

ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ ТРЕМАТОД У ПОНТО-АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (С. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROPHILAE) В УГЛИЧСКОМ И РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ (БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)

© 2023 Тютин А.В.^{а, *}, Пряничникова Е.Г.^{а, **}, Морозова Д.А.^{а, b, ***}

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

^б Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, Борок, 162723, Россия

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

Поступила в редакцию 27.04.2021. После доработки 29.09.2023. Принята к публикации 25.10.2023

Пресноводный брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) успешно натурализовался в Рыбинском (в 2005–2011 гг.) и Угличском водохранилищах (в 2013–2015 гг.). Основная задача исследования – изучение структуры сообществ трематод в поселениях *L. naticoides*, сформировавшихся к 2019 г. в условиях верхних участков этих водохранилищ. Установлено, что в обоих водоёмах видовой состав трематод сходен и включает *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). Численность *L. naticoides* варьирует от 30 до 50 экз./м² на мелководьях Рыбинского водохранилища и от 50 до 520 экз./м² в Угличском водохранилище, где моллюск расселился и на глубинах 2–9 м. Значения встречаемости партенит отдельных видов трематод в августе 2019 г. варьировали в разной степени даже в близких по гидрологическим характеристикам относительно проточных верхних участках водоёмов: *Apophallus* spp. (32.01% и 11.45%), *P. markewitschi* (9.14% и 7.63%), *N. skrjabini* (16.57% и 7.63%), *S. volgensis* (19.43% и 63.36%). Кроме того, в Угличском водохранилище выявлены *Xiphidiocercaria* sp. (9.16%). В 2019 г. в Рыбинском водохранилище отмечен единственный случай смешанного заражения партенитами трематод (*Sanguinicola*+*Nicolla*). В условиях Угличского водохранилища смешанное заражение партенитами двух видов трематод более распространено (*Parasymphylodora*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Parasymphylodora*, *Sanguinicola*+*Nicolla*). Даже при сравнительно низкой численности популяций моллюск *L. naticoides* способен оказывать значительное влияние на экосистемы водоёмов посредством развития очагов гельминтозов из-за высокой встречаемости некоторых трематод.

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

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-104-117

Введение

Наданный момент переднежаберный пресноводный моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) относится к числу наиболее успешных гидробионтов-вселенцев в бассейнах многих крупных рек Европы. Расширение его ареала за пределами Понто-Азовского бассейна в XIX в. и первой половине XX в. было связано с развитием в Центральной и Западной Европе сети судоходных каналов. Особенности расселения *L. naticoides* вне границ нативного ареала достаточно подробно исследовались в Германии [Odening, 1970],

Польше [Falniowski, 1987], восточной части Франции [Mouthon, 2007], Нидерландах [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990; Bij de Vaate et al., 2002], Прибалтике [Stanevičiūtė et al., 2008; Arbačiauskas et al., 2011; Butkus et al., 2014; Petkevičiūtė et al., 2020]. К началу XXI в. на фоне потепления климата наряду с реками Дунай и Днепр в число главных инвазионных коридоров для распространения *L. naticoides* был включён Волго-Балтийский судоходный путь [Bij de Vaate et al., 2002]. К основным особенностям вселенца можно отнести короткий жизненный цикл и приуроченность

крупных поселений к биотопам со слабозаиленными песчаными или каменистыми грунтами, вследствие чего его распределение в водоёмах часто имеет мозаичный характер [Mouthon, 2007; Yakovlev et al., 2010; Perova et al., 2018]. Особую актуальность контролю над распространением *L. naticoides* придаёт расширение ареалов ряда ассоциированных с этим моллюском трематод, часть из которых патогенны для рыб, рыбоядных птиц и млекопитающих [Odening, 1970; Falniowski, 1987; Бисерова, 2005; Zhokhov et al., 2006, 2019; Ivanov, 2008; Stanevičiūtė et al., 2008; Perova et al., 2018]. В связи с этим, *L. naticoides* включён в перечень видов, расселение которых в водоёмах Европы может приводить к негативным экономическим и экологическим последствиям [Panov et al., 2009]. На территории России *L. naticoides* уже широко распространился во многих водоёмах Европейской части страны и также включён в число наиболее опасных инвазионных видов гидробионтов [Самые опасные..., 2018]. Известна успешная натурализация этого вида при случайной интродукции в Азиатской части России – в Бухтарминском водохранилище (вдхр.) на р. Иртыш [Yanygina, 2016].

Следует отметить, что проникший в низовья Волги через Волго-Донской канал *L. naticoides* при повышении среднегодовых значений температуры в 1970–2000-х гг. относительно медленно продвигался на север по системе волжских водохранилищ [Пиров, 1972; Tyutin, Slynko, 2010; Yakovlev et al., 2010]. Только к 2005 г. он достиг Рыбинского вдхр. – самого северного в волжском каскаде. При этом было отмечено, что развитие поселения *L. naticoides* в 2005–2010 гг. на песчаных мелководьях нижней части Волжского плёса этого водоёма вблизи г. Рыбинск привело к натурализации и быстрому росту численности популяций не менее 5 видов трематод [Tyutin et al., 2013; 2022]. За пределами основного поселения моллюски встречались единично [Perova et al., 2018]. Быстрого расселения *L. naticoides* по акватории водохранилища вне зоны действия относительно высокоминерализованной волжской воды и в глубоководных русловых участках Волжского плёса не произошло, но к лету 2011

г. в прибрежье более проточного верхнего участка (у г. Мышкин) сформировалось ещё одно крупное поселение [Тютин и др., 2020a]. Наиболее заметным было развитие очагов апофаллэза и россикотремоза с массовым заражением обитающих в акватории Волжского плёса рыб, связанное с быстрым увеличением плотности популяций трематод *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) и *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Тютин и др., 2020a; Tyutin et al., 2022]. В меньшей степени были распространены *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947. Успешной адаптации моллюска и его паразитов к условиям нового водоёма способствовало то, что в 2000–2012 гг. в течение всего вегетационного периода (с конца апреля по начало ноября) температура воды была выше климатической нормы [Структура и функционирование..., 2018].

