

МЕТАЦЕРКАРИИ ТРЕМАТОДЫ *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JÄGERSKIÖLD, 1899) КАК БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СТАТУСА РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕЙ ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (NORDMANN, 1840) В ДВУХ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ

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

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

^бДарвинский государственный природный биосферный заповедник, Вологодская область, 162723, Россия

^сСанкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034, Россия

e-mail: *tyutin@ibiw.ru

Поступила в редакцию 20.10.2025. После доработки 05.05.2026. Принята к публикации 08.05.2026

Предпринята попытка использовать метацеркарии трематоды *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) для оценки миграционной активности сеголетков и взрослых экземпляров натурализовавшейся в бассейне Верхней Волги теплолюбивой пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840). В лимнических условиях большого озеровидного Рыбинского водохранилища нагульные миграции *C. cultriventris* проявились сравнительно слабо, что, вероятно, связано с необходимостью образовывать локальные субпопуляционные нерестовые группировки в небольших речных плёсах. В 2020 г. встречаемость метацеркарий в центральной части Рыбинского водохранилища из-за редких контактов с прибрежными поселениями первого промежуточного хозяина трематоды – понто-азовского переднежаберного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) оказалась на уровне 1.75% у сеголетков и на уровне 2.65% у взрослых особей *C. cultriventris*. В лотических условиях верхнего участка Горьковского водохранилища, относимого к долинному типу, встречаемость метацеркарий в выборках сеголетков *C. cultriventris* варьировала в 2020 г. в диапазоне 38.46–48.95%. В данном водоёме способность к совершению протяжённых нагульных миграций проявляется у молоди *C. cultriventris* уже в первые месяцы жизни (относительно крупные особи-доминанты). На примере средней части Горьковского водохранилища изучена возможность применения *A. muehlingi* в качестве биологического индикатора, указывающего на наличие в выборках физиологически слабых особей-аутсайдеров. В сформировавшихся здесь наиболее крупных очагах апофаллёза встречаемость метацеркарий не превысила 68.97% у сеголетков, хотя достигла уровня ~100.00% у взрослых особей *C. cultriventris*. Большие различия в значениях показателей заражённости можно связать с селективным выеданием ихтиофагами части наиболее заражённых относительно слабых сеголетков-аутсайдеров. В частности, заражённые максимально интенсивно (≥ 50 экз. метацеркарий) сеголетки *C. cultriventris* отсутствовали в уловах пелагическим тралом в пределах зоны влияния подогретых сбросных вод Костромской ГРЭС, однако были найдены в выборке, собранной на защитных решётках водозабора ГРЭС, т.е. среди наименее склонных к миграциям и не попавших под серьёзный пресс пелагических рыб-ихтиофагов особей.

Ключевые слова: вселенцы, пресноводная форма черноморско-каспийской тюльки, паразиты, очаги апофаллёза, Рыбинское водохранилище, Горьковское водохранилище.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-175-188

Введение

К важным негативным последствиям расселения чужеродных видов гидробионтов относят распространение сопутствующих им гельминтов. По этой причине в перечень наиболее опасных инвазионных видов

был включён пресноводный понто-азовский моллюск *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828), широко расселившийся за последние годы во многих водоёмах Европейской части России [Самые опасные..., 2018]. Для экосистем водохранилищ бассейна Верхней Волги,

изучение представителей класса Trematoda, ассоциированных с данным моллюском на стадии партенит, стало актуальным уже на рубеже XX и XXI веков. При этом особенно заметным был быстрый рост численности популяций трематод рода *Apophallus* Lühe, 1909 [Tyutin et al., 2013; Бисерова, 2016; Zhokhov et al., 2019]. В частности, в Горьковском водохранилище (вдхр.) уже к 2014 г. в популяции пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Pisces, Clupeidae) показатели заражённости метацеркариями *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) оценивались как одни из самых высоких среди рыб водоёмов Центральной России [Бисерова, 2016]. Важно подчеркнуть, что трематоды рода *Apophallus* могут быть патогенными и для окончательных хозяев: рыбацких птиц, млекопитающих, человека [Odening, 1970; Ivanov, 2008; Hung et al., 2013]. Поскольку второй представитель рода *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) в бассейне Верхней Волги получил меньшее распространение, именно регистрация у рыб метацеркарий *A. muehlingi* на начальных этапах натурализации *L. naticoides* в верхневолжских водохранилищах была своеобразным индикатором формирования любого постоянного поселения этого южного моллюска-вселенца [Tyutin et al., 2013, 2022, 2023a, 2023b, 2024, 2026]. По нашему мнению, именно способность паразитировать на стадии метацеркарии у пошагово с юга на север осваивавшей волжские водохранилища *C. cultriventris* могла быть одной из причин довольно быстрого, даже по сравнению с низовьями р. Волга [Ivanov, 2008], развития верхневолжских очагов апофаллёза, к настоящему времени – одной из основных разновидностей «чёрно-пятнистых» заболеваний рыб [Tyutin et al., 2023a]. В условиях Верхней Волги, особенно в большом по площади Рыбинском вдхр., *C. cultriventris*, как короткоциклового облигатный планктофаг, в процессе натурализации проявила себя как очень успешный пищевой конкурент моллюды местных видов рыб и стала важнейшим объектом питания рыб-ихтиофагов, способным давать очень значительные всплески численности в благоприятные для её нереста

