

Оригинальная статья / Original article
УДК 576.895.342
DOI: 10.18470/1992-1098-2023-3-50-59



Гельминтофауна рыб озера Севан в период изменения уровня воды

Рузанна Л. Оганесян¹, Мартин Я. Рухкян¹, Лаура Д. Арутюнова¹, Мадина З. Магомедова², Патимат Д. Магомедова²

¹Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Республика Армения

²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Рузанна Л. Оганесян, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института зоологии, Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА; 0014 Республика Армения, г. Ереван, ул. П. Севака, 7.
Тел. +37494450542
Email ruzannahov37@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-4277-7785>

Формат цитирования

Оганесян Р.Л., Рухкян М.Я., Арутюнова Л.Д., Магомедова М.З., Магомедова П.Д. Гельминтофауна рыб озера Севан в период изменения уровня воды // Юг России: экология, развитие. 2023. Т.18, N 3. С. 50-59. DOI: 10.18470/1992-1098-2023-3-50-59

Получена 4 мая 2023 г.

Прошла рецензирование 14 июня 2023 г.

Принята 10 августа 2023 г.

Резюме

Цель. Целью работы является изучение гельминтофауны рыб бассейна озера Севан.

Материал и методы. Материалом послужили сборы гельминтов рыб и моллюсков из бассейна оз. Севан. По общепринятой методике обследовано 214 особей рыб. Сбор, камеральную обработку и определение материала проводили по общепринятым методам. Статистическую обработку материала проводили с помощью компьютерной программы «BioStat 2009». Из литорали оз. Севан вскрыто 124 экз. моллюсков. Сбор и определение моллюсков проводили по общепринятой методике. Работа выполнена в Научном центре зоологии и гидроэкологии НАН Республики Армения. Материалом послужили собственные сборы.

Результаты. При гельминтологическом исследовании рыб бассейна оз. Севан обнаружены трематоды, цестоды, нематоды и акантоцефалы. Общая инвазированность рыб гельминтами составила 27,1 %. Зарегистрировано 6 видов гельминтов, 2 из которых отмечены у новых хозяев впервые в Армении. Определены количественные характеристики инвазированности рыб гельминтами. Более высокая инвазированность рыб отмечается метацеркариями трематоды *Diplostomum sp.* и плероцеркоидами цестоды *Ligula intestinalis*. Приводится краткий анализ инвазированности рыб обнаруженными гельминтами.

Заключение. Изучен видовой состав гельминтофауны рыб бассейна озера Севан. Выявлены возбудители опасных гельминтозов, вызывающих гибель рыб. Исследования гельминтофауны рыб бассейна оз. Севан актуальны и будут продолжены. Большая часть видов гельминтов рыб имеет хозяйственное значение. Некоторые виды обнаруженных гельминтов очень инвазивны и наносят огромный ущерб рыбному хозяйству республики.

Ключевые слова

Озеро Севан, гельминтофауна рыб, инвазированность рыб гельминтами, контагиозные гельминтозы рыб, промежуточные хозяева гельминтов.

The fish helminth fauna of Lake Sevan during a period of water level change

Ruzanna L. Hovhannisyan¹, Martin Ya. Rukhkyan¹, Laura D. Harutyunova¹, Madina Z. Magomedova² and Patimat D. Magomedova²

¹Scientific Centre of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences, Republic of Armenia, Yerevan, Republic of Armenia

²Dagestan State University, Makhachkala, Russia

Principal contact

Ruzanna L. Hovhannisyan, PhD in Biological Sciences, Senior Scientific Researcher, Institute of Zoology, Scientific Centre of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences, Republic of Armenia; 7 P. Sevak St, Yerevan, 0014 Armenia.

Tel. +37494450542

Email ruzannahov37@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-4277-7785>

How to cite this article

Hovhannisyan R.L., Rukhkyan M.Ya., Harutyunova L.D., Magomedova M.Z., Magomedova P.D. The fish helminth fauna of Lake Sevan during a period of water level change. *South of Russia: ecology, development*. 2023, vol. 18, no. 3, pp. 50-59. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2023-3-50-59

Received 4 May 2023

Revised 14 June 2023

Accepted 10 August 2023

Abstract

Aim. The aim of the work is to study the fish helminth fauna of Lake Sevan basin.

Material and Methods. Fish helminths and molluscs were collected from the Lake Sevan basin. A total of 214 specimens of fish were studied. The collection, cameral processing and determination of the material was carried out according to generally accepted methods. Statistical processing of the material was carried out using the BioStat 2009 computer program. 124 specimens of molluscs were examined from the littoral of the Lake Sevan. The collection and identification of molluscs was carried out according to generally accepted methods. The work was carried out at the Scientific Centre of Zoology and Hydroecology of NAS of the Republic of Armenia. Its own collections have been used as material.

Results. Trematodes, cestodes, nematodes and acanthocephals were found as a result of studies of fish from the Lake Sevan basin. The total infestation of the fish by helminths was 27.1 %. Six species of helminths have been identified, two of which are the first to be recorded in new hosts in Armenia. The higher infestations of fish were noted by metacercariae of the trematode *Diplostomum sp.* and plerocercoids of the cestode *Ligula intestinalis*. A brief analysis of the infestation of fish by the detected helminths is given.

Conclusion. The species composition of the helminth fauna of fish in the Lake Sevan basin was studied. Pathogens of dangerous helminthiases causing the death of fish have been noted. Studies of the helminth fauna of fish in the Lake Sevan basin are relevant and will be continued. Most of the species of fish affected by helminths are of economic importance. Some species of the helminths which were found are very invasive and cause great damage to the fisheries of the republic.

Key Words

Lake Sevan, fish helminth fauna, infestation of fish by helminths, dangerous helminthiases of fish, intermediate hosts of helminths.

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Севан – древнее реликтовое озеро, одно из крупнейших высокогорных олиготрофных озер, расположенное на высоте 1900, 30 м н. у. м. на Армянском нагорье. Оз. Севан является крупнейшим пресноводным водоемом Кавказа и имеет важнейшее экономическое и рекреационное значение.

