

УДК 597-115.2+591.69-7

ПАРАЗИТЫ ВСЕЛЕНЦА *PROTERORHINUS SEMILUNARIS* (PISCES: GOBIIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И СПИСОК ПАРАЗИТОВ БЫЧКОВ РОДА *PROTERORHINUS* В ЕВРАЗИИ

© 2016 Жохов А.Е.^{1*}, Пугачёва М.Н.¹, Молодожникова Н.М.^{2**}

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, п. Борок, Ярославская обл.;

² Первый Московский государственный медицинский университет им. И.М. Сеченова, 111121, г. Москва;
e-mail: * aezhokhov@yandex.ru; ** nmmolod@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2016

В четырёх пунктах Рыбинского водохранилища в августе 2015 г. исследованы макропаразиты бычка-вселенца *Proterorhinus semilunaris* (101 экз.). Обнаружено 6 видов паразитов: Unionidae gen. sp., *Paracoenogonimus ovatus*, *Diplostomum* sp., *Ichthyocotylurus platycephalus*, *Posthodiplostomum cuticola*, *Camallanus lacustris*. Во всех изученных выборках рыб преобладали метацеркарии трематод. Специфичные паразиты – моногенея *Gyrodactylus proterorhini* и цестода *Proteocephalus gobiorum* – не найдены. В статье приводится список паразитов *P. semilunaris* и *P. marmoratus* в Евразии на основе опубликованных данных. Паразитофауна *P. marmoratus* представлена 40 видами (1 Microspora, 4 Ciliophora, 4 Muxozoa, 1 Monogenoidea, 4 Cestoda, 17 Trematoda, 4 Nematoda, 4 Acanthocephala, 1 Arthropoda), паразитофауна *P. semilunaris* – 92 видами (1 Kinetoplastida, 2 Sporozoa, 4 Microspora, 11 Ciliophora, 2 Muxozoa, 2 Monogenoidea, 8 Cestoda, 35 Trematoda, 12 Nematoda, 5 Acanthocephala, 1 Annelida, 4 Mollusca, 5 Arthropoda).

Ключевые слова: паразиты, Gobiidae, *Proterorhinus*, Волга, виды-вселенцы, список видов.

Введение

Эндемичные Понто-Каспийские бычки образуют своеобразный пучок из примерно 24 видов, объединяющий несколько родов [Neilson, Stepien, 2009a]. Из них 5 видов (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814, *N. kessleri* Günther, 1861, *N. fluviatilis* Pallas, 1814, *Babka gymnotrachelus* Kessler, 1857, *Proterorhinus semilunaris*) активно расширяют свои пресноводные ареалы в Евразии и рассматриваются как вселенцы. Таксономический статус тупоносых бычков рода *Proterorhinus* обсуждается и до сих пор остаётся не до конца ясным. Согласно последним данным, в Чёрном и Азовском морях и в их солоноватоводных участках обитает *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814). В Каспийском море и в пресноводных водоёмах, формирующих бас-

сейны Каспийского, Чёрного и Азовского морей, обитает *P. semilunaris* (Heckel, 1837) [Слынько и др., 2013]. По мнению других исследователей [Neilson, Stepien, 2009b], в Каспийском море и в бассейне Волги обитает *P. semipellucidus* (Kessler, 1877). Эволюционно первичным считается морской вид *Proterorhinus marmoratus*, пресноводный вид *P. semilunaris* – его дериват [Neilson, Stepien, 2009b]. Морское (солонатоводное) происхождение *P. semilunaris* доказывает тип его водно-солевого обмена [Мартемьянов, Борисовская, 2012]. Вторым не полностью выясненным вопросом остаётся естественный ареал пресноводного вида *P. semilunaris* и пути его проникновения в некоторые речные бассейны, в частности, в Волгу [Naseka et al., 2005; Слынько и др., 2013]. В Волге *P. semilunaris* впервые был

найден в начале 1980-х гг. в Волгоградском водохранилище, затем в Саратовском, и в 2002 г. обнаружен в Рыбинском водохранилище [Слынько, 2008; Боровикова, Карабанов, 2015]. Высказывается мнение, что в Волгу он проник из Дона через Волго-Донской канал [Евланов и др., 1998; Naseka et al., 2005]. Рыбинское водохранилище – самая северная часть пресноводного ареала *P. semilunaris*. На запад этот бычок продолжает активно расселяться и уже появился в реках Франции и Германии [Manné, Poulet, 2008].

Паразитофауна пресноводного (*Proterorhinus semilunaris*) и морского (*Proterorhinus marmoratus*) тупоносых бычков, так же как и других бычков-вселенцев, активно изучается, и уже накоплен довольно большой массив данных. Для *P. semilunaris* есть сведения о паразитах из популяций, обитающих в пределах естественного ареала и из популяций в новых частях ареала. Это даёт возможность проследить, как формируется паразитофауна видов-вселенцев в новых местообитаниях. Перечисленные выше пять видов бычков-вселенцев расселяются (заносятся), вероятно, не по одному, а группами видов, одновременно или с интервалом в несколько лет [Pronin et al., 1997; Grabowska et al., 2008; Manné, Poulet, 2008]. Из пяти видов бычков-вселенцев самым маленьким по размеру является *P. semilunaris*. Возможно, по этой причине темпы его естественного расселения медленнее, чем других видов бычков. Так, в реках Франции он появился позже *Neogobius melanostomus* и *N. kessleri* [Manné, Poulet, 2008], водоёмы Польши были им колонизированы значительно позже, чем *N. melanostomus*, *N. fluviatilis* и *Babka (Neogobius) gymnotrachelus* [Grabowska et al., 2008]. В Верхней Волге сейчас встречаются *N. melanostomus* и *P. semilunaris*, при этом первый вид здесь появился раньше второго, однако *N. melanostomus* из Рыбинского водохранилища известен по единичным находкам, тогда как *P. semilunaris* обычен, по крайней мере, в Волжском плёсе [Карабанов и др., 2015]. Ниже Рыбинского, в Чебоксарском водохранилище обитают три вида бычков-вселенцев (*N. melanostomus*, *N. iljini* Vasiljeva et Vasiljev,

1996, *P. semilunaris*) [Клевакин, 2005], в Куйбышевском – те же 3 вида [Галанин, 2012], в Саратовском – 5 видов (*N. melanostomus*, *N. iljini*, *N. fluviatilis*, *Benthophilus stellatus*, *P. semilunaris*) [Евланов и др., 2013]. В Рыбинском водохранилище *P. semilunaris* оказался самым успешным вселенцем, и его паразитофауна здесь формировалась без участия других близких видов бычков.

Из-за того, что ихтиологи не пришли к единому мнению по поводу таксономического статуса пресноводного тупоносого бычка, в паразитологической литературе он фигурирует под разными названиями: *Proterorhinus* cf. *semipellucidus* (Kessler, 1877) [Kvach et al., 2015], *P. semilunaris* [Kvach et al., 2014; Mierzejewska et al., 2014], *P. marmoratus* [Koubková, Baruš, 2000; Moravec, 2001; Тютин и др., 2012]. Мы в этой работе придерживаемся мнения Слынько с соавторами [Слынько и др., 2013] и считаем валидным *P. semilunaris*. Цель данного исследования – описать паразитофауну *P. semilunaris* в самой северной точке ареала, где отсутствуют другие бычки-вселенцы, составить полный список паразитов, зарегистрированных у *P. marmoratus* и *P. semilunaris* на данный момент.

