

РОЛЬ РАЗНЫХ ВИДОВ РЫБ В ПОДДЕРЖАНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ГЕМИПОПУЛЯЦИЙ МЕТАЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОДЫ *APORHALLUS DONICUS* (SKRJABIN ET LINDTROP, 1919) В ЭКОСИСТЕМАХ РЫБИНСКОГО И ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ (БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)

© 2026 Тютин А.В.^{а,*}, Шляпкин И.В.^а, Базаров М.И.^а, Морозова Д.А.^{а,б}
 Медянцева Е.Н.^а, Тютин В.А.^с

^а Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

^б Дарвинский государственный природный биосферный заповедник

^с Санкт-Петербургский государственный университет

e-mail: *tyutin@ibiw.ru

Поступила в редакцию 30.10.2025. После доработки 04.02.2026. Принята к публикации 20.02.2026

В статье описывается круг вторых промежуточных хозяев чужеродной для реки Волга трематоды *Aporhalls* (= *Rossicotrema*) *donicus* Skrjabin et Lindtrop, 1919, а также особенности развития верхне-волжских очагов россикотремоза (разновидности «чёрно-пятнистых» заболеваний рыб) в 2019–2022 гг. На примере Рыбинского и Горьковского водохранилищ рассмотрены гостальные различия распределения метацеркарий *A. donicus* в пелагических и прибрежных группировках наиболее массовых видов окунёвых рыб. Самым распространённым вторым промежуточным хозяином *A. donicus* в обоих исследованных водохранилищах оказался окунь *Perca luviatilis* Linnaeus, 1758. Показано, что высокая вариабельность встречаемости метацеркарий *A. donicus* обычно отражает мозаичный характер расселения первого промежуточного хозяина трематоды – понто-азовского переднежаберного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828). Для Рыбинского водохранилища можно говорить об отсутствии крупных очагов россикотремоза за пределами относительно небольшого Волжского плёса. У взрослых особей окуня, способных совершать относительно протяжённые нагульные миграции, встречаемость метацеркарий в этом участке водоёма составила 22.73%. У редко совершающих миграции прибрежных группировок сеголетков окуня в разных точках Волжского плёса встречаемость метацеркарий варьировала от 3.57% до 96.47%. В Горьковском водохранилище отмечено более широкое распространение россикотремоза. Даже в уловах пелагического трала из озеровидной части этого водоёма встречаемость метацеркарий у сеголетков окуня оказалась на уровне 5.00–47.83%. Очень крупный очаг россикотремоза в Горьковском водохранилище сформировался выше озеровидного расширения – в зоне влияния подогретых сбросных вод Костромской ГРЭС, где слабо заражённой оказалась только молодь судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) – 0.49%. При этом в интегральной выборке разновозрастных особей окуня встречаемость метацеркарий оказалась на уровне 92.31%, а в разновозрастной выборке ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) достигла 100%. Чётко выраженная локальность формирования очагов россикотремоза может быть связана с относительно высокой теплолюбивостью трематоды *A. donicus*, ограниченностью круга её вторых промежуточных хозяев и сравнительно небольшими плотностями их популяций. При мониторинге общей паразитофауны даже в условиях довольно крупного Рыбинского водохранилища, кроме окунёвых рыб, метацеркарии *A. donicus* были зарегистрированы только у одной взрослой особи щуки *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) и одного сеголетка тупоносого бычка *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1937).

Ключевые слова: чужеродный паразит, Trematoda, очаги россикотремоза, окунь, судак, ёрш, верхневолжские водохранилища.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-116-130

Введение

Мариты трематод рода *Aporhalls* Lühe, 1909 нередко отличаются высокой степенью патогенности для своих дефинитивных хозяев – рыбоядных птиц, млекопитающих и че-

ловека, а метацеркарии способны вызывать заболевания у многих ценных в рыбохозяйственном отношении видов рыб [Odening, 1970, 1973; Kent et al., 2004; Hung et al., 2013; Chai, Jung, 2017]. Распространение подоб-

ных гельминтов относят к числу важных экологических последствий непреднамеренного расселения чужеродных видов гидробионтов. Первым промежуточным хозяином европейских видов рода *Apophallus* служит включённый в список зарегистрированных в России наиболее опасных инвазионных видов пресноводный понто-азовский моллюск *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) [Самые опасные..., 2018]. Этот инвазивный вид достаточно широко распространился за последние годы во многих водоёмах Европейской части страны. В дельте р. Волга после непреднамеренной интродукции *L. naticoides* через Волго-Донской канал, а также на начальных этапах натурализации моллюска в ниже- и средневожских водохранилищах обычно наиболее заметным было именно появление одного или двух видов трематод рода *Apophallus*. Нередко, при массовом паразитировании метацеркарий этих трематод в мускулатуре широкого круга рыб, наблюдалось развитие крупных постоянных очагов так называемых «чёрно-пятнистых» заболеваний (апофаллёз и россикотремоз), вызываемых *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) и *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* Skrjabin et Lindtrop, 1919 [Бисерова, 2005, 2016; Ivanov, 2008; Tyutin et al., 2013; Zhokhov et al., 2019].

Примерно в 2004–2005 гг., на фоне общего потепления климата, началось формирование первых постоянных поселений моллюска *L. naticoides* в более северных водохранилищах, относимых к верхневожской части каскада [Tyutin et al., 2013, 2023a]. Следует отметить, что начальные этапы натурализации моллюска в Рыбинском и Горьковском водохранилищах тоже характеризовались ростом численности популяций трематод рода *Apophallus*. Было установлено, что редии трематод рода *Apophallus* при моновидовом заражении проявляют относительно невысокую патогенность для взрослых особей *L. naticoides*, поэтому при формировании каждого нового поселения этого южного моллюска-вселенца обычно регистрировали существенный (иногда сразу до уровня > 50.00%) рост значений встречаемости партенит [Tyutin et al., 2022, 2023b]. В отличие от большинства других ассоциированных с *L. naticoides* трематод, для

