

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Институт биологии южных морей
имени А.О. Ковалевского РАН»

На правах рукописи

Завьялов Андрей Вениаминович

**ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЫ
НЕМАТОДЫ *HYSTEROPTHYLACIUM ADUNCUM* (RUDOLPHI, 1802)
В ЧЁРНОМ МОРЕ**

03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель -
Руднева Ирина Ивановна
доктор биологических наук, профессор

Севастополь – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ И НЕМАТОДЕ <i>HYSTEROPTHYLACIUM ADUNCUM</i> , КАК ОБЪЕКТЕ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ИХ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ В УСЛОВИЯХ ЧЁРНОГО МОРЯ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ).....	11
1.1. Типы и особенности взаимодействия паразитических организмов в биоценозе.....	11
1.2. Ареал, особенности биологии, экологии и жизненного цикла нематоды <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) в Чёрном море.....	21
1.3. Физико-географические особенности Чёрного моря как среды обитания хозяев нематоды <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud,1802).....	31
1.4. Особенности молекулярных взаимодействий между паразитами и их хозяевами	36
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	44
2.1. Материалы исследования.....	44
2.2. Методы исследования.....	47
ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА НЕМАТОДЫ <i>HYSTEROPTHYLACIUM ADUNCUM</i> , КАК ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПАРАЗИТА СО СРЕДОЙ ЕГО ОБИТАНИЯ.....	54
ГЛАВА 4. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КЛЮЧЕВЫХ СОЧЛЕНОВ В ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЕ НЕМАТОДЫ <i>HYSTEROPTHYLACIUM ADUNCUM</i> В ЧЁРНОМ МОРЕ.....	61
4.1. Сезонные, межгодовые и региональные собенности взаимодействия популяции шпрота и гемипопуляции личинок <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) в Чёрном море.....	61
4.2. Сезонные, межгодовые и региональные собенности взаимодействия популяции мерланга и гемипопуляций личинок, взрослых нематод <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) в Чёрном море.....	75

4.3. Межгодовые особенности взаимодействия популяции ставриды северного стада и гемипопуляции личинок нематоды <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) у юго–западного побережья Крыма.....	86
4.4. Межгодовые особенности взаимодействия популяции камбалы-калкан и гемипопуляции взрослых нематод <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) у юго–западного побережья Крым.....	92
ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ БИОХИМИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ОРГАНИЗМА ХОЗЯИНА И ПАРАЗИТА В ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЕ <i>HYSTERTHYLACIUM ADUNCUM</i> В ЧЁРНОМ МОРЕ.....	100
5.1. Влияние личинок <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) на активность антиоксидантных ферментов тканей черноморского шпрота.....	100
5.2. Влияние личинок и взрослых <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) на активность антиоксидантных ферментов крови черноморского мерланг.....	102
ГЛАВА 6. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ.....	106
6.1. Особенности реализации жизненного цикла <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) в разных географических регионах Мирового океана.....	106
6.2. Факторы, влияющие на заражённость хозяев нематодой <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) в Чёрном море.....	108
6.3. Особенности биохимического взаимодействия организма паразита и его хозяина, как среды обитания первого порядка.....	121
6.4. Глобальные климатические изменения, повлиявших на состояние водных экосистем.....	122
6.5. Особенности саморегуляции паразитарной системы на молекулярном уровне.....	123
6.6. Структурно-функциональная организация паразитарной системы нематоды <i>Hysterothylacium. aduncum</i> (Rud, 1802) в Чёрном море.....	125
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	152
ВЫВОДЫ.....	154
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	156
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	157

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Изучение механизмов взаимодействия и экологических адаптаций в системе «паразит-хозяин» является одной из ключевых фундаментальных проблем современной гидробиологии. Преобразование местообитаний в связи с глобальными климатическими процессами, происходящими в биосфере, и антропогенной активностью приводит к перестройке отношений, сложившихся в экосистемах в процессе эволюции, в том числе к изменению биоразнообразия и численности видов [139, 140, 168; 113]. Эти процессы в значительной степени затрагивают гидробионтов и их паразитов, существенно влияют на жизненный цикл (ЖЦ) последних, их места обитания, локализацию в традиционных хозяевах, паразито-хозяинные отношения и, в конечном итоге, на роль и значение в сообществах и экосистемах [100]. Исследование обозначенных проблем имеет прикладное значение, так как позволяет оценить влияние паразитов на устойчивость различных видов рыб, в том числе промысловых, к действию неблагоприятных факторов, прогнозировать возможные изменения их популяций, разработать мероприятия по сохранению биоразнообразия и рационального использования биоресурсов.

Степень разработанности темы исследований. Черноморская экосистема в силу ряда причин находится под усиливающимся антропогенным прессингом. Это находит своё отражение на состоянии многих черноморских сообществ. Зачастую исследователям не хватает информативных индикаторов (в том числе и биологических) для предварительных прогнозов негативных трансформаций экосистем. Такими индикаторами могут служить паразиты-генералисты, исследования которых позволяют определить роль рыб-хозяев в экосистеме, пищевые отношения и их изменения, взаимодействие с другими членами сообществ, сезонные миграции и влияние на эти процессы природных и антропогенных факторов. Несмотря на то, что подобные виды изучены в фаунистическом плане, в вопросах популяционных и ценологических исследований остаётся немало белых пятен.

Hysterothylacium aduncum (Rudolphi, 1802) является типичным представителем семейства анизакидных нематод. Виды данного семейства известны как опасные паразиты человека, домашних животных и гидробионтов. В силу своей высокой экологической пластичности и широкой специфичности паразит поражает большое количество видов рыб, ластоногих, китообразных, моллюсков и ракообразных в акватории Мирового океана (МО). На аквакультурных фермах является переносчиком бактериальной инфекции, что приводит к серьёзным экономическим потерям [166, 192]. Известны случаи анизакидоза у человека, вызывающие аллергические реакции [190]. *H. aduncum* широко распространён и легко доступен для изучения.

Паразитарная система (ПС) *H. aduncum* является неотъемлемой частью многих водных биоценозов Чёрного моря (ЧМ). Однако несмотря на то, что этот вид исследуют последние двести лет, остаётся ряд до конца не изученных вопросов, касающихся систематики паразита, его патогенеза, онтогенеза, цикла развития и особенностей паразито-хозяйинных отношений на различных уровнях биологической организации в разных регионах планеты, а также его роли и значения в водных сообществах. Это касается не только организменного уровня, но и популяционного и надпопуляционного, охватывающих всё многообразие ценологических связей ПС *H. aduncum* в акватории ЧМ.

Цель и задачи исследования: Изучить особенности взаимодействия основных компонентов (сочленов) паразитарной системы нематоды *H. aduncum* в Чёрном море на разных уровнях биологической организации.

Для её достижения были поставлены следующие **задачи:**

1. Изучить особенности раннего онтогенетического развития и жизненного цикла черноморской нематоды *H. aduncum* *in vivo* и *in vitro*.
2. Изучить сезонную и межгодовую динамику заражённости доминирующих возрастных групп черноморского шпрота - *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) во второй морфофункциональной фазе паразитарной системы из локальных группировок шпрота разных промысловых районах у крымского побережья.

3. Установить особенности заражённости нематодой основных массовых промежуточных и окончательных хозяев, как ключевых соактантов паразитарной системы *H. aduncum* – ставриды - *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868), мерланга - *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758) и камбалы-калкана - *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) в третьей морфо-функциональной фазе паразитарной системы у побережья Крыма.

4. Изучить влияние заражённости нематодами на состояние антиоксидантной ферментной системы тканей рыб – хозяев паразита.

5. Охарактеризовать структурно-функциональные особенности паразитарной системы нематоды в прибрежных биоценозах шельфа Крымского полуострова.

Научная новизна. Впервые изучены пространственно-временные особенности организации ПС нематоды *H. aduncum*, её популяционная структура, взаимодействие её основных компонентов на различных уровнях биологической организации, а также биотические, абиотические и антропогенные факторы, определяющие это взаимодействие.

Впервые исследован процесс раннего онтогенеза личинок нематод в организме черноморских видов копепод в экспериментальных условиях. Прослежены возможные пути заражения нематодами личинок рыб на примере камбалы-калкан. Экспериментальным путём доказано, что черноморский вселенец – копепода *Acartia tonsa* (Dana, 1849) выполняет функцию первого промежуточного хозяина черноморской нематоды *H. aduncum* в условиях прибрежных экосистем Крыма и играет важную роль в реализации ЖЦ паразита в ЧМ.

Выявлены особенности динамики заражённости черноморского шпрота нематодой *H. aduncum* в периоды нагула и нереста, в разные годы и в разных районах в зависимости от структуры популяции вида. Определены закономерности формирования уровня заражённости *H. aduncum* основных массовых хозяев (шпрота, ставриды, мерланга и камбалы-калкана) у побережья Крыма.

Изучены характер и интенсивность ответной реакции антиоксидантной системы тканей рыб-хозяев на внедрение паразита.

Методы исследования. В работе использован метод неполного паразитологического вскрытия рыб для определения и идентификации нематоды, показателей зараженности рыб [21], ихтиологические методы проведения биологического анализа рыб [120], экологические методы выявления зависимости сезонной, межгодовой динамики заражённости от возрастной структуры популяции и особенности района обитания хозяев паразита. Применена новая методология, основанная на морфофункциональном анализе структуры ПС [51, 52, 100, 101], новые методические разработки критериев формирования ПС из комплекса взаимодействующих подсистем [55], биохимические методы определения активности антиоксидантных ферментов в тканях рыб-хозяев паразита [90, 111, 121, 179], статистические методы для обработки результатов исследований [87].

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Ранние этапы эмбриогенеза в яйце *H. aduncum* происходят ассинхронно как в организме первого промежуточного хозяина, так и в морской воде. Личинки нематоды, вышедшие из копепод, не развиваются, а выполняют расселительную функцию.

2. Колебания величины инвазии рыб-хозяев паразита зависят от возрастной структуры популяции, смены объектов питания, сезонных миграций, деятельности вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi*, а также интенсивности промысла.

3. Внедрение паразита в организм хозяина стимулирует ответную реакцию неспецифической антиоксидантной системы хозяев, которая может быть токсической и адаптивной.

4. Паразитарная система нематоды *H. aduncum* в Чёрном море имеет сложную экологически обусловленную иерархическую структуру, включающую в себя несколько подсистем и зависящую от динамики взаимодействия частей гемипопуляции паразита с метаксенными и параксенными популяционными

комплексами хозяев разного структурного уровня и всего многообразия биотических, абиотических и антропогенных факторов в данной экосистеме.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов диссертационной работы обеспечивается тщательным планированием проведения экспериментов и применением адекватных современных методов исследования. Научные результаты и выводы, сформулированные в работе, подкреплены убедительными фактическими данными. Анализ и интерпретация полученных результатов проведены с использованием современных методов обработки информации и статистического анализа.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные в работе данные дополнили представления о ЖЦ нематоды, что важно для понимания процессов онтогенеза у низших беспозвоночных, в том числе паразитических организмов. Расширено понимание морфофункционального подхода при анализе морских инвазионных ПС. Результаты исследований организации ПС нематоды и ее хозяев представляют интерес для теории эволюции, так как раскрывают некоторые механизмы формирования отношений паразит-хозяин и различные типы адаптаций двух организмов, существующих совместно. Полученная информация имеет значение для разработки теории и принципов мониторинга водных объектов, выявления дополнительных критериев оценки экологического состояния морской среды.

На популяционном и надпопуляционном уровнях обобщены последние теоретические разработки в области методологии анализа ПС и апробированы на примере ПС гельминта-генералиста в конкретных экологических условиях ЧМ. В частности, впервые проанализированна структура и динамика функционирования морской инвазионной ПС нематоды *H. aduncum* в условиях гидробиоценозов крымского побережья в плоскости двух аспектов морфофункционального подхода: анализ мета - и параструктуры.

Полученные результаты зараженности массовых промысловых видов рыб в различных районах шельфа Крымского полуострова представляют несомненный интерес для планирования промысла и организации природоохранных

мероприятий, для оценки качества морепродуктов, которые используются в пище человека. Данные по межгодовой динамике зараженности ключевых промысловых видов рыб могут быть использованы для составления долгосрочных прогнозов их зараженности с учетом факторов, на нее влияющих. Данные об особенностях раннего онтогенетического развития нематоды могут быть использованы в разработке профилактических мер по преодолению экономических потерь на рыбоводческих фермах, связанных с бактериальной инфекцией, переносимой эндопаразитами, в частности, нематодами и их личинками.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием. С позиций современных методик исследования ПС впервые описана оригинальная концептуальная модель ПС гельминта-генералиста в определённых биоценозах ЧМ. Выполнена статистическая обработка и проведен анализ полученных результатов.

Апробация результатов диссертации. Основные положения диссертации доложены и обсуждены на Конференции молодых ученых «Понт Эвксинский» IV, V (Севастополь, 2005), на Международной научной конференции, посвящённой 135-летию Института биологии южных морей (Севастополь, 2006), на научной конференции «Заповедники Крыма» (Симферополь, 2007), на III Всероссийской конференции по водной токсикологии «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» и конференции по гидроэкологии «Критерии оценки качества вод и методы нормирования антропогенных нагрузок», школе-семинаре «Современные методы исследования и оценки качества вод, состояния водных организмов и экосистем в условиях антропогенной нагрузки» (Борок, 2008), на Международной научной конференции «Сучасні проблеми біології, екології та хімії» (Запорожье, 2009), на III международной конференции – школе «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2010), на Международном научно-техническом семинаре «Системы контроля окружающей среды 2010» (Севастополь, 2010), на Международной научно-практической конференции

«Экологические проблемы Черного моря» (Одесса, 2010), на VII Международной конференции «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы азово–черноморского региона» (Керчь, 2012), на XIV международной научно-практической экологической конференции «Экологические и эволюционные механизмы структурно функционального гомеостаза живых систем» (Белгород 2016), на III Всероссийской конференции с международным участием 110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (Санкт-Петербург, 2016).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 35 научных работ, из них 5 в специальных научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ и ВАК Украины (вышедших из печати до января 2015 г.).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов, шести глав результатов исследований и их обсуждения, заключения, выводов и списка литературы, включающего 192 источника. Работа изложена на 177 страницах, содержит 18 таблиц, 36 рисунков.

Благодарности. Автор выражает особую благодарность научному руководителю д. б. н., профессору И. И. Рудневой за помощь и консультации при постановке цели и задач исследований, обсуждении полученных результатов.

Автор считает своим приятным долгом выразить признательность д. б. н., профессору А. В. Гаевской, д. б. н., профессору М. В. Юрахно, профессору, д. б. н. Г. Е. Шульману, профессору, д. б. н., Л. С. Овен, д. б. н. А. И. Грановичу, к. б. н. Л. П. Салеховой, к. б. н. Н. Ф. Шевченко, к. б. н. Н. Н. Найдёновой, к. б. н. С. А. Царину, к. б. н. В. М. Юрахно, сотруднику Атлант НИРО Ч. М. Нигматуллину за консультации, к. б. н. Н. С. Кузьминовой и к. б. н. Е. Н. Скуратовской за помощь в осуществлении биохимических, к. б. н. А. Н. Ханайченко, к. б. н. В. Е. Гиригосову за помощь в обеспечении материалом и проведении эксперимента, к. б. н. Ю. А. Загородней за консультации по особенностям кормового планктона у побережья Крыма. Команде МРТК «Надежда» под руководством капитана В. К. Ложкина, рыбакам колхоза «Путь Ильича»,

ГЛАВА 1 СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ И НЕМАТОДЕ *HYSTEROPTHYLACIUM ADUNCUM*, КАК ОБЪЕКТЕ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ИХ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ В УСЛОВИЯХ ЧЁРНОГО МОРЯ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1 Типы и особенности взаимодействия паразитических организмов в биоценозе

Основу экологических особенностей черноморской экосистемы являются собой взаимодействия организмов и отношения, в которые они вступают друг с другом в определённом биотопе, которые определяют основные условия жизни видов в сообществе. Качественный состав биоценоза – это видовая принадлежность входящих в него популяций. Количественный состав – абсолютная и относительная численность популяций. Возможность существования популяций в биоценозе определяется: физико-химическим режимом биотопа и взаимодействием организмов – членов биоценоза [10]. Взаимодействия могут быть как между членами одной популяции, так и межвидовыми.

В современной литературе общепринята классификация межвидовых биотических отношений (взаимодействий) не по механизмам взаимодействия, а по результатам [107] – нейтрализм, аменсализм, комменсализм, конкуренция, жертва – эксплуататор, мутуализм. Отношения типа: хищник–жертва и паразит–хозяин, в биоценозе влияющие на численность и благополучие обеих или одной из пары популяций, называются биоценологической связью [9, 11, 12]. Две или множество таких популяций, объединённых системой таких связей, образуют биоценологическую систему. В случае, когда речь идёт о взаимодействии паразит–хозяин, мы говорим о коактивирующей группе или о ПС, в основе которой лежит паразитизм.

Паразитология как наука существует 200 лет и за это время не раз менялись приоритеты и направления исследований в этой области, что обусловлено

прикладными аспектами. В последнее время актуальны вопросы, связанные с эпизоотологическими процессами. Поэтому в начале–середине 20 века исследователи придавали огромное значение взаимодействию в системе особь хозяина - особь паразита [56]. Хозяин и вселившийся в него паразит не простая комбинация двух организмов, а целая система. В процессе эволюции эта система приобретает определённую устойчивость. Так сформировался организменный уровень паразито-хозяинных отношений, связанный с изучением морфологии, биологии, физиологии и биохимии паразитов. Но в природе каждый вид организмов – это не изолированные особи, а популяции. Ещё в 1883 г. М. Брауном была сформулирована идея – наряду с гидробионтами и другими организмами паразиты представляют собой «своеобразную» экологическую группу. Паразитологам понадобилось несколько десятилетий, чтобы эти идеи были приняты [55].

В начале 20 века огромное внимание уделялось эпидемиологии. При изучении экологии переносчиков гематофагов, которые являются паразитами, В. Н. Беклемишев уделял основное внимание структуре популяции и динамике её изменения. Его главная заслуга в том, что он впервые сформулировал основы популяционных исследований и первый высказал мнение об ошибочном мнении паразитологов о том, что их наука является самостоятельной дисциплиной на грани биологии и медицины, а не всего лишь отраслью биоценологии [10]. По его мнению, паразитизм – это явление биоценологического масштаба, а паразито-хозяинные взаимодействия – одна из форм ценотических отношений, складывающихся между организмами, составляющими конкретный биоценоз. Популяция паразита и популяция его хозяина вступают в определённые отношения. Так формируется популяционный уровень взаимодействия. Характер связи паразита и хозяина становится очень тесным и включает в себя исключительно комплекс топических и трофических взаимодействий, позволяющий определить организм хозяина как среду обитания для особи / особей паразита [109]. На популяционном уровне такие отношения реализуются в виде устойчивого функционирования комплекса из многих популяционных

систем. В состав такого комплекса входят популяционная система паразита и связанные с ней комплексы популяций хозяев. Эти комплексы, объединённые устойчивыми биоценотическими связями, называются паразитарными системами [10 - 12].

