

Динамика фауны кишечных гельминтов *Perca fluviatilis*  
(Actinopterygii: Perciformes) в условиях  
многолетней сукцессии экосистемы

© 2021. М. В. Рубанова, к. б. н., н. с., О. В. Мухортова, к. б. н., с. н. с.,  
Самарский федеральный исследовательский центр РАН,  
Институт экологии Волжского бассейна РАН,  
445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10,  
e-mail: muhortova-o@mail.ru

Современные методы исследований экосистем водохранилищ основаны на интегрированных данных о структуре сообществ и популяций гидробионтов. Эффективным способом изучения изменений структуры и характера функционирования водных экосистем является анализ совокупностей паразитов рыб. В работе представлены результаты исследований динамики фауны кишечных гельминтов *Perca fluviatilis* и его взаимосвязей с некоторыми кормовыми объектами (зоопланктон, чужеродные виды рыб) в Саратовском водохранилище. Показана возможность практического применения гельминтов хищных рыб, занимающих верхний уровень трофических цепей, в качестве «биологических маркеров», позволяющих определить степень участия видов-инвайдеров в трофических цепях и сукцессионных изменениях биоценоза. На основе комплексного анализа паразитологических и гидробиологических данных определены тенденции и специфика 30-летнего периода сукцессии экосистемы Саратовского водохранилища, связанной с распространением чужеродных видов. Этот процесс включает поэтапное вселение, натурализацию, нарастание численности видов-инвайдеров, активизацию их участия в трофических цепях гидробионтов, изменение экологии рыб и паразитов. Прогнозируется нарастание численности отдельных чужеродных видов и связанные с ним изменения в экологии видов-хозяев, структурно-функциональные перестройки популяций, сообществ (рыбы, зообентос, зоопланктон, паразиты).

**Ключевые слова:** паразиты окуня, планктонные ракообразные, трансформация водных экосистем, водохранилище, биологические маркеры, чужеродные виды.

Dynamics of intestinal helminth  
fauna *Perca fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes)  
in conditions of long-term ecosystem succession

© 2021. M. V. Rubanova ORCID: 0000-0001-9932-6227  
O. V. Mukhortova ORCID: 0000-0002-4134-223X  
Samara Federal Research Scientific Center RAS,  
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS,  
10, Komzina St., Togliatti, Russia, 445003,  
e-mail: muhortova-o@mail.ru

Modern methods of research on reservoir ecosystems are based on integrated data on the structure of communities and populations of hydrobionts. An effective way of studying changes in the structure and functioning of aquatic ecosystems is to analyze the collections of fish parasites. The work presents the results of studies of the dynamics of the fauna of intestinal helminths *Perca fluviatilis* and its relationships with some fodder objects (zooplankton, alien fish species) in the Saratov reservoir. The possibility of practical use of helminths of predatory fish occupying the upper level of trophic chains as “biological markers” is shown, which allow determining the degree of participation of invader species in trophic chains and successional changes in biocenosis. Based on a comprehensive analysis of parasitological and hydrobiological data, the trends and specifics of the 30-year period of succession of the Saratov reservoir ecosystem associated with the spread of alien species were determined. This process includes phased introduction, naturalization, an increase in the number of invader species, the activation of their participation in the trophic chains of hydrobionts, and a change in the ecology of fish and parasites. An increase in the number of individual alien species and related changes in the ecology of host species, structural and functional restructuring of populations and communities (fish, zooplankton, zoobenthos, parasites) are predicted.

**Keywords:** parasites on perch, crustacean, water ecosystem transformation, reservoir, biological markers, alien species.