партенит трематод рода *Apophallus* было характерно существенное повышение встречаемости у взрослых моллюсков по сравнению с сеголетками, что повышало вероятность формирования стабильных очагов апофаллёза и россикотремоза. В 2011–2019 гг. нами были выявлены постоянные поселения моллюска *L. naticoides* в верхнем участке Волжского плёса Рыбинского вдхр., где встречаемость партенит рода *Apophallus* составила ~25.00%, и в зоне влияния тёплых сбросных вод Костромской ГРЭС в акватории Горьковского вдхр., где встречаемость партенит не превысила уровня ~10.00 % [Tyutin et al., 2023b, 2024]. Предположительно, относительно низкие значения встречаемости партенит рода *Apophallus* в этих случаях были связаны с повышенной смертностью моллюсков, в гепатопанкреасе которых начинают развиваться одновременно партениты обоих видов – *A. muehlingi* и *A. donicus*. К сожалению, визуальная дифференцировка видов *A. muehlingi* и *A. donicus* на стадиях редий и даже церкарий затруднена из-за высокого уровня их морфологического сходства. Достаточно чётко различаются только полностью развитые, достигшие инвазионности метацеркарии, инцистированные в мускулатуре или на плавниках вторых промежуточных хозяев – рыб [Odening, 1970; 1973; Wierzbicka, Wierzbicki, 1973; Определитель..., 1987]. В частности, для метацеркарий *A. donicus* важными признаками являются сравнительно короткая предглотка, относительно узкая передняя часть тела, хорошо развитые округлые семенники, обычно расположенные почти на одном уровне. В связи с этим для разделения очагов апофаллёза и россикотремоза изучения разновозрастных особей моллюска *L. naticoides* чаще всего недостаточно и требуются дополнительные ихтиопаразитологические исследования.

Ранее нами было относительно подробно описано расселение трематоды *A. muehlingi*, метацеркарии которой уже стали обычными паразитами местных карповых рыб, а также натурализовавшейся в бассейне верхней Волги пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) [Tyutin et al., 2013, 2023a; Структура и функционирование..., 2018].

В то же время круг хозяев и особенности распространения второго представителя рода – *A. (=Rossicotrema) donicus* Skrzjabin et Lindtrop, 1919, метацеркарии которого не были найдены нами ни у тюльки, ни у карповых рыб, были изучены в гораздо меньшей степени. Присутствие *A. donicus* в Верхневолжском регионе известно по единичным находкам метацеркарий только у одного из представителей семейства Percidae – речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 [Tyutin et al., 2013]. Важно подчеркнуть, что в более южных регионах масштабы развития очагов апофаллёза и россикотремоза обычно бывают примерно одинаковыми. Например, в условиях Киевского вдхр. (Украина), при встречаемости метацеркарий *A. muehlingi* у наиболее заражённого представителя семейства карповых обыкновенного ельца *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) на уровне 20.00%, встречаемость метацеркарий *A. donicus* у обитающих в тех же биотопах ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) и окуня *P. fluviatilis* достигла 10.00 и 17.00%, соответственно [Izyumova, 1987]. Следует отметить, что в дельте р. Волга, после натурализации в 1970-х гг. там моллюска *L. naticoides*, круг вторых промежуточных хозяев трематод рода *Apophallus* постепенно расширился: к 1999 г. у *A. muehlingi* до 15 видов рыб (при встречаемости метацеркарий 20.00–100.00%), у *A. donicus* – до 5 видов (при встречаемости 62.40–73.40%) [Ivanov, 2008]. Причины, по которым в условиях верхневолжских водохранилищ численность популяций *A. donicus* значительно уступает численности популяций *A. muehlingi*, но при этом вид *A. donicus* полностью не исчезает из экосистем водоёмов, пока окончательно не выяснены. В связи с этим, а также учитывая устойчивую тенденцию развития новых поселений моллюска *L. naticoides*, хорошо заметную в последние годы в акватории Горьковского вдхр. и в несколько меньшей степени выраженную в Рыбинском вдхр. [Tyutin et al., 2022, 2023a, 2023b], мониторинг заражённости массовых видов окунёвых рыб метацеркариями *A. donicus* представляется нам актуальным.

Цель данного исследования – на материале из пелагических и прибрежных уловов

в акваториях Рыбинского и Горьковского водохранилищ оценить значение разных видов окунёвых рыб для развития верхневолжских популяций *A. donicus* и выявить особенности формирования наиболее крупных очагов россикотремоза.

Материал и методы

Общие подходы. Некоторые используемые нами методические подходы были описаны в ранее опубликованных статьях [Голованов, Базаров, 2008; Tyutin et al., 2013; Tyutin et al., 2022; Tyutin et al., 2023a]. Там же приведены описания основных мест отлова рыб, входящих в число стандартных точек выполняемого Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук мониторинга экосистем верхневолжских водохранилищ. Все отловы пелагических выборок сеголетков рыб, рассматриваемых в данной статье, были выполнены в ходе комплексных летне-осенних рейсов НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев». Использовались пелагические тралы с горизонтальным раскрытием 12–17 м, вертикальным раскрытием ~2 м, шагом ячеи (в кутке) не более 4–6 мм. Для отлова прибрежных выборок рыб были использованы мальковые невода с размером ячеи 2–6 мм, а также рыболовные сети разного размера. При первичной обработке уловов основное внимание уделяли изучению сеголетков окунёвых рыб. Особи старших возрастов в уловах были относительно малочисленны и представлены разноразмерными экземплярами, поэтому они описываются нами как смешанные размерно-возрастные группы – «взрослые особи». В качестве основного объекта исследования использован наиболее массовый в обоих водохранилищах представитель окунёвых рыб – речной окунь *Perca fluviatilis*.

Отлов рыб в Рыбинском вдхр. Отлов основных выборок сеголетков окуня был проведён в двух секторах (северо-восточном и юго-западном) озеровидной центральной части водоёма в июле 2020 г. (рис.). Сеголетки окуня из северо-восточного сектора центральной части Рыбинского вдхр. были отловлены при тралениях вдоль затопленного русла р. Шексна на участке от траверса насе-



Рис. Схема расположения мест отлова выборок рыб: *Рыбинское водохранилище*: 1 – границы основного участка пелагических тралений в северо-восточном секторе центральной части водоёма; 2 – границы основных участков пелагических тралений в юго-западном секторе центральной части водоёма; 3 – место отлова прибрежных выборок рыб в нижней части Волжского плёса; 4 – место отлова прибрежных выборок рыб в верхней части Волжского плёса. *Горьковское водохранилище*: 5 – место отлова прибрежных выборок рыб; 6 – пелагические траления в верхнем участке приплотинного озеровидного расширения; 7 – пелагические траления в нижнем участке приплотинного озеровидного расширения.