Материал и методы

Рыбы были пойманы сачком в период с 11 по 25 августа 2015 г. в четырёх пунктах Волжского плёса Рыбинского водохранилища вблизи п. Борок, Ярославская область: канал (N58°02'33"; E38°15'23"), р. Шумаровка (N58°02'25"; E38°15'34"), р. Ильдь (N58°01'16"; E38°15'07"), р. Сутка (N58°01'03"; E38°16'00") (Рис.). Расстояние между пунктами было 700–2800 м. Всего был исследован 101 экз. *P. semilunaris*. У всех рыб измерялась стандартная длина тела, в см. На присутствие макропаразитов были исследованы поверхность тела, плавники, жабры, глаза, головной мозг, брюшная полость, пищеварительный тракт, мышцы. Для каждого вида паразита рассчитывали следующие показатели заражённости: экстенсивность инвазии (prevalence), в %; индекс обилия (mean abundance); интенсивность инвазии, мин. –

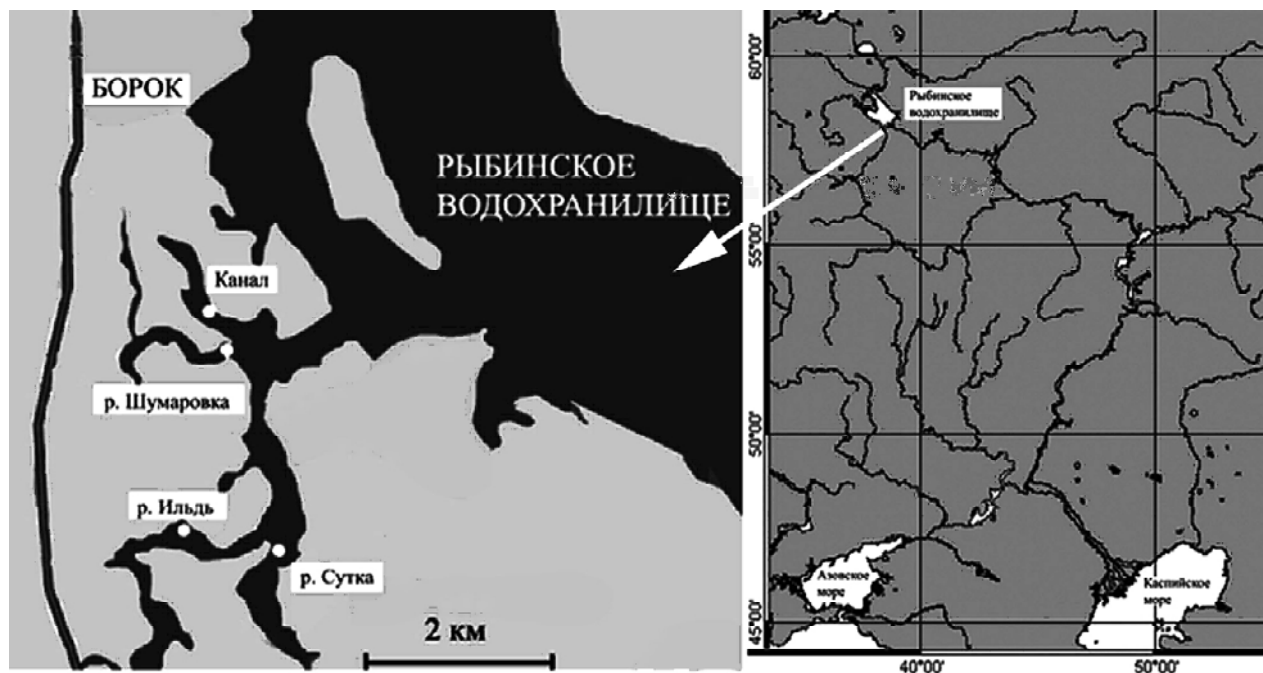


Рис. Карта-схема бассейна Волги и Волжского плёса Рыбинского водохранилища в районе п. Борок. Белые точки – места лова рыб.

макс. (range). Эти показатели рассчитаны для каждой из четырёх исследованных выборок и для объединённой выборки, поскольку места отбора проб находились в относительной близости друг к другу. Сходство паразитофаун оценивали по индексу Жаккара [Мэггаран, 1992]. Коэффициент агрегированности (дисперсии) рассчитывали как отношение дисперсии к среднему. Статус вида в сообществе устанавливали в соответствии с концепцией «основной/второстепенный вид» по обилию паразитов [Holmes, Price, 1986]: >2 = основной вид, $0.6-2$ = второстепенный вид; $0.2-0.6$ = сопутствующий вид и <0.2 = редкий вид.

Список видов составлен на основе опубликованных данных. Для каждого вида указаны места находок (водоём и страна). Все находки в Чёрном море относятся к территориям России (Крым) и Украины, в Каспийском море – ко всем районам моря без конкретного указания точек.

Результаты исследований

За весь период исследования у *Proterorhinus semilunaris* в четырёх выборках обнаружено 6 таксонов паразитов: 4 Trematoda (metacercaria), 1 Nematoda и 1 Bivalvia (glochidium) (табл. 1).

Среди паразитов по количеству видов и по заражённости преобладали личинки трематод, наибольшую заражённость показали *P. ovatus* и *Diplostomum* sp. Следует отметить, что большинство метацеркарий *Diplostomum* в хрусталиках рыб были мёртвыми или сильно дегенерированными, лишь изредка попадались живые и полностью сформированные личинки. Метацеркарии *P. cuticola*, найденные в количестве трёх экземпляров, также были мёртвыми. Во всех исследованных выборках у бычков отсутствовали моногенеи и цестоды. Метацеркарии неравномерно распределялись среди хозяев, о чём свидетельствуют коэффициенты агрегированности (дисперсии): *I. platycephalus* (13.4), *P. ovatus* (7.35), *Diplostomum* sp. (2.83). Наиболее неравномерно в популяциях распределялись крупные метацеркарии *I. platycephalus*, гложидии моллюсков имели низкую агрегированность (0.63).

В выборках *P. semilunaris* из различных мест количество видов паразитов изменялось от 3 до 5. Общими для всех четырёх выборок видами были метацеркарии *P. ovatus*, *Diplostomum* sp. и *I. platycephalus* (табл. 2). В объединённой выборке к ядру видов (основные виды) относились метацеркарии *P. ovatus*

Таблица 1. Разнообразие паразитов бычка *P. semilunaris* в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища ($n = 101$) Э.И. – экстенсивность инвазии, %; И.О. – индекс обилия \pm SD стандартное отклонение

Паразиты	Э.И. (%)	И.О. \pm SD	Мин. – макс.	Локализация
Unionidae gen. sp. (glochidium)	39.5 \pm 5	0.89 \pm 1.33	1–5	Жабры, плавники
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)	53.1 \pm 4.9	3.99 \pm 6.57	1–26	Мышцы
<i>Diplostomum</i> sp. (met.)	54.3 \pm 5.1	3.56 \pm 4.55	1–17	Хрусталик
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	16.05 \pm 3.9	0.6 \pm 3.1	1–27	Мезентерий
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (met.)	3.7 \pm 1.9	0.04 \pm 0.19	1–1	Кожа
<i>Camallanus lacustris</i>	1.23 \pm 1.09	0.01 \pm 0.11	1	Кишечник

и *Diplostomum* sp., к группе второстепенных видов – глохидии моллюсков и метацеркарии *I. platycephalus*, к редким видам – нематода *C. lacustris* и метацеркарии *P. cuticola*. (табл. 1). В выборках из отдельных пунктов виды по значимости в структуре сообщества распределялись иначе. В канале все виды принадлежали к группе второстепенных; в р. Сутке два вида были основными (*P. ovatus*, *Diplostomum* sp.) и один сопутствующий (*I. platycephalus*); в р. Ильдъ были основные (*P. ovatus*, *Diplostomum* sp.) и редкие виды (*I. platy-*

cephalus, *P. cuticola*); в р. Шумаровке – второстепенные (глохидии моллюсков, *P. ovatus*) и сопутствующие (*Diplostomum* sp., *I. platycephalus*) (табл. 2).