Конкретизируем особенности взаимодействия паразитов и их хозяев по мере перехода на следующий уровень анализа в системе паразит–хозяин. Например, на организменном уровне паразитизм проявляет системные свойства у пары взаимодействующих организмов – паразита и хозяина. На этом уровне анализируются метаболические, биохимические и генетические взаимодействия [12, 55, 56], которые формируют традиционную (консервативно–фаунистическую) систему паразит–хозяин. Особь паразита и особь хозяина – основные элементы этой системы. Но на организменном уровне невозможно анализировать вопросы воспроизводства, расселения и особенности инвазионных стадий паразита. Эти вопросы рассматриваются в формате группы (популяции). Система, состоящая из популяции (части популяции) паразита и популяции хозяина, формирует новый объект исследования с определёнными системными признаками, о чём свидетельствуют многочисленные данные о воздействии паразита (популяция) на популяцию его хозяина [51, 52]. При этом типе взаимодействия чётко проявляются три аспекта взаимодействия. Во-первых, заражение паразитом одной особи хозяина, когда в одном организме хозяина присутствует группа особей гельминтов одного вида. Такая группа паразитов именуется как «локальная гемипопуляция» [51]. В этом случае гемипопуляция – малая часть всей популяции паразита, а организм хозяина – внешняя среда первого порядка [109]. В канве второго аспекта анализируются динамика популяции хозяина в связи с воздействием на неё популяции паразита, и это воздействие определённого вида паразита рассматривается как действие специфического экологического фактора. Под действием паразита изменяются такие свойства как смертность, рождаемость, способность к репродукции, пространственная и генотипическая структура; в канве третьего аспекта анализируется динамика популяции паразита в зависимости от динамики

популяционных характеристик хозяина/хозяев. То есть рассматриваются особенности влияния на популяцию паразита внешней среды второго порядка (внешней среды для хозяина) [109]. Эти изменения и есть показатели популяционного уровня взаимодействия [51, 52]. На данном уровне важно остановиться на такой особенности взаимодействия в системе паразит - хозяин, как «фазность», определяемой схемой ЖЦ паразита, что характерно для любых популяционных систем. Организм, обладающий простым ЖЦ, проходит в своём онтогенезе несколько стадий развития (фаз). Каждая фаза – это стадия онтогенетического развития паразита, обладающая морфофизиологической обособленностью. Они связаны с быстрыми морфологическими превращениями (выход личинок из оболочки и последующий метаморфоз личинок). Это значит, что в популяции одновременно или последовательно будут присутствовать различные популяционные группировки одного вида гельминта с определённой морфофизиологической составляющей. Чем сильнее различаются по морфологическим признакам особи на разных стадиях ЖЦ, тем более экологически обособлены части популяционной системы, образованной этими организмами. В этом случае в популяционной системе выделяются особого рода субпопуляционные группировки, обладающие той или иной степенью специализации по отношению к системе в целом. В. Н. Беклимишев для обозначения таких группировок предложил термин гемипопуляция [10]. Следовательно, подразделённость популяционной системы на ряд гемипопуляций и есть её фазовая структура, а гемипопуляции являются блоками популяционной системы. Популяции отдельных видов хозяев взаимодействуют с группировками паразитов «гемипопуляционного масштаба», когда функциональная значимость отдельных гемипопуляций означает соответствующую функциональную специализацию её частей (блоков) – «гемипопуляция паразита – популяционная система хозяина / хозяев». В современной литературе, посвящённой анализу ЖЦ и ПС «фазовая структура» обозначается, как комплекс морфо-функциональных фаз (МФФ) [52]. МФФ – это

всё многообразие морфологических процессов, происходящих последовательно или одновременно на конкретном этапе ЖЦ [51, 52].

Популяционная система паразита, являясь организующим компонентом любой ПС, не может рассматриваться только с позиций фазовой структуры и соответствующего набора гемипопуляционных группировок на популяционном уровне взаимодействия. Части одной гемипопуляции часто бывают связаны с различными популяционными системами одного вида хозяина, когда межпопуляционный компонент изменчивости хозяев будет определять специфику среды обитания для различных частей одной гемипопуляции. Для гемипопуляций большинства ПС характерно то, что один вид паразита в границах биоценоза взаимодействует не с одной популяцией хозяина, а с множеством популяций разных видов хозяев различных экологических групп.

В 1956 году В. Н. Беклемишев обратил внимание на многообразие типов ПС. Это обстоятельство потребовало разработки принципов их классификации [9]. Но прежде чем говорить о типах ПС, следует остановиться на понятиях сравнительной экологии и, соответственно, сравнительной паразитологии. По мнению В. Н. Беклемишева, паразитология изучает взаимодействия паразита и хозяина, и так как каждый из этой системы является элементом внешней среды для другого, то паразитология – это раздел аутоэкологии. В отличие от этого, эпизоотология, рассматривает взаимодействие популяций – это биоценология [11].

Основной единицей в сравнительной экологии является «жизненная схема». Современным языком – ЖЦ вида. ЖЦ это способ, при помощи которого вид решает основную жизненную задачу – самосохранения и распространения. Задача для всех одина и каждый вид её решает по своему [11]. В данном случае речь идёт о стратегии ЖЦ, которая определяется особенностями каждой фазы ЖЦ гельминта.

В основе классификации В. Н. Беклемишева лежит формальный, но важный признак – количество членов системы – паразита и необходимого для его ЖЦ хозяев (промежуточного и окончательного). С морфологической и

физиологической позиции ЖЦ паразита может быть мало дифференцированным и сильно дифференцированным. Для ЖЦ всех паразитов характерно регулярное чередование хозяев (двух или нескольких видов хозяев). Система, состоящая из популяции паразита и одного хозяина – двучленна (простая и мало дифференцирована), что предопределено узкой специфичностью паразита. Эта система становится сложной, если в неё входят популяции нескольких видов (широкая специфичность). Сложные системы (сильно дифференцированы), в которых разные виды хозяев выполняют одну и ту же функцию, заменяя друг друга – называются параксенными [51, 52, 97 - 99]. В отличие от двучленных (простых и сложных) многие ПС нуждаются при реализации ЖЦ в смене хозяев – если двух хозяев – трёхчленные (трёх – четырёхчленные, четырёх – пятичленные и т.д.). Последовательная смена хозяев в разных фазах ЖЦ – это последовательное чередование звеньев одной трофической цепи, в которой замена хозяев не возможна. Эти хозяева называются метаксенными. Но если такая замена возможна, то такие хозяева называются параксенными. Следовательно, практически во всех ПС независимо от количества членов каждая метаксенная группа хозяев может быть представлена одним или множеством параксенных хозяев.

Таким образом, число метаксенных хозяев определяет число членов в ПС, а количество параксенных – принадлежность ПС к тому или иному типу. Такая классификация в середине 20 века оказалась очень полезной, когда огромное внимание уделялось трансмиссивным заболеваниям. Но к концу 20 века был накоплен огромный массив данных о чрезвычайной сложности ПС, о фазовой и пространственно-временной реализации ЖЦ, о многообразии взаимодействия паразитов со своими хозяевами и другими составными элементами биоценоза. На этом фоне возникла острая необходимость в новой классификации и ревизии самого понятия «паразитарная система», так как В. Н. Беклемишев только наметил в своих исследованиях переход от популяционного уровня к более высокому уровню иерархическо – биоценоотическому [55].

В 1978 году вышла работа М. Кеннеди, которая явилась в своём роде развитием школы В. А. Догеля, базовые идеи которой получили своё развитие в работах академика Е. Н. Павловского (внешняя среда первого (организм хозяина) и второго порядка (местообитание хозяина)) и академика К. И. Скрябина (учение о девастации гельминтов) [80, 109]. Некоторые идеи В. Н. Беклемишева также были, взяты на вооружение при изучении экологии паразитов, но развития популяционного направления в работе М. Кеннеди не было многопланово отражено.

В конце 20 века появились работы российских исследователей, стоящих на позициях В. Н. Беклемишева, в частности А. А. Добровольского, И. А. Евланова и С. С. Шульмана, которые дали обобщающую и критическую оценку исследованиям ПС В. Н. Беклемишевым [55]. Основная позиция исследователей, заключалась в том, что ПС – это категория надпопуляционная, состоящая из популяции паразита и популяций хозяев, участвующих в реализации его ЖЦ в конкретном биоценозе [9, 10]. Следовательно, анализ этих систем должен идти в канве единства анализа на всех уровнях взаимодействия как на организменном, так и на популяционном и ценотическом уровнях. В работе был сделан детальный анализ исключительной сложности ПС, обусловленной «необычайной трудностью сосуществования» глубоко связанных друг с другом антагонистов. Сложность любой ПС состоит в её многоуровневости, полифункциональности, возможности усложнять или в определённых условиях упрощать ЖЦ, используя для этого самых разнообразных хозяев. По мнению авторов число хозяев далеко не единственный фактор, который можно положить в основу классификации ПС, так как нет надобности выяснять число популяций паразита в ПС, как это принято в методологическом подходе М. Кеннеди, ибо оно всегда равно единице, но следует включать всегда все фазы ЖЦ, как свободноживущие жизненные формы (яйца, личинки), так и типы систем паразит – хозяин, образованные паразитирующими фазами. При учёте таких данных становится очевидным, что ПС состоят из подсистем, которые различаются по ряду параметров и занимают

определённую субнишу. Подсистемы играют свою специфическую роль и обеспечивают существование всей ПС в целом во времени и пространстве [55].

Таким образом, по мнению авторов, такие показатели, как количество подсистем, их структура, функциональная роль и значимость, должны лечь в основу детальной классификации ПС. В настоящий момент нет возможности для создания универсальной (адекватной) классификации ПС по причине огромного числа паразитов, их широкого распространения среди самых разнообразных групп хозяев. Сначала необходимо проанализировать ПС отдельных паразитических таксонов, или всех паразитов крупных таксонов хозяев, лишь выявляя общие закономерности для всех паразитов [55].

В связи с тем, что в течение 20 века огромное внимание уделялось вопросам инфекционных заболеваний, следует чётко различать инфекционные ПС, в основе которых лежат закономерности эпизоотологических процессов, и инвазионные ПС, основа которых – чистый паразитизм [13, 93]. Данная работа посвящена анализу инвазионной ПС морского паразита–генералиста.

Исследование ПС на современном этапе связано с применением новых методов, в частности, генетических и биохимических. Они позволили расширить потенциал популяционного анализа на основе синтеза популяционно–генетического и популяционно–экологического подхода для описания популяции как эколого–генетической системы надпопуляционного уровня. Но сами представления о популяции и терминология для их описания остаются неразработанными. Это связано с огромным разнообразием ПС, высокой сложностью их организации и слабой морфогенетической замкнутостью. Морфологический критерий, играющий определяющую роль в исследовании организменного уровня, практически слабо применим для анализа популяций. В современной классификации хозяев наблюдается «хаос наименований» [180], такое положение сохраняется и по настоящее время [100, 101]. В современной литературе, посвящённой ПС, наметился определённый прогресс, связанный не с попытками разработки терминологического аппарата для обозначений соотношения разномасштабных группировок паразитов, а с поиском

методологической основы анализа связей в плоскости двух аспектов морфофункциональной структуры ПС. Основой для анализа в данном случае лежат взгляды В. Н. Беклемишева на пространственную и функциональную структуру популяции. Функционирование разномасштабных популяционных группировок происходит в рамках функционального комплекса популяций – систем группировок, находящихся в «определённой пространственной связи между собой» [11]. Выявление таких комплексов, особенностей их взаимодействия и есть применение морфофункционального подхода в изучении паразитарных систем [52].

Можно выделить два аспекта при решении данной проблемы. Первый аспект: в ходе ЖЦ организм проходит несколько стадий, отличающихся в морфофункциональном отношении. Каждая из них имеет свой особый тип взаимодействий с внешней средой. В ходе онтогенеза такие устойчивые фазы связаны с быстрыми переходами (метаморфоз, выход из яичной оболочки), что соответствует фазовым переходам между отдельными устойчивыми его частями. В популяции таких организмов одновременно или последовательно будут присутствовать группировки, представленные отдельными фазами развития особей – «фазовые группировки» [51, 52]. Для обозначения частей популяции, состоящих из особей, принадлежащих к разным фазовым группировкам, предложен термин «гемипопуляция» [10, 12]. Применительно к ПС *H. aduncum*, например, речь идёт о гемипопуляции личинок в популяции шпрота. У популяции мерланга – это гемипопуляция личинок и гемипопуляция взрослых нематод. Если мы говорим о популяции копепод кормового зоопланктона, то ей соответствуют гемипопуляции яиц и личинок. При всей сложности структуры морфопротесса и соответствующего набора гемипопуляций, речь идёт об обычном ЖЦ. С точки зрения структуры ЖЦ гемипопуляции – это «последовательные группировки». При этом «последовательность» не обязательно означает строгую очерёдность гемипопуляций во времени и пространстве [52]. Так, например, гемипопуляции (микрогемипопуляции) яиц *H. aduncum* и его личинок могут сосуществовать с гемипопуляцией взрослых стадий

паразита, например, в организме ставриды и мерланга. Такие группировки с точки зрения ЖЦ именуется метагруппировками в составе популяции паразита [51, 52].

Второй аспект: в популяции паразита выделяются функционально сходные группировки. Популяция в целом представляет собой систему зависимых субпопуляционных группировок – элементарных популяций или локальных популяций. Они представлены одинаковыми фазами ЖЦ. Следовательно, как на уровне всей популяции, так и на уровне отдельных гемипопуляций можно выделить функционально сходные повторяющиеся части. По отношению друг к другу эти элементы являются парагруппировками, сходными в функциональном отношении [51, 52].

Структура гемипопуляции очень сложна, но специфичность паразита к тому или иному хозяину неравноценна и зависит от особенностей структуры и динамики популяции хозяина. Возникает необходимость разработки новой терминологии аналогичной специфичности [51, 52]. Следовательно, возникает закономерная необходимость рассматривать взаимодействие внутри частей гемипопуляций, связанных с параксенными хозяевами, и ещё более дробные группировки. Такие группировки обозначаются как локальные гемипопуляции [51, 52].

В начале 2000 гг. были сформулированы базовые принципы теории ЖЦ паразитов. Создана «классификация хозяев с точки зрения их роли в реализации ЖЦ популяций паразитов на примере эндопаразитических гельминтов со сложным ЖЦ и прохождением его большей части по трофическим сетям сообществ» [100, 101]. Данная классификация основана на распределении хозяев паразита по структурным уровням. Первичная структура – генетически детерминированный круг хозяев, в которых происходят подготовительные морфо–физиологические стадийные процессы развития, и достижение взрослого половозрелого состояния паразитов. Вторичная структура – факультативные хозяева, в которых также происходит полный или частичный морфогенез и достижение половой зрелости, но они не являются обязательными хозяевами [98,

99]. Третичная структура – это круг, экологически обусловленный дополнительных хозяев неполовозрелых гельминтов. При прохождении морфо–генетических процессов онтогенетического развития гельминтов эти хозяева не обязательны, но экологически в разной степени способствуют реализации ЖЦ паразита [100, 101]. Ациклогенные хозяева отнесены к четвёртому уровню. Это экологически детерминированные тупиковые хозяева [101].

В дальнейшем наш подход при анализе особенностей структуры и функционирования ПС *H. aduncum* в ЧМ будет базироваться на современных аспектах, представленных выше.

1.2 Ареал, особенности биологии, экологии и жизненного цикла нематоды *Hysterothylacium. aduncum* (Rudolphi, 1802) в Чёрном море

В черноморской экосистеме нематода паразитирует в личиночной и половозрелой форме в организме рыб, моллюсков и ракообразных. Она распространена повсеместно по всей акватории ЧМ, в том числе и в прибрежных биоценозах Крыма. В силу своей высокой экологической пластичности обитает как в солёных и солоноватых водах, так и в пресных. Обладая широкой специфичностью по отношению к хозяину, поражает большое количество массовых видов черноморских гидробионтов. Среди ракообразных, выполняющих функцию первого промежуточного хозяина, доминируют копеподы, среди представителей ихтиофауны: пелагические (шпрот (*Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758)), хамса (*Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758)), ставрида (*Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868)), сельдь (*Alosa immaculata* (Bennett, 1835)), атерина (*Atherina boyeri* (Risso, 1810), *A. hepsetus* (Linnaeus, 1758)), смарида (*Spicara maena* (Linnaeus, 1758)), придонно–пелагические (мерланг (*Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758)), барабуля (*Mullus barbatus* Linnaeus, 1758) и донные рыбы (камбала-калкан (*Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814)), ёрш (*Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758)), играющие

непосредственную роль в ЖЦ нематоды как вторые промежуточные и окончательные хозяева.

H. aduncum паразитирует у рыб во взрослом и личиночном состоянии. Его взрослые, а также личиночные формы описаны у многочисленных хозяев из различных регионов планеты [38, 39, 145, 172]. Регистрируется этот паразит, как у морских океанических мигрирующих рыб, так и у пресноводных видов [160, 162, 172]. Среди хозяев нематоды в СМ – 73 вида рыб [39], в Белом – 27 [141], в Балтийском – 30 [38]. В ЧМ *H. aduncum* обнаружен у 46 видов рыб [38, 39].

В ЧМ ключевую роль в функционировании ПС *H. aduncum* играют, прежде всего, основные массовые виды рыб, выполняющие роль промежуточных (дополнительных), резервуарных, транспортных и окончательных хозяев. Локализация паразита и степень заражённости у этих рыб различна в ЧМ (таблица 1.1).

Личинки *H. aduncum* на 3 и 4 (L3 и L4) стадиях паразитируют у рыб как в инкапсулированном, так и в свободном состоянии, локализуются в брыжейке, полости тела, внутренних органах, а также в желудке, кишечнике и пилорических придатках кишечника, иногда в мускулатуре рыб [154, 156]. Длина личинок L3 10 - 20 мм при ширине 0,3 - 0,6 мм, L4 – до 30 мм, ширина 0,9 мм [38]. По данным других авторов их длина составляет 3,3 - 6,5 мм [108], 6,6 - 20,6 мм [169, 171] и 6 - 7 мм [187, 192].

Личинки (L3) обитают не только в рыбах, но и в многочисленных водных беспозвоночных, выполняющих функцию первых промежуточных хозяев в ЖЦ нематоды [22 - 31, 155, 163, 166, 171, 181] (рисунок 1.1).