В состав ихтиофауны оз. Севан входят эндемики: севанская форель *Salmo ischchan* Kessler, 1877, храмуля *Capoeta capoeta* Guldenstadt, 1773 и усач (*Barbus lacerta* Heckel, 1843), и виды-интродуценты: сиг *Coregonus lavaretus* Linnaeus, 1758, акклиматизированный в озере в 1920-е годы, и серебряный карась *Carassius auratus gibelio* Bloch, 1782, интродуцированный в озеро в начале 1980-х гг. В притоках озера обитают серебряный карась, усач, ручьевая форель, севанская форель, быстрянка, храмуля, амурский чебачок и др. [1].

В 20-м в. в озере произошли крупномасштабные преобразования: строительство водохранилищ, интродукция рыб, бесконтрольный промысел и т.д. Использование водных ресурсов озера повлекло за собой снижение уровня воды в озере на 20 м. В результате антропопрессии произошли негативные изменения экосистемы озера. Оно подверглось эвтрофированию. В биоразнообразии озера произошли значительные изменения видового состава гидробионтов: исчезновение некоторых аборигенных таксонов рыб (эндемичных видов) и резкое сокращение численности других, плотность рыбы в этот период упала почти в 20 раз. В озере обитало множество видов беспозвоночных, имеющих большую кормовую ценность для рыб, но в то же время являющихся промежуточными хозяевами гельминтов рыб [1].

Для спасения озера были предприняты меры по поднятию уровня воды, восстановлению экосистемы

озера Севан, в результате чего уровень воды озера стал ежегодно повышаться. Перемены гидрологического режима озера, в целом, положительно сказались на его экосистеме. Однако, эти явления повлекли за собой изменения: проникновение новых видов из близлежащих затопленных участков и интродуцированные инвазивные виды повлияли на видовой состав как ихтиофауны оз. Севан, так и беспозвоночных животных [1]. Изменения в окружающей среде, влияющие на одного из хозяев паразитического организма, прямо или косвенно оказывают значительное влияние на наличие, обилие и разнообразие паразитов, заражающих рыбу [2]. Естественно, эти перемены не могли не отразиться на фауне гельминтов рыб. Это придает изучению гельминтофауны рыб особый интерес.

Гельминтозы рыб наносят огромный ущерб и являются существенным фактором, влияющим на жизненную форму рыб. Важное значение приобретает оценка гельминтологической ситуации в естественных водоемах [3]. Состояние паразитофауны используется как один из самых чувствительных биоиндикаторов при изучении водных экосистем, поскольку наличие и обилие паразитических организмов у рыб может отражать благополучие водного сообщества в целом [4]. Ухудшающаяся экологическая обстановка в естественных водоемах приводит к инвазионным заболеваниям, создает благоприятные условия для распространения различных возбудителей, вызывающих такие опасные симптомы, как прободение брюшной полости, слепоту и др., вплоть до гибели рыб [2]. Гельминтологические исследования рыб в оз. Севан проводили многие исследователи, начиная с 1915-го года. Однако, уровень воды озера постоянно изменяется, за последнее десятилетие он поднялся на 0,45 м (рис. 1).

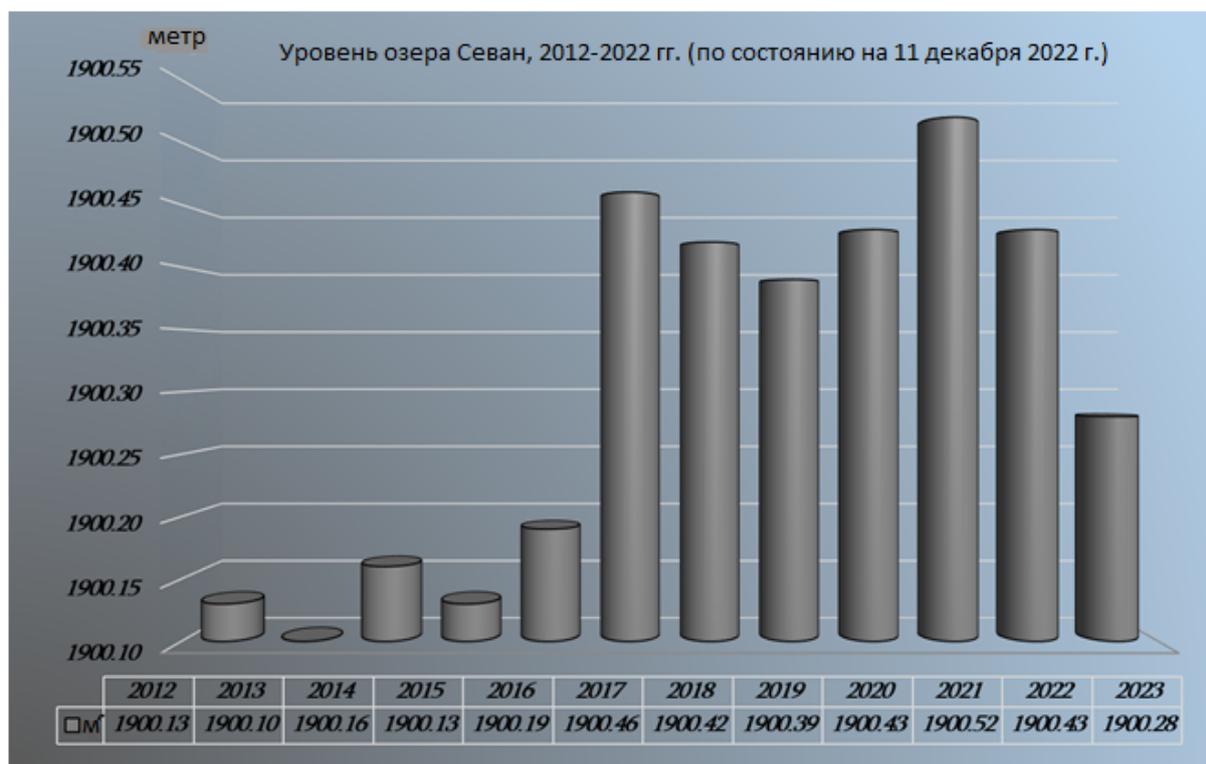


Рисунок 1. Уровень озера Севан, 2012-2022 гг. (по состоянию на 11 декабря 2022 г.)

Источник: <http://meteomonitoring.am/public/admin/ckfinder/userfiles/files/sevan/03-01-1.png>

Figure 1. Lake Sevan level, 2012-2022 (as of December 11, 2022)

Source: <http://meteomonitoring.am/public/admin/ckfinder/userfiles/files/sevan/03-01-1.png>

Исходя из вышесказанного, изучение гельминтофауны рыб оз. Севан является актуальным и имеет научное и практическое значение, особенно в условиях изменения уровня воды озера. За последние 10 лет исследований гельминтофауны рыб не проводилось. Нами изучался видовой состав гельминтов рыб.