Сходство видовой состава паразитов между выборками было довольно значительным. Одинаковый видовой состав паразитов имели выборки из канала и из р. Шумаровки (индекс Жаккара 1), возможно, потому что они удалены друг от друга всего на 700 м. Однако между р. Сутка и р. Ильдъ, расстояние между которыми 800 м, сходство было меньше (индекс

Таблица 2. Разнообразие паразитов бычка *P. semilunaris* в разных местах Волжского плёса Рыбинского водохранилища, Э.И. – экстенсивность инвазии, %; И.О. – индекс обилия; SD – стандартное отклонение, S.L. – стандартная длина, см

Паразиты		Канал	Р. Сутка	Р. Ильдъ	Р. Шумаровка
Число исследованных хозяев		35	20	17	19
Длина тела, S.L. \pm SD (min.–max.)		2.78 \pm 0.55 (1.7–3.4)	3.5 \pm 0.47 (2.8–4.2)	2.95 \pm 0.5 (2.2–3.6)	2.84 \pm 0.42 (2.1–3.5)
Число заражённых хозяев		30 (85.7%)	20 (100%)	17 (100%)	15 (78.9%)
Unionidae gen. sp. (glochidium)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	68.6 \pm 7.8 1.69 \pm 1.5 1–4	– – –	– – –	42.1 \pm 11 0.68 \pm 1.1 1–4
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	22.9 \pm 7.1 0.71 \pm 2.1 1–11	100 15.9 \pm 7.9 4–26	100 6.7 \pm 6 1–26	42.1 \pm 11 1.32 \pm 2 1–5
<i>Diplostomum</i> sp. (met.)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	37.1 \pm 8.2 1.43 \pm 2.8 1–14	100 8.6 \pm 5 2–17	100 8.47 \pm 2.9 5–13	21.1 \pm 9.3 0.42 \pm 1.02 1–4
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	14.3 \pm 6.1 0.97 \pm 4.6 1–27	20 \pm 9.2 0.4 \pm 0.9 1–3	17.6 \pm 9.2 0.18 \pm 0.39 1	15.8 \pm 6 0.42 \pm 1.39 1–6
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (met.)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	– – –	– – –	17.6 \pm 9.2 0.18 \pm 0.39 1	– – –
<i>Camallanus lacustris</i>	Э.И. И.О. Мин.– макс.	– – –	– – –	5.9 \pm 5.7 0.06 \pm 0.24 1	– – –

Жаккара 0.6). В тоже время удалённые друг от друга на 2800 м р. Сутка и р. Шумаровка, р. Сутка и канал, канал и р. Ильдь, р. Шумаровка и р. Ильдь имели как высокое, так и низкое сходство (индекс Жаккара 0.75, 0.75, 0.5 и 0.5, соответственно).

Обсуждение

Разнообразие макропаразитов *Proterorhynchus semilunaris* в исследованных выборках низкое (всего 6 таксонов/видов). В 2010 г. паразитофауна этого бычка была изучена А.В. Шершневой в тех же местах (канал и р. Ильдь), найдено 7 видов гельминтов, хотя их видовой состав несколько отличался [Шершнева, 2012]. Ещё ранее, в 2004 и 2006 гг., его паразитофауна в Волжском плёсе водохранилища состояла из трёх (*P. ovatus*, *I. variegatus*, *Proteocephalus* sp.) и двух (*Holostephanus cobitidis*, *I. platycephalus*) видов гельминтов, соответственно [Тютин и др., 2007]. В целом для *P. semilunaris* из разных мест Волжского плёса Рыбинского водохранилища указывалось 14 видов макропаразитов [Тютин и др., 2012]. В 2010 г. среди паразитов бычка доминировал *Apatemon cobitidis* (96.7%) [Шершнева, 2012], которого в 2015 г. мы не нашли ни в одной выборке, его место занял *I. platycephalus*.

Для бычка *P. semilunaris* из Рыбинского водохранилища характерно отсутствие специфического паразита бычков – моногенеи *Gyrodactylus proterorhini*, хотя *Gyrodactylus* sp. упоминается [Тютин и др., 2012]. Это может объясняться способом заноса бычков в водохранилище. Если они попали сюда из Каспия с балластными водами судов, то резкая смена солёности воды сыграла роль «дезинфекции» от эктопаразитов. Именно этим объясняют низкую заражённость бычка-кругляка *G. proterorhini* при колонизации водоёмов Польши и Бельгии [Kvach et al., 2014; Mombaerts et al., 2014]. Но в Верхнюю Волгу, как предполагается, *P. semilunaris* попал путём естественного расселения [Naseka et al., 2005; Слынько и др., 2013]. Данных об уровне заражённости *P. semilunaris* моногенеей *G. proterorhini* в естественном ареале крайне мало: в Нижнем Днестре заражённость была

6.7% [Kvach, Oğuz, 2009], в дельте Волги – 13.3% [Kvach et al., 2015], в дельте Днепра вид не обнаружен [Kvach et al., 2014]. В новых частях ареала заражённость может отсутствовать, быть низкой или очень высокой. Например, в Бельгии, куда *P. semilunaris* расселился самостоятельно, заражённость бычков *G. proterorhini* в выборках колебалась от 0 до 85.7% [Mombaerts et al., 2014]. В тех водоёмах, где бычки-вселенцы встречаются в комплексе видов, *P. semilunaris*, как правило, слабее заражён *G. proterorhini* по сравнению с более крупными сородичами [Mierzejewska et al., 2011, 2014; Минеева, 2013а; Kvach et al., 2014, 2015]. Следует ли из этого, что более крупные виды гобиид предпочтительнее для *G. proterorhini* по сравнению с мелким *P. semilunaris* и, напротив, способствуют ли крупные виды бычков заражению *P. semilunaris* этой моногенеей? Для ответа на этот вопрос пока слишком мало данных. Однако отсутствие *G. proterorhini* в Рыбинском водохранилище или очень низкая и локальная заражённость, пока не выявленная, позволяет предполагать, что это связано с отсутствием здесь других видов гобиид. В расположенных ниже по течению Волги водохранилищах, где видов бычков-вселенцев больше, *G. proterorhini* обычен [Минеева, 2013а; Kvach et al., 2015]. В Каспийском море *G. proterorhini* найден у *Neogobius gorlap* (Pijl, 1949), *N. melanostomus* (Pallas, 1814), *Gobius caspius* Eichwald, 1831, *P. semilunaris* [Микаилов, 1975; Ибрагимов, 2012].

