

УДК: 576.895.122

Экологические особенности формирования трематодофауны моллюсков бассейна Средней Куры в пределах Азербайджана А.А.Манафов

*Институт зоологии Национальной академии наук Азербайджана (Баку, Азербайджан)
asif_abbasoglu@mail.ru*

Статья посвящена результатам эколого-фаунистических и паразитологических исследований трематодофауны пресноводных моллюсков бассейна Средней Куры¹ в пределах Азербайджана. С июля 2013 по март 2015 гг. обследовано всего 5161 особь пресноводных моллюсков, относящихся к 9 видам, были обнаружены партениты, церкарии и метацеркарии 77 видов трематод. Среди выявленных паразитов около 20 видов в различных стадиях цикла развития являются особо опасными паразитами человека и животных. Установлены причины, способствующие необычной концентрации этих паразитов в регионе, а также их широкому распространению и формированию новых трематодозных очагов. Указывается, что антропогенные воздействия являются основными причинами коренного изменения экосистем бассейна Средней Куры, за которыми последовали глубокие изменения в видовом составе и возрастной структуре популяций моллюсков – первых промежуточных хозяев трематод, благоприятствующие осуществлению цикла развития только определённого – специфического набора видов паразитов.

Ключевые слова: *Средняя Кура, пресноводные моллюски, трематодофауна, трематодозы, партениты, церкарии, очаги.*

Ecological features of the formation of trematode fauna of molluscs of the Middle Kura basin within Azerbaijan A.A.Manafov

The review presents results of ecological and parasitological studies of the trematode fauna of the Middle Kura basin freshwater molluscs conducted over the past two years (from July 2013 till March 2015). Totally, 5161 specimens of freshwater molluscs belonging to 9 species were examined, in which 77 species of trematodes (partenites, cercariae, metacercariae) were found. There were detected about 20 species, which are especially dangerous for humans and animals in different developmental stages. The basic causes for the wide distribution of these parasites and the formation of new trematodoses foci were determined. Anthropogenic impacts are the main causes of the fundamental change of ecosystem of the Middle Kura basin, followed by changes in species composition and age structure of molluscs populations – the first intermediate hosts of trematodes, favoring passing the development cycle of only certain – specific set of species of parasites.

Key words: *Middle Kura, freshwater molluscs, trematode fauna trematode fauna, trematodoses, partenites, cercariae, foci.*

Введение

Эколого-паразитологические исследования пресноводных моллюсков, в частности установление роли последних в циркуляции трематод, актуально для выяснения закономерностей приспособления беспозвоночных к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды. Если позвоночные животные в этом отношении изучены достаточно полно, то многие беспозвоночные, в силу огромного числа их видов, исследованы совершенно недостаточно. В современных условиях бассейна Средней Куры прослеживается мощное антропогенное воздействие на естественные экосистемы, сопровождающееся нестандартными проявлениями различных правил экологической паразитологии. Это, в первую очередь, связано с последовательным созданием в этом участке Средней Куры каскада из четырех водохранилищ (последнее – Еникендское водохранилище вступило

¹Река Кура (общая длина – 1515 км), проходящая через территории Турции (234 км), Грузии (381 км) и Азербайджана (900 км) подразделяется на 3 участка: верхний – от горных склонов Турции до Боржомского ущелья в Грузии; средний – от Боржомского ущелья до города Мингечевир, Азербайджан; южный – от города Мингечевир до Каспийского моря (Касымов, 1972). Протяжённость Средней Куры составляет примерно 350 км, из которых более 200 км проходит по территории Азербайджана.

в експлуатацію в 2000 году после Мингечевирского (1953), Варваринского (1956) и Шемкирского (1982) водохранилищ), основательно изменившим биоэкологическую картину региона, являющегося одним из основных пресноводных резервуаров в пределах Кавказа.

Материал и методика

Сборы моллюсков проводились общими гидробиологическими методами (Жадин, 1952). С июля 2013 по март 2015 г. было обследовано 5161 экз. пресноводных моллюсков, относящихся к 7 семействам и 9 видам (табл. 1). При этом были обнаружены партениты, церкарии и метацеркарии 77 видов трематод (табл. 2).

Для установления зараженности моллюсков партенитами трематод особи моллюсков каждой пробы по одному рассаживали в сосуды с водой, объемом 25 см³, с последующей ее проверкой (через 2–12 часов) под микроскопом МБС-1 и ZEYSS-Discovery 12.

Изучение микроморфологии церкарий, метацеркарий, спорцист и редий проводились на живых объектах, микроскопами марки Olympus CX41 и МБИ-3, с помощью фазово-контрастного устройства.

Морфология церкарий исследовалась только на зрелых особях личинок, активно вышедших из моллюсков. Партениты и метацеркарии изучались вскрытием моллюсков. Промеры объектов проводились после их фиксации в 4% формалине.

Классификация обнаруженных видов партенит и личинок трематод осуществлялась по системе марит Р.С.Шульца и Е.В.Гвоздева (1970) с учетом взглядов Ля Рю (La Rue, 1957).

Материал обработан статистически. Для каждого морфометрического показателя вычислены средняя арифметическая величина (M), среднее квадратическое отклонение (σ) и коэффициент вариации (CV) (Плохинский, 1978). Рассчитаны ошибки экстенсивности заражения (m_p) (Петрушевский, Петрушевская, 1960).