Экологические сукцессии являются естественным процессом, протекающим под действием комплекса природных постоянно и периодически действующих факторов [1]. Экосистемы волжских водохранилищ, кроме природных факторов, испытывают мощное антропогенное воздействие, изменяющее условия обитания организмов [2] и приводящее к антропогенным сукцессиям. В последние три десятилетия экосистема Саратовского водохранилища формировалась в условиях вселения чужеродных видов гидробионтов в сообщества фито- и зоопланктона, макрозообентоса, рыб и паразитов [3]. На фоне увеличения числа чужеродных видов-хозяев количество новых видов паразитов в бассейне Волги с начала 2000-х гг. выросло в три раза [4]. Успех вселения чужеродных видов во многом зависит от степени антропогенного нарушения экосистемы [5]. Инвазионные виды включаются в трофические связи компонентов биоценоза, изменяют среду обитания организмов и экосистему в целом [6, 7]. Инвазии вселенцев относят к ключевым факторам трансформации экосистем [8]. Изменения паразитофауны рыб происходят в процессе экологической сукцессии водоёма и зависят, в том числе, от степени антропогенного воздействия [9]. Гельминты рыб представляют интерес в качестве теста для оценки экологии хозяев и состояния водоёмов, степени и характера структурно-функциональных изменений в водных экосистемах [10–12].

Речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 – распространённый палеарктический вид, обычный для Саратовского водохранилища [13]. Для водных объектов Австралии [14] и некоторых других территорий он является видом-интродуцентом. Особенности его биологии и экологии изучены для водоёмов Европы, Европейской части России [15–17]. *P. fluviatilis* способен к освоению различных биотопов и смене типов питания на разных этапах онтогенеза: молодёжь является зоопланктофагом, подрастая – переходит к эврифагии, взрослый окунь хищничает, способен к каннибализму [18]. Широкое распространение и биологические особенности позволяют использовать вид в качестве тест-объекта для оценки состояния водоёмов [19, 20]. Фауна паразитов *P. fluviatilis* исследована в разнотипных водоёмах России и Европы [21–23]. На видовой состав гельминтов *P. fluviatilis* оказывает влияние богатство ихтиофауны водоёма [24].

Цель работы – обобщить результаты исследований динамики фауны кишечных гель-

минтов *P. fluviatilis* и его взаимосвязей с некоторыми кормовыми объектами (зоопланктон, чужеродные рыбы) в условиях многолетней сукцессии экосистемы водохранилища.

### Тенденции и этапы сукцессионных изменений экосистемы Саратовского водохранилища, связанных с чужеродными видами

Исследования фауны кишечных гельминтов, взаимосвязей *P. fluviatilis* и его паразитов с организмами зоопланктона на среднем участке водохранилища с учётом литературных данных [25], архивных (ИЭВБ РАН) и оригинальных данных [26] охватывают почти 30-летний период времени (1990–2016 гг.). Отмечены значительные изменения в заражённости *P. fluviatilis* паразитами. Из первоначального (1990–1992 гг.) состава к 2016 г. сохранилось 7 видов. В период 1990–1996 гг. отмечена двукратная смена вида-доминанта: *Camallanus truncatus* (Rudolphi), *Bunodera luciopercae* (Muller), *Camallanus lacustris* (Zoega). Нематода *C. lacustris* с 1996 г. сохраняет доминирующее положение. Также дважды кардинально изменился качественный и количественный состав гельминтов, произошли структурные перестройки в условно выделенных 4 группах паразитов – основные, сопутствующие, редкие, единичные. Из 5 основных видов 4 сохранили этот статус в течение периода исследований. Исключение составил первоначальный доминант – нематода *C. truncatus*, которая с 2013 г. отнесена к сопутствующим видам. Формирование фауны кишечных гельминтов *P. fluviatilis* во времени проходило в 3 этапа, характеризующихся разными составами паразитов. На первом этапе (1990–1992 гг.) фауна гельминтов менее разнообразна и представлена 9 видами, в том числе 5 основными. Не обнаружена зарегистрированная А.В. Бурякиной [25] нематода *Cucullanellus minutus* (Rudolphi) [27]. Второй этап включает 1996–2009 гг., когда у *P. fluviatilis* зарегистрировано 14 таксонов (12 идентифицированы до вида). За 20-летний период видовое разнообразие фауны кишечных гельминтов *P. fluviatilis* увеличилось примерно в 1,5 раза за счёт включения новых сопутствующих, редких и единичных видов, аборигенных для Саратовского водохранилища. На третьем этапе (с 2012 г.) у *P. fluviatilis* формируется современный состав паразитов, включающий 13 таксонов (12 идентифицированы до вида). Изменения состава гельминтов обусловлены

заменой или выпадением (частичным или полным) видов во всех 4 группах, включая основные. Состав паразитов окуня пополнился двумя чужеродными видами: *Nicolla skrjabini* Iwanitzky и *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti. Сукцессия экосистемы – последовательность сообществ, сменяющих друг друга на данном участке водоёма. Паразитологические данные показывают, что изменения состава и взаимосвязей элементов (рыбы, зоопланктон, макрозообентос, паразиты) биоценоза Саратовского водохранилища происходили поэтапно.