Наличие в водоёме других видов гобиид может обогащать фауну паразитов *P. semilunaris* только специфическими паразитами. В целом же разнообразие паразитов этого бычка зависит от разных факторов, в том числе от размера рыб. Анализ литературных данных показывает, что наибольшее разнообразие паразитов (3–16 видов) было в выборках, где присутствовали бычки с длиной тела > 5 см [Шершнева, 2012; Kvach et al., 2014; Kvach et al., 2015], самое большое количество видов (16) было в выборке с очень крупными бычками, > 8 см [Mierzejewska et al., 2014]. У бычков с длиной тела < 5 см разнообразие было меньше (2–5 видов) [наши данные; Тютин и

др., 2007]. Поскольку в большинстве изученных выборок преобладали мелкие бычки, разнообразие паразитов *P. semilunaris* в целом можно считать недооценённым.

Особенность паразитофауны *P. semilunaris* в Рыбинском водохранилище – высокая заражённость метацеркариями *Parascoenogonimus ovatus*. Этот паразит регистрируется практически во всех выборках [Тютин и др., 2007; Шершнева, 2012; наши данные]. Более того,

эта трематода паразитирует у других видов бычков в волжских водохранилищах и в Каспийском море [Судариков и др., 2006; Ибрагимов, 2012; Минеева, 2013а, б; Шакаралиева, 2013], но не заражает гобиид за пределами Каспийского бассейна (табл. 3). Этой особенности пока трудно дать объяснение, учитывая широкую распространённость промежуточных хозяев *P. ovatus* (моллюсков сем. Viviparidae) в Европе.

Таблица 3. Список паразитов бычков *Proterorhinus semilunaris* и *Proterorhinus marmoratus* в Евразии

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
		<i>Proterorhinus semilunaris</i>	<i>Proterorhinus marmoratus</i>	
Phylum KINETOPLASTIDA				
<i>Ichthyobodo necatrix</i> Henneguy, 1883	Волга (Рыбинское вдхр.) Каспийское море	Шершнева, 2012 Ибрагимов, 2012	–	–
Phylum SPOROZOA				
<i>Eimeria marmorata</i> Molnár, 1996	Дунай (Венгрия)	Molnár, 1996	–	–
<i>Eimeria credintsi</i> Moshu, 1992	Дунай (Венгрия)	Molnár, 1996	–	–
Phylum CILIOPHORA				
<i>Clausophrya oblida</i> Naidenova et Zaika 1969	–	–	Чёрное море	Найдёнова, Заика, 1969; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Scyphidia doliaris</i> Cernova, 1977	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Chilodonella piscicola</i> (Zacharias, 1894) Jankowski, 1980	Волга (Рыбинское вдхр.), Каспийское море	Шершнева, 2012; Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Apiosoma baueri</i> (Kaschkowski, 1965)	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Apiosoma</i> sp.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>Epistilys Iwoffi</i> Faure- Fremiet, 1943	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2007, 2012; Шершнева, 2012	–	–
<i>Ambiphrya ameiuri</i> (Thompson, Kirkegard et Jahn, 1947)	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2007, 2012	–	–
<i>Trichodina domerguei</i> Wallengren, 1897	Реки Буг, Нарев Р. Висла (Польша) Днепр (Украина)	Yurakhno et al., 2012 Mierzejewska et al., 2014 Kvach et al., 2014	Чёрное море	Гаевская, Корнийчук, 2003; Krasnovyd et al., 2012
<i>Trichodina acuta</i> Lom, 1961	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2007, 2012	–	–
<i>Trichodina jordanica</i> Haider, 1964	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	Чёрное море	Гаевская, 2012

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Trichodina rectangli</i> Chen et Hsieh, 1964	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Trichodinella epizootica</i> (Raabe, 1950) Šramek-Hušek, 1953	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Trichodinella inverse</i> (Dogiel, 1948) Lom, 1959	–	–	Чёрное море	Гаевская, 2012
Phylum MICROSPORA				
<i>Loma acerinae</i> (Jirovec, 1930) Lom et Pekkar, 1999	Днепр (Украина), р. Висла (Польша)	Kvach et al., 2014	–	–
<i>Loma</i> sp.	Волга (дельта)	Kvach et al., 2015	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Krasnovyd et al., 2012
<i>Pleistophora tuberifera</i> Gasimagomedov & Issi, 1970	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Microsporidia</i> sp.	Р. Висла (Польша)	Kvach et al., 2014	–	–
Phylum MYXOZOA				
<i>Ceratomyxa hungarica</i> Molnár, 1992	Дунай (Венгрия)	Molnár, 1992	–	–
<i>Chloromyxum proterorhini</i> Molnár, 1992	Дунай (Венгрия)	Molnár, 1992	–	–
<i>Sphaeromyxa sevastopoli</i> Naidenova, 1970	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Kudoa quadratum</i> (Thélohan, 1895)	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>K. nova</i> Naidenova, 1975	–	–	Чёрное море	Найдёнова и др., 1975; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Fabespora nana</i> Naidenova et Zaika, 1969	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
MONOGENOIDEA				
<i>Gyrodactylus proterorhini</i> Ergens, 1967	Каспийское море Крым (реки, вдхр.) Днепр (Украина) Водоёмы Бельгии, Водоёмы Чехии и Словакии р. Висла (Польша) Волга (Волгоград, дельта, авандельта)	Ибрагимов, 2012 Мирошниченко, 2008 Kvach, Oğuz, 2009 Huys et al., 2015; Mombaerts et al., 2014 Moravec, 2001 Mierzejewska et al., 2014 Семёнова и др., 2007; Kvach et al., 2015	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Солонченко, 1979; Гаевская, Корнийчук, 2003; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
<i>Gyrodactylus</i> sp.	Волга (Рыбинское, Саратовское вдхр.)	Тютин и др., 2012; Минеева, 2013а	–	–
Class CESTODA				
<i>Schistocephalus pungitii</i> Dubinina, 1959 pl.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	–	–