Результаты и обсуждение

Вес и значение разных видов моллюсков в формировании трематодофауны бассейна Средней Куры оказались совершенно различными. Наибольшее число видов партенит и личинок трематод обнаружено у моллюсков *Melanopsis praemorsa* (37) и *Lymnaea auricularia* (25). У каждого представителя других видов моллюсков обнаружено от 7 до 12 (*Lymnaea ovata* – 12, *Lymnaea truncatula* – 8, *Planorbis planorbis* – 11, *Physella acuta* – 7, *Acroloxus lacustris* – 11) видов партенит и личинок трематод (см. табл. 2). Полностью свободными от паразитов оказались 2 вида моллюсков (*Anodonta cyrea*, *Corbicula fluminalis*).

Подавляющее большинство обнаруженных видов партенит и личинок трематод является представителями семейств Echinostomatidae, Heterophyidae, Plagiorchiidae, Lecithodendriidae и Strigeidae, что совершенно не случайно, поскольку взрослые формы – мариты названных групп гельминтов являются самыми многочисленными и широко распространенными паразитами позвоночных в фауне республики. Однако сравнительный анализ состава марит и частоты встречаемости партенит и церкарий перечисленных групп трематод бассейна Средней Куры не поддается однозначной трактовке. По-видимому, причины этого феномена связаны как с биологическими особенностями отдельных систематических групп и группировок, так и индивидуальными особенностями каждой стадии сложнейшего цикла развития различных видов трематод. Естественно, что имеется и ряд других причин, обеспечивающих циркуляцию отдельных групп паразитов в различных эколого-климатических условиях бассейна Средней Куры.

В числе важнейших факторов, обеспечивающих преимущество отдельных (фоновых) видов трематод в экосистемах, можно подчеркнуть сроки развития, необходимые для осуществления цикла развития трематод, начиная от момента выхода яиц во внешнюю среду до полного созревания партенит, продуцирующих церкарий. Следует подчеркнуть, что в процессе эволюции трематод существенно изменилась длительность отдельных этапов (фаз) их развития. Например, у редиоидных трематод (в частности, у большинства представителей сем. Echinostomatidae), созревание партеногенетических поколений в среднем более продолжительно, чем у многих спорцистоидных. Однако нередко мы сталкиваемся с совершенно противоположными явлениями, т.е. становимся свидетелями более затяжного процесса формирования церкарий у трематод с спорцистным типом развития, нежели редиоидным.

По-видимому, описанное обстоятельство для бассейна Средней Куры имеет особое значение, так как здесь из отряда Echinostomatida было обнаружено всего 10 видов трематод (8 вида на стадии

церкария, один вид на стадии редии и один вид на стадии метацеркария) (табл. 2). Это значение является довольно скромным, в то же время не естественным, если учесть тот факт, что эхиностоматиды по количеству обнаруженных на территории республики видов мариит занимают одно из ведущих положений.

С позиции законов экологической паразитологии, как правило, большие скопления окончательных хозяев в водоёмах считаются залогом, обеспечивающим большое разнообразие гельминтов, в том числе эхиностоматидных трематод. Однако в водоёмах бассейна Средней Куры, в частности в водохранилищах и прилегающих к ним водоёмах, мы стали свидетелями ещё одного, совершенно противоположного явления, что обусловлено, по-видимому, рядом нестандартных обстоятельств.

В числе первых можно отметить отсутствие или малочисленность в этих водохранилищах специфичных первых промежуточных хозяев большинства видов эхиностоматидных трематод моллюсков (все виды катушек из рода *Planorbis*, *Lymnaea stagnalis*) (табл. 1). Во-вторых, длительность развития партеногенетических и личиночных поколений большинства видов эхиностоматид в моллюсках, сопряженная с целым набором факторов, блокирующих осуществление и завершения цикла развития. Кроме того, в нестандартных условиях большей территории бассейна Средней Куры, в частности в водохранилищах, наблюдается серьёзный дисбаланс экологического равновесия, одним из проявлений которого является перенасыщенность биотопов с разными видами водоплавающих птиц, практически очищающих их от моллюсков.

Резкие изменения в возрастной структуре популяций моллюсков, где доля взрослых и относительно крупных особей составляет менее 1%, несомненно, является основной причиной снижения видовой разнообразия в регионе не только эхиностоматид, но и других видов трематод. В подобных условиях даже концентрация огромного числа яиц и мирацидий трематод, занесённых в водоёмы теми же птицами, не может обеспечивать циркуляцию большинства видов трематод, из-за сильного нарушения возрастной структуры популяции моллюсков.

В этом отношении значительно благополучны представители другой группы трематод – отряда Plagiorchiida. Последние являются прогрессирующей ветвью в филогенетическом древе трематод и в настоящее время находятся в периоде биологического расцвета. Этому способствуют биологические особенности группы, такие как относительно слабое проявление специфичности к хозяевам, использование в роли первых промежуточных хозяев повсеместно распространённых – космополитных видов моллюсков, а вторых промежуточных и дополнительных хозяев – очень широкого круга водных беспозвоночных (в частности личинок водных насекомых).

