

# ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ТРЕМАТОД В КРУПНОМ ПОСЕЛЕНИИ ПОНТО-АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (С. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО УЧАСТКА УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)

© 2023 Тютин А.В.<sup>а, \*</sup>, Морозова Д.А.<sup>а, b, \*\*</sup>, Пряничникова Е.Г.<sup>а, \*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 152742, Россия

<sup>б</sup> Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, Борок, 162723, Россия

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

Поступила в редакцию 04.04.2022. После доработки 30.04.2023. Принята к публикации 18.05.2023

Понто-азовский брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) натурализовался в Угличском водохранилище относительно недавно (в 2013–2015 гг.). Основная задача данного исследования – сравнительный анализ видового разнообразия и структуры сообществ трематод в условиях разных биотопов, занятых *L. naticoides* после завершения начального периода расселения в сложном по гидрологическому режиму верхнем участке этого водоёма (ниже г. Дубна). Примерные координаты географического центра сформировавшегося здесь крупного поселения *L. naticoides* – 56°53' с. ш., 37°25' в. д. К 2019–2021 гг. средняя плотность особей в данном поселении достигла стабильно высокого значения (~450 экз./м<sup>2</sup>) и не имеет заметных межгодовых колебаний. Судя по вариабельности максимальной высоты раковины у взрослых половозрелых особей *L. naticoides*, даже в пределах одного поселения степень оптимальности условий обитания для этого моллюска существенно отличается (в разных биотопах). В сравнительном аспекте рассмотрены данные по двум точкам сбора гидробиологических проб: в открытой части водохранилища и в устье крупного притока – р. Дубна. Показано, что в обеих точках видовой состав трематод у *L. naticoides* сходен и включает, в частности, партениты *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrot, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928). Однако в выборке моллюсков из устья р. Дубна, где преобладали сравнительно мелкие особи, не были обнаружены партениты *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), доминирующие у *L. naticoides* в открытой части водохранилища. В устье р. Дубна, по сравнению с точкой сбора в открытой части водохранилища, значительно ниже оказался и уровень заражённости партенитами других видов трематод: *N. skrjabini* и *P. markewitschi* – в 7 раз, *Apophallus* spp. – в 8 раз, *Xiphidiocercaria* sp. – в 13 раз. Соотношение самцов и самок среди половозрелых особей *L. naticoides* было близким к обычной для многих пресноводных моллюсков пропорции 1:1. В целом, высокие значения встречаемости (the infection prevalence – доля заражённых особей в выборке хозяина P±SE, %) у *L. naticoides* из открытой части водохранилища свидетельствуют о наличии предпосылок для развития крупных очагов гельминтозов: *Xiphidiocercaria* sp. (9.16±2.52%), *Apophallus* spp. (11.45±2.78%), *P. markewitschi* (7.63±2.32%), *N. skrjabini* (7.63±2.32%), *S. volgensis* (63.36±4.21%). В то же время, судя по полученным данным, дальнейшее расселение *L. naticoides* по некоторым притокам водохранилищ бассейна Верхней Волги может не иметь столь серьёзных паразитологических последствий.

**Ключевые слова:** чужеродные виды, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, паразиты, Trematoda, Угличское водохранилище, бассейн Верхней Волги.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-213-224

## Введение

В настоящее время понто-азовский пресноводный переднежаберный моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) входит в число наиболее успешных гастропод-вселенцев для бассейнов многих крупных рек Европы [Bij de Vaate et al., 2002;

Mouthon, 2007; Panov et al., 2009; Бисерова, 2010; Tyutin, Slynko, 2010; Yakovlev et al., 2010; Butkus et al., 2014; Perova et al., 2018; Petkevičiūtė et al., 2020; Tyutin et al., 2022]. Однако инвазивные популяции *L. naticoides* на начальных этапах его натурализации за пределами исходного ареала в Европе (в XIX в. и

первой половине XX в.) детально изучались редко. В водоёмах Западной и Центральной Европы, исследователи, как правило, имели дело с уже полностью сформировавшимися постоянными поселениями этого моллюска. Относительно подробно исследованы некоторые популяции *L. naticoides* в Германии [Odening, 1970], Польше [Falniowski, 1987], Нидерландах [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990; Bij de Vaate et al., 2002], Франции [Mouthon, 2007], Литве [Stanevičiūtė et al., 2008; Butkus et al., 2014; Petkevičiūtė et al., 2020]. Можно отметить, что процесс расширения ареала *L. naticoides* явно ещё не закончен. Наряду с бассейнами рек Дунай и Днепр, во второй половине XX в. и начале XXI в. в число главных инвазионных коридоров для распространения *L. naticoides*, как и для некоторых других южных видов моллюсков, вошли водоёмы Азовско-Балтийского судоходного пути [Пирогов, 1972; Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Yakovlev et al., 2010; Tyutin et al., 2013; Perova et al., 2018]. Известен также, по крайней мере, один случай успешной натурализации при случайной интродукции этого вида в азиатской части России – Бухтарминское водохранилище (вдхр.), расположенное в верхнем течении р. Иртыш [Yanygina, 2016].

