

ДИНАМИКА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ТРЕМАТОД В ДВУХ ПОСТОЯННЫХ ПОСЕЛЕНИЯХ ПОНТО-АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (С. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIDAE) НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

© 2022 Тютин А.В.^{а, *}, Медянцева Е.Н.^{а, **}, Морозова Д.А.^{а, b, ***}, Тютин В.А.^с

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

^б Дарвинский государственный природный биосферный заповедник,
Борок, Вологодская обл., 162723, Россия;

^с Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, 150003, Россия
e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **medyantseva@ibiw.ru; ***darya.a.morozova@gmail.com

Поступила в редакцию 05.03.2021. После доработки 19.08.2022. Принята к публикации 24.08.2022

Пресноводный брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) – один из наиболее успешных видов-вселенцев в водоёмах бассейна р. Волги. К числу негативных последствий его расселения следует отнести расширение ареала ряда видов трематод, некоторые из которых отличаются высокой патогенностью для рыб, рыбадных птиц и млекопитающих. Цель исследования – анализ особенностей формирования фауны трематод в поселениях *L. naticoides*, расположенных на северо-восточной границе ареала (Рыбинское водохранилище). Установлено, что формирование первого постоянного поселения *L. naticoides* произошло в 2005–2010 гг. на прибрежных мелководьях в нижней части Волжского плёса водохранилища. Быстрого расселения моллюска по всей акватории водоёма вне зоны действия относительно высокоминерализованной волжской воды не произошло. Однако, в 2011–2019 гг. отмечено формирование нового крупного поселения *L. naticoides* в верхнем участке Волжского плёса, который отличается большей проточностью. Относительно невысокая плотность взрослых особей в данных поселениях *L. naticoides* (до 50 экз./м²) даёт возможность реализации жизненных циклов не менее пяти видов трематод: *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). Встречаемость паразитов отдельных видов зависит от уровня режима водохранилища, но суммарная заражённость *L. naticoides* может превышать 90%. Для слабопроточного нижнего участка Волжского плёса характерно доминирование *P. markewitschi* и трематод рода *Apophallus*, для близкого к речному типу верхнего участка – *N. skrjabini* и *S. volgensis*. В перспективе можно ожидать натурализацию в Рыбинском водохранилище других видов трематод, ассоциированных с *L. naticoides* в пределах его ареала.

Ключевые слова: чужеродные виды, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, динамика поселений, паразиты, Trematoda, бассейн р. Волги.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-168-177

Введение

Расширение ареала понто-азовского брюхоногого переднежаберного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) в XIX и первой половине XX в. было связано с формированием в западной и центральной Европе сети крупных судоходных каналов. В настоящее время *L. naticoides* может считаться одним из наиболее успешных гидробионтов-вселенцев в бассейнах многих крупных европейских рек [Bij de Vaate et al., 2002; Panov et al., 2009; Yakovlev et al., 2010; Arbačiauskas

et al., 2011; Butkus et al., 2014]. Как правило, появление новых постоянных поселений *L. naticoides* приводит к быстрому расширению ареалов некоторых патогенных для рыб и рыбадных животных трематод, что повышает практическую значимость наблюдений за его расселением [Odening, 1970; Falniowski, 1987; Stanevičiūtė et al., 2008; Perova et al., 2018]. Известно, что этот реофильный моллюск предпочитает биотопы со слабозаиленными песчаными или каменистыми грунтами, поэтому его распределение в водоёме часто име-

ет мозаичный характер. Препятствиями для натурализации этого вида также могут быть неблагоприятный температурный режим, дефицит кислорода или недостаток кальция, необходимого для формирования раковины. На примере водоёмов Франции, где *L. naticoides* натурализовался только в восточной части страны, показано, что численность краевых популяций может испытывать значительные колебания, поскольку продолжительность жизни моллюсков в таких условиях не превышает 15 месяцев [Mouthon, 2007]. Массовая элиминация взрослых особей после первого нереста в возрасте 1+ отмечена и для бассейна р. Волга [Yakovlev et al., 2010].