Находки метацеркарий рода *Apophallus* у рыб в других верхневолжских водохранилищах (Иваньковское, Горьковское) в этот период свидетельствовали о более широком распространении *L. naticoides* в бассейне Верхней Волги, однако неравномерное распределение моллюска в акваториях водоёмов затрудняло выявление точек расположения его поселений [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. В Угличском вдхр. сразу два поселения *L. naticoides* впервые были обнаружены в августе 2013 г. на песчаных мелководьях среднего участка водоёма [Perova et al., 2018]. В 2015 г. было найдено новое поселение *L. naticoides* – на глубоководном участке верхней части водохранилища. Данные по паразитофауне *L. naticoides* в этом водоёме первоначально были ограничены регистрацией партенит *A. muehlingi* у одного из 13 экз. моллюсков в гидробиологической пробе, отобранной на глубине около 9 м вблизи г. Дубна. Позднее, в августе 2019 г., при исследовании более крупной выборки *L. naticoides*, собранной на глубине 4 м в русловой части Угличского вдхр. ниже устья р. Дубна был найден весь обычный для бассейна Верхней Волги набор партенит трематод:

Apophallus spp., *P. markewitschi*, *N. skrjabini*, *S. volgensis* [Tyutin et al., 2023b; Tyutin et al., 2023c]. В 2019–2021 гг. здесь было отмечено усложнение сообщества трематод из-за появления партенит *Xiphidiocercaria* sp. и роста числа смешанных заражений, а также выявлена тенденция к снижению встречаемости большинства видов трематод при расселении *L. naticoides* вверх по течению правобережного притока – р. Дубна [Tyutin et al., 2023c]. Обычно утрата при расселении большинства патогенных для хозяина паразитов даёт моллюскам-вселенцам ощутимое преимущество перед аборигенными видами, однако для *L. naticoides* такая закономерность явно не характерна. Возможно, отчасти поэтому численность *L. naticoides* не превышала 50 экз./м² для исследованных нами поселений моллюска в Рыбинском вдхр. и варьировала от 50 до 520 экз./м² в разных участках Угличского вдхр. Следует отметить, что Угличское вдхр. отличается от Рыбинского вдхр. низкой минерализацией воды, меньшей долей атмосферных осадков в водном балансе, слабым ветровым перемешиванием водной массы, пониженным уровнем седиментации, а также по ряду других гидрохимических и гидрологических характеристик [The river Volga..., 1979].

Цель данного исследования – изучение особенностей сообществ трематод и их возможного влияния на численность хозяина в поселениях *L. naticoides*, сформировавшихся в условиях верхних участков этих водохранилищ.

Материал и методы

Заполненное в 1941–1947 гг. Рыбинское вдхр., как довольно крупный озеровидный водоём, отличается от других верхневолжских водохранилищ большим разнообразием биотопов [The river Volga..., 1979]. При нормальном подпорном уровне (отметка 102.0 м БС) площадь его водного зеркала достигает 4550 км², протяжённость сложной береговой линии составляет около 2470 км. Песчаные отложения, теоретически пригодные для обитания *L. naticoides*, занимают значительную часть дна. Конфигурация водного зеркала водохранилища сложная: с озеровидным Глав-

ным плёсом шириной до 56 км, обособленными Моложским и Шекнинским плёсами, несколькими расширенными устьями других крупных притоков и удлинённым участком Волжского плёса между Угличской плотиной и Главным плёсом. Угличское вдхр., созданное в 1940 г., относится к водоёмам долинного типа со слабо изрезанной береговой линией. Его длина составляет всего ~136 км при площади водного зеркала 249 км². В Рыбинском вдхр. использованные в данной работе выборки *L. naticoides* были собраны в июне и августе 2019 г. в верхней части Волжского плёса вблизи г. Мышкин (n=343, примерные координаты географического центра поселения – 57°47' с. ш., 38°28' в. д.). Прибрежный биотоп с заиленным песчаным грунтом отличался слабым развитием высшей водной растительности. Для уточнения развития трематод на стадии метацеркарии удалось собрать только 5 экз. аборигенного переднежаберного моллюска *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), 10 экз. *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) и 20 экз. амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899). В Угличском вдхр. сбор проб был выполнен в августе 2019 г. на глубине 4 м в точке ниже г. Дубна (n=131, примерные координаты географического центра этого поселения *L. naticoides* – 56°53' с. ш., 37°25' в. д.). Тип грунта – заиленный песок, доминирующий тип растительности – представители рода *Potamogeton*. Расстояние между местами сборов проб составляет около 170 км. Пробы моллюсков отбирали методом ручного сбора, с помощью гидробиологического скребка, а также с помощью модифицированного дночерпателя ДАК-100 с площадью захвата 0.010 м² и дночерпателя ДАК-250 с площадью захвата 0.025 м². Для корректного сравнения поселений по показателям заражённости в обоих случаях использовали выборки взрослых особей *L. naticoides* с высотой раковины 4.0–9.0 мм. У более мелких особей локальные гемипопуляции партенит трематод часто находятся на начальных этапах формирования, что не позволяет провести точную идентификацию гельминтов. Обработка проб, определение плотности (экз./м²) и биомассы (г/м²) моллюсков выполнены по стандартным методикам, использованным

авторами ранее [Pryanichnikova et al., 2011; Tyutin et al., 2013; Perova et al., 2018; Tyutin et al., 2023c]. Часть фактического материала из перечисленных публикаций, преимущественно касающаяся вопросов сезонной и возрастной динамики заражённости *L. naticoides* на ранних этапах его натурализации в некоторых верхневолжских водохранилищах, использована при обсуждении результатов настоящего исследования. Для обсуждения особенностей формирования сообщества трематод в наименее благоприятных для их развития условиях дополнительно использованы данные по вскрытиям 34 экз. крупных (7.0–9.0 мм) особей *L. naticoides* (возраст – 1+), собранных в середине июня 2019 г. на глубине 10 м в одном из водоёмов-охладителей Костромской ГРЭС, расположенном в приустьевом участке р. Шача – притоке верхневолжского Горьковского вдхр. [Тютин и др., 2020б].