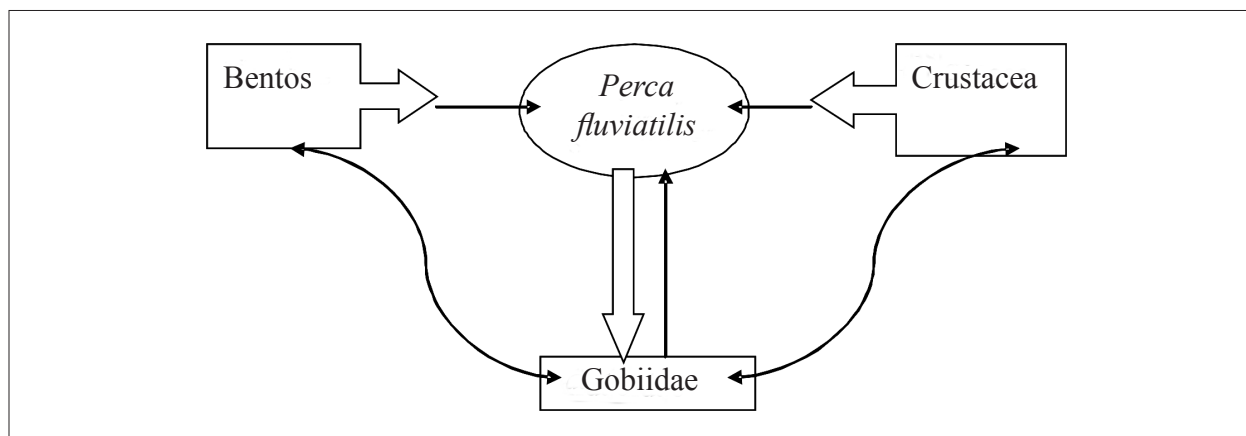
К основным факторам, определяющим состав фауны гельминтов рыб, относятся в числе прочих спектр их питания и состояние кормовой базы водоёма [28]. Циркуляция гельминтов в экосистеме во многом обусловлена изменениями в пищевых цепях гидробионтов [29, 30]. Важным ресурсом *P. fluviatilis* на разных этапах онтогенеза является зоопланктон [26]. Группа планктонных ракообразных – промежуточных хозяев гельминтов *P. fluviatilis*, представлена широко распространёнными, типичными для данного участка водохранилища видами. Их численность достаточно высока, стабильна в межгодовом аспекте, что находит отражение в динамике заражения окуня паразитами. Обнаружены положительные корреляционные связи между экстенсивностью инвазии *P. fluviatilis* паразитами и развитием видов зоопланктона – промежуточных хозяев гельминтов [26]. Это с высокой вероятностью свидетельствует о включении данных планктонных ракообразных в спектр питания окуня и их значимой роли в жизненных циклах паразитов. Межгодовая динамика взаимосвязей «*P. fluviatilis* – зоопланктон – гельминты» согласуется с этапами формирования состава паразитов на данном участке водохранилища. В начале 1990-х гг. с планктонными ракообразными были ассоциированы жизненные циклы 78% видов кишечных гельминтов *P. fluviatilis* [25]. К 1996–2009 гг. доля видов, связанных с зоопланктоном, снизилась до 50%, на современном этапе (с 2012 г.) она составляет 67% [26].