Целью работы является изучение гельминтофауны рыб бассейна озера Севан.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследований послужили сборы гельминтов рыб из бассейна оз. Севан (вблизи населенных пунктов Артаниш, Цапатах и Джил) и притоков Гаварагет и Дзкнагет. В 2022 г. по общепринятой методике [5] обследовано 214 особей 5-ти видов рыб: 126 особей усача (*Barbus lacerta* Heckel, 1843), 40 особей серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch, 1782), 21 особь быстрянки (*Alburnoides bipunctatus* Bloch, 1782), 16 особей храмули (*Capoeta capoeta* Guldenstadt, 1773) и 11 особей сига (*Coregonus lavaretus* Linnaeus, 1758). Сбор и камеральную обработку гельминтологического материала проводили по общепринятым в гельминтологии методам [5]. Определение видов гельминтов проводили по Определителю паразитов пресноводных рыб фауны СССР [6]. Для количественной характеристики популяций гельминтов использовали общепринятые показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ) и индекс обилия (ИО). В литорали оз. Севан (вблизи населенных пунктов Артаниш, Цапатаг, Джил, Варденис, Цовак) собраны прудовики – брюхоногие моллюски сем. Lymnaeidae (L., 1758) *Lymnaea stagnalis* Linnaeus, 1758, *Lymnaea (Radix) auricularia* Linnaeus, 1758, *Lymnaea*

(*Radix*) *ovata* Draparnaud, 1805 в количестве 124 экз. Сбор и определение моллюсков проводили по общепринятым методикам [7]. Статистическую обработку материала проводили с помощью компьютерной программы «BioStat 2009». Достоверность разницы показателей экстенсивности инвазии разных видов рыб одним и тем же гельминтом определяли с помощью критерия Фишера, достоверность разницы показателей интенсивности инвазии – с помощью критерия Стьюдента.

Работа выполнена в Научном центре зоологии и гидроэкологии НАН Республики Армения. Материалом послужили собственные сборы.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате гельминтологических исследований рыб бассейна оз. Севан выявлены трематоды, цестоды, нематоды и акантоцефалы (скребни). Общая инвазированность обследованных рыб гельминтами составила 27,1 %. Из 214-ти особей рыб инвазированы 58. Обнаружено 6 видов гельминтов, относящихся к 4-м классам: Trematoda – *Diplostomum* sp. Nordmann, 1832, Cestoda – *Ligula intestinalis* (L., 1758), *Schyzocotyle (Bothriocephalus) acheilognathi* Yamaguti, 1934, *Diphyllobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824; Nematoda – *Rhabdochona macrostoma* Moravec et Mikailov, 1970; Acanthocephala – *Metechinorhynchus baeri* Kostylew, 1928. Гельминты паразитировали в полости тела, кишечнике, желудке и хрусталиках глаз рыб.

Определены количественные характеристики инвазированности рыб выявленными видами гельминтов – ЭИ, ИИ и ИО. Данные исследований приведены в таблице 1.

Таблица 1. Инвазированность обследованных рыб гельминтами

Table 1. Helminth infestation of examined fish

| Виды гельминтов Helminth species | Хозяин Host | Локализация Localization | ЭИ, % EI, % | ИИ ср., экз. II av., example | ИО, экз. AI, example |
|--|---|--------------------------------|----------------|---------------------------------|-------------------------|
| Trematoda <i>Diplostomum</i> sp. | Храмуля <i>Varicorhinus capoetea</i> | хрусталик глаза lens of eye | 43,8 | 3,7 ± 0,365 | 1,6 |
| “-“ | Карась <i>Carassius carassius</i> | “-“ | 65,0 | 2,69 ± 0,28 | 1,7 |
| “-“ | Усач <i>Barbus barbus</i> | “-“ | 25,4 | 1,58 ± 0,11* | 0,4 |
| “-“ | Сиг <i>Coregonus lavaretus</i> | “-“ | 81,8 | 2,67 ± 0,60 | 2,2 |
| “-“ | Быстрянка <i>Alburnoides bipunctatus</i> | “-“ | 23,8 | 1,6 ± 0,29* | 0,4 |
| Cestoda <i>Ligula intestinalis</i> | Храмуля <i>Varicorhinus capoetea</i> | полость тела body cavity | 31,0 | 3,2 ± 0,58 | 1,0 |
| “-“ | Карась <i>Carassius carassius</i> | “-“ | 20,0 | 3,5 ± 0,48 | 0,7 |
| <i>Schyzocotyle</i> | Храмуля | кишечник | 18,8 | 7,3 ± 4,0 | 1,4 |

| | | | | | |
|---|---------------------------------------|------------------------|------|-------------|-----|
| <i>acheilognathi</i> | <i>Carassius carassius</i> | intestines | | | |
| “-“ | Усач <i>Barbus barbuis</i> | “-“ | 4,8 | 4,83 ± 1,67 | 0,2 |
| <i>Diphyllbothrium dendriticum</i> | Сиг <i>Coregonus lavaretus</i> | желудок stomach | 9,1 | 1 | 0,1 |
| Nematoda <i>Rhabdochona macrostoma</i> | Храмуля <i>Carassius carassius</i> | кишечник intestines | 12,5 | 13 | 1,6 |
| | Карась <i>Carassius carassius</i> | “-“ | 7,5 | 12 ± 0,5 | 0,9 |
| Acanthocephala <i>Metechinorhynchus baeri</i> | Храмуля <i>Carassius carassius</i> | кишечник intestines | 12,5 | 13 | 1,6 |

Примечание: * – $p < 0,05$

Note: * – $p < 0.05$

Как видно из таблицы 1, у храмуль обнаружено 5 видов гельминтов. В кишечнике храмуль обнаружены 3 вида: цестода *Schyzocotyle acheilognathi*, нематода *Rhabdochona macrostoma* и скребень *Metechinorhynchus baeri*. В полости тела храмуль обнаружены плероцеркоиды (ремнеца) *Ligula intestinalis* (лигулы). В хрусталиках глаз обнаружены метацеркарии трематоды *Diplostomum sp.* (диплостомы). У карасей выявлено 3 вида гельминтов. В кишечнике обнаружена нематода *Rhabdochona macrostoma*. В полости тела выявлены плероцеркоиды лигулы. В хрусталиках глаз обнаружены метацеркарии диплостом. У усачей выявлено 2 вида гельминтов: цестода *Schyzocotyle (Bothriocephalus) acheilognathi* в кишечнике и метацеркарии диплостом в хрусталиках глаз. У сегов обнаружено 2 вида гельминтов: метацеркарии диплостом и цестода *Diphyllbothrium dendriticum*. У быстрянок обнаружен 1 вид – метацеркарии диплостом.

