсивности инвазии (%) *Perca fluviatilis* нематодой *Camallanus lacustris* и доли численности (%) веслоногих ракообразных (*Mesocyclops leuckarti* и *Megacyclops viridis*).

Fig. 2. Relationship between the invasion rate (%) of *Perca fluviatilis* by the nematode *Camallanus lacustris* and the abundance proportion (%) of copepods (*Mesocyclops leuckarti* and *Megacyclops viridis*).

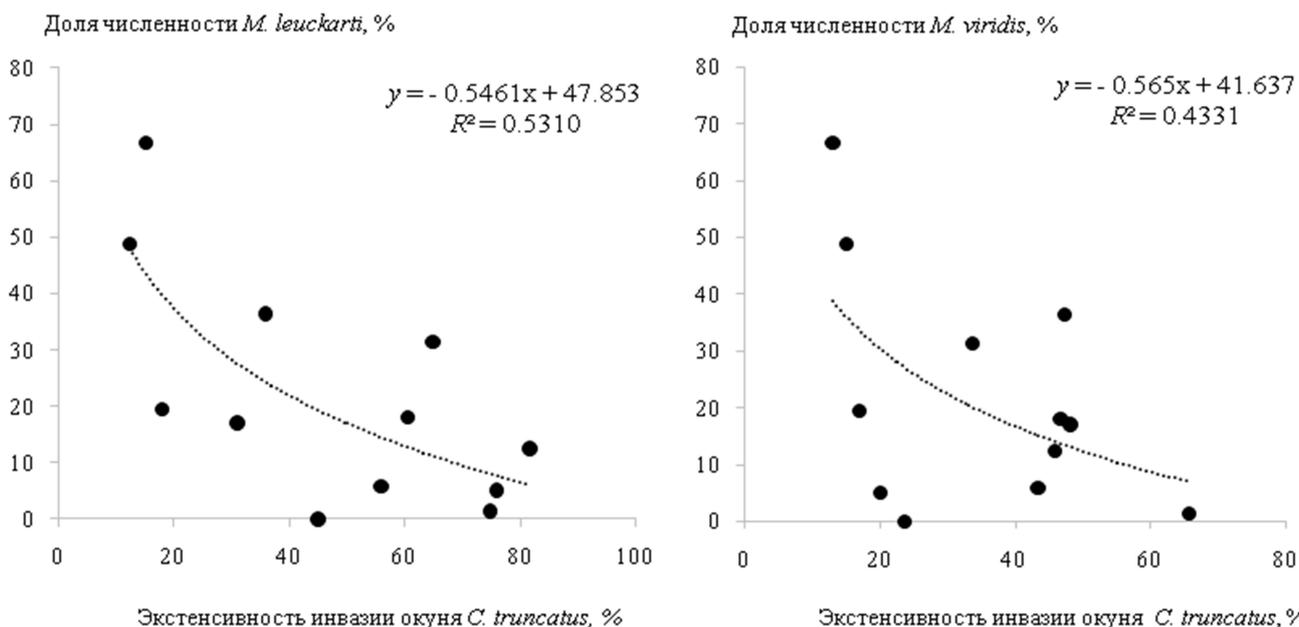


Рис. 3. Взаимосвязь экстенсивности инвазии (%) *Perca fluviatilis* нематодой *Camallanus truncatus* и доли численности (%) веслоногих ракообразных (*Mesocyclops leuckarti* и *Megacyclops viridis*).

Fig. 3. Relationship between the invasion rate (%) of *Perca fluviatilis* by the nematode *Camallanus truncatus* and the abundance proportion (%) of copepods (*Mesocyclops leuckarti* and *Megacyclops viridis*).

Анализ корреляционной зависимости показывает связь между численностью циклопов (*Mesocyclops leuckarti* ($r = 0.63$, $U = 31$, $p < 0.01$); *Megacyclops viridis* ($r = 0.67$, $U = 32.5$, $p < 0.05$)) и температурой воды. Также отмечена зависимость экстенсивности инвазии *P. fluviatilis* нематодами *Camallanus lacustris* ($r = 0.69$, $U = 22.5$, $p < 0.01$) и *C. truncatus* ($r = -0.60$, $U = 64.5$, $p < 0.05$) от температуры воды. Данные косвенно свидетельствуют о значимом влиянии фактора температуры среды на численность промежуточных хозяев, а значит, и на вероятность прохождения жизненного цикла паразитов.

Цикл развития *Bunodera luciopercae* включает планктонных ракообразных с участием ветвистоусых – *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776) ($r = 0.87$, $U = 51$, $p < 0.05$, встречаемость $49.85 \pm 5.08\%$) и веслоногих – *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888) ($r = -0.64$, $U = 2.5$, $p < 0.01$, встречаемость $55.20 \pm 6.03\%$) ракообразных (табл. 2). Достоверность различий между сравниваемыми выборками составляет 86%. (рис. 4, табл. 2, табл. 3). С другими ветвистоусыми (*Daphnia (Daphnia) pulex* (Leydig, 1860), *Daphnia (Daphnia) galeata* Sars, 1864, *Daphnia (Daphnia) cucullata* Sars, 1862 ($r = 0.10$, $p < 0.01$), *Eurycercus (Eurycercus) lamellatus* (O.F. Mü-

ler, 1776) ($r = 0.23$, $p < 0.01$) и веслоногими (*Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) ($r = 0.15$, $p < 0.01$), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853) ($r = 0.18$, $p < 0.01$)) ракообразными – возможными участниками жизненного цикла *B. luciopercae* (табл. 2), связи не выявлено. *Daphnia (Daphnia) pulex* в водохранилище встречается ($3.5 \pm 0.12\%$) редко, больше предпочитая временные водоемы, доминируя весной на залитых поймах рек. С 2006–2016 гг. в районе исследований доминируют *Daphnia (Daphnia) galeata* (встречаемость $89.33 \pm 1.34\%$) и *D. (D.) cucullata* (встречаемость $86.45 \pm 3.22\%$). Эти виды зоопланктона являются мелкими фильтраторами и поэтому, видимо, не заражены трематодой. *Eurycercus (Eurycercus) lamellatus* – крупный вид среди зарослей макрофитов, по численности вид не относится к доминантам или субдоминантам ($19.3 \pm 2.15\%$), но может составлять 1/3 от общей массы всего зоопланктона. *Thermocyclops oithonoides* (встречаемость $60.30 \pm 3.34\%$) и *T. crassus* (встречаемость $65.32 \pm 2.22\%$) также являются постоянными видами в водоеме, но их численность не всегда высока (от $25.4 \pm 1.12\%$ до $35.8 \pm 3.56\%$), она достаточна для поддержания постоянного цикла развития *Bunodera luciopercae*, но для высокой инвазии *P. fluviatilis* – нет.

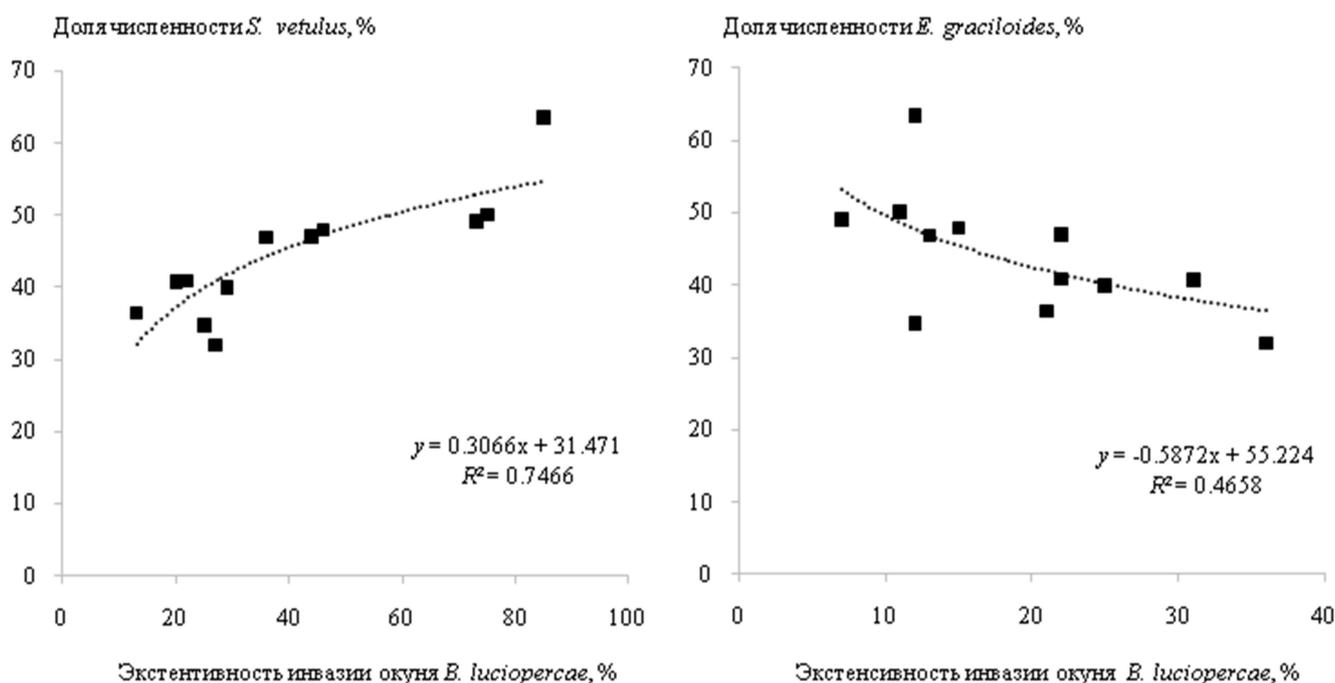


Рис. 4. Взаимосвязь экстенсивности инвазии (%) *Perca fluviatilis* трематодой *Bunodera luciopercae* и доли численности (%) ветвистоусых (*Simocephalus vetulus*) и веслоногих (*Eudiaptomus graciloides*) ракообразных.

Fig. 4. Relationship between the invasion rate (%) of *Perca fluviatilis* by the trematode *Bunodera luciopercae* and the abundance proportion (%) of cladocerans (*Simocephalus vetulus*) and copepods (*Eudiaptomus graciloides*).