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Sch. solidus</i> (Muller, 1776) pl.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	–	–
<i>Trianenophorus crassus</i> Forel, 1868 pl.	Волга (Саратовское вдхр.), Днепр (Украина) Водоёмы Чехии и Словакии	Минеева, 2013а Kvach, Oğuz, 2009 Moravec, 2001	–	–
<i>Proteocephalus gobiorum</i> Dogiel et Bychowsky 1939	Днепр (Украина) Волга (дельта, авандельта)	Kvach et al., 2014 Семёнова и др., 2007	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009
<i>Proteocephalus</i> sp.	Водоёмы Чехии и Словакии Волга (Рыбинское вдхр.)	Koubková, Baruš, 2000; Moravec, 2001 Tyutin, Slynko, 2006; Тютин и др., 2012	Чёрное море	Чернишенко, 1960
Cestoda sp.	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Scolex pleuronectis</i> Muller, 1788 larvae	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Grillotia</i> sp. larvae	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Neogryporhynchus cheilancristrotus</i> (Wedl, 1855) larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Paradilepis scolecina</i> (Rudolphi, 1819) larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
Class TREMATODA				
<i>Bucephalus polymorphus</i> Baer, 1827 met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olfers, 1926) met.	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2012	–	–
<i>Diplostomum gobiorum</i> Shigin, 1965 met.	Р. Висла (Польша) Каспийское море Волга (дельта, авандельта)	Mierzejewska et al., 2014 Ибрагимов, 2012; Шакаралиева, 2013 Семёнова и др., 2007	–	–
<i>D. paracaudum</i> (Iles, 1959) met.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>D. paraspathaceum</i> Shigin, 1965 met.	Каспийское море	Шакаралиева, 2013	–	–
<i>D. spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) met.	Водоёмы Чехии и Словакии Волга (Рыбинское вдхр.) Каспийское море	Koubková, Baruš, 2000; Moravec, 2001 Шершнева, 2012 Ибрагимов, 2012	–	–
<i>D. chromatophorum</i> (Brown, 1931) met.	Волга (Рыбинское вдхр.) Каспийское море	Шершнева, 2012 Ибрагимов, 2012	–	–
<i>D. rutili</i> Razmashkin, 1969 met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Diplostomum</i> sp. metc.	Водоёмы Чехии и Словакии Р. Висла (Польша) Днепр (Украина) Волга (Рыбинское, Саратовское вдхр., дельта)	Moravec, 2001 Mierzejewska et al., 2014 Kvach et al., 2014; Тютин и др., 2012; Kvach et al., 2015; Минеева, 2013а	–	–
<i>Tylodelphys clavata</i> Nordmann, 1832 met.	Водоёмы Чехии и Словакии Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта) Каспийское море	Koubkova, Baruš, 2000; Moravec, 2001 Шершнева, 2012; Семёнова и др., 2007 Ибрагимов, 2012; Шакаралиева, 2013	–	–
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (Nordmann, 1832) metc.	Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта) Каспийское море	Наши данные; Семёнова и др., 2007 Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Hysteromorpha triloba</i> (Rudolphi, 1819) Lutz, 1931 met.	Волга (дельта) Каспийское море	Kvach et al., 2015 Шакаралиева, 2013	–	–
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> Odening 1969 met.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>I. variegatus</i> (Creplin, 1825) met.	Р. Висла (Польша), Днепр (Украина) Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта)	Mierzejewska et al., 2014; Kvach et al., 2014 Тютин, Slynko, 2006; Тютин и др., 2012; Семёнова и др., 2007	–	–
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (Creplin, 1825) Odening, 1969 met.	Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта)	Тютин и др., 2007, 2012; Семёнова и др., 2007	–	–
<i>I. pileatus</i> (Rudolphi, 1802) Odening, 1969 met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Apatemon cobitidis proterorhini</i> Vojtek, 1964 met.	Водоёмы Чехии и Словакии Волга (Рыбинское вдхр.)	Koubkova, Baruš, 2000; Moravec, 2001 Шершнева, 2012	–	–
<i>Apatemon gracilis</i> (Rudolphi, 1819) met.	Днепр (Украина), р. Висла (Польша) Волга (Рыбинское вдхр., Волгоград, дельта)	Kvach et al., 2014; Mierzejewska et al., 2014 Тютин и др., 2012; Kvach et al., 2015	–	–
<i>Apharhyngostrigea cornu</i> (Zeder, 1800) met.	Волга (Саратовское вдхр., дельта, авандельта)	Минеева, 2013а; Семёнова и др., 2007	–	–
Strigeidae gen. sp. met.			Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Holostephalus dubinini</i> Vojtek et Vojtkova, 1968 met.	Днепр (Украина), р. Висла (Польша) Волга (дельта)	Kvach et al., 2014; Kvach et al., 2015	–	–

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Holostephanus luehei</i> Szidat, 1936 met.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>Holostephanus cobitidis</i> Opravilova, 1969 met.	Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта)	Тютин и др., 2007, 2012; Семёнова и др., 2007; Kvach et al., 2015	–	–
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> Katsurada, 1914 met.	Волга (Рыбинское, Саратовское вдхр., дельта, авандельта) Каспийское море	Шершнева, 2012; Tyutin, Slynko, 2006; Тютин и др., 2012; Минеева, 2013а; Семёнова и др., 2007; Шакаралиева, 2013	–	–
<i>Clinostomum complanatum</i> Rudolphi, 1814 met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012; Шакаралиева, 2013	–	–
<i>Echinochasmus spinosus</i> Odhner, 1911 met.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>Bucephalus polymorphus</i> Baer, 1827 met.	Р. Висла (Польша) Волга (Рыбинское вдхр.) Каспийское море	Kvach et al., 2014 Тютин и др., 2012; Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Helicometra fasciata</i> (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Nicolla skrjabini</i> (Iwanitzky, 1928)	Днестр (Украина) Волга (Волгоград, дельта)	Kvach, Oğuz, 2009 Kvach et al., 2015;	–	–
<i>Plagioporus skrjabini</i> Kowal, 1951	Волга (Горьковское вдхр.)	Tyutin, Slynko, 2006	–	–
<i>Asymphylogora pontica</i> (Chernyshenko, 1949)	–	–	Чёрное море	Krasnovyd et al., 2012
<i>Asymphylogora imitans</i> (Muhling, 1898)	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Magnibursatus skrjabini</i> (Vlasenko, 1931) Najdenova, 1969	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Мачкевский и др., 1990; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
<i>Pygidiopsis genata</i> Looss, 1907 met.	–	–	Чёрное море	Чернишенко, 1960; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012;
<i>Ascocotyle coleostoma</i> (Looss, 1896) met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Cryptocotyle concavum</i> (Creplin, 1825) met.	Волга (дельта, авандельта) Каспийское море	Семёнова и др., 2007 Ибрагимов, 2012	Чёрное море	Чернишенко, 1960; Найдёнова, 1974; Мачкевский и др., 1990; Kvach, 2002; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>C. lingua</i> (Creplin, 1825) met.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
<i>C. jejuna</i> (Nicoll, 1907) met.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	–	–
<i>Metadena pauli</i> (Vlasenko, 1931) Yamaguti, 1958 met.	–	–	Чёрное море	Гаевская, 2012
<i>Arophallus donicus</i> Skrjabin et Lindtrop, 1919 met.	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2012	–	–
<i>Timoniella imbutiforme</i> (Molin, 1859) Brook, 1980 met.	–	–	Чёрное море	Чернишенко, 1960; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
Acantostomatidae gen. sp. met.	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Galactosomum phalacrocoracis</i> Yamaguti, 1939 met.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	–	–
<i>Stephanostomum bicoronatum</i> Manter, 1940 met.	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Maritrema subdolum</i> Jägerskiöld, 1909 met.	–	–	Чёрное море	Мачкевский и др., 1990;
<i>Pronoprymna ventricosa</i> (Rudolphi, 1819)	–	–	Чёрное море	Мачкевский и др., 1990; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>P. petrowi</i> (Layman, 1930)	–	–	Чёрное море	Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Lecithochirium proterorhini</i> Najdenova, 1972	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>L. musculus</i> (Looss, 1907) Nasir et Diaz, 1971	–	–	Чёрное море	Гаевская, Корнийчук, 2003
Fellodistomatidae gen. sp. met.	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Гаевская, Корнийчук, 2003
Phylum NEMATHELMINTHES				
Class NEMATODA				
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843)	Водоёмы Чехии и Словакии	Koubková, Baruš, 2000; Moravec, 2001	–	–
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1799) larvae	Р. Морава (Чехия)	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Agamonema</i> sp. larvae	Днепр (Украина)	Kvach et al., 2014	–	–
<i>Contracecum rudolphii</i> Hartwich, 1964 larvae	–	–	Чёрное море	Krasnovyd et al., 2012
<i>C. spiculigerum</i> (Rudolphi, 1809) larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Eustrongylides excisus</i> Jägerskiöld, 1909 larvae	Днепр (Украина) Днепр (Украина) Волга (дельта)	Kvach, Oğuz, 2009 Kvach et al., 2014 Kvach et al., 2015	–	–
<i>Eustrongylides</i> sp. larvae	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Anguillicola crassus</i> (Kuwahara, Niimi et Hagaki, 1974) larvae	Р. Морава (Чехия)	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	Р. Морава (Чехия) Волга (Рыбинское вдхр.)	Koubková, Baruš, 2000 Наши данные	–	–
<i>Philometra ovata</i> (Zeder, 1803)	Р. Морава (Чехия)	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Philometra</i> sp.	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Streptocara crassicaudata</i> (Creplin, 1829) larvae	–	–	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009
<i>Cucullanellus minutus</i> (Rudolphi, 1819)	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	Чёрное море	Мачкевский и др., 1990; Квач, 2000; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Spiroxis contortus</i> (Rudolphi, 1819) larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Cosmocephalus obvelatus</i> (Creplin, 1825) larvae	–	–	Чёрное море	Krasnovyd et al., 2012
Phylum ACANTHOCEPHALA				
<i>Acanthocephaloides propinquus</i> (Dujardin, 1845)	–	–	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009
<i>Acanthocephaloides irregularis</i> Amin, Oguz, Heckmann, Tepe et Kvach, 2011	–	–	Чёрное море	Krasnovyd et al., 2012
<i>Acanthocephaloides</i> sp.	–	–	Чёрное море	Kvach, 2002
<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller, 1776)	Днестр (Украина) Р. Морава (Чехия)	Kvach, Oğuz, 2009 Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller, 1780)	Р. Морава (Чехия)	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Telosentis exiguus</i> (von Linstow, 1901)	–	–	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Müller, 1776)	Водоёмы Чехии и Словакии Р. Висла (Польша), Днепр (Украина) Волга (дельта)	Moravec, 2001 Mierzejewska et al., 2014; Kvach et al., 2014 Kvach et al., 2015	–	–
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Miiller, 1780) Hamann, 1892	Водоёмы Чехии и Словакии	Moravec, 2001	–	–
<i>Corynosoma capsicum</i> Golvan and Mokhayer, 1973 larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–

