

ПАРАЗИТЫ ГИДРОБИОНТОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2012 Тютин А.В., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцева Е.Н.

Учреждение Российской академии наук
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Борок, Ярославская область, Россия; tyutin@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 05.05.2012

Потепление климата в последние годы создало предпосылки для ареальной экспансии многих южных пресноводных рыб и моллюсков по Каспийско-Волжско-Балтийскому «инвазивному коридору». Некоторые из ассоциированных с ними паразитов могут быть использованы в качестве «биологических меток» при оценке миграционной активности и сравнении новых популяций хозяев в водоемах Средней и Верхней Волги. Выявлено невысокое разнообразие паразитов у наиболее успешных в северных водохранилищах вселенцев: черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (16 видов), трубконосого бычка *Proterorhinus semilunaris* (19 видов), бычка-кругляка *Neogobius (=Apollonia) melanostomus* (14 видов). В 2000–2010 гг. были зарегистрированы лишь отдельные случаи существенного повышения встречаемости (до 80–100%) и индексов обилия некоторых широкоспецифичных паразитов: инфузорий *Epistilys lwoffii*, *Trichodina acuta*, *Ambiphrya ameiuri* на жабрах трубконосого бычка; нематоды *Contracoecum microcephalum* и скребня *Pomphorhynchus laevis* у бычка-кругляка; метацеркарий *Bucephalus polymorphus* и *Aporhynchus muehlingi* в мускулатуре тюльки. В ряде водоемов появилась тенденция к уменьшению встречаемости трематоды *Bucephalus polymorphus* после частичного замещения в поселениях моллюсков ее первого промежуточного хозяина (*Dreissena polymorpha*) бугской дрейссеной *D. bugensis*. Отмечена высокая встречаемость партенит трематоды *Aporhynchus muehlingi* у моллюска *Lithoglyphus naticoides*: до 70% в Верхней Волге, по сравнению с 34% в Средней Волге. Мальки рыб со значительной степенью поражения мускулатуры обоими этими видами трематод могут отличаться пониженной подвижностью и должны быть более доступным объектом питания для птиц и хищных рыб.

Ключевые слова: ареальная экспансия, рыбы, моллюски, паразитофауна.

Введение

В последние годы заметно увеличилась роль входящих в Черноморско-Каспийско-Балтийский судоходный путь волжских водохранилищ для расширения в северном направлении границ ареалов южных видов гидробионтов [Slynko et al., 2002]. Например, по данным ихтиологов, даже в самых северных водохранилищах Волжского каскада на фоне сильного сокращения численности популяций некоторых местных рыб, в частности наиболее массового планктофага – сетка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus,

1758) и наиболее массового бентофага – ерша *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), наблюдается расселение понто-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1884 и пресноводного трубконосого бычка *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) [Kiyashko, Slynko, 2003; Слынько, 2008].

Тюлька, как способный совершать протяженные миграции короткоцикловогой представитель семейства Clupeidae, уже к 1984 г. заселила Горьковское водохранилище, в 1993 г. проникла в Рыбинское водохранилище,

в 2000 г. зарегистрирована в Ивановском водохранилище, в 2001 г. – в речной части Шекснинского водохранилища, и везде быстро стала одним из доминантов в пелагических сообществах рыб и обычным компонентом рационов ихтиофагов [Kiyashko, Slynko, 2003; Slynko, Lapushkina, 2003; Кияшко, 2004].

Расселение в бассейне Волги *Proterorhinus semilunaris* проходило менее динамично, вероятно только при перевозках речного песка на баржах или с балластными водами судов, но и он к 2002 г. натурализовался в самом северном водоеме Волжского каскада – Рыбинском водохранилище [Слышко, 2008]. Таким образом, в продвижении на северо-восток он опередил даже более крупного и агрессивного бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pallas, 1814, который обычно проявляет себя как более успешный вселенец [Jude, 2003; Kvach, Stepien, 2008]. Появилось даже достаточно спорное мнение о необходимости рассматривать пресноводного каспийско-волжского трубконосого бычка в качестве самостоятельного вида *Proterorhinus semipellucidus*, отличного от европейского пресноводного бычка *Proterorhinus semilunaris*, который совсем недавно сам считался экологической формой обычного черноморского бычка-цуцика *P. marmoratus* (Pallas, 1814) [Neilson, Stepien, 2009]. Вероятно, аналогичным антропогенным способом были занесены в пришлюзовую участок Волжского плеса Рыбинского водохранилища два вида причерноморских пресноводных моллюсков: не позднее 1997 г. бугская дрейссена *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia, Dreissenidae) и не позднее 2005 г. – литоглиф *Lithoglyphus naticoides* Pfeifer, 1828 (Gastropoda: Prosobranchia) [Тютин и др., 2005; Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010]. Регулярные паразитологические исследования молодых верхневолжских популяций перечисленных вселенцев, расположенных на северо-восточной

