УДК 619:597.2/.5:639.2.09

doi: 10.31016/1998-8435-2021-15-3-23-31

Оригинальная статья

Паразиты крови некоторых видов рыб Нижнего Иртыша

Елизавета Львовна Либерман

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, Тобольск, Россия
626152, Тобольск, ул. им. акад. Юрия Осипова, 15, e-mail: eilat-tymen@mail.ru

Поступила в редакцию: 09.03.2021; принята в печать: 28.06.2021

Аннотация

Цель исследований: изучение зараженности рыб четырех видов кровепаразитами в реках бассейна Нижнего Иртыша.

Материалы и методы. Работу выполняли в реках бассейна Нижнего Иртыша в 2017–2020 гг. Всего обследовано 390 рыб различного пола и возраста, в том числе 47 экз. плотвы (*Rutilus rutilus lacustris*, (Pallas)), 41 язя (*Leuciscus idus*, (Linnaeus, 1758)), 47 щуки (*Esox lucius*, (Linnaeus, 1758)) и 255 сибирской стерляди (*Acipenser ruthenus marsiglii* (Brandt, 1833)). Кровь отбирали из хвостовой артерии, исследовали под микроскопом свежую каплю крови и готовили тонкий мазок, высушивали его на воздухе, затем фиксировали в смеси 70%-ного этилового спирта и диэтилового эфира (1 : 1) в течение 30 мин. Зафиксированные мазки высушивали на воздухе при комнатной температуре, окрашивали азур-эозином в разведении 1 : 10 в течение 40 мин. Определяли видовую принадлежность найденных паразитов. Рассчитывали экстенсивность инвазии со стандартной ошибкой среднего.

Результаты и обсуждение. Установлено паразитирование в крови рыб представителей классов Coccidea и Kinetoplastea. У сибирской стерляди зафиксированы *Trypanoplasma acipenseris* и *Haemogregarina acipenseris*. Щука инвазирована *T. schulmani* и *H. esoci*. В крови язя и плотвы отмечена *T. schulmani*. Основным переносчиком жгутиконосцев и споровиков, паразитирующих в крови рыб, в бассейне Нижнего Иртыша является *Piscicola geometra*. Плотва и сибирская стерлядь заражаются паразитическими жгутиконосцами, начиная с возраста 1+. Все обследованные рыбы инвазированы в возрастных группах 2+ – 4+. Гемогregarины паразитируют у щуки в возрасте 4+ и 5+, у сибирской стерляди – в группах 1+ – 4+ и 6+ – 7+.

Ключевые слова: зараженность, возрастная динамика, язь, плотва, сибирская стерлядь, щука, Нижний Иртыш

Прозрачность финансовой деятельности: в представленных материалах или методах автор не имеет финансовой заинтересованности.

Конфликт интересов отсутствует

Для цитирования: Либерман Е. Л. Паразиты крови некоторых видов рыб Нижнего Иртыша // Российский паразитологический журнал. 2021. Т. 15. № 3. С. 23–31.

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2021-15-3-23-31>

© Либерман Е. Л., 2021

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 License.
The content is available under Creative Commons Attribution 4.0 License.

Original article

Haematophagous parasites of some fish species in the Lower Irtysh

Elizaveta L. Liberman

Tobolsk Complex Scientific Station of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Tobolsk, Russia
15, Yu. Osipova st., Tobolsk, 626152, e-mail: eilat-tymen@mail.ru

Received on: 09.03.2021; accepted for printing on: 28.06.2021

Abstract

The purpose of the research is study of four fish species infected with haematophagous parasites in the rivers of the Lower Irtysh basin.

Materials and methods. The work was performed in the rivers of the Lower Irtysh basin in 2017–2020. A total of 390 fish of different sex and age were examined including 47 roach (*Rutilus rutilus lacustris*, (Pallas)), 41 ide (*Leuciscus idus*, (Linnaeus, 1758)), 47 pike (*Esox lucius*, (Linnaeus, 1758)) and 255 Siberian sterlet (*Acipenser ruthenus marsiglii* (Brandt, 1833)). We took blood from the tail artery, and examined its fresh drop under a microscope, and prepared a thin smear, then dried it in the air and fixed in a mixture of 70% ethyl alcohol and diethyl ether (1 : 1) for 30 minutes. The fixed smears were dried in the air at room temperature and stained with azure and eosin at a dilution of 1 : 10 for 40 minutes. We identified species of the found parasites and calculated the prevalence of infection with standard error of the mean.

