

УДК: 576.895.122

**Пути циркуляции трематод рыб во внутренних водоемах
Азербайджана**
Е.В.Шакаралиева

*Азербайджанский медицинский университет (Баку, Азербайджан)
sh_yegana@rambler.ru*

В 2007–2016 годах в различных водоемах Азербайджана методом полного гельминтологического вскрытия исследованы 4084 рыб, относящихся к 58 видам и подвидам. Выявлен 81 вид трематод, относящихся к 5 отрядам и 20 семействам. Из них 44 вида завершают свое развитие в рыбах, для 37 видов рыбы служат вторым промежуточным хозяином. Выделены 12 путей циркуляции в природе, из них путь / – внешняя среда – брюхоногий моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – рыба – птица (половое размножение) – / используется 33 видами. Остальные пути используют от одного до семи видов трематод. В путях циркуляции определены 28 способов смены среды. Из них наиболее часто используются те, которые включают брюхоногих моллюсков и рыбающих птиц. Водоемы со сравнительно большим богатством экологических ниш имеют и большее разнообразие жизненных циклов трематод. 22 вида трематод являются возбудителями заболеваний рыб, 4 вида представляют опасность для человека. Церкарии трематод, которые используют рыб как второго промежуточного хозяина, способны проникать в кожу человека и вызывать дерматит.

Ключевые слова: паразиты, гельминты, водоемы Азербайджана, трематоды, церкарии, метациркарии, рыбы, жизненные циклы.

**Шляхи циркуляції трематод риб у внутрішніх водоймах
Азербайджану**
Є.В.Шакаралієва

У 2007–2016 роках в різних водоймах Азербайджану методом повного гельмінтологічного розтину досліджено 4084 риб, що належать до 58 видів і підвидів. Виявлено 81 вид трематод, що належать до 5 рядів і 20 родин. З них 44 види завершують свій розвиток в рибах, для 37 видів риби є другим проміжним хазяїном. Виділено 12 шляхів циркуляції в природі, з них шлях / – зовнішнє середовище – червононогий моллюск (безстатеве розмноження) – зовнішнє середовище – риба – птах (статеве розмноження) – / використовується 33 видами. Решту шляхів використовують від одного до семи видів трематод. У шляхах циркуляції визначені 28 способів зміни середовища. З них найбільш часто використовуються ті, які включають червононогих моллюсків і рибаїдних птахів. Водойми з порівняно великим багатством екологічних ніш мають і більшу різноманітність життєвих циклів трематод. 22 види трематод є збудниками захворювань риб, 4 види становлять небезпеку для людини. Церкарії трематод, які використовують риб як другого проміжного хазяїна, здатні проникати в шкіру людини і викликати дерматит.

Ключові слова: паразити, гельмінти, водойми Азербайджану, трематоди, церкарії, метациркарії, риби, життєві цикли.

**The ways of circulation of trematodes of fish in inland water bodies of
Azerbaijan**
Ye.V.Shakaraliyeva

In 2007–2016 in different water bodies of Azerbaijan by the method of full helminthological dissection 4084 fish of 58 species and subspecies were investigated, 81 species of trematodes of 5 orders and 20 families were found. Of these, 44 species complete their development in fish, for 37 species fish are the second intermediate host. 12 circulation ways in nature were defined, of them the way / – environment – gastropod (asexual reproduction) – external environment – fish – bird (sexual reproduction) – / is used by 33 species. The other ways are used by from one to seven species of trematodes. 28 modes of change of the environment were defined in the circulation ways, of them those, which include gastropods and fish-eating birds are used most frequently. Water bodies which are relatively rich in ecological niches, have a greater variety of life cycles of trematodes. 22 species of trematodes are pathogens of fish, 4 species are dangerous to human. Cercariae of trematodes that use fish as the second intermediate host, can penetrate human skin and cause dermatitis.

Key words: parasites, helminthes, Azerbaijan water bodies, trematodes, cercariae, metacercariae, fish, life cycles.

Введение

Выявление путей циркуляции и анализ закономерностей круговорота паразитов в природе позволяет лучше оценить паразитологическую ситуацию в экосистеме, способствует разработке мероприятий по борьбе с паразитарными заболеваниями и поэтому имеет важное теоретическое и практическое значение. Хотя данная научная проблема и раньше привлекала внимание паразитологов (Wisniewski, 1955, 1958; Голикова, 1960; Шевченко, 1968; Османов и др., 1976; Мехралиев, 1987; Ибрагимов, 1990, 2012), до проведенных нами исследований трематоды рыб внутренних водоемов Азербайджана не были исследованы в этом отношении. Это было связано с также тем, что до сих пор видовой состав этой группы гельминтов в Азербайджане не был достаточно полно изучен. Поэтому целью нашего исследования было выявление путей и раскрытие закономерностей циркуляции трематод рыб в водных экосистемах Азербайджана на основании собственного фактического материала и литературных источников.