Таблица 3. Окончание

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
Phylum ANNELIDA				
<i>Piscicola geometra</i> L., 1758	Оз. Белославское (Болгария) Волга (Рыбинское вдхр., дельта)	Margaritov, 1960 Тютин и др., 2012; Kvach et al., 2015	–	–
Phylum MOLLUSCA				
<i>Pseudoanodonta complanata</i> (Rossmässler, 1835) glochidium	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>Unio pictorum</i> L. glochidium	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>U. tumidus</i> (Philipsson) glochidium	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
Unionidae gen. sp. glochidium	Днепр (Украина), р. Висла (Польша) Р. Морава (Чехия) Волга (Рыбинское, Саратовское вдхр.)	Kvach et al., 2014 Koubková, Baruš, 2000 Тютин и др., 2012; Минеева, 2013а	–	–
Phylum ARTHROPODA				
<i>Argulus foliaceus</i> L., 1758	Р. Морава (Чехия),	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Caligus lacustris</i> Steenstrup et Lutken, 1861	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2012	–	–
<i>Ergasilus gobiorum</i> Markevich et Sukhnenko, 1967	–	–	Чёрное море	Гаевская, 2012
<i>Ergasilus sieboldi</i> Von Nordmann, 1832	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Thersitina gasterostei</i> (Pagenstecher, 1861)	Волга (дельта, авандельта) Каспийское море	Семёнова и др., 2007 Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Hydrachnellae</i> (?) larvae	Волга (Саратовское вдхр.)	Минеева, 2013а	–	–

В целом по ареалу в Евразии у пресноводного *P. semilunaris* зарегистрировано 92 вида/таксона паразитов, у морского *P. marmoratus* – 40 (табл. 3). Взрослые формы эндогельминтов (цестоды, трематоды, нематоды, акантоцефалы) у обоих видов бычков представлены почти равным числом видов (15 и 16, соответственно). У пресноводного бычка значительно больше эктопаразитов по сравнению с морским видом (11 и 2, соответственно). Личиночные и взрослые стадии паразитов у *P. marmoratus* по числу видов равны (16 и 16, соответственно). Напротив, у *P. semilunaris* личинки паразитов (52 вида/таксона) преобладают над взрослыми стадиями (21 вид). Среди личиночных форм у обоих видов

бычков доминируют метацеркарии трематод. Распределение паразитов по крупным таксонам для *P. semilunaris* и *P. marmoratus*, соответственно, выглядит так: Kinetoplastida (1 и 0), Sporozoa (2 и 0), Microspora (4 и 1), Ciliophora (11 и 4), Muxozoa (2 и 4), Monogenoidea (1 и 1), Cestoda (8 и 4), Trematoda (35 и 17), Nematoda (12 и 4), Acanthocephala (5 и 4), Annelida (1 и 0), Mollusca (4 и 0), Arthropoda (5 и 1).

Поскольку пресноводный вид *P. semilunaris* произошёл от своего морского предка *P. marmoratus* [Neilson, Stepien, 2009b; Слынько и др., 2013], а расселение *P. semilunaris* в пресные воды началось из Каспия [Слынько и др., 2013], интересно знать, какие виды паразитов

сохранились в пресной воде у *P. semilunaris* от начальной каспийской фауны *P. marmoratus*. При этом важно отметить в целом резкое преобладание пресноводных форм среди паразитов рыб Каспия, особенно среди бычков сем. Gobiidae, имеющих морское происхождение [Догель, Быховский, 1938; Ибрагимов, 2012]. Сходство паразитофаун морского и пресноводного бычков очень низкое. Из 124 видов/таксонов, зарегистрированных у обоих видов, общими являются 8 или 6.6% (*Loma* sp., *Trichodina domerguei*, *T. jordanica*, *Gyrodactylus proterorhini*, *Proteocephalus gobiorum*, *Cryptocotyle concavum*, *C. lingua*, *Cucullanellus minutus*), коэффициент сходства фаун по Жаккару 0.06. Для Каспийского моря характерен специфический комплекс автохтонных видов, возникших в Каспийском море, так называемая «Каспийская фауна» [Мордухай-Болтовской, 1960]. Среди паразитов рыб Каспийского моря чисто каспийскими считаются 7 видов, в том числе специфичный паразит гобид *P. gobiorum* [Догель, Быховский, 1938]. Возможно, к ним можно отнести другого специфического паразита бычков *G. proterorhini*, не описанного на момент написания этой книги. Семейство Proteocephalidae является пресноводным по происхождению, так как все его представители, за редкими исключениями, встречаются у рыб в пресноводных водах [Фрезе, 1965]. По происхождению *P. gobiorum* – пресноводный вид, который вслед за хозяевами приспособился к обитанию в солоноватой и морской воде [Ибрагимов, 2012]. Для всех протеоцефалид свободноживущей стадией является яйцо, а не корацидий, что делает их не особо чувствительными к солёности воды. Остальные паразиты, общие для обоих видов бычков, относятся к морским видам и у пресноводного *P. semilunaris* отмечены только в Каспийском море (табл. 3). Микроспоридии *Loma* sp. – внутриклеточные паразиты. Среди известных представителей этого рода половина считаются морскими, другая половина – пресноводными видами [Lom, 2002]. Обитание в морской или пресной воде, по-видимому, зависит от устойчивости свободноживущих спор. Эктопаразитические ин-

фузории *T. domerguei* и *T. jordanica* (syn. *T. domerguei* f. *jordanica* Raabe, 1958) – эвригаллинные виды, паразитирующие у многих видов рыб в пресной и морской воде. Моногенея *G. proterorhini* – также эвригаллинный вид, встречается у бычков в морской воде Каспия при широком диапазоне солёности от 0 до 5‰ [Ибрагимов, 2012]. При переходе к обитанию в пресной воде *P. semilunaris* полностью потерял типично морских паразитов (*Corynosoma capsicum*, *Thersitina gasterostei*) [Догель, Быховский, 1938], но сохранил ядро эвригаллинных видов паразитов (*T. domerguei*, *G. proterorhini*, *P. gobiorum*), что подтверждает его морское происхождение.