В последние два десятилетия к факторам, определяющим разнообразие фауны кишечных гельминтов *P. fluviatilis*, добавился новый – расселение в водохранилище чужеродных видов [3]. В настоящее время ихтиофауна Саратовского водохранилища представлена 56 видами, из которых 20 – являются чужеродными для водоёма. Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas) обнаружен здесь с конца

1960-х – начала 1970-х гг. [31], бычок-головач *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev) и бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* (Pallas) зарегистрированы в водохранилище с 1982 г. [32]. По нашим наблюдениям с конца 1990-х *P. fluviatilis* годов чаще включает в рацион питания бычков понто-каспийского комплекса, что нашло отражение в заражённости его кишечными гельминтами. Примером воздействия чужеродных видов на фауну гельминтов *P. fluviatilis* является исчезновение из её состава после 2013 г. цестоды *Triaenophorus nodulosus* (Pallas). Причиной послужило активное включение в спектр питания щуки (облигатный окончательный хозяин) в качестве дополнительного хозяина бычков-вселенцев – *N. iljini*, *N. melanostomus*, *P. marmoratus*, заражённых чужеродной цестодой *Triaenophorus crassus* Forel, 1868 [33]. Это привело к замене *T. nodulosus* на *T. crassus* у щуки *Esox lucius* L. и, вследствие этого, к исчезновению паразита у *P. fluviatilis*. Численность планктонных ракообразных – промежуточных хозяев *T. nodulosus* в водохранилище по нашим данным высока. Несмотря на это произошёл разрыв жизненного цикла *T. nodulosus* на уровне окончательного и дополнительного хозяев (щука и окунь), вследствие изменения их трофических связей. В результате на данном участке водоёма произошла замена одного очага триенофороза, образованного *T. nodulosus*, на другой – с участием чужеродной нематоды *T. crassus*.

По литературным сведениям [34], ещё в 1980-х гг. характерной особенностью ихтиоценоза Саратовского водохранилища в трофическом аспекте являлся тот факт, что основной поток вещества и энергии осуществлялся по схеме «бентос – бентофаги – хищные рыбы». Значительно меньший поток проходил через связи «зоопланктон – планктофаги – хищные рыбы». С начала 2000-х гг. в водохранилище складываются более благоприятные условия для развития донных сообществ [35]. В настоящее время увеличение в фауне гельминтов *P. fluviatilis* числа видов, ассоциированных с бентосом и донными рыбами-бентофагами, является свидетельством биотопической близости окуня с придонными местообитаниями. Паразитологические данные указывают на установление в последнее десятилетие более тесных экологических связей окуня с компонентами сообщества макрозообентоса, в том числе с его чужеродной составляющей (рис. 1).

Это определяет поведенческую стратегию *P. fluviatilis* и характеризует его в последнее



**Рис.** Пути инвазии *Perca fluviatilis* кишечными гельминтами:  
 → – показано проникновение гельминтов, ⇕ – изменения типа питания *Perca fluviatilis*  
**Fig.** Routes of invasion of *Perca fluviatilis* by intestinal helminths:  
 → – penetration of helminths is shown, ⇕ – *Perca fluviatilis* nutrition type change

10-летие в большей степени как обитателя придонных биотопов, хотя вид не является типичным бентофагом. В отношении сообщества зоопланктона наблюдается противоположная тенденция некоторого ослабления взаимодействий с отдельными его компонентами – промежуточными хозяевами гельминтов. Это подтверждается снижением доли видов кишечных гельминтов *P. fluviatilis*, развитие которых ассоциировано с зоопланктоном, примерно в 1,5 раза в 1996–2009 гг. по сравнению с началом 1990-х гг. Именно следствием изменения экологии *P. fluviatilis* стала двукратная смена вида-доминанта, которая является косвенным подтверждением структурных преобразований в биотической составляющей экосистемы водохранилища. Доминирование *C. lacustris* в течение последних 20 лет обусловлено двумя факторами: 1) массовостью и доступностью промежуточных хозяев паразита – планктонных ракообразных; 2) укреплением трофических и биотопических связей *P. fluviatilis* с чужеродными бычками понто-каспийского комплекса. При наличии и широком распространении в водохранилище одних и тех же видов планктонных ракообразных – промежуточных хозяев *C. lacustris* (стабильно доминирующий вид) и *C. truncatus* (первоначальный доминант), динамика заражения окуня паразитами развивается в противофазе, в том числе вследствие включения чужеродных рыб в жизненные циклы этих нематод.