границе их ареалов, были начаты в 2000–2003 гг. [Тютин, 2003; Tyutin, 2003]. Цель настоящей работы – обобщить накопленные за последние семь лет новые данные по этому вопросу и сравнить их с полученными ранее.

Материал и методы

В работе использованы материалы, собранные в комплексных рейсах научно-исследовательских судов ИБВВ РАН в 2000–2010 гг. по Ивановскому, Рыбинскому, Горьковскому, Чебоксарскому и Шекснинскому водохранилищам. Одновременно с изучением паразитофауны рыб-вселенцев (трубконосого бычка, бычка-кругляка, черноморско-каспийской тюльки) исследовали встречаемость некоторых новых для Верхневолжского региона видов паразитов у местных видов рыб: уклей *Alburnus alburnus* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), жереха *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758), ельца *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), леща *Abramis brama* L., пескаря *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), ерша *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), щиповки *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758), судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758. Во всех случаях, как и при исследовании новых верхневолжских популяций моллюсков-вселенцев из родов *Dreissena* и *Lithoglyphus*, применяли стандартные ихтиологические, гидробиологические и паразитологические методики, использованные ранее [Тютин, 2003; Tyutin, 2003; Тютин и др., 2005; Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; и др.]. Первичное сравнение выборок гидробионтов проводили по показателям встречаемости паразитов (E, % от числа исследованных особей) и индекса обилия паразитов, отражающего среднюю интенсивность заражения (M, экз. на исследованную особь). Для оценки степени агрегированности распределения паразитов использовали коэффициент вариации индивидуаль-

Таблица 1. Межгодовые вариации паразитофауны тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище

Вид паразита	min-max	E ± s, % (M, экз.)	
		2000–2001 гг., n=85	2005 г., n=156
<i>Proteocephalus percae</i> (juv)	1	2.4±1.6 (0.03)	0.6±0.6 (0.01)
<i>Bucephalus polymorphus</i> (l)	1–28	76.5±4.6 (3.01)	44.9±4.0 (0.94)
<i>Diplostomum</i> sp. (l)	1	1.2±1.2 (0.01)	0
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (l)	1–2	0	2.6±1.3 (0.03)
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (l)	1	0	0.6±0.6 (0.01)
<i>Apophallus muehlingi</i> (l)	1	0	1.3±0.9 (0.01)
<i>Camallanus truncatus</i> (juv)	1–3	2.4±1.6 (0.04)	0
<i>Nematoda</i> g. sp. (l)	1	0	0.6±0.6 (0.01)
<i>Unio</i> sp. (l)	1–5	5.9±2.6 (0.11)	0
<i>Ergasilus sieboldi</i> (juv)	1	3.5±2.0 (0.03)	0

Примечание. n — число исследованных рыб (экз.). min-max — разброс значений интенсивности заражения, экз. E ± s, % — встречаемость паразита (доля зараженных рыб в выборке) и ее статистическая ошибка. В скобках — индекс обилия паразитов (M, экз.).

ных значений интенсивности заражения (Cv %).