Приводится краткий анализ инвазированности рыб обнаруженными гельминтами. Более высокая инвазированность рыб наблюдается метацеркариями диплостом и плероцеркоидами лигулы.

В хрусталиках глаз всех видов рыб обнаружены метацеркарии диплостом. Инвазированность ими у сегов (81,8 %), карасей (65 %) и храмуль (43 %) выше, чем у других видов рыб. Метацеркарии диплостом вызывают диплостомоз – опасное инвазионное заболевание рыб, причиняющее огромный ущерб жизненной форме рыб. Паразитируя в хрусталиках глаз, они разрушают его, приводя к слепоте и, как следствие, к гибели рыб. Погибшие рыбы всплывают, становясь легкой добычей и, в то же время, источником заражения рыбоядных птиц – окончательных хозяев диплостом. Половозрелые диплостомы (мариты) паразитируют в кишечнике птиц, являющихся источником распространения диплостомоза и способных заражать водоемы на значительные расстояния [8]. Одной из составляющих кормовой базы рыб является бентос, в состав которого входят беспозвоночные животные – промежуточные хозяева гельминтов, являющиеся источником заражения рыб при наличии в них инвазии [3]. Промежуточными хозяевами и резервуаром инвазии диплостом являются прудовики – брюхоногие моллюски сем. *Lymnaeidae* [8]. Для выявления очагов распространения диплостомоза в условиях изменения уровня воды, из литорали озера на спонтанную зараженность личиночными формами

гельминтов были исследованы промежуточные хозяева трематод – лимнеиды *Lymnaea stagnalis* Linnaeus, 1758, *Lymnaea (Radix) auricularia* Linnaeus, 1758, *Lymnaea (Radix) ovata* Draparnaud, 1805 в количестве 124 экз. У 73 экз. моллюсков (58,9 %) обнаружены церкарии диплостом. Это означает, что на оз. Севан существуют стойкие очаги диплостомоза. Один моллюск, зараженный личинками диплостом, в течение суток может выделять до нескольких десятков тысяч церкарий, а за всю жизнь – более 10 млн церкарий [8].

Диплостомы являются самым массовым видом гельминтов рыб оз. Севан. Однако, показатели инвазированности рыб метацеркариями диплостом, отмеченные нами, ниже, по сравнению с данными исследований 1970-х гг., когда ЭИ метацеркариями диплостом у севанского сига и усача составляла 100 %. Автором прослежена динамика зараженности рыб оз. Севан за 20 лет (1970–1989 гг.) [9].

По данным недавних фаунистических исследований зообентоса оз. Севан, в 2017-ом г. было отмечено уменьшение биомассы моллюсков сем. *Lymnaeidae* в озере: *Lymnaea stagnalis* и *Radix auricularia* встречались в малых количествах [10]. При сравнительном анализе состава зообентоса 1970-х гг. [11] и 2017-го г. [10], выявлены изменения его количественных и качественных показателей, в зависимости от характера биотопов. Лимнеиды, являющиеся промежуточными хозяевами диплостом, регистрировались как в 1970-е гг., так и в настоящее время, но их количество значительно уменьшилось. Этим объясняется снижение степени инвазированности рыб метацеркариями диплостом, по сравнению с 1970-ми гг., когда ЭИ была высока [9].

Цестода *Ligula intestinalis*, или лигула обыкновенная – вид ленточных червей из семейства Ремнецов. В оз. Севан лигула впервые отмечалась у храмули и усача до спуска уровня воды озера с невысокой зараженностью [12]. Доминирующим в те годы видом был эндемик озера – севанская форель, невосприимчивая к лигулезу, как и сиг. Поедая инвазированных мелких рыб, они элиминируют лигул из биоценоза, тем самым снижая заражение птиц лигулами [13]. Карась, хотя был привнесен в озеро в 1983г., однако в качестве хозяина *Ligula intestinalis* отмечен нами в озере лишь в 2007 г. [14]. Обнаружение плероцеркоидов лигул в полости тела карасей свидетельствует о переходе

гельминта на нового хозяина. Карась является эврифагом (всеядным), имеет широкий спектр питания [1].

В наших исследованиях лигулы обнаружены у храмуль и карасей. Инвазированность рыб лигулами зависит от наличия первых промежуточных хозяев цестоды – циклопов и диапомусов отр. Веслоногих (Copepoda): *Cyclops strenuus* (Fischer), *Acanthodiptomus denticornis* (Wierzejski), *Acanthocyclops bicuspidatus* (Claus), *Eudiptomus gracilis* (Sars) и др. [13]. По данным фаунистических исследований зоопланктона оз. Севан, наиболее распространенными видами веслоногих рачков являлись следующие: *Acanthodiptomus denticornis*, *Cyclops strenuus*, *Arctodiptomus bacilifer* (Koelbel), *C. vicinus* Uljanin, *Eucyclops serrulatus* (Fischer) и др. [15]. Среди указанных видов потенциальными хозяевами лигул могут служить *C. strenuus* и *A. denticornis*. Вторые промежуточные хозяева лигул –

рыбы (преимущественно карповые). На фазе плероцеркоида у рыб лигула является очень опасным гельминтом, вызывая контактный гельминтоз – лигулез рыб. Плероцеркоиды, паразитирующие в полости тела рыб, – доминантная фаза жизненного цикла паразита, как по продолжительности (до 3-х лет и более), так и по глубине воздействия на хозяина [13]. Имея крупные размеры (могут достигать 120 см в длину, хотя обычно их размеры меньше), вызывают атрофию внутренних органов, бесплодие рыб, при высокой ЭИ часто происходит разрыв полости тела, приводящий к гибели рыб. Сильно инвазированные рыбы погибают, всплывая на поверхность и легко вылавливаясь дефинитивными (окончательными) хозяевами лигул – рыбадыными птицами, основными распространителями возбудителя [13]. Нами нередко наблюдались случаи прободения полости тела рыб плероцеркоидами лигул (рис. 2).



