

УДК 576.89+574.625(047)

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ПАРАЗИТОВ РЫБ В БАССЕЙНЕ ВОЛГИ: ОБЗОР ДАННЫХ ПО ЧИСЛУ ВИДОВ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ

© 2019 Жохов А.Е.^{a, *}, Пугачёва М.Н.^{a, *}, Молодожникова Н.М.^{b, **},
Беречикидзе И.А.^{b, ***}

^a Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская обл., 152742, Россия.

^b Первый Московский государственный медицинский университет
им. И.М. Сеченова, Москва 111121, Россия.

e-mail: * aezhokhov@yandex.ru; ** nmmolod@mail.ru; *** iza.berechikidze@mail.ru.

Поступила в редакцию 20.08.2018, После доработки 10.02.2019, Принята к публикации 27.02.2019

Обобщены результаты собственных исследований и литературные данные по числу чужеродных видов паразитов рыб, зарегистрированных в бассейне Волги. К настоящему моменту в бассейне Волги зарегистрировано 47 чужеродных видов паразитов рыб. На конкретных примерах обсуждаются трудности установления статуса вида – абориген или вселенец. В чужеродной паразитофауне рыб волжского бассейна по происхождению доминируют виды амурского комплекса (33 вида). Понто-каспийский комплекс среди вселенцев представлен 8 видами. Рассматриваются пути инвазий чужеродных видов паразитов и возможности их натурализации в Волге.

Ключевые слова: вселенцы, паразиты рыб, Волга, обзор, список видов.

Введение

Волга – это крупнейшая река Европы и России, которая подвержена различным антропогенным воздействиям, в том числе связанными с инвазионными процессами рыб и водных беспозвоночных. В 2001 г. нами был опубликован первый обзор по чужеродным паразитам рыб бассейна Волги, в котором упоминались 15 видов-вселенцев, отмеченных в Волге на тот момент [Жохов, Пугачева, 2001]. За прошедшие годы ситуация изменилась, количество зарегистрированных в бассейне Волги новых видов паразитов увеличилось в три раза. Такое резкое увеличение числа видов паразитов-вселенцев связано с ростом числа чужеродных видов рыб и беспозвоночных, служащих окончательными и промежуточными хозяевами паразитов. Темпы вселения и натурализации рыб и беспозвоночных (особенно моллюсков) с середины 1990-х гг. приобрели взрывной характер. Число видов рыб в Волге за 2000–2006 гг. выросло в два раза по сравнению с периодом до 1950-х гг., а в целом число видов рыб к 2010 г. возросло

до 112 по сравнению с исходными 76 видами [Слынько и др., 2010]. Это произошло в результате интенсивной преднамеренной и случайной интродукции новых видов, а также их саморасселения. В Волге к 2016 г. широко расселились и натурализовались моллюски *Dreissena bugensis*, *Lithoglyphus naticoides*, *Monodacna colorata*, *Theodoxus astrachanicus* и много других видов беспозвоночных [Антонов, 2008; Тютин, Медянцева, 2008; Яковлева и др., 2009; Извекова, Тютин, 2011; Соколова, Карпенко, 2015; Курина, 2016]. Цель настоящей работы – оценка современного состояния проблемы с чужеродными видами паразитов рыб в бассейне Волги.

Трудности определения инвазивного статуса вида

Паразиты-вселенцы попадают в новые регионы на вегетативных, личиночных или взрослых стадиях. В процессе анализа локальной фауны не всегда легко однозначно установить, является ли вид местным или, напротив, чужеродным. Решения в определении статуса вида

могут быть ошибочны. Приведём некоторые примеры подобных ситуаций.

Моногенея *Dactylogyrus extensus* Mueller et Van Cleave, 1932 была описана от карпа из оз. Онда в США в 1932 г. В 1937 г. на сазане из р. Амур были найдены моногенеи, описанные под названием *D. solidus* Achmerow, 1948 [Ахмеров, 1948], впоследствии сведённые в синоним *D. extensus*. В виду того, что в естественной ихтиофауне Северной Америки карп отсутствует, возник вопрос о путях проникновения *D. extensus* в Америку [Ахмеров, 1957]. Предполагалось, что этот паразит сначала был завезён из Китая в Германию, а уже оттуда – в США. Однако после Второй мировой войны его стали находить в реках Европы (в Дунае, Днестре, Днепре, Волге), для которых карп (сазан) является аборигенным видом [Ахмеров, 1957]. Непонятно, почему такой крупный вид не был обнаружен ранее многими исследователями, изучавшими моногеней рыб Европы. Вопрос о статусе *D. extensus* для водоёмов Европы, вероятно, так и не будет выяснен до конца. Большинство специалистов склоняются к мнению, что данный вид, как и его хозяин – сазан, имеет разорванный ареал [Гусев, 1985].

Пиявка *Caspiobdella fadejevi* была описана относительно недавно – в 1961 г. Её естественный ареал охватывает реки черноморско-азовского бассейна [Эпштейн, 1961]. Ранее всех найденных на рыбах похожих пиявок относили к виду *Piscicola geometra*. Считается, что в Волге *C. fadejevi* отсутствовала и проникла туда через Волго-Донской канал [Эпштейн, Лапкина, 1980]. К 1981 г. эта пиявка встречалась во всех водохранилищах Волги, от Ивановского до Волгоградского [Лапкина, Комов, 1983]. Тем не менее, с приданием данному виду статуса «вселенца» не всё так просто. Вскоре после описания в качестве нового вида эта пиявка была найдена у рыб в оз. Селигер, где она встречалась вместе с обычной *P. geometra* [Шульман, Кулемина, 1969]. Эта пиявка упоминается также в сводной таблице по паразитам рыб Рыбинского вдхр. [Изьмова, 1977]. Все эти сведения относятся к периоду до обнаружения вида по всему каскаду водохранилищ.

Обзор чужеродных видов паразитов бассейна Волги

В общей сложности к настоящему моменту в бассейне Волги зарегистрированы 47 чужеродных видов паразитов (таблица). В приведённой таблице лидирующее место занимают случайные интродуценты (37 видов), то есть виды, оказавшиеся вне исторического ареала в результате непреднамеренной интродукции вместе с хозяевами. Значительно меньше видов (10), расширивших свой естественный исторический ареал в пределах волжского бассейна. Подавляющее большинство из них (35 видов) находятся в статусе локально натурализовавшихся, так как обитают исключительно в пределах рыбоводных хозяйств, куда они были завезены вместе с хозяевами. Только 7 видов смогли натурализоваться и широко расселиться по водохранилищам Волги. По некоторым видам данных о натурализации нет. Паразиты-вселенцы представлены 7 видами простейших (Protozoa) и 40 видами многоклеточных (Metazoa). Простейшие относятся к типам Euglenosa (1), Apicomplexa (3) и Ciliophora (3). Многоклеточные распределяются по классам следующим образом: Muxosporea (6), Monogenea (11), Cestoda (6), Aspidogaster (1), Trematoda (7), Chromadorea (2), Hirudinea (1), Sorepoda (6). Паразиты-вселенцы имеют разные циклы развития – прямой или со сменой промежуточных хозяев. Среди рассматриваемых паразитов больше половины видов имеют прямое развитие. Основное число паразитов принадлежит исключительно к пресноводным видам, но среди них выделяется несколько эвригаллиных видов, обладающих широкой толерантностью к солёности воды: *Ambiphrya ameiri*, *Gyrodactylus proterorhini*, *Aspidogaster limacoides*, *Lernanthropsis* sp.