Изучение гидробионтов и трематод проводили общепринятыми методами [Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1977; Судариков и др., 2002; Бисерова, 2005]. Уровень заражённости моллюсков оценивали по эмиссии церкарий или по наличию партенит трематод при вскрытии. При работе использовали световые микроскопы МБС–9, МБС–10 и МБИ–3. Обработка результатов выполнена с применением общепринятых методик [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 $P \pm SE$, %). Оценку достоверности различий между ними проводили по χ^2 -критерию Пирсона (хи-квадрат) с учётом Yates-коррекции (на уровне значимости $p < 0.05$). В случаях выявления снижения встречаемости трематод (сезонного или возрастного) проводили расчёт доли особей (%), смертность которых потенциально могла быть связана с заражением трематодами (по известной в паразитологии методике, разработанной для паразитов не способных покидать хозяина [Лопухина и др., 1973]). Использована формула $X = (a_1 - a_2) \times 100 / (100 - a_2)$, где a_1 – встречаемость паразитов на начальном этапе воздействия на группировку хозяина, a_2 – встречаемость на конечном

этапе. Все расчёты выполнены в программах STATISTICA 6.0 и Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Плотность поселения *L. naticoides* на заиленном песке в исследованной точке Угличского вдхр. в 2019 г. составила около 450 экз./м² при биомассе 40.45 г/м². Размер моллюсков в количественных пробах варьировал от 2.5 до 9.0 мм. В Рыбинском вдхр. на аналогичном субстрате численность *L. naticoides* варьировала от 30 до 50 экз./м², высота раковины моллюсков – от 4.0 до 9.0 мм, что может быть отчасти связано с меньшей глубиной отбора проб (<1.5 м). Оба сравниваемых поселения *L. naticoides* находятся в относительно близких по гидрологическому режиму участках водохранилищ (руслового типа, на небольшом удалении от нижних бьефов плотин). Это обусловило заметное сходство в структуре сообществ трематод, проявившееся, прежде всего, в доминировании спороцист *S. volgensis*. В поселении *L. naticoides* из Угличского вдхр. встречаемость этого вида трематод наиболее высока (табл. 1). Кроме того, у моллюсков из этого водоёма выявлены спороцисты, продуцирующие личинок гермафродитного поколения *Xiphidiocercaria* sp. (их точная видовая принадлежность пока не установлена). Небольшие размеры пищеварительной железы у некрупного *L. naticoides* явно препятствуют полноценному развитию смешанного заражения партенитами двух или более видов. Вероятно, с этим отчасти связаны статистически достоверно более низкие значения встречаемости редий *Apophallus* spp. и спороцист *N. skrjabini* в условиях данного водохранилища. Тем не менее, для популяции *L. naticoides* из Угличского вдхр. характерно относительно большое число смешанных заражений. Следует отметить, что практически все эти случаи пришлись на моллюсков младшей размерно-возрастной группы (0+, с высотой раковины 4.0–6.9 мм). У моллюсков с высотой раковины 7 мм и более зарегистрированы только два случая смешанного заражения спороцистами *S. volgensis* и *N. skrjabini*. В интегральной выборке *L. naticoides* из Рыбинского вдхр. в 2019 г. зарегистрирован только один случай

Таблица 1. Различия в значениях встречаемости ($P \pm SE$, %) партенит трематод и количество смешанных заражений в выборках *Lithoglyphus naticoides* из Угличского и Рыбинского водохранилищ

Трематоды	Угличское водохранилище	Рыбинское водохранилище		
	В августе 2019 г., n=131	В июне 2019 г., n=168	В августе 2019 г., n=175	В среднем за лето 2019 г., n=343
Встречаемость партенит трематод				
<i>Apophallus</i> spp.	11.45±2.78*	14.88±2.75**	32.01±3.53	23.62±2.29
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	7.63±2.32	1.79±1.02**	9.14±2.18	5.54±1.24
<i>Nicolla skrjabini</i>	7.63±2.32*	20.24±3.10	16.57±2.81	18.37±2.09
<i>Sanguinicola volgensis</i>	63.36±4.21*	51.79±3.86**	19.43±2.99	35.28±2.58
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	9.16±2.52	0	0	0
Количество выявленных смешанных заражений				
<i>Parasymphylodora</i> + <i>Xiphidiocercaria</i>	1	0	0	0
<i>Sanguinicola</i> + <i>Xiphidiocercaria</i>	2	0	0	0
<i>Sanguinicola</i> + <i>Parasymphylodora</i>	3	0	0	0
<i>Sanguinicola</i> + <i>Nicolla</i>	3	1	0	1

Примечание. n – количество исследованных моллюсков, экз.; * – значение встречаемости партенит трематоды в августе 2019 г. в Угличском вдхр. статистически достоверно отличается от значения встречаемости в августе 2019 г. в Рыбинском вдхр.; ** – значение встречаемости партенит трематоды в Рыбинском вдхр. в июне 2019 г. статистически достоверно отличается от значения встречаемости в августе 2019 г.

двойного заражения *Sanguinicola*+*Nicolla* (у молодой особи с высотой раковины 5.5 мм).

Судя по всему, партениты *S. volgensis* наиболее патогенны для хозяина при монозаражении и способны замедлять рост моллюска и даже вызывать его преждевременную гибель. Так, это единственный вид, для которого в условиях Рыбинского вдхр. в 2019 г. зарегистрировано существенное снижение встречаемости к августу по сравнению с июнем ($\chi^2=37.9002$, $p<0.00001$). Статистически достоверный сезонный рост встречаемости отмечен для редий *Apophallus* spp. ($\chi^2=12.9927$, $p<0.00031$) и редий *P. markewitschi* ($\chi^2=7.5164$, $p<0.00611$). Для спороцист *N. skrjabini* выявлено небольшое и статистически недостоверное ($\chi^2=0.5435$, $p>0.46099$) сезонное снижение встречаемости, вероятно связанное с гибелью ближе к осени значительной части особей *L. naticoides*, получивших двойное заражение спороцистами *Nicolla*+*Sanguinicola*. В пользу этого свидетельствует также показатель соотношения числа особей двух раз-

мерных групп в сравниваемых выборках *L. naticoides*. В августе он отражает более выраженное доминирование мелких моллюсков в популяции Угличского вдхр. (соотношение размерных групп 2.64/1), по сравнению с Рыбинским вдхр. (1.36/1). Доля незаражённых особей в поселениях в этот период составила 7.63±2.32% и 22.86±3.17%, соответственно. Тем не менее, в Угличском вдхр. к концу лета наблюдали обычные для *L. naticoides* различия в заражённости мелких (4.0–6.9 мм) и крупных (7.0–9.0 мм) особей (табл. 2). Повышение встречаемости с увеличением возраста хозяина характерно для редий *Apophallus* spp., редий *P. markewitschi* и спороцист *N. skrjabini*. Снижение – для спороцист *S. volgensis* (статистически достоверное) и *Xiphidiocercaria* sp. (статистически недостоверное). Общих закономерностей в изменениях встречаемости редиоидных и спороцистоидных трематод не прослеживается.