Рисунок 2. Прободение полости тела карася плероцеркоидами *Ligula intestinalis*. Оригинальное фото
Figure 2. Perforation of crucian carp body cavity by plerocercoids *Ligula intestinalis*. Original photograph

Цестода *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 впервые в фауне Армении была зарегистрирована у храмуль оз. Севан в 1997 г. [17; 14]. В наших исследованиях этот вид обнаружен у храмуль и усачей озера. Усач, как хозяин цестоды *Bothriocephalus acheilognathi*, отмечается впервые в Армении. Это означает переход данного вида гельминта к новому хозяину. Паразитируя в кишечнике, цестода оказывает механическое, токсическое, трофическое и инокуляторное действие на организм зараженных рыб. При высокой интенсивности инвазии наблюдается закупорка кишечника цестодами и гибель молоди рыб [2]. Развитие цестоды происходит с участием одного промежуточного хозяина – веслоногих рачков *Cyclops strenuus*, *C. vicinus*, *Mesocyclops crassus* и др. [2]. Потенциальными хозяевами цестоды в озере могут служить рачки *C. strenuus*.

В 2019 г. в Норвегии и Скандинавии впервые был обнаружен инвазивный азиатский вид цестоды *Schyzocotyle (Bothriocephalus) acheilognathi*, идентифицированный как *Schyzocotyle acheilognathi* Yamaguti, 1934; этот вид имеет несколько названий, остальные

названия признаны синонимами (Syn. *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934; *Bothriocephalus opsariichthydis* Yamaguti, 1934; *Bothriocephalus gowkongensis* Yeh, 1955) [18].

Цестода *Diphyllobothrium dendriticum* впервые в фауне Армении обнаружена у севанских сигов в 2002 г. [19]. В 2004 г. ЭИ сигов возросла (17 %), авторы предположили, что на оз. Севан происходит образование природного очага *D. dendriticum*. Цестода *D. dendriticum* обнаружена нами у одной особи сига. Данные об обнаружении природного очага *D. dendriticum* на оз. Севан подтвердились нашими исследованиями. Цикл развития протекает со сменой двух промежуточных хозяев. Первыми служат веслоногие ракообразные: *Cyclops strenuus*, *Acanthodiptomus denticornis*, *Eudiptomus gracilis*, *Megacyclops gigas* Claus и др. Вторые промежуточные (и резервуарные) хозяева – многие виды рыб. Дефинитивные хозяева цестоды – многие виды птиц, в основном чайки [2]. Потенциальные первые промежуточные хозяева в оз. Севан – *C. strenuus* и *A. denticornis*.

Нематода *Rhabdochona macrostoma*, обнаруженная нами в кишечнике храмуль и карасей из притоков озера размножается только в водной среде. ЭИ у храмуль составляет 12,5 %, у карасей ЭИ = 7,5 %, с высокой ИИ (до 36 экз.). По характеру питания храмуля является детрито-бентофагом, взрослая храмуля питается бентосом, из бентосных организмов поедая больше всего личинок поденок и хирономид. Карась является эврифагом [1]. Этим объясняется обнаружение у храмуль и карасей нематоды *Rhabdochona macrostoma*, которая ранее в Армении не регистрировалась. Карась, как хозяин этого вида, в Армении отмечается впервые. Это означает, что данный вид гельминта приспособился к новому хозяину. Впервые в фауне Армении *Rhabdochona macrostoma* была обнаружена и описана нами у храмуль оз. Севан [20].

Промежуточными хозяевами нематоды являются личинки поденок (Ephemeroptera Hyatt et Arms, 1891) из родов *Ephemerella*, Walsh, 1862 и *Heptagenia* Walsh, 1863, более присущие речному бентосному сообществу [21]. В связи с подъемом уровня воды в оз. Севан за последние два десятилетия, видовое разнообразие зообентоса претерпело положительные изменения. Продолжение повышения уровня воды озера привело к процессу восстановления бентофауны, формированию различных биотопов и увеличению количественных показателей зообентоса в литорали озера, в районе затопленных участков, где, в частности, обнаружены и личинки поденок [22]. Так, если в 1991 г. в составе бентоса озера личинки поденок практически не встречались [11], то в 2013-2014 гг. было обнаружено 25 бентосных видов, в т.ч. личинки поденок (Ephemeroptera) [22]. В реках Дзкнагет и Гаварагет бассейна оз. Севан отмечено разнообразие личинок поденок, в т.ч. *Ephemerella ignita* (род *Ephemerella*) [23]. Необходимо также отметить, что по данным фаунистических исследований, в р. Раздан, вытекающей из оз. Севан, обнаружено большое количество поденок рода *Heptagenia* [24].

Metechinorhynchus baeri (Syn. *Echinorhynchus baeri* Kostylew 1928; *E. sevani* Dinnik, 1932; *Metechinorhynchus sevani* Dinnik, 1932) – эндемик оз. Севан, вид акантоцефал (скребней), паразитирующий в кишечнике рыб. *M. baeri* до спуска уровня воды озера являлся массовым паразитом севанской форели (ИИ – до 1500 экз.) и в небольших количествах встречался у сивов, у карповых рыб его не обнаруживали [12]. После падения уровня озера скребень был обнаружен у храмули и усача, а инвазированность сига *M. baeri* в 1970 г. возросла до 73 %, высокий процент зараженности сига означал, что *M. baeri* приспособился к новому хозяину [16]. Автор полагает, что переход скребня к новым неспецифичным хозяевам – карповым рыбам – объясняется резким падением численности окончательного хозяина паразита – форели, и изменением кормовой базы рыб [16], а также изменением спектра питания других видов рыб, являющихся узкоспецифичными в жизненном цикле скребня. В 1996–1997 гг. скребень *M. (Echinorhynchus) baeri* был обнаружен у храмуль [14; 17]. В последующие годы скребня-эндемика не регистрировали [14; 25]. Первыми промежуточными хозяевами этого вида являются представители отр. бокоплавов – гаммарусы *Gammarus pulex* Linnaeus, 1758 и *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1863 [12].