В связи с расширением ареалов ряда ассоциированных с *L. naticoides* трематод, некоторые из которых патогенны для рыб, рыбо-ядных птиц и млекопитающих, этот моллюск может быть отнесён к числу инвазионных видов, расселение которых приводит к негативным экономическим и экологическим последствиям [Panov et al., 2009; Самые опасные..., 2018; Zhokhov et al., 2019]. На фоне повышения среднегодовых значений температуры непреднамеренно интродуцированный в низовья Волги (через Волго-Донской канал) *L. naticoides* в 1970–2000-х гг. продвинулся вверх по системе волжских водохранилищ и к 2005 г. достиг самого северного в волжском каскаде Рыбинского вдхр. [Tyutin, Slynko, 2010]. Уже в 2005–2011 гг. в условиях прибрежного мелководья Волжского плёса этого наиболее крупного в регионе водохранилища у *L. naticoides* произошло формирование относительно устойчивого сообщества

трематод, включающего не менее пяти видов: *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947 [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2022]. Вероятно, столь успешной адаптации моллюска и его основных паразитов к новым условиям обитания способствовало то, что в 2000–2012 гг. в Рыбинском вдхр. с конца апреля по начало ноября (в течение всего вегетационного периода) температура воды была значительно выше климатической нормы [Структура и функционирование..., 2018]. В 2013–2019 гг. формирование близкого по видовому составу сообщества трематод было зарегистрировано при натурализации *L. naticoides* в расположенном выше по течению Угличском вдхр. [Perova et al., 2018; Tyutin, Medyantseva, 2021]. Плотность особей в поселениях *L. naticoides* в этот период не превышала 30–50 экз./м<sup>2</sup> для Рыбинского вдхр. и варьировала от 50 до 520 экз./м<sup>2</sup> (при средней биомассе от 0.42 г/м<sup>2</sup> до 41.10 г/м<sup>2</sup>) в разных участках Угличского вдхр. [Tyutin, Izvekova, 2013; Структура и функционирование..., 2018; Perova et al., 2018; Tyutin, Medyantseva, 2021]. Угличское вдхр., созданное в 1940 г., относится к водоёмам долинного типа и имеет протяжённость приблизительно 136 км [The river Volga..., 1979]. Из-за слабо изрезанной береговой линии площадь его водного зеркала невелика и составляет около 249 км<sup>2</sup>. При отсутствии больших мелководных зон для короткоциклового *L. naticoides* оказалась важна степень приспособленности к обитанию в русловых участках данного водоёма. Максимальная для бассейна Верхней Волги численность популяции *L. naticoides* (до 520 экз./м<sup>2</sup>) была зарегистрирована в 2015 г. в верхней части Угличского вдхр. (немного ниже г. Дубна), где моллюск адаптировался к обитанию на глубине до 9 м [Perova et al., 2018]. По нашему мнению, мониторинг этого поселения *L. naticoides* заслуживает особого внимания, так как помимо потенциально возможного дальнейшего роста численности популяции моллюска, даже при такой плотности велика вероятность его распространения

из этой точки в другие водоёмы региона. При этом *L. naticoides* может заселить не только биотопы с самыми оптимальными для него условиями обитания. В частности, в паразитологическом отношении представляет интерес изучение отдалённых последствий продвижения этого вселенца вверх по течению притоков верхневолжских водохранилищ.

Цель данного исследования – на примере верхнего участка Угличского вдхр. изучить основные особенности и оценить степень вариабельности процесса формирования сообществ трематод у *L. naticoides* в биотопах с разными экологическими условиями.

### Материалы и методы

Сбор проб был выполнен в первой декаде августа 2019 г. и второй декаде августа 2021 г. в верхней части Угличского вдхр. Примерные координаты географического центра исследуемого поселения *L. naticoides* – 56°53' с. ш., 37°25' в. д. Обработка проб, определение плотности (экз./м<sup>2</sup>) и биомассы (г/м<sup>2</sup>) моллюсков выполнены по стандартным методикам, использованным авторами ранее при изучении различных видов моллюсков-вселенцев [Tyutin et al., 2013; Perova et al., 2018]. В августе 2019 г. сбор проб выполнен в русловой части водохранилища (вблизи судового хода) с борта НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев» с помощью модифицированного дночерпателя ДАК-250 (с площадью захвата 0.025 м<sup>2</sup>). Сбор проб проведён на глубине 4 м, куда, безусловно, способны мигрировать моллюски и из более глубоководных биотопов (см. рис. «Карта-схема расположения точек сбора проб»). Тип грунта – заиленный песок, доминирующий тип растительности в данном биотопе – представители рода *Potamogeton*. Поскольку из-за существенных колебаний уровня воды в условиях Угличского вдхр. основная часть популяции *L. naticoides* сосредоточена именно в удалённой от берега открытой части водохранилища, в данной работе эта точка сбора проб рассматривается нами в качестве контрольной (точка № 1, 56°47'12" с. ш., 37°14'49" в. д.). В августе 2021 г. в пределах того же поселения выполнен сбор проб моллюсков в другом биотопе (точка сбора № 2, 56°46'56" с. ш., 37°14'35" в. д.), суще-