Для редий *P. markewitschi* в обоих рассматриваемых поселениях *L. naticoides* выявля-

Таблица 2. Различия в значениях встречаемости ($P \pm SE$, %) партенит трематод у особей *Lithoglyphus naticoides* двух размерно-возрастных групп в выборке из Углицкого водохранилища (август 2019 г.)

Трематоды	Размерно-возрастная группа моллюсков и объём выборки		Достоверность различий
	0+, n=95	1+, n=36	
<i>Apophallus</i> spp.	4.21±2.26	30.56±7.68	$\chi^2=15.3670$, $p<0.00009^*$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	6.32±2.50	11.11±5.24	$\chi^2=0.3071$, $p>0.57944$
<i>Nicolla skrjabini</i>	4.21±2.06	16.67±6.21	$\chi^2=4.1141$, $p<0.04253^*$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	73.68±4.52	36.11±8.01	$\chi^2=14.2985$, $p<0.00016^*$
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	10.53±3.15	5.56±3.82	$\chi^2=0.2929$, $p>0.58835$

Примечание. Обозначения, как в таблице 1.

ны самые низкие, статистически достоверно не различающиеся показатели встречаемости. В данном случае это может быть связано с особенностями реализации жизненного цикла трематоды. Рост численности популяций этого вида может быть органичен небольшим количеством брюхоногих моллюсков, в которых происходит развитие метацеркарий. Число метацеркарий *P. markewitschi*, присутствующих практически у всех *L. naticoides*, обычно не превышало 5–10 экз. В условиях прибрежного биотопа Рыбинского вдхр. метацеркарии этой трематоды выявлены только у 2 из 5 экз. аборигенного вида *B. tentaculata* (с интенсивностью заражения 2–3 экз.), при полном отсутствии их у сравнительно массовых особей *V. viviparus*. Относительно высокая встречаемость спороцист *N. skrjabini* в поселении *L. naticoides* из Рыбинского вдхр., вероятно, напрямую связана с высокой численностью в биотопе основного второго промежуточного хозяина – интродуцированной в водохранилища Верхней Волги байкальской амфиподы *G. fasciatus*. Метацеркарии этого вида были выявлены у половины исследованных бокоплавов. Следует отметить присутствие у большинства особей *L. naticoides* из Рыбинского вдхр. личинок водяного клеща *Forelia variegator* (Koch, 1837) (Hydrachnidia, Pionidae). Этот же вид клещей оказался обычным для *L. naticoides* из водоёма-охладителя Костромской ГРЭС, сток воды из которого осуществляется в акваторию верхневолжского Горьковского вдхр. [Тютин и др., 2020б]. У особей *L. naticoides* из Углицкого вдхр. к

2019 г. менее распространённым, но также достаточно обычным оказался вид *Hygrobates trigonicus* Koenike, 1895 (Hydrachnidia, Hygrobatidae).

Новых случаев перехода на паразитирование у *L. naticoides* местных видов гельминтов не зарегистрировано. Этого не наблюдали даже на фоне тенденции к снижению встречаемости большинства рассматриваемых видов трематод (для *S. volgensis* – до полного исчезновения) при расселении *L. naticoides* вверх по течению одного из притоков Углицкого вдхр. – р. Дубна [Тютин et al., 2023с]. При этом в р. Дубна было зарегистрировано снижение встречаемости партенит *N. skrjabini* и *P. markewitschi* в 7 раз, *Apophallus* spp. – в 8 раз, *Xiphidiocercaria* sp. – в 13 раз. Непосредственно в верхних участках Рыбинского и Углицкого водохранилищ условия для реализации жизненных циклов всех рассматриваемых трематод можно оценить как относительно благоприятные. К числу наиболее важных факторов, препятствующих заражению *L. naticoides* трематодами, по нашему мнению, следует отнести повышенную проточность в некоторых из освоённых данным вселенцем биотопов. Так, вероятно, именно с повышенной проточностью можно связать заметное снижение встречаемости ассоциированных с *L. naticoides* трематод в устьевом участке р. Дубна (по сравнению с основной частью колонии этого моллюска в русловой части Углицкого вдхр.). Следует отметить, что сходная закономерность прослеживается при сравнении данных по взрос-

лым особям моллюска из географически удалённых поселений, например, из русловой части Угличского вдхр. (благоприятные для трематод условия) и из водоёма-охладителя Костромской ГРЭС, созданного в приустьевом участке р. Шача (неблагоприятные для трематод условия) (табл. 3). Конкретная зона сброса подогретых вод (водоём-охладитель ГРЭС) явно не оказалась наиболее оптимальным биотопом как для теплолюбивого *L. naticoides*, так и для сопутствующих ему паразитов. Выявленный уровень различий в показателях заражённости *L. naticoides* не может быть объяснён только сезонной динамикой смертности наиболее старых особей. Маловероятно также, что лимитирование развития трематод в поселении *L. naticoides* из водоёма-охладителя Костромской ГРЭС связано исключительно с глубиной отбора проб (до 10 м). Встречаемость партенит трематод *N. skrjabini* и *P. markewitschi*, церкарии которых не имеют длинного хвоста и передвигаются по субстрату, у особей *L. naticoides* старшей размерно-возрастной группы (1+) оказалась вполне сравнимой с выявленной нами для моллюсков, обитающих на литорали верхневолжских водохранилищ. При наличии течения пониженные значения встречаемости оказались характерными для трематод, церкарии которых имеют небольшие размеры и передвигаются в толще воды. В близких к рассматриваемой точке сбора проб (в водоёме-охладителе Костромской ГРЭС), но

относительно слабопроточных участках акватории Горьковского вдхр. в 2005–2020 гг. зарегистрировали развитие крупного очага апофаллэза рыб, связанное с увеличением плотности популяции трематоды *A. muehlingi* [Tyutin et al., 2023a].