Относительно короткие сроки созревания партеногенетических поколений у моллюсков также имеют весомое значение в осуществлении цикла развития плагиорхид. В связи с этим не случайно, что в не стабилизированных до настоящего времени условиях бассейна Средней Куры плагиорхиды представлены довольно большим количеством видов (31).

Другой группой трематод, получившей возможность необычно быстрого увеличения числа специфических видов и их широкого распространения в районе исследования, являются представители подотряда Opisthorchida (семейства Heterophyidae, Galactosomatidae, Opisthorchidae). Эта группа включает 7 особо опасных для животных и человека паразитов, формирующих в регионе много новых очагов трематодозов. Из этого количества 3 вида являются представителями рода *Metagonimus* (*M. yokogawai* Katsurada, 1912; *M. takahashi* Suzuki, 1929; *Metagonimus* sp. Manafov, 2011). 2 вида относятся к роду *Heterophyes* (*Cercaria heterophyes* sp. 1 Manafov, 2010; *Cercaria heterophyes* sp. 2 Manafov, 2010) и по одному виду представлены роды *Haplorchis* (*Cercaria haplorchis* sp. = *Cercaria agstaphensis* 22 Manafov, 2010) и *Opisthorchis* (*Cercaria agstaphensis* 35 = *Cercaria opisthorchis* sp. Manafov, 2010). Все эти виды трематод являются строго специфичными паразитами первого промежуточного хозяина – моллюска *Melanopsis praemorsa* L., 1758 (сем. Melanopsidae, род *Melanopsis*), являющегося единственным представителем переднежаберных моллюсков в этом регионе.

До наших исследований в бассейне Средней Куры (от города Мингечевир, до границы с Грузией), в частности в ложе созданных водохранилищ, никогда не было зарегистрировано столь многочисленное и широкое распространение видов описторхий. Даже единичные регистрации представителей одного или двух видов, отмеченных во вторых промежуточных хозяевах (в рыбах) (Микаилов, 1975) и в окончательных хозяевах (в птицах и плотоядных животных) (Ваидова, 1978;

Исмаилов, 1969), считались крупными научными событиями, в связи с большой практической значимостью этих паразитов для здоровья человека и плотоядных животных.

Таблица 1.
 Видовой состав и экстенсивность инвазии моллюсков бассейна Средней Куры

№	Виды моллюсков	Вскрыто (экз.)	Заражено (экз.)	% заражения	Заражено партенитами		Заражено метацеркариями		Количество видов трематод
					Количество (экз.)	%	Количество (экз.)	%	
	I сем. – Lymnaeidae								
1.	<i>Lymnaea auricularia</i> (L., 1758)	492	58	11,79±1,45	52	10,57±1,39	15	3,05±0,76	23
2.	<i>L. truncatula</i> (Muller, 1774)	687	65	9,46±1,12	61	8,88±1,09	8	1,16±0,41	8
3.	<i>L. ovata</i> (Draparnaud, 1805)	318	36	11,32±1,78	28	8,81±1,59	11	3,46±1,02	12
	II сем. – Physellidae								
4.	<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	578	17	2,94±0,70	5	0,87±0,39	14	2,42±0,64	7
	III сем. – Planorbidae								
5.	<i>Planorbis planorbis</i> (L., 1758)	230	19	8,26±1,82	-	-	-	-	11
	IV сем. – Acroloxidae								
6.	<i>Acroloxus lacustris</i> (L., 1758)	286	31	10,84±1,84	27	9,44±1,73	3	1,05±0,60	11
	V сем. – Melanopsidae								
7.	<i>Melanopsis praemorsa</i> (L., 1758)	2356	378	16,04±0,76	378	16,04±0,76	-	-	37
	Bivalvia – VI сем. – Unionidae								
8.	<i>Anodonta cyrea</i> (Drouet, 1881)	86	-	-	-	-	-	-	-
	VII сем. – Corbiculidae								
9.	<i>Corbicula fluminalis</i> (Muller, 1774)	128	-	-	-	-	-	-	-
	ИТОГО:	5161	571	11,06±0,44	551	10,68±0,43	51	0,99±0,14	77

Таблица 2.