Results and discussion. We found representatives of the Coccidea and Kinetoplastea classes parasitizing in fish blood. *Trypanoplasma acipenseris* and *Haemogregarina acipenseris* were recorded in the Siberian sterlet. The pike was infected with *T. schulmani* and *H. esoci*. *T. schulmani* was found in the blood of the ide and roach. *Piscicola geometra* is the main host of flagellates and sporozoans that parasitize in fish blood in the basin of the Lower Irtysh. The roach and the Siberian sterlet become infected with parasitic flagellates from the age of 1+. All examined fish were infected in age groups 2+ – 4+. *Haemogregarina* parasitize in the pike aged 4+ and 5+, and in the Siberian sterlet aged 1+ – 4+ and 6+ – 7+.

Keywords: infection, age dynamics, ide, roach, Siberian sterlet, pike, Lower Irtysh

Financial Disclosure: the author has no financial interest in submitted materials or methods.

There is no conflict of interests

For citation: Liberman E. L. Haematophagous parasites of some fish species in the Lower Irtysh. *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2021; 15 (3): 23–31. (In Russ.).

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2021-15-3-23-31>

© Liberman E. L., 2021

Введение

Возбудители кровепаразитозов рыб остаются малоизученной группой паразитических простейших. К ним относятся представители классов Coccidea и Kinetoplastea. Споровики рода *Haemogregarina* (Danilewsky, 1885) паразитируют в эритроцитах рыб, жгутиконосцы родов *Trypanoplasma* (Laveran et Mesnil, 1901) и *Trypanosoma* (Gruby, 1841) – в плазме крови. Жизненный цикл данных кровепаразитов проходит как в рыбе, так и в основном переносчике – пиявке [8].

Описаны случаи негативного влияния этих паразитов на организм рыб. Так, McAllister M. et al. (2019) отмечают, что *Trypanosoma carassii* у золотых рыбок вызывает подавление экспрессии генов-регуляторов эритропоэза вместе с повышенной экспрессией провоспалительных генов [29]. В свою очередь, в результате жизнедеятельности кровепаразитов происходит нарушение картины крови у рыб, при этом меняется процентный состав эритроидных клеток и содержание пролиферирующих клеток, вакуолизация, усадка и изменение формы эритроцитов, что приводит к

потере целостности цитоскелета [15, 16, 28]. Отмечено, что при высокой интенсивности заражения хозяина *T. acerinae* вызывает злокачественную анемию [4].

Сведения о распространении возбудителей кровепаразитозов среди рыб Нижнего Иртыша ограничены. В связи с этим, проведение исследований в данной области остается актуальным.

Целью наших исследований стало изучение зараженности рыб четырех видов кровепаразитами в реках бассейна Нижнего Иртыша.

Материалы и методы

Работу выполняли в реках бассейна Нижнего Иртыша в 2017–2020 гг. (табл. 1). Контрольный лов рыбы осуществляли плавными разноячейными сетями с ячейей 24–38 мм. Всего обследовано 390 рыб четырех видов различного пола и возраста (табл. 2). Рыбу для исследования доставляли в живом виде в живорыбных емкостях. Обработку ихтиологического материала проводили методом биологического анализа [12].

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика объектов исследования
[Characteristics of research objects]

Вид рыбы [Type of fish]	Число, n [number]	Координаты вылова [Catch coordinates]		Примечание [Note]
		северная широта [northern latitude]	восточная долгота [eastern longitude]	
Щука [Pike]	47	58.250	68.635	Река Тобол, село Карачино, Тобольский район [Tobol river, Karachino village, Tobolsk region]
Плотва [Roach]	47			
Язь [Ide]	41	58.259042	68.2357	Р. Иртыш, г. Тобольск [Irtysh river, Tobolsk town]
Стерлядь [Sterlet]	255	58.250	68.635	Р. Тобол, с. Карачино, Тобольский район [Tobol river, Karachino village, Tobolsk region]
		58.4354	68.4154	Р. Иртыш, п. Горнослинкино, Уватский район [Irtysh river, Gornoslinkino village, Uvat district]
		58.147375	68.381971	Р. Иртыш, п. Сумкино, Тобольский район [Irtysh river, Sumkino village, Tobolsk region]
		60.706305	69.670206	Р. Конда, Ханты-Мансийский район, Ханты-Мансийский АО [Konda River, Khanty-Mansi District, Khanty-Mansi Autonomous Okrug]

Таблица 2 [Table 2]

Число обследованных рыб в различных возрастных категориях
[The number of examined fish in different age categories]