лётного пункта Ягорба до траверса населённого пункта Мякса. В юго-западном секторе пелагические траления были выполнены от траверса населённого пункта Брейтово (вдоль затопленного русла р. Молога) до условного географического центра водохранилища, за который нами принят район затопленного населённого пункта Пчелье. Из этих же уловов были отобраны для исследования сеголетки другого представителя окунёвых рыб – судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), способные уже на первом году жизни совершать очень протяжённые нагульные миграции [Рыбы Рыбинского..., 2015]. Для увеличения объёма интегральных выборок рыб, а также для выявления возможных межгодовых различий в заражённости метацеркариями, дополнительные траления в тех же точках были выполнены в июле 2022 г. Использованы также две прибрежные выборки окуней первого года жизни: из нижнего и верхнего участков Волжского плёса Рыбинского вдхр. В нижнем участке Волжского плёса отлов сеголетков окуня был осуществлен в октябре

2019 г. рядом с пос. Борок (Некоузкий район Ярославской области). В верхнем участке – в августе 2019 г. рядом с г. Мышкин. В этих же точках побережья были отловлены сеголетки тупонозого бычка *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1937). Дополнительно в период с августа по октябрь 2019 г. в побережье Волжского плёса были выполнены сетепостановки для отлова взрослых особей окуня *Perca fluviatilis*. Для уточнения круга потенциальных вторых промежуточных хозяев трематод рода *Apophallus* были также исследованы взрослые экземпляры щуки *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) из сетных уловов, выполненных в 2021 г. у юго-западного побережья Рыбинского вдхр. рыбаками частных рыболовецких бригад Брейтовского района Ярославской области.

Отлов рыб в Горьковском вдхр. В качестве прибрежных выборок в данном случае рассматриваются сборы разновозрастных особей рыб, снятых в ноябре 2019 г. с защитных решёток водозабора Костромской ГРЭС, расположенной в г. Волгореченск Костром-

ской области. Помимо окуня *P. fluviatilis* из этих сборов были исследованы тупоносый бычок *P. semilunaris*, разновозрастные особи ерша *G. cernuus*, а также в массе попавшие на защитные решётки сеголетки судака *S. lucioperca*. Отлов пелагических выборок сеголетков *P. fluviatilis* был проведён в двух участках (верхнем и нижнем) озеровидной приплотинной части водоёма (так называемое Юрьевоцкое расширение) в сентябре 2019 г. В верхнем участке озеровидного Юрьевоцкого расширения траления были выполнены на траверсе населённого пункта Сокольское, в нижнем – на траверсе населённого пункта Чкаловск. Перед неполным гельминтологическим вскрытием у всех особей рыб измеряли длину тела (до конца чешуйного покрова). Для более подробного анализа размерно-возрастной динамики заражённости метацеркариями интегральные выборки рыб разделяли на две примерно равные по объёму группы – некрупных и сравнительно крупных особей. Для каждой из анализируемых размерно-возрастных групп рыб или их интегральных выборок учитывали диапазон разброса значений длины тела (l_{\min} – l_{\max} , мм). Определение видовой принадлежности метацеркарий рода *Apophallus* было проведено по их классическим описаниям с учётом последующих систематических уточнений [Odening, 1970, 1973; Wierzbicka, Wierzbicki, 1973; Определитель..., 1987; Sándor et al., 2017]. При вскрытиях рыб были использованы световые биологические микроскопы МБС-9 и МБС-10, а при уточнении видовой принадлежности найденных метацеркарий и стадий их развития – световые микроскопы МБИ-3 и OLYMPUS-CX23LEDRFS1.

Математические и статистические расчёты. Обработка результатов исследования проведена с применением стандартных методик [Bush et al., 1997; Sokal, Rohlf, 2012]. В качестве основного показателя уровня заражённости использовали встречаемость метацеркарий в выборках рыб (the infection prevalence – доля заражённых особей от общего числа исследованных экземпляров с расчётом стандартной статистической ошибки доли, $P \pm SE$, %). В данной статье также использован показатель интенсивности за-

ражения метацеркариями – число инцистированных паразитов у каждой заражённой особи. При этом мы рассматривали только диапазон разброса индивидуальных значений интенсивности заражения в конкретной выборке или размерно-возрастной группе рыб (the intensity range, IR \min – \max , экз.). Вместо среднего значения интенсивности заражения использовали индекс обилия метацеркарий (the abundance – среднее количество на одну исследованную особь хозяина с расчётом стандартной статистической ошибки, $A \pm SE$). Степень статистической значимости различий арифметических средних оценивали по непараметрическому тесту Краскела – Уоллиса для независимых переменных (Kruskal – Wallis H-test, 2-tailed). Оценку статистической значимости различий между выраженными в процентах долями (встречаемость метацеркарий) провели по непараметрическому χ^2 – критерию Пирсона (Pearson's Chi-square test). Анализ данных во всех случаях был выполнен на наиболее распространенном в ихтиопаразитологии уровне значимости $p < 0.05000$.

Результаты

Заражённость рыб в Рыбинском вдхр. Для формирования постоянных очагов россикотремоза очень важен сравнительно восприимчивый к заражению метацеркариями *Apophallus donicus* наиболее массовый представитель семейства Percidae – речной окунь *Perca fluviatilis*. В табл. 1 приведены основные данные по вариабельности значений встречаемости и индекса обилия метацеркарий *A. donicus* в разных участках Рыбинского вдхр. Значения этих показателей в пелагических выборках сеголетков окуня, а также в прибрежных выборках сеголетков и взрослых особей окуня из Волжского плёса хорошо отразили мозаичный характер расселения моллюска *Lithoglyphus naticoides* в данном водоёме. Метацеркарии *A. donicus* не были выявлены в группировках сеголетков окуня, отловленных пелагическим тралом в 2020 г. и 2022 г. в обоих секторах центральной части водохранилища. В связи с этим можно говорить об отсутствии в настоящее время постоянных очагов россикотремоза как в Главном плёсе Рыбинского вдхр., так и в северной и

западных частях водоёма (Шекснинский и Моложский плёсы). Следует отметить, что метацеркарии *A. donicus* не были найдены и в дополнительно исследованной выборке сеголетков судака *Sander lucioperca* ($n = 127$) из тех же пелагических уловов в центральной части водохранилища. Траления были выполнены на достаточно больших участках: от $58^{\circ}40'$ с.ш., $38^{\circ}15'$ в.д. до $58^{\circ}55'$ с.ш., $38^{\circ}05'$ в.д. – в северо-восточном секторе и от $58^{\circ}20'$ с.ш., $38^{\circ}00'$ в.д. до $58^{\circ}30'$ с.ш., $38^{\circ}30'$ в.д. – в юго-западном секторе. Таким образом, несмотря на то что особи *S. lucioperca* способны уже на первом году жизни совершать протяжённые нагульные миграции, расстояния от мест тралений до ближайшего известного на данный момент крупного поселения моллюска *L. naticoides* (в нижней части Волжского плёса, примерные координаты географического центра поселения – $58^{\circ}06'$ с.ш., $38^{\circ}41'$ в.д.) оказались слишком большими. Другой причиной отсутствия метацеркарий *A. donicus* у сеголетков судака может быть малочисленность в указанном поселении *L. naticoides* партенит именно этого вида трематод.