ственно отличающемся по экологическим условиям от первого (главным образом – большей проточностью и меньшей заиленностью субстрата). Сбор проб проведён недалеко от точки № 1 на русловом свале устьевого участка р. Дубна (зона подпора водохранилища на глубине до 3–4 м) с использованием ручной драги и модифицированного дночерпателя ДАК-100 (с площадью захвата 0.010 м<sup>2</sup>). Для последующего паразитологического исследования были отобраны все половозрелые особи *L. naticoides* (419 экз.) с высотой раковины не менее 4.0 мм: 131 экз. из точки сбора № 1 и 288 экз. из точки сбора № 2. При таком размере хозяина объём его гепатопанкреаса уже обеспечивает полноценное развитие микрогемипопуляций партенит большинства известных для *L. naticoides* видов трематод. Для уточнения развития на стадии метацеркарии трематоды *P. markewitschi* дополнительно были вскрыты несколько найденных в точке сбора № 2 взрослых особей моллюсков других видов: аборигенных представителей брюхоногих *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) (3 экз. с высотой раковины 7–9 мм) и *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) (7 экз., 8–17 мм), а также двустворчатых *Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758) (2 экз., 6–11 мм) и *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (10 экз., 11–17 мм).

Присутствие партенит трематод определяли по эмиссии церкарий или по факту обнаружения спороцист и редий при вскрытии хозяина. У всех особей *L. naticoides* измеряли высоту раковины, у части моллюсков (точка сбора № 2) при вскрытии определяли половую принадлежность. При работе использованы световые микроскопы МБС-9, МБС-10, МБИ-3. Обработка результатов выполнена с применением общепринятых методов [Sokal, Rohlf, 1995; Bush et al., 1997]. В качестве основного показателя использовали встречаемость паразитов в выборках моллюсков (the infection prevalence – доля заражённых особей с расчётом стандартной статистической ошибки  $P \pm SE$ , %). Принимая во внимание сравнительно небольшие объёмы выборок моллюсков, оценку достоверности различий между ними провели по непараметрическому  $\chi^2$ -критерию Пирсона (хи-квадрат) с учётом





**Рис.** Карта-схема расположения точек сбора проб. 1 – точка в русловом участке Угличского водохранилища. 2 – точка в устьевом участке р. Дубна.

Yates-коррекции. Все расчёты выполнены в программах STATISTICA-6.0 и Microsoft Excel.

### Результаты и обсуждение

С учётом изложенных в разделе «Введение» данных наших более ранних исследований, выполненных в 2013–2015 гг., начальный этап натурализации *L. naticoides* в верхней части Угличского вдхр. в настоящее время уже можно считать завершённым. Следует отметить, что в обеих сравниваемых точках сбора проб развитие сообщества гидробионтов находится под влиянием формирующего особый биоценоз двустворчатого моллюска *D. polymorpha*, популяции которого в верхневолжских водохранилищах широко распространены и часто достигают высокой плотности. Сравнительно глубоководная точка сбора проб № 1, рассматриваемая нами в качестве контрольной, судя по всему, до-

вольно корректно отражает общие тенденции в процессе формирования фауны трематод при быстром росте плотности поселения *L. naticoides* на заиленных песках с примесью ракушечника. В результате обработки количественных гидробиологических проб, собранных в данном биотопе, установлено, что средняя плотность в исследованном поселении *L. naticoides* слабо колеблется в разные годы и составляет ~450 экз./м<sup>2</sup> при биомассе ~40.45 г/м<sup>2</sup>. При этом выявлено, что в августе высота раковины особей этого вида в точке сбора № 1 может варьировать в широком диапазоне: от 2.5 до 9.0 мм. Для паразитологического исследования из нескольких взятых в этом биотопе с помощью дночерпателя проб бентоса были отобраны все достаточно крупные сегменты (с высотой раковины 4.0–6.9 мм) и двухлетки *L. naticoides* (с высотой раковины 7.0–9.0 мм). Соотношение числа особей этих размерно-возрастных групп в данной

выборке составило 2.64/1. На русловом свале в устье р. Дубна (точка сбора № 2) на заиленном песке выявлена столь же высокая численность *L. naticoides*. Однако для собранных здесь экземпляров характерны меньшие размеры раковины (от 0.8 до 7.1 мм), что только отчасти может быть объяснено меньшей глубиной отбора проб. Вероятно, условия обитания на русловом свале данного притока в целом менее благоприятны для этого моллюска из-за колебаний уровневого режима, более частых изменений скорости течения или менее выраженной заиленности субстрата. Следует отметить наличие в точке сбора № 2 большого числа очень мелких сеголетков *L. naticoides* с высотой раковины 0.8–1.5 мм. В отобранной для паразитологического исследования выборке половозрелых сеголетков из устья р. Дубна разброс значений высоты раковины составил 4.0–5.5 мм. Высота раковины у двухлетков варьировала от 5.6 до 7.1 мм (в среднем – 6.1 мм). При этом очень высокое значение показателя соотношения особей данных размерно-возрастных групп (4.24/1) свидетельствует о значительном доминировании молодых особей *L. naticoides*. Возможно, это является следствием повышенной смертности особей старшей возраст-