годы [Рыбы Рыбинского..., 2015; Gerasimov et al., 2023b]. Степень патогенности метацеркарий *A. muehlingi* для *C. cultriventris* не ясна до сих пор. Отчасти это связано с тем, что из-за растянутого во времени порционного нереста для *C. cultriventris* в условиях верхневолжских водохранилищ не вполне очевидна даже естественная для стайных рыб дифференцировка группировок сеголетков на отстающих в росте аутсайдеров и более крупных лидеров. Ранее было показано, что в бассейне Верхней Волги распределение метацеркарий *A. muehlingi* у *C. cultriventris* может быть очень неравномерным и различаться даже в примерно одинаковых по плотности популяциях, сформировавшихся в соседних водохранилищах [Tyutin et al., 2013, 2023a; Структура и функционирование..., 2018]. Поскольку помимо *A. muehlingi* в верхневолжских популяциях *C. cultriventris* обычно регистрируются только единичные экземпляры метацеркарий 1–2 видов местных трематод, представляется важным проанализировать причины формирования такого перерасеянного распределения метацеркарий *A. muehlingi*. Учитывая, что наиболее заражённые физиологически слабые особи *C. cultriventris* должны селективно элиминироваться ихтиофагами, особый интерес вызывает паразитологическая ситуация в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (средняя часть Горьковского вдхр.). В этой зоне, которая остаётся одним из наиболее привлекательных мест нагула рыб многих видов, были отмечены пелагические группировки сеголетков *C. cultriventris* с максимальной для акватории Горьковского вдхр. длиной тела и весьма перерасеянное распределение метацеркарий *A. muehlingi* [Tyutin et al., 2023a]. При работе в режиме максимальной нагрузки сброс подогретой воды из водоемов-охладителей Костромской ГРЭС в Горьковское вдхр. может обеспечивать разницу температур в 5–8°C по сравнению с фоновыми значениями, что обычно приводит к повышению плотности многовидовых скоплений рыб в этой части акватории [Голованов, Базаров, 2008; Gerasimov et al., 2023a].

Цель работы – на примере Рыбинского и Горьковского водохранилищ изучить возможность использования метацеркарий

A. muehlingi в качестве биологических индикаторов миграционной активности разновозрастных особей пресноводной формы *C. cultriventris*, а также для оценки общего физиологического и иммунологического статуса разновозрастных особей этого вида рыб.

Материал и методы

Районы проведения исследований. Основной сбор материала для данного исследования был проведён в северной части Горьковского и центральной части Рыбинского водохранилищ в ходе летне-осенних экспедиционных рейсов НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев» (см. рис.). Наиболее подробно в статье описываются выборки сеголетков *Clupeonella cultriventris*, отловленные в речном и переходном участках Горьковского вдхр. в конце сентября 2020 г. В акватории Рыбинского вдхр. аналогичные пелагические траления были проведены в озеровидной части водоёма в июле 2020 г. Для сравнительного анализа многолетней динамики апофаллёза в Рыбинском вдхр. использованы результаты мониторинга популяции *C. cultriventris* этого



Рис. Схема расположения мест отлова пелагических выборок *Clupeonella cultriventris* в 2020 г.: *Рыбинское водохранилище*: 1 – северная граница участков пелагических тралений в центральной части водоёма (58°40' с.ш., 38°15' в.д.); 2 – южная граница участков тралений в центральной части водоёма (58°18' с.ш., 38°15' в.д.); 3 – условный центр озеровидной центральной части водоёма (58°30' с.ш., 38°30' в.д.); 4 – приплотинная часть водоёма (58°10' с.ш., 38°45' в.д.); *Горьковское водохранилище*: 5 – верхняя часть речного участка водоёма (от 58°01' с.ш., 39°06' в.д. до 57°45' с.ш., 40°34' в.д.); 6 – верхняя часть переходного участка водоёма (выше зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, от 57°46' с.ш., 40°43' в.д. до 57°38' с.ш., 41°04' в.д.); 7 – средняя часть переходного участка водоёма (локальная зона влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, 57°28' с.ш., 41°21' в.д.).

водоёма, проводившегося с 2007 по 2017 г., часть из которых была кратко описана ранее [Структура и функционирование..., 2018]. Все траления выполнялись в стандартных точках (из числа включённых в сетку траловых станций лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук) [Gerasimov et al., 2023a, 2023b; Tyutin et al., 2023a]. При отлове выборок *C. cultriventris* во всех случаях были использованы пелагические тралы с шагом ячеи (в кутке) не более 4–6 мм, горизонтальным раскрытием 12–17 м и вертикальным раскрытием ~2 м. Для уточнения распределения метацеркарий *Apophallus muehlingi* у разновозрастных особей *C. cultriventris* в районе влияния подогретых сбросных вод Костромской ГРЭС дополнительно использована выборка рыб, собранная в ноябре 2019 г. на защитных решётках водозабора данной электростанции (точка № 7 на рис.).

Общие методические подходы к обработке проб. Перед неполным гельминтологическим вскрытием у всех особей измеряли длину тела до конца чешуйного покрова и для каждой из анализируемых размерно-возрастных групп рыб или их интегральный выборки определяли диапазон разброса значений длины тела (1 min–max, мм). Поскольку половозрелые экземпляры *C. cultriventris* в нашем материале были представлены в основном особями возраста 1+, а особи 2+ в уловах или отсутствовали, или встречались единично, рассматривается единая возрастная группа – «взрослые особи». В большинстве случаев для более подробного анализа размерно-возрастной динамики заражённости метацеркариями *A. muehlingi* интегральные выборки одновозрастных рыб разделяли на две примерно равные по объёму группы – некрупных и сравнительно крупных особей. При этом исходили из постулата, что у стайных рыб, не имеющих выраженного полового диморфизма, проигрывающие в конкурентной борьбе и отстающие в росте сеголетки или двухлетки могут заведомо рассматриваться в качестве аутсайдеров, исходно уступающих особям-доминантам по физиологическим параметрам [Slivko et al., 2021; Mikheev, 2023]. Определе-

ние видовой принадлежности метацеркарий рода *Aporhallow* было проведено по их оригинальным описаниям с учётом последующих систематических уточнений [Odening, 1970; Определитель..., 1987; Sándor et al., 2017]. Для корректного сравнения полученных в разные годы данных общий уровень заражённости рыб оценивали по количеству полностью развитых и достигших инвазионности метацеркарий, имеющих сформированные зачатки гонад (обычный размер таких окружённых чёрным пигментом цист 0.20–0.30×0.30–0.35 мм). При вскрытиях рыб были использованы световые биологические микроскопы МБС-9 и МБС-10. При уточнении видовой принадлежности найденных метацеркарий и стадий их развития – световые микроскопы МБИ-3 и OLYMPUS-CX23LEDRFS1. Некоторые методические подходы частично описаны в предыдущей статье по данной тематике [Tyutin et al., 2023a].