В пользу последнего предположения свидетельствует то, что даже в отловленной сравнительно недалеко от географического центра этого поселения *L. naticoides* (место отлова – $58^{\circ}16'$ с.ш., $38^{\circ}03'$ в.д., точка № 3 на рис.) прибрежной выборке сеголетков окуня только две относительно некрупные особи из 56 исследованных оказались заражёнными метацеркариями *A. donicus*. У дополнительно исследованных из этого же улова сеголетков тупоносого бычка *P. semilunaris* (5 особей с длиной тела 25–43 мм) метацеркарии этого вида не были обнаружены. Только в верхнем участке Волжского плёса, где отлов рыб был проведён непосредственно в границах другого крупного поселения *L. naticoides* ($57^{\circ}47'$ с.ш., $38^{\circ}28'$ в.д., точка № 4 на рис.), даже у тупоносого бычка, демонстрирующего в целом довольно высокую устойчивость к заражению, было обнаружено две метацеркарии *A. donicus* (у одной особи из 16 исследованных сеголетков с длиной тела 16–30 мм). В отловленной здесь же интегральной выборке сеголетков окуня (с длиной тела 35–75

мм) встречаемость метацеркарий оказалась близкой к 100% (при максимальном значении интенсивности заражения > 200 экз. и индексе обилия > 50 экз.). При выделении в этой интегральной выборке сеголетков окуня двух размерных групп выявлено трёхкратное статистически значимое повышение индекса обилия в группе наиболее крупных особей по сравнению с группой относительно некрупных особей ($N = 85$, $H = 30.03$, $p < 0.00001$). Столь большое различие может быть следствием дифференцировки сеголетков на быстро растущих лидеров и проигрывающих конкуренцию за пищу отставших в росте аутсайдеров, приводящей к селективному выеданию ихтиофагами части наиболее мелких особей, накопивших > 100 экз. метацеркарий.

Интегральные прибрежные выборки сеголетков окуня из нижнего и верхнего участков Волжского плёса статистически значимо различаются и по значениям встречаемости метацеркарий ($\chi^2 = 120.97$, $p < 0.00001$) и по значениям индекса обилия ($N = 141$, $H = 93.34$, $p < 0.00001$). Можно констатировать, что к 2019–2022 г. в пределах акватории Рыбинского вдхр. формирование постоянных очагов россикотремоза произошло только в верхнем участке Волжского плёса. Локальный характер этого процесса подтверждается очень перерасеянным распределением метацеркарий среди взрослых особей окуня, способных довольно широко мигрировать в пределах Волжского плёса. К сожалению, взрослые окуни в наших уловах были немногочисленными, и возрастной рост миграционной активности проявился только в небольшом снижении встречаемости метацеркарий у наиболее крупных взрослых окуней по сравнению с группой относительно некрупных особей ($\chi^2 = 0.25$, $p > 0.61092$). Повышение, хотя и статистически незначимое ($N = 22$, $H = 0.08$, $p > 0.76761$), значения индекса метацеркарий у наиболее крупных окуней по сравнению с группой некрупных взрослых особей в принципе отразило обычную тенденцию постепенного накопления гельминтов в процессе жизни хозяина. Возможно, из-за нагульных миграций в удалённые от берега места, характерные для крупных особей щуки *E. lucius*, из 19 исследованных нами особей этого об-

Таблица 1. Заражённость метацеркариями трематоды *Aporhallus donicus* разновозрастных сеголетков и взрослых особей окуня *Perca fluviatilis* из разных участков Рыбинского водохранилища

Показатели заражённости	Размерные группы окуня <i>P. fluviatilis</i>		Общее число рыб и показатели для интегральных выборок
	Некрупные особи	Крупные особи	
<i>Сеголетки окуня из северо-восточного сектора центральной части Рыбинского водохранилища (уловы пелагического трала, июль 2020 г. и июль 2022 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	536	536	1072
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	23–34	35–51	23–51
$P \pm SE, \%$	0	0	0
<i>Сеголетки окуня из юго-западного сектора центральной части Рыбинского водохранилища (уловы пелагического трала, июль 2020 г. и июль 2022 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	587	588	1175
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	26–34	35–55	26–55
$P \pm SE, \%$	0	0	0
<i>Сеголетки окуня из прибрежной зоны нижнего участка Волжского плёса Рыбинского водохранилища (неводной улов, октябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	28	28	56
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	38–49	50–72	38–72
$P \pm SE, \%$	7.14±4.88	0	3.57±2.48
IR min-max, экз.	1–2	0	1–2
$A \pm SE$	0.11±0.08	0	0.05±0.04
<i>Сеголетки окуня из прибрежной зоны верхнего участка Волжского плёса Рыбинского водохранилища (неводной улов, август 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	42	43	85
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	35–49	50–75	35–75
$P \pm SE, \%$	92.86±3.97	100.00±0.00	96.47±2.01
IR min-max, экз.	3–95	7–215	3–215
$A \pm SE$	31.09±4.09	94.86±8.75	63.35±5.96
<i>Взрослые окуни из прибрежной зоны Волжского плёса Рыбинского водохранилища (неводные и сетевые уловы, август–октябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	11	11	22
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	80–105	110–282	80–282
$P \pm SE, \%$	27.27±13.43	18.18±11.63	22.73±8.94
IR min-max, экз.	2–52	3–234	2–234
$A \pm SE$	5.45±4.69	21.54±21.25	13.51±10.76

Примечание. $n_{\text{рыб}}$ – количество исследованных особей рыб; $l_{\text{рыб}} \text{ min-max}$ – диапазон разброса значений длины тела рыб; $P \pm SE$ – значение показателя встречаемости метацеркарий *A. donicus* и его статистическая ошибка; IR min-max – диапазон разброса индивидуальных значений интенсивности заражения метацеркариями; $A \pm SE$ – индекс обилия метацеркарий и его статистическая ошибка.

лигатного хищника (разброс значений длины тела 270–750 мм) единственная метацеркария *A. donicus* была обнаружена только у одной из самых мелких особей – с длиной тела 300 мм (встречаемость $5.26 \pm 5.12\%$, значение индекса обилия 0.53 ± 0.53).