Трематодофауна моллюсков бассейна Средней Куры

№	Виды личинок трематод	Промежуточные хозяева – моллюски
I	Семейство Fasciolidae Railliet, 1895	
1	<i>Fasciola hepatica</i> L., 1758	<i>Lymnaea truncatula</i>
2	<i>Fasciola gigantica</i> Gობbold, 1855	<i>Lymnaea auricularia</i>
II	Семейство Monorchidae Odhner, 1911	
3	<i>Asymphylogora tincae</i> (Modeer, 1790)	<i>L. auricularia</i> , <i>Acroloxus lacustris</i> , <i>Physella acuta</i>
III	Отряд Echinostomatida La Rue, 1957 Семейство Echinostomatidae (Looss, 1902), Poche, 1926	
4	<i>Echinostoma revolutum</i> (Frolich, 1802), Looss, 1899	<i>Lymnaea ovata</i> , <i>A. lacustris</i>
5	<i>Echinostoma grandis</i> Baschkirova, 1946	<i>L. auricularia</i> , <i>A. lacustris</i>
6	<i>Echinoparyphium aconiatum</i> Dietz, 1909	<i>L. auricularia</i>
7	<i>E. recurvatum</i> Linstow, 1873	<i>L. auricularia</i> , <i>A. lacustris</i>
8	<i>Euparyphium melis</i> Schrank, 1788	<i>L. auricularia</i>
9	<i>Hypoderaeum conoideum</i> (Bloch, 1872), Dietz, 1909	<i>Planorbis planorbis</i>
10	<i>Echinochasmus</i> sp.	<i>Melanopsis praemorsa</i>
11	<i>Cercaria rhionica</i> VII Olenev, Dobrovolskij, 1975	<i>M. praemorsa</i>
12	<i>Redia echinostomatidae</i> g. sp. 1	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> , <i>L. truncatula</i> , <i>Physella acuta</i> , <i>P. planorbis</i> , <i>A. lacustris</i>
13	<i>Metacercaria echinostomatidae</i> g. sp.	<i>L. auricularia</i> , <i>L. truncatula</i> , <i>A. lacustris</i>
IV	Семейство Sanguinicolidae, Graff, 1907	
14	<i>Sanguinicola inermis</i> Plehn, 1905	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> ,
15	<i>Sanguinicola</i> sp. Olenev, 1979	<i>M. praemorsa</i>
V	Сем. Spirorchidae Stuncard, 1921	
16	<i>Spirorchis parvus</i> Stuncard, 1923	<i>Ph. acuta</i> , <i>A. lacustris</i>
17	<i>S. elephantis</i> (Cort, 1917), Wall, 1941	<i>A. lacustris</i>
VI	Семейство Notocotylidae Lühe, 1909	
18	<i>Notocotylus attenuatus</i> (Rudolphi, 1809), Kossack, 1911	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> ,
19	<i>Notocotylus</i> sp. 5 Frolova, 1975	<i>P. planorbis</i>
20	<i>Cercaria agstaphensis</i> 24 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
21	<i>Cercaria agstaphensis</i> 34 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
VII	Отряд Opisthorchiida La Rue, 1957 Семейство Opisthorchidae Braun, 1901	
22	<i>Opisthorchis</i> sp. Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
VIII	Семейство Heterophyidae Odhner, 1914	
23	<i>Metagonimus yokogawai</i> Katsurada, 1912	<i>M. praemorsa</i>
24	<i>Metagonimus yokogawai</i> Takahashi, 1929	<i>M. praemorsa</i>
25	<i>Metagonimus</i> sp. Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
26	<i>Heterophyes</i> sp. 1 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
27	<i>Heterophyes</i> sp. 2 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
IX	Семейство Galactosomatidae Morozov, 1952	
28	<i>Haplorchis</i> sp. Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
X	Отряд Plagiorchiida La Rue, 1957 Семейство Plagiorchiidae Lühe, 1901	
29	<i>Plagiorchis elegans</i> (Rudolphi, 1802), Lühe, 1899	<i>L. auricularia</i>
30	<i>P. nanus</i> (Rudolphi, 1802), Braun, 1901	<i>L. ovata</i>

31	<i>P. laricola</i> Skrjabin, 1924	<i>L. auricularia</i>
32	<i>P. maculosus</i> (Rudolphi, 1802), Lühe, 1899	<i>L. auricularia</i>
33	<i>P. multiglandularis</i> Semenov, 1927	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i>
XI	Семейство Haematoloechidae Freitas et Lent, 1939	
34	<i>Pneumonoeces variegatus</i> (Rudolphi, 1819)	<i>P. planorbis</i>
35	<i>P. asper</i> (Looss, 1899)	<i>P. planorbis</i>
36	<i>Skrjabinoeces similis</i> (Looss, 1899), Sudarikov, 1950	<i>P. planorbis</i>
	Виды с неясным систематическим положением	
37	<i>Xiphidiocercaria</i> sp. I Ginetsinskaja, 1959	<i>L. auricularia</i> , <i>L. truncatula</i>
38	<i>Metacercaria</i> gen. sp. 1	<i>L. truncatula</i>
39	<i>Metacercaria</i> gen. sp. 2	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>P. planorbis</i> , <i>A. lacustris</i>
40	<i>Metacercaria</i> gen. sp. 3	
XII	Группа Virgulae Семейство Lecithodendriidae sensu lato	
41	<i>Cercaria agstaphensis</i> 4 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
42	<i>Cercaria ginetsinskaja</i> (Djavelidze, Tschiaberaschvili, 1973), Manafov, 1990	<i>M. praemorsa</i>
43	<i>Cercaria agstaphensis</i> 2 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
44	<i>Cercaria agstaphensis</i> 9 Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
45	<i>Cercaria agstaphensis</i> 10 Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
46	<i>Cercaria agstaphensis</i> 20 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
47	<i>Cercaria agstaphensis</i> 31 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
48	<i>Cercaria agstaphensis</i> 6 Manafov, 2008	<i>M. praemorsa</i>
49	<i>Cercaria agstaphensis</i> 14 Manafov, 2008	<i>M. praemorsa</i>
50	<i>Cercaria agstaphensis</i> 28 Manafov, 2013	<i>M. praemorsa</i>
51	<i>Cercaria agstaphensis</i> 27 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
52	<i>Cercaria agstaphensis</i> 31 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
53	<i>Cercaria agstaphensis</i> 25 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
54	<i>Cercaria agstaphensis</i> 7 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
55	<i>Cercaria agstaphensis</i> 36 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
56	<i>Cercaria agstaphensis</i> 21 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
57	<i>Cercaria agstaphensis</i> 16 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
58	<i>Cercaria rhionica</i> II Galaktionov, Dobrovolskij, 1987	<i>M. praemorsa</i>
59	<i>Cercaria kurensis</i> 1 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
XIII	Отряд Strigeidae (La Rue, 1926), Sudarikov, 1959 Семейство Strigeidae Railliet, 1919	
60	<i>Cercaria agstaphensis</i> 33 Manafov, 2010	
XIV	Семейство Alariidae (Hall et Wigdor, 1918), Tubangu, 1922	
61	<i>Alaria alata</i> (Goeze, 1872), Krause, 1914	<i>P. planorbis</i>
XV	Семейство Cyathocotylidae Mühling, 1898	
62	<i>Cercaria agstaphensis</i> 37 Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
63	<i>Cercaria agstaphensis</i> 38 Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
XVI	Семейство Prohemistomatidae, Lutz, 1935	
64	<i>Mesostephanus appendiculatus</i> Ciurea, 1916	<i>M. praemorsa</i>
65	<i>Cercaria rhionica</i> XII Olenev, Dobrovolskij, 1975	<i>M. praemorsa</i>
XVII	Семейство Diplostomatidae Poirier, 1886	
66	<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> ,
67	<i>D. commutatum</i> (Diesing, 1850), Dubois, 1937	<i>P. planorbis</i>
68	<i>D. indistinctum</i> (Guberlet, 1923), Hughes, 1925	<i>L. auricularia</i> ,
69	<i>Cotylurus brevis</i> Szidat, 1928	<i>L. ovata</i> ,
70	<i>Cotylurus</i> sp. II Ginetsinskaya, 1959	<i>L. truncatula</i>