Материал и методика

В течение 2007–2016 годов нами в Средней и Нижней Куре, Нижнем Аразе, реках Гусарчай, Гудиялчай, Нахичеванчай и Ленкоранчай, Девичинском димане, Малом Гызылагачском заливе, озере Джандар, Шамкирском, Мингечевирском, Варваринском и Нахичеванском водохранилищах методом полного гельминтологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) в отношении зараженности трематодами исследовано 4084 рыб, относящихся к следующим 58 видам и подвидам: каспийская минога, белуга, форель, каспийский лосось, щука, вобла, кутум, кавказский голавль, красноперка, красногубый жерех, верховка, амурский чебачок, линь, терский подуст, куринский подуст, куринский пескарь, куринская храмуля, араксинская храмуля, ленкоранская храмуля, терский усач, усач-чанари, каспийский усач, куринский усач, куринская шемая, ленкоранская шемая, переднекавказская уклея, закавказская уклея, куринская уклея, быстрянка, густера, лещ, белоглазка, рыбец, корейская востробрюшка, чехонь, горчак, серебряный карась, сазан, переднекавказская щиповка, ангорский голец, ленкоранский голец, куринский голец, закавказская щиповка, золотистая щиповка, каспийская щиповка, сом, трехглазая колюшка, малая южная колюшка, каспийская игла-рыба, гамбузия, сингиль, атерина, речной судак, окунь, бычок кругляк, бычок головац, бычок песочник, бычок мраморный. Все обнаруженные трематоды были зафиксированы стандартным способом в 70% этиловом спирте и доставлены в лабораторию для дальнейшей камеральной обработки и идентификации. Полученный материал в виде постоянных препаратов хранится на кафедре медицинской биологии и генетики Азербайджанского медицинского университета. Карта-схема районов исследования и расположения пунктов сбора материала дается на рисунке, приведенном ниже (рис. 1).

Результаты

В результате проведенных нами паразитологических исследований у рыб водоемов Азербайджана обнаружен 81 вид трематод, относящихся к 5 отрядам и 20 семействам: *Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle companula*, *Rh. kovalae*, *Sanguinicola armata*, *S. inermis*, *S. intermedia*, *S. volgensis*, *Bunocotyle cingulata*, *Monovitella cyclointestina*, *Saccocoelium obesum*, *S. tensus*, *Dicrogaster contracta*, *Asymphylogora abdurachmanovi*, *A. demeli*, *A. imitans*, *A. kubanica*, *A. tincae*, *Parasymphylogora markewitschi*, *P. parasquamosa*, *Palaeorchis incognitus*, *Crepidostomum farionis*, *Bunodera luciopercae*, *Phyllodistomum angulatum*, *Ph. elongatum*, *Ph. folium*, *Ph. simile*, *Ph. sphaerogenitalis*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Azygia lucii*, *Orientocreadium siluri*, *Allocreadium baueri*, *A. carparum*, *A. dogieli*, *A. isoporum*, *A. markewitschi*, *A. montanum*, *A. transversal*, *Acanthocreadium araxicum*, *A. talishensis*, *Nicolla skrjabini*, *Sphaerostomum bramae*, *S. globioporium*, *Psedosphaerostomum caudotestis*, *Pronoprymna ventricosa*, *Echinochasmus perfoliatus*, *Diplostomum chromatophorum*, *D. commutatum*, *D. gobiorum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. nemachili*, *D. nordmanni*, *D. paracaudum*, *D. parviventosum*, *D. petromyzonifluviatilis*, *D. pungitii*, *D. spathaceum*, *D. volvens*, *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*, *Bolboforus confusus*, *Hysteromorpha triloba*, *Conodiplostomum perlatum*, *Ornithodiplostomum scardinii*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *P. cuticola*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *I. pileatus*, *I. variegatus*, *Holostephanus dubinini*, *Mesostephanus appendiculatus*, *Paracoenogonimus ovatus*, *Clinostomum complanatum*, *Opisthorchis felineus*, *Ascocotyle coleostoma*, *Pygidiopsis genata*, *Metagonimus yakogowai*, *Cryptocotyle concava*, *Apophallus donicus*, *A. muehlingi*. Анализ циклов развития всех обнаруженных видов трематод,

проведений з використанням численних літературних джерел (Сосипатров, 1964; Шигин, 1968, 1986; Sahai, Srivastava, 1970; Быховская-Павловская, Кулакова, 1987; Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей, 1975; Смогоржевская, 1976; Судариков и др., 2002; Жохов и др., 2006), дозволив виявити наступні 12 шляхів циркуляції цих паразитів в природі.