Для пресноводного *P. semilunaris* Каспийское море является естественным районом обитания, Рыбинское водохранилище – новой инвазивной частью ареала. Хотя Рыбинское водохранилище было недавно заселено этим бычком, фауна его паразитов здесь отличается высоким разнообразием (29 видов/таксонов) по сравнению Каспийским морем (все районы Каспия), в котором у *P. semilunaris* найдено 45 видов/таксонов [Семёнова и др., 2007; Ибрагимов, 2012; Шакаралиева, 2013]. В новой части ареала *P. semilunaris* очень легко приобретает новых паразитов. Несмотря на довольно высокое разнообразие его паразитов в Рыбинском водохранилище, преждевременно делать вывод о завершении здесь этого процесса, также как и в других частях инвазивного ареала [Kvach et al., 2014].

Литература

- Боровикова Е.А., Карабанов Д.П. Трубканосый бычок / В кн.: Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / Ред. Ю.В. Герасимов. РАН, Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 374–375.
- Гаевская А.В. Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей: В 2 т. Т. 1. Морские, солоноватоводные и проходные рыбы. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. 380 с.
- Гаевская А.В., Корнийчук Ю.М. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма // В кн.: Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / Ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевская. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 425–483.

- Галанин И.Ф. К вопросу о расселении бычков родов *Neogobius* и *Proterorhinus* в прибрежье Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. С. 32–38.
- Догель В.А. Быховский В.Е. Паразиты рыб Каспийского моря // Труды по комплексному изучению Каспийского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 7. 149 с.
- Евланов И.А., Кириленко Е.В., Минеев А.К., Минеева О.В., Мухоргова О.В., Попов А.И., Рубанова М.В., Шемонаев Е.В. Влияние чужеродных видов гидробионтов на структурно-функциональную организацию экосистемы Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3(7). С. 2277–2286.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. С. 229.
- Ибрагимов Ш.Р. Паразиты и болезни рыб Каспийского моря: Эколого-географический анализ, эпизоотологическая и эпидемиологическая оценка / Ред. Т.К. Микаилов. Баку: Изд-во «Элм», 2012. 400 с.
- Карабанов Д.П., Столбунов И.А., Малин М.И., Иванова М.Н., Касьянов А.Н., Бычок-кругляк // В кн.: Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / Ред. Ю.В. Герасимов. РАН, Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина. Ярославль: Филлигрань, 2015. С. 372–373.
- Квач Ю.В. Заражённость бычковых рыб (Gobiidae) нематодами *Cucullanellus minutus* (Nematoda, Cucullanidae) в водоёмах северо-западного Причерноморья // Экология моря. 2000. Вып. 52. С. 31–33.
- Клевакин А.А. Динамика расселения чужеродных видов рыб в Чебоксарском водохранилище // Чужеродные виды в Голарктике: Тез. докл. второго междунар. симпозиума по изучению инвазивных видов. Рыбинск; Борок, 2005. С. 152–154.
- Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В. Показатели водно-солевого обмена у вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцка *Proterorhinus marmoratus* Pallas и аборигенного карпа *Cyprinus carpio* L. в зависимости от солёности среды // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. С. 46–57.
- Мачкевский В.К., Мордвинова Т.Н., Парухин А.М. Гельминтофауна бычков Егорлыцкого залива и оз. Донузлав – местах размещения мидийных хозяйств // Экология моря. 1990. № 36. С. 69–75.
- Микаилов Т.К. Паразиты рыб водоёмов Азербайджана / Ред. Б.Е. Быховский. Баку: Элм, 1975. 297 с.
- Минеева О.В. Паразиты некоторых видов рыб-вселенцев Саратовского водохранилища // Вестник ТГУ. 2013а. Т. 18, вып. 3. С. 886–890.
- Минеева О.В. Фауна паразитов бычка-головача *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev, 1996) Саратовского водохранилища // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2013б. № 4 (1). С. 158–161.
- Мирошниченко А.И. Списки паразитов Крыма по хозяевам (с указанием водоёмов и фаунистических комплексов) // Учёные записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия География. 2008. Т. 21 (60). № 3. С. 82–91.
- Мэргаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне / Ред. Б.С. Кузин. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 286 с.
- Найдёнова Н.Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова Думка, 1974. 183 с.
- Найдёнова Н.Н., Заика В.Е. Два новых вида простейших из рыб Чёрного моря // Паразитология. 1969. Т. 3. № 1. С. 97–101.
- Найдёнова Н.Н., Шульман С.С., Донец З.С. Protozoa, Mastigophora, Sporozoa, Cnidosporidia, Plasmosporidia // Определитель паразитов позвоночных Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова Думка, 1975. С. 7–70.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.П., Иванов В.М. Паразитофауна и болезни рыб Каспийского моря / Астрахан. гос. техн. ун-т. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. 558 с.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-цуцка *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 45–50.
- Слынько Ю.В., Боровикова Е.А., Гуровский А.Н. Филогеография и происхождение пресноводных популяций трубконосых бычков рода *Proterorhinus* (Gobiidae: Pisces) Понто-Каспийского бассейна // Генетика. 2013. Т. 49. № 11. С. 1311–1321.
- Солонченко А.И. Гельминты рыб Азовского моря: Систематика, фаунистика, экология: Автореф. дис. ... к. б. н. Севастополь, 1979. 25 с.
- Судариков В.Е., Ломакин В.В., Атаев А.М., Семёнова Н.Н. Метацицеркарии трематод – паразиты рыб Каспийского моря и дельты Волги // Метацицеркарии трематод – паразиты гидробионтов России / Ред. С.А. Беэр. М.: Наука, 2006. Т. 2. 183 с.
- Тютин А.В., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцева Е.Н. Паразиты гидробионтов-вселенцев в бассейне Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 96–105.
- Тютин А.В., Слынько Ю.В., Медянцева Е.Н. Бычок-цуцка *Proterorhinus marmoratus* (Gobiidae, Pisces) – новый переносчик паразитических инфузорий в бассейне Верхней Волги // Ихтиологические исследования на внутренних водоёмах: Сборник матер. междунар. конф. / Мордовский гос. университет. Саранск: Референт, 2007. С. 173–175.
- Фрезе В.И. Протеоцефалыты – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий // Основы цестодологии / Ред. К.И. Скрябин. М.: Наука, 1965. Т. 5. 535 с.
- Чернышенко А.С. Паразитофауна рыб Григорьевского лимана // Труды I ихтиологической конф. по изуче-