Векторы вселения

В чужеродной паразитофауне рыб волжского бассейна по происхождению доминируют виды амурского комплекса (33 вида). Понто-каспийский комплекс среди вселенцев представлен 8 видами. Это отчётливо показывает основные векторы формирования чужеродной паразитофауны – случайная интродукция с

Таблица. Чужеродные виды паразитов рыб в бассейне Волги

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоем-реципиенте	Нагурали-зация	Источник
Protozoa								
1. <i>Truapanosoma gracile</i> Khaibulaev, 1984	Со сменой хозяев (Nirudinea)	Бассейн Амура	<i>Syrpinus carpio</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл., Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Syrpinus carpio</i> , <i>Rutilus caspicus</i> , <i>Scardinus erythrophthalmus</i>	Локально	Наумова, 1990; Чепурная, 2010
2. <i>Goussia cheni</i> (Chen, 1956)	Прямой	Бассейн Амура	<i>Muorphanugodon piscis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл., Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселиус, Лаптева, 1967; Мусселиус, 1973; Чепурная, 2004, 2010
3. <i>G. sinensis</i> Chen, 1955	Прямой	Бассейн Амура	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл., Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселиус, Лаптева, 1967; Мусселиус, 1973; Чепурная, 2004, 2010
4. <i>G. obstinata</i> Sokolov et Mosshu, 2014	Прямой	Бассейн Амура	<i>Perccottus glenii</i>	Случайная интродукция с рыбами	Оз. Глубокое, пруды Московской обл.	<i>Perccottus glenii</i>	Локально	Соколов и др., 2016
5. <i>Balanidium stenopharyngodoni</i> Chen, 1955	Прямой	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл., Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Астахова, Степанова, 1972; Морозова, 2002; Чепурная, 2004, 2010
6. <i>Ambiphruga ameiyuri</i> (Thompson, Kirkegaard, Jahn, 1946)	Прямой	Водоёмы США	<i>Ictalurus punctatus</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбинское водхр., Волгореченский рыбхоз	<i>Hyso husp Abramis brama</i> , <i>Blissa bjoerkna</i> , <i>Rutilus rutilus</i> , <i>Salmo trutta</i>	? Широко	Стрельбицкая, 1986; Куперман и др., 1994; Тютин, 2002
7. <i>Tripartiella bulbosa</i> (Davis, 1947)	Прямой	Бассейн Амура	6 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Иваньковское водхр., рыбхозы Московской и Рязанской областей, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Rutilus rutilus</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Астахова, Степанова, 1972; Мусселиус, 1973; Кашковская, 1984; Чепурная, 2004

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоёме-реципиенте	Натурализация	Источник
Coelenterata								
8. <i>Chlorothrix surpini</i> Fujita, 1927	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	7 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл.	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Mylopharyngodon piceus</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	? Локально	Мусселиус, 1973
9. <i>Hennequya alexeevi</i> Schulman, 1962	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Percottus glenii</i>	Случайная интродукция с рыбами	Илевский рыбхоз, Нижегородская обл.	<i>Percottus glenii</i>	Локально	Соколов и др., 2012б
10. <i>Mухоболus amurensis</i> Achmerov, 1960	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Сурpinus carpio</i> , <i>Pseudorasbora parva</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл., ? дельта	<i>Сурpinus carpio</i>	? Локально	Чепурная, 2003
11. <i>М. drjagini</i> (Achmerov, 1954)	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл., ? дельта	<i>Arystichthys nobilis</i>	? Локально	Чепурная, 2004
12. <i>М. pavlovskii</i> (Achmerov, 1954)	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Астраханской дельта	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселиус, 1973; Зубкова и др., 1979; Наумова, 1990; Чепурная, 2003; 2004, 2009, 2010
13. <i>Zschokkella striata</i> Schulman, 1962	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Abbottina rivularis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл.	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Морозова, 2002; Чепурная, 2003, 2004
Monogenea								
14. <i>Dacylogyru aristichthys</i> Long et Yu, 1958	Прямой	Бассейн Амура	<i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Волгоградской, Астраханской областей	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Донцов, Кириченко, 1970; Мусселиус, Пташук, 1970; Кириченко, 1972; Мусселиус, 1973; Наумова, 1990; Чепурная, 2004, 2010

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоеме-реципиенте	Натурализация	Источник
15. <i>D. steptarungo-donis</i> Achmerov, 1952	Прямой	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Башкирии, Московской, Волгоградской, Астраханской областей	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Мусселлус, 1968а, 1973; Васильков и др., 1970; Донцов, Кириченко, 1970; Кириченко, 1970; Чепурная, 2004
16. <i>D. hurorhithal-michthys</i> Achmerov, 1952	Прямой	Бассейн Амура	<i>Hurorhithalmichthys molitrix</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Волгоградской областей	<i>Hurorhithalmichthys molitrix, Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселлус, 1968б, 1973; Донцов, Кириченко, 1970; Кириченко, 1972
17. <i>D. lamellatus</i> Achmerov, 1952	Прямой	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Башкирии, Московской, Волгоградской, Астраханской областей, Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Васильков и др., 1970; Донцов, Кириченко, 1970; Мусселлус, 1970; Мусселлус, 1972; Мусселлус, 1973; Наумова, 1990; Морозова, 2002; Чепурная, 2004, 2010
18. <i>D. nobilis</i> Long et Yu, 1958	Прямой	Бассейн Амура	<i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Волгоградской, Астраханской областей	<i>Hurorhithalmichthys molitrix, Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселлус, 1968а, 1973; Донцов, Кириченко, 1970; Кириченко, 1972; Чепурная, 2004
19. <i>D. sucheng-tati</i> Gussev, 1962	Прямой	Бассейн Амура	<i>Hurorhithalmichthys molitrix</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл.	<i>Hurorhithalmichthys molitrix</i>	Локально	Мусселлус, 1973

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоёме-реципиенте	Натурализация	Источник
20. <i>Pseudodactylogyrus bini</i> Kikuchi, 1929	Прямой	Водоёмы Японии	<i>Anguilla japonica</i>	Случайная интродукция с рыбами	Тверская обл., рыбхоз	<i>Anguilla japonica</i> , <i>Anguilla anguilla</i>	? Локально	Головин, 1977
21. <i>P. microorchis</i> Ogawa et Egusa, 1976	Прямой	Водоёмы Японии	<i>Anguilla japonica</i>	Случайная интродукция с рыбами	Тверская обл., рыбхоз	<i>Anguilla japonica</i> , <i>Anguilla anguilla</i>	? Локально	Головин, 1977
22. <i>Gyrodactylus percotti</i> Ergens et Yukhimenko, 1973	Прямой	Бассейн Амура	<i>Percottus glenii</i>	Случайная интродукция с рыбами	Озёра и пруды, Московской, Самарской, Саратовской областей, Волгоградское влхр.	<i>Percottus glenii</i>	Локально	Рубанова, 2010; Соколов и др., 2011, 2012а; Sokolov et al., 2014
23. <i>Gyrodactylus proterorhini</i> Ergens, 1967	Прямой	Каспийское море	<i>Ponticola gorlar</i> , <i>Proterorhinus margaritatus</i> , <i>Neogobius melanostomus</i>	Естественное расселение	Волгоградское влхр.	<i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Proterorhinus semilunaris</i> , <i>Ponticola gorlar</i>	Локально	Кvach et al., 2015
24. <i>Eudiplozoon nipponicum</i> (Goto, 1891)	Прямой	Бассейн Амура	<i>Surginus carpio</i> , <i>Sarassius auratus</i> , <i>Sarassius gibelio</i>	Случайная интродукция с рыбами	Волгоградское влхр., рыбхозы Башкирии, Московской обл.	<i>Surginus carpio</i> , <i>Sarassius sarassius</i>	Локально	Наумова, 1964; Васильков и др., 1970; Аюпов и др., 1974; Донцов, 1979
Cestoda								
25. <i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934	Со сменой хозяев (Sycloripidae)	Бассейн Амура	8 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Тверской, Ярославской, Московской, Пермской, Волгоградской, Астраханской областей, Башкирии, Татарии, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i> , <i>Surginus carpio</i> , <i>Sander lucioperca</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> ,	Локально	Астахова и др., 1968; Мусселиус, 1968б, 1973; Кириченко, 1972; Зубкова и др., 1979; Курман, Тимошечкина, 1981; Соколов, 2000; Костарев, 2003; Чепурная, 2004, 2010; Kvach et al., 2015