Математическая и статистическая обработка результатов. Обработка результатов проведена с применением стандартных методик [Bush et al., 1997; Sokal, Rohlf, 2012]. В качестве основного показателя, характеризующего уровень заражённости, использовали встречаемость метацеркарий в выборках рыб (the infection prevalence – доля заражённых особей от общего числа исследованных экземпляров с расчётом стандартной статистической ошибки, $P \pm SE$, %). В работе также использован показатель интенсивности заражения метацеркариями – число паразитов в отдельных экземплярах хозяина. 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 использован индекс обилия метацеркарий (the abundance – среднее количество паразитов на одну исследованную особь хозяина с расчётом стандартной статистической ошибки доли, $A \pm SE$). Степень статистической значимости различий арифметических средних оценивали по непараметрическому тесту Краскела – Уоллиса для независимых переменных (Kruskal – Wallis H-test, 2-tailed). Оценку статистиче-

ской значимости различий между выраженными в процентах долями (встречаемость метацеркарий) провели по непараметрическому χ^2 -критерию Пирсона (Pearson's Chi-square test). Использован наиболее распространённый в ихтиопаразитологии уровень значимости $p < 0.05000$.

Результаты

Использование метацеркарий трематоды *Aporhallow muehlingi* при определении общего физиологического статуса разновозрастных особей *Clupeonella cultriventris* (на примере выборок из Горьковского вдхр.). Обеднённая паразитофауна пресноводной формы *C. cultriventris*, не сохранившей при натурализации в верхневолжских водохранилищах ни одного вида паразитов из числа специфичных для сельдевых рыб, позволяет рассматривать отношения в системе *A. muehlingi* – *C. cultriventris* как на популяционном, так и на организменном уровне практически в чистом виде. Наиболее интересные, на наш взгляд, результаты были получены в точке № 7 (см. рис.). Именно точку № 7 как зону максимального влияния тёплых сбросных вод Костромской ГРЭС можно принять за условный центр сформировавшегося в акватории Горьковского вдхр. наиболее крупного очага апофаллёза (в пределах участка от г. Кострома до г. Плès протяжённостью ~70 км). Основные данные по варибельности значений встречаемости и индекса обилия метацеркарий *A. muehlingi* в выборках сеголетков и взрослых особей *C. cultriventris*, собранных на защитных решётках водозабора Костромской ГРЭС, а также отловленных пелагическим тралом в наиболее близких к ГРЭС стандартных точках пелагического лова (траления вблизи от г. Волгореченск), приведены нами в табл. 1.

Важно подчеркнуть, что при описании материала по Горьковскому вдхр. выборки *C. cultriventris* из пелагических уловов в русловой части водоёма следует рассматривать как состоящие из наиболее склонных к совершению нагульных миграций особей и, как следствие, максимально доступных для весьма многочисленных в зоне влияния тёплых вод ГРЭС рыб-ихтиофагов (особенно взрослых особей судака – *Sander lucioperca*

Таблица 1. Различия в значениях показателей заражённости метацеркариями *Aporhalls muehlingi* у разновозрастных сеголетков и взрослых особей *Clupeonella cultriventris* из средней части переходного участка Горьковского водохранилища (точка № 7 на рис.)

Параметры выборок	Размерные группы <i>C. cultriventris</i>		Статистическая значимость различий
	Некрупные особи	Крупные особи	
<i>Сеголетки, n = 31 (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	16	15	
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	25–49	50–58	
$P \pm SE$, %	43.75 \pm 12.41	60.00 \pm 12.65	$\chi^2 = 0.82, p > 0.36558$
IR min–max, экз.	2–73	1–67	
$A \pm SE$	9.51 \pm 4.64	18.87 \pm 6.75	$H = 0.83, p > 0.36326$
<i>Сеголетки, n = 116 (пелагический трал в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, сентябрь 2020 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	55	61	
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	24–44	46–57	
$P \pm SE$, %	56.36 \pm 6.69	80.33 \pm 5.09	$\chi^2 = 7.76, p < 0.00536^*$
IR min–max, экз.	1–31	1–48	
$A \pm SE$	5.53 \pm 1.03	10.98 \pm 1.16	$H = 13.48, p < 0.00025^*$
<i>Взрослые особи, n = 37 (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	19	18	
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	60–64	65–75	
$P \pm SE$, %	78.95 \pm 9.35	100.0	–
IR min–max, экз.	8–110	2–23	
$A \pm SE$	29.32 \pm 6.42	8.94 \pm 1.58	$H = 5.19, p < 0.02268^*$
<i>Взрослые особи, n = 13 (пелагический трал в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, сентябрь 2020 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	6	7	
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	62–69	72–82	
$P \pm SE$, %	100.00	100.00	–
IR min–max, экз.	1–47	3–23	
$A \pm SE$	14.83 \pm 7.35	11.71 \pm 2.91	$H = 0.08, p > 0.77509$

Примечание. $n_{\text{рыб}}$ – число исследованных особей; $l_{\text{рыб}}$ min–max – диапазон разброса значений длины тела; $P \pm SE$ – встречаемость метацеркарий; IR min–max – диапазон разброса индивидуальных значений интенсивности заражения в конкретной размерной группе рыб; $A \pm SE$ – индекс обилия метацеркарий; * – различия между двумя размерными группами по данному показателю заражённости (в строках) статистически значимы; «–» – недостаточно данных для статистического анализа.

Linnaeus, 1758). К сожалению, очень небольшое число взрослых *C. cultriventris* в пелагических траловых уловах и полное отсутствие среди них незаражённых экземпляров не позволяет категорично утверждать, что результаты исследования этой возрастной выборки действительно отразили реальную природную картину распределения метацеркарий в этой возрастной группе. Различие по индексу обилия (13.15 \pm 3.59 при $n = 13$) с выборкой сеголетков (8.39 \pm 0.82 при $n = 116$) оказалось статистически незначимым ($N = 129, H = 2.44, p > 0.11855$).