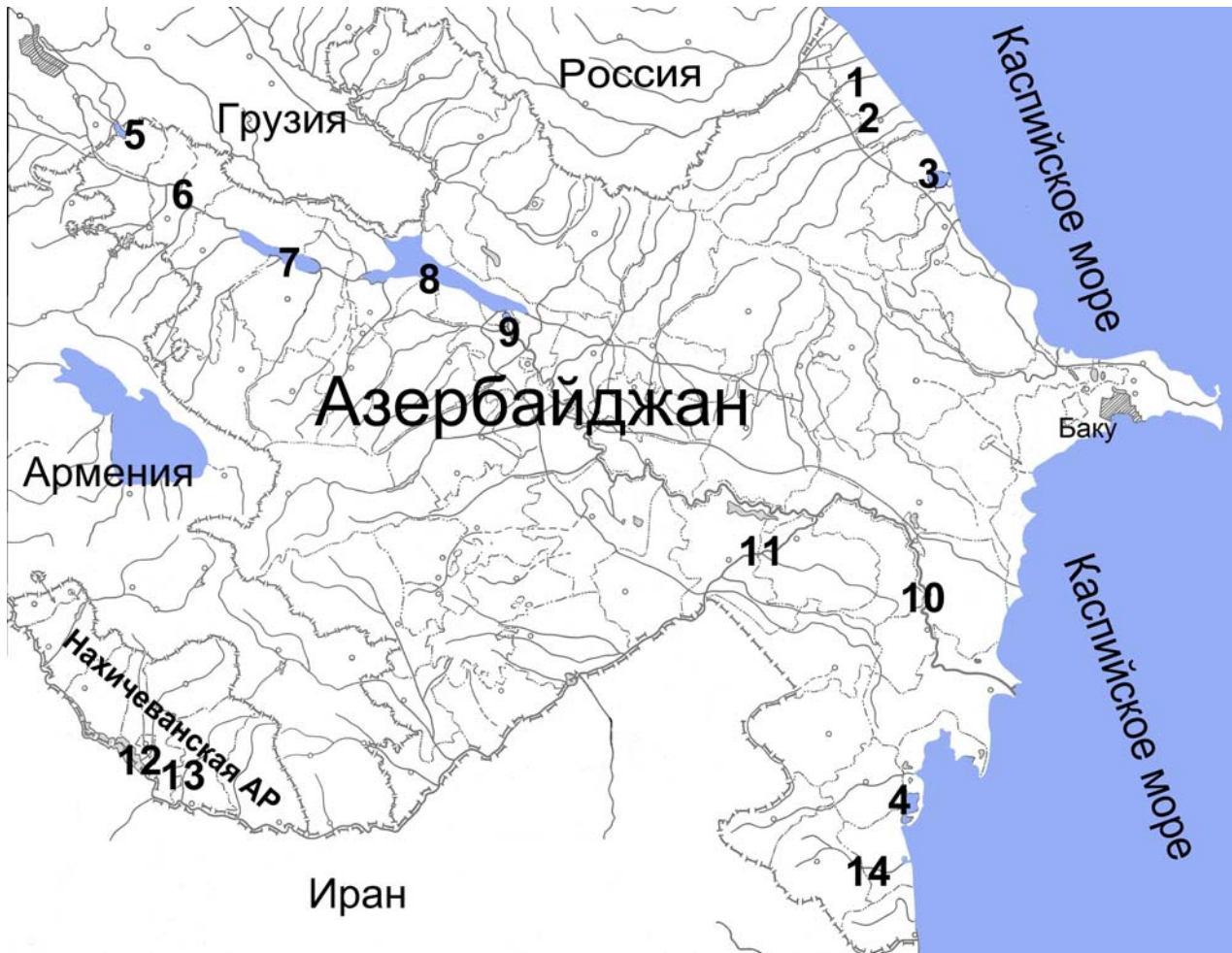


Рис. 1. Карта-схема районов исследования и расположения пунктов сбора материала

Пункты сбора материала: 1 – р. Гусарчай, 2 – р. Гудиялчай, 3 – Девичинский лиман, 4 – Малый Гызылагачский зал., 5 – оз. Джандар, 6 – Средняя Кура, 7 – Шамкирское вдхр., 8 – Мингечевирское вдхр., 9 – Варваринское вдхр., 10 – Нижняя Кура, 11 – Нижний Араз, 12 – Нахичеванское вдхр., 13 – р. Нахичеванчай, 14 – р. Ленкоранчай.

1-й путь: / – внешняя среда – брюхоногий моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – рыба (половое размножение) – /. Этот путь циркуляции характерен для трематод видов *Sanguinicola armata*, *S. inermis*, *S. intermedia*, *S. volgensis* и *Azygia lucii*. Церкарии видов, относящихся к роду *Sanguinicola*, покинув моллюска, активно проникают в тело рыбы и, не образуя там метацеркарии, превращаются во взрослых особей. В отличие от них, у церкарий *Azygia lucii*, после того как они выходят из моллюска и попадают в воду, хвостовая часть сильно увеличивается, и рыбы заглатывают их, приняв за личинок комаров. В организме рыбы эти церкарии превращаются не в метацеркарий, а во взрослых особей – марит.

2-й путь: / – внешняя среда – двустворчатый моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – рыба (половое размножение) – /. Этот путь, характерный для *Phyllodistomum elongatum*, в принципе отличается от предыдущего только тем, что здесь в роли первого промежуточного

хозяина выступает не брюхоногий, а двустворчатый моллюск. Как и в предыдущем случае, церкарии паразита проглатываются рыбой, которая принимает их за личинок комара. По мнению А.Е.Жохова (1987), это основной способ заражения рыб данным паразитом. Он также отмечает, что церкарии этой трематоды часто превращаются в метацеркарий в двустворчатых моллюсках родов *Sphaerium* и *Pisidium*, используя их как вторых промежуточных хозяев. Рыбы приобретают паразита при поедании моллюсков, зараженных этими метацеркариями. Однако таким образом могут заразиться только взрослые рыбы, которые способны раздробить твердые раковины моллюсков.

3-й путь: / – внешняя среда – брюхоногий моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – пиявка *Erpobdella* sp. – рыба (половое размножение) – /. Хотя второй промежуточный хозяин трематод *Sphaerostomum bramae* и *Sph. globioporum* и является кровососом, эти гельминты попадают в рыб не во время кровососания, а когда рыба проглатывает пиявку, зараженную их метацеркариями. В тело пиявки церкарии этих паразитов проникают активно после покидания организма моллюска.

4-й путь: / – внешняя среда – брюхоногий моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – брюхоногий моллюск – рыба (половое размножение) – /. Вторым промежуточным хозяином трематод *Asymphylogora abdurachmanovi*, *A. demeli*, *A. imitans*, *A. kubanica*, *A. tincae*, *Parasymphylogora markewitschi* и *P. parasquamosa* являются брюхоногие моллюски, а рыба приобретает этих паразитов при поедании зараженных моллюсков.

5-й путь: / – внешняя среда – брюхоногий моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – усконогий рачок – рыба (половое размножение) – /. Этот путь характерен для вида *Bunodera luciopercae*, которым рыбы заражаются, поедая усконогих рачков, содержащих его метацеркарий.

6-й путь: / – внешняя среда – брюхоногий моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – веслоногий рачок или мизиды – рыба (половое размножение) – /. Трематода *Bunocotyle cingulata*, которая является эвригаллиным видом и отмечена нами у эвригаллиных колюшек и проходного судака, в качестве второго промежуточного хозяина, по-видимому, в пресных водах использует веслоногих рачков, а в море как веслоногих рачков, так и мизид.

7-й путь: / – внешняя среда – брюхоногий моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – бокоплав – рыба (половое размножение) – /. Этим путем совершают свой круговорот трематоды *Allocreadium transversale* и *Nicolla skrjabini*, которые отмечены нами у рыб, относящихся к различным семействам.