### Прогноз изменений в экосистеме Саратовского водохранилища

Зарегулирование Волги нарушило привычный ход реки, коренным образом изме-

нило её свойства, многократно увеличило нагрузку на водные ресурсы [36–38]. По прошествии более, чем 10 лет после образования водохранилищ состав паразитов рыб в них постепенно стабилизировался, сформировались достаточно устойчивые паразитарные системы [39]. По наблюдениям автора работы [34] в конце 1980-х гг. бычки-вселенцы уже являлись звеном трофических цепей рыб, но это не нашло значимого отражения в заражённости окуня. Паразитологические данные свидетельствуют о том, что с начала 2000-х гг. экспансия видов-вселенцев приняла широкомасштабный характер. Скорость сукцессионных процессов в экосистеме, обусловленных увеличением численности отдельных видов-интродуцентов, нарастает. Состав фауны кишечных гельминтов *P. fluviatilis* даёт пролонгированный ответ на изменение условий обитания в водоёме. На 1-м этапе сукцессионных изменений она реагировала на происходящие в экосистеме водохранилища процессы с некоторым запозданием, на 2-м – переходном этапе – отразила трансформацию трофических связей гидробионтов как результат включения в них видов-вселенцев, на 3-м этапе – состав гельминтов и показатели заражения *P. fluviatilis* свидетельствуют о нарастании скорости процессов, связанных с инвазиями в экосистеме водоёма.

Прогнозируется активизация участия видов-вселенцев (организмы бентоса, рыбы, паразиты) в трофических цепях биоценоза водоёма, расширение круга их потребителей/хозяев, дальнейшие структурные изменения ихтио-, паразитоценоза, сообществ зоопланктона, макрозообентоса. Наблюдается тенденция

распространения опасных или чужеродных [39] паразитов рыб в биоценозе Саратовского водохранилища, а также паразитов, заканчивающих жизненный цикл в млекопитающих, представляющих потенциальную опасность для человека. Гельминты хищных рыб, занимающих верхний уровень трофических цепей, могут эффективно использоваться в качестве «биологических маркеров», позволяющих определить степень участия видов-инвайдеров (беспозвоночные, паразиты, рыбы), а также паразитов, патогенных для рыб и человека, в трофических цепях биоценоза.

### Заключение

Саратовское водохранилище является уникальным по своим характеристикам водоёмом, условия обитания гидробионтов в котором отличаются от любой речной и озёрной экосистемы. После его заполнения (1968 г.) состав биоценоза, в том числе паразитов, претерпел значительные изменения. Ещё в конце 1980-х гг. в водоёме создались условия, более благоприятные для обитания мелких промысловых рыб, в основном бычков понто-каспийского комплекса, являющихся преимущественно бентофагами. Эти виды в условиях данного водоёма эффективно используют кормовые ресурсы и лучше обеспечены пищей. Неприхотливость к условиям нагула обуславливает высокий темп роста, что ведёт к быстрому наращиванию численности. К началу 2000-х гг. рыбы сем. *Gobiidae*, благодаря высокому адаптационному потенциалу и экологической пластичности, агрессивной жизненной стратегии закончили период натурализации. В настоящее время они заняли значимые позиции в трофических цепях биоценоза водохранилища и продолжают наращивать численность. Северный вселенец – ротан *Perccottus glenii* Dybowski быстро освоил пойменные озёра, небольшие малопроточные реки, относящиеся к водостоку Саратовского водохранилища. Этот эврифаг также включился в трофические цепи биоценоза водоёмов-реципиентов и стал каналом заноса чужеродной фауны паразитов. Ещё один вид-интродуцент – черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann), также закончил период натурализации и занял важное место в трофических цепях как типичный зоопланктофаг и кормовой объект некоторых хищных рыб. В начале 1990-х гг. *C. cultriventris* стала промысловым видом в водохранилище.