71	<i>Cercaria astrachanica</i> sp. III Ginetsinskaja et Dobrovolskij, 1962	<i>L. auricularia</i>
72	<i>Tylodelphys clavata</i> Nordmann, 1832	<i>L. auricularia, L. ovata,</i>
73	Metacercaria – Tetracotyle	<i>L. auricularia, L. ovata, L. truncatula, Ph. acuta, P. planorbis, A. lacustris</i>
XVIII	Подотр. Schistosomatata Skryabin et Schulz, 1937 Семейство Schistosomatidae Looss, 1899	
74	<i>Trichobilharzia ocellata</i> La Valette, 1855	<i>L. auricularia</i>
75	<i>Bilharziella polonica</i> (Kowalevski, 1895), Looss, 1899	<i>Ph. acuta</i>
76	<i>Schistosoma</i> sp. (<i>C. agstaphensis</i> 41) Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
77	Незрелые партениты (спороцисты и редии) с неясным систематическим положением	<i>L. auricularia, L. ovata, L. truncatula, Ph. acuta, P. planorbis, A. lacustris, M. praemorsa</i>

Анализ результатов настоящих исследований позволяет с уверенностью заключить, что на протяжении многих лет лимитирующим фактором в осуществлении цикла развития описторхий служили моллюски *Melanopsis praemorsa* L., 1758 (сем. Melanopsidae, род *Melanopsis*), поскольку до строительства водохранилищ на территории Азербайджана они были известны всего несколькими изолированными популяциями в виде локальных пятен в бассейне Средней Куры (Жадин, 1952). В результате образования каскада водохранилищ в регионе возникли благоприятные условия для размножения, развития и распространения широкой акватории как моллюсков меланопсид (*M. praemorsa*), так и их строго специфичных паразитов.

Новые климато-гидрологические условия, благоприятные для размножения моллюсков, а также их паразитов существенно повлияли на формирование специфической экосистемы с характерной малакофауной, поскольку в русле реки Кура в связи с большой скоростью течения, а также с постоянными изменениями объема и уровня воды практически отсутствовали биотопы со стабильными характеристиками. Бедность состава, численности и биомассы водных беспозвоночных бассейна Средней Куры также была связана с высокой скоростью течения, достигающей 1,2–1,5 м/с. Поэтому не вызывает сомнения то, что широкое распространение описторхий в изменившихся условиях бассейна Средней Куры напрямую связано с резким увеличением численности популяций их первых промежуточных хозяев – переднежаберных моллюсков *Melanopsis praemorsa*, имеющих необычно богатый и уникальный состав строго специфичной к ним фауны трематод (Манафов, 2008, 2010 (3), 2011 (4), 2012, 2013 (2); Manafov, 2011 (2), 2012).

Процветающее положение некоторых представителей моллюсков рода *Lymnaea* (*Lymnaea auricularia, L. truncatula*) после образования водохранилищ в бассейне Средней Куры способствовало существенному увеличению специфического состава моллюсков, являющихся специфичными первыми промежуточными хозяевами таких широко известных в практическом отношении видов трематод, как обыкновенная и гигантская фасциола (*Fasciola hepatica* и *F. gigantica*). Эти виды лимнеид способствовали более обширному распространению названных паразитов в регионе исследования.

Укороченность и примитивность цикла развития фасциол, способных инцистироваться во внешней среде, особенно на травах и других водных растениях, также способствуют более интенсивному и широкому распространению этих паразитов по оросительной сети.