Судя по структуре уловов в русловой части Горьковского вдхр., а также по очень высокой встречаемости метацеркарий (~100.00%), основная масса взрослых особей *C. cultriventris* (за исключением единично представленных в уловах, видимо, наиболее слабых экземпляров) успешно избежала попадания в пелагический трал. Из-за этого детально анализировать данные по заражённости взрослых особей *C. cultriventris* в пелагиали сложно, однако по значениям максимальной интенсивности заражения и индекса обилия метацеркарий эта выборка выглядит

очень однородной. В выборке взрослых рыб, собранных с защитных решёток водозабора ГРЭС, размерная группа некрупных особей (с длиной тела 60–64 мм, при максимальном значении интенсивности заражения 110 экз.) по значению индекса обилия метацеркарий статистически значимо превзошла группу сравнительно крупных экземпляров. Группа относительно крупных особей с защитных решёток водозабора ГРЭС (с длиной тела 65–75 мм) по всем показателям заражённости оказалась сходной с взрослыми особями из уловов пелагическим тралом. Это может быть результатом активного перемещения наиболее крупных экземпляров *C. cultriventrис* из русловой части водоёма, где они подвержены прессу рыб-ихтиофагов, к береговой линии и обратно. Следует отметить, что интенсивность заражения у таких активных мигрантов не превысила 50 экз. метацеркарий.

Различия между двумя размерными группами сеголетков из пелагических уловов оказались статистически значимыми и по значениям встречаемости, и по значениям индекса обилия. Сравнение размерных групп сеголетков с защитных решёток Костромской ГРЭС не дало статистически значимых различий, но, вероятно, только из-за небольшого объёма выборки. В обоих случаях значения индекса обилия метацеркарий в группах крупных сеголетков оказались примерно в 2 раза выше по сравнению с группами некрупных сеголетков. Большие разбросы длины тела сеголетков *C. cultriventrис* (от 24 до 58 мм) отчасти предопределены исходно-порционным нерестом, характерным для этого вида рыб, отчасти являются результатом последующей дифференцировки на группы отстающих в росте относительно мелких особей-аутсайдеров и сравнительно крупных особей-доминантов. Как следствие, общий пресс хищников и селективное выедание наиболее заражённых аутсайдеров примерно одинаково проявились в группе крупных сеголетков и в группе некрупных сеголетков. В целом у сеголетков, собранных на защитных решётках водозабора ГРЭС, значения встречаемости метацеркарий оказались на 15–20% ниже, а диапазоны разброса значений индивидуальной интенсивности заражения и значения индекса обилия

метацеркарий примерно в 2 раза выше, чем в аналогичных размерных группах сеголетков из пелагических тралов.

Из показателей заражённости для выявления селективной смертности наиболее информативен индекс обилия. Так, у сеголетков, собранных на защитных решётках водозабора ГРЭС, его повышенные значения напрямую связаны с присутствием сильно заражённых особей (с числом метацеркарий ≥ 50 экз.) в обеих размерных группах. Подобные особи не выявлены при исследовании траловых уловов. Для интегральной выборки ($n = 31$ экз.) сеголетков, собранных на защитных решётках водозабора Костромской ГРЭС, встречаемость метацеркарий оказалась на уровне $51.61 \pm 8.98\%$ при индексе обилия 14.01 ± 4.07 . По показателям заражённости в интегральной выборке взрослых особей ($n = 37$ экз.) можно отметить, что, несмотря на более высокое значение встречаемости метацеркарий ($89.61 \pm 8.98\%$), возрастное накопление метацеркарий у *C. cultriventrис* проявилось относительно слабо (рост индекса обилия только до 19.41 ± 3.74). Значения встречаемости метацеркарий у сеголетков и взрослых особей различаются на весьма высоком уровне статистической значимости ($\chi^2 = 11.83$, $p < 0.00059$), хотя различие между значениями индекса обилия выражено менее чётко ($N = 68$, $H = 5.27$, $p < 0.02166$).

Оценка миграционной активности *C. cultriventrис* в Горьковском и Рыбинском водохранилищах по наличию метацеркарий *A. muehlingi*. Значения интенсивности заражения иногда довольно сложно использовать для оценки миграционной активности даже у сеголетков. Так, различие в уровнях заражённости 1–48 экз. метацеркарий в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (точка № 7 на рис.) и 1–38 экз. метацеркарий в верхней части речного участка Горьковского вдхр. (точка № 5 на рис.) малоинформативно. Для выявления миграций *C. cultriventrис* гораздо рациональнее использовать значения встречаемости метацеркарий. Регистрация относительно высокой встречаемости метацеркарий в местах водоёмов, где гидробиологами не были выявлены постоянные поселения моллюска *Lithoglyphus naticoides*,

Таблица 2. Встречаемость ($P \pm SE$, %) метацеркарий *Aporhallus muehlingi* у сеголетков и взрослых особей *Clupeonella cultriventris* из центральной части Рыбинского водохранилища и разных участков Горьковского водохранилища

Параметры выборок	Возрастные выборки <i>C. cultriventris</i>		Сроки сбора материала
	0+	1+, 2+	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	624	133	Лето и осень 2007 г.
$P \pm SE$, %	0.81 ± 0.36	0.00	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	874	378	Лето и осень 2008 г.
$P \pm SE$, %	0.00	0.26 ± 0.26	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	78	2	Лето и осень 2009 г.
$P \pm SE$, %	0.00	0.00	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	752	683	Лето и осень 2010, 2011, 2017 гг.
$P \pm SE$, %	0.00	0.00	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	57	113	Июль 2020 г.
$P \pm SE$, %	1.75 ± 1.74	2.65 ± 1.51	
<i>Верхняя часть речного участка Горьковского водохранилища*</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	104	0	Сентябрь 2020 г.
$P \pm SE$, %	38.46 ± 4.77	–	
<i>Верхняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона выше влияния тёплых вод Костромской ГРЭС)*</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	143	0	Сентябрь 2020 г.
$P \pm SE$, %	48.95 ± 4.18	–	
<i>Средняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона влияния тёплых вод Костромской ГРЭС)**</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	116	13	Сентябрь 2020 г.
$P \pm SE$, %	68.97 ± 4.31	100.00 ± 0.00	
<i>Защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС***</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	31	37	Ноябрь 2019 г.
$P \pm SE$, %	51.61 ± 8.98	89.19 ± 5.11	

Примечание. Основные обозначения, как в табл. 1. * – данные по пелагическим уловам в этих участках (точки № 5 и 6 на рис.) частично описаны в ранее опубликованной статье [Tyutin et al, 2023a]; ** – более подробные данные по этой точке пелагических тралений приведены в табл. 1; *** – во всех разделах данной таблицы, кроме последнего (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС), приведены результаты исследования выборок *C. cultriventris* из уловов пелагическим тралом.