На территории России *L. naticoides* включён в число наиболее опасных инвазионных видов гидробионтов [Самые опасные..., 2018]. В южную часть бассейна р. Волги моллюск был непреднамеренно интродуцирован после сооружения в 1952 г. Волго-Донского канала [Пирогов, 1972]. Однако интенсивное расселение *L. naticoides* на север по каскаду волжских водохранилищ началось только в 1990-х гг., на фоне значительного повышения среднегодовых значений температуры [Yakovlev et al., 2010]. Быстрое формирование новых поселений *L. naticoides* отмечали на участках водоёмов с антропогенно обеднённой местной фауной: в местах проведения берегоукрепительных работ, перегрузки и открытого хранения речного песка, портовых сооружений [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. Уже на начальных этапах расселения *L. naticoides* в низовьях р. Волги в 1970-х гг. было зарегистрировано формирование очагов гельминтозов, вызываемых некоторыми ассоциированными с этим видом трематодами [Ivanov, 2008]. К 1997 г. у *L. naticoides* были выявлены партениты не менее 13 видов трематод, точное систематическое положение большинства из которых ещё не выяснено [Бисерова, 2005, 2010]. Наиболее заметным было развитие очагов апофаллэза и россикотремоза, связанное с постепенным ростом численности популяций *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) и *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919). На стадии метацеркарии эти гельминты способны паразитировать у широкого

круга пресноводных рыб, а во взрослом состоянии патогенны для многих рыбацких птиц и млекопитающих. В дельте Волги, где на некоторых участках в годы с благоприятными погодными условиями численность *L. naticoides* возрастала до 1180 экз./м², высокую степень распространения этих разновидностей «чёрно-пятнистого» заболевания у рыб выявили уже при росте заражённости моллюсков партенитами с 0.1–0.3% до 2.1–15.0% [Ivanov, 2008]. К 1999 г. круг вторых промежуточных хозяев для *A. muehlingi* увеличился до 15 видов рыб (при встречаемости метацеркарий 20.0–100.0%), для *A.* (= *Rossicotrema*) *donicus* – до 5 видов (при встречаемости 62.4–73.4%). В отдельных участках дельты Волги заражённость моллюсков партенитами этих трематод превышала 90% [Бисерова, 2005]. При дальнейшем расселении *L. naticoides* в водохранилищах р. Волги достаточно успешным вселенцем оказалась трематода *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), паразитирующая на стадии метацеркарии у ракообразных отряда Amphipoda, а на стадии мариты – у широкого круга рыб [Zhokhov et al., 2006, 2019]. Однако даже в низовьях Волги максимальная заражённость моллюсков партенитами этого вида не превышала 11% [Бисерова, 2010].

К 2005 г. в ареал *L. naticoides* вошли водохранилища Средней Волги, что привело к синхронному расширению ареалов пяти видов трематод: *A. muehlingi*, *A.* (= *Rossicotrema*) *donicus*, *N. skrjabini*, *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947 [Tyutin, Slynko, 2010]. Практически сразу произошло расселение *L. naticoides* и натурализация некоторых ассоциированных с ним трематод в водохранилищах Верхней Волги [Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Izvekova, Tyutin, 2011; Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Perova et al., 2018]. В Ивановском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах метацеркарии рода *Apophallus* были отмечены у рыб уже в 2004–2005 гг. В 2015 г. зарегистрировано появление этих трематод в популяции *L. naticoides* в Угличском вдхр. [Perova et al., 2018]. Следует отметить, что для поселений относительно теплолюбивого и реофильного *L. naticoides* на северо-восточной границе

ареала характерны неравномерное распределение в акваториях водоёмов и относительно невысокая плотность поселений. Максимальная численность этого моллюска, выявленная на некоторых участках Угличского вдхр., не превысила 200–520 экз./м².

По нашему мнению, наибольший интерес представляет исследование самой северной постоянной популяции *L. naticoides*, сформировавшейся в Рыбинском вдхр. Этот крупный озеровидный водоём был создан в 1941–1947 гг. и отличается большим разнообразием биотопов [The river Volga..., 1979]. При нормальном подпорном уровне (отметка 102.0 м БС) площадь водного зеркала достигает 4550 км², протяжённость сложной береговой линии составляет 2.47 тыс. км. Значительную часть его дна занимают песчаные отложения. Наблюдающаяся в последние десятилетия тенденция к снижению уровня антропогенного загрязнения водохранилища создаёт хорошие предпосылки для успешного развития гельминтов со сложными циклами развития [Тютин и др., 2019].

Цель исследования – анализ общих закономерностей и особенностей формирования фауны трематод в поселениях *L. naticoides*, расположенных на границе ареала.