8-й путь: / – внешняя среда – двустворчатый моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – бокоплав или личинка насекомого – рыба (половое размножение) – /. Этот путь циркуляции характерен для видов *Allocreadium isoporum* и *A. markewitschi*, паразитирующих в карповых, и *Crepidostomum farionis* – паразита лососевых рыб.

9-й путь: / – внешняя среда – двустворчатый моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – малек рыбы или водное беспозвоночное – рыба (половое размножение) – /. Этот путь использует *Phyllodistomum simile*, который паразитирует в различных хищных рыбах – щуке, судаке, лососе и бычках.

10-й путь: / – внешняя среда – двустворчатый моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – рыба – хищная рыба (половое размножение) – /. Церкарии трематод *Vucephalus polymorphus* и *Rhipidocotyle companula*, покинув организм моллюска, активно внедряются в тело рыб (в основном карповых), которые играют роль второго промежуточного хозяина и превращаются в нем в метацеркария. Когда эти рыбы проглатываются хищными рыбами (щука, судак, окунь), метацеркарии попадают в кишечный тракт последних и превращаются в половозрелых особей. В связи с тем, что каждая хищная рыба обычно поедает не одну мирную рыбу, зараженную метацеркариями, эти паразиты аккумулируются в пищеварительной системе хищников и достигают большей численности, нежели это имеет место в мирных рыбах, которые являются вторым промежуточным хозяином. Так, экстенсивность инвазии хищных рыб взрослыми особями вида *V. polymorphus* составляет 33,3–66,6 %, а интенсивность инвазии 6–34 экз., в то время как у мирных рыб эти показатели инвазии равняются соответственно 6,3–35,5 % и 1–16 экз.; экстенсивность инвазии хищных рыб видом *Rh. companula* составляет 24,2–77,8 %, а интенсивность 2–26 экз., а у мирных рыб эти показатели равняются соответственно 6,7–23,1 % и 1–16 экз. Надо отметить, что наибольшая экстенсивность инвазии метацеркариями отмечена у

горчака, что, по-видимому, связано с тем, что эта рыба больше подвергается атаке церкарий обоих видов трематод во время откладывания своей икры в мантийную полость двустворчатых моллюсков – первых промежуточных хозяев этих трематод.

По аналогии с *Rh. companula* можно предположить, что по такому же пути циркулирует и *Rh. kovalae*, взрослые особи которого паразитируют в пищеварительном тракте хищных осетровых рыб.

11-й путь: / – внешняя среда – брюхоногий моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – рыба – птица (половое размножение) – /. В группу трематод, совершающих свой круговорот по этому пути, относятся виды *Diplostomum chromatophorum*, *D. commutatum*, *D. gobiorum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. nemachili*, *D. nordmanni*, *D. paracaudum*, *D. parviventosum*, *D. petromyzonifluviatilis*, *D. pungitii*, *D. spathaceum*, *D. volvens*, *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*, *Bolbophorus confusus*, *Hysteromorpha triloba*, *Conodiplostomum perlatum*, *Ornithodiplostomum scardinii*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *P. cuticola*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *I. pileatus*, *I. variegatus*, *Holostephanus dubinini*, *Mesostephanus appendiculatus*, *Paracoenogonimus ovatus*, *Clinostomum complanatum*, *Pygidiopsis genata*, *Cryptocotyle concava*, *Apophallus donicus*, *A. muehlingi*. Церкарии этих видов активно проникают в тело рыб и превращаются там в метацеркарий. Когда зараженную этими паразитами рыбу проглатывает рыбоядная птица, они развиваются в ее кишечнике до половозрелой стадии. Большинство этих видов обладает широким кругом хозяев и паразитирует в рыбах, относящихся к различным семействам и даже отрядам. Из них лишь *Diplostomum gobiorum* характерен только для бычковых, а *D. pungitii* – только для колюшек.

Среди трематод, относящихся к этой группе, наиболее многочислен *Diplostomum chromatophorum*, который отмечен у 34 видов и подвидов рыб, при интенсивности инвазии до 98 экз., сравнительно многочисленны также *D. paracaudum* (соответственно у 25 видов и подвидов рыб, при интенсивности инвазии до 82 экз.), *D. spathaceum* (у 24 вида и подвида, до 74 экз.), *Posthodiplostomum cuticola* (у 22 видов и подвидов, до 26 экз.) и *Clinostomum complanatum* (у 29 видов и подвидов, до 19 экз.). В литературе имеются сведения (Yamashita, 1938) об обнаружении *Clinostomum complanatum* и у человека, что скорее следовало бы отнести к явлению случайного паразитизма.

12-й путь: / – внешняя среда – брюхоногий моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – рыба – плотоядное млекопитающее, рыбоядная птица или человек (половое размножение) – /. Церкарии видов *Echinochasmus perfoliatus*, *Opisthorchis felinus*, *Metagonimus yakogowai*, *Ascocotyle coleostoma*, активно проникая в тело рыб, превращаются там в метацеркарий. Когда зараженную этими паразитами рыбу поедают плотоядные млекопитающие, рыбоядные птицы или человек, метацеркарии попадают в их кишечник и превращаются в марит. Первый из этих паразитов у хищных млекопитающих встречается чаще, чем у птиц, второй отмечается только у хищных млекопитающих и человека, третий – большей частью у хищных млекопитающих и человека, но иногда и у рыбоядных птиц, четвертый – у рыбоядных птиц и хищных млекопитающих.

Следует отметить, что в водоемах Азербайджана зараженность рыб большинством этих видов сравнительно невысока. Так, *Echinochasmus perfoliatus* отмечен только в озере Джандар у двух видов рыб (16,7% и 17,6%; 2–3 экз.), *Opisthorchis felinus* только в Средней Куре у одного вида рыб (16,7%; 2 экз.), *Metagonimus yakogowai* только в Варваринском водохранилище у одного вида рыб (17,6%; 1–3 экз.). Инвазированность рыб метацеркариями *Ascocotyle coleostoma* была немного более высокой, они найдены в Малом Гызылагачском заливе и Нижней Куре у семи видов рыб (10,0–31,3 %; 2–14 экз.).