Изменение экологической ситуации в районе бассейна Средней Куры, после образования водохранилищ, довольно существенно повлияло и на распространение в регионе представителей нотокотилид, в частности – *Notocotylus atteniatius* (Rudolphi, 1809) Kossack, 1911; *Notocotylus* sp. 5 Frolova, 1975; *Cercaria agstaphensis* 24 Manafov, 2010; *Cercaria agstaphensis* 34 Manafov, 2010. Эти паразиты являются одним из наиболее стабильно встречающихся компонентов трематодофауны моллюсков региона исследований, что является явным признаком, указывающим на очаговый характер найденных видов нотокотилид.

Следует подчеркнуть потенциальное эпидемиологическое значение впервые обнаруженных в районе исследований представителей шистосоматид (*Trichobilharzia ocellata, Schistosoma* sp. = *Cercaria agstaphensis* 41 Manafov, 2010). Наличие всех благоприятных условий, особенно процветающее положение их первых промежуточных хозяев (*Lymnaea auricularia, Melanopsis*

praemorsa) во всем регионе исследований, существенно увеличивает вероятность более интенсивного распространения этих трематод и формирования новых очагов шистосомозов.

Экологические особенности бассейна Средней Куры способствовали формированию на редкость богатой и разнообразной паразитофауны во всем регионе. Привлекает внимание четкое распределение паразитов по встречаемости: постоянные – имеющие, по-видимому, стабильный очаговый характер; переходящие – регистрируемые периодически виды; редкие – «попутные» виды, встречающиеся всего один или два раза на протяжении всего периода исследований.

Как подчеркнуто выше, изменение возрастной структуры популяции моллюсков имеют прямые и очень серьезные последствия в формировании состава их паразитов в экосистемах, что особенно наглядно прослеживается на примере популяций отдельных видов лимнеид. По данным исследований, в наибольшей степени изменилась возрастная структура популяций *Lymnaea auricularia*, где абсолютное большинство особей на протяжении всего вегетационного периода имели раковины высотой примерно 4–6 мм, что в местных условиях соответствует максимум 1,5-месячному возрасту моллюсков. А этот срок совершенно недостаточен для циркуляции большинства видов спороцистоидных трематод, в частности для представителей сем. Strigeidae, Diplostomatidae, у которых процесс развития партенит от мирацидия до продуцирующих церкарий стадии часто составляет не менее двух месяцев. По В.Е.Сударикову (1984), у большинства стригидных трематод этот промежуток онтогенеза занимает около 80 дней.

Исследования по возрастной структуре популяций лимнеид в определенных биотопах экосистем бассейна Средней Куры показали, что почти каждая особь моллюска на протяжении 1,5–2 месяцев становится добычей птиц, рыб или других позвоночных животных, что в большей степени препятствует, а часто почти полностью блокирует осуществление цикла развития большинства видов трематод в биоценозе. Потому что для созревания до стадии продуцирования церкарий партеногенетическим поколениям большинства видов трематод требуется более чем 1,5–2-месячный период обитания в моллюске. Естественно, что при описанных условиях наличие даже очень большой концентрации инвазионного начала (яиц и мирацидий) трематод, заносимых в водоём теми же окончательными хозяевами, практически не в состоянии обеспечить циркуляцию видов трематод.

Значительно большая часть особей моллюсков в популяции физеллид (*Physella acuta*) также составлена моллюсками более мелких размеров, по-видимому, именно того оптимального размера, который позволяет им уцелеть от клюва перенасыщенного птичьего базара, имеющего место в большинстве крупных водоёмов региона исследований. Однако, в связи с тем, что физеллиды очень редко выступают в роли первых промежуточных хозяев трематод и, в частности, являются строго специфичными хозяевами только определенных немногочисленных видов трематод, они в целом не имеют существенного значения в формировании трематодофауны не только бассейна Средней Куры, но и в целом республики.

Следует подчеркнуть существенное увеличение значения и роли малого прудовика (*Lymnaea truncatula*) в районе исследования. До настоящих исследований малый прудовик на территории республики был зарегистрирован промежуточным хозяином для 3 видов партенит и личинок трематод. В условиях бассейна Средней Куры они оказались промежуточными хозяевами для 8 видов партенит и личинок. По-видимому, одним из решающих факторов, обеспечивающим существенную роль *Lymnaea truncatula* в циркуляции трематод бассейна Средней Куры, является ее мелкие размеры (в местных условиях у самых взрослых – «старых» особей моллюсков высота раковины не превышает 5–6 мм). Этот размерно-возрастной показатель малого прудовика (*Lymnaea truncatula*) равняется размерам ушкового (*Lymnaea auricularia*) и овального прудовиков (*Lymnaea ovata*) 1–1,5-месячного возраста.

В этом отношении очень «благополучны» озёрные чашечки – *Acroloxus lacustris*. Размеры самых пожилых особей этих моллюсков составляют не более 5–6 мм. Кроме того, чашечки, в отличие от лимнеид, периодически оказывающихся у самой поверхности воды (становясь при этом лёгкой добычей для водоплавающих птиц и рыб), практически не отрываются от сильно маскирующего их субстрата (от камней, растений). Эти биологические особенности позволяют *A. lacustris* присутствовать в циркуляции довольно большего количества видов трематод (11), являющихся одним из относительно высоких показателей для бассейна Средней Куры.