Материал и методы

Для описания начального этапа формирования паразитофауны *L. naticoides* использованы частично опубликованные ранее результаты исследования проб моллюсков, собранных в 2005–2010 гг. в нижней части Волжского плёса Рыбинского вдхр. [Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. Новые данные по этому поселению *L. naticoides* получены при исследовании выборок особей, собранных летом 2011 г. (координаты географического центра поселения – 58°06' с. ш., 38°41' в. д.). Впервые исследованы выборки моллюсков из нового крупного поселения *L. naticoides*, собранные в летние месяцы 2011 г. и 2019 г. в верхней части Волжского плёса водохранилища (примерные координаты географического центра поселения – 57°47' с. ш., 38°28' в. д.). Исследовали взрослых особей с высотой раковины 4.0–9.0 мм (всего 1069 экз.). Отдельно дано

описание небольшой выборки *L. naticoides*, собранной в конце сентября 2020 г. в верхней части Волжского плёса (n = 43). Из-за небольшого объёма и не совпадения сроков сбора она не пригодна для корректного статистического сравнения с другими пробами, но даёт представление о влиянии трематод на выживаемость *L. naticoides* в посленерестовый период.

Сбор и исследование проб проводили по стандартным методикам, использованным ранее [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. Оценку плотности поселений *L. naticoides* проводили путём прямого подсчёта. Уровень заражённости моллюсков оценивали по эмиссии церкарий из живых моллюсков или по наличию партенит при вскрытии. Поскольку на стадии редии и церкарии дифференцировка трематод из рода *Apophallus* затруднена, для уточнения степени распространения *A. muehlingi* и *A. (=Rossicotrema) donicus*, дополнительно было проведено исследование метацеркарий из молоди трёх массовых видов рыб, отловленной в 2019 г. в месте сбора гидробиологических проб. Всего методом неполных гельминтологических вскрытий исследовано 85 экз. сеголетков речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 с длиной тела до конца чешуйного покрова 35–75 мм, 16 экз. сеголетков тупоносого бычка *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1937) с длиной тела 16–30 мм и 6 экз. сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) с длиной тела 28–43 мм. Для сравнения использованы результаты выполненного ранее паразитологического исследования других видов рыб из пелагических тралов в акватории Волжского плёса водохранилища [Tyutin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018].

При работе использовали световые микроскопы МБС-9, МБС-10, МБИ-3. Обработка результатов выполнена по стандартным методикам [Sokal, Rohlf, 1995; Bush et al., 1997]. В качестве основного показателя использовали встречаемость паразитов в выборках моллюсков (доля заражённых особей с расчётом стандартной статистической ошибки, P±SE). Принимая во внимание относительно небольшие объёмы выборок, оценку достоверности различий между ними проводили по χ^2 -кри-

терию Пирсона (хи-квадрат) на уровне значимости $p < 0.05$ и менее. Расчёты значений критерия выполнены с учётом Yates-коррекции. При анализе данных использованы возможности программных пакетов STATISTICA 6.0 и Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

За всё время проведения исследований в литорали Рыбинского вдхр. не было выявлено точек с экстремально высокой плотностью поселений *L. naticoides*. Как правило, в местах сбора проб в прибрежье Волжского плёса средняя численность взрослых особей моллюска составляла около 40 экз./м², слабо варьируя от 30 экз./м² до 50 экз./м². По нашим наблюдениям, натурализация *L. naticoides* в Рыбинском вдхр. произошла не позднее 2005 г. в отличающейся наличием больших мелководных (< 2 м) участков нижней части Волжского плёса вблизи г. Рыбинска. В 2006–2008 гг. здесь регистрировали рост числа небольших локальных поселений моллюска, которые в 2009–2011 гг. слились в крупное постоянное поселение. К этому времени плотность взрослых особей *L. naticoides* (до 50 экз./м² в прибрежной зоне) и площадь, занимаемая поселением, оказались достаточными для реализации жизненных циклов пяти видов трематод (табл. 1). Наиболее благоприятными условия оказались для быстрого роста численности *A. muehlingi* и *A. donicus*. Однако в данном случае необходимо отметить статистически достоверные межгодовые различия в значениях встречаемости редий с церкариями

этого рода. Заражённость *L. naticoides* была минимальной на фоне относительно низкого уровня водохранилища и повышенных значений температуры воды (> 25 °С) в летние месяцы 2010 г. В 2011 г. численность *Apophallus* spp. практически восстановилась.

В условиях нижней части Волжского плёса для редий с церкариями *P. markewitschi* и спороцист с короткохвостыми церкариями *N. skrjabini* отмечены относительно низкие значения встречаемости со статистически не достоверными межгодовыми различиями. В то же время к 2011 г. заметное место в сообществе трематод занял вид *S. volgensis*. Учитывая, что возраста 2+ могут достигать только отдельные особи *L. naticoides*, межгодовые колебания встречаемости трематод не столь велики, как можно было ожидать. Небольшие размеры гонад и пищеварительной железы *L. naticoides* препятствуют полноценному развитию микрогемипопуляций партенит двух или более видов, поэтому случаи смешанного заражения (*Apophallus*+*Parasymphylodora*) были отмечены только у единичных экземпляров. Примечательно, что сходное по структуре сообщества трематод и плотности поселение *L. naticoides* было ранее описано в средневолжском Чебоксарском вдхр. В 2005 г., вблизи устья р. Ока, в выборке моллюсков с высотой раковины 5.0–9.0 мм (n=110) были зарегистрированы партениты тех же видов с близкими значениями встречаемости: *Apophallus* spp. (34.5%), *P. markewitschi* (15.5%), *N. skrjabini* (1.8%), *S. volgensis* (3.6%) [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013].

