

ИНВАЗИЯ *GYMNOCEPHALUS CERNUUS* (LINNAEUS, 1758) ЧУЖЕРОДНЫМИ ТРЕМАТОДАМИ *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JAGERSKIOLD, 1899) И *NICOLLA SKRJABINI* (IWANITZKY, 1928) В ПРИТОКЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2024 Рубанова М.В.

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Тольятти, 445003, Россия
e-mail: rubanova-ievb@mail.ru

Поступила в редакцию 15.03.2024. После доработки 13.10.2024. Принята к публикации 24.10.24

Впервые приводятся сведения о чужеродных трематодах *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899) и *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), обнаруженных у *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) в р. Большой Черемшан (Куйбышевское водохранилище). Определены сроки их проникновения в водоём и вектор вселения. На исследованном участке реки формирование паразитарных систем с участием чужеродных паразитов и *G. cernuus* находится на начальном этапе. Инвазия рыб трематодами, ассоциированными с *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828), свидетельствует о вселении этого моллюска в р. Б. Черемшан. Отмечены различия параметров заражения рыб в межгодовом аспекте. Стабильное увеличение экстенсивности инвазии *G. cernuus* метацеркариями *A. muehlingi* и высокие значения этого показателя для *N. skrjabini* в течение трёх лет служат подтверждением быстрых темпов натурализации и роста численности *L. naticoides* в водоёме. Отмечается возможность быстрого формирования обширного очага апофаллёза в нижнем течении реки. Показана значимая роль климатических и гидробиологических условий в реализации жизненных циклов чужеродных трематод. В настоящее время совокупное влияние хозяйственной деятельности и факторов среды способствовало созданию благоприятных условий для проникновения чужеродных видов гидробионтов из Куйбышевского водохранилища в р. Б. Черемшан. Прогнозируется дальнейшее распространение видов-инвайдеров в экосистеме водоёма, включение в трофические цепи речной и околородной наземной экосистем, расширение круга хозяев чужеродных паразитов.

Ключевые слова: биологические инвазии, *Apophallus muehlingi*, *Nicolla skrjabini*, *Lithoglyphus naticoides*, *Gymnocephalus cernuus*, Куйбышевское водохранилище.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-125-139

Введение

Проблема биологических инвазий приобретает глобальное значение в связи с нарастающим масштабом влияния, которое оказывают чужеродные виды на природные и антропогенно нарушенные комплексы. Основной причиной интенсификации этого процесса в водных экосистемах является антропогенное устранение географических (при создании межбассейновых каналов, зарегулировании рек, развитии мировой транспортной системы, интродукции гидробионтов) и экологических (через изменение гидрофизических, трофических и других условий) барьеров [Карпевич, 1975; Орлова, 2011]. Расширение ареалов видов нередко протекает в виде «сопряжённых инвазий» («invasion meltdown»

[Догель, 1949; Simberloff, Von Holle, 1999], когда натурализация одного вида способствует вселению других. Особую опасность могут представлять виды, которые переносят ассоциированных с ними паразитов, становящихся полноправными сочленами биоценоза системы-реципиента [Molloy et al., 1997]. Инвазионные виды воздействуют на экосистемы в целом, изменяя среду обитания и включаясь в трофические и другие связи организмов [Vilà & Hulme, 2017; Perova et al., 2019]. Паразитологические последствия биологических инвазий включают в себя проникновение с хозяевами-инвайдерами новых видов паразитов, расширение круга хозяев аборигенных и чужеродных паразитов, изменение эпизоотологической ситуации в водоёме.

Одним из видов с высокой способностью к «ареальной экспансии» является черноморско-азовский моллюск *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) [Tyutin, Slynko, 2010]. Его проникновение в бассейн Волги относят ко времени создания в 1952 г. Волго-Донского канала, являющегося в настоящее время звеном Единой глубоководной системы Европейской части России, связывающей Белое и Балтийское моря, Онежское и Ладожское озёра, реки Волгу, Москву, Каму, Дон, Каспийское и Азовское моря. Первое описание постоянных популяций *L. naticoides* из низовий Волги относится к 1971 г. [Пирогов, 1972]. В настоящее время моллюск расселился по всей прибрежной зоне водохранилищ Нижней и Средней Волги [Курина, 2017; Kurina, 2020; Тютин и др., 2023], успешно натурализовался в бассейне Верхней Волги [Perova et al., 2018]. Расширение ареала *L. naticoides* в Волжском бассейне сопровождается распространением связанных с ним паразитов. В дельте Волги у моллюска обнаружено 14 видов партенит и церкарий трематод, большинство из которых не идентифицировано с половозрелыми формами [Бисерова, 2010]. Из них *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899), *Apophallus donicus* (Skrjabin & Lindtrop, 1919), *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) являются чужеродными для бассейна Волги, один из двух видов рода *Sanguinicola*, возможно, также интродуцирован *L. naticoides* [Бисерова, 2010]. В водохранилищах Верхней Волги фауна паразитов *L. naticoides* представлена *A. muehlingi*, *A. donicus*, *N. skrjabini*, *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), *Xiphidiocercaria* sp. [Тютин и др., 2023]. В Российской Федерации *L. naticoides* отнесён к наиболее опасным инвазионным видам [Самые..., 2018]. Важность контроля паразитологической ситуации в водоёмах, заселяемых *L. naticoides*, определяется эпизоотологическим значением некоторых ассоциированных с ним видов трематод, патогенных для рыб, рыбадных птиц, млекопитающих, включая человека [Бисерова, 2005; Ivanov, 2008; Stanevičiūtė et al., 2008].

Экологические характеристики волжских водохранилищ, в том числе водный режим, видовой состав гидробионтов, эпизоотоло-

гическое состояние водоёма в значительной степени зависят от состояния притоков. Река Большой Черемшан является крупным левобережным притоком Волги, впадает в Куйбышевское водохранилище. Из представителей ихтиофауны реки биотопические контакты с *L. naticoides* наиболее вероятны для рыб-бентофагов. Экология обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) тесно связана с придонными биотопами. Вид повсеместно распространён в Куйбышевском водохранилище и нижних участках его притоков [Евланов и др., 1998]. Ведёт стайный образ жизни в придонных слоях воды. Питается донными беспозвоночными (Chironomidae, Crustacea), молодь и икрой рыб. По данным для Куйбышевского водохранилища [Семёнов, 2010], *G. cernuus* может обитать в широком диапазоне глубин (от 0.5 до 25.0 м) и грунтов, отдавая предпочтение открытой части водоёма с илистым или глинистым грунтом. Встречается в притоках и заливах, избегая зарослей высшей водной растительности. Одинаково активен во все сезоны года. В зимний период на всех относительно мелководных участках обитает почти исключительно *G. cernuus*, другие виды рыб уходят на русловую часть или зимовальные ямы. В летние месяцы предпочитает более глубокие участки, в вечернее время держится в мелководных зонах. В водоёме является объектом питания шести хищных видов рыб. В настоящее время в Куйбышевском водохранилище отмечено увеличение численности популяции *G. cernuus* из-за снижения пресса хищников вследствие частичного перехода их на питание более доступными чужеродными компонентами ихтиофауны (преимущественно бычки сем. Gobiidae и *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840)) [Семёнов, 2010]. В р. Б. Черемшан вид относится к группе придонных бентофагов, наиболее многочисленных в ихтиоценозе водоёма [Михеев, 2007]. Вид обладает высокой адаптивной способностью к изменяющимся условиям среды [Семёнов, 2010], что определяет его значимый интродукционный потенциал. В начале 1980-х гг. *G. cernuus* проник в водоёмы Шотландии, где стал доминирующим видом [Maitland, East, 1989]. В последние десятилетия вид нату-

рализован в водоёмах Великобритании и Великих озёрах Северной Америки [Popova et al., 1998]. Экологическая пластичность, широкое распространение, высокая численность, относительно короткий жизненный цикл *G. cernuus* позволяют использовать сведения о его заражённости паразитами со сложным жизненным циклом для выявления изменений в экосистеме водоёма.