В последнее десятилетие особенно заметно действие двух факторов, в значительной степени определяющих структуру биоценоза водоёма:

– исторически сложившийся, постоянно действующий (*const*) – развитие нативных видов планктонных ракообразных – промежуточных хозяев паразитов. Количество видов-вселенцев в сообществах зоопланктона водохранилища растёт, но их местообитание – пелагиаль – не всегда доступно для большей части рыб-зоопланктофагов;

– переменный (*variable*) – вселение, натурализация, включение в трофические цепи рыб и нарастание численности чужеродных видов гидробионтов (рыбы, беспозвоночные, паразиты).

Виды-вселенцы – бычки сем. *Gobiidae*, обладающие наибольшим инвазионным потенциалом, ротан, тюлька, моллюски включились в жизненные циклы 6 (7) видов кишечных гельминтов окуня. Чужеродная цестода *B. acheilognathi* использует в жизненном цикле типичные виды зоопланктона. Стратегия вселения чужеродных видов гидробионтов в экосистему Саратовского водохранилища соответствует закономерностям, определённым В.А. Догелем: происходит обеднение фауны паразитов рыб, занос чужеродных паразитов, использование аборигенных видов хозяев в жизненных циклах паразитов-вселенцев. Отмечены изменения в жизненных циклах типичных паразитов *P. fluviatilis* за счёт включения в них чужеродных видов гидробионтов. В фауне кишечных гельминтов окуня регистрируются обратимые (основной – сопутствующий вид) и необратимые (сопутствующий – редкий вид) внутривидовые перестройки. Влияние экологии рыб на формирование фауны их кишечных гельминтов – естественный процесс, отображающий взаимосвязи организма со средой обитания. Динамика состава кишечных гельминтов окуня является косвенным свидетельством успешного окончания периода натурализации отдельных чужеродных видов гидробионтов – в настоящее время структурообразующих элементов ихтио- и паразитоценозов, сообществ макрозообентоса. Комплексное исследование с использованием паразитологических и гидробиологических данных позволило выявить наличие поэтапно протекающей структурно-функциональной трансформации экосистемы водохранилища, обусловленной перестройкой трофических связей рыб в связи с вселением чужеродных видов гидробионтов.

*Авторы выражают благодарность д. б. н. А. К. Минееву (ИЭВБ РАН, Тольятти) за определение таксономической принадлежности бычковых рыб в пищеварительном тракте окуней, д. б. н., профессору И. А. Евланову (ИЭВБ РАН, Тольятти) за консультативную помощь в определении видовой принадлежности цестод р. *Bothriosephalus*.*