позволяет говорить о факте миграции рыб в эти точки (табл. 2).

В 2020 г. условия для реализации жизненного цикла трематоды *A. muehlingi* в точке № 7 можно считать вполне благоприятными. Высокая встречаемость метацеркарий у сеголетков *C. cultriventris* из пелагических уловов (68.97%) позволяет говорить о существовании стабильного очага апофаллёза. За счёт склонности части сеголетков-доминантов к миграциям против течения в верхней ча-

сти переходного участка Горьковского вдхр. (выше зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС – точка № 6 на рис.) значение этого показателя оказалось только незначительно ниже – 48.95%. Даже в верхней части речного участка Горьковского вдхр. (точка № 5) встречаемость метацеркарий (38.46%) менее чем в 2 раза уступила значению этого показателя в точке № 7. Отличия уровня заражённости *C. cultriventris* из верхнего участка Горьковского вдхр. (точка № 5 на рис.) от показате-

лей, полученных в 2020 г. для центральной части более северного Рыбинского вдхр. (точки № 1–3 на рис.), носят гораздо более принципиальный характер. Статистическое сравнение двух водохранилищ по значениям встречаемости метацеркарий в интегральных выборках сеголетков ($n = 104$ и $n = 57$ соответственно) выявило высокий уровень значимости различий ($\chi^2 = 26.14$, $p < 0.00001$). При этом в Рыбинском вдхр. у сеголетков *C. cultriventris* был найден только 1 экз. метацеркарий, а у взрослых особей интенсивность заражения не превысила 1–3 экз. Как следствие, индекс обилия оказался очень низким как у молоди (0.02 ± 0.02 при $n = 57$), так и у взрослых особей (0.05 ± 0.03 при $n = 113$). Возрастные различия в данном случае оказались статистически незначимыми и по значениям встречаемости метацеркарий ($\chi^2 = 0.13$, $p > 0.71459$), и по значениям индекса обилия ($N = 170$, $H = 0.01$, $p > 0.92111$).

Важно подчеркнуть, что до настоящего времени по результатам гидробиологического мониторинга постоянные поселения моллюска *L. naticoides* зарегистрированы

только в Волжском плёсе водоёма, тогда как *C. cultriventris* склонна образовывать локальные субпопуляционные нерестовые группировки во всех трёх речных плёсах. В центральной части Рыбинского вдхр. в 2020 г. метацеркарии *A. muehlingi* были зарегистрированы у *C. cultriventris* после длительного перерыва, однако такие случаи были редкими даже при больших вспяшках численности этого короткоциклового вида рыб на ранних этапах натурализации. Для лучшего понимания данных, приведённых в табл. 2, они дополнены табл. 3, в которой приведены результаты исследования выборок *C. cultriventris* из пелагических тралов, выполненных в 2007–2010 гг. непосредственно в речных плёсах Рыбинского вдхр.: Моложском (западном), Шекснинском (северном) и Волжском (южном).

Так, в 2007 г., при высокой численности сеголетков *C. cultriventris* в Волжском плёсе некоторые из них мигрировали в южный участок центральной части Рыбинского вдхр. В 2008 г. был зарегистрирован массовый уход взрослых особей южной нерестовой группировки

Таблица 3. Встречаемость ($P \pm SE$, %) метацеркарий *Aporhollus muehlingi* у сеголетков и взрослых особей *Clupeonella cultriventris* в речных плёсах Рыбинского водохранилища на начальных этапах натурализации (2007–2010 гг.)

Возрастные группы <i>C. cultriventris</i>	Речные плёсы Рыбинского водохранилища		
	Моложский	Шекснинский	Волжский
<i>Лето и осень 2007 г.</i>			
0+	0.00 (358)	0.00 (531)	5.00±0.50 (2082)
1+, 2+	0.00 (467)	0.00 (62)	0.70±0.30 (965)
<i>Лето и осень 2008 г.</i>			
0+	0.00 (1205)	0.00 (288)	0.30±0.10 (1931)
1+, 2+	1.50±0.40 (796)	1.40±0.40 (1086)	1.10±1.10 (88)
<i>Лето и осень 2009 г.</i>			
0+	–	–	0.80±0.60 (253)
1+, 2+	–	–	0.60±0.40 (475)
<i>Лето и осень 2010 г.</i>			
0+	–	–	0.40±0.20 (694)
1+, 2+	–	–	0.80±0.60 (245)

Примечание. Основные обозначения, как в табл. 1. В скобках везде указано число исследованных рыб – $n_{\text{рыб}}$ экз.; «–» – отсутствие данных. Во всех разделах табл. приведены результаты исследования выборок из уловов пелагическим тралом; ранее часть этих данных приводилась в виде кратких обзоров [Структура и функционирование..., 2018; Tyutin et al., 2023a].

ровки в другие речные плёсы. При этом метацеркарии *A. muehlingi* были зарегистрированы у взрослых особей как в Моложском, так и в Шекснинском плёсе, а также «на проходе» – в центральной части водоёма. Численность популяции *C. cultriventris* в 2020 г. была относительно невысокой. Отлов и сеголетков, и взрослых особей был проведён вблизи географического центра водохранилища (в основном у затопленных населённых пунктов с. Пчелье, с. Красное, с. Всехсвятское). Обнаружение метацеркарий *A. muehlingi* у трёх взрослых особей *C. cultriventris* в озеровидной центральной части водоёма в 2020 г. теоретически можно объяснить протяжённой нагульной миграцией этих рыб из Волжского плёса. Однако находку этого паразита у не крупного сеголетка (с длиной тела 27 мм) логичнее связать с развитием пока не выявленного при гидробиологическом мониторинге водоёма нового постоянного поселения моллюска *L. naticoides* за пределами Волжского плёса – непосредственно в приплотинной части Рыбинского вдхр. (участок № 4 на рис.). Первичная интродукция моллюска в этот участок водоёма видимо произошла ещё в 2007 г. Однако плотность этого приплотинного поселения *L. naticoides* до настоящего времени явно не очень высока и не обеспечивает высокой заражённости локальных группировок рыб.