Вид рыбы [Type of fish]	Возраст [Age]								
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
Плотва [Roach]	4	9	6	12	14	3	1	-	1
Язь [Ide]	-	2	7	7	13	7	5	1	-
Стерлядь [Sterlet]	4	102	59	44	30	4	8	3	-
Щука [Pike]	-	-	4	11	17	6	5	2	2

Кровь отбирали из хвостовой вены, исследовали под микроскопом свежую каплю крови и готовили тонкий мазок, высушивали его на воздухе, затем фиксировали в смеси 70%-ного этилового спирта и диэтилового эфира (1 : 1) в течение 30 мин. Зафиксированные мазки высушивали на воздухе при комнатной температуре, окрашивали азур-эозином в разведении 1 : 10 в течение 40 мин. Видовую при-

надлежность обнаруженных в мазках крови паразитов устанавливали с помощью определителя [11]. За положительный результат принимали обнаруженных в свежей капле крови паразитов, а также и обнаруженных только в окрашенном мазке жгутиконосцев. Рассчитывали экстенсивность инвазии (процент особей хозяев, у которых обнаружен данный вид паразита, ЭИ) со стандартной ошибкой сред-

него. Данные проанализированы в программе Статистика 10.0 (StatSoft Inc., США) методом описательной статистики. Результаты приведены в таблицах как $x \pm SE$ ($x \pm$ стандартная ошибка среднего).

Результаты исследований

У исследованных рыб в крови обнаружены четыре вида паразитических простейших, относящихся к двум классам: Coccidea и Kinetoplastea. У сибирской стерляди установлено паразитирование двух видов: *Trypanoplasma acipenseris* (Joff, Lewaschow, Boschenko, 1926) с экстенсивностью инвазии 12,6% и *Haemogregarina acipenseris* (Nawrotzky, 1914) с ЭИ – 16,5% (табл. 3). Трипаноплазмы в количестве от 1 до 4-х экз. (100 п.з.) обнаружены в плазме крови стерляди. Гемогрегарины – внутриэритроцитарные паразиты; зрелые гамонты встречались по 1–2 как в эритроцитах, так и в плазме.

В эритроцитах щуки зафиксировано наличие узкоспецифичного паразита *H. esoci* (Nawrotzky, 1914) с ЭИ 8,5% (табл. 3). Отмечали только по одному паразиту в эритроците. Широко специфичный паразит *Trypanosoma schulmani* (Khaibulaev, 1971) паразитирует у щуки в 25,5% случаев; в мазке насчитывали от 1 до 11 экз. в 100 п.з. (табл. 3). Язь инвазирован данной трипаносомой с ЭИ 34,1% (от 1 до 16 экз. в 100 п.з.). Плотва заражена с ЭИ 49,0% (от 1 до 47 экз. в 100 п.з.) (табл. 3).

У плотвы отмечается увеличение экстенсивности инвазии *T. schulmani* с 1+ до 4+ (22,2%, 50,0; 50,0; 64,3% соответственно). В группе 5+ ЭИ составила 33,3%, в возрасте 8+ одна плотва инвазирована трипаносомой, в 6+ рыба свободна от паразита.

У стерляди наблюдается снижение уровня заражения *T. acipenseris* с увеличением возраста. Так, в группе 1+ экстенсивность составила 24,5%, в 2+ – 20,3, в возрасте 3+ – 11,4, в 4+ – 10,0%. Рыбы в группах 5+ и 6+ свободны от паразита, а в возрасте 7+ 33,3% рыб инвазированы трипаноплазмой.

T. schulmani зарегистрирована у язя в возрасте от 1+ до 5+, рыбы 6+ и 7+ не инвазированы данным паразитом. Самая высокая интенсивность отмечается у рыб в возрасте 1+ – 2+ (50,0 и 57,1% соответственно). В группах 3+ – 5+ экстенсивность инвазии держится примерно на одном уровне: в возрасте 3+ и 5+ – 28,6, в 4+ – 38,5%.

Щука в возрасте 7+ и 8+ не инвазирована *T. schulmani*, при этом отмечены высокие показатели инвазии в группе 2+ – 75,0%, 5+ – 50,0 и 3+ – 45,5%. Однако, в возрасте 4+ ЭИ составила лишь 5,9, в 6+ – 20,0% от числа обследованных рыб.

Гемогрегарины установлены у щуки в возрасте 4+ с ЭИ 5,9% и в 5+ – 33,3%; в других возрастах данный паразит не зафиксирован (рис. 2). Стерлядь свободна от гемогрегаринов

в группах 0+ и 5+. В возрасте 7+ ЭИ составила 66,7, в 6+ – 37,5%. Самая низкая инвазированность отмечена в группе 3+ – 6,8%. У рыб 4+ ЭИ составила 16,7%, в возрасте 1+ – 22,6 и 2+ – 28,8% (рис. 2).