В результате спуска уровня озера, а также интенсивного промысла, произошли количественные изменения окончательных и промежуточных хозяев эндемика. По данным исследований зоопланктона, в связи с понижением уровня озера, численность бокоплавов сократилась в 2–3 раза [26]. Вследствие резкого падения численности гаммарусов – промежуточных хозяев скребня, прервался жизненный цикл ранее массового скребня-эндемика. В результате дальнейшего повышения уровня воды озера, численность гаммарусов возросла: по данным недавних исследований зообентосного сообщества озера, в составе зообентоса отмечено повышение численности гаммарусов *Gammarus lacustris* [22]. Этим, очевидно, объясняется появление скребня-эндемика *M. baeri* вновь.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общая инвазированность рыб гельминтами составляет 27,1 %. В результате проведенных исследований, зарегистрировано 6 видов гельминтов рыб, 2 из которых отмечены у новых хозяев впервые в Армении. Выявлены возбудители опасных контагиозных гельминтозов – лигулеза и диплостомоза, вызывающих гибель рыб. Приводится краткий анализ инвазированности рыб обнаруженными гельминтами. Наиболее высокая инвазированность рыб наблюдается плероцеркоидами цестоды *Ligula intestinalis* и метацеркариями трематоды *Diplostomum* sp. Диплостомы являются самым массовым видом обнаруженных гельминтов рыб оз. Севан, паразитируя в хрусталиках глаз всех видов исследованных рыб.

Видовой состав гельминтов рыб озера сложился, во-первых, из эндемиков – бывших обитателей верховьев рек, послуживших основой образования озера, и, во-вторых, видов, интродуцированных в дальнейшем. Обедненность гельминтофауны рыб озера, как и его ихтиофауны, объясняется изолированным положением озера, а также его сравнительно недавним происхождением [12]. Другой важной причиной явились вышеуказанные негативные изменения экосистемы озера под влиянием антропопрессии.

Переход озера олиготрофного типа в эвтрофный сопровождается уменьшением видового разнообразия паразитов [27]. Процессы, происходящие в гельминтофауне рыб оз. Севан, закономерно отражают этапы трансформации экосистемы озера, в первую очередь, его эвтрофирование. В результате произошло уменьшение видового состава гельминтов рыб.

Паразиты, чьи жизненные циклы протекают при участии реликтовых ракообразных, практически исчезают первыми (скребни), их отсутствие – одна из характерных особенностей озер эвтрофированного типа [27]. Этим объясняется исчезновение скребня-эндемика *Metechinorhynchus baeri* в оз. Севан на протяжении многих лет и появление после дальнейшего повышения уровня озера.

Таким образом, в результате повышения уровня воды озера Севан, произошли количественные и качественные изменения окончательных и промежуточных хозяев гельминтов рыб, а также спектра питания рыб. Как следствие, это привело к восстановлению одних видов гельминтов (эндемика *Metechinorhynchus baeri*), появлению других видов (*Diphyllbothrium dendriticum*), а также к смене окончательных хозяев гельминтов (*Rhabdochona macrostoma* и *Schyzocotyle acheilognathi*).

Исследования гельминтофауны рыб озера Севан актуальны. Большая часть видов гельминтов имеет хозяйственное значение. Некоторые виды гельминтов причиняют огромный вред жизненной форме рыб и вызывают их гибель, нанося большой ущерб рыбному хозяйству республики.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Габриелян Б.К. Рыбы озера Севан. Ереван: Гитутюн, 2010. 252 с.
2. Васильков Г.В. Паразитарные болезни рыб и санитарная оценка рыбной продукции. Москва: ВНИРО, 1999. 191 с.
3. Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда: некоторые вопросы паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Ленинград: ЛГУ, 1958. С. 9–55.
4. MacKenzi K., Williams H.H., Williams B., McVicar A.H., Siddall R. Parasites as indicators of water quality and the potential use of helminth transmission in marine pollution studies // *Advances in Parasitology*. 1995. Т. 35. С. 86–144.
5. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Ленинград: Наука, 1985. 121 с.
6. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Ленинград: Наука, 1987. Т. 3. 583 с.
7. Акрамовский Н.Н. Моллюски. Фауна Армянской ССР. Ереван: Акад. наук Арм. ССР, 1976. 267 с.
8. Шигин А.А. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. Москва: Наука, 1986. 256 с.
9. Вартанян Л.К. Паразитофауна рыб озера Севан и некоторых других водоемов и водотоков Армении // Автореф. канд. дисс., Ереван. 1993. 22 с.
10. Jenderedjian K., Hakobyan S., Demyan M. The Impact of Trophic Status and Climate Change on the Benthic Community in Lake Sevan, Armenia. *Caucasus Mountain Forum* 2019, Ankara, 30 October–1 November, 2019 // *Ankara University Journal of Environmental Sciences*. 2019. Т. 7. N 2. С. 43–62.
11. Jenderedjian K., Hakobyan S., Stepanian M. Trends in benthic macroinvertebrate community biomass and energy budgets in Lake Sevan, 1928–2004 // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2012. С. 6647–6671.
12. Динник Ю.А. Паразитические черви рыб оз. Севан // Тр. Севанской озерной станции. 1933. Т. 4. Вып. 1–2. С. 105–132.
13. Дубинина М.Н. Ремнецы Cestoda: Ligulidae фауны СССР. Москва – Ленинград: Наука, 1966. 262 с.
14. Воропаева Е.Л., Толстенков О.О., Оганесян Р.Л. Современное состояние паразитофауны рыб оз. Севан // *Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по обследованию озера Севан, Армения (2005–2009 гг.)*. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 290–306.
15. Крылов А.В., Айрапетян А.О., Никогосян А.А., Болотов С.Э. Видовое богатство зоопланктона озера Севан // *Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды*. Ярославль: Филигрань, 2016. С. 109–113.
16. Григорян Д. А. Изменение паразитофауны рыб озера Севан в разные годы (до и после спауса озера) // *Биологический журнал Армении*. 1980. Т. 33. Вып. 3. С. 300–306.
17. Оганесян Р.Л. О гельминтофауне карповых рыб озера Севан // *Материалы Республиканской научной конференции по зоологии*, Ереван, 14–15 мая, 1998. С. 87–88.
18. Hansen N., Alarcón M. First record of the Asian fish tapeworm *Schyzocotyle (Bothriocephalus) acheilognathi* (Yamaguti, 1934) in Scandinavia // *BiolInvasions Records*. 2019. Т. 8. Вып. 2. С. 437–441.
19. Рубенян Т.Г., Протасова Е.Н. Первая регистрация плероцеркоидов *Diphyllbothrium dendriticum* (Diphyllbothriidae, Cestoda) у севанского сига *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) // *Зоологический журнал*. 2007. Т. 86. N 3. С. 377–378.
20. Оганесян Р.Л., Рухкян М.Я. Обнаружение *Rhabdochona macrostoma* (Nematoda: Rhabdochoniidae) у севанской храмули // *Биологический журнал Армении*. 2013. Т. 65. N 1. С. 116–119.
21. Moravec F. Reconstruction of the Nematode Genus *Rhabdochona* Railliet, 1916 with a Review of the Species Parasitic in Fishes of Europe and Asia. Prague: Academy. 1975. N 8. 104 p.
22. Акопян С.А. Макрозообентос литоральной зоны и затопленных участков побережья озера Севан // *Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды*. Ярославль: Филигрань, 2016. С. 164–172.
23. Մանուկյան Վ.Լ., Հակոբյան Ս.Յ., Դավթաբյան Մ.Ռ., Բոշյան Տ.Վ. Ձկնազետ և Գավառազետ գետերի Էկոլոգիական վիճակի գնահատումը ըստ մակրոզոոբենտի ցուցանիշների // *Հայաստանի կենսաբանական հանդես*. 2012. Յ. 64. N 2. Էջ 6–9.
24. Asatryan V.L., Dallakyan M.R. The changes of ecological status of the Hrazdan River under the impact of Aghbyurak Dam // *Материалы Международной научной конференции «Закономерности формирования и воздействия морских, атмосферных опасных явлений и катастроф на прибрежную зону РФ в условиях глобальных климатических и индустриальных вызовов»*, Ростов-на-Дону, 13–23 июня, 2019. С. 257–260.
25. Оганесян Р.Л., Рухкян М.Я. 2012. Экологические особенности паразитофауны рыб озера Севан // *Материалы VI Всероссийской Международной научной конференции «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран»*. Владикавказ, 3–6 мая, 2012. Вып. 6. С. 77–82.
26. Мешкова Т.М. Закономерности развития зоопланктона в озере Севан (в связи с понижением уровня озера). Ереван: АН Арм. ССР, 1975. 248 с.
27. Румянцев Е.А. Основы паразитологии: учебное пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2012. 138 с.