Известно, что в краевых популяциях *L. naticoides* уже на начальном этапе их развития общая заражённость половозрелых особей трематодами может превышать 90%, и снижение, вместо ожидаемого роста, встречаемости партенит у моллюсков старших размерно-возрастных групп или у особей одной возрастной группы к началу осени можно рассматривать как прямое следствие селективной гибели заражённых экземпляров хозяина [Бисерова, 2010]. По нашим наблюдениям, в верхневолжских водохранилищах для мелкого короткоциклового *L. naticoides* паразитарный фактор чаще всего начинает играть заметную роль в регуляции численности поселений моллюска при росте числа смешанных заражений (обычно – в результате резкой вспышки численности одного из видов трематод при формировании очага нового гельминтоза). Накопленный нами за период с 2009 по 2019 г. материал по исследованию нескольких относительно больших выборок (не менее 100 экз. разновозрастных особей) этого моллюска позволяет провести примерную количественную оценку возможного влияния отдельных трематод на верхневолжские популяции хозяина как на этапе натурализации

Таблица 3. Различия в значениях встречаемости ($P \pm SE$, %) партенит трематод у особей *Lithoglyphus naticoides* размерно-возрастной группы 1+ в выборках из русловой части Угличского водохранилища и водоёма-охладителя Костромской ГРЭС

Трематоды	Место, срок сбора проб и объём выборки моллюсков		Достоверность различий
	Угличское водохранилище, август 2019 г., n=36	Водоём-охладитель Костромской ГРЭС, июнь 2019 г., n=34	
<i>Aporhollus</i> spp.	30.56±7.68	8.82±4.86	$\chi^2=3.8925$, $p<0.04851^*$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	11.11±5.24	11.76±5.53	$\chi^2=0.0841$, $p>0.77187$
<i>Nicolla skrjabini</i>	16.67±6.21	5.88±4.04	$\chi^2=1.0849$, $p>0.29759$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	36.11±8.01	2.94±2.91	$\chi^2=10.0403$, $p<0.00153^*$
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	5.56±3.82	2.94±2.91	$\chi^2=0.0026$, $p>0.95964$

Примечание. Обозначения, как в таблице 1.

L. naticoides, так и на этапе постоянной стабильной популяции [Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2022; 2023b; 2023c]. Расчёты смертности моллюсков по методике, разработанной для паразитов не способных покидать хозяина [Лопухина и др., 1973], выполнены для всех 12 случаев снижения встречаемости партенит трематод (табл. 4). В целом, можно констатировать, что по мере развития верховолжских поселений *L. naticoides* происходит постепенное усложнение структуры сообществ ассоциированных с моллюском трематод и увеличение их влияния на хозяина. Обычно антагонизм паразито-хозяинных отношений у большинства сопутствующих *L. naticoides* в Угличском и Рыбинском водохранилищах трематод на популяционном уровне проявляется сравнительно слабо. Использование сезонных данных по короткоцикловому *L. naticoides* для расчёта уровня смертности усложняется наличием в летние месяцы двух разнонаправленных процессов: гибели части заражённых особей в возрасте 1+ и одновременного роста размеров тела и степени заражённости особей первого года жизни.

Так, в процессе формирования очагов апофаллёза и россикотремоза в Волжском плёсе Рыбинского вдхр. для редий рода *Apophallus* был отмечен единственный случай снижения встречаемости в интегральных выборках половозрелых особей *L. naticoides* (с ~64% до ~49% в течение лета 2009 г.) [Tyutin, Izvekova, 2013], что дало сравнительно высокий уровень потенциально возможной селективной смертности заражённых моллюсков – 28.81%.

Для хорошо развивающихся у сеголетков *L. naticoides* и наиболее часто участвующих в смешанных заражениях спороцист *S. volgensis* снижение встречаемости с 51.79% до 19.43% в июне – августе 2019 г. (на этапе стабильной постоянной популяции хозяина) можно трактовать как результат селективной гибели до 40% моллюсков, связанной именно с заражением партенитами этого вида. Можно отметить, что на этапе стабильной популяции *L. naticoides*, расчётная смертность от спороцист *N. skrjabini* оказалась на порядок ниже, чем показатель, полученный для *S. volgensis*. При использовании для расчётов данных по размерно-возрастным группам *L. naticoides*

Таблица 4. Расчёты возможной смертности *Lithoglyphus naticoides* (X, %) под влиянием партенит трематод (по всем выявленным случаям сезонного или возрастного снижения встречаемости партенит отдельных видов для Угличского и Рыбинского водохранилищ)

Вид трематод	Тип выборки	Расчётный период	
		При натурализации моллюска (2009–2015 гг.)	На этапе стабильной постоянной популяции моллюска (2019 г.)
<i>Apophallus</i> spp.	A	–	–
	B	28.81 (Р. вдхр.)	–
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	A	1.99 (Р. вдхр.)	1.95 (Р. вдхр.)
	B	–	–
<i>Nicolla skrjabini</i>	A	1.75 (Р. вдхр.); 15.00 (Р. вдхр.)	–
	B	–	4.39 (Р. вдхр.)
<i>Sanguinicola volgensis</i>	A	3.30 (Р. вдхр.); 6.09 (Р. вдхр.)	23.54 (Р. вдхр.); 58.81 (У. вдхр.)
	B	–	40.16 (Р. вдхр.)
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	A	–	5.26 (У. вдхр.)
	B	–	–

Примечание. А – расчёты выполнены по данным о различиях встречаемости партенит трематод в двух размерно-возрастных группах *L. naticoides*. В – расчёты выполнены по данным о сезонных выборках *L. naticoides* (июнь – август). «Прочерк» – отсутствие данных для проведения расчёта. Сокращения: (Р. вдхр.) – Рыбинское водохранилище, (У. вдхр.) – Угличское водохранилище.

выявлено, что только при низкой встречаемости спороцист *S. volgensis* потенциально связанная с этой трематодой гибель моллюсков может не превышать 3.30–6.09%. Расчётная смертность от *N. skrjabini* также оказалась варьирующей в широком диапазоне при разных уровнях встречаемости этой трематоды. Самым низким оказался уровень расчётной смертности от редий *P. markewitschi* (~2%). Близкий по уровню показатель получен для спороцист *Xiphidiocercaria* sp. (~5%). Столь высокие разбросы значений расчётной смертности, вероятно, отчасти связаны с тем, что помимо способности поддерживать свою численность на стабильно высоком уровне, патогенность конкретной трематоды для популяции хозяина зависит от способности партенит участвовать в смешанных заражениях.