Обсуждение

В нижнем течении Иртыша у массовых видов рыб установлено инвазирование кровепаразитами, относящимися к типу жгутиконосцев и споровиков. Основными переносчиками этих паразитов являются

пиявки; в них проходит половина жизненного цикла паразитов, поэтому они служат причиной возникновения эпизоотий среди рыб [8]. Некоторые исследователи считают пиявок не простыми переносчиками, а одними из основных хозяев наравне с рыбами, так как процесс размножения кровепаразитов в пиявках про-

Таблица 3 [Table 3]

Экстенсивность инвазии кровепаразитами рыб Нижнего Иртыша

[Infection of fish in the Lower Irtysh with blood parasites]

Вид паразита [Specie of parasite]	Зараженность, % [Infection rate, %]			
	стерляди [sterlet]	щуки [pike]	язя [ide]	плотвы [roach]
<i>Trypanoplasma acipenseris</i>	12,6±2,1	-	-	-
<i>Haemogregarina acipenseris</i>	16,5±2,3	-	-	-
<i>H. esoci</i>	-	8,5±4,1	-	-
<i>Trypanosoma schulmani</i>	-	25,5±6,4	34,1±7,4	49,0±7,3

Анализ инвазирования рыб в различных возрастных категориях показал, что заражение плотвы и стерляди паразитическими жгутиконосцами начинается с возраста 1+ (рис. 1). Отмечается инвазирование у всех видов рыб в группах 2+ – 4+. Наибольший уровень заражения *T. schulmani* зафиксирован у плотвы.

Рис. 1. Зараженность рыб различного возраста представителями класса Kinetoplastea (%)

[Fig. 1. Infection of fish of various ages with representatives of the class Kinetoplastea (%)]

Рис. 2. Зараженность рыб различного возраста представителями рода Haemogregarina, %

[Fig. 2. Infection of fish of various ages with representatives of the genus Haemogregarina, %]

исходит лишь в течение первых шести дней после их питания на зараженных рыбах и цикл повторяется заново только лишь тогда, когда они вновь питаются на тех же рыбах [17, 31]. В бассейне Нижнего Иртыша рыбы заражаются пиявками в течение всего года [13, 26].

В связи с широким распространением в водной среде пиявок, заражение рыб кровепаразитами происходит во всех ареалах их обитания. Так, в Девичинском лимане щука инвазирована *Trypanosoma carassii*, *T. schulmani* и *Cryptobia guerneorum*; отмечено обильное паразитирование на рыбе пиявок *Piscicola geometra* в период с ноября по март [5]. В оз.

Ик, Усть-Заостровка, Луговое Омской области щука инвазирована *T. carassii*, в реке Улейма Волжского бассейна щука, лещ и плотва также заражены данным паразитом [9, 14]. *T. schulmani* отмечена в крови у 6,6% обследованной щуки из р. Волга (г. Самара), а также в различных районах реки Волги у язя, леща, плотвы, щуки и других видов рыб. В оз. Байкал щука также инвазирована этой трипаномой [3, 6, 7]. Узкоспецифичный паразит щуки *H. esoc* регистрируется в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах с экстенсивностью инвазии 19,8 и 3,1% [7].

T. acipenseris и *H. acipenseris* являются специфичными паразитами стерляди и встречаются во многих ареалах ее обитания [15, 25, 27, 28]. *T. acipenseris* отмечена у стерляди р. Волга с ЭИ 26,4%, в Са-

ратовском водохранилище – 13,2 % [6, 7]. *H. acipenseris* регистрировали у стерляди в реках Волга и Дунай [21], а также у других представителей осетровых [30].

К специфичным паразитам карповых рыб относят *T. carassii* и *T. schulmani*, которые обнаружены у плотвы и язя в различных ареалах их обитания [7]. В Обь-Иртышском бассейне по литературным данным отмечается инвазирование данных видов рыб *T. schulmani* [20].

В свою очередь, заражению кровепаразитами подвержены и другие виды рыб. *T. carassii* зарегистрирована у красноперки и линя в озерах Виштынецкой группы водохранилища р.

Лавы, в бассейне Волги у синца и леща [1, 6]. В озере Байкал установлено паразитирование *T. carassii* у обыкновенного карася, сибирского хариуса, окуня, песчаной широколобки, щиповки, также в данном водоеме в кровяном русле рыб встречаются *T. persae* (окунь), *T. amurensis* (песчаная широколобка), *T. dogieli* (язь) [3].