Цель настоящей работы – анализ полученных в р. Б. Черемшан в 2015, 2019–2021 гг. данных о заражённости *G. cernuus* чужеродными трематодами, ассоциированными с моллюском-вселенцем *L. naticoides*.

Материал и методика

Река Большой Черемшан протекает по территории Самарской, Ульяновской областей и Республики Татарстан, её длина 336 км, площадь водосборного бассейна 11 500 км², средний расход воды в устье – 36.1 м³/с [Большой..., 2006]. Участок реки от устья до г. Димитровграда протяжённостью более 60 км, с максимальной шириной 14–15 км носит название «Черемшанский плёс». К характерным особенностям его относится относительная мелководность, площадь мелководий составляет 50% [Назаренко и др., 2010]. Преобладают глубины 2–3 м, только в русловой части реки отмечается глубина свыше 5 м. Этим определяются особенности термических условий водоёма – более раннее прогревание и остывание воды, определяющее активность важнейших жизненных процессов гидро-

бионтов. Уровненный режим данного участка реки также имеет отличия, обусловленные ежегодной сработкой воды в Куйбышевском водохранилище в осенне-зимний период свыше 5 м [Назаренко и др., 2010]. В результате чего к концу зимы более половины площади Черемшанского плёса оказывается осушенной. Антропогенная нагрузка на реку обусловлена уровнем промышленного и сельскохозяйственного освоения водосборных территорий и многоцелевым использованием вод для нужд населения, спортивного и любительского рыболовства. По гидрохимическим показателям вода в низовьях р. Б. Черемшан (район г. Димитровград) характеризуется как очень загрязнённая – грязная, класс качества – от III до IV [Государственный..., 2023].

Исследования проводили на участке р. Б. Черемшан в окрестностях г. Димитровграда (рис. 1), относящемся к Черемшанскому плёсу Куйбышевского водохранилища (54.225259 с.ш., 49.698284 в.д.), в 2015, 2019–2021 гг.

Для определения влияния на заражённость рыб гидрологических и климатических факторов в 2019 г. производили промеры глубины и температуры воды в месте отлова рыб (прибрежная зона водоёма). Отловлено крючковой снастью 16 экз. *G. cernuus* в мае 2015 г., 16 экз. в мае – начале июня 2019 г., 15 экз. в мае – начале июня 2020 г., 16 экз. в мае – начале июня 2021 г. Всего исследовано 63 экз. преимущественно одноразмерных (7.3–9.9 см) рыб (табл. 1).

Паразитологическое вскрытие рыб, фиксацию, обработку материала производили



Рис. 1. Карта-схема района исследований: ◆ – место отбора проб.

Таблица 1. Параметры выборок *G. cernuus* в р. Б. Черемшан в годы исследований

Параметры выборок	2015 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.
Количество рыб в выборке, экз.	16	16	15	16
Длина рыб (промысловая), см	7.4–9.7	7.8–9.9	7.3–9.8	7.9–9.4

общепринятыми методами [Быховская-Павловская, 1985]. Проводили наружное обследование рыб с просмотром слизи, плавников, жаберных дуг, жаберных крышек под бинокляром. Исследовали компрессорным методом внутренние органы (сердце, мочевой и жёлчный пузыри, кишечник, печень, селезёнку, брыжейку, гонады, почки, глаза, головной и спинной мозг, мускулатуру), осматривали полость тела. Прижизненную окраску паразитов осуществляли слабым раствором $C_{15}H_{17}ClN_4$. Видовую идентификацию паразитов проводили при помощи бинокулярного микроскопа «Biolar», оснащённого микрофотонасадкой Levenhuk C-Series 5M pixels, по соответствующим справочникам [Определитель..., 1987; Судариков и др., 2002]. Для количественной характеристики заражённости рыб использовали общепринятые показатели: экстенсивность инвазии ЭИ (доля заражения хозяина паразитами одного вида от общего числа рыб в выборке, %), интенсивность инвазии ИИ (минимальное и максимальное количество паразитов одного вида в особях хозяина, экз.), индекс обилия ИО (средняя численность паразитов одного вида у всех исследованных особей, включая незаражённых, экз.). Математические расчёты и графическая обработка

(использовали точечную с гладкими кривыми и маркерами диаграмму с полиномиальной аппроксимирующей кривой) материала выполнены в компьютерных программах Microsoft Excel 2003. В программе Past3 был рассчитан индекс сходства видового состава фауны паразитов на основании индекса Сёренсена (при уровне значимости 50%).

Полученные результаты

Первые данные о составе фауны многоклеточных паразитов *G. cernuus* в р. Б. Черемшан получены в ходе ихтиопаразитологических исследований 2015 г. Обнаружено 7 таксонов паразитических организмов, чужеродные для бассейна Волги виды не зарегистрированы (табл. 2).

Трематоды-вселенцы *A. muehlingi* (рис. 2а) и *N. skrjabini* (рис. 2б) впервые отмечены у *G. cernuus* в данном водоёме в 2019 г. (см. табл. 2).

Метацеркарии *A. muehlingi* (см. рис. 2а) свёрнуты в двухслойных цистах эллипсоидной формы 0.20–0.30×0.14–0.20 мм, окружённых тонким слоем тёмного пигмента в виде маленьких чёрных точек. Тело метацеркарии имеет размеры 0.50–0.686×0.14–0.168 мм, сильно вытянуто, слегка расширено в первой

Таблица 2. Характеристики заражения *G. cernuus* трематодами *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в р. Б. Черемшан (2015, 2019–2021 гг.)

Год	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	Локализация паразита
<i>A. muehlingi</i>				
2015	0	0	0	–
2019	18.8	16–43	4.2	Жаберные лепестки*, жаберные крышки, кожа, подкожный эпителий, лучи плавников
2020	46.7	2–746	72.5	
2021	50.0	12–452	39.4	
<i>N. skrjabini</i>				
2015	0	0	0	Кишечник
2019	43.8	2–14	3.3	
2020	33.3	1–7	1.0	
2021	37.5	2–12	3.3	

* – Локализация на жаберных лепестках отмечена только в 2019 г.

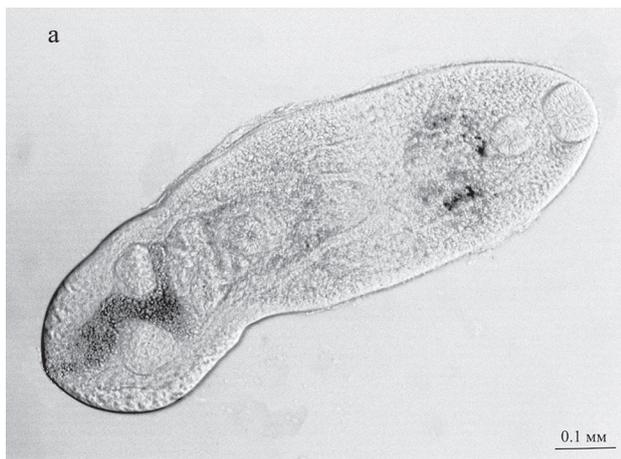


Рис. 2. Чужеродные трематоды, обнаруженные у *G. cernuus* в р. Б. Черемшан: а – метациркария *A. muehlingi*, б – марита *N. skrjabini*

половине. Кутикула большей части тела покрыта плотно сидящими мелкими шипиками. Зачатки семенников лежат диагонально по бокам слегка изогнутого экскреторного пузыря Y-образной формы.