Заражённость рыб в Горьковском вдхр.

В отличие от Рыбинского вдхр., в Горьковском вдхр., где моллюск *L. naticoides* смог освоить разные глубины практически по всей акватории водоёма, отмечено более широкое распространение россикотремоза (табл. 2). К сожалению, в траловых уловах, выполненных в 2019 г. в приплотинном Юрьевоцком расширении, отсутствовали обычные обитатели пелагиали – сеголетки судака. Видимо, для их осеннего нагула более привлекательной оказалась более проточная средняя часть водохранилища (в частности – места расположения водозабора и водосбросов Костромской ГРЭС, $57^{\circ}28'$ с.ш., $41^{\circ}21'$ в.д., точка № 5 на рис.). Большую выборку сеголетков судака удалось собрать непосредственно на защитных решётках водозабора ГРЭС, но их заражённость оказалась крайне низкой и без выраженных различий между размерными группами хозяина. Возможно, привлечённые обилием корма в зону влияния тёплых сбросных вод ГРЭС сеголетки судака целенаправленно избегают длительного пребывания в местах скопления взрослых особей моллюска *L. naticoides*. Отсутствие метацеркарий *A. donicus* у единственного исследованного сеголетка тупонозого бычка *P. semilunaris* с длиной тела 45 мм, вероятно, связано с врождённой низкой восприимчивостью к заражению данным видом паразита. Во всяком случае, у собранных на защитных решётках водозабора Костромской ГРЭС разновозрастных особей ерша и окуня, менее склонных к совершению миграций, встречаемость метацеркарий этого вида оказалась близкой к 100%, а индивидуальная интенсивность заражения у отдельных рыб достигла уровня > 300 экз. Это свидетельствует об относительно небольшой степени селективности выедания крупными ихтиофагами наиболее заражённых особей в группировках ерша и окуня. Судя по всему, крупные хищники в данном случае предпочитают потреблять бо-

лее доступные пищевые объекты – молодь карповых рыб и весьма распространённую в зоне влияния тёплых сбросных вод ГРЭС черноморско-каспийскую туюлку. Сравнительно небольшое и статистически незначимое ($N = 33$, $H = 0.03$, $p > 0.85383$) различие в значениях индекса обилия метацеркарий у ерша и окуня, вероятно, не связано напрямую с поведенческими особенностями хозяев и может быть объяснено большим количеством слизи на поверхности тела ерша, служащей препятствием для проникновения церкарий *A. donicus*. К сожалению, возможно, из-за небольшого объёма выборок рыб, различия между значениями индекса обилия метацеркарий в отдельных размерных группах хозяев не достигли статистически значимого уровня ни в разновозрастной выборке окуней ($N = 13$, $H = 0.02$, $p > 0.61707$), ни в разновозрастной выборке ершей ($N = 20$, $H = 0.21$, $p > 0.65014$). Тем не менее, следует отметить, что у окуня значения индекса обилия метацеркарий оказались на уровне ~ 100 экз. как у некрупных, так и у крупных особей. У крупных особей ерша значение индекса обилия метацеркарий оказалось даже ниже, чем у некрупных особей этого вида.

Заражённость метацеркариями *A. donicus* сеголетков окуня не была нулевой даже в выборках из уловов пелагическими тралами в наиболее широкой озеровидной части водохранилища (Юрьевоцкое расширение). Выявленные различия в значениях показателей заражённости рыб между верхним (координаты траления $57^{\circ}06'$ с.ш., $43^{\circ}08'$ в.д., точка № 6 на рис.) и нижним (координаты траления $56^{\circ}44'$ с.ш., $43^{\circ}17'$ в.д., точка № 7 на рис.) участками озеровидного расширения, вероятно, могут быть связаны с относительной теплолюбивостью и умеренной реофильностью моллюска *L. naticoides*. Несмотря на небольшие объёмы обеих пелагических выборок сеголетков окуня, между ними выявлены статистически значимые различия как по встречаемости метацеркарий ($\chi^2 = 9.75$, $p < 0.00181$), так и по индексу обилия ($N = 43$, $H = 6.22$, $p < 0.01258$). Следует отметить, что, если в нижнем участке Юрьевоцкого расширения Горьковского вдхр. единственная метацеркария *A. donicus* была найдена только у одного из относитель-

Таблица 2. Заражённость метацеркариями трематоды *Aporhollus donicus* окупёвых рыб разных видов в акватории Горьковского водохранилища

Показатели заражённости	Размерные группы рыб		Общее число рыб и показатели для интегральных выборок
	Некрупные особи	Крупные особи	
<i>Сеголетки окуня из верхнего участка прилотинного озеровидного расширения Горьковского водохранилища (пелагический трал, сентябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	11	12	23
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	51–63	65–71	51–71
$P \pm SE$, %	45.46±15.01	50.00±14.43	47.83±10.42
IR min–max, экз.	1–12	1–62	1–62
$A \pm SE$	1.82±1.08	8.58±5.13	5.35±2.76
<i>Сеголетки окуня из нижнего участка прилотинного озеровидного расширения Горьковского водохранилища (пелагический трал, сентябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	10	10	20
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	55–59	60–65	55–65
$P \pm SE$, %	10.00±9.49	0	5.00±4.87
IR min–max, экз.	1	0	1
$A \pm SE$	0.10±0.10	0	0.05±0.05
<i>Разновозрастные особи окуня (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	6	7	13
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	50–78	105–127	50–127
$P \pm SE$, %	83.33±15.21	100.0±0.00	92.31±7.39
IR min–max, экз.	8–498	8–404	8–498
$A \pm SE$	113.66±79.51	91.57±53.05	101.77±44.54
<i>Разновозрастные особи ерша (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	10	10	20
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	70–82	85–125	70–125
$P \pm SE$, %	100.00±0.00	100.0±0.00	100.00±0.00
IR min–max, экз.	1–355	1–165	1–355
$A \pm SE$	70.51±32.74	47.00±15.89	58.75±17.92
<i>Сеголетки судака (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	201	202	403
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	45–55	60–65	45–65
$P \pm SE$, %	0.49±0.49	0.49±0.49	0.49±0.35
IR min–max, экз.	5	7	5–7
$A \pm SE$	0.02±0.02	0.04±0.04	0.03±0.02

Примечание. Обозначения, как в табл. 1.