Обсуждение

Важно подчеркнуть, что ещё в 2005 г. ситуация по апофаллёзу на большей части акватории Горьковского вдхр. была относительно благополучной [Tyutin et al., 2013, 2023a]. В этот период в пелагических выборках *Clupeonella cultriventris* метацеркарии *Apophallus muehlingi* встречались только в средней части водоёма (усреднённое по нескольким точкам тралений значение встречаемости – 31.80%, интенсивность заражения – не более 1–8 экз.). Однако уже в 2014 г. встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* у взрослых особей *C. cultriventris* достигла уровня 84.00% при индексе обилия – 48.00 [Бисерова, 2016]. Судя по полученным нами в 2019–2020 гг. результатам, можно говорить о том, что в среднем участке Горьковского

вдхр. (относимого к переходному типу по режиму проточности) сохраняются благоприятные условия для реализации жизненного цикла *A. muehlingi*. Основной причиной этого, вероятно, является тепловое загрязнение, приводящее к развитию достаточно плотных поселений теплолюбивого и умеренно реофильного моллюска *Lithoglyphus naticoides* [Tyutin et al., 2023a, 2024]. Помимо тёплых вод из водоёмов-охладителей Костромской ГРЭС в Горьковское вдхр. поступают подогретые сбросные воды бытовых и промышленных стоков крупных населённых пунктов (г. Ярославль, г. Кострома, г. Волгореченск, г. Плёс и др.).

Однако даже в границах крупного очага апофаллёза использование метацеркарий *A. muehlingi* для выявления дифференцировок группировок сеголетков *C. cultriventris* на отстающих в росте физиологически и иммунологически относительно слабых аутсайдеров и более крупных лидеров оказалось довольно сложным. Даже в зоне действия тёплых вод Костромской ГРЭС процесс этой дифференцировки «маскируется» растянутым во времени порционным нерестом *C. cultriventris*. Тем не менее наличие физиологически и иммунологически слабых аутсайдеров можно считать подтверждённым – заметным снижением показателей заражённости при воздействии на пелагические группировки *C. cultriventris* пресса рыб-ихтиофагов. В частности, различие между значениями индекса обилия метацеркарий у отловленных в русловой части Горьковского вдхр. и собранных на защитных решётках водозабора Костромской ГРЭС сеголетков тюльки оказалось почти двукратным (8.39 экз. против 14.01 экз.). У взрослых особей тюльки это различие оказалось выражено в меньшей степени (13.15 экз. против 19.41 экз.). По нашему мнению, в других участках верхневолжских водохранилищ сеголетков *C. cultriventris*, не способных эффективно противостоять развитию до состояния инвазионности большого числа метацеркарий *A. muehlingi*, также можно рассматривать в качестве изначально наиболее слабых на организменном уровне особей (имеющих сравнительно невысокий физиолого-иммунологический статус).

Хорошо известно, что у сеголетков рыб заражение метацеркариями некоторых видов трематод может идти по пути быстрого формирования агрегированного распределения – за счёт прогрессирующего накопления после первых случаев попадания паразитов в организм хозяина [Mikheev, 2023]. Для гельминтов это зачастую значительно повышает возможность манипулирования поведением рыбы: как с целью повышения вероятности повторного заражения, так и с целью повышения вероятности попасть в итоге в definitivoного хозяина-ихтиофага. Обычно такие процессы наиболее заметны в группах сеголетков-аутсайдеров – у исходно наименее активных и наименее агрессивных особей, которые, проигрывая конкуренцию за пищу, постепенно отстают в росте. В нашем материале патогенность *A. muehlingi* для сеголетков *C. cultriventris* проявилась не столь явно, хотя даже в зоне действия тёплых вод Костромской ГРЭС была зарегистрирована локализация метацеркарий не только в подкожном слое мускулатуры, но и в её глубине, а также вдоль костей скелета и на позвоночнике.

Как уже отмечалось ранее [Tyutin et al., 2013, 2023a], на организменном уровне пресноводная форма *C. cultriventris* в верхневолжских водохранилищах пока не стала идеальным хозяином для *A. muehlingi* и до 75% личинок гельминта может погибать вскоре после проникновения в мышечную ткань хозяина. Важно также отметить, что, на примере метацеркарий трематоды *Bucephalus polymorphus* Vaer, 1827, у пресноводной формы *C. cultriventris* ранее была описана более высокая восприимчивость к заражению у особей с типично пресноводными гаплотипами (по полиморфному локусу Ldh) по сравнению с особями, имеющими морской гаплотип Ldh [Тютин и др., 2010]. Однако степень внутрипопуляционного генетического полиморфизма *C. cultriventris* не является столь высокой [Рыбы Рыбинского..., 2015; Структура и функционирование..., 2018; Karabanov et al., 2022, 2025], чтобы только этим объяснять все случаи неравномерного распределения метацеркарий *A. muehlingi*. Селективный пресс рыб-ихтиофагов на группировки *C. cultriventris*, разный по интенсивности в

разных участках водоёмов, также может быть одной из важных причин очень неравномерного распределения метацеркарий в пелагических выборках этого хозяина.

Другой обычной причиной неравномерного распределения метацеркарий *A. muehlingi* в пелагических выборках *C. cultriventris* является сравнительно высокая миграционная активность, особенно заметная в речных участках водохранилищ. В условиях Горьковского вдхр. способность к совершению протяжённых нагульных миграций проявляется у относительно крупных сеголетков-доминантов уже в первые месяцы жизни [Tyutin et al., 2023a]. Довольно высокие показатели заражённости *C. cultriventris* в самом верхнем (относительно к речному типу) участке Горьковского вдхр. в 2020 г. явно связаны именно с миграцией против течения значительной части наиболее крупных сеголетков. В условиях самого крупного из числа верхневолжских Рыбинского вдхр., где *C. cultriventris*, как и на начальных этапах натурализации, предпочитает нереститься в небольших по площади речных плёсах, она проявляет относительно слабую в масштабах водоёма миграционную активность. В данном случае регистрация метацеркарий *A. muehlingi* может послужить не только биологическим индикатором для выявления сравнительно редких случаев массовых миграций этого вида рыб, но и индикатором появления новых локальных поселений моллюска *L. naticoides*.