С помощью анализа **Planned Contrasts** также выявлена достоверно статистически значимая зависимость экстенсивности инвазии (%) *P. fluviatilis* трематодой *Bunodera luciopercae* от долей численности (%) ветвистоусых (*Simocephalus vetulus* $F = 18.01$, $p < 0.06$) и веслоногих (*Eudiaptomus graciloides* $F = 7.99$, $p < 0.05$) ракообразных (табл. 2, табл. 3). Достоверность значений между сравниваемыми выборками высока и составляет 95%. Данные, полученные с помощью анализа **Planned Contrasts**, подтверждают рассчитанные ранее среднестатистические зависимости экстенсивности инвазии *P. fluviatilis* паразитом от долей численности ассоциированных с ним видов зоопланктона (*Simocephalus vetulus* и *Eudiaptomus graciloides*). Критерий Шапиро-Уилка также указывает на нормальность распределена между статистически значимой зависимостью экстенсивности инвазии (%) *P. fluviatilis* трематодой от долей численности (%) ветвистоусых (*Simocephalus vetulus* $SW-W = 0.9408$, $p = 0.5090$) и веслоногих (*Eudiaptomus graciloides* $SW-W = 0.9342$, $p = 0.4270$) ракообразных.

Имеются корреляционные зависимости численности *Simocephalus vetulus* ($r = 0.51$, $U = 17$, $p < 0.01$) и *Eudiaptomus graciloides* ($r = 0.55$, $U = 70.5$, $p < 0.05$) от температуры воды. Экстенсивность инвазии рыб *Camallanus lacustris* ($r = 0.69$, $U = 22.5$, $p < 0.05$) и *Bunodera luciopercae* ($r = 0.53$, $U = 0$, $p < 0.05$) также зависит от температуры воды.

Жизненный цикл *Proteocephalus percae* протекает с участием веслоногих ракообразных

Cyclops strenuus strenuus Fischer, 1851 (встречаемость $25.14 \pm 3.21\%$), *Cyclops vicinus* Uljanin, 1875 (встречаемость $15.11 \pm 2.56\%$), *Cyclops kolensis* Lillijeborg, 1901 (встречаемость $20.25 \pm 3.01\%$), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) (встречаемость $23.11 \pm 2.13\%$), *Mesocyclops leuckarti* (встречаемость $17.9 \pm 2.11\%$), *Megacyclops vireidis* (встречаемость $56.95 \pm 6.11\%$), *Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857) (встречаемость $17.90 \pm 4.21\%$), *Eudiaptomus graciloides* (встречаемость $55.20 \pm 6.03\%$) и других организмов зоопланктона (табл. 2). С численностью большинства вышеуказанных веслоногих ракообразных наблюдалась низкая связь зараженности *P. fluviatilis* цестодой ($r = 0.34 \pm 0.05$, $p < 0.01$). Исключением стали циклопы *Cyclops st. strenuus* ($r = 0.83$, $U = 17.5$, $p < 0.05$) и *C. kolensis* ($r = 0.74$, $U = 12.5$, $p < 0.05$), для которых зарегистрирована положительная устойчивая связь экстенсивности инвазии *P. fluviatilis* паразитом с долей численности раков, что хорошо соотносится с годовыми колебаниями экстенсивности инвазии рыб паразитом (рис. 5, табл. 2, табл. 3). Данная взаимосвязь, возможно, обусловлена тем, что по условиям обитания эти два вида циклопов подходят для развития *Proteocephalus percae*. *Cyclops st. strenuus* держится преимущественно у дна или в литорали при низких температурах, а *C. kolensis* предпочитает пелагиаль и активен в холодное время года, при повышении температур от 14–18°C впадает в облигатную диапаузу. То есть виды занимают разные экологические ниши и доступны особям *P. fluviatilis* при разных условиях среды в водоеме.

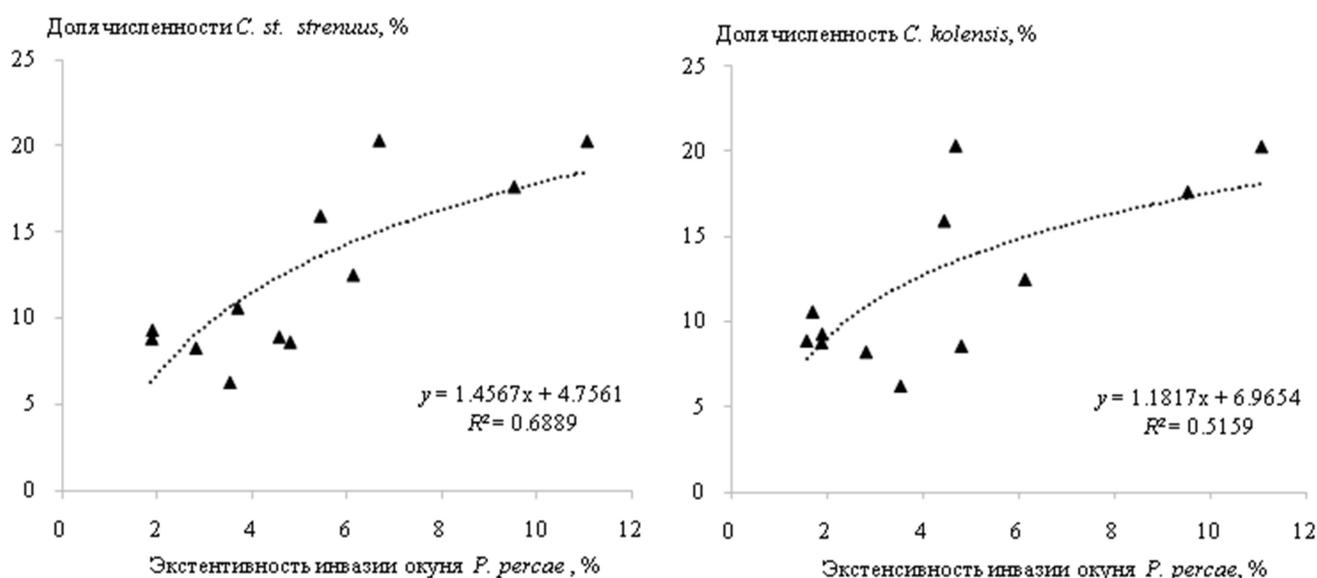


Рис. 5. Взаимосвязь экстенсивности инвазии (%) *Perca fluviatilis* цестодой *Proteocephalus percae* и доли численности (%) веслоногих ракообразных (*Cyclops st. strenuus* и *C. kolensis*).

Fig. 5. Relationship between the invasion rate (%) of *Perca fluviatilis* by the cestode *Proteocephalus percae* and the abundance proportion (%) of copepods (*Cyclops st. strenuus* and *C. kolensis*).

С помощью анализа **Planned Contrasts** выявлена достоверно статистически значимая зависимость экстенсивности инвазии (%) *P. fluviatilis* цестодой *Proteocephalus percae* от долей численности (%) веслоногих ракообразных: *Cyclops st. strenuus* ($F = 9.44$, $p < 0.05$) и *C. kolensis* ($F = 8.33$, $p < 0.05$) (табл. 2, табл. 3). Достоверность значений между сравниваемыми выборками высока и составляет 95%. Полученные данные подтверждают рассчитанные ранее среднестатистические зависимости экстенсивности инвазии речного окуня *Proteocephalus percae* от долей численности веслоногих ракообразных (*Cyclops st. strenuus* и *C. kolensis*) (рис. 5). Критерий Шапиро-Уилка также указывает на нормальность распределения между статистически значимой зависимостью экстенсивности инвазии (%) *P. fluviatilis* цестодой от долей численности (%) веслоногих ракообразных: *Cyclops st. strenuus* (SW-W = 0.9167, $p = 0.2597$) и *C. kolensis* (SW-W = 0.8309, $p = 0.0215$).

Анализ корреляционной зависимости также указывает на статистически достоверную связь и достоверность значений (76%) между численностью циклопов *Cyclops st. strenuus* ($r = 0.63$, $U = 0$, $p < 0.05$), *C. kolensis* ($r = 0.54$, $U = 24$, $p < 0.01$) и температурой воды. Получена также статистически достоверная связь экстенсивности инвазии рыб *Proteocephalus percae* ($r = 0.61$, $U = 25$, $p < 0.05$) и температуры воды.

Сопутствующие, редкие и единичные виды гельминтов, связанные с зоопланктоном

Сопутствующие виды в 1996–1997 гг. были представлены *Triaenophorus nodulosus*, *Rhipidocotyle campanula*, *Raphidascaris acus* (табл. 3). В их составе с 2012–2013 гг. отмечены значимые изменения: *Triaenophorus nodulosus* после 2013 г. не отмечен у *P. fluviatilis*, зарегистрированы аборигенная нематода *Contracaecum microcephalum* и чужеродная трематода *Nicolla skrjabini* (табл. 3). С зоопланктоном связана циркуляция в водоеме *Triaenophorus nodulosus*, *Raphidascaris acus*, *Contracaecum microcephalum* (табл. 2).

Цестода *Triaenophorus nodulosus* – типичный паразит *P. fluviatilis*, на фазе плероцеркоида является патогенной для молоди, заражение рыб реализуется через питание веслоногими ракообразными *Cyclops vicinus* (встречаемость 15.11 ± 2.56%), *Microcyclops varicans* (Sars, 1863) (встречаемость 23.21 ± 2.11%), *Eudiaptomus graciloides* (встречаемость 55.20 ± 6.03%), но связи с динамикой численности видов зоопланктона и экс-

тенсивностью инвазии *P. fluviatilis* не выявлено ($r = 0.28$, $p < 0.01$) (табл. 2, табл. 3).

Цикл развития нематоды *Raphidascaris acus* может протекать с участием веслоногих ракообразных (табл. 2) *Cyclops st. strenuus* ($r = 0.16$, $p < 0.01$, встречаемость 25.14 ± 3.21), *Megacyclops viridis* ($r = 0.21$, $p < 0.05$, встречаемость 56.9 ± 6.11%) и *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820) ($r = 0.13$, $p < 0.01$, встречаемость 12.5 ± 2.11%) (табл. 2). Корреляционный анализ не выявил значимой взаимосвязи между экстенсивностью инвазии *P. fluviatilis* нематодой (табл. 3) и развитием циклопов, так как основным источником заражения являются многие бентические беспозвоночные и карповые рыбы.

Жизненный цикл нематоды *Contracaecum microcephalum* включает в качестве промежуточного хозяина веслоногих ракообразных (*Thermocyclops oithonoides* ($r = 0.15$, $p < 0.01$, встречаемость 12.5 ± 2.11%) и *Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857) ($r = 0.25$, $p < 0.01$, встречаемость 12.5 ± 2.11%) (табл. 2), но корреляционной зависимости между зараженностью *P. fluviatilis* и численностью планктонных ракообразных не выявлено, так как основной источник инвазии – организмы бентоса. Экстенсивность инвазии рыб высокая – 16–56% (табл. 3).