- нию морских лиманов северо-западной части Чёрного моря. Кишинев, 1960. С. 205–211.
- Шакаралиева Е.В. Экологический анализ фауны трематод рыб Малого Гызылагачского залива Каспийского моря // Вестник Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина. Серия: биология. 2013. Т. 17, № 1056. С. 131–140.
- Шершнева А.В. Паразитофауна бычка-цуцика (*Proterorhinus marmoratus*) из Рыбинского водохранилища // Современные проблемы общей паразитологии: Матер. международной науч. конф. М., 2012. С. 395–397.
- Grabowska J., Pietraszewski D., Ondračková M. Tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) has joined three other Ponto-Caspian gobies in the Vistula River (Poland) // Aquat. Inv. 2008. Vol. 3. P. 261–265.
- Holmes J.C., Price P.W. Communities of parasites // In: Community biology: patterns and processes / Eds. D.J. Anderson, J. Kikkawa. Blackwell, Oxford, 1986. P. 187–213.
- Huyse T., Vanhove M.P.M., Mombaerts M., Volckaert F.A.M., Verreycken H. Parasite introduction with an invasive goby in Belgium: double trouble? // Parasitol. Res. 2015. Vol. 114. P. 2789–2793.
- Koubková B., Baruš V. Metazoan parasites of the recently established tubenose goby (*Proterorhinus marmoratus*: Gobiidae) population from the south Moravian reservoir, Czech Republic // Helminthologia. 2000. Vol. 37. P. 89–95.
- Krasnovyd V., Kvach Y., Drobinia O. The parasite fauna of the gobiid fish (Actinopterygii, Gobiidae) in the Sukhyi lyman, Black Sea // Vestnik zoologii. 2012. Vol. 6(3). P. e-1–e-8.
- Kvach Y. Helminthes of goby fish of the Hryhoryivskyy estuary (Black Sea, Ukraine) // Vestnik Zool. 2002. Vol. 36. P. 71–76.
- Kvach Y., Boldyrev V., Lohner R., Stepien C. A. The parasite community of gobiid fishes (Actinopterygii: Gobiidae) from the Lower Volga River region // Biologia (Section Zoology). 2015. Vol. 70(7). P. 948–957.
- Kvach Y., Kornychuk Y., Mierzejewska K., Rubtsova N., Yurakhno V., Grabowska J., Ovcharenko M. Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts // Parasitol. Res. 2014. Vol. 113. P. 1605–1624.
- Kvach Y., Oğuz M. C. Communities of metazoan parasites of two fishes of the *Proterorhinus* genus (Actinopterygii: Gobiidae) // Helminthologia. 2009. Vol. 46. P. 168–176.
- Lom J. A catalogue of described genera and species of microsporidians parasitic in fish // Systematic Parasitology. 2002. Vol. 53. P. 81–99.
- Manné S., Poulet N. First record of the western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) in France // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2008. Vol. 389 (03). P. 1–5.
- Margaritov N.M. Paraziti po nyakoi nashi morskii ribi // Trudove Nauch Inst Ribarstvo i Ribna Promishlennost. Varna. 1960. Vol. 2. P. 195–213.
- Mierzejewska K., Kvach Y., Stacczak K., Grabowska J., Woźniak M., Dziekońska-Rynko J., Ovcharenko M. Parasites of non-native gobies in the Wiociawek Reservoir on the lower Vistula River, first comprehensive study in Poland // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2014. Vol. 414. P. 1–14.
- Mierzejewska K., Martyniak A., Kakareko T., Dzika E., Stacczak K., Hliwa P. *Gyrodactylus proterorhini* Ergens, 1967 (Monogenea, Gyrodactylidae) in gobiids from the Vistula River – the first record of the parasite in Poland // Parasitol. Res. 2011. Vol. 108. P. 1147–1151.
- Molnár K. *Ceratomyxa hungarica* n. sp. and *Chloromyxum proterorhini* n. sp. (Myxozoa: Myxosporidia) from the freshwater goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas) // Systematic Parasitology. 1992. Vol. 22. P. 25–31.
- Molnár K. Eimerian infection in the gut of the tube-nosed goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas) of the River Danube // Systematic Parasitology. 1996. Vol. 34. P. 43–48.
- Mombaerts M., Verreycken H., Volckaert F.A.M., Huyse T. The invasive round goby *Neogobius melanostomus* and tubenose goby *Proterorhinus semilunaris*: two introduction routes into Belgium // Aquat. Invasions. 2014. Vol. 9(3). P. 305–314.
- Moravec F. Checklist of the Metazoan parasites of fishes of the Czech Republic and the Slovak Republic. Academia. Praha, 2001. 168 p.
- Naseka A.M., Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G., Delitsyn V.V. New data on the historical and expanded range of *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Teleostei: Gobiidae) in Eastern Europe // J. Appl. Ichthyol. 2005. Vol. 21 (4). P. 300–305.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Escape from the Ponto-Caspian: Evolution and biogeography of an endemic goby species flock (Benthophilinae: Gobiidae: Teleostei) // Mol. Phylogenet. Evol. 2009a. Vol. 52 (1). P. 84–102.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species // Biol. J. Linn. Soc. 2009b. Vol. 96. P. 664–684.
- Pronin N.M., Fleischer G.W., Baldanova D.R., Pronina S.V. Parasites of the recently established round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus marmoratus*) (Cottidae) from the St. Clair River and Lake St. Clair, Michigan, USA // Folia Parasitol. 1997. Vol. 44. P. 1–6.
- Tyutin A.V., Slynko Y.V. Parasite fauna of the alien gobies and kilka in the Upper and Middle Volga reservoirs // Fauna, biology, morphology and systematic of parasites. Proc. Int. Symp. Moscow, 2006. P. 285–287.
- Yurakhno V., Mierzejewska K., Rubtsova N., Grabowska J., Ovcharenko M. First registration of *Trichodina domerguei* (Ciliophora, Trichodinidae) from Ponto-Caspian gobies in Poland // Neobiota. 7th European Conf. Biol. Invasions. Pontevedra (Spain), 12–14 September, 2012. 213 p.

**PARASITES OF THE INVASIVE
PROTERORHINUS SEMILUNARIS (PISCES: GOBIIDAE)
IN RYBINSK RESERVOIR AND CHECKLIST
OF THE PARASITES OF GOBIIDS OF THE GENUS
PROTERORHINUS IN EURASIA**

© 2016 Zhokhov A.E.^{1*}, Pugacheva MN.¹, Molodozhnikova N.M.^{2**}

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences, 152742,
Borok, Yaroslavl distr., Russia;

²Sechenov First Moscow State Medicine University, Moscow, 119019, Russia;
e-mail: * aezhokhov@yandex.ru; ** nmmolod@mail.ru

Metazoan parasite of gobiid-invader, *Proterorhinus semilunaris* (n = 101) from four places of Rybinsk reservoir were studied in August 2015. Six parasite species were identified: Unionidae gen. sp., *Paracoenogonimus ovatus*, *Diplostomum* sp., *Ichthiocotylurus platycephalus*, *Posthodiplostomum cuticola*, *Camallanus lacustris*. Trematoda metacercariae were typical for parasite fauna of all studied samples. The specific parasites, monogenean *Gyrodactylus proterorhini* and cestodes *Proteocephalus gobiorum* were not recorded. The present paper summarizes the data on parasite fauna of *P. semilunaris* and *P. marmoratus* in Eurasia based on published data. The parasite fauna of *P. marmoratus* is represented by 40 species (1 Microspora, 4 Ciliophora, 4 Myxozoa, 1 Monogenoidea, 4 Cestoda, 17 Trematoda, 4 Nematoda, 4 Acanthocephala, 1 Arthropoda). *P. semilunaris* has 92 species (1 Kinetoplastida, 2 Sporozoa, 4 Microspora, 11 Ciliophora, 2 Myxozoa, 2 Monogenoidea, 8 Cestoda, 35 Trematoda, 12 Nematoda, 5 Acanthocephala, 1 Annelida, 4 Mollusca, 5 Arthropoda).

Key words: parasites; Gobiidae, *Proterorhinus*, Volga River, invaders, checklist.