В 2013–2015 гг. на исследованном участке Угличского вдхр. [Perova et al., 2018] значения плотности *L. naticoides* (экз./м²) были сходными с выявленными нами в августе 2019 г., что говорит о сохранении благоприятных условий для обитания данного вида. Показатели встречаемости большинства видов трематод в поселении *L. naticoides*, сформировавшемся к настоящему времени в верхнем участке Угличского вдхр., статистически достоверно отличаются от значений, зарегистрированных в появившемся раньше поселении из верхней части Волжского плёса Рыбинского вдхр. Однако, учитывая удалённость сравниваемых поселений *L. naticoides* друг от друга, различия в плотности популяций и характере распределения моллюска по акваториям этих водоёмов, расхождения в структуре сообществ трематод оказались не столь значительными, как можно было бы ожидать. Можно выделить ряд общих признаков: доминирование *S. volgensis*, относительно высокую встречаемость *Apophallus* spp. и *N. skrjabini*, малочисленность *P. markewitschi*. Часть различий, возможно, связана с тем, что в речном участке Волжского плёса Рыбинского вдхр. *L. naticoides* практически не распространён в глубоководной русловой зоне, что обусловлено, вероятно, неблагоприятным гидрохимическим режимом. Для сравнительного анализа особенностей формирования сообществ трематод в популяциях *L.*

naticoides из р. Волги могут быть использованы частично опубликованные ранее данные по выборкам моллюсков, собранных в 2005 г. в Чебоксарском вдхр. и в 2005–2010 гг. в нижней части Волжского плёса Рыбинского вдхр. [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013]. Отличия исследованного в 2019 г. сравнительно молодого поселения *L. naticoides* в верхней части Волжского плёса Рыбинского вдхр. от подробно изученного ранее поселения, существующего в пределах мелководной зоны нижней части Волжского плёса вблизи г. Рыбинск (58°06' с. ш., 38°41' в. д.) весьма существенны [Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2022]. В условиях менее проточной нижней части Волжского плёса в 2005–2010 гг. наиболее благоприятными условия оказались для роста численности *A. muehlingi* и *A.* (= *Rossicotrema*) *donicus*. Встречаемость других видов была значительно ниже и слабо варьировала даже в сильно отличающиеся по погодным условиям летние месяцы 2009 и 2010 гг.: *Apophallus* spp. (10.43–63.68%), *P. markewitschi* (7.98–12.11%), *N. skrjabini* (0.15–0.61%), *S. volgensis* (0–1.84%). Похожее по структуре сообщество трематод было ранее описано в средневожском Чебоксарском вдхр., где у *L. naticoides* 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].

Успешное распространение трематод рода *Apophallus* обусловлено как широким кругом вторых промежуточных хозяев – рыб различных семейств [Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Структура и функционирование..., 2018; Zhokhov et al., 2019], так и разнообразием дефинитивных хозяев [Odening, 1970; Бисерова 2005; Ivanov, 2008; Yakovleva et al., 2016]. Кроме того, судя по росту встречаемости у наиболее крупных моллюсков, редии трематод рода *Apophallus* можно отнести к относительно слабо влияющим на выживаемость хозяина [Бисерова, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2023b]. В низовьях р. Волги заражённость моллюсков *Apophallus* spp. обычно колеблется в диапа-

зоне от 8.1 до 55.6%, в некоторых случаях превышая 90% [Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008]. В связи с этим, не совсем понятен и требует дальнейшего исследования факт отсутствия случаев смешанного заражения трематодами родов *Sanguinicola* и *Apophallus* в поселениях *L. naticoides* из Угличского и Рыбинского водохранилищ. В других точках ареала *L. naticoides* такие случаи для родов *Sanguinicola* и *Apophallus* отмечались [Stanevičiūtė et al., 2008; Бисерова, 2010].

Чаще всего утрата при расселении значительной части патогенных для хозяина специфических паразитов даёт гидробионтам-вселенцам ощутимое преимущество перед аборигенными видами, занимающими ту же экологическую нишу. Например, ранее было отмечено, что в условиях верхневолжских водохранилищ трематоды *Phyllodistomum macrocotyle* (Lühe, 1909) и *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 не адаптировались к паразитированию у бугской дрейссены *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1847). При этом они являются обычными паразитами родственного двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), расселившегося в водохранилищах вскоре после их заполнения [Pryanichnikova et al., 2011]. У *L. naticoides* при расширении его ареала не наблюдается полной потери ассоциированных с этим видом узкоспецифических трематод. Однако, на фоне некоторых других популяций *L. naticoides*, сообщества трематод в двух исследованных нами верхневолжских популяциях могут считаться относительно простыми. В частности, в одном из водохранилищ на территории Литвы у *L. naticoides* описано сообщество трематод, состоящее из партенит не менее восьми видов [Stanevičiūtė et al., 2008]. В дельте р. Волги у *L. naticoides* выявлены партениты не менее 13 видов трематод [Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008]. В Прибалтике к числу обычных паразитов *L. naticoides* относят трематод родов *Palaeorchis* и *Asymphylogora* [Petkevičiūtė et al., 2020]. В Литве и Венгрии с *L. naticoides* связаны патогенные для многих видов рыб трематоды рода *Echinochasmus* [Stanevičiūtė et al., 2008; Molnár et al., 2016]. Следует отметить, что выявленные нами в 2019 г. в Угличском вдхр. и

водоёме-охладителе Костромской ГРЭС спороцисты с некрупными стилетными церкариями из группы *Xiphidiocercaria* sp. [Тютин и др., 2020б; Tyutin et al., 2023с] не попадают под описание массовых видов этой группы, найденных у *L. naticoides* в других частях его ареала [Odening, 1970; Stanevičiūtė et al., 2008].