В литературе имеются сведения о паразитировании *Trypanoplasma* sp. у *Abramis brama* и *Cobitis taenia* в водоемах в окрестностях г. Киева [27]. В Европе у карповых рыб широко распространена *Trypanoplasma borreli* [23]. В оз. Мектеб (Дагестан) в паразитофауне рыбного населения насчитывалось 10 видов представителей рода *Trypanosoma* и 4 вида рода *Cryptobia* [2].

Сведения о паразитировании простейших рода *Haemogregarina* у рыб существенно ограничены. Авторы отмечают поражение эритроцитов гемогрегаринами у песчаной широколобки в оз. Байкал с экстенсивностью инвазии 14,9% [18]. В восточной части Амазонки исследователи выделили новый вид *H. daviesensis* sp. nov. у двоякодышащих рыб *Lepidosiren paradoxa* [25]. У морских рыб в акватории Бермудских островов установлено паразитирование *H. bigemina*, а также у рыб Большого Барьерного рифа (Австралия) [24, 32].

Заключение

В бассейне Нижнего Иртыша рыбы инвазированы *Trypanoplasma acipenseris*, *Trypanosoma schulmani*, *Haemogregarina acipenseris* и *Haemogregarina esoci*. Основным переносчиком данных паразитов является пиявка *Piscicola geometra*, широко распространенная в данном водотоке. Анализ возрастной динамики кровепаразитами не показал значимых изменений экстенсивности инвазии в зависимости от возраста рыб. Наша работа и анализ литературных данных свидетельствуют о широком распространении паразитов крови рыб, обитающих в различных водных объектах. Необходимо продолжать проведение исследования у других видов рыб для получения полной картины фауны кровепаразитов в данном регионе.

Список источников

1. Авдеева Е. В., Евдокимова Е. Б., Заостровцева С. К. Современное состояние изучения паразитофауны рыб водоемов Калининградской об-

ласти // Научный журнал Известия КГТУ. 2017. № 45. С. 24-61.

2. Алигаджиев А. Д. Влияние длительного осушения водоема на паразитофауну его рыб // Паразитология. 1969. Т. III, № 2. С. 144-148.
3. Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна: В 2-х томах. Озеро Байкал, Т. I: кн. 1. Новосибирск: Наука, 2001. С. 122-125.
4. Быховская-Павловская И. Е. Паразитологическое исследование рыб. В серии: Методы паразитологических исследований. Л.: Наука, 1969. В. 1. 109 с.
5. Гусейнов М. А. Сезонные изменения зараженности щуки (*Esox lucius* L.) Девечинского лимана кровепаразитами // «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов»: Материалы Международной научной конференции, посвященной 130-летию со дня рождения акад. К. И. Скрябина. М., 2008. С. 96-98.
6. Жохов А. Е., Молодожникова Н. М. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. I. Паразитические простейшие (Protozoa) // Паразитология. 2006. Т. 40, № 3. С. 244-274.
7. Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю., Евланов И. А. Паразиты рыб (Pisces) Самарской области. Сообщение 1. Euglenozoa, Polymastigota, Protozoa, Microsporidia, Cnidaria, Ciliophora и Neomonada // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20, № 5 (4). С. 637-651.
8. Лапкина Л. Н., Жарикова Т. И., Свирский А. М. Зараженность рыб пиявками (Сем. Piscicolidae) в Волжских водохранилищах // Паразитология. 2002. Т. 36, № 2. С. 132-139.
9. Лихачёв С. Ф., Губанов Е. Е. Таксономическое разнообразие паразитических простейших рыб из некоторых водоёмов Омской области // Омский научный вестник. 2006. № 9 (46). С. 241-243.
10. Любарская О. Д., Лаврентьева Ю. И. Паразитофауна стерляди средней Волги и Куйбышевского водохранилища // Паразитология. 1985. № 19 (4). С. 320-323.
11. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. Т. 1. 428 с.
12. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) (4-е изд.): учеб. пособ. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
13. Пугачев О. Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни,

- пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. СПб., Тр. ЗИН РАН, 2004. Т. 304. С. 106.
14. Тирахов А. Д., Кутнякова Д. Ю., Бочагова А. В. К изучению паразитофауны рыб реки Улеймы // «Актуальные проблемы экологии Ярославской области»: Материалы Третьей науч.-практ. конференции. Ярославль: Издательство ВВО РЭА, 2005. В. 3, Т. 1. С. 299-303.
15. Тромбицкий И. Д. Картина крови прудовых рыб в норме и при паразитарных заболеваниях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рыбное, 1984. 21 с.
16. Тряпицына Г. А., Пряхин Е. А., Осипов Д. И., Егорейченков Е. А., Рудольфсен Г., Тейен Х.-К., Сневе М., Аклеев А. В. Реакция эритропоэза на трипаносомную инвазию у рыб, обитающих в радиоактивно загрязненной реке Теча // Радиационная биология. Радиоэкология. 2019. Т. 59, № 1. С. 82-93. doi:10.1134/S0869803119010119.
17. Хайбулаев К. Х. О роли пиявок в жизненном цикле кровепаразитов рыб // Паразитология. 1970. Т. IV, № 1. С. 13-17.
18. Хамнуева Т. Р., Балданова Д. Р. Первое обнаружение гемогregarин у рыб озера Байкал // Паразитология. 2016. В. 50, № 1. С. 92-95.
19. Шульман С. С. Обзор фауны паразитов осетровых рыб // Зоологический журнал. 1954. № 33 (1). С. 190-254.
20. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / под ред. Павлов Д. С., Мочек А. Д. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2006. 596 с.
21. Baska F. *Chloromyxum inexpectatum* n. sp. and *Sphaerospora colomani* n. sp. (Myxozoa: Myxosporidia) parasites of the urinary system of the sterlet, *Acipenser ruthenus* L. Systematic parasitology. 1990; 16: 185-193. doi:10.1007/bf00009146.
22. Bauer O. N., Pugachev O. N., Voronin V. N. Study of parasites and diseases of sturgeons in Russia: a review. Journal of Applied Ichthyology. 2002; 18: 420-429. doi:10.1046/j.1439-0426.2002.00422.x.
23. Bunnajirakul S., Steinhagen D., Hetzel U., Körting W., Drommer W. A study of sequential histopathology of *Trypanoplasma borreli* (Protozoa: Kinetoplastida) in susceptible common carp *Cyprinus carpio*. Diseases of Aquatic Organisms. 2000; 39: 221-229. doi:10.3354/dao039221.
24. Curtis L. M., Grutter A. S., Smit N. J., Davies A. J. *Gnathia aureamaculosa*, a likely definitive host of *Haemogregarina balistapi* and potential vector for *Haemogregarina bigemina* between fishes of the Great Barrier Reef, Australia. International Journal for Parasitology. 2013; 43 (5): 361-370. doi:10.1016/j.ijp.
25. Esteves-Silva P. H., Lucas da Silva M. R., O'Dwyer L. H. et al. *Haemogregarina daviesensis* sp. nov. (Apicomplexa: Haemogregarinidae) from South American lungfish *Lepidosiren paradoxa* (Sarcopterygii: Lepidosirenidae) in the eastern Amazon region. Parasitol. Res. 2019; 118: 2773-2779. doi:10.1007/s00436-019-06430-7.
26. Liberman E. L., Voropaeva E. L. The parasitofauna of the Siberian sterlet *Acipenser ruthenus marsiglii* of the Lower Irtysh. Regul. Mech. Biosyst. 2018; 9 (3): 329-334. https://doi.org/10.15421/021848.
27. Losev A., Grybchuk-Ieremenko A., Kostygov A. Y., Lukeš J., Yurchenko V. Host specificity, pathogenicity, and mixed infections of trypanoplasms from freshwater fishes. Parasitol Res. 2015; 114 (3): 1071-8. doi:10.1007/s00436-014-4277-y.
28. Mark E. Siddall, Sherwin S. Desser. Cytopathological Changes Induced by *Haemogregarina myoxocephali* in Its Fish Host and Leech Vector. Journal of Parasitology. 1993; 79 (2): 297-301. doi:10.2307/3283526.
29. McAllister M., Phillips N., Belosevic M. *Trypanosoma carassii* infection in goldfish (*Carassius auratus* L.): changes in the expression of erythropoiesis and anemia regulatory genes. Parasitology Research. 2019; 118: 1147-1158. doi:10.1007/s00436-019-06246-5.
30. Pazooki J., Masoumian M. *Cryptobia acipenseris* and *Haemogregarina acipenseris* infections in *Acipenser guldenstadti* and *A. persicus* in the Southern part of the Caspian Sea. Journal of Agricultural Science and Technology. 2004; 6: 95-101.
31. Qadri S. Sh. An experimental study of the life cycle of *Trypanosoma danilewskyi* in the leech, *Hemiclepsis marginata*. Protozool. 1962; 9 (3): 254-258.
32. Saunders D. *Haemogregarina bigemina* Laveran & Mesnil from Marine Fishes of Bermuda. Transactions of the American Microscopical Society. 1959; 78 (4): 374-379. doi:10.2307/3224154.