Морфология личинки на разных онтогенетических стадиях в организме копеподы представлена в таблице 1.1. Критерием инвазионности L3 является её размер. Только личинки длиной более 3 мм являются инвазионными для рыб, особи менее 3 мм способны заражать многочисленных беспозвоночных, накапливаясь в них [181]. У L3 тело коричневое или желтоватое, полупрозрачное, тонкое, наибольшая ширина примерно на уровне середины тела. Желудочек сферический. Имеются кишечный и желудочный отростки.

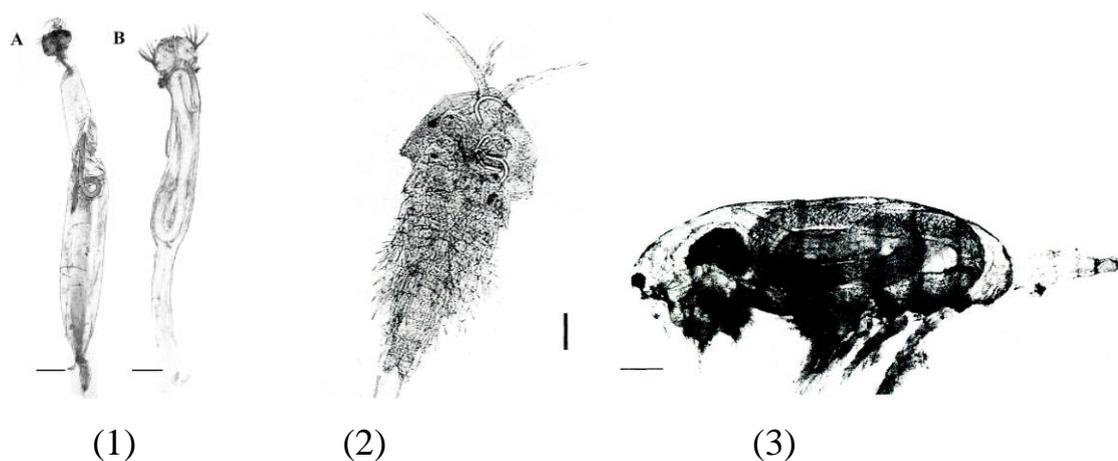


Рисунок 1.1 — Хозяева личинка *H. aduncum* 3 стадии: (1) – сагитта *Sagitta* sp. [181]; (2) – гарпактикоида *Tisbe longisetosa* (Gurney, 1927) [166]; (3) – копепода *Acartia tonsa* [171]

Кишечный отросток обычно немного короче желудочного, но при определении исследователи обычно отмечают относительное равенство длин отростков (кишечного и желудочного) как родовой признак [38]. Экскреторная пора расположена на уровне нервного кольца, иногда чуть ниже. На коническом конце тела находится небольшой шипик. Личинка L4 отличается от L3 отсутствием сверлильного зуба, более крупными размерами тела, формирующимися губами и наличием репродуктивных органов. Вместо шипика на каудальном конце появляется «кактусовидный» хвост [38, 181].

Таблица 1.1 — Локализация и онтогенетические стадии *H. aduncum* у основных промежуточных и окончательных хозяев в акватории ЧМ

Рыба	Локализация паразита	Стадия развития
Шпрот	полость тела	L3
Хамса	полость тела	L3
Ставрида	полость тела, кишечник, желудок	L3 и L4, Половозрелая нематода
Сельдь	кишечник, желудок	Половозрелая нематода
Мерланг	полость тела, кишечник, желудок	L3 и L4, Половозрелая нематода
Калкан	кишечник, желудок	Половозрелая нематода

Развитие и жизненный цикл *H. aduncum*. Принято считать, что онтогенез – понятие, приложимое к организменному уровню развития, а ЖЦ – к популяционному [138].

При этом онтогенез особи и ЖЦ популяции паразита рассматриваются в качестве функциональных систем разных иерархических уровней, конечной целью которых является оптимальное воспроизводство популяции [12]. Для ЖЦ популяций большинства паразитических организмов характерна стадийность, которая включает различное количество специфических морфо-экологических стадий, населяющих контрастные биотопы. У паразитов биотопами различных стадий являются внешняя среда и различные хозяева, включая различную тканевую локализацию [41, 43]. Для эндопаразитических организмов ситуация усложняется тем, что представители одной и той же стадии ЖЦ могут несколько раз менять своих транспортных (паратенических) хозяев, «выполняя» свою жизненную роль (оптимизацию пути достижения окончательного хозяина) в эволюционно сложившихся экологических условиях.

Таким образом, каждая специфическая, морфо–экологическая стадия ЖЦ популяции паразита является элементарной жизненной формой и, соответственно, элементарной функциональной и адаптивной единицей в рамках единой популяционной системы [99, 142]. Изучение онтогенетических стадий паразита и его ЖЦ позволяет понять его систематическую принадлежность.

Длительность отдельных фаз развития (морфофункциональных фаз (МФФ)) у разных представителей анизакид различна, а продолжительность всего ЖЦ сильно варьирует. Начальные стадии онтогенеза (эмбриогенез) могут идти по двум направлениям: 1) во внешней среде (морской воде), где находится яйцо паразита, не попавшее по разным причинам в организм промежуточного хозяина, развивается до выхода личинки; 2) в организме первого промежуточного хозяина, где это развитие предпочтительней, нежели во внешней среде, что и наблюдается и у *H. aduncum*, и является эволюционно сложившимся механизмом оптимизации процесса выживания.

Из организма ихтиофага яйца попадают в воду и развиваются при температуре воды 15 - 18°C в течение 3 дней, а при 6,5 °C 16 - 19 дней. Для сравнения вымет яиц длится в Белом море 4 - 5 дней, а период их продуцирования может быть растянут до нескольких месяцев. В яйце происходит первая линька и развитие личинки до 2 стадии в чехлике L1 [26, 27, 31].

Начальный этап развития *H. aduncum* может происходить и в организме низших ракообразных. Это было подтверждено искусственным заражением беспозвоночных яйцами нематод и дальнейшим их выращиванием в лабораторных условиях [26, 27, 30, 31, 145, 147, 159, 166, 191].

Таблица 1.2 — Первые промежуточные и вторые промежуточные (транспортные) хозяева *H. aduncum* в различных регионах мира

Район	Хозяин	Литературный источник
Чёрное море	Копепода <i>Calanus euxinus</i> (Hulsemann, 1991)	Гаевская и др. 2012 [40]
	копепода <i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck, 1865)	Солонченко, Ковалёва. 1985 [130]
	Гребневик <i>Mnemiopsis leidyi</i> (A. Agassiz, 1865)	Гаевская, Мордвинова, 1993 [35]
	Гребневик <i>Beroe ovata</i> (Bruguère, 1789)	Гаевская и др. 2012 [40]
	Гребневик <i>Pleurobrachia rhodopis</i> (Chun, 1879)	Mutlu, Bingel, 1999 [37, 39, 40, 178]
	Сагитта <i>Sagitta setosa</i> (J. Müller, 1847)	Лобода, Хворов, 2004 [91] Гаевская и др. 2012 [40]
Белое море	Копеподы <i>Temora longicornis</i> (Müller O.F., 1785)	Попова, Вальтер 1965 [118]
	<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck, 1865)	Вальтер, 1968 [24]
	<i>Acartia longitremis</i> (Lilljeborg, 1853)	Вальтер, 1968 [24]
	<i>Caprella septentrionalis</i> (Krøyer, 1838)	Вальтер, Попова, 1974 [28]
	<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)	Вальтер, Попова, 1974 [28]
	<i>Acartia bifilosa</i> (Giesbrecht, 1881)	Вальтер, 1979, 1986 [24, 30]
	<i>Centropages hamatus</i> (Lilljeborg, 1853)	Вальтер, 1979, 1986 [24, 30]

1	2	3
Белое море	<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1865) сагитта <i>Sagitta elegans</i> (Verrill, 1873) изопода <i>Jaera (Jaera) ischiosetosa</i> (Forsman, 1949) полихета <i>Lepidonotus squamatus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767) Амфипода <i>Caprella septentrionalis</i> (Krøyer, 1838)	Вальтер, 1968,1980 [22,27] Вальтер, 1967,1974,1998 [23, 27, 31] Вальтер, 1968в [23]
Японское море	Мизиды <i>Neomysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	Yashinaga et al.,1987 [192]
Балтийское Море	Гаммарус <i>Gammarus oceanicus</i> (Segestråle, 1947) Копепода <i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)	Fagerholm, 1987 [155] Markowski, 1937 [174]
Северо – западный район Тихого океана	Сагитта <i>Sagitta fuscescens</i>	Hsiu-Hui Shih et al., 2002 [164]
Ла-Манш	Сагитта <i>Sagitta setosa</i> (J. Müller, 1847)	Øresland, 1986 [181]

Для последующего развития яйцо должно попасть в организм беспозвоночного. ЖЦ нематоды гетероксенный [26, 147, 171]. Круг возможных первых промежуточных хозяев данного паразита очень широк, но доминируют ракообразные (Таблица 1.2).

В ЧМ первым промежуточным хозяином нематоды служит копепода *P. elongatus* [130] и *S. euxinus* [40]. Это было доказано в экспериментальных условиях С. Марковским, успешно заразившим два вида копепод (*E. affinis* и *A. bifilosa*) яйцами *H. aduncum* [174]. Экспериментальные работы на Белом море показали, что в ЖЦ *H. aduncum* в качестве первого промежуточного хозяина могут участвовать 8 видов копепод [22, 24, 138], а также изопода *Iaera albifrons ischiosetosa* [27] (таблица 1.2). Помимо копепод и изопод, личинки *H. aduncum* L3

были найдены и в других ракообразных. Например, у пресноводной мизиды *N. intermedia* они были обнаружены у 0,49 % обследованных особей с интенсивностью инвазии 1 - 3 экз. Вероятно, мизиды заражаются, поедая фекалии рыб, а далее паразиты через мелких озёрных рыб заражают хищных лососей [192]. Амфиподы также являются хозяевами паразита [155]. Не только ракообразные участвуют в ЖЦ нематоды как промежуточные хозяева. Полихеты также могут выступать в качестве промежуточного и резервуарного хозяев одновременно [23, 28, 30]. Заражение полихет происходит яйцами, содержащими L2, и свободноживущими личинками. В полости тела полихет L2 линяют и превращаются в L3, для роста и развития которых требуется несколько месяцев. Достигнув предела в своём развитии, личинки остаются на стадии L3. Продолжительность жизни полихет составляет 4 - 5 лет. Следовательно, теоретически личинки могут жить в их организме несколько лет.

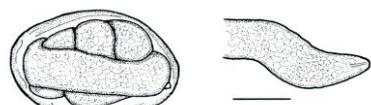
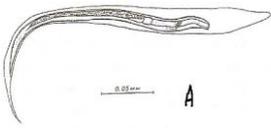
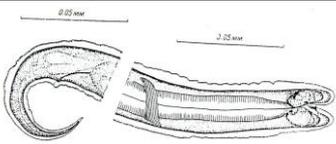
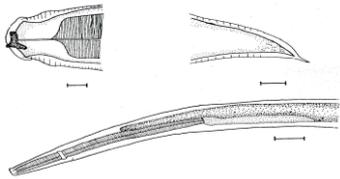
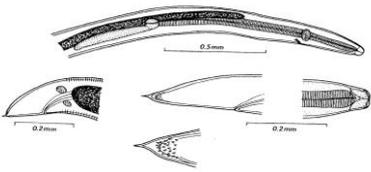
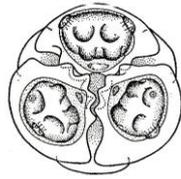
Явление резервуарного паразитизма широко распространено у нематод. Резервуарный хозяин служит накопителем инвазионных стадий паразита, которые не претерпевают в его организме каких-либо превращений и переносят их по трофической цепочке к следующему хозяину [38, 39, 143].

В процессе своего развития в организме различных хозяев (паратенических, транспортных и дополнительных) L3 увеличивается в размерах, но без онтогенетических (морфологических) трансформаций, становясь инвазионной для следующего (окончательного хозяина). В организме окончательного хозяина происходит последняя линька, в результате которой появляется L4 (табл. 1.3.(5)), а в дальнейшем и половозрелая, взрослая нематода (табл. 1.3.(6)).

У *H. aduncum* в ЧМ существуют сложные системы резервуарных хозяев, которые способствуют сохранению инвазии [39].

В ЖЦ паразита в качестве паратенического хозяина могут включаться: моллюски, офиуры и хетогнаты, передающие личинок рыбам – бентофагам [38], сагиттам [181], желетелым [35, 37]. В полости тела второго промежуточного–дополнительного хозяина, где личинка (L3 и L4) становится инвазионной для окончательного хозяина (таблица 1.3.(4)).

Таблица 1.3 — Морфологическая характеристика различных онтогенетических стадий личинки *H. aduncum*

Стадия хозяин	Признаки	Рисунок
(1) 1- стадия беспозвоночный	Личинка находится в яйце. Личинка с тонкой оболочкой без признаков формирующихся органов и наблюдается в течение 2-3 суток.	 (Gonzalez, 1998) [159]
(2) 2- стадия беспозвоночный	Регистрируется на выходе личинки из яичной оболочки L2 в чехлике L1. Сброс чехлика 1 стадии происходит на 2-3 сутки после выхода.	 (Вальтер, 1998) [31]
(3) линька на 2-3 стадии беспозвоночный	Формирование ротового отверстия и личиночного зуба.	 (Вальтер, 1998) [31]
(4) 3-стадия планктофаг	Наличие личиночного зуба на апикальном конце и шипика на каудальном конце тела. Более крупные размеры тела, чем у L2. Кишечный и желудочный отростки равной длины.	 (Yshinaga, 1987) [191]
(5) 4-стадия планктофаг, хищная рыба	Отсутствие личиночного зуба. Появляются губы (интерлабии), но ещё не развиты. На каудальном конце тела - «кактусовый» шип. Более крупные размеры тела, чем у L3. Репродуктивные органы – в стадии формирования.	 (Moravec, 1994) [176]
(6) взрослая нематода хищная рыба	Губы развиты. Окончательно сформирована половая система. Ярко выраженный кактусовидный хвост. Равные по длине кишечный и желудочный отростки.	 (Определитель, 1975) [108]

Вторым промежуточным или дополнительным хозяином *H. aduncum* являются рыбы – планктофаги, которые заражаются при питании различными беспозвоночными, содержащими личинок паразита. В их организме в течение всей жизни происходит накопление личинок L3, которые, в свою очередь, не

развиваются, но увеличиваются в размерах. Так, у шпрота наряду с личинками длиной 1 - 5 мм присутствуют личинки более 10 мм на 4 стадии (L4) в чехлике L3 [38, 39, 146]. Это специфическая для данного паразита стратегия выживания, направленная на сохранение популяции.

В ЧМ роль второго промежуточного хозяина выполняют такие массовые представители планктонофагов, как черноморский шпрот, хамса, атерина [101, 146]. Количество личинок *H. aduncum* в полости тела планктофагов (шпрот, хамса) может достигать 200 экземпляров [132]. Максимальный возраст личинки, паразитирующей в промежуточном – транспортном хозяине не определён, в отличие от её возрастных пределов в первом промежуточном хозяине. Можно предположить, что срок жизни личинки нематоды ограничен возрастом хозяина. Окончательные хозяева – хищные рыбы, которые также заражаются паразитами посредством питания. В ЧМ к ним относятся мерланг, ставрида, калкан, черноморская сельдь, пузанок (*Alosa caspia knipowitschi* (Иjin, 1927)) [38, 39, 102, 103, 167]. Сроки жизни взрослых паразитов были определены при культивировании *H. aduncum* в лабораторных условиях [191]. На черноморском материале подобных исследований не проводилось.

Таким образом, подводя итог вышесказанному о ЖЦ *H. aduncum* в ЧМ, можно заключить, что ЖЦ нематоды состоит из отдельных этапов: яйцо попадает в воду, где развивается L1 и L2. Яйца с личинками заглатывают низшие ракообразные (копеподы), в организме которых происходит линька личинок и их развитие до L3. Если личинка нематоды покидает тело копеподы после её смерти и выходит в окружающую среду, то она может быть проглочена полихетами, мизидами, изоподами, офиурами, гаммаридами и другими высшими ракообразными, играющими роль дополнительного хозяина. В организме этих хозяев личинки накапливаются, а также способны развиваться до инвазионной стадии и внедряться в следующего хозяина. Рыбы – планктофаги, питаются беспозвоночными, заражаются и выполняют функцию паратенического хозяина. В дальнейшем в их организме личинки накапливаются, но не развиваются. Хищные рыбы, поедая планктонофагов, приобретают личинок нематод, которые

линяют и превращаются в L4, а затем во взрослые формы. Взрослые нематоды, достигающие зрелости, откладывают яйца, после чего гибнут. Яйца нематоды, попав через пищеварительный тракт окончательного хозяина во внешнюю среду, замыкают ЖЦ паразита.

Подводя итог изучения ЖЦ *H. aduncum* в ЧМ, следует сделать акцент на современных проблемных вопросах, по которым на данный момент не выработано единого мнения:

1. Происходит ли эмбриогенез в яйце нематоды в материнском организме, и когда он начинается – только после попадания во внешнюю среду или же при попадании в организм промежуточного хозяина? Считается, что эмбриональное развитие начинается тогда, когда яйцо *H. aduncum* находится в матке, а спонтанный вымет самками нематоды яиц имеет абортивный характер, связанный с резкой сменой среды обитания [171]. Вымет происходит не сразу, а через определенный интервал времени, что подтверждают данные других исследователей [31, 147, 159, 191].

2. Вторым важным вопросом, вызывающим споры, является вопрос о количестве линек в яйце у личинки *H. aduncum*. Одни исследователи считают, что линек в яйце две и из яйца выходит L3, но не инвазионная [171]. Другие полагают, что линька одна и из яйца выходит L2 в чехлике L1 [31].

3. Третья проблема связана с зависимостью «инвазионности» от размеров L3. Именно этот момент делает ключевым второго промежуточного (дополнительного) хозяина (планктонофага), в организме которого происходит накопление не развивающихся L3. Иными словами на определённом этапе онтогенеза L3 могут быть инвазионными или не инвазионными для разных хозяев. Личинка длиной менее 3 мм не инвазионна для рыб, но инвазионная для копеподы. Личинка длиной более 3 мм инвазионна для рыб планктонофагов, но не инвазионна для окончательного хозяина.

1.3 Физико–географические особенности Чёрного моря как среды обитания хозяев нематоды *Hysterothylacium. aduncum* (Rudolphi, 1802)

Важнейшим аспектом в изучении ПС того или иного паразита является его среда обитания как первого, так и второго порядка [109]. Среда первого порядка — организм хозяина, а среда второго порядка — непосредственно среда обитания хозяев *H. aduncum* в данном случае – акватория ЧМ.