В южной части волжского бассейна из числа трематод, завершающих развитие у рыб, одним из наиболее массовых видов стала *N. skrjabini*, что связано с большим видовым разнообразием вторых промежуточных хозяев – ракообразных отряда Amphipoda [Zhokhov et al., 2006, 2019]. При этом даже в дельте р. Волги максимальная заражённость *L. naticoides* партенитами этого вида не превышает 11.0%, варьируя обычно в пределах от 3.0 до 5.0% [Бисерова, 2005, 2010]. Распространение *N. skrjabini* в Угличском и Рыбинском водохранилищах, как уже отмечалось ранее, связано с использованием в качестве вторых промежуточных хозяев интродуцированной во второй половине XX в. байкальской амфиподы *G. fasciatus* и местного представителя Isopoda – *Asellus aquaticus* Linnaeus, 1758 [Tyutin et al., 2013]. Можно отметить, что появление в Верхней Волге *L. naticoides* несколько снизило положительный эффект от интродукции байкальского бокоплава, ранее практически свободного от паразитов.

Несмотря на отсутствие зарегистрированных случаев массовой гибели молодых особей *L. naticoides* в исследованных нами водохранилищах, можно предположить, что высокая степень заражённости партенитами трематод ограничивает возможность дальнейшего быстрого роста численности популяций моллюска. Вероятно, паразитарные системы, сформированные всеми выявленными у *L. naticoides* трематодами, находятся в достаточно сбалансированном состоянии. Для близкого к *L. naticoides* по размерам переднежаберного моллюска *Bithynia troschelii* (Paasch, 1842) описано негативное влияние как редиоидных, так и спороцистоидных трематод на развитие самок и количество производимых ими нормально развитых эмбрионов [Serbina, 2015]. Не вызывает сомнения, что именно для короткоциклового некруп-

ных моллюсков паразитарный фактор может играть существенную роль в регуляции их численности. Продолжительность жизни *L. naticoides* в разных популяциях обычно составляет 13–15 месяцев [Mouthon, 2007] или 16–17 месяцев [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990]. Максимальная высота раковины в различных точках ареала колеблется от 8.0–8.3 мм [Mouthon, 2007] до 10.0–10.2 мм [Пирогов, 1972; Yakovlev et al., 2010].

Занимающие небольшую площадь (менее 2 км²) поселения *L. naticoides* с плотностью менее 100 экз./м² могут полностью исчезать за короткий промежуток времени [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990]. Однако существенное расширение зоны распространения *L. naticoides* в бассейне Верхней Волги по сравнению с 2005–2010 гг. позволяет рассматривать этот вид в качестве постоянного элемента фауны верхневолжских водохранилищ. Тем не менее, плотность *L. naticoides* в поселениях из Рыбинского и Угличского водохранилищ далека от максимально возможной для этого вида. Даже при интенсивном росте популяции *L. naticoides* в Угличском вдхр. в 2013–2015 гг. плотность в отдельных поселениях варьировала в пределах 50–520 экз./м², а средняя биомасса – от 0.42 г/м² до 41.10 г/м² [Perova et al., 2018]. Известно, например, что в бассейне р. Рона (Франция) плотность этого моллюска к середине лета может достигать 1090 экз./м² [Mouthon, 2007]. По данным мониторинга 1976–2006 гг., в дельте р. Волги в годы с благоприятными погодными условиями она повышалась до 1180 экз./м² [Ivanov, 2008]. Для средневолжского Куйбышевского вдхр. в 1999–2007 гг. описана максимальная плотность *L. naticoides* до 347 экз./м² на прибрежном мелководье и до 1739 экз./м² в удалённых от берега участках [Yakovlev et al., 2010]. Средняя плотность при этом колебалась от 18 экз./м² на глубинах менее 1.5 м до 158–168 экз./м² на глубинах до 15 м, средняя биомасса – от 0.41 г/м² до 6.8 г/м², соответственно. Для этого водоёма также отмечено, что более глубоководные участки заселены преимущественно мелкими особями *L. naticoides*. Максимальная величина биомассы *L. naticoides* в условиях Куйбышевского вдхр. не превышала 33.6 г/м² в прибрежье и дости-

гала 109.0 г/м² в глубоководной зоне.

В целом для конкретных биотопов, занимаемых *L. naticoides*, характерен определённый набор доминирующих видов трематод с относительно постоянными значениями встречаемости. Вероятно, по структуре сообщества трематод оба рассматриваемых нами поселения *L. naticoides* можно считать обычными для русловых участков верхневолжских водохранилищ. По нашим наблюдениям, несмотря на небольшую продолжительность жизни *L. naticoides*, плотность обоих полностью сформировавшихся поселений варьирует относительно слабо. Высокий уровень заражённости *L. naticoides*, даже при сравнительно небольшой численности популяций в Рыбинском и Угличском водохранилищах, увеличивает риск распространения гельминтозов в бассейне Верхней Волги при потенциально возможном дальнейшем расселении моллюска. Особого внимания заслуживает высокая встречаемость партенит *S. volgensis*, которая создаёт реальные предпосылки для быстрого формирования очень крупных очагов сангвиниколёза. Появление новых крупных поселений *L. naticoides* в других плёсах Рыбинского вдхр. или в акватории расположенного выше в каскаде Иваньковского вдхр. может существенно увеличить и риск появления в регионе других сопутствующих *L. naticoides* видов трематод.

Заключение

Выполненное исследование позволило выявить в Угличском вдхр. основной набор ассоциированных с *L. naticoides* видов трематод, натурализация которых была отмечена ранее в Рыбинском вдхр.: *Apophallus* spp., *N. skrjabini*, *S. volgensis*, *P. markewitschi*. Кроме того, представляет интерес обнаружение у *L. naticoides* в бассейне Верхней Волги *Xiphidiocercaria* sp. Высокий уровень суммарной заражённости не приводит к заметному сокращению численности поселений *L. naticoides*, несмотря на наличие случаев смешанного заражения отдельных особей партенитами двух видов. В целом, для популяций теплолюбивого и реофильного *L. naticoides* пока характерны неравномерное распределение в акваториях верхневолжских водохра-