Мариты *N. skrjabini* (см. рис. 2б) с округлым телом и гладкой кутикулой имеют размеры 1.375–2.925×0.275–0.825 мм. Кишечные стволы сливаются на заднем конце тела в кольцо. Семенники лежат друг за другом или несколько наискось между ветвями кишечника около заднего конца тела. Яйца крупные, немногочисленные, отмечены у большей части паразитов в исследованных выборках рыб.

Выявлены различия в развитии инвазионного процесса у *A. muehlingi* и *N. skrjabini*. Значения показателей заражения *G. cernuus* трематодой *A. muehlingi* в 2019 г. минимальны. В последующие два года отмечен быстрый рост экстенсивности инвазии до 50% (см. табл. 2). Для значений показателей интенсивности инвазии и индекса обилия *A. muehlingi* отмечено значительное увеличение в 2020 г. и некоторое уменьшение в 2021 г. (см. табл. 2). Значения показателей инвазии *G. cernuus* трематодой *N. skrjabini* максимальны в 2019 г., в следующие годы отмечено последовательно их незначительное снижение и увеличение (см. табл. 2).

Графический анализ межгодовой динамики показателя экстенсивности инвазии показал, что наибольшие расхождения значений экстенсивности инвазии рыб *A. muehlingi* и *N. skrjabini* отмечены в первый год обнаружения паразитов (рис. 3).

График динамики показателя экстенсивности инвазии рыб *A. muehlingi* с высокой степенью величины достоверности аппроксимации ($R^2 = 0.93$) демонстрирует тенденцию к стабильному увеличению заражённости рыб в 2019–2021 гг. (см. рис. 3). В течение периода наблюдений, охватывающего начальный этап формирования паразитарной подсистемы, процесс инвазии рыб *A. muehlingi* описывается полиномиальной кривой (см. рис. 3), для определения дальнейших тенденций его развития необходимы дополнительные исследования. График аппроксимации для *N. skrjabini* с низким значением коэффициента детерминации ($R^2 = 0.45$) неинформативен за счёт межгодовых колебаний показателя экстенсивности инвазии паразита, поэтому не демонстрируется на рисунке 3.

Устойчивый рост экстенсивности инвазии рыб *A. muehlingi* в течение периода исследований определил значимое положение трематоды в фауне многоклеточных паразитов *G. cernuus*. При малой изменчивости состава фауны паразитов (8–9 видов) статус трематоды за короткий промежуток времени (2019–2021 гг.) сменился от обычного вида до субдоминанта (табл. 3).

Причём уже в 2020 г. вид занял пограничное положение, близкое к субдоминанту. Для *N. skrjabini* статус обычного вида оставался неизменным в течение периода исследований (см. табл. 3).

Проанализированы гидрологические (уровенный режим) и климатические (температура воды) условия обитания гидробионтов

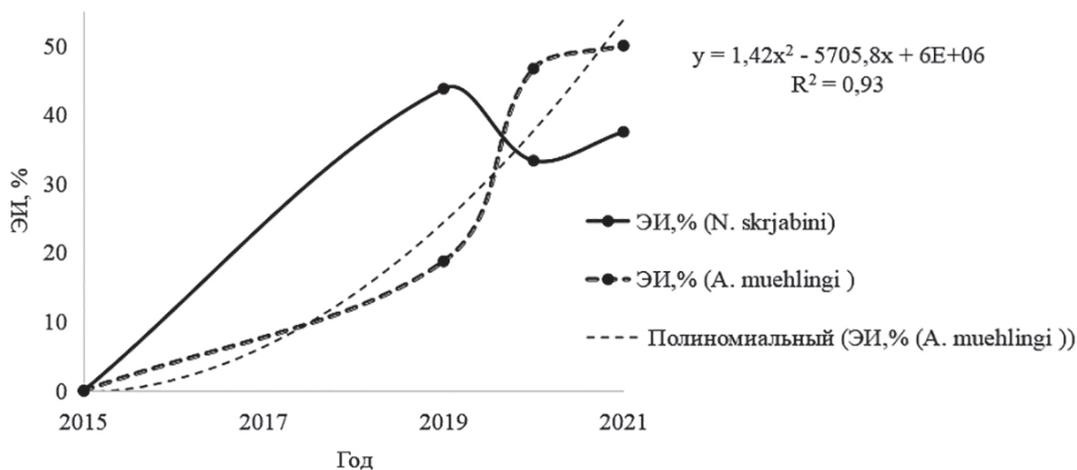


Рис. 3. Экстенсивность инвазии (%) *G. cernuus* чужеродными трематодами *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в разные годы.

Таблица 3. Статус трематод *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в фауне многоклеточных паразитов *G. cernuus* в р. Б. Черемшан (2019–2021 гг.)

Чужеродные виды	Статус вида		
	2019 г.	2020 г.	2021 г.
<i>A. muehlingi</i>	Обычный	Пограничный между обычным и субдоминантом	Субдоминант
<i>N. skrjabini</i>	Обычный	Обычный	Обычный
$N_{\text{Общее}}$	8	9	8

Примечание. Статус обычных присвоен видам с ЭИ от 10–50%, статус субдоминанта – с ЭИ >50%; $N_{\text{Общее}}$ – количество видов в фауне многоклеточных паразитов *G. cernuus*.

в мае 2019 г. Для анализа воздействия факторов внешней среды выбрана трематода *A. muehlingi*, на популяцию которой они оказывают непосредственное воздействие вследствие особенностей жизненного цикла паразита и способа проникновения в организм хозяина. Регистрировалось снижение уровня воды в прибрежной зоне исследованного участка р. Б. Черемшан, по нашим наблюдениям, до 1.4 м.

Нами определена статистическая зависимость ($r = 0.61$, $p \leq 0.05$) между температурой воды и ЭИ (%) рыб *A. muehlingi*. Также получена отрицательная статистическая зависимость между уровнем воды и ЭИ (%) ($r = -0.59$, $p \leq 0.05$), между уровнем воды и ИО (экз.) ($r = -0.56$, $p \leq 0.05$) рыб *A. muehlingi*, что указывает на увеличение заражённости *G. cernuus* при падении уровня воды в реке.

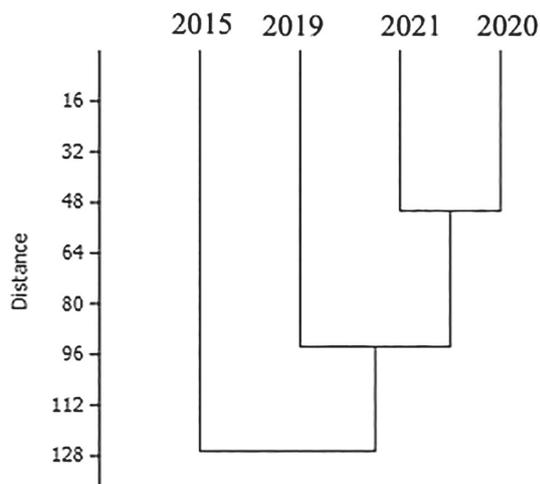


Рис. 4. Кластерный анализ сходства видового состава многоклеточных паразитов *G. cernuus* по индексу Сёренсена.