Жизненный цикл трематоды *Rhipidocotyle campanula* не связан с организмами зоопланктона (табл. 2). Источником заражения промежуточного хозяина (рыбы, в основном карповые) служат моллюски *Anodonta*, *Unio*. Зараженность *P. fluviatilis* (окончательный хозяин) паразитом невысока, с 2014 г. динамика заражения нестабильна, по значению экстенсивности инвазии и регулярности заражения *P. fluviatilis* трематода в настоящее время относится к видам, редко в межгодовом аспекте встречающимся в популяции хозяина (табл. 3).

Жизненный цикл чужеродной трематоды *Nicolla skrjabini* включает промежуточного хозяина – черноморско-азовский моллюск-вселенец *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) и дополнительного хозяина – *Gammarus balcanicus* Schäferna, 1923. Впервые обнаруженная нами у *P. fluviatilis* Саратовского водохранилища в 2012 г. *Nicolla skrjabini* была изначально отнесена к сопутствующим видам. Но паразит быстро нарастил численность, к 2015 г. зараженность рыб увеличилась в три раза, что дает основания в настоящее время включить трематоду в группу основных видов (табл. 3).

Из шести таксонов редких и трех единичных видов гельминтов, обнаруженных нами у *P. fluviatilis* в 1990–2009 гг., в настоящее время (2012–2016 гг.) регистрируются только скребень *Neoechinorhynchus rutili* и молодые формы Cestoda sp. Отмечены ранее не встречавшиеся личиночные формы Nematoda sp. и чужеродная цестода *Bothriocephalus acheilognathi*. Но их жизненные циклы не связаны с зоопланктоном, за исключением *B. acheilognathi* (табл. 2, табл. 3). Цикл развития цестоды включает в качестве промежуточных хозяев *Cyclops st. strenuus* ($r = 0.15$, $p < 0.05$), *C. vicinus* ($r = 0.19$, $p < 0.01$), *Mesocyclops leuckarti* ($r = 0.27$, $p < 0.01$), *Thermocyclops oithonoides* ($r = 0.20$, $p < 0.01$) и *Eucyclops serrulatus* ($r = 0.31$, $p < 0.01$) (табл. 3), но корреляционных зависимостей между экстенсивностью инвазии паразитом и развитием данных видов промежуточных хозяев не выявлено. Для сопутствующих, редких и единичных видов кишечных паразитов *P. fluviatilis* статистически значимой зависимости экстенсивности инвазии гельминтами от численности видов планктонных ракообразных при помощи анализа Planned Contrasts не выявлено.

Общая паразитарная нагрузка на популяцию хозяина

В исследованных водоемах за весь период исследований (1990–2016 гг.) среднее значение общего индекса обилия гельминтов пищеварительного тракта *P. fluviatilis* 9.11 ± 1.10 экз. Динамика межгодовых различий общего индекса обилия гельминтов *P. fluviatilis* подвержена колебаниям. Минимальное значение этого показателя отмечено в 2009 г. (2.91 ± 0.28 экз.), максимальное – в 2002 г. (16.84 ± 2.23 экз.). Среднее значение общего индекса обилия в 1990–1997 гг. было 10.48 ± 1.12 экз., в 2000-х гг. значение показателя снизилось до 6.67 ± 0.96 экз. Наибольших значений этот показатель достигал в 1990–1991 гг., в последние годы (данные сгруппированы в 2014–2015 гг., 2015–2016 гг., 2016–1990 гг.) отмечена тенденция плавного увеличения зараженности рыб (рис. 6).

В целом полученные результаты (рис. 6) согласуются с визуальной оценкой различий, приведенных на графике размахов (рис. 7).

Хорошо видно, что существенной разницы в группах «2013–1990–2012 гг.», «2014–1990–2012 гг.» и «2015–2013 гг.», объединенных на основании значений общего индекса обилия кишечных гельминтов (экз.) при помощи HSD-тесту Тьюки, нет ($p > 0.05$), тогда как во всех остальных случаях разница статистически значима ($p < 0.05$).

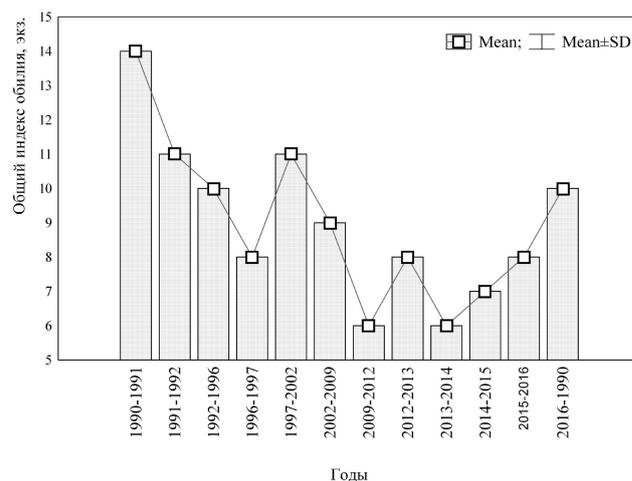


Рис. 6. Межгодовые различия обилия гельминтов (экз.) *Perca fluviatilis* Саратовского водохранилища.

Fig. 6. The interannual differences in the abundance of helminths (individuals) of *Perca fluviatilis* in the Saratov reservoir.

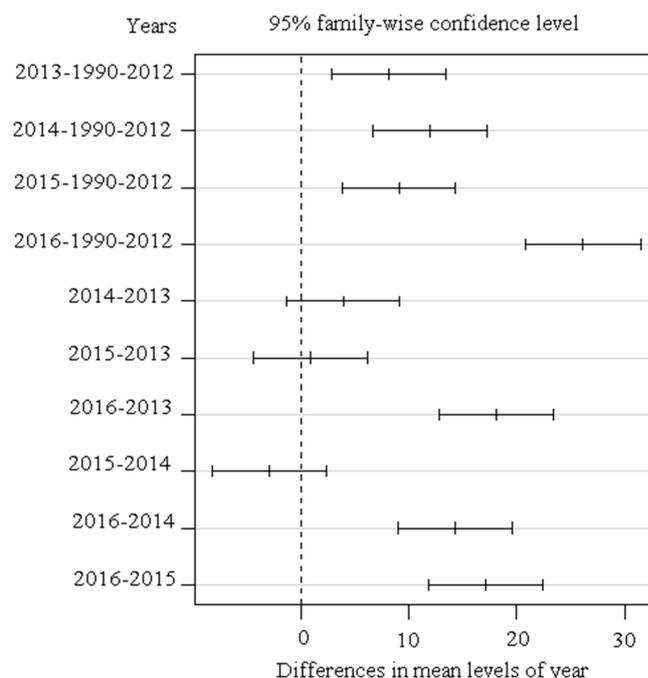


Рис. 7. Межгодовые различия обилия гельминтов *Perca fluviatilis*, рассчитанного на основании HSD-тесту Тьюки: по оси абсцисс – различия годовых значений суммарного обилия гельминтов (экз.), по оси ординат – года исследования.

Fig. 7. Interannual differences in the helminth abundance of *Perca fluviatilis* calculated on the basis of the Tukey HSD-test: OX axis – differences in annual values of the total abundance of helminths (individuals), OY axis – study years.

Обсуждение

Анализ данных о зараженности *P. fluviatilis* паразитами позволил выявить некоторые закономерности в формировании фауны его кишечных гельминтов в водоемах национального парка «Самарская Лука» за длительный период времени. Степень инвазии *P. fluviatilis* четырьмя основными видами паразитов – *Camallanus lacustris*, *C. truncatus*, *Bunodera luciopercae*, *Pro-*

teoccephalus percae, заражение которыми напрямую связано с зоопланктоном, свидетельствует о различной степени сопряженности гельминтов и хозяев. Высокие значения экстенсивности инвазии *Camallanus lacustris* и *Bunodera luciopercae* в течение всего периода исследований (табл. 3) указывают на наличие тесных экологических связей рыб (питание, местообитание) с планктонными ракообразными. Степень инвазии *P. fluviatilis* видами гельминтов, заражение которыми связано не столько с зоопланктоном (табл. 2, табл. 3), сколько с макрозообентосом, указывает на менее тесные взаимосвязи хозяина с планктонными ракообразными или их отсутствие. Обычно достаточно устойчивое существование сообщества зоопланктона с сохранением его видового состава, динамики численности и биомассы хорошо согласуется с видовым разнообразием сообщества гельминтов рыб-планктофагов и его структурой, сохраняющих при этом относительную стабильность в течение длительного периода времени (Аникиева и др., 2016). По нашим наблюдениям на буферном участке Саратовского водохранилища видовое разнообразие сообщества зоопланктона, численность и биомасса его компонентов в межгодовом аспекте достаточно стабильны в течение почти 30-летнего периода. Зоопланктон является основным кормовым ресурсом молоди рыб, в том числе *P. fluviatilis* и остается важным компонентом рациона у его особей до размеров тела 250 см (Рубанова, 2003а; Родионова, Дудакова, 2012; Герасимов и др., 2015). Сопоставление литературных данных (Бурякина, 1995) с полученным нами материалом, показало, что в начале 1990-х гг. из обнаруженных у *P. fluviatilis* девяти видов гельминтов пищеварительного тракта 78% видов было ассоциировано с планктонными ракообразными. Через 20 лет (к 2009 г.) видовое разнообразие фауны кишечных гельминтов *P. fluviatilis* увеличилось до 14 видов. Из них все 12 определенных до вида паразитов, являлись аборигенными для бассейна Саратовского водохранилища. Причем жизненные циклы только 50% идентифицированных до вида паразитов, в том числе все основные, остались связаны с организмами зоопланктона.

В течение периода исследований выделены две основные группы, объединяющие разные годы. В одну группу вошли 1990–2009 гг., когда у *P. fluviatilis* отмечены все основные, три сопутствующих вида и аборигенные для бассейна Саратовского водохранилища паразиты, нетипичные для *P. fluviatilis*, встречающиеся у него в эти

годы редко или единично. Другая группа включает 2012–2016 гг., когда у *P. fluviatilis* сформировался современный состав паразитов, дополненный новыми, в том числе чужеродными видами.

