

# ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕТАЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОДЫ *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JÄGERSKIÖLD, 1899) У СЕГОЛЕТКОВ В ИНВАЗИВНОЙ ПОПУЛЯЦИИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (NORDMANN, 1840) ИЗ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (БАСЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)

© 2023 Тютин А.В.<sup>а,\*</sup>, Медянцева Е.Н.<sup>а,\*\*</sup>, Базаров М.И.<sup>а,\*\*\*</sup>, Тютин В.А.<sup>б</sup>

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

<sup>б</sup> Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, 150003, Россия  
e-mail: \*tyutin@ibiw.ru; \*\*medyantseva@ibiw.ru; \*\*\*bazarov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 29.04.2022. После доработки 21.10.2022. Принята к публикации 04.11.2022

После успешной натурализации в Горьковском водохранилище в 2005–2015 гг. переднежаберного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) и ассоциированных с ним трематод, наблюдается интенсивное распространение апофаллэза у рыб, населяющих данный водоём. Пресноводная форма черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) входит в список вторых промежуточных хозяев для трематоды *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), вызывающей это заболевание. Цель исследования – изучение влияния расселения *C. cultriventris* на формирование крупных постоянных очагов апофаллэза в условиях Верхней Волги. Сравнивались данные по распространению заболевания в популяциях тюльки из Горьковского вдхр. и незарегулированного участка Нижней Волги (ниже каскада водохранилищ, координаты пелагических тралений от 47°08' с. ш., 47°17' в. д. до 46°51' с. ш., 47°41' в. д.). Выявлены высокие показатели встречаемости (Р, %) метацеркарий *A. muehlingi* на всей протяжённости Горьковского вдхр.: от наиболее северной точки у г. Рыбинска (58°01' с. ш., 39°06' в. д.) до приплотинного участка (56°41' с. ш., 43°21' в. д.). Установлено, что характер распределения метацеркарий *A. muehlingi* варьирует в различающихся по гидрологическим характеристикам участках водоёма. Для среднего участка водохранилища (переходный тип) значения встречаемости метацеркарий *A. muehlingi* в группах наиболее мелких сеголетков тюльки (с длиной тела до 45 мм) оказались близки к максимально возможным (30.00–94.49%). В верхнем участке (речной тип), данный показатель не превысил 24.39%. Для нижнего участка водохранилища (расширение озеровидного типа) зарегистрированы минимальные значения встречаемости метацеркарий (6.76–14.84%). Значения индекса обилия и коэффициента вариации интенсивности заражения у сеголетков с опережающим темпом роста и двухлетков тюльки указывают на более выраженную у них, по сравнению с мелкими сеголетками, агрегированность метацеркарий. В выборках сеголетков тюльки из Нижней Волги в 2020 г. не выявлено статистически значимых различий по встречаемости метацеркарий (13.33–18.11%) между размерными группами. Таким образом, хотя основными вторыми промежуточными хозяевами *A. muehlingi* служат различные виды рыб семейства Cyprinidae, в некоторых случаях присутствие в экосистеме водоёма *C. cultriventris* может существенно повышать вероятность распространения апофаллэза. В условиях Верхней Волги благодаря высокой миграционной активности крупных особей черноморско-каспийской тюльки возможно формирование сплошной зоны распространения апофаллэза, без чётко выраженных границ между отдельными очагами заболевания.

**Ключевые слова:** вселенцы, *Clupeonella cultriventris*, Trematoda, *Apophallus muehlingi*, Горьковское водохранилище, бассейн Верхней Волги.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-80-96

## Введение

Одним из важных экологических последствий расселения чужеродных видов животных является распространение связанных с ними паразитов. Для водных экосистем особенно актуально изучение последствий распространения гельминтов класса Trematoda,

которые на различных этапах своего развития способны оказывать существенное влияние сразу на нескольких уровнях биоценоза. Мариты многих представителей рода *Apophallus* Lühe, 1909 отличаются относительно высокой степенью патогенности для своих окончательных хозяев: рыбоядных птиц, млекопитающих

и человека [Odening, 1970, 1973; Hung et al., 2013; Chai, Jung, 2017; Kuzmina et al., 2018]. Их метацеркарии вызывают зоонозы у многих видов рыб [Kent et al., 2004; Schaaf et al., 2018].

Вероятно, основным первым промежуточным хозяином для европейских представителей рода *Apophallus* можно считать пресноводного понто-азовского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) [Бисерова, 2005; Zhokhov et al., 2019]. Наиболее заметным паразитологическим последствием расселения *L. naticoides* за пределами нативного ареала стало распространение апофаллэза и россикотремоза, вызываемых метацеркариями *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) и *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) [Wierzbicka, Wierzbicki, 1973; Sándor et al., 2017]. Вспышки численности *L. naticoides* отмечали в бассейнах многих крупных европейских рек [Bij de Vaate et al., 2002; Panov et al., 2009; Самые опасные..., 2018]. В водохранилищах Верхней Волги именно регистрация метацеркарий *A. muehlingi* служила своеобразным индикатором появления в экосистеме постоянного поселения *L. naticoides*, но второй вид *A. donicus* в бассейне Верхней Волги получил меньшее распространение [Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013; Perova et al., 2018]. Видимо, более успешному расселению *A. muehlingi*, по сравнению с *A. donicus*, способствует большее распространение данного вида у совершающих сезонные миграции основных дефинитивных хозяев – некоторых рыбацких птиц [Yakovleva et al., 2016]. К существенному ускорению развития всех разновидностей «чёрно-пятнистого» заболевания рыб, вызываемых паразитированием метацеркарий рода *Apophallus*, в условиях естественных водоёмов может приводить повышение температуры воды [Schaaf et al., 2018].

В 2004–2005 гг. в некоторых водохранилищах Верхней Волги (Иваньковском, Рыбинском и Горьковском) в числе прочих рыб-хозяев трематоды *A. muehlingi* была отмечена пресноводная форма черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Pisces, Clupeidae) [Tyutin, Slynko, 2010]. До этого времени в Горьковском водохрани-

лище (вдхр.) тюлька не имела специфичных для сельдевых рыб паразитов, и её постоянная паразитофауна формировалась почти исключительно за счёт метацеркарий местных видов трематод. В сентябре 2005 г. у тюльки впервые были обнаружены метацеркарии *A. muehlingi* на участке от г. Костромы до г. Плёс [Tyutin et al., 2013]. Средние показатели ее заражённости, рассчитанные для всего водоёма, оказались довольно высокими (встречаемость –  $15.6 \pm 5.4\%$ , индекс обилия –  $0.4 \pm 0.2$  экз.). Через 10 лет точка наибольшего распространения метацеркарий *A. muehlingi* у тюльки совпала с местом первого обнаружения постоянного поселения моллюска *L. naticoides* (с плотностью до 80 экз./м<sup>2</sup> в русловой части водоёма на траверсе Костромского расширения в 2015 г.) [Perova et al., 2019]. Позднее, в среднем участке Горьковского вдхр., было найдено второе локальное поселение *L. naticoides* (в районе сброса подогретых вод Костромской ГРЭС) и выявлено наличие у моллюска редий *A. muehlingi* и *A. donicus*. Метацеркариями данных видов в зоне влияния тёплых вод оказалось заражено большинство особей карповых и окунёвых рыб [Тютин и др., 2020]. При исследовании популяции тюльки Горьковского вдхр. в 2014 г. было установлено, что встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* у взрослых особей достигла 84.0%, а индекс обилия – 48.0 экз. [Бисерова, 2016]. При этом особо подчеркнуто, что такие показатели заражённости тюльки – одни из самых высоких для рыб водоёмов Центральной России.