REFERENCES

1. Gabrielyan B.K. *Ryby ozera Sevan* [Fishes of Lake Sevan]. Yerevan, Gitutyun Publ., 2010, 252 p. (In Russian)
2. Vasilkov G.V. 1999. *Parazitarnyye bolezni ryb i sanitarnaya otsenka rybnoy produktsii* [Parasitic diseases of fishes and sanitary estimate of fish production]. Moscow, VNIRO Publ., 1999, 191 p. (In Russian)
3. Dogel V.A. *Parazitofauna i okruzhayushchaya sreda: nekotoryye voprosy parazitov presnovodnykh ryb* [Parasite fauna and environment: some issues of freshwater fish parasites]. In: *Osnovnyye problemy parazitologii ryb* [The basic problems of parasitology of fish]. Leningrad, LSU Publ., 1958, pp. 9–55. (In Russian)
4. MacKenzi K., Williams H.H., Williams B., McVicar A.H., Siddall R. Parasites as indicators of water quality and the potential use of helminth transmission in marine pollution studies. *Advances in Parasitology*. 1995, vol. 35, pp. 86–144.
5. Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. *Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu* [Parasites of fish. Study guide]. Leningrad, Nauka Publ., 1985, 123 p. (In Russian)
6. *Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. Paraziticheskie mnogokletochnye (Vtoraya chast')* [Identifier of parasites of freshwater fish fauna of the USSR. Parasitic multicellular (Second part)]. Leningrad, Nauka Publ., 1987, vol. 3, 583 p. (In Russian)
7. Akramovskiy N.N. *Molluski. Fauna Armianskoi SSR* [Mollusks. Fauna of the Armenian SSR]. Yerevan, AS ASSR Publ., 1976, 267 p. (In Russian)
8. Shigin A.A. *Trematody fauny SSSR. Rod Diplostomum. Metacerkarii* [Trematodes of the fauna of the USSR. Genus Diplostomum. Metacercariae]. Moscow, Nauka Publ., 1986, 253 p. (In Russian)
9. Vartanyan L.K. *Parazitofauna ryb ozera Sevan i nekotorykh drugikh vodoyemov i vodotokov Armenii*. [Parasitic fauna of fishes of