За последнее десятилетие наблюдаются изменения в экологии *P. fluviatilis* и экосистеме, в которую входят исследованные водоемы национального парка «Самарская Лука»: коррекция трофических связей *P. fluviatilis* с компонентами ихтиоценоза и сообщества зоопланктона, вселение и натурализация чужеродных видов в ихтио- и паразитоценозах. Статистически подтвержденные данные указывают на значимые количественные межгодовые различия в зараженности *P. fluviatilis* гельминтами, обусловленные, в том числе, структурой сообщества зоопланктона и трофическими связями *P. fluviatilis* с его компонентами. Высокие значения общего индекса обилия паразитов отмечены в 1990–1992 гг., когда была зафиксирована первая смена вида-доминанта (*Camallanus truncatus* → *Bunodera luciopercae*). Они определены, в частности, трофическими предпочтениями *P. fluviatilis* по отношению к видам планктонных ракообразных – промежуточных хозяев гельминтов. Нестабильная динамика общего обилия кишечных гельминтов в последующие годы и еще одна смена вида-доминанта (*Bunodera luciopercae* → *Camallanus lacustris*) отражают период становления состава паразитов в изменяющихся условиях среды обитания в водоеме (процесс расселения чужеродных видов, изменение трофических и биотических связей *P. fluviatilis* с аборигенными видами зоопланктона, макрозообентоса и видами-вселенцами). С 2012 г. отмечено некоторое сглаживание межгодовых различий в общей нагрузке кишечных гельминтов на популяцию *P. fluviatilis* и ее увеличение в целом. Это обусловлено определенной стабилизацией экологических (трофических, биотических) связей *P. fluviatilis* с аборигенными компонентами биоценоза исследованных водоемов и видами-инвайдерами. С отдельными видами аборигенных планктонных ракообразных экологические связи *P. fluviatilis* сохранились, с другими в настоящее время ослаблены. Бычки понто-каспийского комплекса и другие виды-вселенцы активно включились в жизненные циклы гельминтов *P. fluviatilis* и стали постоянными компонентами его рациона. Совпадение местообитаний моллюска-вселенца *Lithoglyphus naticoides* и *P. fluviatilis* способствует росту зараженности рыб чужеродной трематодой *Nicolla skrjabini*. Динамика общего индекса обилия кишечных гельминтов показала, что общая парази-

тарная нагрузка на популяцию *P. fluviatilis* была наибольшей в начале 1990-х гг., далее отмечены межгодовые колебания общей зараженности хозяина и ее снижение в целом. Но к 2012–2016 гг. общая паразитарная нагрузка снова увеличилась почти до уровня 1990-х гг.

Еще одним важным, постоянно действующим фактором внешней среды для каждого вида гидробионтов является температура воды. Известно значение температуры как фактора оптимальности, регуляции численности и сигнального фактора для паразитов и хозяев (Mogavec, 1969; Ройтман, Цейтлин, 1982). Возможно прямое воздействие температуры на скорость роста и созревания гельминтов (Аникиева, 1992), формирование у хозяина иммунного ответа, являющегося одним из основных механизмов, регулирующих численность паразитов и хозяев (Hokanson, 1977), косвенное влияние на паразитов через изменение состава пищи и пищевой активности хозяев (Голованова, Голованов, 2011; Родионова, Дудакова, 2012). В исследованных водных объектах национального парка «Самарская Лука» температурный режим является одним из значимых условий, определяющих сезонные изменения пищевого спектра рыб, величину паразитарной нагрузки на популяцию *P. fluviatilis*, сезонные изменения его зараженности, приживаемость паразитов, особенности их жизненных циклов (Рубанова, 2003б). Выявлено, что от температуры воды зависят численность планктонных ракообразных и экстенсивность инвазии *P. fluviatilis* всеми основными видами гельминтов. Достоверность значений между сравниваемыми выборками указывает на значимое влияние фактора температуры среды на численность промежуточных хозяев, а значит, и на вероятность реализации жизненного цикла паразитов, биотопическую близость местообитаний паразитов и хозяев. Таким образом, в работе удалось статистически проследить сложные взаимосвязи динамично изменяющейся системы *P. fluviatilis* – зоопланктон – кишечные гельминты – фактор среды (температура).

За почти 30-летний период исследований при стабильном в целом действии таких значимых факторов как видовое разнообразие, структура сообщества зоопланктона и температурный режим водоемов, в фауне гельминтов пищеварительного тракта *P. fluviatilis* наблюдаются изменения. Из первоначального (1990–1992 гг.) состава паразитов к 2012–2016 гг. сохранилось семь видов: пять основных и два сопутствующих – *Raphidascaris acus*, *Triaenophorus nodulosus* (последний раз от-

мечен в 2013 г.). В настоящее время (2012–2016 гг.) *P. fluviatilis* заражен 13 паразитами (12 идентифицированы до вида), в том числе – двумя чужеродными. Инвазия *P. fluviatilis* видами-инвайдерами быстро нарастает, что в настоящее время дает основания отнести некоторые из них к группе основных в фауне кишечных гельминтов. Из 12 определенных до вида гельминтов жизненные циклы восьми паразитов (67%) сейчас связаны с планктонными ракообразными. Наибольшая степень сопряженности кишечных гельминтов *P. fluviatilis* с планктонными организмами наблюдалась в 1990–1992 гг. В дальнейшем отмечено ослабление в целом трофических связей *P. fluviatilis* с зоопланктоном, отразившееся в составе его паразитов. С 2009 г. к настоящему времени доля видов паразитов, ассоциированных с зоопланктоном, несколько увеличилась, но остается ниже, чем в 1990-е гг. Состав пищи *P. fluviatilis* определяется не «излюбленностью», а массовостью и доступностью пищевых объектов (Шорыгин, 1952; Straile, 2002). Поэтому обнаруженные корреляционные связи между зараженностью *P. fluviatilis* отдельными видами гельминтов и численностью планктонных ракообразных с большой вероятностью указывают на наличие устойчивых, длительных по времени трофических и биотопических связей *P. fluviatilis* с данными видами зоопланктона. Фауна кишечных гельминтов *P. fluviatilis* адекватно отображает наличие и особенности его экологических (питание, местообитание) связей с планктонными ракообразными. Полученные нами результаты подтверждаются литературными данными для других водоемов (Svanbäck & Eklöv, 2002, 2004; Morozińska-Gogol, 2013; Соколов и др., 2013).

При сохранении важных экологических взаимодействий (*Perca fluviatilis* – зоопланктон, температура и другие факторы) неоднократная смена вида-доминанта (*Camallanus truncatus* → *Bunoderella luciopercae* → *C. lacustris*) в фауне кишечных гельминтов *P. fluviatilis* является свидетельством того, что в биотической составляющей экосистемы происходят явно выраженные изменения. В последние два десятилетия к обычным факторам, определяющим структуру биоценоза Саратовского водохранилища, добавилось влияние чужеродных видов гидробионтов (Евланов и др., 2013). Количество паразитов-инвайдеров в бассейне Волги с начала 2000-х гг. увеличилось в три раза (Zhokhov et al., 2019). **Возможными последствиями** вселения нового для данной экосистемы вида может быть изменение паразитарной нагрузки на

аборигенных хозяев (Kelly et al., 2009; Lymbery et al., 2014). Паразитологические исследования являются одним из актуальных, но недостаточно освоенным направлением проблемы инвазий (Dunn, 2009; Jones & Brown, 2014; Poulin, 2017). В последние два десятилетия в пищевом спектре *P. fluviatilis* все чаще отмечены бычки понто-каспийского комплекса. Более питательным по сравнению с бентическими беспозвоночными и планктонными ракообразными кормом для *P. fluviatilis* является рыба. Бычки семейства Gobiidae в настоящее время являются широко распространенным, доступным во все сезоны года, высокопитательным кормовым объектом *P. fluviatilis*. По данным Минеевой (2018), в районе исследований экстенсивность инвазии бычка-головача *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev, 1996) нематодой *Camallanus lacustris* достигает 18.98% при сохранении низкой зараженности (экстенсивность инвазии 2.92%) *C. truncatus*, степень инвазии бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) *C. lacustris* также невысока (экстенсивность инвазии 0.94%). *Neogobius iljini* и *N. melanostomus* служат в жизненном цикле нематод *Camallanus lacustris* и *C. truncatus* окончательным хозяином (Минеева, 2018) и/или по нашим наблюдениям резервуарным хозяином, через которого происходит пассаж паразитов в популяцию окончательного хозяина – *P. fluviatilis*. Доминирующее с 1996 г. положение *Camallanus lacustris* в фауне кишечных гельминтов *P. fluviatilis* обусловлено не только широким распространением в исследованных водоемах и доступностью промежуточных хозяев нематоды (веслоногие ракообразные), но и активным употреблением в пищу бычка-головача *Neogobius iljini*. Питание бычком-кругляком *Neogobius melanostomus* также может способствовать поддержанию уровня инвазии речного окуня *Camallanus lacustris*, но в значительно меньшей степени, в силу минимальной зараженности паразитом.

В отношении *Camallanus truncatus* наблюдается противоположная тенденция: зараженность *P. fluviatilis* снижается, начиная с максимальной в 1990 г., когда нематода занимала доминирующее положение в фауне кишечных гельминтов, до минимума в 2014–2016 гг. (табл. 3). В настоящее время вид правильнее относить к сопутствующим в фауне кишечных гельминтов *P. fluviatilis*. При широком распространении в исследованных водоемах национального парка «Самарская Лука» одних и тех же видов планктонных ракообразных – промежуточных хозя-

ев *Camallanus lacustris* и *C. truncatus*, динамика заражения *P. fluviatilis* этими нематодами развивается в противофазе, в том числе вследствие включения бычковых рыб семейства Gobiidae в жизненные циклы обоих паразитов.

Бычок-головач *Neogobius iljini* в районе исследований заражен в последнее десятилетие еще одним типичным паразитом речного окуня – *B. luciopercae* (Mineeva, 2018). Однако, низкая степень заражения (0.73%) не способствует росту показателей инвазии рыб трематодой (табл. 3) при питании этим вселенцем.

Высокая степень заражения *P. fluviatilis* аборигенной для водохранилища нематодой *Contra-caecum microcephalum*, нарастание зараженности чужеродной трематодой *Nicolla skrjabini*, смена ее статуса от сопутствующего вида к основному по нашим данным также являются следствием употребления в пищу рыб-вселенцев (бычок-головач *Neogobius iljini*, бычок-кругляк *N. melanostomus*, бычок-цуцик *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837)), в различной степени инвазированных паразитами (Mineeva, 2016, 2018; Минеева, 2018). Можно с уверенностью прогнозировать рост зараженности *P. fluviatilis* чужеродной трематодой *Nicolla skrjabini*, поскольку согласно Минеевой (2018) уже в 2005–2015 гг. экстенсивность инвазии *Neogobius melanostomus* достигла 60%, *N. iljini* – 86%, в особях *N. iljini* паразит может аккумулироваться до 195 экз., у *N. melanostomus* – до 240 экз.