Столь заметный рост заражённости тюльки в 2005–2014 гг., по нашему мнению, мог свидетельствовать либо об очень быстром формировании крупных постоянных очагов апофаллэза, либо быть следствием временной вспышки численности в отдельных локальных поселениях моллюска *L. naticoides*, что нередко отмечается у гидробионтов-вселенцев на начальных этапах их натурализации. Более подробный мониторинг заражённости тюльки в пределах всей акватории Горьковского вдхр. должен прояснить эти вопросы. Сравнительно бедная паразитофауна тюльки позволяет изучать отношения в рассматриваемой системе паразит – хозяин в пределах всего водоёма практически в чистом виде, без

существенного влияния других элементов сообщества паразитов. Из-за отсутствия достаточных сведений о роли тюльки в развитии первых очагов апофаллэза в дельте р. Волги [Ivanov, 2008], выяснение степени её участия в относительно молодой паразитарной системе, формируемой *A. muehlingi* в условиях крупного водоёма с зарегулированным стоком, представляется весьма актуальным с практической и теоретической точек зрения. Например, для нижневолжского Саратовского вдхр. отмечали, что заражённость тюльки бывает значительно ниже, чем у экологически близких массовых видов карповых рыб [Рубанова, 2015; Кириллов и др., 2018].

Цель данного исследования – на примере Горьковского вдхр. проанализировать влияние расселения пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки на формирование постоянных очагов апофаллэза в водохранилищах Верхней Волги.

### Материал и методика

Заполненное в 1955–1957 гг. Горьковское вдхр. имеет протяжённость 448 км и общую

площадь 1591 км<sup>2</sup> [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987]. Береговая линия в некоторых местах отличается сложной конфигурацией. По гидрологическим параметрам в данном водоёме чётко выделяется верхний участок, относимый к речному типу (от г. Рыбинска до г. Костромы). Нижний (приплотинный) участок представляет собой озеровидное Юрьевское расширение (от г. Юрьевец до г. Городец). Средний участок по гидрологическим характеристикам относится к переходному типу. Отбор выборок рыб для паразитологического исследования проводили с учётом этих гидрологических особенностей Горьковского вдхр. Принимали во внимание наличие в среднем участке водоёма мелководного Костромского расширения и расположенной немного ниже от него по течению зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС.

Отлов рыб в Горьковском вдхр. выполнен по стандартной сетке траловых станций (14 точек траления) в ходе комплексного рейса НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев» 22–26 сентября 2020 г. (рисунок; номера точек траления соответствуют номерам в табл. 1). Время

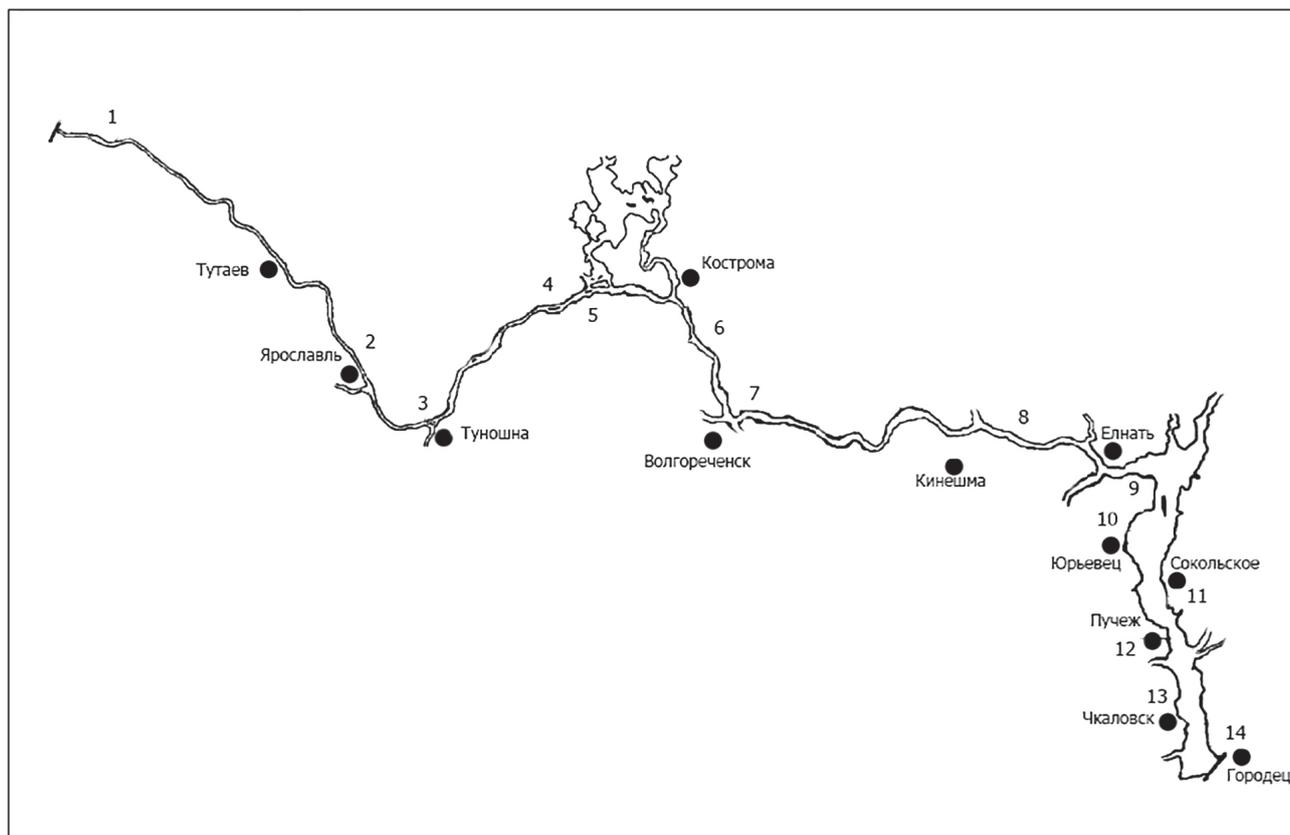


Рис. Карта-схема Горьковского водохранилища. Числами обозначены точки траления.

траления составляло 15 минут, использован пелагический трал с горизонтальным раскрытием 17.3 м, вертикальным 1.8 м, шагом ячеи (в кутке) не более 4.0 мм. Отлов проведён по выданным Московско-Окским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству разрешениям на добычу (вылов) водных биологических ресурсов № 77 2020 03 0135 44 У, № 77 2020 03 0137 37 У, № 77 2020 03 0138 52 У, № 77 2020 03 0136 44 У (согласно приказу Федерального агентства по рыболовству от 26.12.2019 № 756 «О предоставлении водных биологических ресурсов в пользование для осуществления рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях во внутренних водах Российской Федерации, за исключением внутренних морских вод Российской Федерации, в 2020 году»).

Для сравнения использованы результаты исследования тюльки из пелагических тралений, выполненных 8 сентября 2020 г. в незарегулированном участке Нижней Волги (особи-сеголетки из двух уловов ниже каскада волжских водохранилищ). Помимо необходимости изучения влияния режима проточности, выбор этого участка обусловлен также попыткой провести анализ отношений в рассматриваемой системе паразит – хозяин, сложившихся за более длительный отрезок времени. Отлов рыб проведён по выданным Волго-Каспийским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству разрешениям на добычу (вылов) водных биологических ресурсов № 30 2020 03 4519 и № 30 2020 03 4520 (согласно приказу Федерального агентства по рыболовству от 26.12.2019 № 756 «О предоставлении водных биологических ресурсов в пользование для осуществления рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях во внутренних водах Российской Федерации, за исключением внутренних морских вод Российской Федерации, в 2020 году»). Для сравнительного анализа особенностей вариантов паразитарных систем, формируемых *A. muehlingi* в различных экологических условиях, использованы данные по Горьковскому вдхр. (2000–2005 гг.) и Рыбинскому вдхр. (2005–2011 гг.), собранные по аналогичной методике и частично опубликованные ранее

[Тютин, 2005; Тютин, Медянцева, 2008; Тютин и др., 2010; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018].