ной группы (1+) или их активной миграции из не слишком подходящего биотопа. Следует отметить, что существенного нарушения обычной для популяций *L. naticoides* половой структуры в точке сбора № 2 не зарегистрировано. Средняя доля самцов составила  $55.21 \pm 2.93\%$ . Она оказалась немного повышенной в возрастной группе моллюсков-сеголетков ( $57.51 \pm 3.24\%$ ) и сниженной в группе двухлетков ( $45.45 \pm 6.71\%$ ), однако это различие в долях самцов оказалось статистически недостоверным ( $\chi^2=2.1506$ ,  $p>0.14251$ ).

Паразитологическое исследование показало, что, из-за преобладания в точке сбора № 1 моллюсков-сеголетков, для интегральной разновозрастной выборки *L. naticoides* из этого биотопа характерно очень высокое среднее значение встречаемости спороцист *S. volgensis* (табл. 1). Вероятно, это также отчасти связано и с высокой плотностью скоплений дефинитивных хозяев данной трематоды (рыб разных семейств). По нашему мнению, столь массовое паразитирование партенит *S. volgensis*, наиболее распространённых у относительно молодых особей хозяина (с высотой раковины <6.0 мм), существенно уменьшает шансы на рост численности популяций любых других видов трематод. В первую оче-

**Таблица 1.** Встречаемость ( $P \pm SE$ , %) партенит трематод в интегральных выборках половозрелых особей *Lithoglyphus naticoides* из разных биотопов

Трематоды	Место, период сбора проб и объём выборки		Достоверность различий
	Точка сбора № 1, открытая часть Углицкого вдхр., август 2019 г., n=131	Точка сбора № 2, устье р. Дубна, август 2021 г., n=288	
<i>Apophallus</i> spp.	11.45±2.78	1.39±0.69	$\chi^2=18.7966$ , $p<0.00001^{**}$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	7.63±2.32	1.04±0.59	$\chi^2=10.9143$ , $p<0.00096^*$
<i>Nicolla skrjabini</i>	7.63±2.32	1.04±0.59	$\chi^2=10.9143$ , $p<0.00096^*$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	63.36±4.21	0	–
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	9.16±2.52	0.69±0.49	$\chi^2=17.4466$ , $p<0.00001^{**}$
Все виды	92.37±2.32	4.17±1.18	$\chi^2=319.2339$ , $p<0.00001^{**}$

*Примечание.* n – число исследованных моллюсков, экз. \*\* – различия в значениях  $P \pm SE$  статистически достоверны по  $\chi^2$ -критерию Пирсона на очень высоком уровне значимости ( $p<0.00001$ ). \* – различия статистически достоверны по  $\chi^2$ -критерию Пирсона на менее высоком уровне значимости ( $0.00001 \leq p < 0.05$ ). «–» – недостаточный объём данных для статистической обработки.

редь это должно затрагивать *P. markewitschi* и *Xiphidiocercaria* sp., также обычно развивающихся у молоди *L. naticoides*. Вероятно, в меньшей степени эта межвидовая конкуренция должна касаться *Aporhallas* spp. и *N. skrjabini*, чаще паразитирующих у более крупных особей *L. naticoides*. Следует также отметить, что доля свободных от заражения партенитами особей *L. naticoides* в точке сбора № 1 составила всего  $7.63 \pm 2.32\%$ .

Судя по всему, среди рассматриваемых видов трематод наиболее патогенной для первого промежуточного хозяина является *S. volgensis*, которая, вероятно, способна в некоторых случаях вызывать преждевременную гибель молодых моллюсков даже при монозаражении. Небольшие размеры гепатопанкреаса и гонад *L. naticoides* даже у самых крупных особей явно ограничивают возможность заражения двумя или более видами трематод одновременно. В пользу этого свидетельствует регистрация в точке сбора проб № 1 только единичных случаев смешанных заражений: у трёх моллюсков в гепатопанкреасе были зарегистрированы партениты *Sanguinicola* + *Nicolla*, у трёх – *Sanguinicola* + *Parasymphylodora*, у двух – *Sanguinicola* + *Xiphidiocercaria*, у одного – *Parasymphylodora* + *Xiphidiocercaria*. Малое расстояние между точками сбора проб № 1 и № 2 обусловило заметное сходство в структуре сообществ трематод в двух рассматриваемых биотопах (табл. 1). Однако важно подчеркнуть крайне низкую (<5%) суммарную заражённость моллюсков из точки сбора № 2 (зона подпора водохранилища в устье р. Дубна) и отсутствие, даже при сильном доминировании сеголетков *L. naticoides* в этом биотопе, партенит *S. volgensis*. Несмотря на столь существенное снижение конкуренции со стороны *S. volgensis* на русловом свале устьевого участка р. Дубна, заполнения свободной ниши трематодами других видов не наблюдается. По сравнению с точкой № 1, в точке сбора № 2 встречаемость партенит *N. skrjabini* и *P. markewitschi* оказалась ниже в 7 раз, *Aporhallas* spp. – в 8 раз, *Xiphidiocercaria* sp. – в 13 раз. При этом даже при относительно небольших объёмах сравниваемых выборок половозрелых особей *L. naticoides* все