Всего виды-вселенцы, зарегистрированные в водоемах национального парка «Самарская Лука» (бычки семейства Gobiidae, головешка-ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877, черноморско-каспийская тюлька *Clupionella cultriventris* (Nordmann, 1840), моллюск *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828)) включились в жизненные циклы шести (*Camallanus lacustris*, *C. truncatus*, *Acanthocephalus lucii*, *Contra-caecum microcephalum*, *Rhipidocotyle campanula*, *Nicolla skrjabini*) из 16 определенных до вида кишечных гельминтов *Perca fluviatilis* (Рубанова, 2018).

Состав кишечных гельминтов *P. fluviatilis* способен эффективно отображать преобразования в биотической составляющей экосистемы водоема (Рубанова, 2012). Проведенные исследования показали, что в настоящее время в Саратовском водохранилище трофические связи *P. fluviatilis* с планктонными ракообразными несколько ослаблены. Чужеродные виды (в основном бычки понто-каспийского комплекса) стали для *P. fluviatilis* дополнительным источником питания

и резервуарными/окончательными хозяевами отдельных видов его паразитов. Цестода *Bothriocephalus acheilognathi* относится к одному из двух чужеродных для бассейна Волги видов цестод, которые были случайно завезены в процессе акклиматизации амурских рыб (Жохов, Молодженникова, 2007), является патогенной для молодежи карповых. При этом она в своем жизненном цикле использует аборигенные виды зоопланктона Саратовского водохранилища (Скарлато, 1987).

Заключение

Фауна гельминтов пищеварительного тракта *P. fluviatilis* исследованных водоемов национального парка «Самарская Лука» является динамичной системой. Особенности ее формирования до последнего времени определялись действием исторически сложившегося комплекса экологических факторов. К ним относятся размерно-возрастная структура популяции хозяина, температурный режим водоема, межгодовая и сезонная динамика кормовой базы, включая численность видов планктонных ракообразных – промежуточных хозяев паразитов. Широко распространены, типичные для водоема виды зоопланктона обитают в основном в зоне литорали – месте откорма *P. fluviatilis* младших и средних размерно-возрастных групп. Присутствие этих организмов в водохранилище постоянно, численность достаточно высока и стабильна в межгодовом аспекте, что находит отражение в показателях заражения *P. fluviatilis* паразитами. Виды планктонных ракообразных, коррелирующие по численности с экстенсивностью инвазии *P. fluviatilis* кишечными гельминтами, с большой вероятностью являются значимыми для этого вида рыб пищевыми объектами и промежуточными хозяевами паразитов данных видов.

В настоящее время к этому постоянно действующему комплексу факторов добавился новый – вселение и натурализация чужеродных видов рыб, ставших по сравнению с бентическими и планктонными беспозвоночными более доступным и высококалорийным кормом. Динамика фауны кишечных гельминтов и показатели заражения ими *P. fluviatilis* свидетельствуют о том, что виды-вселенцы активно включились в трофические связи и паразитарные системы рыб водоемов национального парка «Самарская Лука», связанных с водохранилищем. Проблема биоинвазий в них имеет ярко выраженный паразитологический аспект. В настоящее время он включает следующие элементы: преобразование

видового состава гельминтов рыб, в том числе за счет чужеродных паразитов, изменение показателей заражения гидробионтов, трансформацию путей распространения в биоценозе водоема аборигенных и чужеродных видов паразитов.

Результаты исследований показали наличие значимых различий в зараженности *P. fluviatilis* гельминтами пищеварительного тракта в течение почти 30-летнего периода времени. Они проявились в изменении видового состава и экстенсивности инвазии рыб паразитами, включении в состав гельминтов чужеродных видов, двукратной смене вида-доминанта, внутривидовых перестройках (основной ↔ сопутствующий вид, сопутствующий → редкий вид). Отмечено снижение доли видов, ассоциированных с зоопланктоном. Одной из причин этого является изменение трофического поведения *P. fluviatilis*, предпочитающего в ряде случаев более доступные, питательные кормовые объекты – рыб-вселенцев в основном понто-каспийского комплекса. Другой причиной ослабления связей *P. fluviatilis* с планктонными ракообразными, вытекающей из первой, является изменение стратегии его поведения. Не являясь типичным придонным обитателем, *P. fluviatilis* в настоящее время более активно питается бычками-вселенцами семейства Gobiidae – донными прибрежными рыбами и, как следствие, тоже придерживается в ряде случаев придонных биотопов.

Непосредственное влияние на биотическую составляющую водоемов национального парка «Самарская Лука», имеющих связь с Волгой, оказывают процессы, происходящие в экосистеме такой крупной, гидродинамически активной системы как Саратовское водохранилище. Комплексное исследование с использованием паразитологических и гидробиологических данных позволило определить тенденции наблюдающейся структурно-функциональной перестройки исследованной экосистемы. Отмечены изменения в трофических связях рыб из-за вселения чужеродных видов гидробионтов. Прогнозируются дальнейшие качественные и количественные изменения структуры ихтио- и паразитоценозов, расширение круга хозяев чужеродных паразитов, коррекция экологических (трофических, биотических) связей рыб в ихтиоценозе и с сообществами макрозообентоса и зоопланктона.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность и признательность редактору и анонимным рецензентам за конструктивные замечания и пожелания, позволившие улучшить качество статьи.

Литература

- Аникиева Л.В. 1992. Морфологическая изменчивость популяции *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidae) в оз. Риндозеро // Паразитология. Т. 26(5). С. 389–395.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Румянцев Е.А. 2016. Экологический анализ гельминтов ряпушки и корюшки Онежского озера // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экологические исследования. №4. С. 37–47. DOI: 10.17076/eco250
- Беклемишев В.Н. 2009. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов // Русский орнитологический журнал. Т. 18(509). С. 1527–1540.
- Бурякина А.В. 1995. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология). Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГОСНИОРХ. 384 с.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Столбунов И.А., Павлов Д.Д. 2015. Окунь // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / Ю.В. Герасимов (ред.). Ярославль: Филигрань. С. 331–347.
- Голованова И.Л., Голованов В.К. 2011. Влияние абиотических факторов (температура, pH, тяжелые металлы) на активность карбогидраз объектов питания ихтиофагов // Вопросы ихтиологии. Т. 51(5). С. 657–664.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области за 2011 год. Вып. 22. Самара: ДСМ, 2012. 343 с.
- Грибовский А.М., Иванов С.В., Горбатова М.А. 2016. Сравнение количественных данных трех и более независимых выборок с использованием программного обеспечения Statistica и SPSS: параметрические и непараметрические критерии // Наука и здравоохранение. №4. С. 5–37.
- Доклад об экологической ситуации в Самарской области за 2018 год. Вып. 29. Самара: Издательство СНЦ, 2019. 217 с.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. 1998. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН. 222 с.
- Евланов И.А., Кириленко Е.В., Минеев А.К., Минеева О.В., Мухортова О.В., Попов А.И., Рубанова М.В., Шемонаев Е.В. 2013. Влияние чужеродных видов гидробионтов на структурно-функциональную организацию экосистемы Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 15(3-7). С. 2277–2286.
- Завьялов Е.В., Ручин А.Б., Шляхтин Г.В., Шашуловский В.А., Сонин К.А., Табачишин В.Г., Малинина Ю.А., Ермолин В.П., Якушев Н.Н., Мосолова Е.Ю. 2007. Рыбы севера Нижнего Поволжья: в 3 кн. Кн. 1. Состав ихтиофауны, методы изучения. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 208 с.
- Жохов А.Е., Молодожникова Н.М. 2007. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги IV. Амфилины (Amphiinida) и цестоды (Cestoda) // Паразитология. Т. 41(2). С. 89–102.
- Казаков Б.Е., Протасова Е.Н., Соколов С.Г. 2010. Влияние вырубки леса с водосборной площади озера Габи на состояние озерного биоценоза: анализ разнообразия паразитов и их хозяев // Труды центра паразитологии. Т. 46. С. 99–106.
- Куперман Б.И., Тютин А.В., Гузьев И.А. 1997. Ракообразные как вторые промежуточные хозяева *Bunoderia luciopercae* (Trematoda: Bunoderidae) в эксперименте и природе // Биология внутренних вод. №1. С. 65–71.
- Мастицкий С.Э., Шитиков В.К. 2014. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. М.: ДМК Пресс. 496 с.
- Минеева О.В. 2018. Нематоды бычковых рыб (Perciformes, Gobiidae) в Саратовском водохранилище // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 20(2). С. 67–72.
- Мозговой А.А., Семенова М.К., Шахматова В.И. 1968. Цикл развития *Contracaecum microcephalum* (Ascaridata: Anisakidae) нематоды водоплавающих птиц // Материалы Всесоюзного общества гельминтологов. Ч. 1. М.: АН СССР. С. 154–159.
- Никольский Г.В. 1950. Частная ихтиология. М.: Советская наука. 428 с.
- Пугачев О.Н. 2002. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи, цестоды // Труды Зоологического института РАН. Т. 297. С. 1–248.
- Пугачев О.Н. 2003а. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды // Труды Зоологического института РАН. Т. 298. С. 1–224.
- Пугачев О.Н. 2003б. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи // Труды Зоологического института РАН. Т. 304. С. 1–250.
- Радченко Н.М. 2002. Рыбные паразиты озера Воже (систематика, фауна, экология, зоогеография). Вологда: Издательский центр Вологодского института развития образования. 160 с.
- Решетников Ю.С. 2002. Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. Т. 2. М.: Наука. 253 с.
- Родионова Н.В., Дудакова Д.С. 2012. Суточные миграции планктонных и мейобентосных ракообразных на литорали Ладожского озера // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Кострома: Костромской печатный дом. С. 265–267.
- Ройтман В.А., Цейтлин Д.Г. 1982. Очерк биологии некоторых гельминтов, ассоциированных с окунем в озерных биоценозах // Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука. С. 146–193.
- Рубанова М.В. 2003а. Особенности формирования многовидовой ассоциации гельминтов окуня Саратовского водохранилища в зависимости от размерно-возрастной структуры популяции хозяина // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». №6. С. 57–59.