Для более полного изучения особенностей формирования очагов апофаллёза, акваторию Горьковского вдхр. разделили на семь участков. Из этого водоёма методом неполных гельминтологических вскрытий были исследованы все пойманные особи тюльки разного возраста – 1119 экз. (преимущественно сеголетки из 14 точек траления – 1106 экз.). Для каждой точки траления определяли среднюю длину тела рыб до конца чешуйного покрова в двух размерных группах сеголетков ( $l \pm SE$ , мм), для крупных выборок – среднюю массу тела ( $m \pm SE$ , г). При изучении размерно-возрастных различий в заражённости и особенностей распределения метацеркарий *A. muehlingi* для корректного сравнения использовали выборки сеголетков не менее 100 экз., которые в некоторых случаях интегрировались из нескольких уловов (табл. 1, 2). В работе применяли стандартные гельминтологические методики [Быховская-Павловская, 1985]. Уровень заражённости оценивали по количеству выявленных при вскрытии рыб (на плавниках, под кожным покровом и в мускулатуре) полностью развитых и достигших инвазионности метацеркарий, окружённых чёрным пигментом (обычный размер цист  $0.20 \times 0.30$  мм, реже –  $0.30 \times 0.35$  мм). Только у таких метацеркарий отмечено начало развития гонад.

Обработка результатов проведена с применением стандартных методик [Sokal, Rohlf, 1995; Bush et al., 1997]. Математические расчёты выполнены в компьютерных программах STATISTICA 6.0 и Microsoft Excel. В качестве основного показателя уровня заражённости использовали встречаемость паразитов в выборках рыб (the infection prevalence – доля заражённых особей с расчётом стандартной статистической ошибки,  $P \pm SE$ ). Принимая во внимание относительно небольшие объёмы выборок рыб, оценку достоверности различий встречаемости метацеркарий проводили по непараметрическому  $\chi^2$ -критерию Пирсона (Pearson's Chi-square test). При анализе данных также использова-

**Таблица 1.** Координаты точек пелагических тралений и количество исследованных особей черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris*

Номера точек пелагических тралений	Координаты точки траления		Количество исследованных рыб	
	Широта	Долгота	Сеголетки (0+)	Двухлетки (1+)
Горьковское водохранилище				
№ 1	58°01' с. ш.	39°06' в. д.	12	0
№ 2	57°45' с. ш.	39°46' в. д.	22	0
№ 3	57°34' с. ш.	40°10' в. д.	33	0
№ 4	57°45' с. ш.	40°34' в. д.	37	1
№ 5	57°46' с. ш.	40°43' в. д.	71	1
№ 6	57°38' с. ш.	41°04' в. д.	72	0
№ 7 *	57°28' с. ш.	41°21' в. д.	116	11
№ 8	57°24' с. ш.	41°46' в. д.	21	0
№ 9 *	57°22' с. ш.	42°53' в. д.	181	0
№ 10	57°16' с. ш.	43°07' в. д.	139	0
№ 11	57°06' с. ш.	43°08' в. д.	137	0
№ 12	56°59' с. ш.	43°10' в. д.	52	0
№ 13	56°44' с. ш.	43°17' в. д.	144	0
№ 14	56°41' с. ш.	43°21' в. д.	69	0
Нижняя Волга				
№ 15	47°08' с. ш.	47°17' в. д.	273	1
№ 16	46°51' с. ш.	47°41' в. д.	57	0

*Примечание.* \* – в точках № 7 и № 9 выполнено по два пелагических траления, в остальных точках – по одному.

ли индекс обилия метацеркарий (the abundance – среднее количество на одну исследованную особь хозяина,  $A \pm SE$ , экз.). Степень достоверности различий в значениях индекса обилия оценивали по непараметрическому К–W критерию для независимых переменных (Kruskal-Wallis test). В качестве дополнительных показателей, отражающих степень агрегированности мета-

**Таблица 2.** Соотношение числа особей двух размерных групп и средняя длина тела в интегральных выборках сеголетков черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris*

Участки отлова (номера точек траления)	Соотношение числа особей двух размерных групп сеголетков	Средняя длина тела в группе мелких сеголетков, мм	Средняя длина тела в группе крупных сеголетков, мм
I (точки № 1, 2, 3, 4)	3.7273 (82/22)	38.9±0.6	49.3±0.6
II (точки № 5, 6)	2.3256 (100/43)	39.2±0.4	48.6±0.3
III (точка № 7)	0.9016 (55/61)	39.8±0.5	48.3±0.3
IV (точки № 8, 9)	1.6933 (127/75)	39.2±0.4	49.0±0.3
V (точка № 10)	1.1385 (74/65)	40.4±0.4	47.7±0.3
VI (точки № 11, 12)	2.3158 (132/57)	39.2±0.5	47.5±0.4
VII (точки № 13, 14)	5.8711 (182/31)	38.6±0.3	47.7±0.3
VIII (точки № 15, 16)*	21.0000 (315/15)	35.7±0.3	49.2±0.9

*Примечание.* Соотношение числа особей двух размерных групп сеголетков – число особей тюльки с длиной тела 24–44 мм, делённое на число особей с длиной тела 45–57 мм. \* – участок отлова VIII расположен в Нижней Волге ниже каскада водохранилищ, участки отлова I–VII – в акватории Горьковского водохранилища.

церкарий, использовали значения минимальной и максимальной интенсивности заражения (the intensity range – IR min–max, экз.), а также коэффициент её вариации (отношение квадратного корня дисперсии интенсивности к её среднему значению – CV, %).

### Результаты

В Горьковском вдхр., из-за растянутого по времени порционного нереста тюльки, к сентябрю сеголетки распались на две экологические группы с принципиально разным уровнем миграционной активности. Мелкие сеголетки с длиной тела от 24 до 44 мм доминировали на большинстве участков отлова и были относительно равномерно распределены по акватории (табл. 1, 2). Минимальные значения средней длины тела в группе мелких сеголетков зарегистрированы для самого северного и самого южного участков отлова (табл. 2). Максимальные были выявлены в средней части переходного участка Горьковского вдхр. (зона влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, участок отлова III, точка траления № 7) и верхней части озеровидного участка (участок отлова V, точка траления № 10). На участках III и V средние размеры мелких сеголетков не сильно отличались от других мест отлова, но доля крупных особей была заметно больше. В целом по водоёму крупные экземпляры (с длиной тела 45–57 мм) составили около трети от общего числа сеголетков тюльки, и их доля в уловах на разных участках заметно варьировала.

В популяции тюльки присутствовали особи высокотелой и прогонистой экоморфы. В явно привлекательной для тюльки зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (участок отлова III, точка траления № 7) средние значения массы тела сеголетков оказались относительно небольшими: 0.65 г у мелких особей и 1.05 г у крупных экземпляров. Более высокие показатели массы тела зарегистрированы в верхней части озеровидного Юрьевецкого расширения (участок отлова V, точка траления № 10): 0.78 г и 1.18 г, соответственно. В промежутке между этими участками средняя масса сеголетков варьировала в пределах 0.57–0.66 г у мелких особей и 1.12–1.34 г у крупных экземпляров (точки траления № 8, 9).

Склонные к миграции половозрелые особи тюльки в условиях пелагиали Горьковского вдхр. обычно успешно избегали попадания в трал и в уловах очень редки (табл. 1). Практически все они выловлены в средней части переходного участка водоёма вблизи зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (точка траления № 7, участок отлова III). На данном участке у двухлетков тюльки с длиной тела 62–82 мм (в среднем –  $71.9 \pm 1.6$  мм) встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* составила 100% (с учётом двух особей из близких точек траления № 4 и № 5 –  $n=13$ ). Разброс значений индивидуальной интенсивности заражения оказался не очень значительным (от 1 до 47 экз.). Индекс обилия метацеркарий у двухлетних особей ( $13.15 \pm 3.59$  экз.) статистически достоверно отличался ( $H=7.4491$ ,  $p<0.00635$ ) от значения данного показателя у мелких сеголетков ( $5.53 \pm 1.03$  экз.,  $n=55$ ). Между двухлетками и крупными сеголетками ( $10.98 \pm 1.16$  экз.,  $n=61$ ) различия не достоверны ( $H=0.1211$ ,  $p>0.72782$ ). Доля метацеркарий, не достигших состояния инвазионности и не учитываемых нами в расчётах, составила в среднем ~75%.