References

1. Avdeeva E. V., Evdokimova E. B., Zaoztrovtsseva S. K. Current state of studying the parasite fauna of fish in reservoirs of the Kaliningrad Region. Nauchnyy zhurnal Izvestiya KSTU = Scientific Journal Izvestiya of the KSTU. 2017; 45: 24-61. (In Russ.)

2. Aligadzhiev A. D. Influence of long-term drainage of a reservoir for its fish parasite fauna. *Parazitologiya = Parasitology*. 1969; III (2): 144-148. (In Russ.)
3. Annotated listing of the fauna in Lake Baikal and its drainage basin: In 2 volumes. Lake Baikal, Vol. I: Book 1. Novosibirsk: Nauka (Science), 2001; 122-125. (In Russ.)
4. Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. Parasitological study of fish. In the series: *Methods of Parasitological Research*. L.: Nauka (Science), 1969; 1. 109. (In Russ.)
5. Guseinov M. A. Seasonal changes in infection of the pike (*Esox lucius* L.) from the Deveshinsky estuary with blood parasites. «Bioraznoobraziye i ekologiya parazitov nazemnykh i vodnykh tsenozov»: *Materialy Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 130-letiyu so dnya rozhdeniya akad. K. I. Skryabina*. = "Biodiversity and ecology of parasites of terrestrial and aquatic cenoses": *Proceedings of the International Scientific Conference dedicated to the Academician K. I. Skryabin's 130th birthday anniversary*. M., 2008; 96-98. (In Russ.)
6. Zhokhov A. E., Molodozhnikova N. M. Taxonomic diversity of parasites of lampreys and fish in the Volga basin. I. Parasitic protozoans (Protozoa). *Parazitologiya = Parasitology*. 2006; 40 (3): 244-274. (In Russ.)
7. Kirillov A. A., Kirillova N. Yu., Evlanov I. A. Parasites of fish (Pisces) in the Samara Region. Communication 1. Euglenozoa, Polymastigota, Protozoa, Microsporidia, Cnidaria, Ciliophora and Neomonada. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Bulletin of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2018; 20. 5 (4): 637-651. (In Russ.)
8. Lapkina L. N., Zharikova T. I., Svirsky A. M. Infection of fish with leeches (Family Piscicolidae) in the Volga reservoirs. *Parazitologiya = Parasitology*. 2002; 36 (2): 132-139. (In Russ.)
9. Likhachev S. F., Gubanov E. E. Taxonomic diversity of parasitic protozoans of fish from some reservoirs of the Omsk Region. *Omskiy nauchnyy vestnik = Omsk Scientific Bulletin*. 2006; 9 (46): 241-243. (In Russ.)
10. Lyubarskaya O. D., Lavrentieva Yu. I. Parasite fauna of the sterlet in the middle Volga and Kuibyshev Reservoir. *Parazitologiya = Parasitology*. 1985; 19 (4): 320-323. (In Russ.)
11. Identification guide of parasites in freshwater fish of the USSR fauna. Parasitic protozoans. L.: Nauka (Science), 1984; 1. 428. (In Russ.)
12. Pravdin I. F. Manual for the study of fish (predominantly freshwater fish) (4th ed.): a study guide. M.: Food Industry, 1966; 376. (In Russ.)
13. Pugachev O. N. Catalog of freshwater fish parasites of Northern Asia. Nematodes, acanthocephalans, leeches, molluscs, crustaceans, and mites. SPb., *Proceedings of the Zoological Institute, RAS*, 2004; 304: 106. (In Russ.)
14. Tirakhov A. D., Kutnyakova D. Yu., Bochagova A. V. On the study of the parasite fauna of fish from the Uleima River. «Aktual'nyye problemy ekologii Yaroslavskoy oblasti»: *Materialy Tret'yey nauch.-prakt. konferentsii = "Current issues of ecology of the Yaroslavl Region": Proceedings of the Third Scientific and Practical Conference*. Yaroslavl: Edition of the Upper Volga Branch of the Russian Ecological Academy, 2005; 3 (1): 299-303. (In Russ.)
15. Trombitsky I. D. Blood picture of pond fish in health and parasitic diseases: autoref. dis. ... Cand. Sc. Biol. Rybnoe, 1984; 21. (In Russ.)
16. Tryapitsyna G. A., Pryakhin E. A., Osipov D. I., Egoreichenkov E. A., Rudolfsen G., Teyen H.-K., Sneve M., Akleev A. V. Response of erythropoiesis to Trypanosoma infection in fish inhabiting the radioactively contaminated river Tcha. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya = Radiation Biology. Radioecology*. 2019; 59 (1): 82-93. doi:10.1134/S0869803119 010119. (In Russ.)
17. Khaibulaev K. Kh. On the role of leeches in life cycle of fish blood parasites. *Parazitologiya = Parasitology*. 1970; IV (1): 13-17. (In Russ.)
18. Khamnueva T. R., Baldanova D. R. First detection of Haemogregarina in fish from Lake Baikal. *Parazitologiya = Parasitology*. 2016; 50 (1): 92-95. (In Russ.)
19. Shulman S. S. Review of the fauna of sturgeon parasites. *Zoologicheskii zhurnal = Zoological Journal*. 1954; 33 (1): 190-254. (In Russ.)
20. Fish ecology of the Ob-Irtysh basin / edited by Pavlov D. S., Mochek A. D. M.: KMK Scientific Publishing Association, 2006; 596. (In Russ.)
21. Baska F. *Chloromyxum inexpectatum* n. sp. and *Sphaerospora colomani* n. sp. (Myxozoa: Myxosporidia) parasites of the urinary system of the sterlet, *Acipenser ruthenus* L. *Systematic parasitology*. 1990; 16: 185-193. doi:10.1007/bf00009146.
22. Bauer O. N., Pugachev O. N., Voronin V. N. Study of parasites and diseases of sturgeons in Russia: a