ЧМ является внутренним, полузамкнутым водоёмом, обособленным придатком Средиземного моря, входящим в структуру бассейна Атлантического океана. Площадь ЧМ 422 тыс. кв. км. Наибольшая протяжённость с востока на запад 1150 км., а с севера на юг 580 км., средняя глубина – 1240 м., а наибольшая – 2210 м. Важнейшая особенность ЧМ состоит в отсутствии высокоразвитых гидробионтов в толще воды на глубине 150 - 200 м по причине отсутствия кислорода и наличия высокой концентрации сероводорода. По мнению некоторых специалистов, сероводород составляет 87% объёма воды всего моря. Эта часть моря заселена сульфатредуцирующими бактериями, возникшими 3,5 миллиардов лет назад. ЧМ относится к наиболее опреснённым морям Мирового океана. В среднем его солёность составляет 17 - 18 ‰, что в два раза ниже солёности СМ. Пониженная солёность обусловлена высоким объёмом речных стоков и низкого уровня водообмена с акваторией СМ. Высокоорганизованные гидробионты обитают в шельфовой зоне на глубине, не превышающей 100 м [17].

В числе других физических и химических факторов морской среды, определяющих её экологический статус, следует назвать течения, солнечный свет, минеральные и органические вещества. Основное течение воды в ЧМ имеет кольцевой характер и направлено против движения часовой стрелки (циклоническое течение). В самом узком месте моря между Южным берегом Крыма (ЮБК) и мысом Керемпе на Анатолийском побережье часть вод, идущих с запада, поворачивает на север и таким образом, как бы делит море на две части, западную и восточную, каждая со своим циклоническим течением. В центре циклонических течений находятся халистатические области, в которых солёность

воды относительно устойчива и не опускается ниже 17,5‰. В восточной половине моря наблюдаются две халистатические области, которые разделяет ветвь кольцевого течения, идущую от района мыса Бафра в сторону Туапсе на Кавказском побережье. В самой восточной части моря, в районе мыса Гонио имеется еще одно небольшое круговое вращение вод, но антициклонического характера (по часовой стрелке). В прибрежной зоне моря свои поправки в направления и скорости местных течений вносят ветры, но основные течения достаточно устойчивы.

Солнечный свет, проникающий в толщу морской воды и по мере увеличения глубины поглощается. Первыми поглощаются длинноволновые инфракрасные и красные лучи солнечного спектра, затем зеленые и синие. Глубже всех в воду проникают коротковолновые ультрафиолетовые лучи. Для зеленых растений особое значение имеют красные лучи и их присутствие определяет возможности развития водорослей. Из-за обилия в воде взвешенных частиц и организмов (планктон, органические и минеральные частицы) вода ЧМ менее прозрачна, чем, например, соседнего Эгейского моря [17].

Важнейшее значение для жизнедеятельности растений и бактерий имеют соединения фосфора, азота, калия, кальция, серы, магния или биогенные вещества. Их недостаток в воде ведёт к ограничению развития растений. В ЧМ биогенные вещества поступают, главным образом, в составе речных стоков. Из неорганических веществ в море, за счет энергии солнечного света, поглощаемой хлорофиллом водорослей в процессе фотосинтеза, производятся сложные органические соединения, образующие клетки и ткани растений. В природных водоемах растений, как правило, больше там, где больше биогенных веществ. Применительно к ЧМ – это прибрежные мелководья и особенно северо-западная часть моря, куда вливаются три крупные реки – Днепр, Днестр и Дунай. Здесь находится самый обширный в ЧМ северо-западный шельф.

Неотъемлемой частью черноморской экосистемы является Крым и его прибрежные воды. Полуостров расположен на 45 параллели северного полушария на границе между умеренной и субтропической зонами. Берега Крыма

омываются водами Чёрного и Азовского морей, которые существенно отличаются по гидрометеорологическим, морфологическим и биологическим параметрам. Зимой у северных берегов полуострова появляется ледовый покров, как в арктических морях. А у его южного побережья температура редко опускается ниже 6 градусов.

Летом у берегов Крыма в Азовском море и на мелководье ЧМ температура воды нередко достигает 30°C, что соответствует тропическим водам. В среднем воды у ЮБК прогреваются до 28°C. Вдоль берегов Крыма сосредоточены самые разнообразные локальные биотопы, что обусловлено высокой вариабельностью условий обитания и наличием самых разнообразных гидробиоценозов. В данном случае стоит уделить внимание донным биоценозам моря, как среды обитания хозяев паразита, к которым относятся на ряду, с ихтиофауной, моллюски и ракообразные [17].

На глубине 10 - 55 м доминирующим видом среди макрофитов является филофора, которая представлена 4 видами и образует биоценоз филофоры. На северо-западном шельфе ЧМ, благодаря устойчивому круговому циклоническому течению филофора локализуется в виде крупных скоплений в центральной части северо-западного шельфа. Небольшое скопление филофоры имеется в восточной части Каркинитского залива на глубинах 8 - 10 м. Здесь действует местное антициклоническое течение [16].

Другой донный биоценоз ЧМ образован бурыми водорослями цистозирей, представленной двумя видами. Эти водоросли произрастают на прибрежных скалах от 0,5 до 32 м, их основная масса произрастает на глубине 8 - 10 м. Наряду, с цистозирей, как видом – эдификатором встречаются бурые, красные и диатомовые водоросли. В биоценоз цистозирей входят от 25 до 60 видов гидробионтов макробентоса и десятки видов мейобентоса – это полихеты, усоногие, амфиподы. На ветви цистозирей откладывает икру атерина [81].

Сообщество морских организмов, ядро которого составляют растения – это биоценоз zostеры. В ЧМ произрастают два вида этого цветкового растения. Их основной биотоп – глубины от 0,2 до 5 м на илистопесчаном грунте в

защищенных от волн мелководных заливах и бухтах. Животные, которые поселяются на листьях и в зарослях zostеры, образуют временный (сезонный) биоценоз, так как в зимний период года zostера сбрасывает листья. Среди наиболее массовых животных биоценоза отмечены моллюски, полихеты, бокоплавцы, креветки, травяной краб. Из рыб здесь обычны морские иглы и морской конек, бычок-травяник и несколько видов зеленушек [74].

Другие донные биоценозы ЧМ могут включать некоторые виды водорослей макрофитов, но доминирующую роль в них, по своей биомассе, играют беспозвоночные макробентоса, по которым биоценозы получают свое название. Это биоценоз мидии, широко распространенный в ЧМ на глубинах от 1 до 55 м, венуса, на глубине 7 - 30 м, лентидиума на 0,5 - 20 м, полихеты мелинны, на 12 - 28 м, и др. Во всех этих биоценозах, наряду с животными присутствуют и продуценты в виде водорослей макрофитов и одноклеточных водорослей микрофитобентоса. Эти водоросли обнаруживаются в донных отложениях ЧМ на глубинах до 55 - 60 м [17]. Наиболее глубоководного в ЧМ биоценоза фазеолины, который расположен на глубинах от 60 до 125 м, он не имеет в своем составе водорослей, которые в ЧМ глубже 60 м не обнаруживаются. Но в биоценозе фазеолины зарегистрировано до 85 видов животных макробентоса из числа губок, полихет, моллюсков, ракообразных и некоторых других таксонов. В этом биоценозе отмечена высокая численность организмов мейобентоса, в среднем около 40 тыс. особей/м² [18]. По своим трофическим характеристикам животные макробентоса этого биоценоза относятся к детритоядным, планктоноядным, фильтраторам и хищникам. Биоценоз существует в основном благодаря оседанию на дно органических частиц («морской снег», отмершие организмы планктона и фрагменты их тел) из верхних слоев пелагиали [74].

На северо-западном шельфе на глубинах 100 - 120 м локализуется биоценоз, сформированный моллюском фазеолиной. Температура воды и соленость в биоценозе постоянны в течение года, загрязняющие вещества из береговых источников тоже почти не доходят. Действие течений практически не

ощутимо. Самыми распространёнными гидробионтами являются многочисленные полихеты и мерланг [74].

Полной противоположностью фазеолиновому биоценозу является биоценоз донациллы-офелии. Двустворчатый моллюск донацилла и полихета офелия населяют крупнозернистые и среднезернистые пески в зоне заплеска, на псевдолиторали, где под влиянием волн и течений водные массы и донные осадки очень динамичны, а сезонные и суточные колебания температуры достигают наибольшей для моря амплитуды. Этот биоценоз встречается на ограниченных участках песчаного побережья и прекращает свое существование, если в песок поступают примеси мелкозернистых частиц, закупоривающих интерстициальные пространства между песчинками, а тем более, если поступают токсические вещества. Водоросли обогащают песок кислородом и наряду с мейофауной служат пищей для организмов макробентоса. В составе биоценоза отмечено всего 13 видов животных макробентоса, что и неудивительно, учитывая специфические условия обитания. Биоценоз служит биологическим индикатором здорового биотопа псаммоконтура моря [6].

Важнейшим фактором, влияющим на экологию ЧМ, является фактор антропогенный. В середине 20 века в результате различных форм хозяйствования наметилась деградация экосистемы Чёрного и Азовского морей. Наиболее негативными факторами человеческой деятельности в ЧМ является хроническое загрязнение разными видами поллютантов, эвтрофирование, развитие заморных явлений, уничтожение биоценозов в результате гидростроительства, подводные свалки, добыча песка, донные траления, чрезмерная эксплуатация биологических ресурсов, проникновение с льяльными водами в черноморскую экосистему агрессивных вселенцев из других акваторий МО. В результате произошли радикальные изменения, в частности уменьшилось разнообразие флоры и фауны. К примеру, если В. А. Водяницкий описывал 64 таксона черноморского зоопланктона, то в 2000 гг. было описано только 11 [50, 53, 72, 73, 112, 133, 134].

Таким образом, произошло изменение структурно–функциональных характеристик исторически сложившихся морских биоценозов, исчезновение ряда естественных сообществ, что привело к деградации (трансформации) черноморской экосистемы в целом. Соответственно данные такой трансформации не могли не затронуть паразитические организмы, в частности ПС нематоды *H. aduncum* в акватории ЧМ [17].

1.4 Особенности молекулярных взаимодействий в системе паразит-хозяин

Исследованию организменных и популяционных взаимодействий в системе паразит-хозяин уделяется много внимания с целью выяснения механизмов сосуществования одного организма за счет ресурсов другого в течение достаточно длительного времени как на организменном уровне, так и на популяционном. Описано множество различных приспособлений на разных уровнях биологической организации, включая молекулярный, которые используют паразиты для обеспечения своей жизнедеятельности в организме хозяев, как в среде первого порядка [109]. Помимо этого, глобальное изменение климата и загрязнение среды обитания модифицируют функционирование экосистем и эволюционно сложившиеся в них отношения по многим прямым и косвенным путям. Исследования последних лет показывают, что эти изменения могут влиять на географическое распределение паразитов и приводить к весьма драматическим последствиям для их хозяев. Возможно также, что потепление будет способствовать трансмиссии паразитов и усилению их вреда в конкретных условиях. Так, например, показано, что количество личинок, которых могут продуцировать трематоды, паразитирующие в морских рыбах, при повышении температуры среды может возрасти в 200 раз [184].

Молекулярные адаптации, способствующие сосуществованию паразитов и их хозяев, включают защитные системы обоих организмов, деятельность которых направлена на уничтожение токсичных метаболитов [150, 157]. Помимо

иммунной системы в настоящее время большое внимание уделяется антиоксидантной системе, предохраняющей организм паразита и хозяина от окислительного стресса. При этом некоторые антиоксиданты входят в состав антипаразитарных вакцин, в том числе применяемых против шистосом и лейшманий [150, 157]. Эти работы в основном выполнены при изучении паразито-хозяинных отношений млекопитающих и человека с учетом важной роли паразитов в развитии различных патологических процессов [182].

В настоящее время эта проблема приобретает существенное значение для рыб, которые также подвержены заражению паразитами, значительно ухудшающими их здоровье. Это особенно важно для марикультуры, так как инвазия сокращает производство рыбной продукции, или делает ее непригодной к употреблению, увеличивает смертность рыб [175]. Исследование молекулярных взаимонадаптации паразита и хозяина важно для составления прогноза развития паразитов и их вреда, нанесенного хозяину, особенно если его выращивают в условиях мари - и аквакультуры [185].

Исследованию взаимодействия иммунной системы рыб и их паразитов посвящено достаточно много работ, они позволяют понять, каким образом паразиты противостоят и как реагируют на иммунный ответ хозяина. В настоящее время существует, по крайней мере, 10 механизмов, которые объясняют это явление [188]:

1. Изоляция паразита. Паразит развивается в наиболее иммунно незащищенных тканях организма хозяина, а именно: в головном мозге, глазах, гонадах, где имеются защитные барьеры или ограничения иммунного ответа.

2. Изоляция хозяина. Клеточный иммунный ответ хозяина изолирует или инкапсулирует паразитов на покоящейся стадии, но не уничтожает его.

3. Внутриклеточная маскировка. Является типичной для внутриклеточных паразитов – микроспоридий, кокцидий.

4. Миграционная, поведенческая и внешняя стратегия. Паразиты мигрируют в те участки организма хозяина, где иммунный ответ не является полным или достаточным для их уничтожения, или же они локализуются в тех

тканях хозяина, где иммунная система подавлена в зависимости от жизненного цикла, сезона или возраста.

5. Стратегия, основанная на антигенной реакции, такая как мимикрия или маскировка, с использованием вариаций отдельных частей паразитарных антигенов.

6. Антииммунные механизмы. Они позволяют паразитам быть устойчивыми к врожденным гуморальным факторам, нейтрализовать антитела хозяина или удалять активные формы кислорода внутри их макрофагов.

7. Иммунодепрессия. Паразиты способны как подавлять иммунную систему рыб, ингибируя пролиферативную способность лимфоцитов, или фагоцитарную активность макрофагов, так и активировать апоптоз лейкоцитов хозяина.

8. Иммуномодуляция. Выделения паразитов способны модулировать секрецию иммунных факторов хозяина, таких как цитокинины.

9. Быстрое развитие. Пролиферация у паразитов происходит значительно быстрее, чем развитие иммунного ответа хозяина.

10. Использование иммунных реакций хозяина. Многие паразиты имеют сложный ЖЦ, в процессе, которого они меняют своих хозяев и, следовательно, им приходится справляться с иммунной системой различных организмов. Если паразит лучше приспособлен к определенному типу иммунной системы конкретного хозяина, то в остальных случаях его существование в других организмах сопряжено с усилением его вредного действия. Исследования показали, что при заражении ленточным червем *Schistocephalus solidus* ((Müller, 1776) Steenstrup, 1857) его промежуточного хозяина – копеподы *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1802) и трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) не обнаружено совместимости (компромисса) у двух хозяев. Черви адаптировались к различным компонентам иммунной системы хозяев, но лучше прижились в копеподе. Гельминты оказались менее токсичными для рыб, чем для копепод, так как у рыб был достаточно мощный врожденный иммунитет, который активировался при внедрении паразита [161]. Отмечено уменьшение активности лизоцима в сыворотке крови калкана в ответ на увеличение

количества анизакидных нематод в его тканях. Интересно, что небольшое число паразитов вызвало наибольшее снижение активности [127, 128]. В то же время загрязнение среды также может влиять на степень вреда, наносимого паразитом своему хозяину. Так, отклик гуморального иммунитета рыб, инвазированных цестодами, характеризовался увеличением активности лизоцима. При выдерживании таких рыб в среде с повышенными концентрациями смеси медь-хитозан активность фермента возрастала в большей степени. Это свидетельствует о развитии аддитивного ответа на стресс, вызванный совместным действием инвазии и ксенобиотиков. Таким образом, инвазия значительно усиливает эффект токсичных соединений, растворенных в воде [152].

Многие активные формы кислорода (АФК) – продукты окислительного стресса, образуются в иммунных клетках хозяина – в макрофагах, нейтрофилах и эозинофилах. Они локализуются на поверхностной кутикуле паразита и секретируют во внешнюю среду АФК, где радикалы повреждают клетки, подвергнутые воспалению при внедрении паразитов. При этом паразиты выделяют секреты, содержащие антиоксидантные ферменты с целью снижения токсичных эффектов АФК. Так, кишечный паразит нематода *Necator americanus* Stiles, 1902 секретирует в межклеточное пространство СОД, но не каталазу. В результате осуществляемой ферментом реакции дисмутации образуется активная перекись водорода, которая при отсутствии каталазы не разлагается и является высокотоксичным агентом для иммунных клеток хозяина [150]. Многие гельминты вызывают аллергические реакции у хозяина и его аутоиммунные отклики [175].

Трипаноплазмы *Trypanoplasma borrelii* Laveran et Mesnil, 1902 и *Trypanoplasma carassii* Kashovski, 1974 являются паразитами карповых рыб [151, 186]. При заражении *T. borrelii* фагоциты из различных органов карпа продуцировали NO, в результате чего уровень азота в сыворотке крови рыб значительно повысился. Это свидетельствует о том, что *T. borrelii* активировала продукцию оксида азота *in vivo*. *T. carassii* не индуцировала уровень NO и ингибировала ее продукцию *in vitro*. Известно, что NO ингибирует

пролиферативный ответ лейкоцитов крови и селезенки карпа, тогда как фагоциты головной почки устойчивы к иммуносупрессивным эффектам NO *in vitro*.

Таким образом, NO-индуцирующая активность *T. borrelii* может быть адаптацией для обеспечения выживаемости и нормального существования паразита в рыбе-хозяине. *T. carassii* имеет иную стратегию для ингибирования специфической функции фагоцитов. Однако оба механизма позволяют паразитам существовать длительное время в организме хозяина.

Работы, посвященные изучению влияния паразитов на антиоксидантную систему рыб, демонстрируют изменение активности ферментов и/или содержания антиоксидантов у инвазированных особей. Трематоды *Clinostomum detrunctum* (Braun, 1899) не вызывали сколь-либо значительной индукции супероксиддисмутазы (СОД) и каталазы (КАТ) в мышцах серебряного карася *Rhamdia quelen* (Quoy et Gaimard, 1824), но перекисное окисление липидов (ПОЛ) при этом резко возрастало. Это свидетельствовало о том, что инвазия стимулировала развитие окислительного стресса у рыб и повреждение мембран мышечных клеток [148–179]. Сходные результаты были получены при исследовании леща, зараженного плероцеркоидами *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758, Gmelin, 1790) [97]. Исследователи установили значительное увеличение параметров ПОЛ и снижение общей антиоксидантной активности у зараженных рыб по сравнению с незараженными. Инфицирование карпа цестодой *Ptychobothrium* sp. привело к значительной активации антиоксидантных ферментов в печени и головной почке [152, 153]. Вместе с тем считают, что антиоксидантная активность тканей хозяина может быть модифицирована в период жизненного цикла паразита в зависимости от стадии развития гельминта [149]. Основные ответные реакции антиоксидантной системы хозяина на инвазию приведены в таблице 1.4.