Таблица 1. Межгодовые различия встречаемости (P±SE, %) партенит трематод в выборках *Lithoglyphus naticoides* из нижней части Волжского плёса Рыбинского водохранилища

Вид трематод	Период сбора проб и объём выборок моллюсков			Достоверность различий
	2009 г., июль – август, n=223	2010 г., август, n=163	2011 г., июль – август, n=238	
<i>Apophallus</i> spp.	63.68±3.22	10.43±2.39	47.48±3.24	$\chi^2=110.9504$, $p<0.00001^*$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	12.11±2.18	7.98±2.12	11.34±2.2	$\chi^2=1.8257$, $p>0.4013$
<i>Nicolla skrjabini</i>	0.45±0.45	0.61±0.61	0.42±0.42	$\chi^2=0.0832$, $p>0.9592$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	0	1.84±1.05	5.46±1.47	–

Примечание. n – число исследованных моллюсков, экз. * – различия P±SE статистически достоверны на высоком уровне значимости ($p < 0.01$). «–» – недостаточный объём данных для статистической обработки.

Быстрого расселения моллюска по всей акватории Рыбинского вдхр. вне зоны действия относительно высокоминерализованной волжской воды не произошло. Однако в пределах Волжского плёса в 2011–2019 гг. наблюдали существенное увеличение зоны распространения *L. naticoides*, и смещение очагов некоторых гельминтозов в более проточный верхний участок, близкий по гидрологическим характеристикам к речному типу. Уже к лету 2011 г. в прибрежной зоне верхнего участка Волжского плёса у г. Мышкин сформировалось достаточно крупное поселение *L. naticoides*, удалённое от первого примерно на 80 км. При близких значениях численности моллюсков в данных поселениях (около 40 экз./м²) структура сообществ трематод отличалась (табл. 2). При одинаковом видовом составе паразитов на начальном этапе формирования сообщества трематод в условиях речного участка плёса доминировала *N. skrjabini*. В 2011 г. встречаемость её партенит в поселении *L. naticoides* около г. Мышкин была статистически достоверно выше по сравнению с нижним участком плёса ($\chi^2=200.6365$, $p<0.00001$). При этом встречаемость *Apophallus* spp. оказалась на порядок ниже ($\chi^2=47.2193$, $p<0.00001$). Отсутствовали статистические различия по заражённости речными *P. markewitschi* ($\chi^2=1.9514$, $p>0.1624$) и спороцистами *S. volgensis* ($\chi^2=0.011$, $p>0.9179$). Следует отметить, что из общего объёма выборки ($n=102$) только у 7 особей не были выявлены партениты трематод. Суммарная заражённость моллюсков составила

93.14±2.50%. У 4 экз. обнаружено смешанное заражение *Nicolla+Parasymphylodora*, у 5 экз. одновременно присутствовали спороцисты *Nicolla+Sanguinicola*. Все случаи смешанного заражения зарегистрированы у особей <6.9 мм, что свидетельствует о низкой выживаемости таких моллюсков.

Вероятно, структуру сообщества трематод, сформировавшуюся в этом поселении к 2019 г., уже можно рассматривать как характерную именно для речных участков верхневолжских водохранилищ. Некоторое влияние на численность доминирующих видов могло оказать проведение в 2013–2014 гг. масштабных берегоукрепительных работ при создании городской набережной у г. Мышкин, которые могли изменить условия для реализации жизненных циклов трематод. В наименьшей степени это затронуло виды гельминтов, церкарии которых способны к активному плаванию. При сохранении плотности поселения *L. naticoides* на том же уровне, к 2019 г. показатели встречаемости партенит статистически значимо снизились в 3–4 раза у *P. markewitschi* и *N. skrjabini* и выросли в 3–6 раз у *Apophallus* spp. и *S. volgensis*. Хотя большинство спороцист, отнесенных нами к роду *Sanguinicola*, в *L. naticoides* имеет форму близкую к сферической, заметный рост встречаемости фуркоцеркарий позволяет предположить, что некоторые случаи заражения могут быть связаны с развитием *S. armata* Plehn, 1905 или *S. inermis* Plehn, 1905. В 2019 г. зарегистрирован только один случай смешанного заражения *Nicolla+Sanguinicola* у особи