- review. *Journal of Applied Ichthyology*. 2002; 18: 420-429. doi:10.1046/j.1439-0426.2002.00422.x.
23. Bunnajirakul S., Steinhagen D., Hetzel U., Körting W., Drommer W. A study of sequential histopathology of *Trypanoplasma borreli* (Protozoa: Kinetoplastida) in susceptible common carp *Cyprinus carpio*. *Diseases of Aquatic Organisms*. 2000; 39: 221-229. doi:10.3354/dao039221.
 24. Curtis L. M., Grutter A. S., Smit N. J., Davies A. J. *Gnathia aureamaculosa*, a likely definitive host of *Haemogregarina balistapi* and potential vector for *Haemogregarina bigemina* between fishes of the Great Barrier Reef, Australia. *International Journal for Parasitology*. 2013; 43 (5): 361-370. doi:10.1016/j.ijp.
 25. Esteves-Silva P. H., Lucas da Silva M. R., O'Dwyer L. H. et al. *Haemogregarina daviesensis* sp. nov. (Apicomplexa: Haemogregarinidae) from South American lungfish *Lepidosiren paradoxa* (Sarcopterygii: Lepidosirenidae) in the eastern Amazon region. *Parasitol. Res.* 2019; 118: 2773-2779. doi:10.1007/s00436-019-06430-7.
 26. Liberman E. L., Voropaeva E. L. The parasitofauna of the Siberian sterlet *Acipenser ruthenus marsiglii* of the Lower Irtysh. *Regul. Mech. Biosyst.* 2018; 9 (3): 329-334. <https://doi.org/10.15421/021848>.
 27. Losev A., Grybchuk-Ieremenko A., Kostygov A. Y., Lukeš J., Yurchenko V. Host specificity, pathogenicity, and mixed infections of trypanoplasms from freshwater fishes. *Parasitol Res.* 2015; 114 (3): 1071-8. doi:10.1007/s00436-014-4277-y.
 28. Mark E. Siddall, Sherwin S. Desser. Cytopathological Changes Induced by *Haemogregarina myoxocephali* in Its Fish Host and Leech Vector. *Journal of Parasitology*. 1993; 79 (2): 297-301. doi:10.2307/3283526.
 29. McAllister M., Phillips N., Belosevic M. *Trypanosoma carassii* infection in goldfish (*Carassius auratus* L.): changes in the expression of erythropoiesis and anemia regulatory genes. *Parasitology Research*. 2019; 118: 1147-1158. doi:10.1007/s00436-019-06246-5.
 30. Pazooki J., Masoumian M. *Cryptobia acipenseris* and *Haemogregarina acipenseris* infections in *Acipenser guldenstadti* and *A. persicus* in the Southern part of the Caspian Sea. *Journal of Agricultural Science and Technology*. 2004; 6: 95-101.
 31. Qadri S. Sh. An experimental study of the life cycle of *Trypanosoma danilewskyi* in the leech, *Hemiclepsis marginata*. *Protozool.* 1962; 9 (3): 254-258.
 32. Saunders D. *Haemogregarina bigemina* Laveran & Mesnil from Marine Fishes of Bermuda. *Transactions of the American Microscopical Society*. 1959; 78 (4): 374-379. doi:10.2307/3224154.