Наши исследования активности антиоксидантных ферментов мышечной ткани черноморского шпрота в зависимости от инвазии рыб личинками нематоды *H. aduncum* показали, что активность КАТ была достоверно снижена у зараженных рыб по сравнению со здоровыми.

При этом минимальные значения активности фермента установлены у особей, содержащих наибольшее количество паразитов. Активность ПЕР достоверно снижалась с увеличением степени инвазии. Полученные результаты свидетельствуют о том, что при высокой зараженности личинками нематод происходит ингибирование активности ферментов защитной антиоксидантной системы и отражает подавляющее влияние паразитов на защитные реакции хозяина [127].

Таблица 1.4 — Отклики антиоксидантной системы гидробионтов на инвазию паразитами (по литературным данным)

Паразит	Хозяин	Реакция антиоксидантной системы хозяина	Литературный источник
<i>Clinostomum detruncatum</i> (Trematoda)	Золотая рыбка <i>Carassius auratus auratus</i> (Linn aeus, 1758)	Активность СОД и КАТ В мышцах не изменилась	Bello et al., 2000 [148]
<i>Ptychobothrium sp.</i> (Cestoda)	Карп <i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758)	Увеличение активности КАТ, ГР, ГП и ГТ	Dautremepuits et al., 2002, 2003, 2004 [151-153]
<i>Ligula intestinalis</i> L.(Cestoda)	Лещ <i>Abramis brama</i> L. (Linnaeus, 1758)	Снижение общей активности в сыворотке крови и печени, усиление ПОЛ	Микряков, Силкина, 2006 [97]
<i>Uronema Marinum</i> Dujardin, 1841 (Ciliophora: scuticjiliatida)	Камбала <i>Hippoglossus olivaceus</i> Temminck, (Schlegel, 1846)	Подавление хемилюминесценции фагоцитов хозяина тканевыми экстрактами паразита, содержащими СОД и КАТ	Kwon et al., 2003 [170]
<i>Schistosoma Mansoni</i> Sambon, 1907 (Trematoda)	Моллюск <i>Biomphalaria Alexandrina</i> (Ehrenberg, 1831)	Активность КАТ и ГТ в гемолимфе выше у чувствительной к паразиту расы по сравнению с резистентной	Mahmoud, Rizk, 2004 [173]

Сходная картина была получена при исследовании влияния паразита на активность ферментной антиоксидантной системы мышц черноморской камбалы-калкана [128].

Иные результаты были получены нами при исследовании активности антиоксидантных ферментов крови мерланга, инвазированного нематодой *H. aduncum*. Активность КАТ и СОД оказалась в 1,5 раза выше у зараженных особей. Для ПЕР и ГР достоверных отличий в эритроцитах крови рыб двух групп не установлено, тогда как активность ГТ у инвазированных рыб более чем в 4 раза превосходила этот показатель у здоровых особей ($p < 0,01$). В последнее время исследователи стараются использовать обобщенные характеристики состояния организма, подвергающегося неблагоприятным воздействиям.

С этой целью предлагаются различные интегральные показатели, характеризующие общие тенденции изменения биохимического статуса организма. Нами также был применен интегральный показатель ферментной антиоксидантной активности, который оказался значительно выше у зараженного мерланга по сравнению с незараженными рыбами. Совершенно очевидно, что внедрение паразита в стенки органов пищеварения, выделение метаболитов в организм хозяина, а также привносимая им инфекция усиливают процессы свободнорадикального окисления и являются мощными факторами, стимулирующими активность антиоксидантных ферментов рыб [126 -129].

Полученные результаты свидетельствуют о влиянии степени инвазии на отклики антиоксидантной системы рыб, которая обладает выраженной тканеспецифичностью. Данный вывод подтверждаю исследования, проведенные при изучении ПС цестода *Botriocephalus gregarius* (Renaud Gabrion et Pasteur, 1983) – черноморская камбала-калкан [122], которые показали, что активность большинства антиоксидантных ферментов существенно возростала в печени и мышцах зараженных рыб по сравнению с показателями незараженных рыб. При этом отклик антиоксидантной системы в печени был выражен в большей степени, чем в мышцах [158].

Таким образом, в данном разделе дан анализ классификации межвидовых биотических взаимодействий, имеющих место, а экосистеме. Множество популяций разных видов, объединённых выше упомянутыми связями, образуют биоценотическую систему. В такой системе обитает паразит – нематода *H. aduncum* в своём ареале, со своими экологическими особенностями, жизненным циклом. Ареал изучаемого паразита – ЧМ, которое имеет свои специфические особенности: географическое положение («внутреннее море»), низкая солёность (16 - 18‰), состав биоты, в том числе хозяева паразита, гидрологические процессы, глубины и динамика температурного режима.

Популяционный комплекс *H. aduncum* взаимодействует в шести биоценозах ЧМ во всём многообразии ценологических связей в рамках своей ПС. Именно этой ПС, в определённых экологических условиях свойственны свои особенности структуры и функционирования. Многообразие ПС не только в МО, но на суше, не позволяет на сегодняшний день унифицировать методологические подходы и способы их анализа. Необходимо изучать конкретную ПС, в конкретных экологических условиях. Но для того, что бы подойти к методической части анализа ПС, следует изучить опыт предшественников. С этой целью в данном разделе были проанализированы исторические этапы в разработке методов и методологических подходов. И, как итог – описание современных подходов в этой области.

Разные исследователи предлагают свои пути исследования ПС. Но в конечном итоге всё упирается в анализ ПС на организменном, популяционном и ценотическом уровнях.

В нашей работе проведены исследования, касающиеся молекулярного уровня анализа, позволяющего понять стратегию адаптации паразита к хозяину (среда первого порядка) и реакции организма хозяина на вторжение паразита на молекулярном уровне, что способствует пониманию механизма взаимодействия на организменном и популяционном уровнях.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Материалы исследования

Черноморского шпрота, ставриду, мерланга и камбалу–калкана отлавливали в трёх промысловых районах у крымского побережья: юго–западный район (Евпатория – м. Фиолент); ЮБК (м. Сарыч – Алушта) и район Судака (Алушта – м. Меганом) в период 2003 – 2009 гг. с помощью пелагических тралов (на базе МРТК), донными ловушками и ставными неводами (на базе рыбколхоза «Путь Ильича») (рисунок 2.1).



Рисунок 2.1 — Районы отбора проб. ● – шпрот; ○ – мерланг, ■ – ставрида, □ – камбала-калкан

Мерланг отлавливали тралами как прилов шпрота, а также донными ловушками и ставным неводом в районах м. Лукулл, Севастополя и Судака в 2005, 2009, 2011 и 2012 гг. Ставриду отлавливали в различные годы (2004, 2005, 2008 и 2009 гг.) у юго–западного побережья Крыма как донными ловушками, так и тралами. Камбалу-калкан отлавливали камбальными сетями (ячей 200 мм) в районе Севастополя в 2006, 2009, 2010 и 2011 гг. (таблица 2.1). Всего в процессе исследования было обработано 22470 экземпляров рыб.

Таблица 2.1 — Районы и количество (экз.) исследованных рыб

Объект исследования	м. Лукулл	Севастополь (открытое море)	ЮБК	Район Судак	Севастополь	
					Бухта Казачья	Бухта Стрелецкая
Шпрот	12791	409	1850	1900	100	200
Калкан	-	376	-	-	-	-
Мерланг	470	941	-	160	330	290
Ставрида	-	2504	-	-	70	80

При анализе возрастной структуры популяции шпрота были использованы многолетние исходные данные биологического анализа 7500 экземпляров, накопленные в отделе ихтиологии ИнБЮМ им. Ковалевского А. О. за период 2003 - 2009 гг.

Характеристика основных хозяев *H. aduncum*. Исследования проводили на 4 массовых видах черноморских рыб, относящихся к разным экологическим группам: черноморский шпрот, мерланг, ставрида, калкан. В соответствии с особенностями биологии исследуемые виды были отнесены к трём экологическим группам: донная – камбала-калкан; придонно-пелагическая – мерланг и шпрот; пелагическая – ставрида.

Sprattus sprattus – массовый короткоцикличный бореальный пелагический промысловый вид [1, 8]. Стайный придонно-пелагический вид. В ЧМ распространён повсеместно [2, 32, 54, 131], живёт здесь 5 - 6 лет, однако основную часть популяции составляют годовики и двухгодовики, редко достигают возраста полных трёх лет [75, 76, 104]. Созревает на первом году жизни. Икрометание порционное. За нерестовый сезон одна особь вымётывает от 0,5 до 36,0 тыс. пелагических икринок. В ЧМ икрометание происходит в течение почти всего года, но с разной интенсивностью, с сентября – октября до июня, единично даже летом, но в основном в холодное время года (ноябрь–март) и в холодных слоях воды [42, 44, 89, 105]. Планктонофаг, питается холодолюбивыми организмами, а на глубинах до 20 м переходит на питание копеподами (*Acartia*

clausi (Giesbrecht, 1889)), личинками Decapoda [42, 44, 47, 48, 54, 88, 105]. В северо–западной части ЧМ он приурочен к границам шельфа и территориально ограничен ареалом западно–крымской популяции от м. Тарханкут до м. Сарыч [54, 104, 105]. Весной после нереста в марте - апреле осуществляет кочёвки, связанные с нагулом (поиском более кормных мест) [47, 48, 54]. Больших сезонных миграций не совершает [47, 48]. Выполняет функцию массового основного второго промежуточного хозяина паразита.

Trachurus mediterraneus. Распространена в водах Атлантики у берегов южной Европы и северной Африки, в Средиземном, Мраморном, Черном и Азовском морях; в пределах своего ареала образует ряд локальных стад, отличающихся по размерам входящих в них особей. Локальные стада состоят либо из крупной ставриды, либо из мелкой [3, 4]. Возрастной состав мелкой черноморской формы ставриды в разные годы меняется, обычно преобладают три возрастные группы. Ставрида созревает на 2 году жизни. Встречаются отдельные особи пятигодовалого возраста. Икрометание происходит с мая по август. Питается некрупными стайными рыбами, а также мелкими ракообразными [32]. Выполняет функцию массового основного как второго промежуточного, так и окончательного хозяина паразита [102, 103].

Merlangius merlangus. Распространен в Атлантическом океане, СМ и ЧМ. Холодолобивая придонно–пелагическая рыба. Держится стаями на глубинах до 100 - 120 м вблизи берегов при температуре 5 - 16 °С. Совершает сравнительно небольшие сезонные миграции, подходя в холодное время к берегу и отходя от берегов на глубины с потеплением. Икрометание происходит круглый год по всему ареалу. Икра пелагическая. Молодь ведёт пелагический образ жизни до годовалого возраста [14, 18, 19, 20]. Половой зрелости достигает обычно на втором году жизни. Пик нереста приходится на зимний период. Уловы состоят из трех первых возрастных групп, в наибольшем количестве представлены двух и трёхлетки [102, 103]. Взрослые особи питаются в основном рыбой, ракообразными, полихетами [18, 19, 20, 125]. Выполняет функцию массового основного окончательного хозяина паразита.

Scophthalmus maeoticus. Обитает на глубине до 100 м. Ведёт оседлый образ жизни, образуя обособленные локальные стада [33, 45]. Область распространения занимает около 25 % площади дна ЧМ, из которых в северо–западной части находится около 60% [15, 46, 114 - 117]. Держится на песчаных, песчанно-илистых и ракушечных грунтах, крупные особи также среди мидий и фазеолин, молодь до глубины 10 м при солёности 16,2 - 19,1‰ и температуре воды 6 - 10°C, осенью в период откорма при температуре 18 - 19°C. Размножается с конца февраля–начала марта до начала июня. Икра пелагическая, плодовитость очень высокая [45, 93, 94, 106]. В начале периода совершает незначительные миграции с больших глубин к берегам на меньшие глубины. Зимует на глубинах 75 - 100 м. По окончании нереста летом, отходит на глубину 70 - 90 м и до начала осени ведёт малоактивный образ жизни [96]. Долгоживущий вид. ЖЦ камбалы длительный, предельные: возраст – 16 лет, длина – 76 см, масса – 10 кг. Донный хищник. Самки по темпу роста обгоняют самцов. Половая зрелость самцов наступает в возрасте 3 - 4 лет, самок в 6 - 7 лет. Первые годы жизни питается ракообразными, мелкими донными рыбами. С наступлением половой зрелости питается главным образом рыбой. У юго–западного побережья Крыма доминирует в рационе мерланг [58, 136, 137]. Выполняет функцию основного массового окончательного хозяина паразита.

2.2 Методы исследования

Паразитологические методы. Учёт показателей заражённости рыб проводили при помощи метода неполного паразитологического анализа на предмет обнаружения нематод по методике И. Е. Быховской–Павловской (1985) [21]. Систематическую идентификацию личинок и взрослых нематод проводили на основе морфометрического анализа с учётом родовых и видовых характеристик [38, 108, 176, 177].

Среди родовых признаков у личинок 3 стадии рода *Hysterothylacium* основными являются: строение уже вполне сформированной пищеварительной

системы (наличие кишечного и желудочного отростков), наличие личиночного зуба, положение экскреторной поры (на уровне нервного кольца), наличие хвостового шипика (рисунок 2.2).

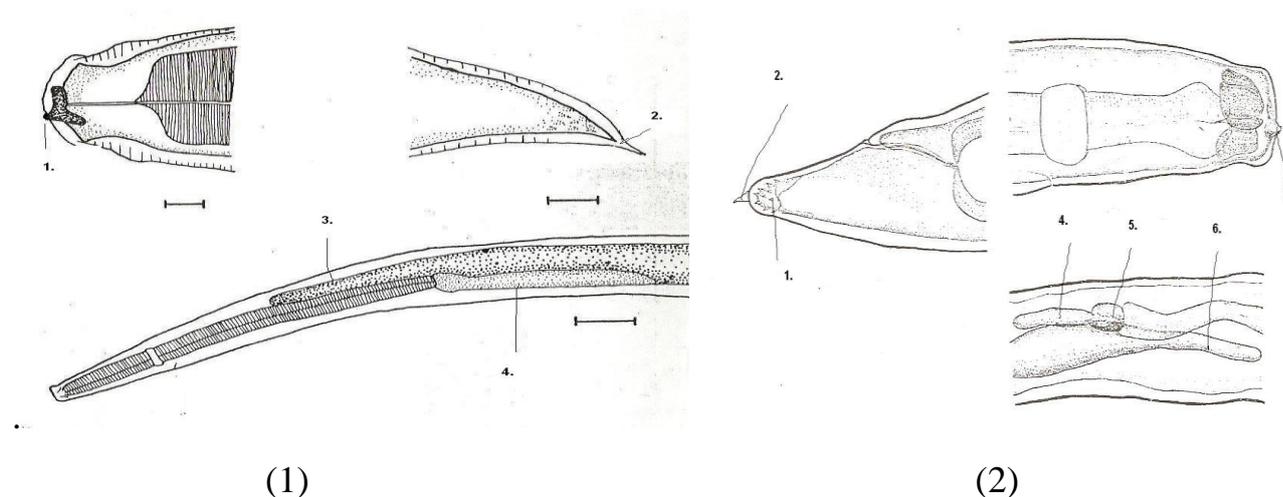


Рисунок 2.2 — Строение личинки *H. aduncum* 3 стадии (1) – 1. Личиночный зуб; 2. Хвостовой шипик; 3. Кишечный отросток; 4. Желудочный отросток [192]; (2) – 1. Кактусовидный хвост под чехликом L3, 2. Хвостовой шипик; 3. Личиночный зуб; 4. Желудочный отросток; 5. Желудок; 6. Кишечный отросток [38]

У L4, как и у L3, также наблюдается равное соотношение отростков (желудочного и кишечного), но важным отличием L3 от L4 является отсутствие личиночного зуба и более развитые губы. На каудальном конце тела, как правило, появляется кактусовидный хвост, но в большинстве случаев кактусовидный хвост прикрыт сверху чехликом L3 с шипиком [166, 176, 177]. К видовым признакам *H. aduncum* относится: соотношение длины кишечного и желудочного отростков, которые как у личинок, так и у взрослых нематод практически одинаковы [38]. У взрослых нематод к ряду видовых признаков относятся наличие на каудальном конце тела «кактусовидного хвоста», морфологические особенности апикального конца тела и строение полностью сформировавшихся губ на апикальном конце [192]. Наиболее удачная характеристика морфометрических параметров нематоды принадлежит Ф. Моравцу (рисунок 2.3) [176, 177].

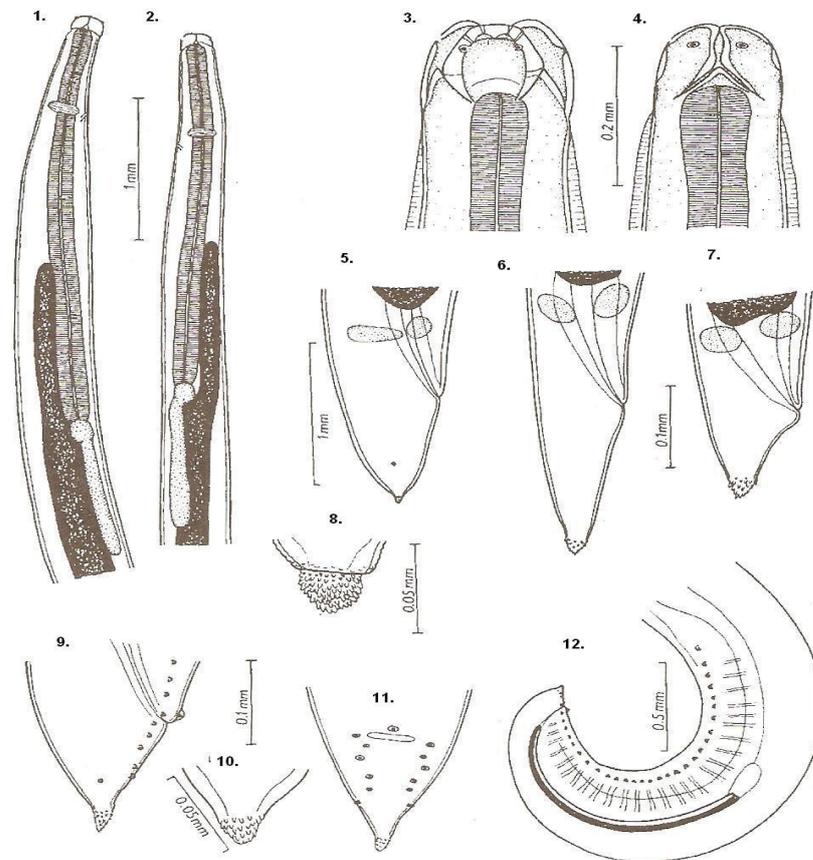


Рисунок 2.3 — *H. aduncum*. 1. Головной конец самки; 2. Головной конец L4; 3. и 4. Головной конец самца; 5. Хвост самки; 6. и 7. Хвостовой конец самца и самки предвзрослой стадии; 8. Хвостовой выступ самки; 9. и 11. Хвост взрослого самца; 10. Хвостовой выступ самца; 12. Задний конец тела самца [176]

Материалом для исследования стадий эмбриогенеза и ЖЦ *H. aduncum* служили взрослые нематоды, паразитирующие в кишечнике черноморской камбалы-калкан. Зрелых самок нематоды помещали в чашки Петри с отфильтрованной морской водой (рН 7,2 - 8,3) объёмом 30 мл. В среду добавляли антибиотик (1/1 пенициллин и стрептомицин) с целью предотвращения бактериальной и грибковой инфекции. Эксперимент проводили при температуре 7 - 8°C. После вымета яиц нематод пересаживали в другие чашки Петри и содержали в тех же условиях. Каждый день фиксировали хронометрические, количественные и морфологические показатели эмбрионального развития. Подсчёт выметанных яиц, осуществлялся в чашке Петри с обратной стороны, к которой была приклеена миллиметровая бумага с размером ячеек 5 мм.