Результаты и их обсуждение

К настоящему времени у черноморско-каспийской тюльки в указанных выше пяти волжских водохранилищах были обнаружены паразиты не менее 16 таксонов: инфузория *Trichodina modesta* Lom, 1970, молодые цестоды *Proteocephalus* sp., метацеркарии трематод *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898), *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827, *Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845), *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914, *Diplostomum* sp., молодые мариты *Bunodera luciopercae* (Mueller, 1776), неполовозрелые нематоды *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814), *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776), *Contracoecum micropapillatum* (Stossich, 1890), *Nematoda* g.sp., глосидии *Unionidae* g.sp., эктопаразитические рачки *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832, *Paraergasilus rylovi boristhenicus* Sukhenko, 1967, *Caligus lacustris* Steenstrup et Lutken, 1861. Большая часть указанных паразитов была зарегистрирована в 2000–2009 гг. в Рыбинском водохранилище — крупном

водоеме озерного типа, где уже вскоре после натурализации тюлька стала формировать плотные нагульные и нерестовые скопления. Однако даже в этом водоеме специфичные для сельдевых рыб гельминты у тюльки отсутствуют, почти все виды паразитов представлены единичными экземплярами. В табл. 1 приведен пример того, как встречаемость паразитов у тюльки заметно варьирует по годам, отражая непостоянство мест ее нагула.

Присутствие неполовозрелых особей двух кишечных гельминтов (*Proteocephalus percae*, *Camallanus truncatus*) — результат питания планктонными ракообразными. Большинство других найденных паразитов заражают хозяина активно и их встречаемость говорит о временных заходах тюльки в устья рек-притоков в 2000–2001 гг. (*Diplostomum* sp., *Unio* sp.) и нагуле в прибрежье водоема при высоком уровне воды в 2005 г. (метацеркарии *Paracoenogonimus ovatus*, *Ichthyocotylurus platycephalus*, *Apophallus muehlingi*).

Доминирующим видом в сообществах паразитов тюльки во всех рассматриваемых водоемах являются метацеркарии трематоды *Bucephalus polymorphus*, что объясняется высокой

Таблица 2. Параметры распределения метацеркарий *Bucephallus polymorphus* в верхневолжских популяциях тюльки *Clupeonella cultriventris*

Период наблюдений	n, рыб	Распределение метацеркарий в выборках тюльки		
		$E \pm s, \%$	min–max (Cv, %)	$M \pm s, \text{экз.}$
Горьковское водохранилище				
2000 г.	15	86.7±8.8	2 – 11 (56.5)	4.27±0.80
2005 г.	45	48.9±7.5	1 – 7 (75.1)	1.02±0.23
Шекснинское водохранилище				
2001 г.	27	59.3±9.5	1 – 5 (55.0)	1.33±0.28
Иваньковское водохранилище				
2003–2004 гг.	22	40.1±2.0	1 – 5 (72.2)	0.77±0.27
Рыбинское водохранилище (в среднем по водоему)				
2000–2001 гг.	85	76.5±4.6	1 – 13 (66.4)	2.99±0.31
2003–2004 гг.	180	65.0±3.6	1 – 28 (109.3)	3.48±0.40
2005 г.	156	44.9±4.0	1 – 15 (102.5)	0.94±0.14
Северо-восточный участок Рыбинского водохранилища				
2000–2001 гг.	51	78.4±5.8	1 – 11 (61.8)	2.94±0.36
2003–2004 гг.	24	41.7±10.1	1 – 5 (52.7)	1.00±0.29
2005 г.	85	47.1±5.4	1 – 9 (76.4)	0.86±0.14
Юго-западный участок Рыбинского водохранилища				
2000–2001 гг.	34	73.5±7.6	1 – 13 (72.7)	3.06±0.55
2003–2004 гг.	156	68.6±3.7	2 – 28 (107.3)	3.86±0.45
2005 г.	71	42.3±5.9	1 – 15 (116.6)	1.03±0.26

Примечание. Cv — коэффициент вариации интенсивности заражения, %. $M \pm s$ — индекс обилия (среднее число метацеркарий на одну исследованную рыбу) и его стандартная статистическая ошибка, экз. Остальные обозначения как в таблице 1.

плотностью поселений ее первого промежуточного хозяина — двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) (табл. 2). Миграции рыб вверх по течению из северо-восточной части Рыбинского водохранилища в Шекснинское водохранилище, а из юго-западной части в Иваньковское, а также массовый скат части молоди через шлюзы в расположенное ниже Горьковское водохранилище приводят к форми-рованию сходных по восприимчивости к заражению и

поведению группировок рыб, что косвенно прослеживается по показателям агрегированности распределения метацеркарий (высокие значения встречаемости и коэффициента вариации интенсивности заражения при невысоком индексе обилия).