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципент	Хозяева в водоёме-реципенте	Натурализация	Источник
26. <i>Khawia sinensis</i> Hsü, 1935	Со сменой хозяев (Oligocheta)	Бассейн Амура	<i>Surginus sagrio</i> , <i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Тверской, Ярославской, Московской, Пермской, Волгоградской, Астраханской областей, Башкирии, Татарии	<i>Surginus sagrio</i> , <i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Тетерук, 1967, 1969; Муселиус, 1968б; Васильков и др., 1970; Куперман, Тимошечкина, 1981; Наумова, 1990; Соколов, 2000; Костарев, 2003
27. <i>Niprotactinia togurndae</i> Yamaguti et Miyata, 1940	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Perissottus glenii</i>	Случайная интродукция с рыбами	Пруды и озёра Московской, Нижегородской, Рязанской, Самарской, Саратовской областей, Волгоградское вдхр.	<i>Perissottus glenii</i>	Локально	Рубанова, 2010; Соколов и др., 2011, 2012а, 2012б
28. <i>Eubothrium rigosum</i> Batch, 1786	Со сменой хозяев (Cyclorhidae, ёрш)	В. Волга (оз. Белое)	<i>Lota lota</i>	Естественное расселение	Кама, Волга до Волгоградского вдхр.	<i>Lota lota</i>	Широко	Барышева и др., 1963; Шульман, Кулемина, 1969; Донцов, 1979; Куперман, 1979; Костарев, 2003
29. <i>Proteocephalus longicollis</i> Zeger, 1800	Со сменой хозяев (Cyclorhidae)	В. Волга (оз. Белое)	<i>Ostregus eperlanus</i> , <i>Esox lucius</i>	Естественное расселение	Шекнинское вдхр., Рыбинское вдхр., озёра Плещеево, Пестово, Сомино	<i>Ostregus eperlanus</i>	Локально	Марквич, 1934; Бауер, 1947; Столяров, 1954; Позднякова, 1957; Изюмова, 1974; Куперман, 1979; Радченко, 1999; Тирахов и др., 2004
30. <i>Triaenophorus stassus</i> Forel, 1868	Со сменой хозяев	В. Волга (оз. Белое), дельта Волги	<i>Coregonus albula</i> , <i>Neogobius gorlap</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Proterorhinus semilunaris</i>	Естественное расселение	Верхняя, Средняя, Нижняя Волга	<i>Coregonus albula</i> , <i>Neogobius gorlap</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Proterorhinus semilunaris</i>	Широко	Куперман, 1973, 1979; Воронин и др., 1992; Минеева, 2013

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоеме-реципиенте	Натурализация	Источник
Aspidogaster 31. <i>Aspidogaster limacoides</i> Diesing, 1835	Прямое и со сменой хозяев	Ср. и Нижняя Волга	Моллюски – <i>Dreissena polymorpha</i> , <i>Adacna sp.</i> , <i>Cardium sp.</i> , 13 видов рыб	Естественное расселение	Куйбышевское, Горьковское, Рыбинское, Ивановское, Верхневолжское водохранилища, канал им. Москвы	<i>Dreissena polymorpha</i> , 7 видов рыб	Широко	Жохов, 2001а
Trematoda								
32. <i>Ambroretrema dombrowskajae</i> Achmerov, 1959	Со сменой хозяев (Gastropoda)	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Aryztichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Башкирии и Астраханской обл., дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Нет	Васильков и др., 1970; Астахова, Степанова, 1972; Семёнова, Иванов, 1997
33. <i>Sanguinicola skrjabini</i> Achmerov, 1960	Со сменой хозяев (Gastropoda)	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Случайная интродукция с рыбами	? дельта, рыбхозы	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	?	Семёнова, Иванов, 1997
34. <i>Nicola skrjabini</i> Iwanitzky, 1928	Со сменой хозяев (<i>Lithoglyphus naticoides</i> , бокоплавы)	Дон	19 видов рыб	Естественное расселение	От дельты до Рыбинского вдхр.	15 видов рыб	Широко	Шкодин и др., 1994; Бурякина, 1995; Бисерова, 1998; Семёнова и др., 2007; Минеева, 2013, 2016а, 2016б; Kvach et al., 2015
35. <i>Plagioporus skrjabini</i> Kowal, 1951	Со сменой хозяев (<i>Theodoxus fluviatilis</i> , бокоплавы)	Дон	<i>Mesogobius batrachosephalus</i> , <i>Neogobius kessleri</i> , <i>N. fluviatilis</i> , <i>Cobitis taenia</i>	Естественное расселение	Дельта	<i>Silurus glanis</i>	Локально	Семёнова и др., 2007
36. <i>Aporhallas muehlingi</i> Jäger-Skiöld, 1898	Со сменой хозяев (<i>Lithoglyphus naticoides</i> , рыбы)	Дон	25 вида рыб	Естественное расселение	От дельты до Рыбинского вдхр.	21 вид рыб	Широко	Иванов, Семёнова, 2000; Чепурная, 2004; Семёнова и др., 2007; Тютин, Мелянцева, 2008

Таблица. Окончание

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоеме-реципиенте	Натурализация	Источник
37. <i>Rossikotrema donicum</i> Skjabin et Lindtrop, 1919	Со сменной хозяев (<i>Lithoglyphus paticooides</i> , рыбы)	Дон	12 видов рыб	Естественное расселение	Волгоградское вдхр., дельта	10 видов рыб	Локально	Семёнова и др., 2007
38. <i>Metagonimus yokogawai</i> Katsurada, 1912	Со сменной хозяев (моллюск <i>Oncomelania</i> , рыбы)	Бассейн Амура	30 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл., оз. Круглое (Саратовская обл.), дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Abramis bramae</i> , <i>Rutilus rutilus</i> , <i>Blicca bjoerkna</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Percottus gleni</i>	Нет	Мусселус, 1973; Семёнова и др., 2007; Рубанова, 2010
Chromadorea								
39. <i>Sinoichthyonema amuri</i> (Garkavi, 1972)	Со сменной хозяев (<i>Argulus foliaceus</i>)	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл.	<i>Stenopharyngodon idella</i>	?	Чепурная, 2004
40. <i>Cystidicola farionis</i> Fischer, 1798	Со сменной хозяев (рачки бокоплавы и мизиды)	В. Волга (оз. Белое)	Лососевидные	Естественное расселение	Рыбинское вдхр.	<i>Ostergis eregatus</i>	Нет	Изымова, 1974
Hirudinea								
41. <i>Caspiobdel-la fadejewi</i> (Epstein, 1961)	Прямой	Дон	?	Естественное расселение	Вся Волга	12 видов рыб	Широко	Шульман, Кулемина, 1969; Лапкина, Комов, 1983; Донцов, Марков, 1985; Любарская, Лаврентьева, 1985; Соколов, 2000; Лапкина и др., 2002
Copepoda								
42. <i>Neoergasilus japonicus</i> (Harada, 1930)	Прямой	Бассейн Амура	21 вид рыб	Случайная интродукция с рыбами	Иваньковское вдхр., оз. Глубокое (Московская обл.)	<i>Rutilus rutilus</i> , <i>Stuttosserphatus serinus</i>	Локально	Кашковская, 1984; Соколов и др., 2016