Среди отмеченных нами видов жизненные циклы *Monovitella cyclointestina*, *Saccocoelium obesum*, *S. tensum*, *Dicrogaster contracta*, *Palaeorchis incognitus*, *Phyllodistomum angulatum*, *Ph. folium*, *Ph. sphaerogenitalis*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Orientocreadium siluri*, *Allocreadium baueri*, *A. carparum*, *A. dogieli*, *A. markewitschi*, *A. montanum*, *Acanthocreadium araxicum*, *A. talishensis*, *Pseudosphaerostomum caudotestis*, *Pronoprymna ventricosa* не изучены в такой степени, чтобы мы могли с уверенностью отнести их циркуляцию к какому-либо из путей, указанных выше. Однако, все же учитывая то, что все они достигают половой зрелости в организме рыбы и, будучи трематодами, используют моллюсков в качестве первого промежуточного хозяина, можем предположить, что их циркуляция в природе проходит следующим образом: / – внешняя среда –

моллюск (бесполое размножение) – внешняя среда – беспозвоночные животные – рыба (половое размножение) – /.

Из приведенных выше данных видно, что трематоды, паразитирующие у рыб водоемов Азербайджана, совершают свою циркуляцию в природе, по крайней мере, 12 путями. Несмотря на то, что каждый из этих путей циркуляции обладает определенным своеобразием, все они имеют и некоторые схожие черты, вытекающие из особенностей развития трематод водных животных. Так, независимо от того, каким путем идет циркуляция каждого из обнаруженных нами видов трематод, все они используют водных моллюсков в качестве первого промежуточного хозяина. У всех видов яйцо попадает во внешнюю водную среду, из него выходит мирацидий, который активно проникает в моллюска. В организме последнего образуются спороцисты, а затем редии, из них выходят церкарии, которые покидают организм моллюска и попадают во внешнюю водную среду. После этого церкарии видов *Sanguinicola armata*, *S. inermis*, *S. intermedia*, *S. volgensis*, *Azygia lucii* заходят в организм рыбы и развиваются там во взрослую особь. *Phyllodistomum elongatum* может развиваться как со вторым промежуточным хозяином, так и без него, в случае, если его церкарии проглочены рыбой. Жизненные циклы остальных видов трематод предполагают использование второго промежуточного хозяина, в роли которого, в зависимости от вида паразита, выступают брюхоногие или двустворчатые моллюски, усоногие или веслоногие рачки, бокоплавы, мизиды, личинки насекомых, пиявки или рыбы.

Сравнение количества видов паразитов, совершающих свою циркуляцию в природе по тому или другому пути (табл. 1), показывает, что по 11-му пути циркулируют 33 вида, относящихся к 16 родам, 7 семействам и 1 отряду, по 4-му пути – 7 видов, относящихся к 2 родам, 1 семейству и 1 отряду, по 1-му пути – 5 видов, относящихся к 2 родам, 2 семействам и 2 отрядам, по 12-му пути – 4 вида, относящихся к 4 родам, 3 семействам и 1 отряду, по 3-му пути – 2 вида, относящихся к 1 роду, 1 семейству и 1 отряду, по 8 пути – 3 вида, относящихся к 2 родам, 2 семействам и 1 отряду, по 7 пути – 2 вида, относящихся к 2 родам, 2 семействам и 1 отряду, по 10-му пути – 2 вида, относящихся к 1 роду, 1 семейству и 1 отряду, по 2-му, 5-му, 6-му и 9-му путям – по 1 виду, относящемуся каждый к 1 роду, 1 семейству и 1 отряду.

Таблица 1.
Количество таксонов трематод рыб внутренних водоемов Азербайджана, циркулирующих по тому или иному пути

Пути циркуляции	Количество циркулирующих таксонов			
	кол-во видов	кол-во родов	кол-во семейств	кол-во отрядов
1-й путь	5	2	2	2
2-й путь	1	1	1	1
3-й путь	2	1	1	1
4-й путь	7	2	1	1
5-й путь	1	1	1	1
6-й путь	1	1	1	1
7-й путь	2	2	2	1
8-й путь	3	2	2	1
9-й путь	1	1	1	1
10-й путь	2	1	1	1
11-й путь	33	16	7	1
12-й путь	4	4	3	1

При рассмотрении каждого из звеньев названных выше путей циркуляции в отдельности выявляются связи, которые принято называть способами смены среды (Ибрагимов, 2012). В перечисленных нами путях циркуляции можно выявить 28 способов смены среды (табл. 2), которые на деле являются пунктами перехода из одной фазы жизненного цикла в другую. Эти способы смены отражают не только отдельные отрезки пути циркуляции того или иного вида трематод в экосистеме, но в определенной степени и связь между свободноживущими организмами, играющими роль промежуточных или окончательных хозяев трематод.

Таблица 2.