Рассчитан индекс сходства видового состава многоклеточных паразитов *G. cernuus* по индексу Сёренсена. На основании полученных данных проведён кластерный анализ, который показал, что наибольшее сходство отмечено между 2020 и 2021 гг. Минимальное сходство видового состава паразитов регистрируется между 2015 г. и периодом 2020–2021 гг. (рис. 4).

Обсуждение результатов

Успешность распространения инвазии *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в популяции *G. cernuus* в р. Б. Черемшан во многом определяется особенностями его экологии – способностью обитать в широком диапазоне

глубин и грунтов (предпочтительно в придонных биотопах), круглогодичной активностью, сезонной миграционной активностью, бентофагией, а также широким распространением и высокой численностью в водоёме. Пути инвазии *G. cernuus* чужеродными трематодами различаются в зависимости от способа их проникновения в организм хозяина. Церкарии *A. muehlingi* инвазируют рыб через покровы тела, *N. skrjabini* использует трофические связи хозяина. Облигатным первым промежуточным хозяином обоих видов паразитов служит чужеродный моллюск *L. naticoides*, проникший в бассейн Волги через Волго-Донской канал [Бисерова, 2005; Tyutin, Slynko, 2010].

Жизненный цикл *A. muehlingi* триксенный [Odening, 1970, 1973], в дельте Волги круг хозяев изучен в 1990-х гг. [Иванов, 1991]. Вторыми промежуточными хозяевами являются рыбы, окончательные хозяева – чайковые птицы (облигатно), другие птицы, млекопитающие, человек (факультативно) [Семёнова, Иванов, 1989; Судариков и др., 2002; Бисерова, 2005]. В настоящее время трематода расселилась от дельты до водохранилищ Верхней Волги [Иванов, 2003; Бисерова, 2005, 2010; Минеева, 2018; Рубанова, 2018; Zhokhov et al., 2019; Tyutin et al., 2023; Рубанова, Мухортова, 2024]. В водоёмах-реципиентах Волжского бассейна круг вторых дополнительных хозяев представлен 21 видом рыб [Zhokhov et al., 2019]. В Куйбышевском водохранилище паразит зарегистрирован в Усинском заливе у *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 [Rubanova, Mukhortova, 2021], в Свяжском заливе – у рыб сем. Cyprinidae и *P. fluviatilis* [Yakovlev et al., 2010].

Распространению инвазии *A. muehlingi* в районе исследований способствует высокое разнообразие вторых промежуточных и окончательных хозяев паразита. Состав ихтиоценоза среднего и нижнего течения р. Б. Черемшан включает 35 видов рыб, большая часть которых относится к сем. Cyprinidae и Percidae [Михеев, 2015], представители которых служат вторыми промежуточными хозяевами трематоды. В настоящее время на участке реки в районе г. Димитровграда *A. muehlingi* обнаружен у *P. fluviatilis* и *Sander*

luciperca (Linnaeus, 1758) [Рубанова, 2021; Рубанова, Мухортова, 2023]. Из облигатных окончательных хозяев наиболее широко распространены и многочисленны чайковые птицы, регистрируются другие рыбоядные птицы (серая цапля, чёрный коршун) [Михеев, 2007], являющиеся факультативными хозяевами паразита [Бисерова, 2005]. Также в районе исследований из возможных факультативных окончательных хозяев *A. muehlingi* [Скрябин, 1952; Бисерова, 2005], по нашим наблюдениям, отмечены представители сем. Corvidae, а также синантропные млекопитающие (*Felis catus* Linnaeus, 1758, *Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758). Существует потенциальная опасность заражения человека, поскольку данный участок реки активно используется для спортивного и любительского рыболовства.

Вторыми промежуточными хозяевами *N. skrjabini* являются пресноводные представители сем. Gammaridae (Amphipoda): в естественных условиях – *Pontogammarus crassus* (Sars, 1894) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) [Комарова, 1968], в эксперименте – *Gammarus (Rivulogammarus) balcanicus* Schaferna, 1922 [Стенько, 1976]. В настоящее время в Волге на разных участках реки состав хозяев этого ранга для *N. skrjabini* может различаться. Так, в водохранилищах Верхней Волги основными вторыми промежуточными хозяевами трематоды служат *Azellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) (Isopoda: Asellidae) и *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Stebbing, 1899) (Amphipoda: Micruropodidae) [Tyutin et al., 2013]. Байкальский бокоплав *G. fasciatus* интродуцирован во многие водоёмы России, с 1977 г. регистрируется в Куйбышевском водохранилище [Бородич, 1979]. В дельте Волги инвазия распространяется через *P. crassus* и *D. haemobaphes* [Бисерова, 2005]. В волжских водохранилищах *D. haemobaphes* широко расселился и освоил практически все типы биотопов [Курина, 2018]. В водохранилищах Средней и Нижней Волги входит в тройку видов бентоса с самым высоким репродуктивным потенциалом, отмечен рост его численности [Kurina, 2017]. В Куйбышевском водохранилище ареал понто-каспийских

представителей Amphipoda за последнее десятилетие продолжает расширяться в северном направлении [Курина и др., 2020]. Эта ситуация обусловлена значительным воздействием на водоёмы антропогенного фактора (эвтрофирование, загрязнение), приводящим к повышению уровня минерализации и снижению численности и биомассы аборигенной части сообщества макрозообентоса [Зинченко и др., 2007; Kurina, 2017]. Окончательными хозяевами паразита являются рыбы сем. Percidae, Cyprinidae, Gobiidae [Определитель..., 1987]. В настоящее время в бассейне Волги трематода регистрируется у рыб от дельты до верхневолжских водохранилищ и имеет широкий круг хозяев [Бурякина, 1995; Бисерова, 2005; Молодожникова, Жохов, 2007; Mineeva, 2016; Zhokhov et al., 2019; Rubanova, Mukhortova, 2020; Tyutin et al., 2022]. В Куйбышевском водохранилище *N. skrjabini* обнаружена у *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) [Калайда, Любарская, 2000], понто-каспийских бычков-вселенцев *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev, 1996) и *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) [Минеева, Семёнов, 2020, 2021].

Метацеркарии *A. muehlingi* являются возбудителем апофаллёза – инвазионного заболевания, способного привести к заражению и массовой гибели молоди рыб [Судариков и др., 2002; Бисерова, 2005]. Апофаллёз рыб в настоящее время распространён на всём протяжении Волги от дельты до верхневолжских водохранилищ [Бисерова, 2005; Tyutin, Slynko, 2010; Rubanova, Mukhortova, 2021]. Трематода относится к группе патогенных для человека и теплокровных животных, у человека паразитирует в тонком кишечнике, случаи заражения регистрируются редко [Гигиенические..., 2002; Бисерова, 2005; Противозаразные..., 2006; Технический..., 2016; Шухгалтер, Родюк, 2017]. Необходимо отметить, что у *G. cernuus* в р. Б. Черемшан из трематод р. *Aporhallas* обнаружен только *A. muehlingi* – паразит рыб преимущественно сем. Cyprinidae [Иванов, 2003; Бисерова, 2005]. Трематода *A. donicus*, обычно приуроченная к рыбам сем. Percidae [Иванов, 2003], в р. Б. Черемшан у *G. cernuus* не зарегистрирована. На исследованном участке реки *A.*

donicus отсутствует также у других рыб сем. Percidae [Рубанова, 2021; Рубанова, Мухортова, 2023]. К факторам, обуславливающим преимущество *A. muehlingi* перед *A. donicus* в эффективности освоения новых территорий, исследователи относят его более широкое распространение у рыбоядных птиц (основные окончательные хозяева), совершающих сезонные миграции [Yakovleva et al., 2016]. К предполагаемым причинам инвазии *G. cernuus* нетипичным для него *A. muehlingi* мы относим возможное сокращение запасов рыб сем. Cyprinidae, являющихся основными вторыми промежуточными хозяевами паразита. На это указывает снижение численности некоторых массовых видов карповых рыб в низовьях р. Б. Черемшан [Назаренко и др., 2010].