различия в значениях встречаемости оказались статистически достоверны на высоких уровнях значимости.

Вероятно, препятствием для развития любых видов трематод в точке сбора № 2 является целый комплекс неблагоприятных факторов: повышенная проточность, колебания уровня воды, весьма возможное периодическое антропогенное загрязнение протекающей по довольно плотно населённой территории р. Дубна, небольшая численность вторых промежуточных или дефинитивных хозяев. Выявление наиболее значимого из негативных факторов требует проведения дополнительных комплексных исследований в режиме непрерывного мониторинга. Помимо этого, моллюсков из точки сбора № 2 можно рассматривать в качестве обитающих в периферической части рассматриваемого поселения, что тоже должно ограничивать возможности реализации жизненных циклов трематод. Учитывая сниженный темп роста особей *L. naticoides* первого года жизни в этой точке сбора, нельзя исключить, что нарушение сезонной синхронности развития моллюсков и паразитов также служит дополнительным препятствием для успешного развития некоторых видов трематод (табл. 2). Вероятно, отчасти благодаря этому суммарный показатель встречаемости партенит трематод у сеголетков *L. naticoides* оказался на порядок ниже, чем у двухлетков. При низких значениях встречаемости партенит в точке сбора № 2 статистически достоверный уровень различий по этому показателю между возрастными группами *L. naticoides* зарегистрирован только для редий *Aporhallas* spp. Увеличение с возрастом хозяина встречаемости партенит *P. markewitschi* и *N. skrjabini* выражено в меньшей степени. Возрастное снижение заражённости спороцистами *S. volgensis* и *Xiphidiocercaria* sp. для точки сбора проб № 2 не отмечено из-за относительно небольшого объёма выборки. В точке сбора проб № 1 для моллюсков второго года жизни примерно двукратное уменьшение встречаемости по сравнению с возрастной группой сеголетков хорошо прослеживается у *S. volgensis* (с  $73.68 \pm 4.52\%$  до  $36.11 \pm 8.01\%$ ,  $\chi^2 = 14.2985$ ,  $p < 0.000156$ ) и несколько слабее выраже-



**Таблица 2.** Встречаемость (P±SE, %) партенит трематод у особей *Lithoglyphus naticoides* двух размерно-возрастных групп из устья р. Дубна (август 2021 г.)

Трематоды	Возрастная группа моллюсков и объём выборки		Достоверность различий
	0+, n=233	1+, n=55	
<i>Aporhynchus</i> spp.	0.43±0.43	5.45±3.06	$\chi^2=4.9458$ , $p<0.026155^*$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	0.43±0.43	3.64±2.52	$\chi^2=1.8738$ , $p>0.171036$
<i>Nicolla skrjabini</i>	0.86±0.61	1.82±1.81	$\chi^2=0.0116$ , $p>0.914261$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	0	0	–
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	0	3.64±2.52	–
Все виды	1.72±0.85	14.55±4.75	$\chi^2=15.2674$ , $p<0.000094^*$

Примечание. Обозначения, как в таблице 1.

но у *Xiphidiocercaria* sp. (с 10.53±3.15% до 5.56±3.82%,  $\chi^2=0.2929$ ,  $p>0.58835$ ).

Следует отметить, что в условиях рассматриваемого поселения *L. naticoides* наименьшая вариабельность значений встречаемости характерна для *N. skrjabini* и *P. markewitschi*, способных паразитировать на стадии мариты в кишечном тракте многих видов рыб (табл. 1 и табл. 2). Вероятно, это можно считать показателем относительно хороших условий для реализации их жизненных циклов, складывающихся в различных вариантах биоценоза, формирующегося под влиянием двустворчатого моллюска *D. polymorpha*. Тем не менее, различия между точками сбора проб № 1 и № 2 можно считать значительными и для этих видов. Вторыми промежуточными хозяевами *N. skrjabini* обычно служат различные виды ракообразных отряда Amphipoda, численность которых, очевидно, может варьировать в разных биотопах, занимаемых одним достаточно большим по площади поселением *L. naticoides*. Основная часть гемипопуляции метацеркарий *P. markewitschi*, по всей видимости, сосредоточена в половозрелых особях *L. naticoides*. В точке сбора № 2, даже при невысокой заражённости партенитами *P. markewitschi*, встречаемость метацеркарий данного вида у сеголетков *L. naticoides* составила около 40.0% (при интенсивности заражения 1–5 экз.), у двухлетков – около 80.0% (при интенсивности заражения 1–12 экз.). Видовое разнообразие и численность других моллюсков, которые могли бы быть использованы *P. markewitschi* в качестве вторых про-