Таблица. Окончание

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоёме-реципиенте	Натурализация	Источник
43. <i>Sinergasilus lieeni</i> Yin, 1949	Прямой	Бассейн Амура	<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Астраханской областей, дельта	<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i> , <i>Huso huso</i>	Локально	Мирзоева, 1972, 1973; Чепурная, 2004, 2010
44. <i>S. major</i> (Markewitsch, 1940)	Прямой	Бассейн Амура	9 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл., Волго-Ахтубинская дельта	<i>Huso huso</i> , <i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Huso huso</i>	Локально	Астахова, Степанова, 1968; 1972; Чепурная, 2004, 2010
45. <i>Paraergasilus medius</i> Yin, 1956	Прямой	Бассейн Амура	6 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Дельта Ивановское вдхр.	<i>Rutilus rutilus</i>	? Локально	Кашковская, 1984
46. <i>Lernaea elegans</i> morpho <i>stenopharyngodonis</i> Yin, 1960	Прямой	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hyporhamphichthys molitrix</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Рязанской областей, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Поддубная, 1978; Чепурная, 2010
47. <i>Lernanthropus</i> sp.	Прямой	Японское море	<i>Liza haematocheilus</i>	Случайная интродукция с рыбами	Дельта	<i>Perca fluviatilis</i>	?	Чепурная, 2010

хозяевами и саморасселение вместе с хозяевами. Для паразитологов большое значение и интерес представляет не только установление способа инвазии, но и выявление хозяина, с которым чужеродный паразит распространился за пределы нативного ареала. Что касается паразитов-вселенцев Волги, то все они были занесены сюда вместе с позвоночными-хозяевами. Поучительна история обнаружения специфичных паразитов головешки-ротана в бассейне Волги. Оказывается, паразиты ротана *Goussia obstinata*, *Gyrodactylus percotti*, *Nippotaenia mogurndae* давно обитали в прудах одного из рыбхозов Московской обл., куда были занесены примерно в 1960-х гг., но обнаружены были только недавно [Reshetnikov et al., 2017]. Находка у головешки-ротана цестоды *N. mogurndae*, имеющей сложный жизненный цикл, смогла доказать, что ротан попал в эти пруды вместе с интродуцированными рыбами из водоёмов Амура, а не из аквариумов любителей.

Другим важным вектором вселения паразитов стало их саморасселение в бассейне Волги. Четыре вида волжских гельминтов (*Eubothrium rugosum*, *Cystidicola farionis*, *Proteocephalus longicollis*, *Triaenophorus crassus*), относящихся к арктическому пресноводному зоогеографическому комплексу [Пугачёв, 1984], смогли значительно расширить свой ареал в бассейне Волги, продвигаясь с севера на юг [Жохов, Пугачёва, 2001]. Создание Рыбинского вдхр., а позднее и других водохранилищ, вызвало серьёзные изменения в экосистеме реки: замедлилось течение, увеличились глубины, сформировался холодноводный гипоплимнион, изменилась структура зоопланктона, в котором стали доминировать лимнофильные ракообразные [Дзюбан, 1984]. Широкое распространение получили холодноводные виды североевропей-

ского озёрного комплекса. Это отмечается как характерная особенность Волги, отличающая её от каскадов водохранилищ других крупных европейских рек [Орлова, Шадрин, 2004]. Все упомянутые выше виды гельминтов использовали каскад волжских водохранилищ как своеобразный инвазионный коридор, по которому они вместе со своими хозяевами расселились в более южные районы Волги. Их расселение выглядит естественным расширением ареалов, но в основе его лежит гидростроительство, превратившее реку в каскад водохранилищ (слабопроточных озёр).

Цестода *E. rugosum* – специфичный паразит налима, встречающийся повсеместно в его ареале. По-видимому, в Волге до регулирования её стока распространение *E. rugosum* было ограничено самой верхней частью бассейна (озёра Верестово, Селигер, Белое) [Жохов, Пугачёва, 2001]. После создания каскада водохранилищ эта цестода стала активно распространяться вниз по каскаду. В Рыбинском вдхр. *E. rugosum* был обнаружен в 1956–1957 гг., в Горьковском – в 1957 г., в Куйбышевском – в 1959 г. [Жохов, Пугачёва, 2001], и достиг Волгоградского вдхр. [Донцов, 1979]. Позднее в связи с потеплением климата граница распространения этого вида, вероятно, отодвинулась на север, поскольку в Саратовском вдхр. он отсутствовал [Бурякина, 1995; Минеева, 2016а].

Цестода *Triaenophorus crassus* в бассейне Волги до её зарегулирования встречалась в виде двух различных и изолированных популяций. В северной части бассейна *T. crassus* обитала только в оз. Белом [Петрушевский, 1957], где вторым промежуточным хозяином этой цестоды служит европейская ряпушка *Coregonus albula*. В южной части бассейна зона распространения этой цестоды ограничивалась дельтой, где её вторыми промежуточными хозяевами отмечены различные виды бычков [Куперман, 1973]. Южная форма цестоды из дельты Волги была описана Б.И. Куперманом [1973] как отдельный вид *Triaenophorus meridionalis* Куперман, 1968, который позднее был признан невалидным и сведён в синоним *T. crassus* [Дубинина, 1987; Kuchta

et al., 2007]. Б.И. Куперман [1973], рассматривая *T. crassus* и *T. meridionalis* как отдельные виды, указывает, что между их ареалами в Волге существует заметный разрыв. Расселение этого вида с севера на юг обусловлено гидростроительством и расселением ряпушки [Куперман, 1979]. Южная популяция *T. crassus* начала активно расселяться из дельты на север вслед за бычками – вторыми промежуточными хозяевами. Сейчас эта цестода встречается у щуки и бычков *Neogobius melanostomus*, *Neogobius gorlap*, *Proterorhinus semilunaris* в Саратовском вдхр. [Минеева, 2013]. По Куйбышевскому вдхр. данных о *T. crassus* нет, но бычки перечисленных видов в водохранилище обычны [Шакирова и др., 2015]. В ближайшем будущем существующий разрыв между южной и северной популяциями *T. crassus* исчезнет, и в водохранилищах Верхней и Средней Волги совместно будут обитать две формы *T. crassus*, использующие разные виды рыб (Salmonidae и Gobiidae) в качестве вторых промежуточных хозяев.

Понто-каспийские бычки сейчас активно расширяют свой пресноводный ареал и в бассейне Волги далеко продвинулись на север. Эти бычки имеют специфичных паразитов – моногенею *Gyrodactylus proterorhini* и цестоду *Proteocephalus gobiorum*, которые в своём расселении следуют за хозяевами. Два вида бычков (*Neogobius melanostomus*, *Proterorhinus semilunaris*) уже достигли Рыбинского вдхр. [Карабанов и др., 2015; Жохов и др., 2016], в нижерасположенных водохранилищах число бычков-вселенцев достигает пяти видов [Евланов и др., 2013]. Оба эти паразита пока достоверно обнаружены в дельте Волги и под Волгоградом [Kvach et al., 2015]. В других водохранилищах у бычков найдены паразиты, отмеченные как *Gyrodactylus* sp. и *Proteocephalus* sp. [Тютин и др., 2012; Минеева, 2013]. Можно ожидать, что эти эвригаллинные паразиты широко распространятся по всей Волге вслед за хозяевами-бычками.