Очевидно, что волжские популяции тюльки находятся под постоянным прессом селективного естественного отбора, который определяет столь дифференцированный характер заражения рыб.

Заметное доминирование метацеркарий трематод в паразитофауне черноморско-каспийской тюльки, вероятно, следует рассматривать как общую особенность, характерную для всех ее верхневолжских популяций. Например, в выборке из 45 рыб, пойманных в 2005 г. в раньше всего заселенном тюлькой Горьковском водохранилище, только у двух особей были встречены личинки нематод, зато были обнаружены метацеркарии 4-х видов: *Bucephalus polymorphus* (встречаемость $48.7 \pm 7.5\%$, при индексе обилия 1.0 ± 0.2 экз.), *Diplostomum* sp. ($2.2 \pm 2.2\%$, 0.02 ± 0.02 экз.), *Paracoenogonimus ovatus* ($11.1 \pm 4.7\%$, 0.13 ± 0.06 экз.), *Apophallus muehlingi* ($15.6 \pm 5.4\%$, 0.4 ± 0.2 экз.).

Требуется объяснения заметное снижение к 2005 г. встречаемости метацеркарий *Bucephalus polymorphus* у тюльки в крупном озеровидном Рыбинском водохранилище (табл. 2), которое вступает в кажущееся противоречие с тенденцией к росту встречаемости партенит данной трематоды в популяциях первого промежуточного хозяина – *Dreissena polymorpha*. По нашим данным, в выборках этого моллюска из Рыбинского водохранилища показатель встречаемости увеличился с 0.69% в 2000–2004 гг. ($n=870$) до 2.21% в 2005 г. ($n=317$), а в Горьковском водохранилище – с 1.32% в 2000 г. ($n=228$) до 1.79% в 2005 г. ($n=112$). Дефинитивными хозяевами трематоды *Bucephalus polymorphus* являются хищные рыбы (преимущественно судак *Sander lucioperca* с зараженностью на уровне 100%), а в качестве второго промежуточного хозяина, помимо тюльки, может выступать молодь местных карповых и окуневых рыб. Поэтому, не вызывает сомнения, что снижение встречаемости метацеркарий у тюльки связано с постепенным замещением местного вида дрейссенид *Dreissena polymorpha* не восприимчивой к заражению мирацидиями бугской дрейссены *Dreissena bugensis*

(Andrusov, 1897). За период до 2007 г. было исследовано 63 выборки ($n=995$ экз.) бугской дрейссены, но случаев адаптации к паразитированию у нее аборигенных гельминтов (*Bucephalus polymorphus* Baer, 1827, *Phyllostomum folium* (Olfers, 1926), *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834) не было отмечено.

Особенно интересно появление в верхневолжских водохранилищах нового для региона вида трематод – *Apophallus muehlingi*. Метацеркарии этого вида впервые были обнаружены в мускулатуре тюльки в 2004–2005 гг. сразу в четырех водохранилищах (Иваньковское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское) [Tyutin, Slynko, 2010]. Однако на первом этапе исследований факт натурализации первого промежуточного хозяина этого гельминта (черноморского литоглифа *Lithoglyphus naticoides*) был подтвержден только для относящегося к Средневолжскому бассейну Чебоксарского водохранилища. Здесь, в устье р. Ока, в выборке взрослых моллюсков этого вида ($n=110$) с длиной раковины 5–9 мм были зарегистрированы партениты 4 видов трематод с относительно высокими значениями встречаемости: 34.5% для *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898), 15.5% для *Parasymphylodora markewitschi* (Kulakowskaja, 1947), 3.6% для *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), 1.8% для *Nicolla skrjabini* Iwanitzky, 1929. В Рыбинском водохранилище из-за высокого уровня воды в 2006–2008 гг. удалось найти всего 7 экз. *Lithoglyphus naticoides* в гидробиологических пробах. Только через год было выявлено крупное поселение литоглифов в прибрежье пришлозового участка Волжского плеса и проведено исследование его паразитофауны, которая оказалась весьма сходной со средневолжской [Извекова, Тютин, 2011]. У одной из 223 исследованных в июле-августе 2009 г. взрослых особей (возраст 1+ и 2+) найдены спористы с