Количество видов трематод рыб внутренних водоемов Азербайджана, использующих тот или иной путь смены среды

Способы смены среды	Пути циркуляции	Кол-во видов
«рыба – внешняя среда»	1–10	25
«внешняя среда – рыба»	1, 2, 10–12	45
«внешняя среда – брюхоногий моллюск»	1, 3–7, 11, 12	55
«брюхоногий моллюск – внешняя среда»	1, 3–7, 11, 12	55
«внешняя среда – двустворчатый моллюск»	2, 8–10	7
«двустворчатый моллюск – внешняя среда»	2, 8–10	7
«внешняя среда – пиявка рода <i>Erpobdella</i> sp.»	3	2
«пиявка рода <i>Erpobdella</i> sp. – внешняя среда»	3	2
«брюхоногий моллюск – рыба»	4	7
«внешняя среда – усоногий рачок»	5	1
«усоногий рачок – рыба»	5	1
«внешняя среда – веслоногий рачок или мизида»	6	1
«веслоногий рачок или мизида – внешняя среда»	6	1
«внешняя среда – бокоплав»	7, 8	5
«бокоплав – рыба»	7, 8	5
«внешняя среда – бокоплав или личинка насекомого»	8	3
«бокоплав или личинка насекомого – рыба»	8	3
«внешняя среда – малек рыбы или водное беспозвоночное»	9	1
«малек рыбы или водное беспозвоночные – рыба»	9	1
«рыба – хищная рыба»	10	2
«рыба – птица»	11	33
«птица – внешняя среда»	11	33
«рыба – плотоядное млекопитающее, рыба, птица или человек»	12	4
«плотоядное млекопитающее, рыба, птица или человек – внешняя среда»	12	4

Как видно из данных, приведенных в табл. 2, среди способов смены среды наиболее часто используются «внешняя среда – брюхоногий моллюск» и «брюхоногий моллюск – внешняя среда», каждый из которых характерен для 55 видов трематод и входит в состав 8 путей циркуляции. За ними по частоте встречаемости идет способ «внешняя среда – рыба», который характерен для 45 видов трематод и входит в состав 5 путей циркуляции. Сравнительно часто используются способы «рыба – птица» и «птица – внешняя среда» (соответственно по 33 вида трематод и по 1 пути циркуляции), «рыба – внешняя среда» (25 вида и 10 путей), «брюхоногий моллюск – рыба» (7 видов и 4 пути), «внешняя среда – двустворчатый моллюск» и «двустворчатый моллюск – внешняя среда» (по 7 видов и 4 пути), «внешняя среда – бокоплав» и «бокоплав – рыба» (по 5 видов и 2 пути), «рыба – плотоядное млекопитающее, рыба, птица или человек» и «плотоядное млекопитающее, рыба, птица или человек – внешняя среда» (по 4 вида и по 1 пути). Каждый из остальных способов смены среды используют от одного до трех видов трематод, и каждый из них входит в состав лишь одного пути циркуляции. В целом эти сравнения показывают, что для циркуляции трематод рыб в водоемах наиболее важными компонентами биоценоза, кроме рыб, являются брюхоногие моллюски (первые промежуточные хозяева) и рыба, птица (окончательные хозяева). Остальные гидробионты используются намного меньшим количеством видов трематод.

Следует отметить, что трематоды, использующие 11-й путь циркуляции и достигающие половой зрелости в рыбах, отмечены во всех 14 пунктах сбора материала. Сравнение процентной доли видов, использующих тот или иной путь циркуляции (табл. 3) показывает, что эти формы повсюду заметно доминируют в фауне трематод рыб. Довольно широко распространены и виды, которым свойственен 4-й путь циркуляции, они найдены в 12 пунктах сбора. Далее, по

степени распространенности во внутренних водоемах Азербайджана, следуют виды, использующие 8-й (в 10 пунктах), 3-й (в 9), 7-й (в 8), 2-й (в 7), 1-й, 10-й и 12-й (каждый в 6), 5-й (в 5), 6-й (в 3), 9-й (в 2) пути циркуляции. Все 12 путей циркуляции трематод не представлены ни в одном из исследованных водоемов. Водоемы, обладающие сравнительно большим богатством экологических ниш, имели в своей трематодофауне и большее разнообразие жизненных циклов. Так, среди трематод рыб Нижней Куры отмечены 10, Средней Куры – 9, Мингечаурского и Варваринского водохранилищ – по 8, Малого Гызылагачского залива и Нахичеванского водохранилища – по 7, Девечинского лимана, Шамкирского водохранилища и Нижнего Араза – по 6, р. Гусарчай и оз. Джандан – по 5, рек Гудиялчай и Ленкоранчай – по 4, р. Нахичеванчай – всего 3 пути циркуляции.

Таблица 3.

Доля видов (%), использующих тот или иной путь циркуляции, в фауне трематод рыб в различных пунктах сбора материала

Пути циркуляции	Пункты сбора материала*													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1			4,3	6,4		4,5			7,6	6,4		5,0		
2						4,5	4,8	3,8	3,8	3,2	5,5	5,0		
3			4,3	3,2		9,0	14,4	7,6	7,6	9,6	11,0	10,0		
4	8,3	12,5	17,3	12,8	11,8	4,5	4,8	11,4	7,6	12,8	11,0			21,3
5							4,8	3,8	3,8	3,2		5,0		
6	8,3	12,5								3,2				
7			4,3	3,2	11,8	4,5				3,2		5,0	14,3	7,1
8	8,3				11,8	4,5	4,8	3,8	7,6	3,2	5,5	10,0	14,3	
9						4,5		3,8						
10	8,3	12,5		6,4					7,6	9,6				7,1
11	66,8	62,5	65,8	64,8	58,7	59,5	66,4	62,0	54,4	45,6	61,5	60,0	71,4	64,5
12			4,3	3,2	5,9	4,5		3,8			5,5			
Итого	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

* Пункты сбора материала: 1 – р. Гусарчай, 2 – р. Гудиялчай, 3 – Девечинский лиман, 4 – Малый Гызылагачский зал., 5 – оз. Джандар, 6 – Средняя Кура, 7 – Шамкирское вдхр., 8 – Мингечевирское вдхр., 9 – Варваринское вдхр., 10 – Нижняя Кура, 11 – Нижний Араз, 12 – Нахичеванское вдхр., 13 – р. Нахичеванчай, 14 – р. Ленкоранчай.