Многие особенности паразитарных систем *A. muehlingi* в бассейне Верхней Волги зависят от гидрологических особенностей конкретного водоёма. Хотя сравниваемые в данной статье два водохранилища территориально близки, они относятся к принципиально разным гидрологическим типам. Самое северное в волжском каскаде Рыбинское вдхр. – довольно крупный слабопроточный водоём озёрного типа [The river Volga..., 1979]. При нормальном подпорном уровне (отметка 102.0 м БС) площадь его водного зеркала достигает ~4550 км². Помимо собственно озеровидной центральной части шириной до 56 км, гидрологи выделяют обособленные Моложский и Шекнинский плёсы и неширокий Волжский плёс между плотиной Угличской ГЭС и цен-

тральной частью водохранилища. Хотя песчаные отложения, в принципе пригодные для обитания моллюска *L. naticoides*, занимают значительную часть дна водоёма, постоянные поселения этого моллюска до настоящего времени зарегистрированы гидробиологами только для относительно небольшого по площади Волжского плёса [Структура и функционирование..., 2018; Tyutin et al., 2022, 2023b, 2024]. Летом 2019 г. в этом участке водоёма метацеркариями *A. muehlingi* оказались заражёнными около половины из исследованных сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) [Tyutin et al., 2022]. Следующее за Рыбинским вдхр. в волжском каскаде Горьковское вдхр. – не столь крупный водоём длинного типа с общей площадью ~1591 км² [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987]. По режиму проточности в Горьковском вдхр. до сих пор чётко выделяется только близкий к речному типу верхний участок. В средней части водоёма проточность постепенно уменьшается, а в приплотинной части образуется относительно небольшое озеровидное расширение (так называемое Юрьевоцкое). Весь средний участок этого водохранилища по гидрологическим характеристикам может быть отнесён к переходному типу и характеризуется явно выраженным мозаичным характером распространения поселений моллюска *L. naticoides* [Tyutin et al., 2023a, 2024].

Для экосистем верхневолжских водохранилищ, где число видов и плотность популяций пелагических карповых рыб относительно невелики [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987; Рыбы Рыбинского..., 2015; Структура и функционирование..., 2018; Gerasimov et al., 2023a, 2023b], роль разновозрастных группировок *C. cultriventrис* в паразитарных системах, формируемых *A. muehlingi*, мы оцениваем как весьма важную. Учитывая, что формирование постоянной популяции *C. cultriventrис* в Горьковском вдхр. началось в 1984 г., а начало проникновения в Рыбинское вдхр. отмечено только в 1993 г., можно предположить, что этот вид, ставший в обоих водохранилищах первым представителем семейства Clupeidae, способствует сохранению внутривидового генетического разнообразия *A. muehlingi*. Тем не менее к числу

принципиальных особенностей Рыбинского вдхр. следует отнести то, что в нём заметный вклад в поддержание численности гемипопуляции метацеркарий *A. muehlingi* с самого начала формирования паразитарной системы вносят некоторые виды карповых рыб [Структура и функционирование..., 2018]. В целом, в пределах ареала трематоды *A. muehlingi*, наиболее распространёнными вторыми промежуточными хозяевами можно считать представителей семейства Cyprinidae, для которых не выявлено достоверных случаев абсолютной резистентности к заражению этой трематодой [Ivanov, 2008; Sándor et al., 2017]. Важно также отметить, что в Западной Европе для метацеркарий трематод рода *Aporhallas* в ряде случаев отмечали довольно высокую степень морфологической и генетической изменчивости. Помимо соответствующих типовым описаниям видов *A. muehlingi* и *A. donicus*, у карповых рыб регистрировали, например, формы метацеркарий, генетически близкие виду *A. muehlingi*, но морфологически более сходные с метацеркариями *A. donicus* [Sándor et al., 2017]. В нашем материале все выявленные в выборках *C. cultriventrис* (как из Рыбинского, так и из Горьковского водохранилища) экземпляры метацеркарий оказались соответствующими типовым морфологическим описаниям *A. muehlingi* [Odening, 1970; Определитель..., 1987]. При этом полностью развитые метацеркарии не имели существенной вариабельности даже у разновозрастных особей *C. cultriventrис*, отловленных вблизи водозабора и зоны влияния подогретых сбросных вод Костромской ГРЭС.

Заключение

Рассматривая многолетнюю динамику развития очагов апофаллёза и локальные особенности заражённости *Clupeonella cultriventrис* в разных точках Рыбинского и Горьковского водохранилищ, можно отметить, что многие различия определяются очаговым характером распространения единственного первого промежуточного хозяина трематоды *Aporhallas muehlingi* – моллюска *Lithoglyphus naticoides*. В силу невысокой приживаемости метацеркарий *A. muehlingi* различия по степени заражённости между выборками сего-

летков *C. cultriventris* в некоторых участках водоёмов следует связывать не непосредственно с гибелью части рыб под влиянием паразита, а с воздействием какого-либо дополнительного фактора. Для пелагических группировок *C. cultriventris* в качестве одного из таких факторов важно учитывать воздействие рыб-ихтиофагов, способных в некоторых точках водоёмов массово выедать самые слабые и малоактивные экземпляры сеголетков-аутсайдеров. Помимо того, показатели заражённости *C. cultriventris* в конкретных локальных биотопах в значительной степени могут зависеть от степени выраженности нагульных или нерестовых миграций наиболее активных особей. Следует отметить, что использование выборок взрослых особей *C. cultriventris* как для оценки степени неоднородности группировок хозяина, так и при оценке миграционной активности затруднено явным избеганием охвата пелагическим тралом, свойственным слабо заражённым экземплярам. Не исключено, что поздней осенью уменьшение интенсивности заражения метацеркариями *A. muehlingi* в группах самых крупных особей *C. cultriventris* отчасти может быть связано с естественной возрастной смертностью наиболее физиологически или иммунологически ослабленных после нереста экземпляров. Учитывая вышесказанное, дальнейший комплексный экологический мониторинг верхневолжских очагов апофаллэза представляется нам актуальным.

Благодарности

Авторы выражают признательность за помощь в сборе части материала членам команды НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев».