Таблица 2. Межгодовые различия встречаемости ($P\pm SE$, %) партенит трематод в выборках *Lithoglyphus naticoides* из верхней части Волжского плёса Рыбинского водохранилища

Вид трематод	Период сбора проб и объём выборок моллюсков		Достоверность различий
	2011 г., июль, $n=102$	2019 г., июнь – август, $n=343$	
<i>Apophallus</i> spp.	7.84±2.66	23.62±2.29	$\chi^2=11.2574$, $P<0.0008^*$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	17.65±3.77	5.54±1.24	$\chi^2=13.5721$, $p<0.0003^*$
<i>Nicolla skrjabini</i>	69.61±4.55	18.37±2.09	$\chi^2=95.6683$, $p<0.00001^*$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	5.88±2.33	35.28±2.58	$\chi^2=31.8831$, $p<0.00001^*$

Примечание. Обозначения, как в таблице 1.

с высотой раковины 5.5 мм. По сравнению с 2011 г. доля незаражённых моллюсков была выше и варьировала от 10.71±2.39% в июне до 22.86±3.17% в августе.

Следует отметить, что в норме в летние месяцы соотношение размерных групп мелких (4.0–6.9 мм) и крупных (7.0–9.0 мм) особей в популяции *L. naticoides* Рыбинского вдхр. варьирует в небольшом диапазоне (от 1.2 до 1.5). В осенней пробе моллюсков, собранной в 2020 г. в верхней части Волжского плёса, пропорция была обратной (0.43) при суммарной заражённости 97.67±2.30%. Вероятно, это связано с массовой миграцией мелких моллюсков от уреза воды при сезонном снижении температуры. Как следствие, значения встречаемости трематод существенно отличались от характерных для летних проб моллюсков: *Apophalls* spp. (69.77±7.01%), *P. markewitschi* (13.95±5.28%), *N. skrjabini* (9.31±4.43%), *S. volgensis* (6.98±3.88%). Единственный случай смешанного заражения *Apophalls*+*Parasymphylodora* выявлен у особи с высотой раковины 7.5 мм. По нашему мнению, это свидетельствует об относительно низкой патогенности для хозяина партенит *Apophalls* spp. и *P. markewitschi*, по сравнению с *N. skrjabini* и *S. volgensis*.

При сравнении инвазионного потенциала *A. muehlingi* и *A. donicus* по литературным данным, можно отметить, что первый вид должен иметь заметное преимущество. Более успешному распространению *A. muehlingi* может способствовать не только более широкий круг вторых промежуточных хозяев, включающий практически любые виды карповых рыб, но и более широкий круг известных дефинитивных хозяев, способных совершать протяжённые миграции [Odening, 1970; Бисерова, 2005; Ivanov, 2008; Yakovleva et al., 2016]. В Волжском плёсе Рыбинского вдхр. метацеркарии *A. muehlingi* массово встречались уже к 2011 г. у отловленных пелагическими травами взрослых особей уклейки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) (до 16.7%), синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) (до 12.0%), плотвы *R. rutilus* (0.5%), чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) (1%), черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840 (0.4–1.3%) [Tyu-

tin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018]. Для *A. donicus* ранее был отмечен только факт натурализации – по единичным находкам метацеркарий у речного окуня *P. fluviatilis* и тупонозого бычка *P. semilunaris*. Исследование молоди этих рыб, выловленной в 2019 г. в границах поселения *L. naticoides*, свидетельствует о существенном росте численности популяции *A. donicus*. Заражённость сеголетков окуня составила 96.47±2.01%, при интенсивности инвазии 3–215 экз. и индексе обилия 63.35±5.96 экз. Сеголетки тупонозого бычка проявляют устойчивость к заражению этим паразитом: только у одной особи обнаружено две метацеркарии *A. donicus*. В то же время бычок играет значительную роль в поддержании численности *N. skrjabini*. Встречаемость у него мариит данного вида составила 68.75±11.59% при интенсивности инвазии 2–31 экз. и индексе обилия 6.19±2.08 экз. Напротив, у сеголетков окуня они были найдены только у двух особей с интенсивностью инвазии 1–2 экз. Метацеркарии *A. muehlingi* были обнаружены только у трёх из шести исследованных сеголетков плотвы с низкой интенсивностью инвазии (1–19 экз.).