Таким образом, в настоящее время основными представителями малакофауны, определяющими фон паразитофауны бассейна Средней Куры в пределах Азербайджана, являются моллюски *Melanopsis praemorsa*, *Lymnaea auricularia*, *Lymnaea truncatula* и *Acroloxus lacustris*. Однако,

если решающее значение *L. truncatula*, *L. auricularia*, *A. lacustris* в циркуляции трематод обеспечивается их мелкими размерами, то у *M. praemorsa*, по-видимому, наоборот, вступают в силу индивидуальные биологические особенности этого моллюска; в частности, относительно высокая плодовитость, особенности специфического – «мозаичного» распространения в водоёмах, а также очень крепкие и мощные раковины, размеры которых в экологически благоприятных условиях достигают в высоту 26–28 мм.

Исходя из анализа результатов проведенных исследований, можно заключить, что изменение видовой и популяционной структуры моллюсков бассейна Средней Куры имеет очень серьезные последствия в процессах формировании видовой и численного состава партенит и личинок трематод. По-видимому, выявленная в регионе исследования картина событий характерна для большинства водоёмов с нарушенным экологическим балансом, и является, в частности, результатом антропогенного воздействия на экосистемы. В связи с этим считаем целесообразным продолжение комплексного экопаразитологического мониторинга формирования и развития как фауны моллюсков, так и их паразитов, что необходимо для прогнозирования и оценки состояния паразитологической ситуации, что является фундаментальной основой для проведения профилактических и оздоровительных мероприятий в отношении опасных трематодозов животных и человека.

Данная работа выполнена при финансовой поддержке Фонда развития науки при Президенте Азербайджанской Республики – грант № EIF-2012-2(6)-39/21/3.

Список литературы

Ваидова С.М. Гельминты птиц Азербайджана. – Баку: Элм, 1978. – 238с. /Vaidova S.M. Gel'minty ptits Azerbaydzhana. – Baku: Elm, 1978. – 238s./

Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определитель по фауне СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 376с. /Zhadin V.I. Mollyuski presnykh i solonovatykh vod SSSR // Opredelitel' po faune SSSR. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1952. – 376s./

Исмаилов Г.Д. Гельминтофауна собак в Азербайджане, ее эпизоотологическая и эпидемиологическая характеристика. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Баку, 1969. – 21с. /Ismailov G.D. Gel'mintofauna sobak v Azerbaydzhanе, yeye epizootologicheskaya i epidemiologicheskaya kharakteristika. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. – Baku, 1969. – 21s./

Касымов А.Г. Пресноводная фауна Кавказа. – Баку: Элм, 1972. – 288с. /Kasymov A.G. Presnovodnaya fauna Kavkaza. – Baku: Elm, 1972. – 288s./

Манафов А.А. Две новые виргулидные церкарии из пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2008. – Т. 42, вып. 6. – С. 467–475. /Manafov A.A. Dve Novyye virgulidnyye tserkarii iz presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2008. – T. 42, vyp. 6. – S. 467–475./

Манафов А.А. Морфология новой церкарии *Opisthorchis* sp. (Trematoda: Opisthorchida) из моллюска *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) в водоемах Азербайджана // Сборник научных трудов 1-ой Международной телеконференции Сибирского Государственного Медицинского Университета. – Томск: Крокос, 2010. – Т.1. – С. 152–154. /Manafov A.A. Morfologiya novoy tserkarii *Opisthorchis* sp. (Trematoda: Opisthorchida) iz mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) v vodoemakh Azerbaydzhana // Sbornik nauchnykh trudov 1-oy Mezhdunarodnoy telekonferentsii Sibirskogo Gosudarstvennogo Meditsinskogo Universiteta. – Tomsk: Krokus, 2010. – T.1. – S. 152–154./ (<http://tele-conf.ru/problems-infektologii-protistologii/morfologiya-novoy-tserkarii-opisthorchis-sp.-trematoda-opisthorchida.html>)

Манафов А.А. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 2. Новые виргулидные церкарии // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2011. – Т.45, вып.1. – С. 35–47. /Manafov A.A. Nekotoryye itogi izucheniya trematodofauny presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. 2. Novyye virgulidnyye tserkarii // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2011. – T.45, vyp.1. – S. 35–47./

Манафов А.А. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 3. Новые стилетные церкарии // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2011. – Т.45, вып.3. – С. 205–219. /Manafov A.A. Nekotoryye itogi izucheniya trematodofauny presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. 3. Novyye stiletnye tserkarii // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2011. – T.45, vyp.3. – S. 205–219./

Манафов А.А. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 4. Новые циатокотилидные церкарии // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2011. – Т.45, вып.4. – С. 306–316. /Manafov A.A. Nekotoryye itogi izucheniya trematodofauny presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. 4. Novyye tsiatokotilidnyye tserkarii // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2011. – T.45, vyp.4. – S. 306–316./

Манафов А.А. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 5. Морфология *Cercaria Metagonimus* sp. // Паразитология.