### References

1. Odum Yu. Ecology. Moskva: Mir, 1986. V. 1. 328 p. (in Russian).
2. Rosenberg G.S. Volga Basin: on the road to sustainable development. Tolyatti: IEVB RAN, Kassandra, 2009. 477 p. (in Russian).
3. Evlanov I.A., Kirilenko E.V., Mineev A.K., Mineeva O.V., Mukhortova O.V., Popov A.I., Rubanov M.V., She-monayev E.V. Influence of alien species of hydrobionts on structural and functional organization of the ecosystem of Saratov reservoir // *Izvestiya SamNTs RAN*. 2013. V. 15. No. 3 (7). P. 2277–2286 (in Russian).
4. 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. V. 10. No. 2. P. 136–152. doi: 10.1134/S2075111719020140
5. Dgebuadze Yu. Yu. Reservoir ecosystems as a model object for environmental research for risk assessments of natural and man-made challenges. Volga basin in the XXI century: structure and functioning of ecosystems of reservoirs // *Collection of materials of reports of participants of the All-Russian Conference. Institute of Biology of Inland Waters named after I.D. Papanin RAS, Borok. Izhevsk*, 2012. P. 6–7 (in Russian).
6. Vilà M., Hulme P.E. Impact of biological invasions on ecosystem services. Heidelberg: Springer, 2017. 176 p. doi: 10.1007/9783319451213
7. 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*. 2018. V. 10. No. 1. P. 30–38. doi: 10.1134/S2075111719010119
8. Biological infusions into aquatic and terrestrial ecosystems / Eds. A.F. Alimov, N.G. Bogutskaya. Moskva, Sankt-Peterburg: *Tovarishchestvo nauch. izd. KMK*, 2004. 436 p. (in Russian).
9. Reshetnikov Yu.S., Popova O.A., Sterligova O.P., Titova V.F., Bushman L.G., Ieshko E.P., Makarova N.P., Malakhova R.P., Pomazovskaya I.V., Smirnov B.A. Change in the structure of the fish population of the eutrophic reservoir. Moskva: Nauka, 1982. 248 p. (in Russian).
10. Halmetoja A., Valtonen E.T., Koskeniemi 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. V. 30. No. 14. P. 1437–1444. doi: 10.1016/S0020-7519(00)00115-6
11. Dorovsky G.N., Stepanov V.G. Ecological parasitology. Syktyvkar: Izdatelstvo Syktyvkarskogo gosudarstvennogo universiteta, 2011. 200 p. (in Russian).
12. Valtonen E.T., Holmes J.C., Aronen J., Rautalahti I. Parasite communities as indicators of recovery from pollution: parasites of roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in central Finland // *Parasitology*. 2003. V. 126. P. 43–52.
13. Evlanov I.A., Kozlovsky S.V., Antonov P.I. Inventory of fish of the Samara region. Tolyatti: IEVB RAN, 1998. 222 p. (in Russian).
14. Arthington A., McKenzie F. Review of impacts of displaced // *Introduced fauna associated with inland waters*. Canberra: Environment Australia, 1997. 69 p.
15. Atlas of freshwater fish of Russia / Ed. Y.S. Reshetnikov. Moskva: Nauka, 2002. 253 p. (in Russian).
16. Couture P., Pyle G. Biology of perch. Boca Raton: CRC Press, 2015. 317 p.
17. Semenov D.Yu. Ecology of perch (*Perca fluviatilis* L.) in the central part of the Kuibyshev reservoir: Abstract of thesis ... cand. biol. sciences. Ulyanovsk, 2004. 21 p. (in Russian).
18. Zavyalov E.V., Ruchin A.B., Khlekhtin G.V., Shashulovskiy V.A., Sonin K.A., Tabakishin V.G., Malinin Yu.A., Yermolin V.P., Yakushev N.N., Mosolzhovskiy E.U. Fish of the north of the Lower Volga Region: in 3 kn. Prince. 1. Composition of ichthyofauna, methods of study. Saratov: *Izd-vo Sarat. un-ta*, 2007. 208 p. (in Russian).
19. Ivanov A.I. The use of living organisms of various taxonomic groups for bioindication of the state of the environment // *Theoretical and Applied Ecology*. 2007. No. 2. P. 73–78 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2007-2-073-78
20. Gileva T.A., Kostitsyna N.V. The characteristic of peripheral blood and content of heavy metals in tissues and organs of a perch *Perca fluviatilis* (L.) inhabiting water bodies of the Kama basin // *Theoretical and Applied Ecology*. 2014. No. 2. P. 46–51 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2014-2-046-051
21. Rusinek O.T. Parasites of lake Baikal fish (fauna, communities, zoogeography, history of formation). Moskva: *Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK*, 2007. 571 p. (in Russian).
22. Behrmann-Godel J. Parasite identification, succession and infection pathways in perch fry (*Perca fluviatilis*): new insights through a combined morphological and genetic approach // *Parasitology*. 2013. V. 140. V. 4. P. 509–520. doi: 10.1017/S0031182012001989
23. Bielat I., Legierko M., Sobiecka E. Species richness and diversity of the parasites of two predatory fish species – perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) and zander (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758) from the Pomeranian Bay // *Annals of Parasitology*. 2015. V. 61. No. 2. P. 85–92.