короткохвостыми церкариями *Nicolla skrjabini* Iwanitzky, 1929. У $12.1 \pm 2.2\%$ особей присутствовали редии, выделяющие церкариеумы *Parasymphylodora markewitschi*. Для выявления партенит *Sanguinicola volgensis* выборка оказалась слишком мала, зато средняя встречаемость спороцист с церкариями *Apophallus muehlingi* оказалась достаточно высокой ($63.7 \pm 3.2\%$). Встречаемость этого доминирующего вида трематод характеризовалась относительно небольшой вариабельностью в возрастных группах моллюсков-двухлетков с высотой раковины 5–7 мм и трехлетков (7–9 мм): $57.5 \pm 4.4\%$ и $71.9 \pm 4.6\%$, соответственно.

В 2010 г. в выборке из 163 экз. моллюсков *Lithoglyphus naticoides* из Рыбинского водохранилища были обнаружены партениты четырех видов трематод, но их встречаемость оказалась невысокой. Только у одной особи ($0.6 \pm 0.6\%$) были встречены спороцисты с короткохвостыми церкариями *Nicolla skrjabini* Iwanitzky, 1929. У трех литоглифов ($1.8 \pm 1.1\%$) были найдены партениты с вилохвостыми церкариями *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). У $8.0 \pm 2.1\%$ особей выявлены выделяющие бесхвостых личинок редии *Parasymphylodora markewitschi* (Kulakowskaja, 1947). Очень низкой по сравнению с предыдущим годом оказалась встречаемость партенит *Apophallus muehlingi* – $10.4 \pm 2.4\%$. В группе моллюсков-двухлетков показатель встречаемости этого вида упал до $3.3 \pm 1.9\%$, у трехлетков – до $19.4 \pm 4.7\%$. Таким образом, черноморско-азовская трематода *Apophallus muehlingi* оказалась относительно плохо адаптирована к континентальному варианту региональных климатических условий.

Межгодовые различия встречаемости трематоды-субдоминанта *Parasymphylodora markewitschi* в 2009–2010 гг. выражены менее заметно как в группе мелких моллюсков-литоглифов

(снижение с $11.0 \pm 2.8\%$ до $6.6 \pm 2.6\%$), так и у более крупных особей (с $13.5 \pm 3.4\%$ до $9.7 \pm 3.5\%$). Как следствие, в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2010 г. метацеркарии *A. muehlingi* не были обнаружены у взрослых особей уклей *Alburnus alburnus* (L.), хотя годом раньше они встречались у значительной части рыб этого вида ($16.7 \pm 4.8\%$, $n=60$). Судя по сохранению на обычном уровне зараженности основного пелагического планктофага – черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann), ситуация с зараженностью моллюсков-литоглифов в удаленных от берега глубоководных участках водоема изменилась в меньшей степени. По результатам траловых уловов в удаленном Волжском плесе Рыбинского водохранилища встречаемость метацеркарий *Apophallus muehlingi* в 2010 г. составила $0.4 \pm 0.2\%$ ($n=694$) у сеголетков этого вида рыб и $0.8 \pm 0.6\%$ ($n=245$) у двухлетков, при близких показателях 2009 г. ($0.8 \pm 0.6\%$ для $n=253$ и $0.6 \pm 0.4\%$ для $n=475$, соответственно).

Следует отметить, что выявленное поселение моллюска *Lithoglyphus naticoides* в Рыбинском водохранилище, расположенное в прибрежной зоне южной части водоема, отличается невысокой плотностью (около 50 экз./м²) и пока явно носит локальный характер, что подтверждается низкими средними значениями встречаемости метацеркарий *Apophallus muehlingi* в популяциях рыб. Для сравнения, в более южном Чебоксарском водохранилище, где отсутствуют озеровидные участки и существенные колебания уровня воды, в 2005 г. метацеркарии *Apophallus muehlingi* были найдены у всех 11 исследованных в прибрежной зоне видов рыб: плотвы, жереха, ельца, леща, пескаря, бычка-кругляка, ерша, щиповки, судака, окуня, тюльки [Тютин, Медянцева, 2008]. Несмотря на высокую плотность в Рыбинском водохранилище прибрежных и пелагических скоплений окуня *Perca fluviatilis*, как дополнительного хозяина