Понто-каспийский вселенец *Aspidogaster limacoides*, развивающийся с участием дрейссен, широко расселился по Волге в направлении с юга на север. История расселения

этого вида в Волге подробно описана [Жохов, 2001a]. Истинными хозяевами *A. limacoides*, в которых паразит проходит весь жизненный цикл, служат двусторчатые моллюски *Dreissena polymorpha* (Pall.), *Adacna* sp., *Cardium* sp. Кроме того, аспидогастры паразитируют в кишечнике многих рыб, питающихся дрейссеной. До зарегулирования Волги этот паразит встречался у рыб на участке от дельты до г. Казани. После создания водохранилищ началось продвижение этого паразита вверх по каскаду. Инвазия *A. limacoides* в Верхнюю Волгу шла двумя путями: из Куйбышевского вдхр. вверх по каскаду и через р. Оку и канал им. Москвы. Расселение аспидогастра по водохранилищам шло вслед за расселением дрейссены, но с отставанием в несколько лет. Но даже такие темпы продвижения вверх по каскаду водохранилищ кажутся невероятно быстрыми. Личинка аспидогастра лишена ресничек и передвигается за счёт мускульных сокращений. Заражение дрейссены происходит пассивно, личинки попадают в мантийную полость через вводной сифон с током воды. Такие личинки не способны далеко переместиться и заражают соседних моллюсков. Решающую роль в быстром расселении аспидогастра сыграли карповые рыбы, которые почти одновременно занесли этого паразита вверх по течению через плотины Горьковской и Рыбинской ГЭС в Рыбинское, а по рекам Ока и Москва в Ивановское вдхр. Во всех верхневолжских водохранилищах *A. limacoides* натурализовался и стал обычным паразитом дрейссены и карповых рыб [Жохов, 2001б; Куперман и др., 1994]. Есть данные о присутствии *A. limacoides* в Камском вдхр. [Лукьянцев, 2013]. Предпосылкой для натурализации аспидогастра в водохранилищах стало массовое развитие дрейссены.

Натурализация чужеродных видов паразитов

Формирование паразитом-вселенцем устойчивой самовоспроизводящейся популяции в области вселения возможно только при наличии подходящих хозяев. Чем меньше число категорий хозяев имеется в жизненном цикле паразита, тем проще условия натурализации.

Вот почему среди чужеродных паразитов так много видов с прямым развитием, для натурализации которых достаточен только дефинитивный хозяин, с которым распространяется паразит. Сложнее других должна происходить натурализация трематод, имеющих в жизненном цикле двух промежуточных хозяев, один из которых – моллюск. Однако среди чужеродных паразитов Волги трематоды составляют 7 видов, что сравнимо с моногенеями, имеющими прямое развитие. Успех натурализации трематод обусловлен их специфичностью. Узкая специфичность ограничивает возможность натурализации. Трематода *Amurotrema dombrovskajae* – узкий специалист, паразитирует только у растительноядных рыб. Такая специализация этой трематоды объясняется тем, что её метацеркарии (адолескарии) инцистируются на водной растительности, которой питаются амурь и толстолобики. Первый промежуточный хозяин *A. dombrovskajae* – различные виды гастропод семейства Planorbidae. Широкая специфичность к моллюскам и широкое распространение самих моллюсков служит залогом натурализации *A. dombrovskajae* в тех водоёмах, где постоянно обитают растительноядные рыбы. В 1961–1962 гг. в дельту Волги с Дальнего Востока была завезена партия белых амуров, предназначенная для создания маточного стада. У этих рыб была обнаружена *A. dombrovskajae* [Астахова, Степанова, 1972]. При интродукции амуров эта трематода была также завезена в рыбхозы Башкирии [Васильков и др., 1970]. Однако с момента обнаружения этих трематод у завезённых рыб других сведений, подтверждающих существование *A. dombrovskajae* в бассейне Волги нет. Следует отметить, что этот вид с успехом натурализовался в водоёмах Балхаш-Илийского бассейна в Казахстане, будучи случайно завезён туда с белыми амурами [Гвоздев и др., 1986].

Не всегда легко и однозначно можно установить хозяина, с которым произошло проникновение в новый водоём того или иного вида трематод. Трематода *Nicolla skrjabini*, *Apophallus müehlingi* и *Rossikotrema donicum* всегда обитали по соседству с Волгой в бассейне

Дона. Причина того, почему их естественный ареал не захватывал Волгу, проста – в Волге отсутствовали моллюски рода *Lithoglyphus*, первые промежуточные хозяева этих трематод. Вторым промежуточным хозяином для паразита рыб *N. skrjabini* служат рачки-гаммариды, а для *A. müehlingi* и *R. donicum* (паразитов птиц) – различные виды рыб. В 1952 г. был построен межбассейновый канал Волга – Дон, непреодолимый барьер для проникновения этих моллюсков в Волгу перестал существовать, и литоглифы, а также связанные с ними трематоды получили возможность для проникновения в Волгу. Моллюски рода *Lithoglyphus* появились в нижней Волге в конце 1960-х гг. [Белявская, Вьюшкова, 1971], в 1971 г. они уже были многочисленными в дельте Волги [Пирогов, 1972], образуя плотные скопления (до 11 180 экз./м²) [Бисерова, 1990, 1996; Иванов, Семёнова, 1996]. Сейчас литоглифы продвинулись вверх по каскаду до Угличского вдхр. [Перова и др., 2018].

Впервые о появлении трематоды *Nicolla skrjabini* в бассейне Волги сообщил Ю.С. Донцов [1979] без указания хозяев. Позднее присутствие этого вида в Волге подтвердили сразу несколько авторов. Эта трематода найдена в дельте у судака [Шкодин и др., 1994], русского осетра, севрюги [Бисерова, 1998], густеры и уклейки [Семёнова и др., 2007]. Вверх по Волге *N. skrjabini* поднялась до Саратовского вдхр., где была обнаружена в 1990–1993 гг. у обыкновенного ерша [Бурякина, 1995]. В 2015 г. мы нашли *N. skrjabini* у ерша в Рыбинском вдхр. По-видимому, инвазии половозрелых трематод рыбами в Волгу осуществлялись неоднократно, но вид смог натурализоваться здесь только после того, как численность моллюска *L. naticoides* достигла достаточно больших значений, в результате чего смогло произойти заражение волжских литоглифов яйцами принесённых рыбами из Дона трематод. Дальнейшее расселение *N. skrjabini* вверх по каскаду волжских водохранилищ будет происходить по типу «диффузии», соответствуя скорости расселения *L. naticoides*.