Известно, что паразиты рыб со сложным жизненным циклом могут служить биологическими «метками», показывающими распределение видов зоопланктона и бентоса на разных участках водоёма, и представляют интерес как подходящий тест для эффективной оценки его состояния, экологии хозяев [Halmetoja et al., 2000; Доровских, 2002; Аникиева и др., 2016]. Отличительной чертой многих видов партенит трематод является видовая специфичность к моллюскам (первые промежуточные хозяева), результатом которой становится почти полное совмещение их ареалов [Тютин, Медянцева, 2008]. Тесная сопряжённость с хозяином позволяет использовать данную группу паразитических организмов в качестве биологических «индикаторов», указывающих на наличие в экосистеме определённого вида моллюска и хозяев других категорий [Tyutin, Slynko, 2010]. Инвазия рыб метацеркариями *A. muehlingi* является прямым свидетельством присутствия *L. naticoides* [Бисерова, 2010] и показателем наличия устойчивого поселения моллюска в водоёме [Tyutin et al., 2023]. Доминирование *A. muehlingi* в фауне многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* послужило показателем достаточно высокой численности *L. naticoides* и степени инвазии моллюска трематодой [Rubanova, Mukhortova, 2021]. В р. Б. Черемшан в 2009–2018 гг., по имеющимся литературным источникам [Курина, 2015; Kurina,

2020], *L. naticoides* не обнаружен, но отмечено включение в сообщество бентоса чужеродных моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897). Следует отметить, что выявление *L. naticoides* в р. Б. Черемшан могло быть затруднено характерным для этого моллюска неравномерным распределением в акваториях водоёмов [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. В Черемшанском заливе, образованном устьевой частью р. Б. Черемшан и до г. Димитровграда находящемся в зоне подпора водами Куйбышевского водохранилища, в 2009–2015 гг. численность *L. naticoides* достигала 50 экз/м², биомасса – 0.05 г/м² [Kurina, 2020]. В Куйбышевском водохранилище этот вселенец впервые отмечен с середины 1990-х гг. [Yakovlev et al., 2010]. В настоящее время в водохранилище вид доминирует в сообществе вселенцев прибрежной зоны водоёма, составляя 73% биомассы [Kurina, Seleznev, 2019]. Обнаружение у *G. cernuus* в р. Б. Черемшан двух чужеродных видов трематод, ассоциированных с *L. naticoides*, свидетельствует о вселении моллюска из Черемшанского залива (Куйбышевское водохранилище) и его распространении, по нашим наблюдениям, до г. Димитровград. Известно более позднее обнаружение в водоёмах *A. muehlingi* по сравнению с *L. naticoides* [Белявская, Вьюшкова, 1971; Бисерова, 2010]. Соответственно, *L. naticoides* проник в р. Б. Черемшан несколько ранее, чем мы обнаружили у *G. cernuus* трематод, ассоциированных с этим моллюском. Куйбышевское водохранилище является частью межбассейнового инвазионного коридора распространения чужеродных видов, в том числе паразитов [Zhokhov et al., 2019]. Вектор распространения *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в р. Б. Черемшан – расселение с первым промежуточным хозяином (направление – из Куйбышевского водохранилища в притоки). Увеличение в целом показателей инвазии трематодой *A. muehlingi* такого массового вида рыб, как *G. cernuus*, высокая экстенсивность инвазии рыб *N. skrjabini* (см. табл. 2) свидетельствуют о быстрых темпах натурализации и росте численности *L. naticoides* в р. Б. Черемшан. Сопоставление данных об отсутствии в р. Б. Черемшан в 2009–2018 гг. *L. naticoides* [Ку-

рина, 2015; Kurina, 2020] и видов-вселенцев в фауне паразитов ерша в 2015 г. со временем регистрации *A. muehlingi* и *N. skrjabini* позволяет предположить, что паразитарные системы с участием чужеродных трематод и *G. cernuus* начали формироваться в 2019 г.

По нашему мнению, высокие показатели инвазии рыб *A. muehlingi* и максимальная заражённость *N. skrjabini* (см. табл. 2) уже на начальном этапе становления паразитарных систем в значительной степени обусловлены совокупным действием факторов внешней среды. Гидрологическая ситуация в р. Б. Черемшан взаимосвязана с уровенным режимом Куйбышевского водохранилища, характеризующимся значительным падением уровня воды весной 2019 г. Совокупное действие гидрометеорологических факторов (небольшое осеннее увлажнение почвы и незначительная глубина её промерзания в зимний период, условия снеготаяния) привело к значительной потере стока [Доклад..., 2020]. Следствием этого стал низкий уровень воды в водохранилище (ниже нормы на 2.5 м) и его притоке в весенний период. Значительное падение уровня воды в р. Б. Черемшан способствовало концентрации рыб в меньшем объёме водных масс. Необходимо учитывать, что типичным местообитанием *L. naticoides* является зона мелководий, где моллюск образует массовые скопления на прибрежных песчаных биотопах [Kurina, 2020]. Обмеление низовьев р. Б. Черемшан привело к увеличению площади мелководий весной 2019 г., что могло способствовать активному распространению *L. naticoides*. Гидрологическая ситуация в водоёме, без сомнения, привела к совмещению биотопов первого (*L. naticoides*) и второго (*G. cernuus*) промежуточных хозяев *A. muehlingi* и определила благоприятные условия инвазии рыб трематодой. На это указывает, в частности, множественная локализация метацеркарий *A. muehlingi* дополнительно на жаберных лепестках рыб, отмеченная только в 2019 г. при минимальном уровне воды (см. табл. 2). Отмечен статистически достоверный рост показателей экстенсивности инвазии и индекса обилия трематоды *A. muehlingi* при снижении уровня воды. Результаты исследования согласуются с данными

об увеличении заражённости молоди воблы *A. muehlingi* в маловодные годы в связи с высокой численностью и концентрацией расселяющихся личиночных форм паразита при малой площади залития нерестилищ в дельте Волги [Терпугова, 2020].

Не менее важным фактором, воздействующим на паразитов и хозяев, стали климатические условия весной 2019 г., когда было отмечено повышение средней температуры воды в р. Б. Черемшан на 2.3 °С [Доклад..., 2020]. Влияние температурного режима водоёма на успешность инвазии рыб *A. muehlingi* подтверждается полученной статистически достоверной зависимостью: экстенсивность инвазии увеличивается при быстром прогреве воды. Наши выводы согласуются с литературными данными о влиянии фактора повышения температуры воды на скорость развития заболеваний рыб, возбудителями которых являются метацеркарии р. *Apophallus* [Schaaf et al., 2018]. Результаты проведённого исследования (см. табл. 2, рис. 2) также служат косвенным подтверждением положительного совокупного влияния гидрологических и климатических условий 2019 г. на успешность реализации жизненного цикла *N. skrjabini* в р. Б. Черемшан. В то же время необходимо учитывать, что повышение температуры воды в водоёме является, по-видимому, лимитирующим фактором в отношении расселения и численности первого промежуточного хозяина трематод – *L. naticoides* [Филипенко, 1999; Mastitsky, Samoilenko, 2006; Kurina, 2020].