но некрупных сеголетков окуня, то в верхней части озеровидного расширения метацеркариями оказалось заражено около половины из исследованных сеголетков окуня в обеих выделенных нами размерных группах. Различия в уровнях заражённости метацеркариями *A. donicus* между двумя размерными группами сеголетков окуня в верхнем участке Юрьевецкого расширения оказались статистически незначимыми как по показателю встречаемости ($\chi^2 = 0.05$, $p > 0.82743$), так и по индексу обилия ($N = 23$, $H = 0.54$, $p > 0.46017$).

Обсуждение

В бассейне верхней Волги крупные очаги россикотремоза как по количеству, так и по площади пока явно уступают более динамично развивающимся очагам апофаллёза, вызываемого трематодой *Apoprophallus muehlingi* [Структура и функционирование..., 2018; Tyutin et al., 2022, 2023a]. Отчасти это связано со способностью *A. muehlingi* использовать более широкий круг вторых промежуточных хозяев, включающий местных карповых рыб, превосходящих окунёвых по суммарному числу видов и плотности популяций, а также успешно натурализовавшуюся в верхне-волжских водохранилищах черноморско-каспийскую тюльку *Clupeonella cultriventris*. Эта закономерность характерна для обоих исследованных нами водохранилищ: как для большого озеровидного водоёма (Рыбинское вдхр.), так и для более проточного водоёма долинного типа (Горьковское вдхр.). Важно также подчеркнуть, что в последние годы число поселений и общая численность популяций моллюска *Lithoglyphus naticoides* имеют тенденцию к росту и в других водоёмах верхневолжского бассейна (например, в Угличском вдхр.), хотя в большинстве местообитаний плотность моллюска ещё не превышает 100–200 экз./м² [Tyutin et al., 2022, 2023b, 2024].

В Горьковском вдхр. по режиму проточности гидрологи выделяют близкую к речному типу северную часть – от г. Рыбинск до г. Кострома, а в нижней приплотинной части – сравнительно небольшое озеровидное Юрьевецкое расширение. Наиболее подходящим для умеренно реофильного и относи-

тельно теплолюбивого *L. naticoides* в настоящее время можно считать среднюю часть этого водохранилища, относимую по гидрологическим характеристикам к переходному типу между речным и озёрным. Однако, судя по заражённости метацеркариями трематод рода *Apoprophallus* сеголетков рыб из пелагических уловов, этот моллюск уже успешно расселился и в других участках водоёма, освоив не только прибрежные, но и глубоководные зоны Горьковского вдхр. В Рыбинском вдхр. крупные постоянные поселения моллюска *L. naticoides* пока зарегистрированы только в прибрежной зоне относительно небольшого по площади Волжского плёса [Структура и функционирование..., 2018; Tyutin et al., 2022; 2023b; 2024]. В перспективе можно ожидать уменьшение степени различий между Рыбинским и Горьковским водохранилищами по плотности популяций *L. naticoides*, так как, помимо собственно озеровидной центральной части (шириной до 56 км) и Волжского плёса, расположенного между плотиной Угличской ГЭС и озеровидной частью, в Рыбинском вдхр. существуют образованные затопленными руслами крупных притоков Моложский и Шекснинский плёсы [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987]. Тем не менее межвидовые различия между трематодами *A. donicus* и *A. muehlingi* по масштабам использования пелагических и прибрежных группировок рыб, вероятно, сохранятся и в дальнейшем.

Складывается впечатление, что трематода *A. donicus* на каких-то стадиях жизненного цикла является более теплолюбивой по сравнению с близкородственным видом *A. muehlingi*. Как следствие, в пределах акватории Горьковского вдхр. условия для развития очагов россикотремоза и апофаллёза примерно одинаковы только в средней части водоёма, где, помимо влияния подогретых сбросных вод бытовых и промышленных стоков крупных областных центров (г. Ярославль и г. Кострома), дополнительный вклад в создание благоприятных для *L. naticoides* и ассоциированных с ним трематод вносит работа Костромской ГРЭС. Важно отметить, что при функционировании электростанции в режиме максимальной нагрузки сброс по-

догретой воды в Горьковское вдхр. может обеспечивать разницу температур в 5–8 °С по сравнению с фоновыми значениями, что нередко вызывает повышение плотности скоплений рыб в этой части водоёма [Голованов, Базаров, 2008]. В нашем материале из нижней части Горьковского вдхр. (из разных участков озеровидного Юрьевоцкого расширения) встречаемость метацеркарий *A. donicus* в пелагических группировках сеголетков окуня оказалась варьирующей в очень широком диапазоне (от 5.00 до 47.83%), что может быть прямым следствием относительно невысокой эврибионтности данной трематоды. Для значений встречаемости метацеркарий *A. muehlingi* в пелагических группировках сеголетков только *C. cultriventris* из Юрьевоцкого расширения мы выявили меньший диапазон варибельности (6.80–28.10%) [Tyutin et al., 2023a]. Вероятно, высокая варибельность встречаемости метацеркарий *A. donicus* в прибрежных группировках сеголетков окуня в акватории Волжского плёса Рыбинского вдхр. тоже может быть отчасти связана с влиянием температурного фактора, ограничивающего площадь локального очага россикотремоза. При этом гостальные различия в заражённости карповых рыб метацеркариями *A. muehlingi* в условиях Волжского плёса [Структура и функционирование..., 2018] скорее можно связать с их способностью активно избегать длительного пребывания в местах скопления взрослых особей моллюска *L. naticoides*. Например, даже в первые годы после натурализации этого моллюска встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* у вынужденного часто нагуливаться в прибрежной зоне синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) могла достигать 12.0%, тогда как у ведущей исключительно пелагической образ жизни чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) не превышала 1.0%. По литературным данным, в регионах с не столь континентальным климатом и с менее выраженными сезонными колебаниями температуры гостальные различия в значениях встречаемости метацеркарий между *A. donicus* и *A. muehlingi* обычно выражены слабо. Например, в Штетцинском заливе Балтийского моря при высокой встречаемости метацеркарий *A. donicus* (у судака –

50.00%, у окуня – 80.00%, у ерша – 100.00%) примерно такая же варибельность значений этого показателя была характерна и для метацеркарий *A. muehlingi* (60.00–100.00% в выборках наиболее массовых видов карповых рыб) [Wierzbicka, Wierzbicki, 1973].