Сеголетки тюльки с длиной тела  $\geq 45$  мм доминировали только на участке отлова III. Здесь, в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, значения показателей встречаемости и индекса обилия метацеркарий у крупных сеголетков оказались статистически достоверно больше, по сравнению с мелкими особями (табл. 3). Выше по течению (участок отлова II) и на речном участке водоёма (участок отлова I) отмечен ещё более высокий уровень достоверности различий в значениях встречаемости и индекса обилия метацеркарий у двух размерных групп сеголетков. Только в нижней части переходного участка Горьковского вдхр. (участок отлова IV) крупные особи сеголетков тюльки заражены статистически достоверно слабее, чем мелкие экземпляры.

В пределах расположенного южнее озеровидного Юрьевецкого расширения заражённость сеголетков тюльки была сравнительно низкой. В целом, в Юрьевецком расширении характерные для других участков водоёма различия между размерными группами сего-

**Таблица 3.** Различия в показателях заражённости метацеркариями трематоды *Apophallus muehlingi* у сеголетков черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* двух размерных групп из разных участков отлова

Показатели заражённости	Размерная группа сеголетков тюльки		Достоверность различий
	<45 мм	≥45 мм	
I. Речной участок Горьковского водохранилища (точки траления № 1–4, n=104)			
P±SE, %	24.39±4.74	90.91±6.13	$\chi^2=32.4279$ , p<0.00001**
IR min–max, экз. (CV,%)	1–38 (107.5)	1–13 (58.8)	–
A±SE	2.22±0.68	5.77±0.86	H=22.4656, p<0.00001**
II. Верхняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона выше влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, точки траления № 5–6, n=143)			
P±SE, %	30.00±4.58	93.02±3.88	$\chi^2=47.7953$ , p<0.00001**
IR min–max, экз. (CV, %)	1–54 (111.8)	3–42 (69.1)	–
A±SE	2.86±0.72	10.79±1.26	H=44.5105, p<0.00001**
III. Средняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, точка траления № 7, n=116)			
P±SE, %	56.36±6.69	80.33±5.09	$\chi^2=7.7604$ , p<0.00536*
IR min–max, экз. (CV, %)	1–31 (79.7)	1–48 (58.8)	–
A±SE	5.53±1.03	10.98±1.16	H=13.4784, p<0.00025*
IV. Нижняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона ниже влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, точки траления № 8–9, n=202)			
P±SE, %	94.49±0.00	40.0±5.66	$\chi^2=73.2363$ , p<0.00001**
IR min–max, экз. (CV, %)	1–56 (72.4)	1–34 (88.9)	–
A±SE	14.95±1.04	4.08±0.88	H=63.1541, p<0.00001**
V. Верхняя часть озеровидного участка Горьковского водохранилища (точка траления № 10, n=139)			
P±SE, %	6.76±2.92	13.85±4.28	$\chi^2=1.9202$ , p>0.16583
IR min–max, экз. (CV, %)	1–6 (86.4)	1–36 (180.4)	–
A±SE	0.16±0.09	0.86±0.56	H=0.5583, p>0.45493
VI. Средняя часть озеровидного участка Горьковского водохранилища (точки траления № 11–12, n=189)			
P±SE, %	13.64±2.99	28.07±5.95	$\chi^2=5.6216$ , p<0.01775*
IR min–max, экз. (CV, %)	1–6 (64.8)	1–14 (107.9)	–
A±SE	0.26±0.07	0.82±0.28	H=2.7512, p>0.09716
VII. Нижняя часть озеровидного участка Горьковского водохранилища (точки траления № 13–14, n=213)			
P±SE, %	14.84±2.63	22.58±7.51	$\chi^2=1.1846$ , p>0.27641
IR min–max, экз. (CV, %)	1–4 (53.0)	1–3 (58.8)	–
A±SE	0.27±0.05	0.29±0.12	H=0.3438, p>0.55761
VIII. Нижняя Волга (точки траления № 15–16, n=330)			
P±SE, %	18.10±2.17	13.33±8.78	$\chi^2=0.2211$ , p>0.63817
IR min–max, экз. (CV, %)	1–19 (136.8)	5–6 (12.9)	–
A±SE	0.32±0.07	0.73±0.51	H=0.0459, p>0.83036

*Примечание.* n – количество исследованных особей сеголетков тюльки, экз. \*\* – различия между размерными группами сеголетков тюльки статистически достоверны на очень высоком уровне значимости (p<0.00001). \* – различия статистически достоверны на менее высоком уровне значимости (0.00001<p<0.05). CV – коэффициент вариации интенсивности заражения, %. «–» – недостаточный объём данных для статистической обработки.

летков тюльки выражены относительно слабо. По причине слабовыраженной миграции крупных особей, а также низкой общей встречаемости, различия по показателям встречаемости и индекса обилия метацеркарий *A. muehlingi* между размерными группами сеголетков сравнительно невелики (табл. 3). Кроме этого, в Юрьеveckом расширении не выявлено статистически значимых различий между точками траления (№ 10–14) по встречаемости метацеркарий без учёта размерных групп сеголетков ( $\chi^2=5.3163$ ,  $p>0.25635$ ). Это позволило использовать общую интегральную выборку из всех пойманных на данном участке сеголетков тюльки ( $n=541$ ) для анализа отличий между их размерными группами. Достоверно различались мелкие и крупные особи только по показателю встречаемости ( $12.89\pm 1.71\%$  и  $20.92\pm 3.29\%$ , соответственно;  $\chi^2=5.4999$ ,  $p<0.01902$ ). Увеличение индекса обилия метацеркарий у крупных сеголетков, по сравнению с мелкими особями, не достигло статистически значимого уровня ( $0.24\pm 0.05$  экз. и  $0.73\pm 0.26$  экз., соответственно;  $H=2.5553$ ,  $p>0.10992$ ).

В среднем по водоёму соотношение мелких и крупных сеголетков составило 2.1243 (752 экз./354 экз.). Подобными являются интегральные выборки из расположенного вблизи Костромского расширения участка отлова II и из расположенного в средней части Юрьеveckого расширения участка отлова VI. На данных участках значения встречаемости и индекса обилия у крупных сеголетков примерно в 2–3 раза больше, чем у мелких. Встречаемость метацеркарий у сеголетков тюльки ни в одном из его участков не достигла 100%. Стабильно высокие показатели коэффициента вариации интенсивности заражения характерны для выборок сеголетков тюльки со значениями встречаемости близкими к среднему уровню (около 25–30% у мелких и 28–40% у крупных сеголетков). При повышении значений встречаемости *A. muehlingi* наблюдалось снижение коэффициента вариации интенсивности заражения, свидетельствующее об уменьшении степени агрегированности метацеркарий. При минимальных значениях встречаемости (6.76% у мелких и 13.85% у крупных сеголетков) данный коэффициент

увеличивался (участок отлова V), что обусловлено преобладанием особей сеголетков тюльки с 1–2 экз. метацеркарий.