Трематоды *Apophallus müehlingi* и *Rossikotrema donicum* у птиц в бассейне Волги ре-

гистрировались давно. Для распространения этих трематод рыбоядными птицами в бассейн Волги из бассейна Дона препятствий не существовало. Это подтверждают данные А.А. Шигина [1961]. В 1949–1952 гг. *A. müehlingi* и *R. donicum* были обнаружены у трёх видов чаек Рыбинского вдхр. (интенсивность инвазии 1–929 экз.) Данные автора относительно происхождения *A. müehlingi* на первый взгляд кажутся весьма противоречивыми. А.А. Шигин указывал на «...несомненно местный характер заражения, инвазированными оказываются почти исключительно взрослые птицы преимущественно весенне-летнего периода». Из этого следует, что взрослые птицы заразились трематодами где-то на юге во время зимовки или пролёта и принесли их на водохранилище в места гнездования. Данные по сезонной динамике *A. müehlingi* убедительно показывают постепенное снижение заражённости чаек от весны к осени. Следовательно, заражение птиц явно не местного происхождения. Кроме того, метацеркарий обоих видов трематод у рыб Волги до и после исследования А.А. Шигина никто не находил [Богданова, Никольская, 1965]. В настоящее время трематоды *A. müehlingi* и *R. donicum* постепенно становятся для Волги обычными видами. В дельте это уже массовые виды, встречающиеся у многих видов птиц и рыб [Бисерова, 2005; Семёнова и др., 2007]. В 2005 г. метацеркарии *A. müehlingi* были найдены у мальков рыб в Чебоксарском вдхр. [Тютин и др., 2006]. Таким образом, очевидность инвазии в Волгу трематод *N. skrjabini*, *A. müehlingi* и *R. donicum* с дефинитивными хозяевами выглядит бесспорной. Проникновение моллюсков-литоглифов послужило лишь основой для натурализации этих трематод.

Высока вероятность локальной натурализации в бассейне Волги нематоды *Sinoichthyonema amuri* [Чепурная, 2004]. Это специфичный паразит белого амура. Заражение рыб личинками нематоды производится рачком *Argulus foliaceus*, который встречается в бассейнах Волги и Амура. Интересно, что эта нематода описана от белого амура не в его естественном ареале, а из рыбхозов Краснодарского края и

Грузии. Позднее вид был найден в Китае.

Большинство из зарегистрированных в бассейне Волги чужеродных видов паразитов смогли натурализоваться локально в рыбоводных хозяйствах, где паразитируют на разводимых амурских рыбах. Широкая натурализация этих паразитов в бассейне Волги возможна только в случае натурализации их хозяев-рыб. Переход паразитов на местные виды рыб предотвращается узкой специфичностью паразитов.

Заключение

Интродукция новых видов и активное саморасселение некоторых местных видов паразитов не привели к негативным последствиям для экосистемы Волги. Ранее мы отмечали высокую заражённость мальков рыб метацеркариями *Aporhynchus müehlingi* и *Rossikotrema donicum* в дельте Волги [Жохов, Пугачёва, 2001]. В вышерасположенных водохранилищах Волги эти паразиты остаются редкими. Некоторую озабоченность могут вызывать случаи обнаружения у рыб метацеркарий трематоды *Metagonimus yokogawai*, опасной для человека. В рыбхозы Московской обл. этот вид был завезён вместе с молодью белых амуров и белых толстолобиков, но после карантина не найден [Мусселиус, 1973]. Обнаружение метацеркарий *M. yokogawai* у судаков в р. Вятке и Камском вдхр. [Гревцева, 1979; Костарев, 2003], у рыб и птиц в дельте Волги [Иванов, 2002; Семёнова и др., 2007] требует подтверждения, так как первые промежуточные хозяева этой трематоды – моллюски семейства Melanopsidae в волжском бассейне отсутствуют [Старобогатов и др., 2004].

Благодарности

Жоховым А.Е. и Пугачевой М.Н. работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № 0122-2014-0007), Молодженниковой Н.М. и Беречкидзе И.А. работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России «Russian Academic Excellence Project 5 – 100».

Литература

- Антонов П.И. Биоинвазийные организмы в водоёмах Средней Волги // Самарская Лука. 2008. Т. 17, № 3(25). С. 500–517.
- Астахова Т.В., Рудометова Н.Л., Степанова Г.А. О появлении *Bothriocephalus gowkongensis* Yeh в дельте Волги // Паразитология. 1968. Т. 2. № 6. С. 507–508.
- Астахова Т.В., Степанова Г.А. Паразитофауна белого амура (*Stenopharyngodon idella*) в дельте Волги // V Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л.: Наука, 1968. С. 11–12.
- Астахова Т.В., Степанова Г.А. О паразитофауне белого амура (*Stenopharyngodon idella*) в прудовых и нерестово-вырастных хозяйствах дельты Волги // Паразитология. 1972. Т. 6. № 4. С. 364–368.
- Ахмеров А.Х. Новый вид моногенетических сосальщиков с жабр амурского сазана и ареал его распространения // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 36–42.
- Ахмеров А.Х. О естественном ареале *Dactylogyrus solidus* Achmerov, 1948 // Зоол. журн. 1957. Т. 36, вып. 8. С. 1251–1252.
- Аюпов Х.Е., Валиуллин С.М., Хазиев Г.З., Баянов М.Г., Казадаев В.И., Антонов П.П. Гельминты рыб // Гельминты животных, человека и растений на Южном Урале. 1974. Вып. 1. Уфа. С. 23–26.
- Барышева А.Ф., Владимиров В.А., Изюмова Н.А. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища во второй год его заполнения // Биологические аспекты изучения водохранилищ. Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 6(9). М.; Л., 1963. С. 171–177.
- Бауер О. Н. Паразитофауна ряпушки из различных водоёмов СССР // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. 1947. Т. 69, вып. 4. С. 7–21.
- Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Труды Саратовского отд. ГОСНИОРХ. 1971. Т. 10. С. 93–106.
- Бисерова Л.И. Встречаемость и распределение *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Lithoglyphidae) в дельте Волги // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 2. С. 98–100.
- Бисерова Л.И. Паразиты моллюска-вселенца *Lithoglyphus naticoides* дельты р. Волги // Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна: Тез. докл. СПб., 1996. С. 12–13.
- Бисерова Л.И. Современное состояние гельминтофауны осетровых рыб дельты Волги // Аквакультура и здоровье рыб: Тез. докл. ВНИИПРХ. М., 1998. С. 125–126.
- Бисерова Л.И. Трематоды *Aporhynchus müehlingi* и *Rossikotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и иктиопаразитозы, ими вызываемые): Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИНПА РАН, 2005. 136 с.
- Богданова А.Е., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Паразитофауна рыб бассейна р. Волги и вопросы загрязнения Пермского водохранилища. Изв. ГОСНИОРХ. 1965. Т. 60. С. 5–110.
- Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология): Дис. ... канд. биол.