Среди обнаруженных трематод *Sanguinicola inermis*, *Diplostomum chromatophorum*, *D. commutatum*, *D. gobiorum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. nemachili*, *D. nordmanni*, *D. paracaudum*, *D. parviventosum*, *D. petromyzonifluviatilis*, *D. pungitii*, *D. spathaceum*, *D. volvens*, *Posthodiplostomum cuticola*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *I. pileatus*, *I. variegatus*, *Ascocotyle coleostoma*, *Cryptocotyle concava*, *Apophallus donicus*, *A. muelingi* являются возбудителями заболеваний рыб (Головина и др., 2003), а *Echinochasmus perfoliatus*, *Opisthorchis felineus*, *Metagonimus yokogawai* и *Clinostomum complanatum* представляют опасность для человека при попадании в его пищеварительный тракт. В последнее время в Европе широко распространились заведения дальневосточной кухни, где посетителям предлагается и большой ассортимент закусок с сырой рыбой или другими водными животными. Это сильно повышает риск заражения людей указанными гельминтами (Тахмазли, 2003; Nawa et al., 2008). Кроме того, церкарии всех видов трематод, которые используют рыб как второго промежуточного хозяина, при соприкосновении с поверхностью тела человека проникают в кожу и вызывают дерматит (Судариков, Васильев, 1983).

Заключение

В результате паразитологических исследований 4084 рыб, относящихся к 58 видам и подвидам, проведенных в 2007–2016 годах в различных водоемах Азербайджана, выявлен 81 вид трематод, относящихся к 5 отрядам и 20 семействам. Из них 44 видов завершают свое развитие в рыбах, причем для двух из них (*Bucephalus polymorphus* и *Rhipidocotyle compranula*) рыбы являются

не только окончательным, но также и вторым промежуточным хозяином. Для 37 видов рыбы служат только вторым промежуточным хозяином. Среди обнаруженных видов трематод выделены 12 путей циркуляции в природе, из них 11-й путь, который завершается в рыбадных птицах, используется 33 видами гельминтов этой таксономической группы. Остальные пути циркуляции используют от одного до семи отмеченных видов трематод. В путях циркуляции можно выделить 28 способов смены среды, которые на деле являются пунктами перехода из одной фазы жизненного цикла в другую. Из них наиболее часто используются «внешняя среда – брюхоногий моллюск», «брюхоногий моллюск – внешняя среда», «внешняя среда – рыба», «рыба – птица», «птица – внешняя среда». Это значит, что для циркуляции трематод рыб в водоемах наиболее важными компонентами биоценоза, кроме рыб, являются брюхоногие моллюски (первые промежуточные хозяева) и рыбадные птицы (окончательные хозяева). Водоемы, обладающие сравнительно большим богатством экологических ниш, имеют и большее разнообразие жизненных циклов трематод. Среди всех обнаруженных трематод 22 вида являются возбудителями заболеваний рыб, а 4 вида представляют опасность для человека. Кроме того, церкарии всех видов трематод, которые используют рыб как второго промежуточного хозяина, при соприкосновении с поверхностью тела человека проникают в кожу и вызывают дерматит.

Список литературы

- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. – Л.: Наука, 1985. – 122с. /Bykhovskaya-Pavlovskaya I.Ye. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu. – L.: Nauka, 1985. – 122s./
- Быховская-Павловская И.Е., Кулакова А.П. Класс Трематоды – Trematoda Rudolphi, 1808 // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). – Л.: Наука, 1987. – С. 77–198. /Bykhovskaya-Pavlovskaya I.Ye., Kulakova A.P. Klass Trematody – Trematoda Rudolphi, 1808 // Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. T.3. Paraziticheskiye mnogokletochnyye (Vtoraya chast'). – L.: Nauka, 1987. – S. 77–198./
- Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей. – Киев: Наукова думка, 1975. – 551с. /Opredelitel' parazitov pozvonochnykh Chernogo i Azovskogo morey. – Kiev: Naukova dumka, 1975. – 551s./
- Голикова М.Н. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области // Вестник ЛГУ, сер. биол. – 1960. – Т.9, вып.2. – С. 110–121. /Golikova M.N. Ekologo-parazitologicheskoye izucheniye biotsenoza nekotorykh ozer Kaliningradskoy oblasti // Vestnik LGU, ser. biol. – 1960. – T.9, vyp.2. – S. 110–121./
- Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.Н. Ихтиопатология. – М.: Мир, 2003. – 448с. /Golovina N.A., Strelkov Yu.A., Voronin V.N. Ikhtiopatologiya. – M.: Mir, 2003. – 448s./
- Жохов А.Е. О цикле развития и биологии трематод *Phyllodistomum elongatum* (Fasciolata, Gorgoderidae) // Паразитология. – 1987. – Т.21, №2. – С. 134–139. /Zhokhov A.Ye. O tsikle razvitiya i biologii trematod *Phyllodistomum elongatum* (Fasciolata, Gorgoderidae) // Parazitologiya. – 1987. – T.21, №2. – S. 134–139./
- Жохов А.Е., Молодежникова Н.М., Пугачева М.Н. Распространение инвазивных трематод *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) и *Plagioporus skrjabini* Kowal, 1951 (Trematoda: Opereoelidae) в Волге // Российский экологический журнал. – 2006. – Вып.37 (5). – С. 363–365. /Zhokhov A.Ye., Molodezhnikova N.M., Pugacheva M.N. Rasprostraneniye invazivnykh trematod *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) i *Plagioporus skrjabini* Kowal, 1951 (Trematoda: Opereoelidae) v Volge // Rossiyskiy ekologicheskiy zhurnal. – 2006. – Vyp.37 (5). – S. 363–365./
- Ибрагимов Ш.Р. Закономерности циркуляции гельминтов рыб в Каспийском море // Исследования по гельминтологии в Азербайджане. – Баку: Элм, 1990. – С. 24–30. /Ibragimov Sh.R. Zakonomernosti tsirkulyatsii gel'mintov ryb v Kaspiyskom more // Issledovaniya po gel'mintologii v Azerbaydzhanе. – Baku: Elm, 1990. – S. 24–30./
- Ибрагимов Ш.Р. Паразиты и болезни рыб Каспийского моря (эколого-географический анализ, эпизоотологическая и эпидемиологическая оценка). – Баку: Элм, 2012. – 400с. /Ibragimov Sh.R. Parazity i bolezni ryb Kaspiyskogo morya (ekologo-geograficheskiy analiz, epizootologicheskaya i epidemiologicheskaya otsenka). – Baku: Elm, 2012. – 400s./
- Мехралиев А.А. Партениты и личинки трематод пресноводных моллюсков Азербайджана (фауна, морфология, биология, экология). Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Баку, 1987. – 43с. /Mekhraliyev A.A. Partenity i lichinki trematod presnovodnykh mollyuskov Azerbaydzhana (fauna, morfologiya, biologiya, ekologiya). Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. – Baku, 1987. – 43s./
- Османов С.О., Арыстанов Е.А., Убайдуллаев К.К., Юсупов О.Ю. Вопросы паразитологии Аральского моря. – Ташкент: ФАН, 1976. – 200с. /Osmanov S.O., Arystanov Ye.A., Ubaydullayev K.K., Yusupov O.Yu. Voprosy parazitologii Aral'skogo morya. – Tashkent: FAN, 1976. – 200s./
- Смогоржевская А.А. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. – Киев: Наукова думка, 1976. – 416с. /Smogorzhevskaya A.A. Gel'minty vodoplavayushchikh i bolotnykh ptits fauny Ukrainy. – Kiyev: Naukova dumka, 1976. – 416s./