Гидробиологические методы. С целью корректного определения заражённости в популяции массовых видов рыб (шпрот, ставрида, мерланг), играющих роль основных вторых промежуточных и окончательных хозяев паразита в исследуемых пробах были определены доминирующие возрастные группы. На основании чего была прослежена динамика возрастной структуры популяции рыб в разные сезоны, в разные годы (2003 - 2011 гг.), в разных промысловых районах. Отбор проб проводили ежемесячно в исследуемых районах с целью определения сезонной динамики показателей заражённости доминирующих возрастных групп и факторов на неё влияющих.

Индексацию видов рыб проводили по Световидову, 1964 [125]. Видовые названия гидробионтов даны по WoRMS [189].

Ихтиологические методы. Полный биологический анализ калкана, ставриды, мерланга, включавший измерение общей и стандартной длины (по Смиуту), определение массы рыбы и тушки, печени, гонад, пола, стадии зрелости, возраста проводили по общепринятым методикам [120]. Исследовали размерно-возрастной состав выловленных рыб с целью определения доминирующих размерно-возрастных групп в стаде. Возраст определяли по отолитам [135], размерные характеристики получали путём массовых промеров. Для выявления видовых, половых, возрастных и сезонных особенностей особей группировали по полу, возрасту и сезону вылова.

Биохимические методы. С целью определения степени ответных реакций организма гидробионта на вторжение паразита были применены методы спектрофотометрические и титрометрические для исследования активности антиоксидантных ферментов. Материалом исследования служили эритроциты крови и мышцы рыб.

Эритроциты отмывали путем смешивания с 10-кратным объемом физиологического раствора (0,85 % NaCl) и последующего отделения эритроцитарной массы. Для получения гемолизата в основную массу эритроцитов добавляли дистиллированную воду в соотношении 1/4 (по объему), выдерживали сутки при температуре 4°C в холодильнике. Полученные

гемолизаты разбавляли десятикратно дистиллированной водой и проводили дальнейшие исследования на спектрофотометре Specol 211 (Германия) [121].

Активность ферментов вычисляли в пересчете на концентрацию гемоглобина (Hb). Содержание Hb определяли согласно методу, описанному А. М. Андреевой [5]. Для получения экстрактов тканей их гомогенизировали в холодном физиологическом растворе (0,85 % NaCl), центрифугировали при 10000 g в течение 20 минут при 4° С и в супернатантах определяли активность ферментов, которую рассчитывали на мг белка в минуту. Содержание белка в экстрактах определяли по методу Лоури [120]. При изучении влияния инвазии на биохимические параметры рыб проводили исследования близких по возрасту особей в один и тот же сезон.

Определение активности антиоксидантных ферментов (каталазы) определяли по разложению перекиси водорода [7]. Реакционная смесь содержала 3,5 мл дистиллированной воды, 0,5 мл пробы, 1 мл 1 %-ной перекиси водорода. Через 30 минут реакцию останавливали добавлением 2,5 мл 10 %-ного раствора концентрированной серной кислоты. Титрование проводили 1-н раствором перманганата калия (KMnO₄). Активность фермента рассчитывали по формуле:

$$A = \frac{1,7 \cdot (V_{\text{конт}} - V_{\text{оп}})}{V \cdot t \cdot c}, \quad (2.1)$$

где $V_{\text{конт}}$ и $V_{\text{оп}}$ – объемы KMnO₄, использованные на титрование контрольной и опытной проб соответственно, мл; 1,7 – каталазное число; V – объем пробы, мл; c – концентрация Hb, мг/мл.; t – время, мин.; A – активность фермента, мгH₂O₂/мг Hb/мин.

Активность СОД определяли по степени снижения скорости процессов восстановления нитросинего тетразоля в инкубационной среде [179], используя реакционную смесь: 0,6 мл 0,5 М фосфатного буфера рН 7,8, 0,75 мл 0,0136 %-ного раствора НАДН, 0,35 мл 0,00038 %-ного раствора нитросинего тетразоля и 0,1 мл пробы. Реакцию проводили в кювете спектрофотометра путем добавления 0,1 мл 0,000613 %-ного раствора феназинметасульфата при длине волны 560 нм в течение 1 минуты. Активность фермента рассчитывали по формуле:

$$A = \frac{\Delta E_{хол} - \Delta E_{оп}}{V \cdot c \cdot \Delta E_{хол}} \cdot 100, \quad (2.2)$$

где $\Delta E_{хол}$ – разница между конечным и начальным значениями экстинкции холостой пробы; $\Delta E_{оп}$ – разница между конечным и начальным значениями экстинкции опытной пробы; V – объем пробы, мл; c – концентрация Нв, мг/мл; A – активность фермента, условные единицы (усл. ед.)/мг Нв/мин.

Активность пероксидазы определяли бензидиновым методом [90]. Состав реакционной смеси: 0,6 мл ацетатного буфера рН 5,4, 0,4 мл бензидинового реактива, 0,1 мл пробы, 0,2 мл 0,03 %-ной перекиси водорода. Измерения проводили при длине волны 600 нм в течение 1 минуты. Активность фермента вычисляли по формуле:

$$A = \frac{E_k - E_n}{V \cdot c}, \quad (2.3)$$

где E_n – начальное значение экстинкции; E_k – конечное значение экстинкции; V – объем пробы, мл; c – концентрация Нв, мг/мл; A – активность фермента, оптические единицы (опт. ед.) /мг Нв/мин.

Активность ГР определяли по убыли концентрации НАДФН [111] в реакционной среде: 1мл фосфатного буфера 0,5 М, рН 8,0; 0,1 мл 1 М ЭДТА; 0,25 мл 7,5 мМ окисленного глутатиона, 0,05 мл 1,2 мМ НАДФН; 0,1 мл пробы. Измерения проводили при длине волны 340 нм в течение 10 минут. Активность фермента рассчитывали по формуле:

$$A = \frac{1000 \cdot (E_n - E_k) \cdot 1,5}{6,22 \cdot V \cdot t \cdot c}, \quad (2.4)$$

где E_n и E_k – начальные и конечные значения экстинкции; 1000 – коэффициент перевода мкмоль в нмоль; 1,5 – общий объем смеси, мл; V – объем пробы, мл.; c – концентрация Нв, мг/мл; 6,22 – молярный коэффициент поглощения НАДФН; t – время, мин.; A – активность фермента, на моль НАДФН/мг Нв/мин.

Активность ГТ определяли по накоплению конъюгата [111] в реакционной среде: 1,5 мл фосфатного буфера 0,1 М, рН 6,5; 0,2 мл глутатиона восстановленного; 0,02 мл 0,1 М 1-хлор-2,4-динитробензола (ХДНБ); 0,1 мл пробы. Измерения проводили при длине волны 340 нм в течение 3 минут. Активность фермента рассчитывали по формуле:

$$A = \frac{1000 \cdot (\Delta E_{оп} - \Delta E_{к}) \cdot 1,82}{9,6 \cdot V \cdot t \cdot c} \quad (2.5)$$

где $\Delta E_{оп}$ – разница между начальным и конечным значениями экстинкции опыта; $\Delta E_{к}$ – разница между начальным и конечным значениями экстинкции контроля; 1000 – пересчетный коэффициент; 1,82 – общий объем смеси, мл; V – объем пробы, мл; c – концентрация Нв, мг/мл; 9,6 – молярный коэффициент накопления конъюганта; t – время, мин.; A – активность фермента, нмоль конъюганта/мг Нв/мин.

Экологические методы. Анализ разных уровней взаимодействия соактантов: 1. Морфофункциональный подход А. И. Грановича – в двух аспектах анализа ПС: мета- и параструктуры [51, 52]. 2. С целью решения проблемы специфичности паразита на популяционном уровне, его хозяева были распределены по четырём структурным уровням (Ч. М. Нигматуллин) [99, 101]. 3. С целью анализа ценотического уровня организации ПС были применены пять критериев формирования подсистем в ПС (А. А. Добровольский и др.) [55].

Статистические методы анализа данных. Статистическую обработку данных проводили по Г. Ф. Лакину [87]. Вычисляли среднюю арифметическую (M), стандартное отклонение (σ), ошибку средней арифметической (m). Сравнительный анализ данных осуществляли с использованием t-критерия Стьюдента. Различия между сравниваемыми рядами считали достоверными и статистически значимыми при $p < 0,05$. С целью выявления зависимости между исследуемыми параметрами рассчитывали коэффициент корреляции (r) с помощью стандартной программы “EXCEL”. При этом считали, что при коэффициентах корреляций $0 < r < 0,3$ имеет место слабая связь, $0,3 < r < 0,5$ – умеренная, $0,5 < r < 0,7$ – значительная, $0,7 < r < 0,9$ – сильная. Достоверность различий между выборками оценивали с применением U-критерия Манна–Уитни [87].

ГЛАВА 3 ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА НЕМАТОДЫ *HYSTEROOTHYLACIUM ADUNCUM*, КАК ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПАРАЗИТА СО СРЕДОЙ ЕГО ОБИТАНИЯ

H. aduncum – космополит, который в различных регионах мира относительно хорошо изучен. Однако изменчивость паразита ставит перед исследователями всё новые задачи, связанные с решением таких проблем, как особенности развития паразита на ранних онтогенетических стадиях ЖЦ в различных акваториях МО. Получение таких данных и их анализ позволят дать адекватную оценку особенностей нематоды на основе изменчивости паразита и сократить количество разночтений между исследователями разных стран. Цель данного раздела – анализ проблемных аспектов раннего онтогенеза паразита в условиях черноморской экосистемы.

Основной задачей исследования являлось изучение особенностей эмбриогенеза *H. aduncum* в черноморской акватории, в частности у берегов Крыма. Для этого изучали процессы вымета яиц нематодой (извлечённой из кишечника и желудка камбалы-калкан) в различных средах: 1 – морская вода с добавлением пепсина (моделирование условий среды в пищеварительном тракте копеподы); 2 – морская вода (контрольная). Предварительно часть отобранных самок нематод были вскрыты с целью определения стадии развития яиц в матке. В результате в матке самки не были обнаружены яйца, находящиеся в процессе развития. Другая часть самок была помещена в пепсин–содержащую среду и в контрольную (морскую воду). Первый вымет яиц самками нематод начался в пепсин–содержащую среду. 10 % от общего количества самок выметали яйца через 4 - 5 ч. после попадания их в экспериментальную среду. Основная масса самок начинала вымет яйца через 2 суток. Начало вымета – это появление ленты из склеенных яиц. В течение суток лента (клейкая биомасса) исчезала, и в чашке Петри оставались только яйца. Яйца, обладающие отрицательной плавучестью, оседали и приклеивались ко дну чашки Петри. Вымет яиц происходил порционно, наиболее интенсивно вымет продолжался в течение трёх суток, далее

ослабевал и ещё через 2 - 3 суток прекращался. При этом самки оставались малоподвижными, но живыми. При многократном вскрытии самок нематод в их яичниках были обнаружены не развивающиеся яйца. Количество выметанных яиц зависело от размера самки (Таблица 3.1), (рисунок 3.1).

Таблица 3.1 — Зависимость количества вымётываемых яиц от размера самки [67]

Длина самки, см	Средняя длина самки, см	Количество выметанных яиц, экз.	Среднее количество яиц при вымете, экз.
1 - 1,7	1,35	0 – 900	450
1,7 - 2,8	2,25	900 – 1900	1400
2,8 - 3,9	3,35	1900 – 3300	2600
3,9 - 5,0	4,45	3300 – 6000	4650
5,0 - 6,5	5,75	6000 – 8000	7000
6,5 – 9,0	7,75	8000 – 9000	8500

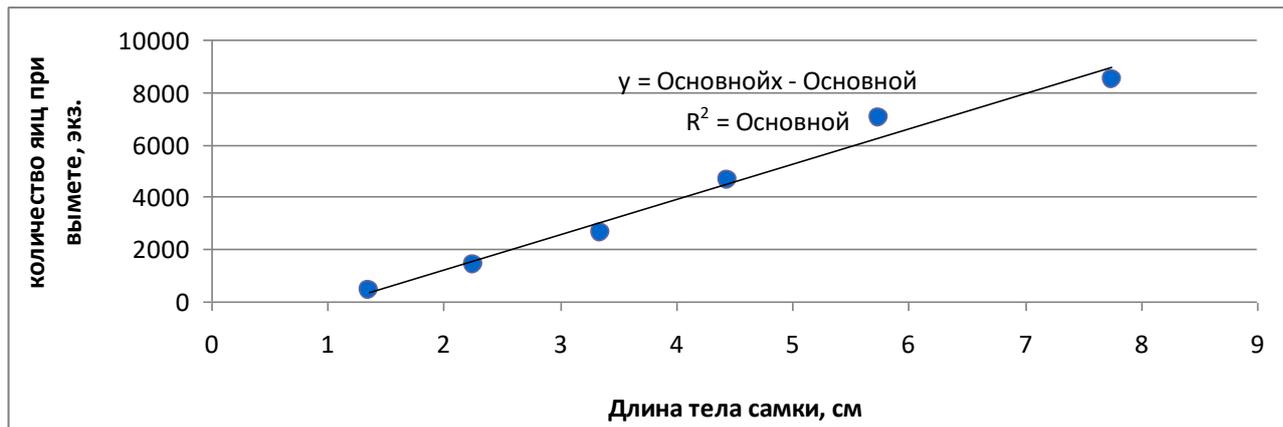


Рисунок 3.1 — Зависимость количества вымётываемых яиц от длины тела самки нематоды.

Яйцо в пепсинсодержащей среде в день вымета представлено на рисунке 3.2 (1). На второй день после вымета происходит обособление протоплазмы внутри яичной оболочки (рисунок 3.2 (а) (2)). С этого момента начиналось эмбриональное развитие. Ещё через 2 суток происходило дробление (рисунок 3.2 (а) (3 и 4)), которое в разных яйцах проходило неравномерно. До образования

бластулы у различных яиц одного вымета прослеживался разный временной интервал (рисунок 3.2 (б)). На 4 сутки в яичной оболочке личинка находилась на стадии «головастика» (рисунок 3.2 (а) (5 и 6)). На 5 - 6 сутки в яйце мы наблюдали так называемую «пульсирующую» личинку [31], которая активно двигалась в яичной оболочке (рисунок 3.3 (1)). На 7 сутки яйцо увеличивалось в размерах, оболочка размягчалась, слегка увеличивалась в размерах и принимала форму эллипса. На 8 сутки личинка, разрывая мягкую оболочку яйца, выходила во внешнюю среду (рисунок 3.3 (2)). Во всех 11 повторностях эксперимента первый выход личинок из яичной оболочки после вымета происходил на 6 сутки, а в течение следующих 3 - 4 суток составлял незначительный процент от всего количества выметанных яиц.

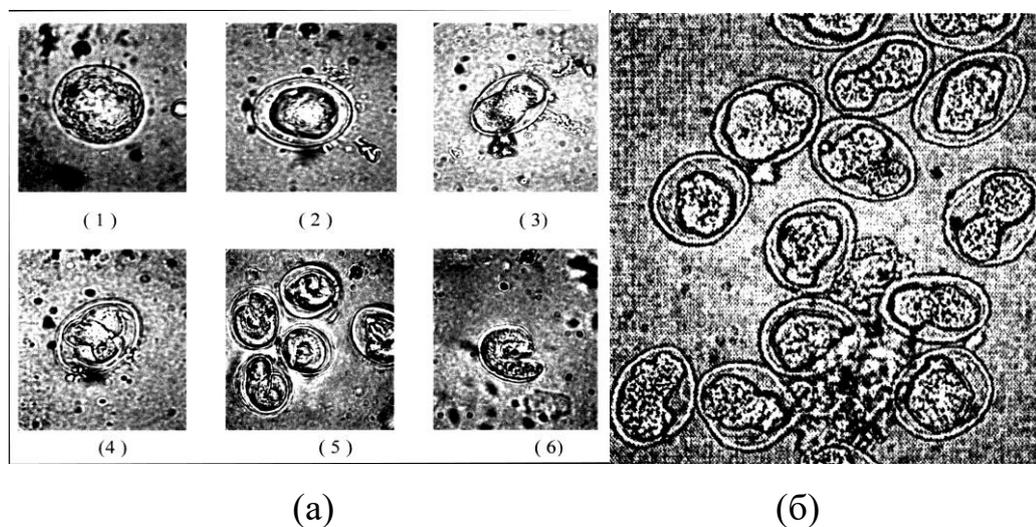
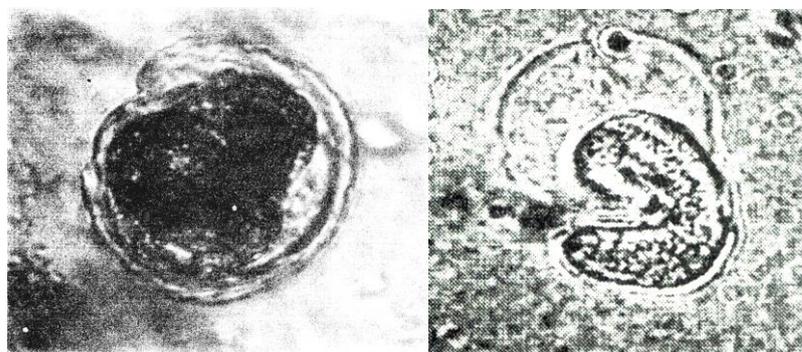


Рисунок 3.2 — (а) Стадии эмбриогенеза *N. aduncum*. (б) Асинхронное развитие яиц одного вымета *N. aduncum* в экспериментальной среде [67]

Основной массовый выход личинок (85 %) происходил в течение 6 - 7 суток, после чего отмечено его резкое сокращение до нескольких процентов в течение 2 - 3 суток. Аналогичная динамика развития имела место в контроле (морская вода), но со значительным увеличением сроков выхода личинок. L2 в чехлике L1, прорывая размягчённую яичную оболочку, оказывались в окружающей среде (экспериментальный раствор) [60, 66, 67]. Максимальный срок жизни личинки в эксперименте составил 47 суток (рисунок 3.4).