Похожая картина наблюдалась на участке Нижней Волги, расположенном за пределами каскада водохранилищ (участок отлова VIII), где отношения в рассматриваемой системе паразит – хозяин (*A. muehlingi* – *C. cultriventris*) начали формироваться гораздо раньше. Группа крупных сеголетков на участке отлова VIII представлена малочисленной выборкой из 15 экз. с максимальной длиной тела 52 мм. Средние значения длины тела в группе мелких сеголетков оказались значительно ниже, по сравнению с аналогичными выборками из Горьковского вдхр. (табл. 2). Средняя масса тела у нижеволжских сеголетков тюльки из группы особей с длиной тела <45 мм составила 0.46 г. Доля особей с длиной тела более 45 мм здесь крайне мала, поэтому даже с их учётом средняя длина тела сеголетков тюльки из Нижней Волги не превысила  $36.9\pm 0.4$  мм. Это меньше, чем у особей из Горьковского вдхр., отнесенных нами к категории мелких. Даже с учётом всех крупных экземпляров масса тела «усреднённого» нижеволжского сеголетка составила всего 0.72 г. В Горьковском вдхр. средняя масса тела 0.74 г была зарегистрирована только на фоне максимального доминирования мелких особей в верхнем бьефе Горьковской ГЭС (участок отлова VII). В верхнем участке Юрьеveckого расширения при соотношении размерных групп сеголетков тюльки близком к 1:1 этот показатель составил 0.96 г.

### Обсуждение

Успешное распространение трематоды *A. muehlingi* в бассейне р. Волги во многом обусловлено использованием широкого круга вторых промежуточных хозяев, в качестве которых могут выступать многие виды рыб [Бисерова, 2005, 2016; Ivanov, 2008; Zhokhov et al., 2019]. Основными вторыми промежуточными хозяевами *A. muehlingi*, можно считать представителей семейства Cyprinidae, для которых не выявлено достоверных случаев абсолютной резистентности к заражению этой трематодой в пределах её ареала [Tyutin, Izvekova, 2013; Sándor et al., 2017]. Для прес-

новодных трематод с подобным триксенным жизненным циклом включение в паразитарную систему рыб из других семейств особенно важно в экосистемах, подобных верхневожским водохранилищам, где число видов и плотность популяций карповых рыб относительно невелики [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987; Структура и функционирование..., 2018].

Вероятно, быстрая адаптация *A. muehlingi* к паразитированию у *C. cultriventris* связана с особенностями происхождения пресноводной формы данного вида рыб. До середины XX в. тюлька имела только небольшие постоянные пресноводные популяции не выше современного г. Саратова. Строительство каскада водохранилищ создало объективные предпосылки для роста её численности и дальнейшего продвижения на север при повышении среднегодовых значений температуры. Возможно, именно длительная преадаптация волжской формы *C. cultriventris* к пресноводному образу жизни способствовала столь быстрому расселению её по волжским водохранилищам. Освоение водохранилищ тюлькой шло поэтапно, но в итоге все её волжские популяции оказались генетически близки между собой, существенно отличаясь от морских популяций Чёрного и Каспийского морей [Яковлев и др., 2001; Слынько, Терещенко, 2014]. Судя по всему, преадаптация тюльки к пресноводному образу жизни предопределила и относительную лёгкость, с которой тюлька вошла в круг вторых промежуточных хозяев для некоторых обычных для бассейна Верхней Волги видов трематод. Ранее на примере метацеркарий трематоды *Vucephalus polymorphus* Waer, 1827, была показана более высокая восприимчивость к заражению особей тюльки с типично пресноводными гаплотипами по полиморфному локусу Ldh, по сравнению с особями, сохранившими морской гаплотип Ldh [Тютин и др., 2010].

На физиологическом уровне пресноводная форма тюльки пока явно не является идеальным хозяином *A. muehlingi*. Во всяком случае, исследованные нами группы сеголетков тюльки в Горьковском вдхр. выглядят экологически и физиологически неоднород-

ными и состоящими из особей с различной резистентностью к заражению *A. muehlingi*. Судя по значениям встречаемости метацеркарий *A. muehlingi*, восприимчивость особей тюльки всех возрастных групп к заражению довольно высокая. Однако относительно небольшие значения индекса обилия свидетельствуют о гибели большинства личинок *A. muehlingi* на начальных этапах развития. По нашим наблюдениям, до 75% личинок этого вида погибает вскоре после проникновения в мускулатуру тюльки. Даже в условиях средней части Горьковского вдхр., где встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* у сеголетков тюльки может быть >90%, максимальная интенсивность заражения полностью развитыми метацеркариями достигает уровня >50 экз. только в единичных случаях. Благодаря низкой интенсивности заражения сохраняется возможность участия мелких особей сеголетков тюльки в распространении апофалёза даже в центре очага заболевания, так как паразитарная нагрузка у них не достигает летального уровня. Возможность проявления кумулятивного эффекта при паразитировании в верхневожских популяциях тюльки нескольких видов патогенных паразитов уменьшилась из-за наблюдаемой в последние годы тенденции к снижению распространённости в бассейне Верхней Волги трематоды *B. polymorphus* [Тютин и др., 2020]. Близкие значения коэффициентов вариации интенсивности заражения, полученные для метацеркарий *B. polymorphus* и *A. muehlingi*, подтверждают сходный характер агрегированности их распределения и свидетельствуют о сохранении к 2020 г. физиологической и экологической неоднородности популяции тюльки Горьковского вдхр. Вероятно, только при скачкообразном росте численности тюлька способна элиминировать существенную часть гемипопуляции метацеркарий *A. muehlingi*, как за счёт их сравнительно низкой приживаемости, так и в результате последующей гибели значительного числа рыб уже на втором году жизни. Помимо прочего, тюлька, являющаяся единственным представителем семейства Clupeidae в верхневожских водохранилищах и имеющая высокий уровень генетического полиморфизма, вероятно, спо-

способствует поддержанию высокого уровня генетического разнообразия трематоды *A. muehlingi*. Не исключено, что меньший успех в распространении в бассейне Верхней Волги трематоды *A. donicus* отчасти объясняется именно неучастием тюльки в реализации её жизненного цикла.

При изучении карповых рыб из бассейна р. Волги ранее было отмечено, что на организменном уровне патогенное влияние на рыб-хозяев относительно мелких метацеркарий *A. muehlingi* обычно сравнительно не велико [Бисерова, 2005; Tyutin, Izvekova, 2013]. Тем не менее, для молодежи аборигенных карповых рыб участие в формирующейся паразитарной системе *A. muehlingi* может быть серьёзно ограничено кумулятивным эффектом, возникающим из-за сложной структуры сообщества паразитов. В частности, в дельте Волги именно с появлением дополнительной паразитарной нагрузки в виде апофалёза связывали значительное (до 80%) повышение смертности сеголетков некоторых карповых рыб, хотя при отсутствии других видов патогенных паразитов у мальков с длиной тела 20–30 мм могло паразитировать до 300–500 экз. метацеркарий *A. muehlingi* [Бисерова, 2005].

По нашим наблюдениям, к осени, в период завершения эмиссии церкарий из моллюсков, большая часть сеголетков тюльки в Горьковском вдхр. имеют длину тела 40–44 мм. Но основную роль в сохранении очага апофаллёза в средней части водоёма, скорее всего, играют довольно многочисленные экземпляры с длиной тела 45–50 мм: из-за высокой вероятности их выживания в зимний период и большей миграционной активности, способствующей распространению заболевания. Мелкие сеголетки с длиной тела 24–44 мм, преобладающие на большинстве участков отлова в Горьковском вдхр., явно не способны совершать протяжённые миграции и сравнительно равномерно распределены в водоёме. Вероятно, показатель средней длины тела у мелких сеголетков довольно адекватно отражает общие экологические условия в разных локальных точках: обеспеченность кормом, негативное влияние пресса хищников или антропогенное загрязнение. Следует

отметить, что темп роста в группе мелких сеголетков в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС принципиально не отличался от других участков водоёма.