другого представителя рода – *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), единичные метацеркарии этого вида были обнаружены у него пока только два раза, что не позволяет говорить о полноценной натурализации гельминта в Рыбинском водохранилище. Распространение в бассейне Верхней Волги трематоды *Nicolla skrjabini*, для которого окунь стал одним из дефинитивных хозяев, очевидно, лимитируется непостоянством численности основных промежуточных хозяев – бокоплава *Gmelinoides fasciatus* Stebb и водяного ослика *Azellus aquaticus* Linne. Помимо местного окуня *Perca fluviatilis* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), метацеркарии *Apophallus donicus* одновременно с маридами *Nicolla skrjabini* были выявлены только у недавнего вселенца – трубконосого бычка *Proterorhinus semilunaris*. С момента появления в Рыбинском водохранилище в 2002 г. паразитофауна этого трубконосого бычка значительно обогатилась за счет местных широкоспецифичных видов на фоне увеличения радиуса его расселения более чем на 50 км от исходного места натурализации, что охватывает до 1/3 береговой линии водоема. При этом, по результатам вскрытий 130 экз. бычка из разных участков водоема, установлено, что встречаемость большинства видов паразитов остается невысокой. Чаще всего в разных местообитаниях регистрировали эктопаразитических инфузорий: *Epistilys lwoffii* Faure-Fremiet, 1943 (25.0–81.4%), *Apiosoma campanulatum* (Timofeev, 1962) (до 6.8%), *Ambiphrya ameiuri* (Thompson, Kirkegaard, Jahn, 1946) (до 2.3%), *Trichodina acuta* Lom, 1961 (2.3–26.7%). Реже встречались другие эктопаразиты: *Gyrodactylus* sp. (до 6.82%), пиявка *Piscicola geometra* Linnaeus, 1761 (до 4.5%), глохидии *Pseudanadonta* sp. (до 9.1%), молодые рачки *Caligus lacustris* Steenstrup et Lutken, 1861 (до 2.3%). Редко встречались эндопаразиты: молодые цестоды *Proteocephalus* sp. (до

1.2%), марида *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1926) (до 2.3%). Наиболее длинный список составили метацеркарии трематод: *Diplostomum* spp. (до 13.6%), *Ichthyocotylurus variegatus* (Creplin, 1825) (до 1.2%), *I. platycephalus* (Creplin, 1852) (1.2–4.5%), *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914 (1.2–47.7%), *Holostephanus cobitidis* Opravilova, 1968 (до 11.6%), *Apatemon gracilis* Szidat, 1928 (до 4.5%), *Apophallus donicus* (до 2.3%), *Vucephalus polymorphus* (до 4.5%).

По нашим данным, совершенно другая паразитофауна характерна для более крупного представителя сем. Gobiidae – бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pall., уже сформировавшего большую по численности постоянную популяцию в северной части Чебоксарского водохранилища. При исследовании выборки рыб этого вида (n=30) из участка вблизи устья реки Ока в сентябре 2005 г. обнаружено 14 паразитов. При этом заметно обеднена фауна эктопаразитов: не встречены паразитические ракообразные и пиявки, а из простейших обнаружены в небольшом количестве только жаберные инфузории *Trichodina nigra* (встречаемость 6.7%). Для целого ряда гельминтов выявлены минимальные показатели встречаемости и индекса обилия паразитов (3.3%, при индексе обилия M=0.03 экз.): по одному разу встретились трематода *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1926) и связанные в жизненном цикле с планктонными копеподами кишечные нематоды (*Camallanus lacustris* и *C. truncatus*), а также скребень *Acanthocephalus lucii* (Mueller, 1776), промежуточным хозяином которого является изопода *Azellus aquaticus* Linne, 1758. Чаще отмечали 3 вида гельминтов, промежуточными хозяевами которых являются амфиподы. Скребни *Pomphorhynchus laevis* (Mueller, 1776) обычно встречались в инцистированном состоянии в полости тела рыб (16.7%, M=0.17). В кишечниках кругляков присутствовали