Следует отметить, что по сравнению с численностью популяций рыб общая численность популяции *L. naticoides* в Рыбинском вдхр. невелика. Как следствие, суммарная заражённость *L. naticoides* партенитами трематод в близкие к климатической норме годы может достигать высоких значений. Отмеченные нами значительные различия в показателях заражённости моллюсков в двух достаточно близко расположенных поселениях, как и существенные межгодовые колебания численности отдельных видов трематод, в значительной степени связаны с небольшой продолжительностью жизни *L. naticoides*. Структуру сообщества трематод, выявленную в нижнем участке Волжского плёса Рыбинского вдхр., можно считать наиболее типичной для крупных водоёмов с достаточно высокой численностью рыбающих птиц. По литературным данным, в водохранилище на р. Неман (Литва) у литоглифа были выявлены партениты не менее восьми видов трематод, хотя их общая встречаемость не превысила 30% [Stanevičiūtė et al., 2008]. При этом

встречаемость *A. muehlingi* (доминирующий вид) составила всего 18.77%. Ещё ниже была встречаемость завершающих развитие в рыбах *N. skrjabini* (0.05%) и *Sanguinicola* sp. (2.81%). У отдельных особей (0.05–3.87%) в прибалтийских поселениях *L. naticoides* были также зарегистрированы партениты с церкариями *Palaeorchis* sp., *Notocotylus* sp., *Echinochasmus* sp., *Xiphidiocercaria* sp. I, *Xiphidiocercaria* sp. II. Из 688 заражённых особей *L. naticoides* только у 4 экз. было отмечено смешанное заражение партенитами двух видов: *Apophallus*+*Sanguinicola*, *Apophallus*+*Nicola*, *Palaeorchis*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Xiphidiocercaria*. Доминирование партенит *Apophallus* spp. характерно и для дельты р. Волги. Их встречаемость после формирования очагов апофаллёза и россикотремоза в разные годы может варьировать от 8.1 до 55.6%, а *N. skrjabini* – от 3.0 до 5.0% [Бисерова, 2005, 2010]. При этом в результате многолетних исследований выявлено всего несколько случаев смешанного заражения партенитами двух видов *Sanguinicola* spp.+*Apophallus* spp.

Негативный эффект от вселения *L. naticoides* в Рыбинское вдхр. снижен из-за отсутствия крупных поселений этого вида в глубоководной зоне Волжского плёса и в других плёсах водоёма. Первое может быть связано с неблагоприятным кислородным режимом в придонном слое воды в зимний период. Причины, по которым *L. naticoides* не сформировал крупные постоянные поселения в более северных участках Рыбинского вдхр. и не продвинулся дальше по Волго-Балтийскому судоходному пути, не ясны. Возможно, для молодых особей *L. naticoides*, развивающихся в коконах на поверхности раковин взрослых моллюсков, требуется более высокое содержание катионов (например – кальция) или более оптимальное их соотношение, чем в относительно слабоминерализованной воде северных водоёмов. Взрослые особи *L. naticoides* из популяции Рыбинского вдхр. способны сохранять подвижность и жизнеспособность в воде с относительно низким содержанием катионов, что не препятствует их расселению [Martemyanov, 2013].

В целом, потенциал адаптации *L. naticoides* к обитанию в зарегулированных водоёмах

можно оценить как относительно высокий. Это подтверждается, в частности, натурализацией данного вида в азиатской части России – в Бухтарминском водохранилище на р. Иртыш [Yanygina, 2016]. По результатам исследования поселений *L. naticoides* в средневожском Куйбышевском вдхр., он способен обитать фактически во всех типах биотопов с разными типами грунтов [Yakovlev et al., 2010]. При этом его встречаемость в гидробиологических пробах, собранных на прибрежном мелководье Куйбышевского вдхр. с глубиной менее 1.5 м, обычно не превышает 23.1% при численности 18.1 экз./м², но в условиях защищённого от ветра и волн залива этот показатель может повышаться до 346.8 экз./м². Частота встречаемости *L. naticoides* в удаленных от берега участках этого водоёма с глубинами до 15 м находится в пределах 39.6–46.7% при средней численности от 158.5 экз./м² до 168.4 экз./м² и максимальной плотности 1739.2 экз./м². Повышение численности *L. naticoides* в Рыбинском вдхр. до таких значений может существенно ухудшить паразитологическую ситуацию. Все пять выявленных в популяции *L. naticoides* из этого водоёма трематод, вероятно, могут быть отнесены к числу видов, свободноживущие стадии которых (мирацидий и церкария) устойчивы к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды. Учитывая снижение антропогенного загрязнения Рыбинского вдхр. [Тютин и др., 2019], при повышении среднегодовых значений температуры нельзя исключать появление в водохранилище других видов трематод, ассоциированных с *L. naticoides* в других частях его ареала.