В пределах Горьковского вдхр. высокая доля крупных сеголетков тюльки отмечена только в уловах из средней части переходного участка (в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС) и верхней части озеровидного участка. Судя по всему, значительная часть крупных сеголетков мигрировала на данные участки, так как в целом по водоёму крупные экземпляры (с длиной тела 45–57 мм) составили только около трети от общего числа сеголетков тюльки. Вероятно, результаты исследования уловов, в которых соблюдается эта пропорция, наиболее точно характеризуют размерно-возрастные особенности заражённости тюльки. В этом случае, несмотря на разную численность сеголетков двух размерных групп, доля паразитирующих у них метацеркарий *A. muehlingi* в общей численности гемипопуляции должна быть примерно одинакова.

Значительная вариабельность доли крупных сеголетков в уловах на разных участках, по нашему мнению, может быть объяснена предрасположенностью крупных особей к совершению дальних миграций. По-видимому, основным вариантом миграции крупных сеголетков тюльки в условиях Горьковского вдхр. является перемещение против течения. Это прослеживается и по показателям заражённости метацеркариями трематоды *A. muehlingi*. Пассивный скат по течению некоторых самых мелких особей тюльки, вероятно, имеет меньшее значение для формирования структуры её пелагических скоплений. В пользу этого предположения свидетельствует то, что хотя в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС значения встречаемости и индекса обилия метацеркарий у крупных сеголетков статистически достоверно больше, чем у мелких особей, уровень значимости этих различий не является максимальным. Выше зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (участок отлова II, точки траления № 5–6) и на речном участке водоёма (участок отлова I, точки траления № 1–4,) достоверность различий в значениях встречаемости

и индекса обилия метацеркарий у двух размерных групп сеголетков тюльки выражены в ещё большей степени. В группах крупных сеголетков, несмотря на более высокую заражённость, значения коэффициента вариации интенсивности заражения оказались заметно ниже, по сравнению с группами слабо мигрирующих мелких особей.

В нижней части переходного участка Горьковского вдхр. (участок отлова IV, точки траления № 8–9) показатели заражённости указывают на наличие миграции вверх по течению относительно слабо заражённых особей тюльки из озеровидного Юрьевецкого расширения. Не исключён, безусловно, и небольшой пассивный скат отдельных наиболее заражённых особей тюльки из группы мелких сеголетков. Благодаря этим процессам здесь складывается довольно парадоксальная картина: статистически достоверны более высокие показатели заражённости у мелких сеголетков по сравнению с более крупными экземплярами. Точку траления № 9 можно рассматривать в качестве южной границы крупного очага апофаллёза, сформировавшегося в средней части Горьковского вдхр.

В пределах расположенного южнее озеровидного Юрьевецкого расширения заражённость сеголетков тюльки сравнительно низкая, вероятно, из-за реофильности первого промежуточного хозяина (моллюска *L. naticoides*) или низкой плотности популяций рыбоядных птиц. В верхней части Юрьевецкого расширения это отчасти может быть связано и с нагульными миграциями тюльки в затопленные устья крупных притоков – рек Немда и Унжа. В целом, из-за наличия в Горьковском вдхр. участков руслового типа и склонности тюльки к миграциям, при формальной привязке результатов вскрытия рыб к отдельным точкам траления, локальные данные по размерной структуре сеголетков и роли их размерных групп в поддержании численности *A. muehlingi* получаются не точными.

В 2005 г. ситуация по апофаллёзу на большей части акватории Горьковского вдхр. была относительно благополучной [Tyutin et al., 2013]. В этот период у тюльки из пелагических траловых уловов ИБВВ РАН метацеркарии *A.*

*muehlingi* были обнаружены только в средней части водоёма. Встречаемость метацеркарий на участке от г. Костромы до г. Плёс составила  $31.8 \pm 9.9\%$  при интенсивности заражения 1–8 экз. и индексе обилия  $0.86 \pm 0.39$  экз. Преимущественное распространение апофаллёза в средней части Горьковского вдхр. отмечено и в 2020 г. Вероятно, существенную роль в этом играет температурный фактор. Помимо влияния подогретых сбросных вод бытовых и промышленных стоков крупных областных центров (г. Ярославль и г. Кострома) дополнительный вклад вносит работа Костромской ГРЭС. При работе электростанции в режиме максимальной нагрузки сброс подогретой 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]. Возможно, этот фактор способствовал также формированию популяции тюльки со столь заметной экологической дифференцировкой группировок сеголетков на две разные по проявлению миграционной активности размерные группы.

Полученные в 2020 г. результаты показали, что возрастание степени неравномерности распределения метацеркарий в группах более крупных сеголетков заметнее проявляются на участках Горьковского вдхр. со сравнительно высоким уровнем заражённости рыб. Отсутствие существенных различий между размерными группами тюльки по характеру распределения метацеркарий *A. muehlingi* при низком уровне заражённости выявлено ранее в Рыбинском вдхр. В этом водоёме моллюск *L. naticoides* образовал относительно плотные поселения только в пределах сравнительно небольшого по площади Волжского плёса. Большинство постоянных нерестовых участков тюльки в Моложском и Шекснинском плёсах оказались вне зоны массового распространения *L. naticoides* [Структура и функционирование..., 2018]. Только в отдельные годы с неблагоприятными условиями для успешного нереста в Волжском плёсе, заражённые *A. muehlingi* взрослые особи тюльки этого нерестового стада бывают относительно равномерно распределены по

всей акватории Рыбинского вдхр. Кроме того, различия по встречаемости *A. muehlingi* в размерно-возрастных группах тюльки в пределах Волжского плёса выражены слабо, даже при сравнении сеголетков и двухлетков в условиях нормального нереста [Tyutin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018]. В частности, в 2010 г. в Волжском плёсе встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* не превышала  $0.4 \pm 0.2\%$  у сеголетков тюльки ( $n=694$ ) и  $0.8 \pm 0.6\%$  у особей в возрасте 1+ ( $n=245$ ). Почти столь же низкие значения встречаемости были отмечены и годом ранее:  $0.8 \pm 0.6\%$  ( $n=253$ ) и  $0.6 \pm 0.4\%$  ( $n=475$ ), соответственно.

В целом, из-за ограниченности распространения *L. naticoides* в Рыбинском вдхр., участие тюльки в развитии паразитарной системы *A. muehlingi* в условиях данного водоёма выражено слабее, по сравнению с Горьковским вдхр. Более заметный вклад в поддержание численности гемипопуляции метацеркарий *A. muehlingi* Рыбинского вдхр. вносят некоторые массовые виды пелагических карповых рыб. Например, у синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) и уклейки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* может достигать 12.0% и 17.0%, соответственно [Тютин, Кияшко, 2018]. Тем не менее, даже в этом случае следует учитывать, что в условиях верхневолжских водохранилищ тюлька оказалась способной давать значительные всплески численности и стала очень успешным пищевым конкурентом молоди местных видов рыб. Как следствие, в периоды роста численности тюльки в пелагических скоплениях нередко регистрировался спад численности молоди других видов рыб [Яковлев и др., 2001; Рыбы Рыбинского..., 2015]. Судя по встречаемости партенит *A. muehlingi* у моллюска *L. naticoides*, заметно снижающейся только в годы с исключительно неблагоприятными погодными условиями, численность популяции *A. muehlingi* относительно постоянна даже в условиях Рыбинского вдхр. [Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018]. Очевидно, что без сравнительно успешной адаптации к паразитированию у тюльки численность *A. muehlingi* в условиях верхневолжских водохранилищ

испытывала бы более значительные межгодовые колебания.