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

Этическое одобрение не требовалось, поскольку исследование включало рутинный отлов рыб и анализ биологического материала без экспериментальных воздействий.

Литература

- 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. Т. 3. Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / ред. Ю.В. Герасимов. Ярославль: Филигрань, 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 внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 2018. 456 с. <https://doi.org/10.31857/S9785907036185000001>
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Карабанов Д.П., Кияшко В.И. Гельминты и генетическая структура популяций их хозяев // В кн.: Теоретические и практические проблемы паразитологии: мат. Междунар. науч. конференции. М.: Россельхозакадемия, 2010. С. 382–385.
- 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>
- Gerasimov Yu.V., Bolotov S.E., Tsvetkov A.I., Borisenko E.S. Abundance, distribution, and mortality of hydrobionts in the section of the Gorky Reservoir affected by heated waters of the Kostroma Hydroelectric Power Plant // Inland Water Biology. 2023a. Vol. 16, no. 6. P. 974–987. <https://doi.org/10.1134/S1995082923060093>
- Gerasimov Yu.V., Komarova A.S., Tarleva A.F., Solomatina Yu.I., Bazarov M.I., Borisenko E.S. Population dynamics and distribution of the Lake Smelt, a dwarf form of the European Smelt *Osmerus eperlanus* (Osmeridae), and the Black Sea Sprat *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) while cohabiting the Rybinsk Reservoir // Journal of Ichthyology. 2023b. Vol. 63, no. 5. P. 911–923. <https://doi.org/10.1134/S0032945223040057>

- 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.
- Karabanov D.P., Bekker E.I., Pavlov D.D., Borovikova E.A., Kodukhova Y.V., Kotov A.A. New sets of primers for DNA identification of non-indigenous fish species in the Volga-Kama basin (European Russia) // *Water*. 2022. Vol. 14, no. 3. E437. <https://doi.org/10.3390/w14030437>
- Karabanov D.P., Kozlova N.V., Pereboev D.D., Efeikin B.D., Kotov A.A. A comparative analysis of complete mitochondrial genomes of two tyulka *Clupeonella* Kessler, 1877 (Actinopterygii: Clupeidae) species allowed to clarify their evolutionary history in the Ponto-Caspian region // *Biology Bulletin*. 2025. Vol. 52, no. 1. e41. <https://doi.org/10.1134/S1062359024610024>
- Mikheev V.N. Trematode *Diplostomum pseudospathaceum* (Diplostomidae) larvae penetrate the underyearlings of *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae) and manipulate their behavior // *Journal of Ichthyology*. 2023. Vol. 63, no. 6. P. 1157–1162.
- 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>
- 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>
- Slivko V.M., Zhokhov A.E., Gopko M.V., Mikheev V.N. Agonistic behavior of young perch *Perca fluviatilis*: the effects of fish size and macroparasite load // *Journal of Ichthyology*. 2021. Vol. 61, no. 3. P. 476–481. <https://doi.org/10.1134/S0032945221030127>
- 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 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. <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., Shlyapkin I.V., Bazarov M.I., Morozova D.A., Medyantseva E.N., Tyutin V.A. The role of different fish species in the conservation of hemipopulations of metacercariae of the trematode *Apophallus donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) in the ecosystems of the Rybinsk and Gorky reservoirs (Upper Volga Basin) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2026. Vol. 17, no. 2. P. 252–262. <https://doi.org/10.1134/S2075111725600909>
- 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>
- 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>

METACERCARIAE OF THE TREMATODE *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JAGERSKIÖLD, 1899) AS BIOLOGICAL INDICATORS OF MIGRATION ACTIVITY AND PHYSIOLOGICAL STATUS OF DIFFERENT AGE INDIVIDUALS OF THE BLACK AND CASPIAN SEA SPRAT *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (NORDMANN, 1840) IN TWO UPPER VOLGA POPULATIONS

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

^aPapanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, 152742, Russia

^bDarwin State Nature Biosphere Reserve, Vologda Region, 162723, Russia

^cSaint Petersburg State University, Saint Petersburg, 199034, Russia

e-mail: *tyutin@ibiw.ru

The authors used metacercariae of the trematode *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) to assess the migration activity of fingerlings and adults of the thermophilic freshwater form of the Black and Caspian Sea sprat *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) naturalized in the upper Volga basin. In the limnic conditions of a large lake-like reservoir (the Rybinsk Reservoir), *C. cultriventris* showed relatively weak feeding migrations, which is probably due to the need to form local subpopulation spawning groups in small river reaches. This resulted to the minimal contacts with littoral settlements of the first intermediate host of the trematode, the Ponto-Azov prosobranch mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828), in 2020 the prevalence of metacercariae in the central part of the Rybinsk Reservoir was only 1.75% in fingerlings and only 2.65% in adult individuals. In 2020, under lotic conditions of the upper section of the Gorky Reservoir, classified as a valley type, the prevalence of metacercariae in fingerling samples varied from 38.46 to 48.95%. This is partially explained by the fact that, in this reservoir, juveniles of *C. cultriventris* (relatively large dominant individuals) have the ability to make long-distance feeding migrations already in the first months of their life. Based on the example of the middle section of the Gorky Reservoir, this paper examines the possibility of using *A. muehlingi* as a biological indicator for identifying the physiologically weakest individual-outsiders in fish samples. In the largest foci of apophallosis, formed in the middle section of the reservoir, the prevalence of metacercariae did not exceed 68.97% in fingerlings, whereas it reached ~100.00% in adult individuals of *C. cultriventris*. Large age differences, in terms of the prevalence of metacercariae, can be associated with the selective consumption of the most infected and physiologically relatively weak fingerling-outsiders by pelagic ichthyophages. Maximally infected (≥ 50 specimens of metacercariae) fingerlings of *C. cultriventris* were absent in pelagic trawl catches within the heated discharge water zone of the Kostroma State District Power Plant, but were found in samples collected on the water intake protective grates of the power plant, i.e. among the individuals least prone to migration and not subject to serious pressure from pelagic ichthyophagous fish.

Keywords: invaders, freshwater form of the Black and Caspian Sea sprat, parasites, foci of apophallosis, Rybinsk Reservoir, Gorky Reservoir.