взрослые скребни *Pseudoechinorhynchus borealis* (6.7%, M=0.07) и половозрелые мариты трематоды *Nicolla skrjabini* (26.7%, M=0.37). Следует отметить, что в рационе питания бычка-кругляка моллюски составляют относительно небольшую часть и, как следствие, в кишечниках рыб редко встречались *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834 (3.3%, M=0.03) и *A. conchicola* Baer, 1928 (3.3%, M=0.17). Наиболее распространены у кругляка личинки 4-х видов гельминтов, паразитирующих на стадии взрослых особей у рыбоядных птиц. Доминирующей в этой группе паразитов можно считать нематоду *Contracoecum microcephalum* (Rudolphi, 1819), личинки которой (до 37 экз.) находили в капсулах на серозных покровах органов брюшной полости, на кишечнике, реже в печени у большинства особей кругляка (60.0%, M=5.83). Учитывая, что зараженность самцов по сравнению с самками была несколько ниже, можно предположить наличие различий в интенсивности или спектре питания у рыб разного пола. Для личиночных стадий трематод, заражающих рыб активно, без участия дополнительных хозяев, таких различий не выявлено, хотя метацеркарии *Diplostomum* spp. (до 34 экз.) встречены в хрусталиках глаз почти у половины бычков-кругляков (46.7%, M=2.27). Реже в мускулатуре присутствовали 1–2 экз. метацеркарий *Paracoenogonimus ovatus* (6.7%, M=0.10), а на плавниках по 5–7 экз. метацеркарий *Apophallus donicus* (6.7%, M=0.4). Возможно, именно достаточно высокая восприимчивость к заражению местными широкоспецифичными гельминтами и большой суммарный уровень паразитарной нагрузки отчасти ограничивают темпы расселения бычка-кругляка в бассейне Волги. Наиболее высокие темпы натурализации кругляка отмечены в середине 1990-х гг. в регионах, максимально удаленных от материнских водоемов: бассейн Балтийского моря, некоторые озера Северной Америки [Jude, 2003; Kvach, Stepien, 2008].

Появление в водоеме новых видов гельминтов также в первую очередь должно негативно сказываться на популяциях местных видов гидробионтов, не имевших ранее контакта с данными паразитами. Для водоемов бассейна Верхней Волги эта проблема может стать достаточно актуальной в ближайшие годы. Например, в лабораторных условиях было установлено, что при экспериментальном заражении личинками трематоды *Apophallus muehlingi* молоди карповых рыб можно обнаружить заметные отклонения в биохимических показателях хозяина [Извекова, Тютин, 2011]. В частности, у сеголетков серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch, уже на третьи сутки опыта содержание гликогена в мускулатуре в процентах от влажной массы ткани у зараженных рыб составило $0.29 \pm 0.03\%$, при фоновых значениях у незараженных $0.24 \pm 0.01\%$. После семи суток без кормления в опытных и контрольных группах мальков этот показатель снизился до $0.13 \pm 0.01\%$ и $0.09 \pm 0.01\%$, соответственно. Уменьшенный на 20–40% расход гликогена в мышцах может быть прямым следствием спада двигательной активности хозяина из-за нарушения структуры мускулатуры личинками гельминта. В природе мальки рыб с высоким уровнем зараженности и сниженной подвижностью будут более доступным объектом питания как для птиц (основных окончательных хозяев трематод рода *Apophallus* наряду с млекопитающими), так и для хищных рыб-элиминаторов.

Данные наших полевых наблюдений свидетельствуют, что исследованные гидробионты-вселенцы в большинстве случаев на начальных этапах натурализации в верхневолжских водохранилищах утрачивают специфичную паразитофауну, а срок их пребывания в этих водоемах пока недостаточен для формирования устойчивых отношений с местными видами паразитов.

Часть исследований выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 10 – 04 – 00204 – а).