Характер динамики процесса инвазии *G. cernuus* чужеродными трематодами (см. табл. 2, рис. 3) отражает способ заражения хозяина и его роль в жизненном цикле паразитов. Процесс инвазии рыб *A. muehlingi* при прямом проникновении личиночных форм трематоды через покровы тела хозяина характеризуется стабильным увеличением экстенсивности инвазии от минимума в 2019 г. до максимума в конце периода исследований (см. табл. 2, рис. 3), вид приобрёл статус субдоминанта в фауне многоклеточных паразитов *G. cernuus* (см. табл. 3). Полученные данные указывают на биотопическую совместимость популяций *G. cernuus* и *L. naticoides*, рост численности моллюска. Особенности про-

цесса инвазии рыб *N. skrjabini* определяются не только численностью и степенью инвазии *L. naticoides*, но также составом и численностью отдельных компонентов донного ценоза – вторых промежуточных хозяев трематоды и трофическими связями *G. cernuus*. Межгодовые колебания показателей заражения рыб *N. skrjabini* от максимума в 2019 г. до минимума в 2020 г. (см. табл. 2), скачкообразная динамика показателя экстенсивности инвазии (см. рис. 3) могут свидетельствовать о некоторой неустойчивости паразитарной подсистемы «*G. cernuus* – *N. skrjabini*». Кластерный анализ сходства видового состава на основании индекса Сёренсена (см. рис. 4) показал, что наиболее значимые изменения в составе фауны многоклеточных паразитов *G. cernuus* обусловлены вселением в водоём чужеродных видов.

Заключение

Обнаружение в р. Б. Черемшан чужеродных трематод *A. muehlingi* и *N. skrjabini*, ассоциированных с моллюском *L. naticoides*, свидетельствует о проникновении этого вселенца в экосистему водоёма и распространении в его нижнем течении. Определено, что процесс формирования двух новых для данного притока Куйбышевского водохранилища паразитарных систем находится на начальном этапе. В круг хозяев *N. skrjabini* входят компоненты биоценоза реки, связанные с донными биотопами. Пути инвазии окончательного хозяина (*G. cernuus*) реализуются через его трофические связи, формирующаяся паразитарная система имеет признаки некоторой нестабильности. Жизненный цикл *A. muehlingi* реализуется в форме паразитарной системы, объединяющей различные компоненты водной и околородной наземной экосистем. Устойчивая тенденция роста инвазии *G. cernuus* метацеркариями *A. muehlingi* указывает на возможность быстрого формирования обширного очага апофаллёза в исследованном притоке Куйбышевского водохранилища. Изучение биотопических связей и приобретённого ареала трематоды *A. muehlingi* представляет особый интерес в связи с её санитарно-эпидемиологическим значением. Стабильный рост экстенсивности инвазии

рыб метацеркариями *A. muehlingi*, высокие значения экстенсивности инвазии *N. skrjabini* в течение всего периода наблюдений свидетельствуют о наличии благоприятных условий для распространения чужеродных видов (моллюски, бентические ракообразные, паразиты) в нижнем течении р. Б. Черемшан.

Полученные результаты показали значимую роль совокупного действия фактора глобального потепления и хозяйственной деятельности (зарегулирование стока, строительство межбассейновых каналов, изменение уровня режима водоёмов и др.), определяющих течение процессов биологических инвазий в р. Б. Черемшан. Использование чужеродных трематод в качестве биологических «меток» позволило выявить экологические связи паразитов и хозяев разного ранга, биоценотические изменения в экосистеме водоёма, связанные с проникновением чужеродных видов гидробионтов. В случае «сопряжённых инвазий» характеристики заражения рыб трематодами-инвайдерами позволяют определить вектор вселения в экосистему водоёма-реципиента хозяев и связанных с ними паразитов, скорость и направление распространения. Прогнозируется дальнейшее расселение чужеродных видов гидробионтов из Куйбышевского водохранилища в приток, наращивание их численности, включение в трофические цепи биоценоза реки и околородных наземных экосистем, расширение круга хозяев паразитов-вселенцев.

Благодарности

Автор выражает благодарность О.В. Мухортовой (ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН) за помощь в статистической обработке данных.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках темы государственного задания № 122032500063-0 «Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна» (регистрационный номер 1021060107212-5-1.6.20; 1.6.19) ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Румянцев Е.А. Экологический анализ гельминтов ряпушки и корюшки Онежского озера // Тр. Карельского научного центра РАН. 2016. № 4. С. 37–47. DOI: 10.17076/eco250.
- Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратовского отделения ГОСНИОРХ. 1971. Т. 10. С. 93–106.
- Бисерова Л.И. Трематоде *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги: Особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые: дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 168 с.
- Бисерова Л.И. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов. Искусственное воспроизводство ценных гидробионтов, акклиматизация и аквакультура // Тр. ВНИРО. 2010. Т. 148. С. 137–141.
- Большой Черемшан // Словарь современных географических названий / под ред. В.М. Котлякова. Екатеринбург: У-Фактория, 2006. 829 с.
- Бородич Н.Д. Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) (Amphipoda, Gammaridae) в Куйбышевском водохранилище // Зоологический журнал. 1979. Т. 58. № 6. С. 920–921.
- Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология): дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 384 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы. СанПиН 2.3.2.1078-01. М.: РИТ ЭКСПРЕСС, 2002. 216 с.
- Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Ульяновской области в 2022 году» / Правительство Ульяновской области Министерство природных ресурсов и экологии Ульяновской области. Ульяновск, 2023. 123 с. (http://www.mpr73.ru/press/berichte_Interviews/?ELEMENT_ID=7239). Проверено 18.01.2023.
- Догель В.А. Явление «сопряжённых видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления // Известия АН КазССР. 1949. Серия паразитологическая. Вып. 7. № 74. С. 3–15.
- Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды города Ульяновска в 2019 году». Ульяновск: Управление по охране окружающей среды администрации города Ульяновска, 2020. 134 с. (<http://ulmeria.ru/>)