- Lake Sevan and some other reservoirs and streams of Armenia]. Abstract of PhD thesis. Yerevan, 1993, 22 p. (In Russian)
10. Jenderedjian K., Hakobyan S., Demyan M. The Impact of Trophic Status and Climate Change on the Benthic Community in Lake Sevan, Armenia. *Caucasus Mountain Forum 2019, Ankara, 30 October–1 November, 2019*. [Ankara University Journal of Environmental Sciences], 2019, vol. 7, no. 2, pp. 43–62.
 11. Jenderedjian K., Hakobyan S., Stepanian M. Trends in benthic macroinvertebrate community biomass and energy budgets in Lake Sevan, 1928–2004. [Environmental Monitoring and Assessment]. 2012, pp. 6647–6671.
 12. Dinnik Yu.A. [Parasitic worms of fishes of Lake Sevan]. In: *Trudy Sevanskoj ozernoi stantsii* [Proceedings of the Sevan Lake Station]. 1933, vol. 4, iss. 1–2, pp. 105–132. (In Russian)
 13. Dubinina M.N. *Remnety Cestoda: Ligulidae fauny SSSR* [Remnety Cestoda: Ligulidae fauna of the USSR]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1966, 262 p. (In Russian)
 14. Voropaeva E.L., Tolstenkov O.O., Hovhannisyan R.L. *Sovremennoye sostoyaniye parazitofauny ryb ozera Sevan* [The current state of the fish parasitofauna of Lake Sevan]. In: *Ekologiya ozera Sevan v period povysheniya ego urovnya. Rezul'taty issledovaniy Rossijsko-Armyanskoi biologicheskoi ekspeditsii po obsledovaniyu ozera Sevan, Armeniya (2005-2009 gg.)* [Ecology of Lake Sevan during the period of its level rise. The results of the research of the Russian-Armenian biological expedition to survey Lake Sevan, Armenia (2005-2009)]. Makhachkala, Nauka DNTS Publ., 2010, pp. 290–306. (In Russian)
 15. Krylov A.V., Hayrapetyan A.H., Nikoghosyan A.A., Bolotov S. E. [The species richness of zooplankton of Lake Sevan]. In: *Ozero Sevan. Ekologicheskoye sostoyaniye v period izmeneniya urovnya vody* [Lake Sevan. Ecological state during the period of water level change]. Yaroslavl, Filigree Publ., 2016, pp. 109–113. (In Russian)
 16. Grigorian D.A. The change of fish parasitofauna in Lake Sevan in different years (before and after the abatement of water level of the lake). *Biologicheskii zhurnal Armenii* [Biological Journal of Armenia]. 1980, vol. 33, no. 3, pp. 300–306. (In Russian)
 17. Hovhannisyan R.L. O gel'mintofaune karpovykh ryb ozera Sevan [On the helminth fauna of cyprinids of Lake Sevan]. *Materialy Respublikanskoi nauchnoi konferentsii po zoologii, Erevan, 14–15 maya 1998* [Proceedings of the Republican Scientific Conference on Zoology, Yerevan, 14–15 May 1998]. Yerevan, 1998, pp. 87–88. (In Russian)
 18. Hansen H., Alarcón M. First record of the Asian fish tapeworm *Schyzocotyle (Bothriocephalus) acheilognathi* (Yamaguti, 1934) in Scandinavia. *BiolInvasions Records*. 2019, vol. 8, iss. 2, pp. 437–441.
 19. Rubenyan T.G., Protasova E.N. First registration of plerocercoids *Diphyllobothrium dendriticum* (Diphyllobothriidae, Cestoda) at the sevan whitefish *Coregonus lavaretus* (Coregonidae). *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2007, vol. 86, no. 3, pp. 377–378. (In Russian)
 20. Hovhannisyan R. L., Rukhkyan M. Ya. Detection of *Rhabdochona macrostoma* (Nematoda: Rhabdochonidae) at the Sevan khramulya. *Biologicheskii zhurnal Armenii* [Biological Journal of Armenia]. 2013, vol. 65, no. 1, pp. 116–119. (In Russian)
 21. Moravec F. Reconstruction of the Nematode Genus *Rhabdochona* Railliet, 1916 with a Review of the Species Parasitic in Fishes of Europe and Asia. Prague, Academy Publ., 1975, no. 8, 104 p.
 22. Hakobyan S.H. [Macrozoobenthos of the littoral zone and flooded areas of the coast of Lake Sevan]. In: *Ozero Sevan. Ekologicheskoye sostoyaniye v period izmeneniya urovnya vody* [Lake Sevan. Ecological state during the period of water level changes]. Yaroslavl, Filigree Publ., 2016, pp. 164–172. (In Russian)
 23. Asatryan V.L., Hakobyan S.H., Dallakyan M.R., Bosyan T.V. Evaluation of the ecological condition of the Dznaget and Gavaraget rivers according to macrozoobenthos indicators. *Hayastani kensabanakan handes* [Biological Journal of Armenia]. 2012, vol. 64, no. 1, pp. 6–9. (In Armenian)
 24. Asatryan V. L., Dallakyan M. R. The changes of ecological status of the Hrazdan River under the impact of Aghbyurak Dam. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii «Zakonomernosti formirovaniya i vozdeistviya morskikh, atmosferykh opasnykh yavlenii i katastrof na pribrezhnuyu zonu RF v usloviyakh global'nykh klimaticheskikh i industrial'nykh vyzovov»*, Rostov-na-Donu, 13–23 iyunya 2019 [Proceedings of International Scientific Conference “Regularities of Formation and Impact of Marine, Atmospheric Hazardous Phenomena and Catastrophes on the Coastal Zone of the Russian Federation under the Conditions of Global Climate and Industrial Challenges”. Rostov-on-Don, 13–23 June 2019]. Rostov-on-Don, 2019, pp. 257–260.
 25. Hovhannisyan R.L., Rukhkyan M.Ya. 2012. *Ekologicheskie osobennosti parazitofauny ryb ozera Sevan* [Ecological features of the parasitic fauna of fishes of the Lake Sevan]. *Materialy VI Vserossiyskoi Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii «Aktual'nye problemy ekologii i sokhraneniya bioraznoobraziya Rossii i sopredel'nykh stran»*. Vladikavkaz, 3–6 maya 2012. [Proceedings of the VI All-Russian International Scientific Conference “Actual problems of ecology and conservation of biodiversity in Russia and adjacent countries”. Vladikavkaz, 3–6 May 2012]. Vladikavkaz, 2012, iss. 6, pp. 77–82. (In Russian)
 26. Meshkova T.M. *Zakonomernosti razvitiya zooplanktona v ozere Sevan (v svyazi s ponizheniyem urovnya ozera)* [Patterns of zooplankton development in Lake Sevan (due to lowering of the lake level)]. Yerevan, AS ASSR Publ., 1975, 248 p. (In Russian)
 27. Rumyantsev E.A. *Osnovy parazitologii: uchebnoe posobie* [Fundamentals of parasitology: study guide]. Petrozavodsk, PetrSU Publ., 2012, 138 p. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Рузанна Л. Оганесян проводила сбор, камеральную обработку и определение гельминтологического материала. Мартин Я. Рухкян проводил сбор и определение иктологического материала. Лаура Д. Арутюнова, Мадина З. Магомедова, Патимат Д. Магомедова проводили определение собранного малакофаунистического материала. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Ruzanna L. Hovhannisyan carried out the collection, cameral processing and determination of the helminthological material. Martin Ya. Rukhkyan carried out the collection and determination of the ichthyological material. Laura D. Harutyunova, Madina Z. Magomedova and Patimat D. Magomedova carried out the determination of the collected malacofaunistic material. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Рузанна Л. Оганесян / Ruzanna L. Hovhannisyan <https://orcid.org/0000-0003-4277-7785>

Мартин Я. Рухкян / Martin Ya. Rukhkyan <https://orcid.org/0000-0002-9559-9719>

Лаура Д. Арутюнова / Laura D. Harutyunova <http://orcid.org/0000-0001-7814-6577>

Мадина З. Магомедова / Madina Z. Magomedova <http://orcid.org/0000-0001-8425-1664>

Патимат Д. Магомедова / Patimat D. Magomedova <http://orcid.org/0000-0001-6072-1094>