Безусловно, относительно стабильное существование сравнительно немногочисленных и довольно небольших по площади верхневолжских очагов россикотремоза возможно только при сохранении хорошо сбалансированных на организменном уровне паразито-хозяйинных отношений, не допускающих слишком быстрой массовой гибели рыб-хозяев. Отсутствие в мускулатуре исследованных нами окунёвых рыб мёртвых метацеркарий *A. donicus*, погибших на начальных этапах формирования цисты, позволяет говорить о сравнительно невысокой степени антагонизма паразито-хозяйинных отношений. Вероятно, почти такие же или чуть менее сбалансированные на организменном уровне отношения могут быть обычными и для системы метацеркарии *A. donicus* – щука *E. lucius*. Для тупоносого бычка *P. semilunaris*, сеголетки которого оказались практически не заражённым даже в местах скопления взрослых особей моллюска *L. naticoides*, есть основания говорить о врождённой низкой восприимчивости к заражению. Не исключено, что это является местной популяционной особенностью данного хозяина, так как тупоносый бычок натурализовался в бассейне верхней Волги только в начале 2000-х гг. [Структура и функционирование..., 2018]. Важно подчеркнуть, что описанную у некоторых видов рода *Aprophallus* высокую патогенность метацеркарий для сеголетков рыб вполне обосновано связывают с повреждением прискелетной мускулатуры и самого скелета рыб при глубоком проникновении личинок в мускульную ткань [Kent et al., 2004]. По нашим наблюдениям, только трематода *A. muehlingi* может быть отнесена к числу таких видов. Для метацеркарий трематоды *A. donicus* у всех видов исследованных нами рыб отмечена только локализация в подкожной мускулатуре или же на плавниках хозяина. За счёт этого метацеркарии явно лишь незначительно снижают жизнеспособность даже у некрупных

сеголетков окуня. В нашем материале столь принципиальное различие в локализации метацеркарий *A. donicus* и *A. muehlingi* нередко приводило к отличающимся на порядок максимальным значениям показателя индивидуальной интенсивности заражения в одних местах лова. Так, в верхнем участке Волжского плёса Рыбинского вдхр. для сеголетков окуня *P. fluviatilis* максимальное значение индивидуальной интенсивности заражения достигло 215 экз. метацеркарий *A. donicus*, тогда как у сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) максимальное значение этого показателя не превысило 19 экз. метацеркарий *A. muehlingi* [Tyutin et al., 2022]. В средней части Горьковского вдхр. у сеголетков тюльки максимальная интенсивность заражения метацеркариями *A. muehlingi* > 50 экз. наблюдалась только в единичных случаях, а у взрослых особей этого вида с длиной тела 62–82 мм она не превысила 47 экз. [Tyutin et al., 2023a]. У окуня примерно тех же размерных групп максимальные значения индивидуальной интенсивности заражения метацеркариями *A. donicus* составили 404–498 экз.

Следует отметить, что при работе с фиксированными этиловым спиртом образцами возможны ошибки в определении видовой принадлежности метацеркарий рода *Aporhallas*. Например, в 2005 г. в средневолжском Чебоксарском водохранилище метацеркарии трематоды *A. muehlingi* были описаны не только у вселившейся в водоём теплолюбивой пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки *C. cultriventris*, но и у многих аборигенных представителей ихтиофауны: плотвы *R. rutilus*, жереха *Leuciscus aspius* (Linnaeus, 1758), обыкновенного ельца *L. leuciscus*, пескаря *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), обыкновенной щиповки *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758) [Tyutin et al., 2013]. При этом метацеркарии, найденные у обыкновенного судака *S. lucioperca*, речного окуня *P. fluviatilis* и ерша *G. cernuus*, первоначально ошибочно тоже отнесённые к виду *A. muehlingi*, при более внимательном изучении были определены как принадлежащие к виду *A. (=Rossicotrema) donicus* [Tyutin et al., 2023a].

Заключение

По нашему мнению, сравнительно слабое распространение трематоды *Aporhallas donicus* в обоих исследованных водохранилищах лишь отчасти обусловлено относительно узким кругом используемых данным паразитом аборигенных рыб-хозяев. Судя по полученным нами значениям максимальной интенсивности заражения, метацеркарии *A. donicus* явно менее патогенны для рыб по сравнению с метацеркариями родственного вида *A. muehlingi*. Поэтому при оценке перспектив развития очагов россикотремоза необходимо учитывать заметную теплолюбивость *A. donicus*, ограничивающую возможность реализации жизненного цикла этой трематоды в северных водохранилищах волжского каскада, а также уровень конкуренции с видом *A. muehlingi* непосредственно в поселениях первого промежуточного хозяина – моллюска *Lithoglyphus naticoides*. Наиболее эффективная реализация жизненного цикла *A. donicus* в верхневолжских водохранилищах отмечена для хорошо прогреваемого прибрежного мелководья и участков антропогенного термального загрязнения. Самым крупным по площади оказался очаг россикотремоза в средней части Горьковского вдхр. – с центром в основной точке сброса тёплых вод из водоёма-охладителя Костромской ГРЭС. В более северном Рыбинском вдхр. относительно большой локальный очаг россикотремоза начал развиваться только после 2011 г. – с началом формирования крупного поселения моллюска *L. naticoides* на мелководьях верхней части Волжского плёса около г. Углич. Нижняя часть Волжского плёса оказалась почти не затронута этим процессом. Наиболее важным вторым промежуточным хозяевам для *A. donicus* в обоих исследованных верхневолжских водохранилищах оказался окунь *Perca fluviatilis*. На второе место по значимости для популяций *A. donicus* можно поставить не столь многочисленного и относительно холодолюбивого ёрша *Gymnocephalus cernuus*. Некоторые виды рыб-хозяев, вероятно, стараются целенаправленно избегать длительного пребывания в местах скопления взрослых особей моллюска *L. naticoides*. В частности, слабое

использование трематодой *A. donicus* популяций таких массовых хищников, как щука *Esox lucius* и судак *Sander lucioperca*, возможно, связано со склонностью этих рыб к совершению протяжённых нагульных миграций вдоль берега или в пелагиаль водоёмов.

Благодарности

Авторы выражают признательность за помощь в сборе материала команде НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев», а также научному сотруднику лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук А.К. Смирнову за предоставление для гельминтологического исследования одной из прибрежных выборок окуня.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Российской Федерации (темы №124032500018-8, №124032500016-4, №124032100075-5).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов 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. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН, 2005. 25 с.

Бисерова Л.И. Оценка состояния сообществ промысловых рыб некоторых водоёмов Центральной России в отношении опасных для человека гельминтов // Труды Центра паразитологии Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 2016. Т. 49. С. 11–12.