Заключение

Результаты проведённого исследования не противоречат наблюдениям, выполненным ранее. Расселению моллюска *L. naticoides* за пределами исходной зоны обитания (низовья рек Черноморско-Азовского бассейна) способствует судоходство, поэтому новые поселения этого вида нередко формируются вблизи портовых сооружений, а также в местах проведения берегоукрепительных работ, перегрузки и открытого хранения речного песка.

В целом, фауна трематод краевой популяции *L. naticoides* из Рыбинского вдхр. остаётся относительно бедной. Своёобразным индикатором появления постоянного поселения *L. naticoides* может служить регистрация у местных рыб вызывающих «чёрно-пятнистое» заболевание метацеркарий трематод *A. muehlingi* и *A. (=Rossicotrema) donicum*, мариты которых развиваются в кишечнике рыбоядных птиц и млекопитающих. Кроме них доминирующее положение в сообществе трематод иногда могут занимать *N. skrjabini* и *S. volgensis*. Встречаемость *P. markewitschi* обычно не столь высока и относительно слабо варьирует по годам. Перечисленные виды трематод можно включить в число наиболее эврибионтных паразитов *L. naticoides*, ассоциированных с моллюском в пределах его ареала.

Поскольку небольшие размеры *L. naticoides* препятствуют одновременному развитию партенит двух или более видов, быстрый рост численности одного вида трематод приводит к снижению встречаемости других сопутствующих видов. Вероятно, при монозаражении у всех выявленных видов трематод отношения с первым промежуточным хозяином редко переходят в состояние выраженного антагонизма. Как следствие, высокий уровень заражённости *L. naticoides* не приводит к заметному сокращению его численности в Рыбинском вдхр.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания РФ (№ 121051100109-1, № 121051100100-8).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Бисерова Л.И. Трематоды *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН, 2005. 25 с.
- Бисерова Л.И. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов // Труды ВНИРО. 2010. Т. 148. С. 137–141.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Тютин А.В., Кияшко В.И. Паразиты рыб // В кн.: Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: РАН, Ин-т биологии внутр. вод, 2018. С. 294–297.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала обитания трематоды *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2. Приложение. С. 41–46.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Гремячих В.А., Комов В.Т. Паразито-хозяйственные отношения в системе плероцеркоиды *Ligula intestinalis* (L.) (Cestoda: Pseudophyllidea) – карповые рыбы и особенности аккумуляции ртути в мускулатуре заражённых хозяев // Паразитология. 2019. Т. 53. № 3. С. 241–250. DOI: 10.1134/S0031184719030062
- Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S., Rakauskas V. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystem. 2011. Vol. 402. P. 1201–1218. DOI: 10.1051/kmae/2011075
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174. DOI: 10.1139/F02-098
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // The Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. No. 4. P. 575–583. DOI: 10.2307/3284227
- Butkus R., Šidagytė E., Rakauskas V., Arbačiauskas K. Distribution and current status of nonindigenous mollusc species in Lithuanian inland waters // Aquatic Invasions. 2014. Vol. 9. No. 1. P. 95–103. DOI: 10.3391/ai.2014.9.1.08
- Falniowski A. Hydrobioidea of Poland (Prosobranchia: Gastropoda) // Folia Malacologica. 1987. Vol. 1. No. 1. P. 11–122. DOI: 10.12657/folmal.001.001
- Ivanov V.M. Genesis of epizootics involving introduced species of helminths, mammals and mollusks // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39. No. 2. P. 136–139. DOI: 10.1007/s11184-008-2010-8