межуточных хозяев, в этом биотопе невелико. В частности, метацеркарии данной трематоды были выявлены только у двух из трёх исследованных в 2021 г. особей *B. tentaculata* (при интенсивности заражения 7–8 экз.) и не обнаружены у *V. viviparus*, *S. corneum* и *D. polymorpha*.

Особую актуальность мониторингу над распространением *L. naticoides* придаёт именно часто отмечаемое быстрое увеличение численности ассоциированных с этим моллюском трематод, многие из которых патогенны для вторых промежуточных и дефинитивных хозяев [Odening, 1970; Falniowski, 1987; Бисерова, 2005; Zhokhov et al., 2006, 2019; Ivanov, 2008; Stanevičiūtė et al., 2008; Molnár et al., 2016; Yakovleva et al., 2016; Perova et al., 2018]. К важным особенностям *L. naticoides* можно также отнести короткий жизненный цикл и приуроченность основных постоянных поселений к местам со слабозаиленными песчаными или каменистыми грунтами, вследствие чего распределение моллюска в крупных водоёмах-реципиентах нередко носит мозаичный характер [Mouthon, 2007; Yakovlev et al., 2010; Perova et al., 2018]. Кроме того, из-за небольшой продолжительности жизни большинства особей *L. naticoides*, составляющей обычно 13–15 месяцев [Mouthon, 2007] или 16–17 месяцев [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990], численность его поселений может испытывать большие межгодовые колебания. Вероятно, это отчасти способствует тому, что встречаемость ассоциированных с этим моллюском трематод также может очень

существенно варьировать. Например, в низовьях р. Волги, в зависимости от климатических условий года заражённость моллюсков редиями *Apophallus* spp. может колебаться в диапазоне от 8.1 до 55.6%, а в отдельных случаях превышает 90.0% [Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008]. Заметно влияют на динамику заражённости некоторыми видами трематод должны и особенности сезонных изменений в размерно-возрастной структуре конкретной популяции *L. naticoides*. Так, судя по результатам исследований, выполненных в дельте р. Волги в 2006–2008 гг. [Бисерова, 2010], в течение трёх летних месяцев встречаемость *Apophallus* spp. у сеголетков *L. naticoides* может увеличиваться с ~15 до ~65%. При этом встречаемость *Sanguinicola* spp. и *N. skrjabini* в данной возрастной группе моллюсков может практически не меняться, оставаясь на уровне ~10% и ~7%, соответственно. У двухлетков *L. naticoides* в условиях дельты р. Волги с июня по август встречаемость *Apophallus* spp. может вырасти с ~30 до ~90% при одновременном уменьшении показателей встречаемости *Sanguinicola* spp. (с ~10 до ~5%) и *N. skrjabini* (с ~5 до ~2%).

По нашим данным, в последние годы в поселении *L. naticoides* из верхнего участка Угличского вдхр. численность моллюска-вселенца имеет сравнительно стабильные, близкие к максимальным для водохранилищ бассейна Верхней Волги, значения [Perova et al., 2018; Tyutin, Medyantseva, 2021]. В целом, в условиях Угличского вдхр. моллюск продемонстрировал высокий уровень эврибионтности и способность занимать разные по экологическим условиям биотопы. Такой характер распределения *L. naticoides* приводит к высокой вариабельности встречаемости трематод даже в пределах одного поселения. Следует отметить, что ранее в верхневолжских водохранилищах размерно-возрастную структуру с выраженным преобладанием мелких экземпляров, сходную с выявленной в выборке моллюсков, собранной на русловом свале устьевого участка р. Дубна в августе 2021 г., отмечали только в первой половине лета, после гибели значительной части наиболее старых особей *L. naticoides* в ходе зимовки [Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova,

2013]. В Рыбинском вдхр. подобного снижения темпа роста у сеголетков и двухлетков *L. naticoides* мы не наблюдали даже при крайне неблагоприятной по температурному и кислородному режимам ситуации, сложившейся для моллюска и ассоциированных с ним трематод аномально жарким летом 2010 г. [Tyutin et al., 2022]. Известно, например, что в условиях распложенного южнее Куйбышевского вдхр. мелкие особи *L. naticoides*, заселяют преимущественно удалённые от берега глубоководные участки [Yakovlev et al., 2010]. Максимальная численность *L. naticoides* в этом средневожском водохранилище может варьировать от 347 на прибрежном мелководье до 1739 экз./м<sup>2</sup> в глубоководной зоне, а биомасса от 33.6 до 109.0 г/м<sup>2</sup>, соответственно. В дельте р. Волги в годы с благоприятными погодными условиями численность *L. naticoides* может достигать 1180 экз./м<sup>2</sup> [Ivanov, 2008].