- Рубанова М.В. 2003б. Сезонные изменения таксономической структуры многовидовой ассоциации гельминтов окуня Саратовского водохранилища // Биология – наука XXI века: 7-я Пущинская школа-конференция молодых ученых. Пущино: Пущинский Научный центр РАН. С. 213.
- Рубанова М.В. 2012. Структура многовидовой ассоциации гельминтов окуня как показатель изменений в экосистеме Саратовского водохранилища // Аграрная Россия. №12. С. 22–26. DOI: 10.30906/1999-5636-2012-12-22-26
- Рубанова М.В. 2018. Участие видов-вселенцев в жизненных циклах кишечных гельминтов окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 в Саратовском водохранилище // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 6. Тольятти: Анна. С. 262–263. DOI: 10.24411/9999-002A-2018-10114
- Румянцев Е.А. 1996. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 187 с.
- Салазкин А.А., Иванова М.В., Огородникова В.А. 1984. Зоопланктон и его продукция // Методические рекомендации по сбору и обработке материалов в гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах / Г.Г. Винберг, Г.М. Лаврентьева (ред.). Л.: ГосНИОРХ. 33 с.
- Скарлато О.А. (ред.). 1987. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука. 583 с. (Определители по фауне СССР. Вып. 149)
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2019. Поведение молоди окуня *Perca fluviatilis* (Percidae) в гетеротермальной среде при разной обеспеченности пищей // Зоологический журнал. Т. 98(2). С. 182–192. DOI: 10.1134/S0044513419020168
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Черевичко А.В. 2013. Новый таксономический статус трематод *Bunodera luciopercae* s.str. и *Bunodera acerinae* stat.n (Trematoda, Alocreidae) и второй промежуточный хозяин *Bunodera luciopercae* s.str. // Зоологический журнал. Т. 92(2). С. 184–193. DOI: 10.7868/S0044513413020165
- Стенько Р.П. 1976. Жизненный цикл трематоды *Crocodera skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Allocreadiata, Oprescoelidae) // Паразитология. Т. 10(1). С. 9–16.
- Супряга В.Г., Мозговой А.А. 1974. Биологические особенности *Raphidascaris acus* (Anisakidae: Ascaridata) – паразита пресноводных рыб // Паразитология. Т. 8(6). С. 494–503.
- Томиловская Н.С. 1998. Гельминты в ценозах водных беспозвоночных Саратовского водохранилища (Мордовские острова) // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 2. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 259.
- Шабунув А.А., Радченко Н.М. 2012. Паразиты рыб, земноводных и чайных птиц в экосистемах крупных водоемов Вологодской области. Вологда: Волгоградский государственный технический институт. 243 с.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 165 с.
- Шульман С.С., Малахова Р.П., Рыбак В.Ф. 1974. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука. 107 с.
- Arthington A., McKenzie F. 1997. Review of Impacts of Displaced / Introduced Fauna Associated with Inland Waters. Canberra: Environment Australia. 69 p.
- Aydoğdu A., Emre N., Emre Y. 2015. Prevalence and intensity of parasitic helminths of thicklip grey mullet *Chelon labrosus* in hosts in Beymelek Lagoon Lake in Antalya, Turkey, according to season, host size, age, and sex of the host // Turkish Journal of Zoology. Vol. 39(4). P. 643–651. DOI: 10.3906/zoo-1403-55
- Behrmann-Godel J. 2013. Parasite identification, succession and infection pathways in perch fry (*Perca fluviatilis*): new insights through a combined morphological and genetic approach // Parasitology. Vol. 140(4). P. 509–520. DOI: 10.1017/S0031182012001989
- Bielat I., Legierko M., Sobocka E. 2015. Species richness and diversity of the parasites of two predatory fish species – Perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) and Zander (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758) from the Pomeranian Bay // Annals of Parasitology. Vol. 61(2). P. 85–92.
- Closs G.P., Ludgate B., Goldsmith R.J. 2003. Controlling European perch (*Perca fluviatilis*): lessons from an experimental removal. Managing invasive freshwater fish in Zealand // Managing invasive freshwater fish in New Zealand: Proceedings of a workshop (Hamilton, New Zealand, 10–12 May 2001). Wellington, New Zealand. P. 37–48.
- Couture P., Pyle G. 2015. Biology of perch. Boca Raton: CRC Press. 317 p.
- Dunn A.M. 2009. Parasites and biological invasions // Advances in Parasitology. Vol. 68. P. 161–184. DOI: 10.1016/S0065-308X(08)00607-6
- Francová K., Ondračková M. 2014. Effect of habitat conditions on parasite infection in 0+ juvenile perch (*Perca fluviatilis* L.) in two Czech reservoirs // Hydrobiologia. Vol. 721(1). P. 57–66. DOI: 10.1007/s10750-013-1644-0
- Gavrilov A.L., Goskova O.A. 2018. The Long-term dynamics of parasite infection in Coregonids with different food specializations // Russian Journal of Ecology. Vol. 49(6). P. 548–553. DOI: 10.1134/S1067413618060073
- Guillard J., Perga M.E., Colon M., Angeli N. 2006. Hydroacoustic assessment of young-of-year perch, *Perca fluviatilis*, population dynamics in an oligotrophic lake (Lake Annecy, France) // Fisheries Management and Ecology. Vol. 13(5). P. 319–327. DOI: 10.1111/j.1365-2400.2006.00508.x
- Halmetoja A., Valtonen E.T., Koskenniemi E. 2000. Perch (*Perca fluviatilis* L.) parasites reflect ecosystem conditions: a comparison of a natural lake and two acidic reservoirs in Finland // International Journal for Parasitology. Vol. 30(14). P. 1437–1444. DOI: 10.1016/S0020-7519(00)00115-6

- Herve A., Williams L.J. 2010. Contrast Analysis. In: Encyclopedia of Research Design / N. Salkind (Ed.). Sage: Thousand Oaks, CA. P. 1–14.
- Hokanson K.E.F. 1977. Temperature Requirements of Some Percids and Adaptations to the Seasonal Temperature Cycle // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol. 34(10). P. 1524–1550. DOI: 10.1139/f77-217
- Ieshko E.P., Novokhatskaya O.V. 2008. Trends in succession of parasitofauna of fish of eutrophied water bodies // Journal of Ichthyology. Vol. 48(8). P. 665–670. DOI: 10.1134/S0032945208080134
- Jones C.M., Brown M.J.F. 2014. Parasites and genetic diversity in an invasive bumblebee // Journal of Animal Ecology. Vol. 83(6). P. 1428–1440. DOI: 10.1111/1365-2656.12235
- Kamiya T., O'Dwyer K., Nakagawa S., Poulin R. 2014. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. Vol. 89(1). P. 123–134. DOI: 10.1111/brv.12046
- Karvonen A., Cheng G.H., Valtonen E.T. 2005. Within-lake dynamics in the similarity of parasite assemblages of perch (*Perca fluviatilis*) // Parasitology. Vol. 131(6). P. 817–823. DOI: 10.1017/S0031182005008425
- Kelly D.W., Paterson R.A., Townsend C.R., Poulin R., Tompkins D.M. 2009. Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? // Ecology. Vol. 90(8). P. 2047–2056. DOI: 10.1890/08-1085.1
- Kotov A.A., Bekker E.I. 2016. Cladocera: family Eurycercidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). Weikersheim: Backhuys Publishers, Leiden & Margraf Publishers. 89 p.
- Lafferty K.D. 2012. Biodiversity loss decreases parasite diversity: theory and patterns // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 367(1604). P. 2814–2827. DOI: 10.1098/rstb.2012.0110
- Lymbery A.J., Morine M., Kanani H.G., Beatty S.J., Morgan D.L. 2014. Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts // International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife Vol. 3(2). P. 171–177. DOI: 10.1016/j.ijppaw.2014.04.002
- Mineeva O.V. 2016. Infestation of fish with the alien parasite *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Opecoelidae) in the Saratov Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. Vol. 7(3). C. 268–274. DOI: 10.1134/S2075111716030073
- Mineeva O.V. 2018. The Trematode Fauna of Ponto-Caspian Gobies (Pisces, Gobiidae) in the Saratov Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. Vol. 10(1). P. 22–29. DOI: 10.1134/S2075111719010107
- Moravec F. 1969. On the early development of *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776) (Trematoda: Bunoderidae) // Věstník Československé Společnosti Zoologické. Vol. 33(3). P. 229–237.
- Morozińska-Gogol J. 2013. Parasite communities of European perch, *Perca fluviatilis* L. (Actinopterygii: Perciformes: Percidae) from Lake Łebsko (Central Coast, Poland) // Annals of Parasitology. Vol. 59(2). P. 89–98.
- Paull S. H., LaFonte B.E., Johnson P.T.J. 2012. Temperature-driven shifts in a host-parasite interaction drive nonlinear changes in disease risk // Global Change Biology. Vol. 18(12). P. 3558–3567. DOI: 10.1111/gcb.12018
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhgareva N.N. 2019. Appearance and Distribution of New Alien Macrozoobenthos Species in the Upper Volga Reservoirs // Russian Journal of Biological Invasions. Vol. 10(1). P. 30–38. DOI: 10.1134/S2075111719010119
- Poulin R. 2017. Invasion ecology meets parasitology: Advances and challenges // International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife. Vol. 6(3). P. 361–363. DOI: 10.1016/j.ijppaw.2017.03.006
- Rogers D.C., Thorp J.H. (Ed.). 2019. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Vol. 4. Keys to Palaearctic Fauna. NY: Academic Press. 1148 p. DOI: 10.1016/B978-0-12-385024-9.00018-6
- Sabitova R.Z., Mukhortova O.V., Poddubnaya N.Ya., Fedorov R.A. 2018. Zooplankton of Lake Kandrykul (Republic of Bashkortostan, Russia) under Conditions of Anthropogenic Eutrophication // Inland Water Biology. Vol. 11(2). P. 153–160. DOI: 10.1134/S1995082918010145
- Schade F.M., Raupach M.J., Wegner K.M. 2015. Seasonal variation in parasite infection patterns of marine fish species from the Northern Wadden Sea in relation to interannual temperature fluctuations // Journal of Sea Research. Vol. 113. P. 73–84. DOI: 10.1016/j.seares.2015.09.002
- Shukerova S., Kirin D., Hanzelova V. 2010. Endohelminth communities of the perch, *Perca fluviatilis* (Perciformes, Percidae) from Srebarna Biosphere Reserve, Bulgaria // Helminthologia. Vol. 47(2). P. 99–104. DOI: 10.2478/s11687-010-0016-9
- Sinev A.Y. 2014. A comparative morphological analyses of four species of *Camptocercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa. Vol. 3895(2). P. 183–207. DOI: 10.11646/zootaxa.3895.2.3
- Straile D. 2002. North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 269(1489). P. 391–395. DOI: 10.1098/rspb.2001.1907
- Svanbäck R., Eklöv P. 2002. Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch // Oecologia. Vol. 131(1). P. 61–70. DOI: 10.1007/s00442-001-0861-9
- Svanbäck R., Eklöv P. 2004. Morphology in perch affects habitat specific feeding efficiency // Functional Ecology. Vol. 18(4). P. 503–510. DOI: 10.1111/j.0269-8463.2004.00858.x
- Vilà M., Hulme P.E. 2017. Impact of biological invasions on ecosystem services. Heidelberg: Springer. 354 p. DOI: 10.1007/9783319451213
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. 2019. Alien Parasite Species of the Fish in the Volga River Basin: A Review of Data on the Species Number and Distribution // Russian Journal of Biological Invasions. Vol. 10(2). P. 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140