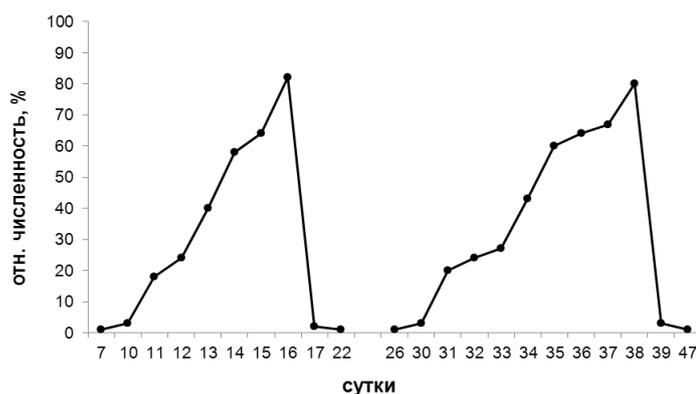
Следует отметить, что морфология вышедшей из яйца личинки в нашем исследовании совпадала с описанием личинки, полученной экспериментальным путём Е. Д. Вальтер [31]. Данный факт свидетельствует о том, что исследуемые личинки как в Белом, так и в ЧМ идентичны по своей видовой принадлежности.



(1)

(2)

Рисунок 3.3 — Личинка *H. aduncum* на последних этапах эмбриогенеза. (1) – сформированная личинка в оболочке яйца, активно двигающаяся (пульсирующая). (2) – разрыв оболочки яйца и выход личинки L3 (в оболочке L2) в окружающую среду [67]



(1)

(2)

Рисунок 3.4 — Динамика выхода личинок *H. aduncum* из яичной оболочки: 1 – в пепсине, 2 – в морской воде [67]

На основании этого можно заключить следующее:

1. Количество выметанных яиц – прямопропорционально размерам самки нематоды ($R^2 = 0,9806$).

2. Развитие личинки (в яйце) в материнском организме нематоды не происходит. Развитие начинается в экспериментальной среде или в морской воде (внешней среде)

3. Яйца одного вымета развиваются неравномерно (асинхронно) как в экспериментальной среде (раствор с добавлением пепсина), так и в контрольной среде (морская вода).

4. Время эмбриогенеза в яйце увеличивается в два раза, если развитие происходит в морской воде, как среде первого порядка.

5. В результате развития как в экспериментальной среде, так и в контрольной среде, из яйца выходит L2 в чехлике L1. Срок жизни личинки (L2) в морской воде в нашем эксперименте составил 47 суток.

Следующий этап исследования заключался в искусственном заражении смешанной культуры копепод *Acartia tonsa* и *Acartia clausi* яйцами *H. aduncum*, извлечёнными из камбалы - калкан. Заражение проводили путём внесения в культуру копепод яиц свежего вымета, яиц нематоды на определённой стадии развития, а также личинок, вышедших из оболочки яйца. Опыт проводили при постоянной температуре +20° С. Следует отметить, что в смешанной культуре при данной температуре *A. clausi* не выжила, поэтому заражение проводили только с участием *A. tonsa*. Через 3 ч. в камере Богорова подсчитывали количество заражённых копепод (путём определения в кишечнике копепод яиц нематод). Через 24 ч. в камере Богорова фиксировали количество заражённых копепод

Определяли активность, морфологические характеристики и возраст личинок, проникших в гемоцель копеподы.

В ёмкость с взрослыми копеподами добавляли яйца нематод свежего вымета (одни сутки от начала эксперимента), яйца на определённой стадии эмбриогенеза (1 - 5 суток) и яйца, содержащие уже сформированную личинку (6 - 8 суток после вымета), активнодвигающуюся (пульсирующую) под яичной оболочкой и готовую к выходу.

Результаты исследований показали, что заражение копепод яйцами нематод происходило во всех случаях, за исключением заражения личинками, вышедшими из яичной оболочки, которые не заглатывались копеподами *A. tonsa* целиком, а повреждались или расчленились ротовым аппаратом копеподы. Так как копеподы перед экспериментом не питались, то спустя два часа после добавления яиц нематод в ёмкость с копеподами в кишечниках последних отмечали 1 - 2 яйца. Все яйца были проглочены копеподами и 100 % яиц развились в организме ракообразных. При ежедневном контроле с помощью камеры Богорова и бинокля выход личинки из яиц в просвет кишечника был зафиксирован на 5 сутки (рисунок 3.5).

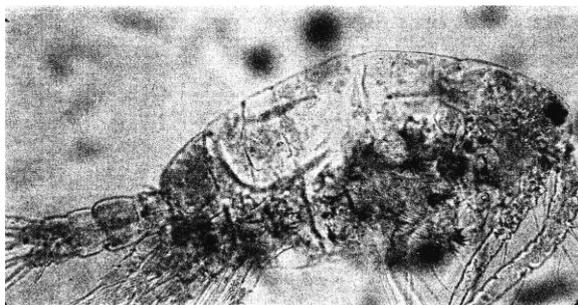
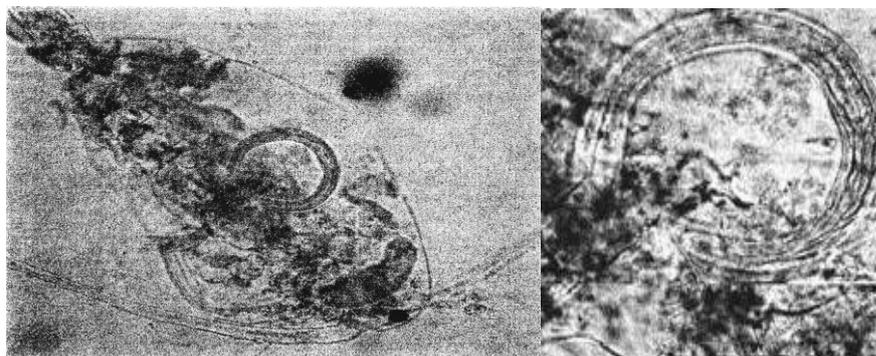


Рисунок 3.5 — Личинка (L2) *H. aduncum* в кишечнике копеподы [60]



(1)

(2)

Рисунок 3.6 — Личинка (L3) *H. aduncum*, разорвавшая кишечник хозяина, выходит в гемоцель копеподы (1) – общий вид; (2) – вид при увеличении [60]

Далее происходил интенсивный рост личинки в течение суток (формирование кишечного и желудочного отростков (рисунок 3.6.)). Проникновение личинок из яиц в гемоцель копеподы произошло на 6 - 7 сутки

после заражения. Фото L3 с оформленной пищеварительной системой представлено на рисунке 3.6. (2, 3). При этом наблюдали обездвиживание копеподы и дальнейшую её гибель в течение суток. После чего личинка покидала тело мёртвой копеподы. При заражении копепод яйцами на определённой стадии развития отмечено сокращение времени развития личинки в организме хозяина. В таких случаях проникновение личинки в гемоцель копеподы происходило через 1 - 3 суток после инвазии. При заражении копепод яйцами с уже развившейся (пульсирующей) личинкой, проникновение личинки в гемоцель наблюдалось через сутки после заражения копепод.

На завершающем этапе исследования были заражены личинки камбалы-калкан инвазированными копеподами. В ёмкость к заражённым копеподам были добавлены 3 личинки камбалы, которые активно питались. Через сутки при их вскрытии личинок рыбы паразиты не были обнаружены.

Результаты эксперимента позволили сделать следующие заключения:

1. Развитие паразита начинается при попадании его яйца в организм первого промежуточного хозяина (копеподы) или во внешнюю среду (морская вода). Вышедшая из яичной оболочки L2 в организме копеподы интенсивно развивается и превращается в L3.

2. При выходе L3 из организма копеподы в морскую воду её развитие прекращается. Эти личинки выполняют расселительную функцию, так как являются инвазионными для рыб-планктофагов и паратенических хозяев (моллюсков).

3. Экспериментально доказано, что копепода *A. tonsa* – вселенец в ЧМ является первым промежуточным хозяином *H. aduncum*, принимающим участие в реализации ЖЦ паразита.

4. Заражение личинок калкана, инвазированными копеподами, дало отрицательный результат. Вероятно, заражение калкана происходит на стадии малька.

В главе «Обсуждение полученных результатов» подробно рассмотрен вопрос о реализации ЖЦ *H. aduncum* с участием копепод в ЧМ.

ГЛАВА 4 ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КЛЮЧЕВЫХ СОЧЛЕНОВ В ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЕ НЕМАТОДЫ *HYSTEROETHYLACIUM ADUNCUM* В ЧЁРНОМ МОРЕ

4.1 Сезонные, межгодовые и региональные особенности взаимодействия популяции шпрота и гемипопуляции личинок *Hysterothylacium aduncum* (Rud, 1802) в Чёрном море

Дать корректную оценку заражённости шпрота (второго промежуточного хозяина) без учёта возрастной структуры популяции хозяина не представляется возможным, так как в течение всего календарного года происходит изменение возрастной структуры популяции рыбы [74 - 77], что обуславливает колебание показателей заражённости *H. aduncum* в нерестовый и нагульный периоды. По этой причине на данном этапе наших исследований применён популяционный подход при анализе особенностей заражённости массовых видов рыб [43, 61 - 63, 85, 86]. Анализ этих показателей проводили у рыб, выловленных в местах промысловых скоплений (в разных районах) у побережья Крыма.

Сезонная динамика соотношения возрастных доминирующих групп в популяции черноморского шпрота в районе мыса Лукулл в 2009 г. Определение возраста шпрота проводили по отолитам [2, 135] и результатам массовых промеров, на основании которых выделены две доминирующие размерно-возрастные группы: от 6,1 до 7,0 и от 8,1 до 9,0 см. В период нереста это годовики и двухгодовики, а в нагульный период – сеголетки и двухлетки. Общее количество особей в доминирующих группах принимали за 100 % и определяли долю каждой группы в процентах в нерестовый и нагульный периоды года (рисунок 4.1).

Доля модальных групп по отношению к общему количеству особей исследуемого шпрота составила 70 - 88%. Трёхлетки составили 2 - 3%, а трёхгодовики, встречающиеся в единичном количестве, составили в среднем менее одного процента.

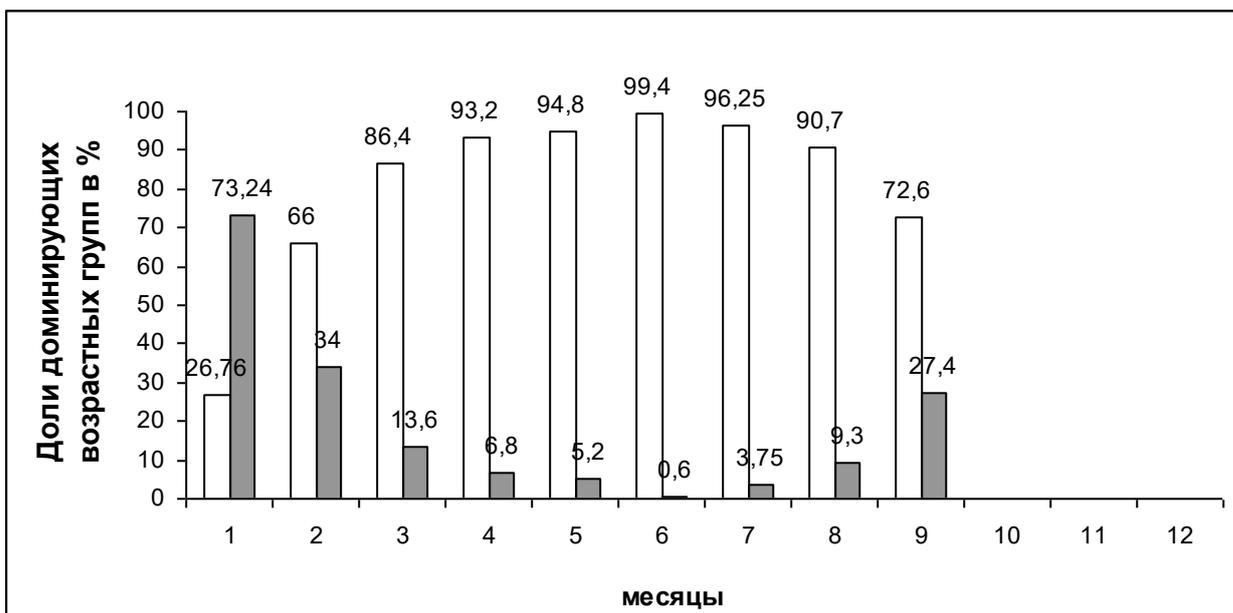


Рисунок 4.1 — Сезонная динамика соотношения числа рыб в доминирующих возрастных группах в популяции шпрота в районе м. Лукулл в 2009 г.

□ – Сеголетки и годовики; ■ – Двухлетки и двухгодовики [61]

В результате исследования соотношения сеголеток–годовиков и двухлеток–двухгодовиков в период нереста и нагула установлено, что максимальное количество сеголеток (99,4 %) приходится на июнь, и они доминируют весь нагульный период при минимальном количестве двухлеток в июне (0,6 % от общего количества особей в доминирующих группах). Противоположная тенденция наблюдается в период нереста в январе, когда отмечен максимум числа двухгодовиков (73,24 %) и минимум годовиков (26,76 %). Однако в остальные месяцы нереста доминируют годовики. Их количество в промысловых скоплениях плавно возрастает с конца февраля до июня, затем постепенно снижается к октябрю.

Установленные закономерности сезонных вариаций доминирующих возрастных групп в популяции шпрота связаны с особенностями нерестовых миграций. Известно, что динамика изменения структуры популяции определяется сроками преднерестовых и постнерестовых миграций (кочёвок) [54], которые у шпрота происходят в течение месяца: весной (февраль–март) и осенью (октябрь–ноябрь). В наших исследованиях отбор проб осуществлялся в местах

промысловых скоплений на глубине 55 - 90 м, где в течение полугода происходит нерест [54]. Хотя известно, что гидрологические условия ЧМ благоприятствуют круглогодичному нересту шпрота, но основа его воспроизводительного потенциала реализуется в период с ноября по март [1, 8, 54]. Последовательность участия рыб в нересте зависит от того, какие возрастные группы первыми начинают нерест и как долго он происходит.

Известно, что первыми нерестятся двух и трёхгодовики, которые задерживаются в местах нереста дольше, чем годовики. Позже подходят годовики, у которых период размножения значительно короче, чем у двухгодовиков и более старших особей [45, 47, 48, 104]. Следовательно, годовики и двухлетки, отнерестившись, уходят из мест промысловых скоплений, уступая место другим вновь прибывшим «рекрутам». Двух и трёхгодовики нерестятся относительно долго (2 - 3 месяца), поэтому их нахождение в местах промысловых скоплений – относительно постоянная величина для зимнего (нерестового) периода, и максимальное количество двухгодовиков в местах промысловых скоплений в 2009 г. приходилось на зимний период (нерест – 73,24%), а минимальное – на июнь (0,6%). Противоположная ситуация отмечена для сеголеток–годовиков, когда их численность в период нагула максимальна весной – летом (99,4%), а минимальна в январе (26,76%). Однако с февраля годовики (66%) доминировали над двухгодовиками (34%) в промысловых скоплениях. Массовое появление молоди в местах нереста установлено в конце февраля. С этого периода идёт повышение доли молоди (сеголеток) в популяции, которые увеличивают долю своего участия в популяции в весенне–летний период [54].

Таким образом, результаты, проведённого анализа, отражают особенности динамики возрастной структуры популяции шпрота в районе м. Лукулл, обусловленные нерестовыми миграциями.

*Заражённость доминирующих возрастных групп шпрота личинками *H. aduncus* в районе м. Лукулл в 2009 г.* Учёт показателей заражённости сопоставляли с динамикой колебания возрастной структуры популяции шпрота в течение всего календарного года в районе м. Лукулл.

Динамике возрастной структуры популяции в различные периоды 2009 года соответствуют определённые показатели заражённости личинками нематод (рисунок 4.2).

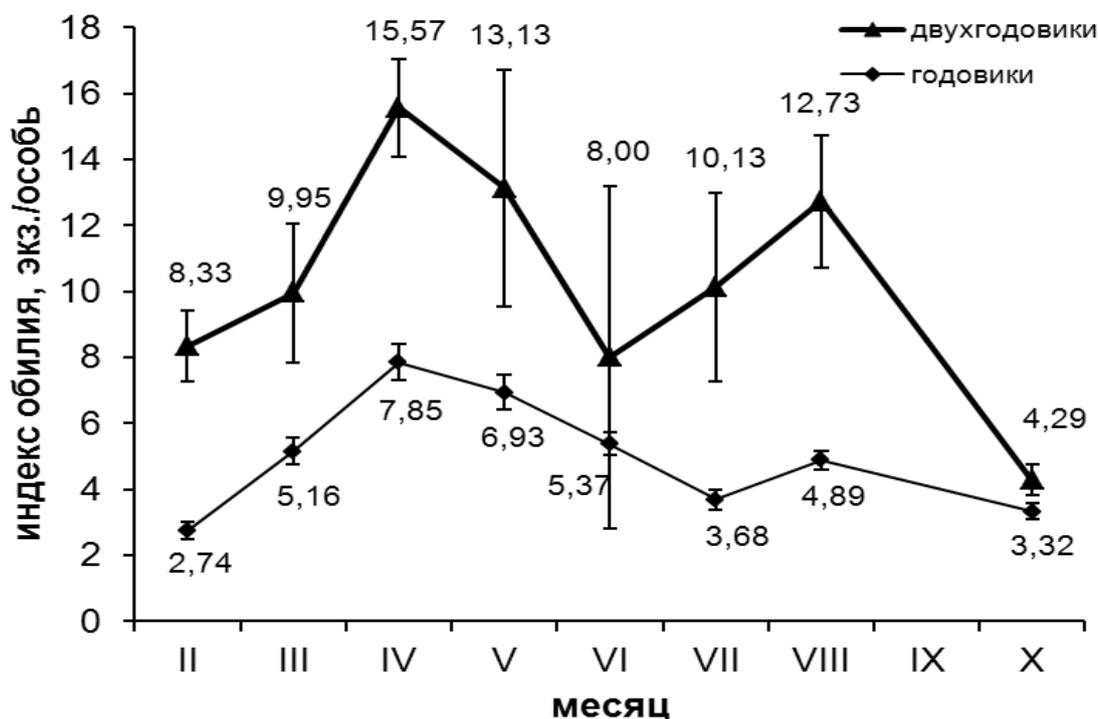


Рисунок 4.2 — Сезонная заражённости (индекс обилия (ИО)) шпрота личинками *H. aduncum* в районе м. Лукулл в 2009 г. [61]

В 2009 г. рост индекса обилия *H. aduncum* сеголеток–годовиков начинается с конца февраля (ИО - 2,7 экз/особь) и достигает максимума в апреле (ИО - 7,8 экз/особь). С конца мая происходит постепенное снижение значений ИО в течение всего нагульного периода до октября (ИО - 3,3 экз/особь). У двухгодовиков начало повышения заражённости отмечено в феврале (ИО - 8,3 экз/особь). Затем она растёт до апреля (ИО - 15,5 экз/особь) и резко падает в июне до 8 экз/особь. Второй пик инвазии приходится на август (ИО - 12,7 экз/особь), в октябре отмечено постепенное снижение до значений нерестового периода (ИО - 4,2 экз/особь). Аналогичная тенденция изменения заражённости наблюдается при анализе интенсивности инвазии (ИИ) и экстенсивности инвазии (ЭИ) (таблица 4.1).