нилищ и относительно невысокая плотность. Однако, благодаря высокой встречаемости трематод, *L. naticoides* способен оказывать значительное влияние на экосистемы водоёмов даже при низкой численности популяций: из-за развития постоянных или временных очагов гельминтозов (апофаллёз, россикотремоз, сангвиниколёз). В связи с распространением по акватории Волжского плёса Рыбинского вдхр. и в Угличском вдхр., вклад этого моллюска-вселенца в формирование общей паразитологической ситуации в Верхневолжском регионе существенно вырос, по сравнению с начальным периодом его расселения (2005–2010 гг.). Наиболее негативным моментом развития постоянных поселений *L. naticoides* в бассейне Верхней Волги на настоящем этапе является высокая встречаемость партенит *S. volgensis* в Рыбинском (>30%) и Угличском (>60%) водохранилищах, что создаёт реальные предпосылки для формирования новых крупных очагов сангвиниколёза в других водоёмах региона. Наряду с этим, можно констатировать сохранение очагов апофаллёза и россикотремоза, связанное с достаточно высокой численностью постоянных популяций трематод *A. muehlingi* и *A. (=Rossicotrema) donicus*, метацеркарии которых вызывают одну из разновидностей «чёрно-пятнистого» заболевания рыб. Учитывая, что некоторые представители родов *Paleorchis*, *Asymphylogora*, *Echinochasmus*, обычные для западноевропейских популяций *L. naticoides* [Stanevičiūtė et al., 2008; Molnár et al., 2016; Petkevičiūtė et al., 2020], пока не выявлены у этого моллюска в бассейне р. Волги, в перспективе можно ожидать увеличение регионального списка трематод, ассоциированных с этим вселенцем.

Благодарности

Авторы благодарны д. б. н. П.В. Тузовскому (ИБВВ РАН) за помощь при определении видовой принадлежности личинок водяных клещей и выражают признательность за помощь в сборе части материала команде НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев».

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 *Aphophallus 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.
- Лопухина А.М., Стрелков Ю.А., Чернышёва Н.Б., Юнчис О.Н. Метод определения влияния паразитов на численность молоди рыб в озёрах // Паразитология. 1973. Т. 7. № 3. С. 270–274.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / Ред. Л.А. Кутикова, Я.И. Старобогатов. Ленинград: Гидрометеоздат, 1977. 512 с.
- 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
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. М.: Наука, 2002. 298 с.
- Тютин А.В., Морозова Д.А., Медянцева Е.Н. Видовой состав трематод в популяции *Lithoglyphus naticoides* С. Pfeiffer, 1828 (Gastropoda: Hydrobiidae) Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных. Тезисы Междунар. конференции, посвящённой 110-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского / Ред. С.М. Жданова. Ярославль: Филигрань, 2020а. С. 84.
- Тютин А.В., Пряничникова Е.Г., Морозова Д.А. Паразиты и эндосимбионты у моллюсков-вселенцев в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС // Экология

- водных беспозвоночных. Тезисы Междунар. конференции, посвящённой 110-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского / Ред. С.М. Жданова. Ярославль: Филигрань, 2020б. С. 85.
- 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., Van Eerden M.R. Short term colonization and subsequent extinction of a population of *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda, Prosobranchia, Hydrobiidae) in the IJsselmeer, the Netherlands // Baselia. 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
- Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V., Shcherbina G.K. Comparative analysis of the structure and fauna of endosymbionts of communities of two dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Upper Volga reservoirs // Inland Water Biology. 2011. Vol. 4. No. 2. P. 203–210. DOI: 10.1134/S1995082911020179
- 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., Kisielienė 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., Medyantseva E.N., Bazarov M.I., Tyutin V.A. Distribution patterns of metacercariae of the trematoda *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) in fingerlings in an invasive population of *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from the Gorky Reservoir (Upper Volga basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2023a. Vol. 14. No. 1. P. 66–78. DOI: 10.1134/S2075111723010137
- 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., Medyantseva E.N., Tyutin V.A., Pavlov D.F., Makrushin A.V. Communities of trematodes in Ponto-Azov gravel snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda: Hydrobiidae) and their potential impact on the development of marginal host populations in the Volga River basin // Invertebrate Zoology. 2023b. Vol. 20. No. 2. P. 205–222. DOI: 10.15298/invertzool.20.2.05

- Tyutin A.V., Morozova D.A., Pryanichnikova E.G. Distribution pattern of trematodes in a large colony of the Ponto-Azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) from the upper section of the Uglich Reservoir (Upper Volga basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2023c. Vol. 14. No. 3. DOI: 10.1134/S2075111723030190
- 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

FEATURES OF TREMATODE COMMUNITIES IN THE PONTO-AZOV MOLLUSK *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (C. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIIDAE) FROM UGLICH AND RYBINSK RESERVOIRS (THE UPPER VOLGA BASIN)

© 2023 Tyutin A.V.^{a, *}, Pryanichnikova E.G.^{a, **}, Morozova D.A.^{a, b, ***}

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

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

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

The freshwater gastropod mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) naturalized successfully in the Rybinsk Reservoir and in the Uglich Reservoir in 2005–2011 and 2013–2015, correspondingly. The aim of this work is to study the structure of trematode communities in settlements of *L. naticoides*, formed by 2019 in the upper parts of these waterbodies. It is found that in both reservoirs the species composition of trematodes is similar and includes *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). The density of *L. naticoides* varies from 30 to 50 ind./m² in the shallows of the Rybinsk Reservoir and from 50 до 520 ind./m² in the Uglich Reservoir where the mollusk is found at the depth of 2–9 m. In August 2019 the prevalence of parthenitae varied at different degrees even in relatively flowing upper parts of the reservoirs similar in hydrological characteristics: *Apophallus* spp. (32.01% and 11.45%), *P. markewitschi* (9.14% and 7.63%), *N. skrjabini* (16.57% and 7.63%), *S. volgensis* (19.43% and 63.36%). In the Uglich Reservoir *Xiphidiocercaria* sp. (9.16%) has been recorded, though their species has not yet been determined. A single case of mixed infection with parthenitae of trematodes (*Sanguinicola*+*Nicolla*) was recorded in the Rybinsk Reservoir in 2019. In the Uglich Reservoir, mixed infection with two species of parasites is more common (*Parasymphylodora*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Parasymphylodora*, *Sanguinicola*+*Nicolla*). Due to the high occurrence of some trematodes, *L. naticoides* is able to have a significant impact on the ecosystems of reservoirs by the development of foci of the helminthoses even with a relatively low size of its populations.

Keywords: alien species, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, parasites, Trematoda, foci of helminthoses, Upper Volga basin.