Голованов В.К., Базаров М.И. Гидроакустические исследования поведения и распределения рыб в районе подогретых вод Костромской ГРЭС и на смежных участках Горьковского водохранилища // в кн.: Гидроакустические исследования на внутренних водоёмах: мат. докл. Всероссийской конференции. Ярославль: Принтхауз, 2008. С. 26–39.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3. 583 с.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / ред. Ю.В. Герасимов. Ярославль: Филлигрань, 2015. 418 с.

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 внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 2018. 456 с. <https://doi.org/10.31857/S9785907036185000001>

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. <https://doi.org/10.2307/3284227>

Chai J.-Y., Jung B.-K. Fishborne zoonotic heterophyid infections: An update // Food and Waterborne Parasitology. 2017. Vol. 8–9. P. 33–63. <https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2017.09.001>

Hung N.M., Madsen H., Fried B. Global status of fish-borne zoonotic trematodiasis in humans // Acta Parasitologica. 2013. Vol. 58, no. 3. P. 231–258. <https://doi.org/10.2478/S11686-013-0155-5>

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. <https://doi.org/10.1007/S11184-008-2010-8>

Izyumova N.A. Parasitic fauna of reservoir fishes of the USSR and its evolution. New Delhi: Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd, 1987. 325 p.

Kent M.L., Watral V.G., Whipps C.M., Cunningham M.E., Criscione C.D., Heidel J.R., Curtis L.R., Spitsbergen J., Markle D.F. A digenean metacercaria (*Apophallus* sp.) and a myxozoan (*Myxobolus* sp.) associated with vertebral deformities in cyprinid fishes from the Willamette River, Oregon // Journal Aquat. Anim. Health. 2004. Vol. 16. P. 116–129. <https://doi.org/10.1577/H00004.1>

Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1970. Vol. 33. P. 194–210. <https://doi.org/10.1007/BF00259490>

Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Apophallus donicus* in Berlin im Vergleich zu *A. muehlingi* // Biol. Zentralbl. 1973. Vol. 92. P. 455–494.

Sándor D., Molnár K., Gibson D.I., Székely C., Majoros G., Cech G. An investigation of the host-specificity of metacercariae of species of *Apophallus* (Digenea: Heterophyidae) in freshwater fishes using morphological, experimental and molecular methods // Parasitology Research. 2017. Vol. 116, no. 11. P. 3065–3076. <https://doi.org/10.1007/S00436-017-5617-5>

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: W.H. Freeman and Co., 2012. 937 p.

The river Volga and its life / Edited by F.D. Mordukhai-Boltovskoi. Hague – Boston – London: Springer, 1979. 473 p. <https://doi.org/10.1002/iroh.19800650315>

- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Bazarov M.I., Tyutin V.A. Distribution patterns of metacercariae of the trematode *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. <https://doi.org/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. <https://doi.org/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. <https://doi.org/10.15298/invertzool.20.2.05>
- Tyutin A.V., Pryanichnikova E.G., Morozova D.A. Features of trematode communities in the Ponto-Azov snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) from the Uglich and Rybinsk reservoirs (Upper Volga basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2024. Vol. 15, no. 1. P. 89–100. <https://doi.org/10.1134/S2075111724010144>
- 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. <https://doi.org/10.1134/S2075111713010098>
- Wierzbicka J., Wierzbicki K. Metacercariae of the genus *Apophallus* Lühe, 1909 (Trematoda: Heterophyidae) in Western Pomerania of Poland // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 1973. Vol. 3, no. 1. P. 75–89.
- 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. <https://doi.org/10.1134/S2075111719020140>

THE ROLE OF DIFFERENT FISH SPECIES IN THE CONSERVATION OF NUMBERS OF HEMIPOPOPULATIONS OF METACERCARIAE OF THE TREMATODE *APOPHALLUS DONICUS* (SKRJABIN ET LINDTROP, 1919) IN THE ECOSYSTEMS OF RYBINSK AND GORKY RESERVOIRS (UPPER VOLGA BASIN)

© 2026 Tyutin A.V.^{a,*}, Shlyapkin I.V.^a, Bazarov M.I.^a, Morozova D.A.^{a,b}, Medyantseva E.N.^a, Tyutin V.A.^c

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences

^b Darwin State Biosphere Nature Reserve

^c St. Petersburg State University

e-mail: *tyutin@ibiw.ru

This article describes a circle of the second intermediate hosts of the alien trematode *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* Skrjabin et Lindtrop, 1919, as well as patterns of the development of rossicotremosis (a type of “black-spotted” fish disease) in the Upper Volga foci in 2019–2022. Using the example of Rybinsk and Gorky reservoirs, the host differences in the distribution of *A. donicus* metacercariae in pelagic and coastal groups of the most abundant Percidae species are considered. The most common second intermediate host of *A. donicus* in both reservoirs was the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758. It is shown that the high variability in the occurrence of *A. donicus* metacercariae usually reflects the mosaic pattern of distribution of the first intermediate host of the trematode, the Ponto-Azov prosobranch mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828). In the case of the Rybinsk Reservoir, we found no evidence of significant foci of rossicotremosis outside the relatively small area of the Volga Reach. In adult perch individuals capable of making relatively long feeding migrations, the prevalence of metacercariae in this section of the reservoir was 22.73%. In rarely migrating coastal groups of perch fingerlings, the prevalence of metacercariae ranged from 3.57% to 96.47% at different sites of the Volga Reach. A wider spread of rossicotremosis was observed in the Gorky Reservoir. Even in pelagic trawl catches from the lake-like section of this reservoir, the prevalence of metacercariae in perch fingerlings was found to be between 5.00% and 47.83%. A very large focus of rossicotremosis in the Gorky Reservoir formed upstream the lake-like expansion, in the area affected by heated waste waters from the Kostroma State District Power Plant, where only juvenile specimens of zander, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), were insignificantly infected – 0.49%. At the same time, the prevalence of metacercariae in the integrated sample of perch individuals of various ages was 92.31%, while in the integrated sample of different-aged ruff, *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), it reached 100%. The clearly pronounced localization of rossicotremosis foci may be attributed to the relatively high thermophilic nature of the trematode *A. donicus*, the limited circle of its second intermediate hosts, and their relatively low population densities. In addition to Percidae species, monitoring of the common parasite fauna, even in the rather large Rybinsk Reservoir, revealed *A. donicus* metacercariae only in one adult specimen of pike, *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), and one yearling specimen of the freshwater tubenose goby, *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1937).

Keywords: alien parasite, Trematoda, foci of rossicotremosis, perch, zander, ruff, Upper Volga reservoirs.