References

- Anikieva L.V. 1992. The morphological variability of a population of *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidea) in Lake Rindozero. *Parazitologiya* 26(5): 389–395. [In Russian]
- Anikieva L.V., Ieshko E.P., Rumyantsev E.A. 2016. Ecological analysis of helminthes of vendace and smelt of Lake Onega. *Transactions of Karelian Research Centre of RAS. Ecological Studies Series* 4: 37–47. DOI: 10.17076/eco250 [In Russian]
- Arthington A., McKenzie F. 1997. *Review of Impacts of Displaced / Introduced Fauna Associated with Inland Waters*. Canberra: Environment Australia. 69 p.
- Aydoğdu A., Emre N., Emre Y. 2015. Prevalence and intensity of parasitic helminths of thicklip grey mullet *Chelon labrosus* in hosts in Beymelek Lagoon Lake in Antalya, Turkey, according to season, host size, age, and sex of the host. *Turkish Journal of Zoology* 39(4): 643–651. DOI: 10.3906/zoo-1403-55
- Behrmann-Godel J. 2013. Parasite identification, succession and infection pathways in perch fry (*Perca fluviatilis*): new insights through a combined morphological and genetic approach. *Parasitology* 140(4): 509–520. DOI: 10.1017/S0031182012001989
- Beklemishev V.N. 2009. Terms and concepts necessary for the quantitative study of populations of ectoparasites and nidicols. *Russian Ornithological Journal* 18(509): 1527–1540. [In Russian]
- Bielat I., Legierko M., Sobocka E. 2015. Species richness and diversity of the parasites of two predatory fish species – Perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) and Zander (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758) from the Pomeranian Bay. *Annals of Parasitology* 61(2): 85–92.
- Buryakina A.V. 1995. *Parasite fauna of fishes in the Saratov reservoir (fauna, ecology)*. PhD Thesis. Saint-Petersburg: State Research Institute of Lake and River Fisheries. 384 p. [In Russian]
- Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. *Parasites of Fishes. Study guide*. Leningrad: Nauka. 121 p. [In Russian]
- Closs G.P., Ludgate B., Goldsmith R.J. 2003. Controlling European perch (*Perca fluviatilis*): lessons from an experimental removal. Managing invasive freshwater fish in Zealand. In: *Managing invasive freshwater fish in New Zealand: Proceedings of a workshop (Hamilton, New Zealand, 10–12 May 2001)*. Wellington, New Zealand. P. 37–48.
- Couture P., Pyle G. 2015. *Biology of perch*. Boca Raton: CRC Press. 317 p.
- Dunn A.M. 2009. Parasites and biological invasions. *Advances in Parasitology* 68: 161–184. DOI: 10.1016/S0065-308X(08)00607-6
- Evlanov I.A., Kirilenko E.V., Mineev A.K., Mineeva O.V., Mukhortova O.V., Popov A.I., Rubanova M.V., Shemonaev E.V. 2013. The influence of alien hydrobiont species on the structural-functional organisation of ecosystems in the Saratov reservoir. *Proceedings of Samara Scientific Centre of RAS* 15(3-7): 2277–2286. [In Russian]
- Evlanov I.A., Kozlovskiy S.V., Antonov P.I. 1998. *Cadastre of fishes of the Samara region*. Togliatti: Institute of Ecology of the Volga Basin of RAS. 222 p. [In Russian]
- Zavyalov E.V., Ruchin A.B., Shlyakhtin G.V., Shashulovskiy V.A., Sonin K.A., Tabachishin V.G., Malinina Yu.A., Ermolin V.P., Yakushev N.N., Mosolova E.Yu. 2007. Fishes in the north of Lower Volga Region: in 3 books. Book 1. Fish fauna composition, research methods. Saratov: Publisher of the Saratov State University. 208 p. [In Russian]
- Francová K., Ondračková M. 2014. Effect of habitat conditions on parasite infection in 0+ juvenile perch (*Perca fluviatilis* L.) in two Czech reservoirs. *Hydrobiologia* 721(1): 57–66. DOI: 10.1007/s10750-013-1644-0
- Gavrilov A.L., Goskova O.A. 2018. The Long-term dynamics of parasite infection in Coregonids with different food specializations. *Russian Journal of Ecology* 49(6): 548–553. DOI: 10.1134/S1067413618060073
- Gerasimov Yu.V., Ivanova M.N., Stolbunov I.A., Pavlov D.D. 2015. Perch. In: Yu.V. Gerasimov (Ed.): *Fishes of the Rybinsk reservoir: population dynamics and ecology*. Yaroslavl: Filigran. P. 331–347. [In Russian]
- Golovanova I.L., Golovanov V.K. 2011. Influence of abiotic factors (temperature, pH, heavy metals) on the carbohydrate activity in food objects of ichthyophages. *Voprosy Ikhtologii* 51(5): 657–664. [In Russian]
- Gribovskiy A.M., Ivanov S.V., Gorbatova M.A. 2016. Analysis of quantitative data in three or more independent groups using Statistica and SPSS software: parametric and non-parametric tests. *Science & Healthcare* 4: 5–37. [In Russian]
- Guillard J., Perga M.E., Colon M., Angeli N. 2006. Hydroacoustic assessment of young-of-year perch, *Perca fluviatilis*, population dynamics in an oligotrophic lake (Lake Annecy, France). *Fisheries Management and Ecology* 13(5): 319–327. DOI: 10.1111/j.1365-2400.2006.00508.x
- Halmetoja A., Valtonen E.T., Koskenniemi E. 2000. Perch (*Perca fluviatilis* L.) parasites reflect ecosystem conditions: a comparison of a natural lake and two acidic reservoirs in Finland. *International Journal for Parasitology* 30(14): 1437–1444. DOI: 10.1016/S0020-7519(00)00115-6
- Herve A., Williams L.J. 2010. Contrast Analysis. In: N. Salkind (Ed.): *Encyclopedia of Research Design*. Sage: Thousand Oaks. P. 1–14.
- Hokanson K.E.F. 1977. Temperature Requirements of Some Percids and Adaptations to the Seasonal Temperature Cycle. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34(10): 1524–1550. DOI: 10.1139/f77-217
- Ieshko E.P., Novokhatskaya O.V. 2008. Trends in succession of parasitofauna of fish of eutrophied water bodies. *Journal of Ichthyology* 48(8): 665–670. DOI: 10.1134/S0032945208080134
- Jones C.M., Brown M.J.F. 2014. Parasites and genetic diversity in an invasive bumblebee. *Journal of Animal Ecology* 83(6): 1428–1440. DOI: 10.1111/1365-2656.12235
- Kamiya T., O'Dwyer K., Nakagawa S., Poulin R. 2014. What determines species richness of parasitic organisms? A

- meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 89(1): 123–134. DOI: 10.1111/brv.12046
- Karvonen A., Cheng G.H., Valtonen E.T. 2005. Within-lake dynamics in the similarity of parasite assemblages of perch (*Perca fluviatilis*). *Parasitology* 131(6): 817–823. DOI: 10.1017/S0031182005008425
- Kazakov B.E., Protasova E.N., Sokolov S.G. 2010. The influence of deforestation from the catchment area of lake Gabi on the state of a lake biocoenosis: analysis of the diversity of parasites and their hosts. *Proceedings of the Centre for Parasitology* 46: 99–106. [In Russian]
- Kelly D.W., Paterson R.A., Townsend C.R., Poulin R., Tompkins D.M. 2009. Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? *Ecology* 90(8): 2047–2056. DOI: 10.1890/08-1085.1
- Kotov A.A., Bekker E.I. 2016. *Cladocera: family Eurycercidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda)*. Weikersheim: Backhuys Publishers, Leiden & Margraf Publishers. 89 p.
- Kuperman B.I., Tyutin A.V., Guzyaev I.A. 1997. Crustaceans as the second intermediate host of *Bunodera luciopercae* (Trematoda: Bunoderidae) in experiment and in nature. *Inland Water Biology* 1: 65–71. [In Russian]
- Lafferty K.D. 2012. Biodiversity loss decreases parasite diversity: theory and patterns. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367(1604): 2814–2827. DOI: 10.1098/rstb.2012.0110
- Lymbery A.J., Morine M., Kanani H.G., Beatty S.J., Morgan D.L. 2014. Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 3(2): 171–177. DOI: 10.1016/j.ijppaw.2014.04.002
- Mastitskiy S.E., Shitikov V.K. 2014. *Statistical analysis and data visualization using R*. Moscow: DMK Press. 496 p. [In Russian]
- Mineeva O.V. 2016. Infestation of fish with the alien parasite *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Opecoelidae) in the Saratov Reservoir. *Russian Journal of Biological Invasions* 7(3): 268–274. DOI: 10.1134/S2075111716030073
- Mineeva O.V. 2018. Goby fish nematodes (Perciformes, Gobiidae) in the Saratov reservoir. *Proceedings of Samara Scientific Centre of RAS* 20(2): 67–72. [In Russian]
- Mineeva O.V. 2018. The Trematode Fauna of Ponto-Caspian Gobies (Pisces, Gobiidae) in the Saratov Reservoir. *Russian Journal of Biological Invasions* 10(1): 22–29. DOI: 10.1134/S2075111719010107
- Moravec F. 1969. On the early development of *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776) (Trematoda: Bunoderidae). *Věstník Československé Společnosti Zoologické* 33(3): 229–237.
- Morozińska-Gogol J. 2013. Parasite communities of European perch, *Perca fluviatilis* L. (Actinopterygii: Perciformes: Percidae) from Lake Łebsko (Central Coast, Poland). *Annals of Parasitology* 59(2): 89–98.
- Mozgovoy A.A., Semenova M.K., Shakhmatova V.I. 1968. Life cycle of *Contracaecum microcephalum* (Ascaridata: Anisakidae) a parasite of fish-eating birds. In: *Proceedings of All-Union Society of helminthologists*. Vol. 1. Moscow: Publisher of AS USSR. P. 154–159. [In Russian]
- Nikolskiy G.V. 1950. *Private ichthyology*. Moscow: Sovetskaya Nauka. 428 p. [In Russian]
- Paull S. H., LaFonte B.E., Johnson P.T.J. 2012. Temperature-driven shifts in a host-parasite interaction drive non-linear changes in disease risk. *Global Change Biology* 18(12): 3558–3567. DOI: 10.1111/gcb.12018
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhgareva N.N. 2019. Appearance and Distribution of New Alien Macrozoobenthos Species in the Upper Volga Reservoirs. *Russian Journal of Biological Invasions* 10(1): 30–38. DOI: 10.1134/S2075111719010119
- Poulin R. 2017. Invasion ecology meets parasitology: Advances and challenges. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 6(3): 361–363. DOI: 10.1016/j.ijppaw.2017.03.006
- Pugachev O.N. 2002. Checklist of the freshwater fish parasites of the Northern Asia. Knidaria, Monogenoidea, Cestoda. *Proceedings of the Zoological Institute of RAS* 297: 1–248. [In Russian]
- Pugachev O.N. 2003a. Checklist of the freshwater fish parasites of the Northern Asia. Trematoda. *Proceedings of the Zoological Institute of RAS* 298: 1–224. [In Russian]
- Pugachev O.N. 2003b. Checklist of the freshwater fish parasites of the Northern Asia. Nematoda, Acanthocephala, Hirudinea, Mollusca, Crustacea, Acari. *Proceedings of the Zoological Institute of RAS* 304: 1–250. [In Russian]
- Radchenko N.M. 2002. *Fish parasites in Lake Vozhe (taxonomy, fauna, ecology, zoogeography)*. Vologda: Publishing House of the Vologda Institute for Educational Development. 160 p. [In Russian]
- Report on the environmental situation in the Samara region for 2018. Vol. 29. Samara: Publishing House of the SSC, 2019. 217 p. [In Russian]
- Reshetnikov Yu.S. 2002. *Atlas of freshwater fishes of Russia. In 2 vol., Vol. 2*. Moscow: Nauka. 253 p. [In Russian]
- Rodionova N.V., Dudakova D.S. 2012. Daily migrations of plankton and meiobenthous crustaceans in the littoral zone of lake Ladoza. In: *Actual problems of Crustacea study in continental waters of Russia*. Kostroma: Kostroma Printing House. P. 265–267. [In Russian]
- Rogers D.C., Thorp J.H. (Ed.). 2019. *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Vol. 4. Keys to Palaearctic Fauna*. NY: Academic Press. 1148 p. DOI: 10.1016/B978-0-12-385024-9.00018-6
- Roitman V.A., Zeitlin D.G. 1982. Essay on the biology of some helminths associated with perch in lake biocoenoses. In: *Helminths in freshwater biocoenoses*. Moscow: Nauka. P.146–193. [In Russian]
- Rubanova M.V. 2003a. Features of the formation of a multi-species association of helminths of perch in the Saratov reservoir depending on the size and age structure of the host population. *Vestnik of the V.N. Tatishchev Volzhsky State University. Series «Ecology»* 6: 57–59. [In Russian]
- Rubanova M.V. 2003b. Seasonal changes in the taxonomic structure of the multi-species association of perch