- sites/default/files/subgov/files/2020/12/09/). Проверено 25.01.2023.
- Доровских Г.Н. Методика мониторинга гидробиоценозов по структуре и видовому богатству сообществ паразитов рыб // Экологический мониторинг: учебно-методическое пособие. Сыктывкар: Сыктывкарский ун-т, 2002. С. 50–105.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского научного центра РАН. 2007. Т. 10. № 2. С. 547–558.
- Иванов В.М. Трематоды *Aporhynchus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – возбудители гельминтозов рыб в дельте Волги и Северном Каспии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 22 с.
- Иванов В.М. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и Северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патогенное значение): дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 323 с.
- Калайда М.Л., Любарская О.Д. К вопросу о зараженности паразитами синца Куйбышевского водохранилища // Проблемы охраны здоровья рыб в аквакультуре: Тезисы докладов научно-практической конференции (г. Москва, 21–22 ноября 2000 г.). М., 2000. С. 69–70.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 431 с.
- Комарова Т.И. Метацеркарии дигенетических трематод бентических членистоногих водоёмов дельты Дуная // Вестник зоологии. 1968. № 6. С. 7–14.
- Курина Е.М. Особенности распространения чужеродных видов макрозообентоса в притоках волжских водохранилищ // Экологический сборник 5: Тр. молодых учёных Поволжья. Международная научная конференция (г. Тольятти, 11–12 марта 2015 г.) / под ред. С.А. Сенатора, О.В. Мухортовой, С.В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2015. С. 209–215.
- Курина Е.М. Моллюски понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках // Вода: химия и экология. 2017. № 8 (110). С. 56–63.
- Курина Е.М. Сравнительная оценка размерных характеристик чужеродных видов макрозообентоса Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского научного центра РАН. 2018. Т. 20. № 2 (82). С. 73–84.
- Курина Е.М., Зинченко Т.Д., Попченко Т.В. Многолетняя динамика структурных характеристик макрозообентоса Куйбышевского водохранилища // В сб.: Теоретические проблемы экологии и эволюции. Качество воды и водные биоресурсы (VII Любимцевские чтения). Материалы международных научных чтений (г. Тольятти, 6–9 апреля 2020 г.) / под ред. Г.С. Розенберга, С.В. Саксонова. Тольятти: Анна, 2020. С. 102–104.
- Михеев В.А. Видовой состав и распределение позвоночных в пойме среднего течения реки Большой Черемшан // Вестник Мордовского университета. 2007. Т. 17. № 4. С. 52–54.
- Михеев В.А. Ихтиофауна реки Б. Черемшан (в его среднем и нижнем течении) в пределах Ульяновской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 4–5. С. 942–946.
- Минеева О.В. Видовой состав метацеркарий трематод у обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* L., 1758 в Саратовском водохранилище // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-6. Материалы международной конференции, приуроченной к 35-летию Института экологии Волжского бассейна РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции (г. Тольятти, 15–19 октября 2018 г.) / отв. ред. Г.С. Розенберг, С.В. Саксонов. Тольятти: Анна, 2018. С. 214–216. DOI: 10.24411/9999-002A-2018-10091.
- Минеева О.В., Семёнов Д.Ю. Паразитофауна бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Perciformes, Gobiidae) Куйбышевского водохранилища (Средняя Волга) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. № 4. С. 96–108.
- Минеева О.В., Семёнов Д.Ю. Первые сведения о паразитах *Neogobius iljini* (Perciformes, Gobiidae) Средней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14. № 3. С. 32–44. DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-3-32-44.
- Молодужникова Н.М., Жохов А.Е. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. III. Аспидогастры (*Aspidogastrea*) и трематоды (*Trematoda*) // Паразитология. 2007. Т. 41. № 1. С. 28–54.
- Назаренко В.А., Родненко О.П., Харьковский А.А. Экология Черемшанского плёса Куйбышевского водохранилища // В сб.: Природа Симбирского Поволжья. Сб. научных трудов XII Межрегиональной научно-практической конференции. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения, 2010. С. 182–185.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3: Паразитические многоклеточные (Ч. 2). (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 149) / под ред. О.А. Скарлато. Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции? // Экологическая генетика. 2011. Т. 9. № 3. С. 33–46.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Противоэпидемические мероприятия: в 2 т. Т. 1: Санитарные правила и методические документы / под ред. Г.Г. Онищенко, Б.Л. Черкасский. М.: ИНТЕРСЭН, 2006. 1216 с.
- Рубанова М.В. Ревизия фауны трематод окуня *Perca fluviatilis* L. 1758 Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. № 2 (82). С. 55–60.

- Рубанова М.В. Гельминтофауна *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) в р. Большой Черемшан (Куйбышевское водохранилище) // Экологический сборник 8: Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна. Тр. Всероссийской (с международным участием) научной конференции / отв. ред. Г.С. Розенберг. Тольятти: Анна, 2021. С. 121–124. DOI: 10.24412/cl-35013-2021-10157.
- Рубанова М.В., Мухортова О.В. Инвазия речного окуня *Perca fluviatilis* (Perciformes, Actinopterygii) чужеродной трематодой *Aporhalls muehlingi* (Heterophyidae, Trematoda) в реке Большой Черемшан // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Тр. IX Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (г. Пермь, 25–28 мая 2023 г.) / под ред. А.Б. Китаева, О.В. Ларченко, В.Г. Калинина. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2023. С. 223–227.
- Рубанова М.В., Мухортова О.В. Трематоиды рода *Aporhalls* (Trematoda: Heterophyidae) в фауне многоклеточных паразитов *Perca fluviatilis* (Perciformes, Actinopterygii) в дельте Волги // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2024. № 1. С. 14–22.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Семёнов Д.Ю. Биоэкологическая характеристика обыкновенного ерша (*Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758)) Куйбышевского водохранилища // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2010. № 3-1. С. 117–125.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.М. Чайковые птицы как распространители апофаллэза рыб в дельте Волги и Северном Каспии // В кн.: Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы. Тезисы докладов научной конференции (Москва, 4–6 апреля 1989 г.). Т. 2. М.: ВАСХНИЛ, 1989. С. 95–96.
- Скрябин К.И. Трематоиды надсемейства Heterophyoidea Faust, 1929 // Трематоиды животных и человека. Основы трематодологии. М.: Из-во АН СССР, 1952. Т. 6. С. 153–615.
- Стенько Р.П. Жизненный цикл трематоды *Crowcrocaecum skrjabini* (Ivanitzky, 1928) (Allocreadiata, Opcoelidae) // Паразитология. 1976. Т. 10. Вып. 1. С. 9–16.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломачкин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метациркулярии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. М.: Наука, 2002. 298 с.
- Терпугова Н.Ю. Влияние объёма волжского стока на заражённость ранней молоди воблы некоторыми паразитическими организмами // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. Материалы VIII научно-практической конференции молодых учёных с международным участием (г. Москва, 5–6 ноября 2020 г.). М.: Изд-во ВНИРО, 2020. С. 134–137.
- Технический регламент Евразийского экономического союза ТР ЕАЭС 040/2016 «О безопасности рыбы и рыбной продукции» (<https://docs.cntd.ru/document/420394425?ysclid=luu416ehww735596192>). Проверено 24.12.2023.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала трематоды *Aporhalls muehlingi* (Jagerskiold, 1898) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2 (прилож.). С. 41–46.
- Тютин А.В., Пряничникова Е.Г., Морозова Д.А. Особенности сообществ трематод у понто-азовского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) в Угличском и Рыбинском водохранилищах (бассейн Верхней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16. № 4. С. 104–117. DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-104-117.
- Филипенко С.И. Современное состояние донной фауны Кучурганского водохранилища в условиях изменения режима работы Молдавской ГРЭС // Conservarea biodiversitatii bazinului Nistrului. Materialele Conferintei Internationale (Chisinau, 7–9 octombrie 1999). Chisinau: Societatea Ecologica; «БИОТИСА», 1999. С. 240–243.
- Шухгалтер О.А., Родюк Г.Н. Результаты исследования заражённости метацеркариями трематод мускулатуры рыб Куршского залива (юго-восточная часть Балтийского моря) в 1999–2016 гг. // Тр. АтлантНИРО. 2017. Новая серия. Т. 1. № 4. Калининград: АтлантНИРО. С. 70–86.
- Halmetoja A., Valtonen E.T., Koskenniemi E. Perch (*Perca fluviatilis* L.) parasites reflect ecosystem conditions: a comparison of a natural lake and two acidic reservoirs in Finland // International Journal for Parasitology. 2000. Vol. 30 (14). P. 1437–1444. DOI: 10.1016/S0020-7519(00)00115-6.
- Ivanov V.M. Genesis of epizootics involving introduced species of helminths, mammals and mollusks // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39. No. 2. P. 136–139. DOI: 10.1007/S11184-008-2010-8.
- Kurina E.M. Alien species of amphipods (Amphipoda, Gammaridea) in the bottom communities of the Kuybyshev and Saratov reservoirs: Features of distribution and life cycle strategies // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8. No. 3. P. 251–260. DOI: 10.1134/S2075111717030080.
- Kurina E.M., Seleznev D.G. Analysis of the patterns of organization of species complexes of Ponto-Caspian and Ponto-Azovian macrozoobenthos in the Middle and Lower Volga reservoirs // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 50. No. 1. P. 65–74. DOI: 10.1134/S1067413619010053.
- Kurina E.M. Specific features of distribution of alien species of macrozoobenthos in the bays of reservoirs (by example of water bodies of the Middle and Lower Volga basins) // Russian Journal of Biological Invasions. 2020. Vol. 11. No. 2. P. 118–125. DOI: 10.1134/S2075111720020058.
- Maitland P.S., East K. An increase in humberg of riffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in Soottich loch from 1982 to 1987 // Agucult and Fish Maneg. 1989. Vol. 20. No. 2. P. 227–228.
- Mastitsky S.E., Samoilenko V.M. The gravel snail, *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae), a new ponto-caspian species in lake Lukomskoe (Belarus) // Aquatic invasions. 2006. Vol. 1. No. 3. P. 161–170.