Литература

- Извекова Г.И., Тютин А.В. Встречаемость партенит у моллюсков и влияние метацеркарий *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) и *Posthodiplostomum cuticola* (Nordman, 1832) на некоторые биохимические характеристики рыб // Биология внутренних вод. 2011. № 3. С. 72–77.
- Кияшко В.И. Трофэкологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* в водохранилищах Средней и Верхней Волги // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 6. С. 811–820.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-пуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 36–40.
- Тютин А.В. Сравнительный анализ паразитофауны двух видов пелагических рыб-вселенцев в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2003. № 2. С. 86–91.
- Тютин А.В., Щербина Г.Х. Медянцева Е.Н. Многолетняя динамика зараженности *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) партенитами трематод в верхневолжских водохранилищах // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО РДП, 2005. С. 374–384.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала трематоды *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2 (приложение). С. 41–46.
- Jude D.J. The impact of round (*Neogobius melanostomus*) and tubenose (*Proterorhinus marmoratus*) gobies on Great Lakes native species // Invasion of alien species in Holarctic. Proceedings of U.S. – Russia Invasive Species Workshop. Borok, Russian Academy of Sciences. 2003. P. 515–522.
- Kiyasko V.I., Slynko Yu.V. Distribution of kilka in the Upper Volga reservoirs and determination of its trophic state under the new ecological conditions // Invasion of alien species in Holarctic. Proceedings of U.S. – Russia workshops. Borok, Russian Academy of Sciences. 2003. P. 535–545.
- Kvach Yu., Stepien C.A. Metazoan parasites of introduced round and tubenose gobies in the Great Lakes: support for the “Enemy Release Hypothesis” // J. Great Lakes Res. 2008. Vol. 34. P. 23–35.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae, Teleostei): evidence for new cryptic species // Biological Journal of the Linnean Society. 2009. Vol. 96. P. 664–684.
- Slynko Yu., Korneva L., Rivier I., Papchenkov V., Scherbina G., Orlova M., Therriault T. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Invasive aquatic species of Europe – distribution, impact and management. London: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 399–411.
- Slynko Yu.V., Lapushkina E.E. Genetic strategies of range expansion of pelagic fish in the riverine ecosystem // Invasion of alien species in Holarctic. Proceedings of U.S. – Russia workshops. Borok, Russian Academy of Sciences. 2003. P. 554–560.
- Tyutin A.V. New examples of parasites exchanges between alien and aboriginal fish species in the ecosystem of Upper Volga (Russia) // Invasion of alien species in Holarctic. Proceedings of U.S. – Russia workshops. Borok, Russian Academy of Sciences. 2003. P. 561–565.
- 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, № 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091.

PARASITES OF ALIEN AQUATIC ANIMALS IN THE UPPER VOLGA BASIN

© 2012 Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N.

Institution of the Russian Academy of Sciences Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742,
Borok, Yaroslavl Region, Russia; tyutin@ibiw.yaroslavl.ru

The climate warming has provided ideal conditions for the range expansion of many southern Ponto-Caspian fish and mollusks through the Caspian-Volga-Baltic “invasion corridor”. Some parasites can be used as “biological tags” of migration activity and genetic similarity of new host populations in the Middle and Upper Volga. This study shows a low biodiversity of parasites even in the most common estuarial invaders sampled from the northern reservoirs, such as the Ponto-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (16 species), tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (19 species), round goby *Neogobius (=Apollonia) melanostomus* (14 species). During 2000–2010, only a few examples of increase in incidence (up to 80–100%) and abundance indices approximating to epizootic levels were registered for some non-specific parasites. Those included the following: three peritricha ciliates *Epistilys lwoffii*, *Trichodina acuta* and *Ambiphrya ameiuri* on the gills of tubenose goby; the nematode *Contracoecum microcephalum* and the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* from the round goby; metacercariae of trematodes *Bucephalus polymorphus* and *Apophallus muehlingi* from the muscles of kilka. In some water bodies, a tendency to a decrease in incidence of *Bucephalus polymorphus* after partial replacement of zebra mussel *Dreissena polymorpha* (unique first intermediate host) with other alien species *D. bugensis* (quagga mussel) has appeared. High incidence of parthenites of *Apophallus muehlingi* in *Lithoglyphus naticoides* (the first intermediate host) was observed: up to 70% in the Upper Volga versus 34% in the Middle Volga. The effects of fish with considerable degree of muscle affection by both trematode species may differ by lowered mobility and ought to be more vulnerable prey for birds and carnivorous fishes.

Key words: range expansion, fish, mollusks, parasitefauna.