24. Protasova E.N., Sokolov S.G., Kazakov B.E., Rubanovich A.V. Contamination of perch in lakes of Karelia with digestive tract parasites: monitoring results 1998–2000 Proceedings of the Center for Parasitology // Transactions of Center for Parasitology. V. XLVI: Biodiversity and Ecology of Parasites / Ed. S.A. Beer. Moskva: Nauka, 2010. P. 212–221 (in Russian).
25. Buryakina A.V. Parasitofown fish of the Saratov reservoir (fauna, ecology): Dis. ... edging. biol. sciences. Sankt-Peterburg: GOSNIORKh, 1995. 384 p. (in Russian).
26. Rubanova M.V., Mukhortova O.V., Poddubnaya N.J. Dynamics of helminth fauna of the digestive tract of *Perca fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes) and its relationship with the zooplankton in the Samara Luka national park // Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka. 2020. No. 5 (1). P. 64–86 (in Russian). doi: 10.24189/ncr.2020.009
27. Determinant of parasites of freshwater fish of the fauna of the USSR. V. 3. Parasitic multicellular. (The second part). Determiners by fauna of the USSR. V. 149 / Ed. O.A. Scarlato. Leningrad: Nauka, 1987. 583 p. (in Russian).
28. Dogel V.A. General parasitology. Edinburgh & London: Oliver & Boyd Ltd., 1964. 516 p.
29. Lafferty K.D. Biodiversity loss decreases parasite diversity: theory and patterns // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2012. V. 367. P. 2814–2827. doi: 10.1098/rstb.2012.0110
30. Galaktionov K.V. Patterns and processes influencing helminth parasites of Arctic coastal communities during climate change // Journal of Helminthology. 2017. V. 91. No. 4. P. 387–408. doi: 10.1017/S0022149X17000232
31. Gavlena F.K. Ihtiofaun of the Sock River and its tributaries // Volga–1. Problems of studying and rational use of biological resources of water bodies: Materials of the first conf. On the study of water bodies of the Volga basin. Kuybyshev: Kuybysh. kn. izd-vo, 1971. P. 224–261 (in Russian).
32. Kozlovskaya S.I. Gobiidae in Saratov Reservoir // Voprosy ikhtiologii. 1997. V. 37. No. 3. P. 420 (in Russian).
33. Mineeva O.V., Mineev A.K. The invasive cestode *Triaenophorus crassus* Forel, 1868 (Cestoda, Pseudophyllidea) in fish of the Saratov Reservoir // Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki. 2019. V. 161. No. 2. P. 325–338 (in Russian). doi: 10.26907/2542-064X.2019.2.325-338
34. Yermolin V.P. Trophic connections of fish of Saratov reservoir and measures to increase its fish productivity // Factors of formation of fish productivity of reservoirs and ways of its increase. Leningrad, 1986. V. 242. P. 50–58 (in Russian).
35. Kurina E.M., Zinchenko T.V., Popchenko T.V. Long-term dynamics of the benthos of the Saratov reservoir with emphasis on the role of alien species // Topical Problems of Ecology and Environmental Protection. Tolyatti: VUiT, 2016. P. 81–86 (in Russian).
36. Rubanova M.V. Gelminths *Perca Persa fluviatilis* L., 1758 – agents of ichthyoparasitosis in the Saratov reservoir // Ecological problems of basins of large rivers – 6: Proceedings of the International Conference to the 35th anniversary of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences and the 65th anniversary of the Kuibevsky Bioinstation / Eds. G.S. Rosenberg, S.V. Saksonov. Tolyatti: Anna, 2018. P. 260–261 (in Russian).
37. Avakian A.B. Volga in the past, present and future. Moskva: Ekspress-ZM, 1998. 32 p. (in Russian).
38. Saliev R.N., Latypova V.Z., Saliev I.R. Ecological recovery and preservation of the unique water system of the Volga River: legislative issues // Theoretical and Applied Ecology. 2019. No. 3. P. 142–148 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-3-142-148
39. Izyumova N.A. Parasitofauna fish reservoirs of the USSR and ways of its formation. Leningrad: Nauka, 1977. 283 p. (in Russian).
40. Rubanova M.V. Possibilities of using the characteristic of parasitofauna rotan *Perccottus glenii* (Osteichthyes, Odontobutidae) for bioindication of the state of recipient water bodies // Voda: khimiya i ekologiya. 2013. No. 3 (57). P. 64–69 (in Russian).