- Mineeva O.V. Infestation of fish with the alien parasite *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Opocelidae) in the Saratov reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 3. C. 268–274. DOI: 10.1134/S2075111716030073.
- Molloy D.P., Karataev A.Y., Burlakova E.V., et al. Natural enemies of Zebra mussels: Predators, Parasites and Ecological Competitors // Reviews in Fisheries Science and Aquaculture. 1997. Vol. 5. No. 1. P. 27–97.
- Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1970. Vol. 33. P. 194–210. DOI: 10.1007/BF00259490.
- Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Apophallus donicus* in Berlin im Vergleich zu *A. muehlingi* // Biologisches Zentralblatt. 1973. Vol. 92. P. 455–494.
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V. Expansion of the range of the black sea snail *Lithoglyphus naticoides* (c. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the Upper Volga basin // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11. No. 2. P. 234–235. DOI: 10.1134/S1995082918020165.
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhgareva N.N. Appearance and distribution of new alien macrozoobenthos species in the Upper Volga reservoirs // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 1. C. 30–38. DOI: 10.1134/S2075111719010119.
- Popova O.A., Reshetnikov Y.S., Kiyashko V.I., Dgebuadze Y.Y., Mikheev V.N. Ruffe from the former USSR: variability within the largest part of its natural range // Journal of Great Lakes Research. 1998. Vol. 24. No. 2. P. 263–284.
- Rubanova M.V., Mukhortova O.V. Transmission pathways of the helminths of the digestive system of the european perch *Perca fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes) in the fish communities of the water bodies of the national park «Samarskaya Luka» (Russia) // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 4th Conference on Actual problems of specially protected natural areas. Togliatti, 2020. C. 012021. DOI: 10.1088/1755-1315/607/1/012021.
- Rubanova M.V., Mukhortova O.V. Ecological aspects of the formation of the helminth fauna of *Perca fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes) of the Usinsky Bay (Kuibyshev reservoir, Russia) // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 818. Bristol, 2021. P. 12042. DOI: 10.1088/1755-1315/818/1/012042.
- Schaaf C.J., Kelson S.J., Nusslé S.C., Carlson S.M. Black spot infection in juvenile steelhead trout increases with stream temperature in northern California // Environmental Biology of Fishes. 2018. Vol. 100. No. 6. P. 733–744. DOI: 10.1007/S10641-017-0599-9.
- Simberloff D., Von Holle B., 1999. Positive interactions of nonindigenous species: Invasional Melt-down? // Biological Invasions. Vol. 1. P. 21–32. DOI: 10.1023/A:1010086329619.
- Stanevičiūtė G., Petkevičiūtė R., Kisielienė V. Digenean parasites in prosobranch snail *Lithoglyphus naticoides* population with the morphological description of *Echinostomus* sp. cercaria // Ekologija. 2008. Vol. 54. No. 4. P. 251–255. DOI: 10.2478/v10055-008-0037-6.
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Bazarov M.I., Tyutin V.A. Distribution patterns of metacercariae of the trematoda *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) in fingerlings in an invasive population of *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from the Gorky reservoir (Upper Volga basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2023. Vol. 14. No. 1. C. 66–78. DOI: 10.1134/S2075111723010137.
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Morozova D.A., Tyutin V.A. The dynamics of trematode occurrence in two permanent settlements of the ponto-azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) at the northeastern border of its range // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 4. P. 537–543. DOI: 10.1134/S2075111722040130.
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species specific trematoda in the Upper Volga basin. Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091.
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 54–59. DOI: 10.1134/S2075111713010098.
- Vilà M., Hulme P.E. Impact of biological invasions on ecosystem services. Heidelberg: Springer. 2017. 176 p. DOI: 10.1007/978-3-319-45121-3.
- Yakovlev V.A., Akhmetzyanova N.S., Yakovleva A.V. Distributional patterns and size-weight parameters of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper reach of the Kuibyshev reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 4. P. 313–322. DOI: 10.1134/S2075111710040090.
- Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. The first finding of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), Lühe, 1909 (Trematoda, Heterophyidae) in Karelia // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 200–204. DOI: 10.1134/S2075111716020144.
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. Alien parasite species of the fish in the Volga river basin: a review of data on the species number and distribution // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 2. P. 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140.

INVASION OF *GYMNOCEPHALUS CERNUUS* (LINNAEUS, 1758) BY ALIEN TREMATODES *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JAGERSKIOLD, 1899) AND *NICOLLA SKRJABINI* (IWANITZKY, 1928) IN THE CONFLUENT OF THE KUIBYSHEV RESERVOIR

© 2024 Rubanova M.V.

Samara Federal Research Scientific Center of the RAS, Institute of Ecology of Volga River Basin of the RAS, Togliatti, 445003, Russia

e-mail: rubanova-ievb@mail.ru

For the first time information about the alien trematodes *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899) and *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), found in *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) in the river Bolshoy Cheremshan (Kuibyshev reservoir) is presented. The timing of their penetration into the reservoir and the vector of invasion have been determined. In the studied section of the river, the formation of parasitic systems with the participation of alien parasites and *G. cernuus* is at the initial stage. Invasion of fish by trematodes associated with *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) indicates the introduction of this mollusk into the river B. Cheremshan. Differences in fish infection parameters from year to year were noted. A stable increase in the parasite invasion of *G. cernuus* by *A. muehlingi* metacercariae and high values of this indicator for *N. skrjabini* during three years confirm the rapid rate of naturalization and number growth of *L. naticoides* in the reservoir. The possibility of rapid formation of an extensive hotbed of apophallosis in the lower reaches of the river is noted. The significant role of climatic and hydrobiological conditions in the realization of the life cycles of alien trematodes is shown. Currently, the combined influence of economic activities and environmental factors has facilitated the creation of favorable conditions for the penetration of alien species of aquatic organisms from the Kuibyshev reservoir into the river B. Cheremshan. Further distribution of invader species in the reservoir ecosystem, inclusion in the trophic chains of river and near-water terrestrial ecosystems, and expansion of the host range of alien parasites are predicted.

Key words: biological invasions, *Apophallus muehlingi*, *Nicolla skrjabini*, *Lithoglyphus naticoides*, *Gymnocephalus cernuus*, Kuibyshev reservoir.