- наук. СПб.: ГОСНИОРХ, 1995. 384 с.
- Васильков Г.В., Сапожников Г.И., Тетерюк П.М. К изучению гельминтофауны прудовых рыб Башкирской АССР // Тр. ВИГИС. 1970. Т. 16. С. 49–52.
- Воронин В.Н., Чернышёва Н.Б., Стрельбицкая И.Н. Проблемы паразитологии и болезней рыб в современных индустриальных рыбоводных хозяйствах // Сб. научных трудов ГОСНИОРХ. 1992. Вып. 311. С. 9.
- Гвоздев Е.В., Агапова А.И., Белякова Ю.В. Цикл развития трематоды *Amurotremata dombrovskajae* (Trematoda, Diplodiscidae) // Паразитология. 1986. Т. 20. № 4. С. 288–293.
- Головин П.П. Моногенез угря при его искусственном выращивании на тёплых водах // В сб.: Исследования моногенеза в СССР. Л., 1977. С. 144–150.
- Гревцева М.А. Гельминтофауна и гельминтозы рыб бассейна реки Вятки: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВИГИС, 1979. 156 с.
- Гусев А.В. Отряд Dactylogyridae // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1985. С. 15–197.
- Дзюбан Н.А. Зоопланктон зарегулированной Волги // В сб.: Биологическая продуктивность и качество воды Волги и её водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 60–73.
- Донцов Ю.С. Влияние зарегулирования стока Волги на гельминтофауну рыб из водохранилищ Волжского каскада // В сб.: Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. Горький, 1979. С. 13–40.
- Донцов Ю.С., Кириченко Л.М. Моногенетические сосальщики рыб Николаевского рыбопитомника // В сб.: Вопросы морфологии и паразитологии животных. Волгоград, 1970. Вып. 31. С. 113–120.
- Донцов Ю.С., Марков Г.С. Состав, видовое разнообразие и стабильность гельминтофауны густер в водохранилищах // VIII Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тезисы докладов. Л.: Наука, 1985. С. 45–47.
- Дубинина Н.М. Класс Ленточные черви – Cestoda // Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1987. С. 5–75.
- Евланов И.А., Кириленко Е.В., Минеев А.К., Минеева О.В., Мухортова 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.
- Жохов А.Е. Каспийский вселенец *Aspidogaster limacoides* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) в Верхней Волге: история вселения // Биология внутренних вод. 2001а. № 2. С. 38–42.
- Жохов А.Е. Изучение перехода карповых рыб на питание моллюском *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище с использованием паразита *Aspidogaster limacoides* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) // Вопросы ихтиологии. 2001б. Т. 41. № 5. С. 651–655.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н. Паразиты-вселенцы бассейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможности эпизоотий // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 201–212.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н., Молодожникова Н.М. Паразиты вселе овской ГРЭС на паразитов молоди плотвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. 24 с.
- Кириченко Л.М. Паразитофауна рыб Николаевского рыбопитомника // В сб.: Вопросы морфологии, экологии и паразитологии животных. Волгоград: Волгоградская правда, 1972. С. 113–122.
- Костарев Г.Ф. Паразиты и болезни рыб бассейна Средней Камы (в условиях загрязнения). Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 2003. 194 с.
- Куперман Б.И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 207 с.
- Куперман Б.И. Экологический анализ цестод рыб водоёмов Волго-Балтийской системы // Тр. ИБВВ АН СССР. 1979. Вып. 38 (41). С. 133–159.
- Куперман Б.И., Колесникова Я.И., Тютин А.В. *Ambiphrya ameiyuri* (Ciliophora: Peritricha): ультраструктура и распределение на теле молоди карповых рыб // Паразитология. 1994. Т. 28. № 3. С. 214–221.
- Куперман Б.И., Тимошечкина Л.Г. Встречаемость паразитов у карповых рыб в прудовом хозяйстве «Варегово» Ярославской области // В сб.: Экология гельминтов. Ярославль, 1981. С. 36–41.
- Курина Е.М. Разнообразие, динамика распространения и структурная организация чужеродных видов бентоса Саратовского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 69–84.
- Лапкина Л.Н., Жарикова Т.И., Свицкий А.М. Заражённость рыб пиявками (сем. Piscicolidae) в волжских водохранилищах // Паразитология. 2002. Т. 36. № 2. С. 132–139.
- Лапкина Л.Н., Комов В.Т. Новые данные о нахождении пиявки *Caspiobdella fadejevi* в волжских водохранилищах // Паразитология. 1983. Т. 17. № 1. С. 70–72.
- Лукьянин О.И. Современная паразитологическая ситуация на Камском водохранилище (предварительные данные) // В сб.: Биология внутренних вод. Материалы XV Школы-конф. молодых учёных. Борок, 2013. С. 250–254.
- Любарская О.Д., Лаврентьева Ю.И. Паразитофауна стерляди Средней Волги и Куйбышевского водохранилища // Паразитология. 1985. Т. 19. № 4. С. 320–323.
- Маркевич А.П. Паразитарные заболевания рыб и борьба с ними. М.; Л.: Всес. кооперативное объединённое изд-во, 1934. 100 с.
- Минеева О.В. Паразиты некоторых видов рыб-вселенцев Саратовского водохранилища // Вестник ТГУ. 2013. Т. 18, вып. 3. С. 886–890.
- Минеева О.В. Заражённость рыб Саратовского водохранилища чужеродным паразитом *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Opascoelidae) // Россий-

- ский журнал биологических инвазий. 2016а. № 2. С. 92–101.
- Минеева О.В. Паразиты налима *Lota lota* в Саратовском водохранилище // Труды ВНИРО. 2016б. Т. 162. С. 46–52.
- Мирзоева Л.М. Жизненный цикл и биология *Sinergasilus lienii* Yin, 1949 (Crustacea, Copepoda parasitica) // Паразитология. 1972. Т. 6, вып. 3. С. 252–258.
- Мирзоева Л.М. Жизненный цикл и морфология *Sinergasilus lienii* Yin, 1949 (Copepoda, Parasitica) // Труды ВНИИПРХ. 1973. Т. 22. С. 143–158.
- Морозова Е.А. Паразитофауна белого амура в хозяйствах дельты Волги // В сб.: Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Тез. докл. Борок, 2002. С. 137–138.
- Мусселиус В.А. К биологии *Dactylogyrus aristichthys* (Monogenoidea, Dactylogyridae) // Паразитология. 1968а. Т. 2. № 3. С. 227–236.
- Мусселиус В.А. Болезни растительноядных рыб при выращивании в прудах // Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб. М.: Наука, 1968б. С. 234–242.
- Мусселиус В.А. Паразиты и болезни растительноядных рыб дальневосточного комплекса в прудовых хозяйствах СССР // Тр. ВНИИПРХ. 1973. Т. 22. С. 4–129.
- Мусселиус В.А., Лаптева В.И. О специфичности кокцидий белых и пёстрых толстолобиков и карпов // Паразитология. 1967. Т. 1. № 4. С. 333–338.
- Мусселиус В.А., Пташук С.В. О развитии и специфичности *Dactylogyrus lamellatus* (Monogenoidea, Dactylogyridae) // Паразитология. 1970. Т. 4. № 2. С. 125–132.
- Наумова А.М. О паразитировании диплозоона – *Diplozoon nipponicum* Goto, 1891 на карпах // В сб.: Матер. к научн. конф. ВОГ. Ч. II. М., 1964. С. 17–18.
- Наумова А.М. Экологические основы профилактики паразитарных заболеваний разводимых рыб в водоёмах сельскохозяйственного назначения // Дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИЭВ, 1990. 336 с.
- Орлова М.И., Шадрин Н.В. Обзор чужеродных видов свободноживущих водных беспозвоночных и рыб в водоёмах европейской части России и сопредельных стран. Свободноживущие беспозвоночные // В сб.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 69–83.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Тютин А.В. О расширении ареала обитания причерноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) и ассоциированных с ним видов трематод в бассейне Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2018. № 2. С. 91–93.
- Петрушевский Г.К. О заболевании рыб Белого озера // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 278–282.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журн. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Поддубная А.В. К зоогеографии ракообразных рода *Lernaea* Linne, 1746 // Тр. ВНИИПРХ. 1978. Т. 27. С. 111–124.
- Позднякова М.Н. Паразиты рыб озёр Пестово и Велье (Новгородской области) // Изв. ВНИИОРХ. 1957. Т. 42. С. 335–336.
- Пугачёв О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1984. 156 с.
- Радченко Н.М. Паразиты рыб Белого озера. Вологда: Изд-во Вологодского ин-та развития образования, 1999. 170 с.
- Рубанова М.В. Некоторые особенности формирования фауны паразитов головешки-ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Eleotridae) в природных и антропогенно изменённых водоёмах (Саратовское водохранилище) // Бюлл. Волжского гос. университета им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». 2010. № 10. С. 54–58.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.М. Новые виды трематод для дельты Волги // В сб.: Роль российской гельминтологической школы в развитии паразитологии. Тез. докл. Всероссийск. совещ. М., 1997. С. 46–47.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.П., Иванов В.М. Паразитофауна и болезни рыб Каспийского моря. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. 557 с.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.
- Соколов С.Г. Паразиты рыб бассейна Верхней Волги (таксономическое и экологическое разнообразие, зоогеография) // Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН, 2000. 219 с.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н. Паразитофауна ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) в некоторых водоёмах Европейской части России // Поволжский экологический журнал. 2011. № 4. С. 507–522.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н., Шедько М.Б. Паразиты ротана *Percottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae), интродуцированного в водоёмы Европейской части России // Успехи современной биологии. 2012а. Т. 132, № 5. С. 477–492.
- Соколов С.Г., Решетников А.Н., Протасова Е.Н., Воронаева Е.Л. Новые данные о чужеродных видах паразитов и их хозяев в экосистеме оз. Глубокое (Московская обл., Россия) // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 118–125.
- Соколов С.Г., Шедько М.Б., Протасова Е.Н., Решетников А.Н. Первая регистрация *Henneguya alexeevi* (Muxozoa, Muxobolidae) на территории Европы // Vestnik zoologii. 2012б. 46(2): 167–172.
- Соколова А.С., Карпенко Р.В. Видовой состав и особенности распределения пресноводных моллюсков в разнотипных водных объектах Волгоградской области // Биология внутренних вод. 2015. № 2. С. 80–84.

- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саченко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Редактор С. Я. Цалолыхин. Т. 6. СПб.: Наука, 2004. 528 с.
- Столяров В.П. Паразитофауна промысловых рыб Рыбинского водохранилища за первые семь лет его существования // Тр. проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 4. С. 54–56.
- Стрельбицкая И.Н. Амбифрии с молоди лососёвых // Тр. ГОСНИОРХ. 1986. Вып. 247. С. 111–114.
- Тетерюк П.М. К изучению фауны гельминтов прудовых рыб Башкирской АССР. (Сообщение первое) // В сб.: Матер. к научн. конф. ВОГ. Ч. 5. М., 1967. С. 328–332.
- Тетерюк П.М. Гельминты и гельминтозы рыб в Башкирской АССР // В сб.: Рыбоводство и болезни рыб. М.: Колос, 1969. С. 265–270.
- Тирахов А.Д., Донец З.С., Курмашова Л.В., Гаврилова Е.А., Клюканова Л.А. Паразиты рыб озера Плещеево // В сб.: Болезни рыб: Сб. научн. трудов ФГУП «ВНИИПРХ». Вып. 79. М.: Изд-во «Компания Спутник +», 2004. С. 165–170.
- Тютин А.В. Повторная находка североамериканской инфузории *Ambuophrya ameiuri* (*Peritricha*, *Scyphidiidae*) в Рыбинском водохранилище // Паразитология. 2002. Т. 36. № 2. С. 68–70.
- 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., Жгарева Н.Н., Медянцева Е.Н. Ареалы и паразитарные системы трематод, ассоциированных с моллюсками рода *Lithoglyphus* (*Gastropoda*) в позднем голоцене // В сб.: Динамика современных экосистем в голоцене. Матер. научн. конф. М.: ТНИ КМК, 2006. С. 238–243.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала трематоды *Apophegillus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2 (приложение). С. 41–46.
- Чепурная А.Г. Миксоспориозы рыб дельты Волги // В сб.: Всерос. научн.-практич. конф. «Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и др. гидробионтов». Тезисы докладов. М., 2003. С. 135.
- Чепурная А.Г. Эколого-паразитологический мониторинг в прудовых хозяйствах дельты Волги // Болезни рыб: Сб. научн. трудов «ВНИИПРХ». Вып. 79. М.: Изд-во «Компания Спутник +», 2004. С. 183–189.
- Чепурная А.Г. Миксоспориозы рыб в водоёмах нижеволжского региона // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. 2009. № 1. С. 51–53.
- Чепурная А.Г. Фауна паразитов рыб в разнотипных водоёмах Нижнего Поволжья // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. 2010. № 1. С. 62–65.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А., Латыпова В.З. Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоёма // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 3. С. 77–98.
- Шигин А.А. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского заповед. 1961. Вып. 7. С. 309–362.
- Шкодин Н.В., Чепурная А.Г., Мартинес Г.В. Паразитофауна судака в дельте Волги // Вестник Астраханского гос. тех. ун-та. 1994. № 1. С. 82–84.
- Шульман Р.Е., Кулемина И.В. Обзор паразитов рыб озера Селигер // В сб.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л.: Изд-во. ЛГУ, 1969. С. 13–59.
- Эпштейн В.М. Новый вид риб'ячої п'явки *Piscicola fadejevi* n. sp. идеяки припущения щодо її походження // Доп. АН УССР. 1961. № 12. С. 1644–1648.
- Эпштейн В.М., Лапкина Л.Н. Новые сведения о биологии и географическом распространении *Caspiobdella fadejewi* (Epstein) // В сб.: IX конф. Украинского паразитолог. об-ва. Тез. докл. Ч. 5. Киев, 1980. С. 116–117.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их распределение в верхней части Куйбышевского водохранилища // Учёные записки Казанского гос. ун-та. 2009. Том 151, кн. 2. Естественные науки. С. 231–243.
- Kuchta R., Vieková R., Poddubnaya L.G., Gustinelli A., Dzika E, Scholz T. Invalidity of three Palaearctic species of *Triaenophorus* tapeworms (Cestoda: Pseudophyllidea): evidence from morphometric analysis of scolex hooks // Folia Parasitologica. 2007. 54 (1): 34–42.
- 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.
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. Detection of a neglected introduction event of the invasive fish *Perccottus glenii* using parasitological analysis // Hydrobiologia. 2017. 788(1): 65–73.
- Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N. A checklist of parasites in non-native populations of rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) // J. Appl. Ichthyol. 2014. Vol. 30. P. 574–596.

INVASIVE SPECIES OF FISH PARASITES IN THE VOLGA RIVER BASIN: A REVIEW OF DATA ON THE SPECIES NUMBER AND DISTRIBUTION

© 2019 Zhokhov A.E.^{a,*}, Pugacheva M.N.^{a,*}, Molodozhnikova N.M.^{b,**},
Berechikidze I.A.^{b,***}

^a I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS, Borok, Yaroslavl distr., 152742, Russia.

^b I. M. Sechenov First Moscow State Medicine University, Moscow 119019, Russia.

e-mail: * aezhokhov@yandex.ru; ** nmmolod@mail.ru; *** iza.berechikidze@mail.ru.

The results of original research and literature data on the number of invasive species of fish parasites recorded in the Volga River basin are generalized. At present 42 invasive species of fish parasites are recorded in the Volga River basin. The problems of species status determination (native or non-native) are discussed using specific examples. Alien parasite fauna of fish in the Volga River basin is dominated by species of the Amur complex by origin (33 species). The Ponto-Caspian complex is represented by 8 species. The ways of introduction of alien species of parasites and possibilities of their naturalization in the Volga are considered.

Key words: invaders, fish parasites, Volga River, review, checklist.