Судя по полученным нами в 2020 г результатам, значение тюльки в поддержании численности *A. muehlingi* в незарегулированном участке р. Волги, расположенном ниже каскада водохранилищ, относительно невелико. В первую очередь, это может быть связано с небольшой длиной тела у основной массы сеголетков тюльки, хотя, при слабой охваченности этой части пресноводной популяции промысловым ловом, даже сосредоточенная в ней небольшая часть гемипопуляции метацеркарий *A. muehlingi* имеет некоторое значение для сохранения общей численности популяции трематоды. Специальные паразитологические исследования мелких видов пелагических рыб с учётом размерной структуры их популяций проводятся относительно редко, поэтому роль тюльки в паразитарных системах *A. muehlingi* из других волжских водохранилищ изучена довольно слабо. Например, в 2005 г. было отмечено участие этого вида рыб в формировании локального очага апофаллёза в северной части средневолжского Чебоксарского вдхр. [Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. Метацеркарии, первоначально отнесённые к *A. muehlingi*, были выявлены здесь не только у тюльки, но и у всех видов рыб, отловленных в прибрежной зоне: плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), жереха *Leuciscus aspius* (Linnaeus, 1758), обыкновенного ельца *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), пескаря *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), обыкновенной щиповки *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758), обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758. Дальнейшее исследование этого материала показало, что для представителей семейства Percidae (судак и речного окуня) видовая принадлежность метацеркарий была указана не точно. Все случаи наших находок метацеркарий рода *Apophallus* у окуневых рыб следует отнести к трематоды *A. donicus*, проявляющей более узкую специфичность ко вторым промежуточным хозяевам. В условиях нижневолжского

Саратовского вдхр. показатели заражённости метацеркариями *A. muehlingi* пресноводной формы тюльки оказались значительно ниже (встречаемость – 17.4%, индекс обилия – 0.9 экз.), по сравнению с массовым представителем карповых рыб – уклейкой *A. alburnus* (100.0% и 202.4 экз., соответственно) [Рубанова, 2015; Кириллов и др., 2018].

Повышенную патогенность метацеркарий, характерную для некоторых видов рода *Apoprothallus*, обычно связывают с повреждением скелета рыб при проникновении личинок в глубокие слои мускулатуры [Kent et al., 2004]. По нашим наблюдениям, трематода *A. muehlingi* также может быть отнесена к числу таких видов. Как у тюльки, так и у карповых рыб обычной является локализация метацеркарий *A. muehlingi* не только в подкожном слое мускулатуры, но и в её глубине, а также вдоль костей скелета и на позвоночнике. Наиболее сильно бывают поражены участки мускулатуры вблизи хвостового, анального, брюшных и грудных плавников. При этом в мускулатуре заражённых рыб обычно регистрируется повышенное содержание гликогена, что рассматривается как одно из проявлений снижения их плавательной активности [Tyutin, Izvekova, 2013; Тютин, Кияшко, 2018].

Изучение заражённости тюльки метацеркариями *A. muehlingi* свидетельствует о том, что зона распространения моллюска *L. naticoides* в Горьковском вдхр. к 2020 г. оказалась значительно шире, чем показывают данные гидробиологического мониторинга. Вероятно, это связано с тем, что большинство гидробиологических проб отбирают в глубоководной русловой зоне. Судя по заражённости рыб, в акватории Горьковского вдхр. достаточно быстро (в течение последних 10 лет) сформировался единый крупный очаг апофаллёза, охватывающий всю среднюю часть водоёма. В последние годы общее число поселений и средняя численность популяций моллюска *L. naticoides* в верхневолжском бассейне имеют тенденцию к росту, хотя плотность поселений обычно не превышает 100–200 экз./м<sup>2</sup> [Perova et al., 2018; Perova et al., 2019; Тютин и др., 2020]. Во многом именно благодаря высокой встречаемости партенит трематод рода *Apoprothallus*, нередко превышающей

50.0%, даже небольшое увеличение площади поселений *L. naticoides* способно оказывать серьёзное влияние на общую паразитологическую ситуацию в экосистемах водоёмов.

### Заключение

Учитывая высокую заражённость метацеркариями *A. muehlingi*, можно констатировать, что вклад черноморско-каспийской тюльки *C. cultriventrис* в формирование общей паразитологической ситуации в акватории Горьковского вдхр. существенно вырос по сравнению с начальным периодом натурализации этого вида рыб. Трематода *A. muehlingi* проявляет узкую специфичность к первому промежуточному хозяину (моллюску *L. naticoides*), поэтому регистрация её метацеркарий у сеголетков рыб служит хорошим биологическим индикатором расселения данного понто-азовского вселенца. Судя по заражённости наиболее мелких особей сеголетков тюльки, моллюск *L. naticoides* распространился в Горьковском вдхр. значительно шире, чем выявляется при стандартных гидробиологических исследованиях.

Показатели заражённости сеголетков тюльки метацеркариями *A. muehlingi* в осенний период заметно варьируют в различающихся по гидрологическим характеристикам участках Горьковского вдхр. Минимальная заражённость сеголетков зарегистрирована в приплотинном участке водоёма. Максимальные значения встречаемости метацеркарий *A. muehlingi* выявлены у тюльки из среднего (переходного типа по режиму проточности) участка, что отчасти может быть связано с влиянием сброса подогретых вод Костромской ГРЭС. Возможно, именно наличие зоны влияния тёплых вод способствовало формированию в Горьковском вдхр. популяции *C. cultriventrис* с экологической дифференцировкой группировок сеголетков на две размерные группы, различающиеся по проявлению миграционной активности. Довольно высокие показатели заражённости тюльки в верхнем участке водоёма явно связаны с миграцией против течения наиболее крупных сеголетков.

На настоящий момент в Горьковском вдхр. ситуация по апофаллёзу сохраняется отно-

сительно благополучной только в верхней и нижней частях водоёма. На среднем участке выявлено наличие крупного очага апофаллёза, отличающегося высокой стабильностью. Тюлька играет существенную роль в его сохранении, а также в формировании мелких очагов данного гельминтоза в северной и южной частях водоёма. Популяция *C. cultriventris* в условиях Горьковского вдхр. до настоящего времени остаётся экологически и физиологически неоднородной и явно состоит из особей с различной восприимчивостью к заражению *A. muehlingi*. Стабильно высокие значения коэффициента вариации интенсивности заражения, отражающего степень агрегированности метацеркарий, характерны для выборок сеголетков тюльки со значениями встречаемости близкими к средним (~25–30% в группах мелких особей и ~28–40% в группах крупных сеголетков). Для незарегулированного участка Нижней Волги (ниже каскада волжских водохранилищ) показана меньшая роль тюльки в распространении апофаллёза и не выявлено заметно выраженных различий между размерными группами сеголетков по встречаемости метацеркарий *A. muehlingi*.

Пример Горьковского вдхр. показывает, что хотя основными вторыми промежуточными хозяевами *A. muehlingi* служат различные виды рыб семейства Сургинidae, в некоторых случаях присутствие в экосистеме *C. cultriventris* может существенно повышать вероятность распространения апофаллёза. Благодаря высокой миграционной активности крупных особей тюльки в условиях водохранилищ Верхней Волги может сформироваться почти сплошная зона распространения апофаллёза, не имеющая чётко выраженных границ между отдельными очагами заболевания. Поэтому, распространение трематоды *A. muehlingi* можно отнести к числу наиболее негативных последствий натурализации *L. naticoides* и *C. cultriventris* в бассейне Верхней Волги. Учитывая, что масса тела даже наиболее крупных сеголетков тюльки редко превышает 1.5 г, дальнейшее повышение плотности популяции *A. muehlingi* может сделать трематоду серьёзным фактором естественного отбора для данного вида рыб.

## Благодарности

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

## Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания РФ (№ 121051100100-8, № 121051100109-1, № 121051100104-6).

## Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## Соблюдение этических стандартов

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

## Литература

- Бисерова Л.И. Трематоды *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН, 2005. 25 с.
- Бисерова Л.И. 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.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- 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. Материалы докладов Всероссийской конференции. Ярославль: Изд-во ООО «Принтхауз», 2008. С. 26–39.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Евланов И.А. Паразиты рыб (Pisces) Самарской области. Сообщение 2. Platyhelminthes, Nematoda и Acanthocephala // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. № 5(4). С. 652–674.
- Рубанова М.В. Заражённость рыб Саратовского водохранилища метацеркариями *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1898) Lühe, 1909 // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 4. С. 222–225.
- 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.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций). М.: Полиграф-Плюс, 2014. 328 с.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 2018. 456 с. DOI: 10.31857/S9785907036185000001
- Тютин А.В. Каспийская килька – новый промежуточный хозяин гельминтов в верхневолжских водохранилищах // В кн.: Актуальные проблемы экологии Ярославской области: Материалы Третьей науч.-практич. конференции. Вып. 3. Т. 1. Ярославль: ВВО РАЭ, 2005. С. 304–308.
- Тютин А.В., Кияшко В.И. Паразиты рыб // В кн.: Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: РАН, Ин-т биологии внутр. вод, 2018. С. 294–297.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала обитания трематоды *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2. Приложение. С. 41–46.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Карабанов Д.П., Кияшко В.И. Гельминты и генетическая структура популяций их хозяев // В кн.: Теоретические и практические проблемы паразитологии. Материалы междунар. науч. конференции. М.: Россельхозакадемия, 2010. С. 382–385.
- Тютин А.В., Пряничникова Е.Г., Морозова Д.А. Паразиты и эндосимбионты у моллюсков-вселенцев в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС // Экология водных беспозвоночных. Тезисы Междунар. конференции, посвящённой 110-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского / Ред. С.М. Жданова. Ярославль: Филигрань, 2020. С. 85.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоёмов бассейна Верхней Волги // В кн.: Экологические проблемы Верхней Волги / Ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 52–69.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174. DOI: 10.1139/F02-098
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // The Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. No. 4. P. 575–583. DOI: 10.2307/3284227
- Chai J.-Y., Jung B.-K. Fishborne zoonotic heterophyid infections: An update // Food and Waterborne Parasitology. 2017. Vol. 8–9. P. 33–63. DOI: 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. DOI: 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. DOI: 10.1007/S11184-008-2010-8
- Izumova 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. DOI: 10.1577/H00004.1
- Kuzmina T.A., Tkach V.V., Spraker T.R., Lyons E.T., Kudlai O. Digeneans of northern fur seals *Callorhinus ursinus* (Pinnipedia: Otariidae) from five subpopulations on St. Paul Island, Alaska // Parasitology Research. 2018. Vol. 117. No. 4. P. 1079–1086. DOI: 10.1007/S00436-018-5784-Z
- Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1970. Vol. 33. P. 194–210. DOI: 10.1007/BF00259490
- Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Apophallus donicus* in Berlin im Vergleich zu *A. muehlingi* // Biol. Zentralbl. 1973. Vol. 92. P. 455–494.
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V.P., Son M.O. Assessing the risk of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // Integrated Environmental Assessment and Management. 2009. Vol. 5. No. 1. P. 110–126. DOI: 10.1897/IEAM\_2008-034.1
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V. Expansion of the range of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the Upper Volga // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11. No. 2. P. 234–235. DOI: 10.1134/S1995082918020165
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhgareva N.N. Appearance and distribution of new alien species in the Upper Volga reservoirs // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 1. P. 30–38. DOI: 10.1134/S2075111719010119
- 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. DOI: 10.1007/S00436-017-5617-5
- Schaaf C.J., Kelson S.J., Nusslé S.C., Carlson S.M. Black spot infection in juvenile steelhead trout increases with

- stream temperature in northern California // *Environmental Biology of Fishes*. 2018. Vol. 100. No. 6. P. 733–744. DOI: 10.1007/S10641-017-0599-9
- Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry. The principals and practice of statistics in biological research*. N.Y.: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
- The river Volga and its life / Edited by F.D. Mordukhai-Boltovskoi. Hague–Boston–London: Springer, 1979. 473 p. DOI: 10.1002/iroh.19800650315
- Tyutin A.V., Izvekova G.I. Infections of mollusks and fish by the trematode *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) and its interrelations with intermediate hosts // *Inland Water Biology*. 2013. Vol. 6. No. 1. P. 52–56. DOI: 10.1134/S1995082912030157
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper Volga basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. Vol. 1. No. 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 54–59. DOI: 10.1134/S2075111713010098
- 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.
- Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. The first finding of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), Lühe, 1909 (Trematoda, Heterophyidae) in Karelia // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 200–204. DOI: 10.1134/S2075111716020144
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. Alien parasite species of the fish in the Volga River basin: a review of data on the species number and distribution // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10. No. 2. P. 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140

# DISTRIBUTION PATTERNS OF METACERCARIAE OF THE TREMATODA *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JÄGERSKIÖLD, 1899) IN UNDERYEARLINGS IN AN INVASIVE POPULATION OF *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (NORDMANN, 1840) FROM THE GORKY RESERVOIR (UPPER VOLGA BASIN)

© 2023 Tyutin A.V.<sup>a,\*</sup>, Medyantseva E.N.<sup>a,\*\*</sup>, Bazarov M.I.<sup>a,\*\*\*</sup>, Tyutin V.A.<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS, Borok, 152742, Russia

<sup>b</sup> P.G. Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, 150003, Russia

e-mail: \*tyutin@ibiw.ru; \*\*medyantseva@ibiw.ru; \*\*\*bazarov@ibiw.ru

After the successful naturalization of the prosobranch mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) and a number of associated trematodes in the Gorky Reservoir (in 2005–2015) an intensive spread of apophallosis in fish of this water body has been observed. As one of the second intermediate hosts of the trematode causing this disease, *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), a freshwater form of the Black Sea-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) was recorded. The aim of the work is to study the consequences of dispersal of *C. cultriventris* for the formation of large permanent foci of apophallosis in the Upper Volga. For comparison, data on the spread of this type of “black-spot” disease in the populations of *C. cultriventris* from the Gorky Reservoir and an unregulated area of the Lower Volga (downstream the cascade of Volga reservoirs, pelagic trawl coordinates from 47°08'N, 47°17'E to 46°51'N, 47°41'E) were used. The high rates of occurrence of *A. muehlingi* metacercariae (the infection prevalence P, %) are recorded in the fall along the entire area of the Gorky Reservoir: from the northernmost site near Rybinsk (58°01'N, 39°06'E) to the dam area (56°41'N, 43°21'E). It is found that the distribution pattern of *A. muehlingi* metacercariae varies in the sections of the reservoir differing in hydrological characteristics. In the middle (transitional type) section of the reservoir the prevalence of *A. muehlingi* metacercariae in groups of the smallest Black Sea-Caspian kilka fingerlings (with a body length of up to 45 mm), is close to the maximally possible (30.00–94.49%). In the upper (river-type) section of the reservoir, the prevalence of metacercariae in this group of fish does not exceed 24.39%. The minimum values of this indicator are found in the lower (lake-type) section of the reservoir (6.76–14.84%). Judging by the values of the abundance index and the coefficient of variation in the infection intensity, the aggregation of metacercariae is more pronounced in the groups of faster growing underyearlings and the Black Sea-Caspian kilka yearlings as compared to the groups of the smallest fingerlings. In the Black Sea-Caspian kilka fingerlings samples from the Lower Volga in 2020 reveals no statistically significant differences between the infection prevalence values (13.33–18.11%) in the different size groups. Thus, although the main second intermediate hosts of *A. muehlingi* are various fish species of the Cyprinidae family, in some cases the presence of *C. cultriventris* in the water body ecosystem can significantly increase the likelihood of apophallosis spread. In conditions of the Upper Volga, due to the high migration activity of large individuals of the Black Sea-Caspian kilka, a continuous zone of apophallosis can form without clearly defined boundaries between the individual foci of disease.

**Keywords:** invaders, *Clupeonella cultriventris*, Trematoda, *Apophallus muehlingi*, Gorky Reservoir, Upper Volga basin.