В бассейне Верхней Волги численность ассоциированных с *L. naticoides* трематод после формирования постоянного поселения хозяина обычно сохраняется на относительно постоянном уровне и бывает сравнительно низкой только в биоценозах, условия в которых исходно препятствуют успешной реализации их жизненных циклов [Tyutin et al., 2022]. Результаты нашего исследования показывают, что в Угличском вдхр., на фоне тенденции к массовому распространению в основной части популяции *L. naticoides*, обитающей в открытой части водоёма, партенит *S. volgensis* и *Xiphidiocercaria* sp., освоение *L. naticoides* устьевого части притоков имеет большое значение для сохранения общего видового разнообразия трематод. В рассматриваемом случае с участием приустьевого группировки *L. naticoides* оказались способны относительно успешно реализовывать жизненные циклы как минимум четыре вида трематод: *A. muehlingi*, *A.* (= *Rossicotrema*) *donicus*, *P. markewitschi*, *N. skrjabini*. При этом даже при выявленном низком уровне суммарной заражённости сохраняется вполне типичная для волжских популяций *L. naticoides* тенденция доминирования трематод рода *Apophallus*, способных паразитировать на стадии мариты у широкого круга



рыбоядных птиц и млекопитающих [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013, 2022]. Следует отметить, что, при достаточно высокой численности поселений моллюска *L. naticoides*, популяции некоторых трематод, завершающих свое развитие у рыб, также могут успешно существовать при очень низкой встречаемости партенит. Например, *N. skrjabini* может оставаться постоянным элементом паразитофауны при уровне зараженности моллюсков 3.0–5.0% [Бисерова, 2005, 2010] и даже 0.05% [Stanevičiūtė et al., 2008]. Обеднённый видовой состав и невысокая встречаемость трематод, выявленные нами у *L. naticoides* в устьевом участке р. Дубна в августе 2021 г., позволяют предположить, что такой характер формирования их сообщества, отчасти облегчает адаптацию хозяина к обитанию в довольно сложных условиях рек-притоков. В ходе изучения паразито-хозяйинных отношений у сходного с *L. naticoides* по размерам переднежаберного моллюска *Bithynia troschelii* (Paasch, 1842) было показано, что даже при отсутствии заметной смертности моллюсков под влиянием трематод, может иметь место негативное влияние редий и спороцист на развитие самок хозяина и количество производимых ими нормально развитых эмбрионов [Serbina, 2015]. В целом, сравнительный анализ видовой разнообразия трематод в пределах поселения *L. naticoides* из верхнего участка Угличского вдхр. показал, что даже в акватории одного водоёма для разных биотопов, занимаемых *L. naticoides*, может быть характерен свой набор доминирующих видов трематод с существенными отличиями в значениях встречаемости. Безусловно, в других реках-притоках верхневолжских водохранилищ, имеющих иную структуру биоценоза или поселения *L. naticoides* с отличной от выявленной нами размерно-возрастной структурой, процесс формирования сообществ трематод может отличаться от описанного в данной работе.

### Заключение

Благодаря формированию крупного постоянного поселения *L. naticoides* в открытой части верхнего участка Угличского вдхр. сложились хорошие условия для развития

локальных очагов сразу нескольких гельминтозов. Сравнительно стабильная численность этого поселения существенно повышает и вероятность дальнейшего расселения в регионе как *L. naticoides*, так и ассоциированных с ним видов трематод. В частности, в случае появления новых крупных поселений *L. naticoides* в открытой части расположенного выше в каскаде Ивановского вдхр. может существенно увеличиться зона распространения сангвиниколёза, вызываемого *S. volgensis*. Судя по полученным для устья р. Дубна данным, расселение *L. naticoides* по некоторым притокам верхневолжских водохранилищ может не сопровождаться столь серьёзным ухудшением паразитологической ситуации. Однако, учитывая реофильность этого моллюска, нельзя исключить и возможность появления новых локальных поселений *L. naticoides* с более высоким, по сравнению с выявленным нами, уровнем зараженности в приустьевых участках или среднем течении любых других достаточно крупных рек-притоков. Роль подобных локальных поселений *L. naticoides* в увеличении общей численности популяций отдельных видов трематод может зависеть от совокупности целого ряда биотических и абиотических факторов. Например, степень успешности каждого рассмотренного нами вида трематод явно определяется плотностью популяций всех возможных промежуточных и дефинитивных хозяев. Кроме того, рост численности популяций некоторых трематод может быть ограничен способностью их церкарий находить хозяев в условиях биотопов с повышенной проточностью.

### Благодарности

Авторы благодарны за помощь в сборе значительной части проб экипажу НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев».