– Санкт-Петербург: Наука, 2011. – Т.45, вып.5. – С. 367–378. /Manafov A.A. Nekotoryye itogi izucheniya trematodofauny presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. 5. Morfologiya Cercaria *Metagonimus* sp. // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2011. – Т.45, вып.5. – С. 367–378./

Манафов А.А. Партениты и церкарии трематод моллюска *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) бассейна Средней Куры в пределах Азербайджана. – Баку: Нурлар, 2010. – 260с. /Manafov A.A. Partenity i tserkarii trematod mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) basseyna Sredney Kury v predelakh Azerbaydzhana. – Baku: Nurlar, 2010. – 260s./

Манафов А.А. Трематодофауна пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. I. *Cercaria rhionica* // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2010. – Т.44, вып.6. – С. 531–542. /Manafov A.A. Trematodofauna presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. I. *Cercaria rhionica* // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2010. – Т.44, вып.6. – С. 531–542./

Манафов А.А. Церкарии трематод пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* из Азербайджана. 1. Морфология и хетотаксия трех новых видов стилетных церкарий (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Зоол. журнал. – М.: Изд-во «Наука», 2012. – Т.91, вып.12. – С. 1443–1456. /Manafov A.A. Tserkarii trematod presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* iz Azerbaydzhana. 1. Morfologiya i khetotaksiya tryokh novykh vidov stiletnykh tserkariy (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Zool. zhurnal. – М.: Izd-vo «Nauka», 2012. – Т.91, вып.12. – С. 1443–1456./

Манафов А.А. Церкарии трематод пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* из Азербайджана. 2. Морфология и хетотаксия двух новых виргульных церкарий (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Зоол. журнал. – М.: Изд-во «Наука», 2013. – Т.92, вып.4. – С. 389–398. /Manafov A.A. Tserkarii trematod presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* iz Azerbaydzhana. 2. Morfologiya i khetotaksiya dvukh novykh virgul'nykh tserkariy (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Zool. zhurnal. – М.: Izd-vo «Nauka», 2013. – Т.92, вып.4. – С. 389–398./

Манафов А.А. Церкарии трематод пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* из Азербайджана. 3. Новые стилетные церкарии (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Зоол. журнал. – М.: Изд-во «Наука», 2013. – Т.92, вып.6. – С. 633–640. /Manafov A.A. Tserkarii trematod presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* iz Azerbaydzhana. 3. Novyye stiletnyye tserkarii (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Zool. zhurnal. – М.: Izd-vo «Nauka», 2013. – Т.92, вып.6. – С. 633–640./

Микаилов Т.К. Паразиты рыб водоёмов Азербайджана (систематика, динамика, происхождение). – Баку: Элм, 1975. – 300с. /Mikhailov T.K. Parazyty ryb vodoyemov Azerbaydzhana (sistematika, dinamika, proiskhozhdeniye). – Baku: Elm, 1975. – 300s./

Петрушевский Г.К., Петрушевская М.Г. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб // Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. – М.: Наука, 1960. – Т.19. – С. 333–343. /Petrushevskiy G.K., Petrushevskaya M.G. Dostovernost' kolichestvennykh pokazateley pri izuchenii parazitofauny ryb // Parazitologicheskii sbornik ZIN AN SSSR. – М.: Nauka, 1960. – Т.19. – С. 333–343./

Плохинский Н.А. Математические методы в биологии. – М.: МГУ, 1978. – 264с. /Plokhinskiy N.A. Matematicheskiye metody v biologii. – М.: MGU, 1978. – 264s./

Судариков В.Е. Трематоды фауны СССР. Стригиды. – М.: Наука, 1984. – 168с. /Sudarikov V.Ye. Trematody fauny SSSR. Strigidy. – М.: Nauka, 1984. – 168s./

Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Основы общей гельминтологии. – М.: Наука, 1970. – Т.1. – 491с. /Shul'ts R.S., Gvozdev Ye.V. Osnovy obshchey gel'mintologii. – М.: Nauka, 1970. – Т.1. – 491s./

La Rue G.R. The classification of digenetic trematoda. A review and new system // Exp. Parasitol. – 1957. – Vol.6, №3. – P. 306–344.

Manafov A. New virgulid cercaria (Trematoda: Lecithodendroidea) from mollusc *Melanopsis praemorsa* (Melanopsidae) from Azerbaijan water bodies. Morphology and chaetotaxy of *Cercaria agstaphensis* 11 // Vestnik zoologii. – Kyiv, 2011. – Vol.45, №2. – P. 105–111.

Manafov A. New virgulid cercaria (Trematoda: Lecithodendroidea) from freshwater mollusc *Melanopsis praemorsa* (Melanopsidae) from Azerbaijan water bodies. Morphology of *Cercaria agstaphensis* 27 // Vestnik zoologii. – Kyiv, 2011. – Vol.45, №5. – P. 387–392.

Manafov A. New virgulid cercaria (Trematoda: Lecithodendroidea) from mollusc *Melanopsis praemorsa* (Melanopsidae) from Azerbaijan water bodies. Morphology and chaetotaxy of *Cercaria agstaphensis* 31 // Vestnik zoologii. – Kyiv, 2012. – Vol.46, №1. – P. 3–8.

Представлено: А.М.Насиров / Presented by: A.M.Nasyrov

Рецензент: С.Ю.Утьевский / Reviewer: S.Yu.Utyevsky

Подано до редакції / Received: 06.04.2015