- Сосипатров Г.В. Жизненный цикл *Echinochasmus perfoliatus* (Ratz, 1908) // Тр. Всесоюз. ин-та гельминтол. – 1964. – Т.11. – С. 151–155. / Sosipatrov G.V. Zhisnenny tsikl *Echinochasmus perfoliatus* (Ratz, 1908) // Tr. Vsesoyuz. in-ta gel'mintol. – 1964. – Т.11. – С. 151–155./
- Судариков В.Е., Васильев И. Семейство Diplostomatidae Poirier, 1886 // Трематоды птиц причерноморских и прикаспийских районов. – М., 1983. – С. 43–62. /Sudarikov V.Ye., Vasil'yev I. Semeystvo Diplostomatidae Poirier, 1886 // Trematody ptits prichernomorskikh i prikaspiyskikh rayonov. – М., 1983. – С. 43-62./
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.А. и др. Метатцеркарии трематод – паразиты рыб пресноводных гидробионтов Центральной России. – М.: Наука, 2002. – 298с. /Sudarikov V.Ye., Shigin A.A., Kurochkin Yu.A. i dr. Metatserkarii trematod – parazity ryb presnovodnykh gidrobiontov Tsentral'noy Rossii. – М.: Nauka, 2002. – 298s./
- Шевченко Н.Н. О путях циркуляции гельминтов в биоценозе реки Северского Донца (Харьковская область) // Гельмин. человека, живот. и раст. и меры борьбы с ними. – М., 1968. – С. 26–44. /Shevchenko N.N. O putyakh tsirkulyatsii gel'mintov v biotsenoze reki Severskogo Dontsa (Khar'kovskaya oblast') // Gelmin. cheloveka, zhivot. i rast. i mery bor'by s nimi. – М., 1968. – С. 26–44./
- Тахмазли Г.И. Эпидемиологическая эффективность организации и осуществления санитарно-паразитологического контроля за пищевыми продуктами. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Бакү, 2003. – 28с. /Takhmazli G.I. Epidemiologicheskaya effektivnost' organizatsii i osushchestvleniya sanitarno-parazitologicheskogo kontrolya za pishchevymi produktami: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. – Baku, 2003. – 28s./
- Шигин А.А. Систематический обзор метатцеркариев рода *Diplostomum* – паразитов рыб Волги и Рыбинского водохранилища // Тр. Астраханск. заповедн. – 1968. – Т.11. – С. 275–324. /Shigin A.A. Sistematicheskii obzor metatserkariyev roda *Diplostomum* – parazitov ryb Volgi i Rybinskogo vodokhranilishcha // Tr. Astrakhansk. zapovedn. – 1968. – Т.11. – С. 275–324./
- Шигин А.А. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метатцеркарии. – М.: Наука. – 1986. – 253с. /Shigin A.A. Trematody fauny SSSR. Rod *Diplostomum*. Metatserkarii. – М.: Nauka. – 1986. – 253s./
- Nawa Y., Hatz C., Blum J. Sushi delights and parasites: the risk of fishborne and foodborne parasitic zoonoses in Asia // Travel Medicine. – 2008. – Vol.44. – P. 1297–1303.
- Sahai B.N., Srivastava H.D. Studies on *Echinochasmus perfoliatus* (Ratz, 1908) Dietz, 1909: incidence in dogs and development of the miracidium // J. Helminthol. – 1970. – Vol.44 (3). – P. 315–330.
- Wisniewski W.L. Zagadnienia biocenologiczne w parazytologii // Wiad. parasitol. – 1955. – Vol.6, no 1. – P. 1–61.
- Wisniewski W.L. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake // Acta parasitol. Polon. – 1958. – Vol.6, no 8/21. – P. 289–307.
- Yamashita J. *Clinostomum complanatum*, a trematode parasite new to man // Annot. Zool. Japan. – 1938. – Vol.17 (3–4). – P. 563–566.

Представлено: Ш.Р.Ібрагімов / Presented by: Sh.R.Ibragimov
Рецензент: А.Ю.Утевський / Reviewer: A.Yu.Utevsky
Подано до редакції / Received: 22.01.2017