### Финансирование работы

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

### 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.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 2018. 456 с. DOI: 10.31857/S9785907036185000001
- Bij de Vaate A., Van Eerden A. Short term colonization and subsequent extinction of a population of *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda, Prosobranchia, Hydrobiidae) in the IJsselmeer, The Netherlands // *Basteria*. 1990. Vol. 54. P. 217–226.
- 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
- Molnár K., Gibson D.I., Majors G., Székely C., Sándor D., Cech G. Malformations of the gill filaments of the ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) (Pisces) caused by echinostomatid metacercariae // *Journal of Fish Diseases*. 2016. Vol. 39. P. 1357–1367. DOI: 10.1111/jfd.12469
- 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
- Petkevičiūtė R., Stanevičiūtė G., Stunžėnas V. Exploring species diversity of lissorchiid trematodes (Digenea: Lissorchiidae) associated with the gravel snail, *Lithoglyphus naticoides*, in European freshwaters // *Journal of Helminthology*. 2020. Vol. 94. P. 152. DOI: 10.1017/S0022149X2000036X
- Serbina E.A. The effect of trematode parthenites on the individual fecundity of *Bithynia troscheli* (Prosobranchia: Bithyniidae) // *Acta Parasitologica*. 2015. Vol. 60. No. 1. P. 40–49. DOI: 10.1515/ap-2015-0006
- 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 *Echinostomus* 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. Mor-dukhai-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., Medyantseva E.N. Parasites of nonindigenous aquatic species in the Upper Volga reservoirs // *Invasion of Alien Species in Holarctic*. Borok-6: Sixth International Symposium. Book of abstracts / Edited by Yu.Yu. Dgebuadze, A.V. Krylov, V.G. Petrosyan, D.P. Karabanov. Kazan: Buk, 2021. P. 232.
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Morozova D.A., Tyutin V.A. The dynamics of trematode occurrence in two permanent settlements of the Ponto-Azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) at the northeastern border of its range // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022. Vol. 13. No. 4. P. 537–543. DOI: 10.1134/S2075111722040130

- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 54–59. DOI: 10.1134/S2075111713010098
- 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: Opcoelidae) 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



# DISTRIBUTION PATTERN OF TREMATODES IN A LARGE SETTLEMENT OF THE PONTO-AZOV MOLLUSK *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (C. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIIDAE) FROM THE UPPER SECTION OF THE UGLICH RESERVOIR (UPPER VOLGA BASIN)

© 2023 Tyutin A.V.<sup>a,\*</sup>, Morozova D.A.<sup>a,b,\*\*</sup>, Pryanichnikova E.G.<sup>a,\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, 152742, Russia

<sup>b</sup> Darwin State Biosphere Nature Reserve, Borok, 162723, Russia

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

The Ponto-Azov gastropod mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) naturalized in the Uglich Reservoir relatively recently (in 2013–2015). The main objective of this study is a comparative analysis of the species diversity and structure of trematode communities in different biotopes, occupied by *L. naticoides* after the initial phase of its spread in the upper section of this water body (downstream the city of Dubna), characterized by a complex hydrological regime. Approximate coordinates of the geographical center of the large settlement of *L. naticoides* are 56°53'N, 37°25'E. It is found that by 2019–2021 the average density of *L. naticoides* in this settlement reached a consistently high value of about 450 ind./m<sup>2</sup>. Judging by the variability of shell height in adult mature *L. naticoides* individuals, even within the same settlement, optimum habitat conditions for this mollusk differ significantly in different biotopes. In a comparative aspect, data from two main hydrobiological sampling locations are considered: in the open part of the reservoir and at the mouth of a large tributary – the Dubna River. It is shown that at both locations the species composition of trematodes in *L. naticoides* is similar and includes, in particular, parthenitae of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928). However, *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929) parthenitae, dominant in *L. naticoides* in the open part of the reservoir, is not found in the sample of mollusks from the mouth of the Dubna River. As compared to the sampling site in the open part of the reservoir, at the mouth of the Dubna River the level of infection with parthenitae of other species is significantly lower: *N. skrjabini* and *P. markewitschi* – 7 times, *Apophallus* spp. – 8 times, *Xiphidiocercaria* sp. – 13 times. The ratio of males to females among mature individuals of *L. naticoides* turns out to be close to 1:1, which is usual for many freshwater mollusks. In general, the high occurrence (the infection prevalence – the proportion of infected individuals in the host sample  $P \pm SE$ , %) in the open part of the reservoir indicates the presence of prerequisites for serious outbreaks of helminthoses: *Xiphidiocercaria* sp. (9.16±2.52%), *Apophallus* spp. (11.45±2.78%), *P. markewitschi* (7.63±2.32%), *N. skrjabini* (7.63±2.32%), *S. volgensis* (63.36±4.21%). At the same time, according to the data obtained, further spread of *L. naticoides* in some tributaries of reservoirs in the Upper Volga basin may not have such serious parasitological consequences.

**Keywords:** alien species, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, parasites, Trematoda, Uglich Reservoir, Upper Volga basin.