- Izvekova G.I., Tyutin A.V. Occurrence of partenites in mollusks and the influence that metacercaria of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) and *Posthodiplostomum cuticola* (Nordmann, 1832) has on some biochemical parameters in fish // *Inland Water Biology*. 2011. Vol. 4. No. 3. P. 367–372. DOI: 10.1134/S1995082911030114.
- Martemyanov V.I. Threshold cation concentrations in water determining the range limits of alien gastropod mollusk *Lithoglyphus naticoides* in the Rybinsk Reservoir // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 60–67. DOI: 10.1134/S2075111713010074.
- Mouthon J. *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda: Prosobranchia): distribution in France, population dynamics and life cycle in the Saône river at Lyon (France) // *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*. 2007. Vol. 43. No. 1. P. 53–59. DOI: 10.1051/limn:2007027.
- Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin // *Zeitschrift für Parasitenkunde*. 1970. Vol. 33. P. 194–210. DOI: 10.1007/BF00259490
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V.P., Son M.O. Assessing the risk of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2009. Vol. 5. No. 1. P. 110–126. DOI: 10.1897/IEAM_2008-034.1
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V. Expansion of the range of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the Upper Volga // *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11. No. 2. P. 234–235. DOI: 10.1134/S1995082918020165
- Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry. The principals and practice of statistics in biological research*. N.Y.: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
- Stanevičiūtė G., Petkevičiūtė R., Kiselienė V. Digenean parasites in prosobranch snail *Lithoglyphus naticoides* population with the morphological description of *Echinostomum* sp. cercaria // *Ekologija*. 2008. Vol. 54. No. 4. P. 251–255. DOI: 10.2478/v10055-008-0037-6.
- The river Volga and its life / Edited by F.D. Mordukhai-Boltovskoi. Hague; Boston; London: Springer, 1979. 473 p. DOI: 10.1002/iroh.19800650315.
- Tyutin A.V., Izvekova G.I. Infections of mollusks and fish by the trematode *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) and its interrelations with intermediate hosts // *Inland Water Biology*. 2013. Vol. 6. No 1. P. 52–56. DOI: 10.1134/S1995082912030157.
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper Volga basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. Vol. 1. No. 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 54–59. DOI: 10.1134/S2075111713010098.
- Yakovlev V.A., Akhmetzyanova N.S., Yakovleva A.V. Distributional patterns and size-weight parameters of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper reach of the Kuibyshev Reservoir // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. Vol. 1. No. 4. P. 313–322. DOI: 10.1134/S2075111710040090.
- Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. The first finding of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), Lühe, 1909 (Trematoda, Heterophyidae) in Karelia // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 200–204. DOI: 10.1134/s2075111716020144.
- Yanygina L.V. Regional features of alien macroinvertebrate invasion into the water ecosystems of the Ob River basin // *Contemporary Problems of Ecology*. 2016. Vol. 9. No. 3. P. 384–390. DOI: 10.1134/S1995425516030161
- Zhokhov A.E., Molodozhnikova N.M., Pugacheva M.N. Dispersal of invading trematodes *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) and *Plagioporus skrjabini* Kowal, 1951 (Trematoda: Opecoelidae) in the Volga // *Russian Journal of Ecology*. 2006. Vol. 37. No. 5. P. 363–365. DOI: 10.1134/S1067413606050110.
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. Alien parasite species of the fish in the Volga River basin: a review of data on the species number and distribution // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10. No. 2. P. 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140

THE DYNAMICS OF TREMATODE PREVALENCE IN TWO PERMANENT SETTLEMENTS OF THE PONTO-AZOV MOLLUSK *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (C. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIIDAE) AT THE NORTH-EASTERN BORDER OF ITS RANGE

© 2022 Tyutin A.V.^{a,*}, Medyantseva E.N.^{a,**}, Morozova D.A.^{a,b,***}, Tyutin V.A.^c

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences,
Borok, 152742, Russia;

^b Darwin State Biosphere Nature Reserve, Borok, 162723, Russia;

^c P.G. Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl 150003, Russia;

e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **medyantseva@ibiw.ru; ***darya.a.morozova@gmail.com

The freshwater gastropod mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) is one of the most successful invasive species in waterbodies of the Volga River basin. One of the negative consequences of its spread is range expansion of trematode species, some of which are highly pathogenic for fish, fish-eating birds and mammals. The aim of this study is to analyze the formation features of the trematode fauna in settlements of *L. naticoides* at the north-eastern border of its range (the Rybinsk Reservoir). It is found that the formation of the first permanent settlement of *L. naticoides* took place in 2005–2010 in coastal shallow waters in the lower part of the Volga reach of the reservoir. There was no rapid spread of the mollusk throughout the entire water area of the reservoir outside the Volga reach zone with a relatively high mineral content of water. However, in 2011–2019, the formation of a new large settlement of *L. naticoides* was recorded in the upper part of the Volga reach characterized by faster flow. A relatively low density of mature individuals in the settlements of *L. naticoides* (up to 50 ind./m²) makes it possible for at least five trematode species to complete their life cycle: *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). The prevalence of parthenitae of certain species depends on the reservoir water level regime but the overall infection of *L. naticoides* can exceed 90%. The slow-flowing lower part of the Volga reach is characterized by the dominance of *P. markewitschi* and trematodes of the genus *Apophallus*, but *N. skrjabini* and *S. volgensis* dominate in the upper section, which is close to the river type. In the future in the Rybinsk Reservoir, we can expect naturalization of other trematode species associated with *L. naticoides* within its range.

Key words: alien species, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, settlement dynamics, parasites, Trematoda, Volga River basin.