- helminths in the Saratov reservoir. In: *Biology – 21st Century Science: 7th Pushchino School-Conference of Young Scientists*. Pushchino: Pushchino Scientific Center of RAS. P. 213. [In Russian]
- Rubanova M.V. 2012. The structure of the multi-species association of perch helminths as an indicator of changes in the ecosystem of the Saratov reservoir. *Agrarian Russia* 12: 22–26. DOI: 10.30906/1999-5636-2012-12-22-26 [In Russian]
- Rubanova M.V. 2018. Participation of alien species in the life cycles of intestinal helminths of perch *Perca fluviatilis* L., 1758 in the Saratov reservoir. In: *Ecological problems of large river basins – 6*. Togliatti: Anna. P. 262–263. DOI: 10.24411/9999-002A-2018-10114 [In Russian]
- Rumyantsev E.A. 1996. *Evolution of the fauna of fish parasites in lakes*. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of RAS. 187 p. [In Russian]
- Sabitova R.Z., Mukhortova O.V., Poddubnaya N.Ya., Fedorov R.A. 2018. Zooplankton of Lake Kandrykul (Republic of Bashkortostan, Russia) under Conditions of Anthropogenic Eutrophication. *Inland Water Biology* 11(2): 153–160. DOI: 10.1134/S1995082918010145
- Salazkin A.A., Ivanova M.V., Ogorodnikova V.A. 1984. Zooplankton and its production. In: G.G. Vinberg, G.M. Lavrentieva (Eds.): *Methodical recommendations for collection and treatment of data in hydrobiological research in freshwater bodies*. Leningrad: GosNIORH. 33 p. [In Russian]
- Scarlato O.A. (Ed.). 1987. *Determinant of parasites of freshwater fishes in the USSR fauna. Vol. 3. Parasitic multicellular (Second part)*. Leningrad: Nauka. 583 p. (Determinants of the USSR fauna. Issue 149) [In Russian]
- Schade F.M., Raupach M.J., Wegner K.M. 2015. Seasonal variation in parasite infection patterns of marine fish species from the Northern Wadden Sea in relation to interannual temperature fluctuations. *Journal of Sea Research* 113: 73–84. DOI: 10.1016/j.seares.2015.09.002
- Shabunov A.A., Radchenko N.M. 2012. *Parasites of fishes, amphibians and tea birds in ecosystems of large water bodies in the Vologda region*. Vologda: Volograd State Technical University. 243 p. [In Russian]
- Shorygin A.A. 1952. *Nutrition and nutritional relationships of fishes of the Caspian Sea*. Moscow: Pishchepromizdat. 165 p. [In Russian]
- Shukerova S., Kirin D., Hanzelova V. 2010. Endohelminth communities of the perch, *Perca fluviatilis* (Perciformes, Percidae) from Srebarna Biosphere Reserve, Bulgaria. *Helminthologia* 47(2): 99–104. DOI: 10.2478/s11687-010-0016-9
- Shulman S.S., Malakhova R.P., Rybak V.F. 1974. *Comparative-ecological analysis of the fish parasites in lakes of Karelia*. Leningrad: Nauka. 107 p. [In Russian]
- Sinev A.Y. 2014. A comparative morphological analyses of four species of *Camptocercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae). *Zootaxa* 3895(2): 183–207. DOI: 10.11646/zootaxa.3895.2.3
- Smirnov A.K., Smirnova E.S. 2019. Perch *Perca fluviatilis* (Percidae) fry behavior in a heterothermal environment at different levels of food availability. *Zoologicheskii Zhurnal* 98(2): 182–192. DOI: 10.1134/S0044513419020168 [In Russian]
- Sokolov S.G., Protasova E.N., Cherevichko A.V. 2013. A new taxonomic status of the trematodes *Bunodera luciopercae* s. str. and *Bunodera acerinae* stat. n. (Trematoda, Allocreadiidae) and second intermediate host of *Bunodera luciopercae* s. str. *Zoologicheskii Zhurnal* 92(2): 184–193. DOI: 10.7868/S0044513413020165 [In Russian]
- State report on the status of the environment and natural resources of the Samara region for 2011. Vol. 22. Samara: DSM, 2012. 343 p. [In Russian]
- Stenko R.P. 1976. Life cycle of trematode *Crovoeroaecum skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Allocreadiata. Opecoeliidae). *Parazitologiya* 10(1): 9–16. [In Russian]
- Straile D. 2002. North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269(1489): 391–395. DOI: 10.1098/rspb.2001.1907
- Supryaga V.G., Mozgovoy A.A. 1974. Biological features of *Raphidascaris acus* (Anisakidae: Ascaridata) – a parasite of freshwater fish. *Parazitologiya* 8(6): 494–503. [In Russian]
- Svanbäck R., Eklöv P. 2002. Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia* 131(1): 61–70. DOI: 10.1007/s00442-001-0861-9
- Svanbäck R., Eklöv P. 2004. Morphology in perch affects habitat specific feeding efficiency. *Functional Ecology* 18(4): 503–510. DOI: 10.1111/j.0269-8463.2004.00858.x
- Tomilovskaya N. S. 1998. Helminths in the coenoses of aquatic invertebrates of the Saratov reservoir (Mordovian islands). In: *Ecological problems of large river basins – 2*. Togliatti: IEVB RAS. P. 259. [In Russian]
- Vilà M., Hulme P.E. 2017. *Impact of biological invasions on ecosystem services*. Heidelberg: Springer. 354 p. DOI: 10.1007/9783319451213
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. 2019. Alien Parasite Species of the Fish in the Volga River Basin: A Review of Data on the Species Number and Distribution. *Russian Journal of Biological Invasions* 10(2): 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140
- Zhokhov A.E., Molodozhnikova N.M. 2007. Parasites taxonomic diversity of agnathans and fishes of Volga river basin. IV. Amphilinida and Cestoda. *Parazitologiya* 41(2): 89–102. [In Russian]

**DYNAMICS OF HELMINTH FAUNA OF THE DIGESTIVE TRACT
OF *PERCA FLUVIATILIS* (ACTINOPTERYGII: PERCIFORMES)
AND ITS RELATIONSHIP WITH ZOOPLANKTON
IN THE SAMARSKAYA LUKA NATIONAL PARK (RUSSIA)**

Marina V. Rubanova¹, Oxana V. Mukhortova^{1,2}, Nadezhda Ya. Poddubnaya³

¹*Samara Science Centre of RAS, Russia*

e-mail: rubanova-ievb@mail.ru

²*Togliatti State University, Russia*

e-mail: muhortova-o@mail.ru

³*Cherepovets State University, Russia*

e-mail: poddoubnaia@mail.ru

In the present paper we studied the helminth fauna of the digestive tract of *Perca fluviatilis* (Perciformes) of the water bodies in the Samarskaya Luka National Park (Russia) in 1990–2016. In the early 1990s, nine species of intestinal helminths were registered for *P. fluviatilis*. Life cycles of 78% of them were associated with zooplankton organisms. We found correlations between fish invasion by certain helminth species and the abundance of zooplankton organisms. By 2012–2016, the proportion of parasites associated with zooplankton has decreased to 67%. Of helminths found in *P. fluviatilis* in 1990–1992, seven species are known there nowadays. Since 1996, we identified 12 new parasites, including two alien species. We found a double change of dominant species in the 1990s. Recently, a new factor has been added to the historical set of factors. It is the introduction, naturalisation and inclusion of alien hydrobiont species into both trophic chains of fish communities and parasitic systems of the studied water bodies. The helminth fauna of *P. fluviatilis* adequately reflects both features of host's ecology and changes occurring in water bodies during the last 30 years. We identified the tendencies of structural-functional ecosystem restructuring caused by both alien species introduction and, associated, changes in trophic chains of fishes with it. We predict changes in the strategy of fish behaviour, an increase in abundance and more active participation of invasive species (fish, freshwater molluscs, parasites) in trophic chains of water bodies in the Samarskaya Luka National Park connected with the reservoir, and, finally, expanding the range of consumers / hosts of alien parasites.

Key words: alien species, Cladocera, Copepoda, parasites on fishes, water ecosystem transformation