Таблица 4.1 — Сезонные колебания ИИ и ЭИ личинками *H. aduncum* у различных возрастных групп шпрота в районе м. Лукулл в 2009 г. [61]

Месяц	Экз. в пробе	Сеголетки–годовики			Двухлетки-двухгодовики		
		Экз.	ИИ, экз.	ЭИ, %	Экз.	ИИ, экз.	ЭИ, %
Февраль	300	198	3,15 ± 0,13	87	102	8,33 ± 0,55	100
Март	300	261	6,07 ± 0,18	96	39	9,95 ± 1,07	100
Апрель	300	279	7,94 ± 0,27	100	21	15,57 ± 0,77	100
Май	300	285	6,93 ± 0,27	100	15	13,13 ± 1,89	100
Июнь	300	294	5,39 ± 0,18	100	6	8,00 ± 2,90	100
Июль	300	285	4,50 ± 0,13	81	15	10,13 ± 1,51	100
Август	300	270	4,89 ± 0,15	100	30	12,73 ± 1,03	100
Октябрь	300	216	3,32 ± 0,13	98	84	4,29 ± 0,24	100

У шпрота в районе м. Лукулл повышение значений инвазии в обеих доминирующих группах начинается в конце февраля, что совпадает с завершением нереста и началом откормного периода.

Пик ИИ у сеголеток приходится на май с последующим плавным понижением показателей заражённости до начала нагульного периода в октябре (1 - 9 экз). У двухгодовиков-двухлеток аналогичным образом с конца февраля начинают повышаться значения заражённости (2 - 25 экз) при ЭИ – 100%, но, в отличие от сеголеток, у них в нагульный период наблюдается два пика ИИ: в мае (2 - 22 экз) и в конце августа (2 - 24 экз).

Заражение сеголеток начинается с марта по май с ИИ 1 - 7 экз. Максимальная заражённость сеголеток зафиксирована в мае ИИ 1 - 18 экз. У годовиков максимальное значение ИИ в конце нереста составило 1 - 11 экз., а у двухгодовиков в период нереста ИИ 4 - 11 экз., в начале нагула ИИ 2 - 22 экз. У двухлеток в нагульный период максимальные значения ИИ составили 3 - 22 экз. Возникает парадоксальная ситуация, когда сеголетки в нагульный период заражены сильнее, чем годовики в период нереста, а заражённость двухлеток в нагул выше заражённости двухгодовиков в нерест. Объяснить это можно тем, что

по мере взросления шпрота в полости его тела накапливаются личинки *H. aduncum*, но возрастная структура популяции очень динамична – сеголетки к осени становятся годовиками, а двухлетки двухгодовиками. Годовики летом становятся двухлетками (рисунок 4.3).

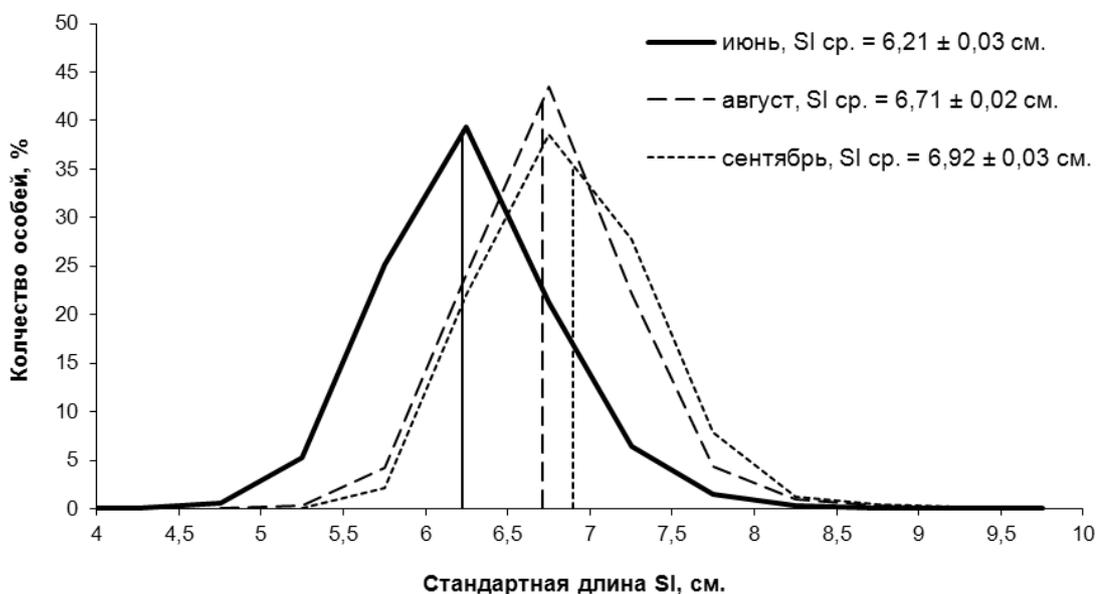


Рисунок 4.3 — Динамика изменения длины шпрота в нагульный период 2009 г. В районе м. Лукулл [61]

В нагульный период вследствие естественного прироста размерных характеристик особей и перехода их в другую размерно–возрастную группу, соответственно, изменяются и показатели заражённости доминирующих возрастных групп, и их количественные, сезонные характеристики. Это происходит вследствие того, что по мере естественного прироста спонтанно меняется численный и качественный состав доминирующих групп (сеголетки–годовики переходят в двухлетки–двухгодовики, а двухгодовики в трёхлетки).

Таким образом, колебания значений инвазии совпадают по времени с сезонными изменениями возрастной структуры популяции шпрота. Однако на значение показателей заражённости влияет не только возрастная структура популяции, но и биологические характеристики шпрота как вида с коротким ЖЦ, а именно: особенность питания в период нереста и нагула и специфика

преднерестовых и постнерестовых миграций (кочёвок) различных размерно-возрастных групп в местах промысловых скоплений.

Межгодовая динамика возрастной структуры популяции шпрота у юго-западного побережья Крыма. Параметры соотношения долей доминирующих возрастных групп шпрота за период 2003 - 2009 гг. представлены на рисунке 4.4.

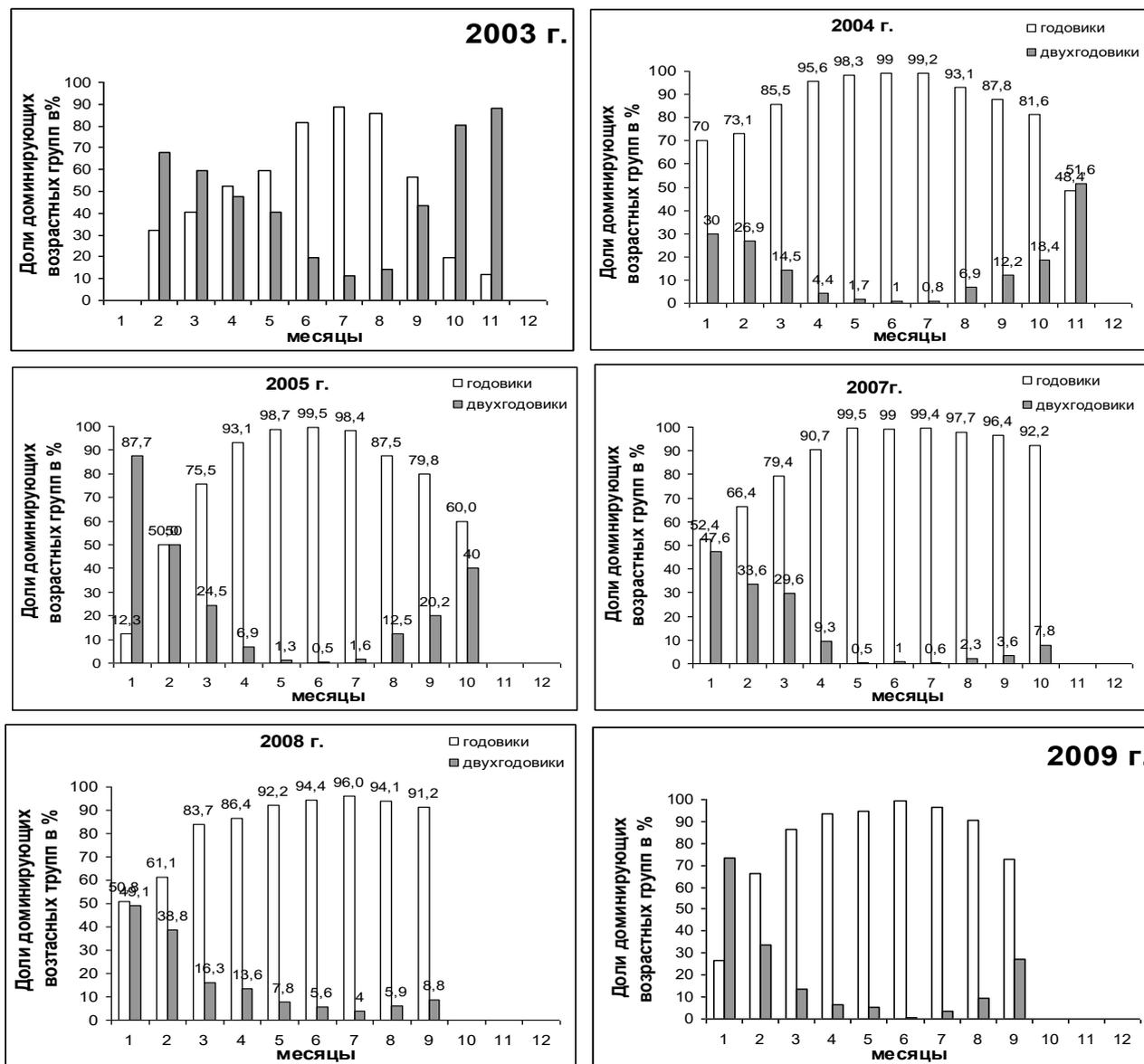


Рисунок 4.4 — Межгодовая динамика соотношения доминирующих размерно-возрастных групп в популяции шпрота у юго-западного побережья Крыма в период 2003 - 2009 гг.: □– Сеголетки и годовики; ■– Двухлетки и двухгодовики [62]

В исследуемый период в районе м. Лукулл установлена схожие закономерности сезонного соотношения доминирующих возрастных групп в местах промысловых скоплений шпрота. С февраля по март происходит постепенное увеличение числа сеголеток-годовиков с максимальным их количеством в июне–июле. Годовая динамика размерно–возрастной структуры в 2003 г. имеет вид двух пересекающихся синусоид, когда в нагульный период в популяции доминируют сеголетки, а в период нереста двухгодовики. С 2004 г. наблюдаются резкие изменения соотношения возрастных групп в период нереста. Как и в предшествующий год, в период нагула преобладают сеголетки, но в период нереста в промысловых скоплениях начинают доминировать годовики. Во время нереста происходит скачкообразное изменение соотношения годовиков и двухгодовиков по годам с уменьшением в 2004 и 2007 гг. доли двухгодовиков и относительным падением числа годовиков в 2005 и в 2008 гг. Однако при этом в 2007 и 2008 гг. в период нереста в районе м. Лукулл доминировали годовики.

С 2003 г. в нагульный период происходит увеличение количества годовиков–сеголеток в популяции с соответствующим сокращением количества двухгодовиков. С 2004 г. это соотношение практически не меняется вплоть до 2009 г. В период нереста происходит скачкообразное изменение соотношения годовиков и двухгодовиков по годам с падением доли годовиков в 2005 и 2009 гг.

Особенности межгодовой динамики заражённости шпрота личинками *H. aduncus* у юго–западного побережья Крыма. Динамика сезонных показателей заражённости в районе мыса Лукулл в течение нескольких лет не изменялась. У годовиков с конца февраля и в марте происходит повышение показателей заражённости с пиком в мае и последующим плавным снижением значений инвазии до октября.

У двухгодовиков в исследуемый период наблюдается повышение инвазии с февраля и с двумя пиками в апреле и августе и уменьшение этих показателей в октябре (рисунок 4.5).

Межгодовые изменения других показателей заражённости имели сходные тенденции (таблица 4.2). Самые высокие значения инвазии наблюдаются в 2003

г., но в 2004 г. отмечено резкое снижение у сеголеток–годовиков как интенсивности, так и экстенсивности инвазии. У двухгодовиков падают значения интенсивности инвазии, но не изменяется экстенсивность. Небольшое увеличение инвазии происходит в 2006 г. у годовиков и в 2007 г. у двухгодовиков, но в последующие годы установлена тенденция снижения этих параметров, тогда как показатели экстенсивности у двухгодовиков практически не изменяются.

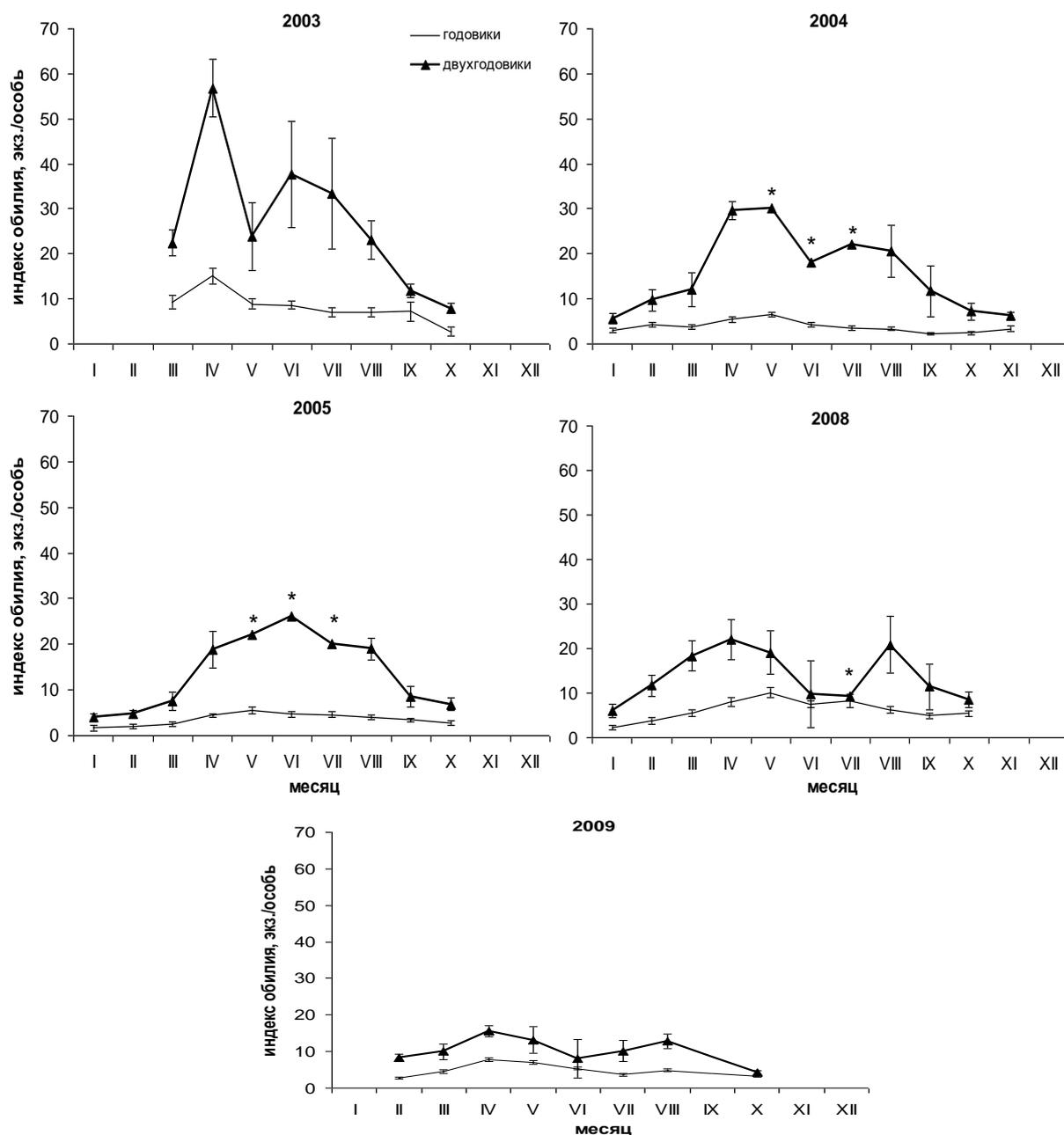


Рисунок 4.5 — Межгодовая динамика заражённости личинками (ИО) *H. aduncum* черноморского шпрота у юго–западного побережья Крыма в период 2003 - 2009 гг. [62]

Таблица 4.2 — Межгодовые колебания значений интенсивности инвазии (ИИ) и ЭИ личинками *H. aduncum* черноморского шпрота у юго–западного побережья Крыма [62]

Годы	Период	Сеголетки–годовики			Двухлетки–двухгодовики		
		Экз. в пробе	ИИ, экз.	ЭИ, %	Экз. в пробе	ИИ, экз.	ЭИ, %
2003	Нагул	2035	4,96 ± 4,33	100	1048	9,79 ± 3,86	100
	Нерест	555	9,31 ± 2,38	100	991	32,89 ± 10,62	100
2004	Нагул	1788	3,55 ± 0,66	94	93	8,14 ± 2,35	99
	Нерест	906	4,25 ± 1,22	84	126	21,98 ± 5,60	100
2005	Нагул	1956	2,57 ± 0,36	98	187	5,78 ± 1,70	100
	Нерест	465	4,45 ± 0,58	78	258	19,07 ± 5,75	100
2008	Нагул	1865	4,33 ± 1,42	98	264	11,10 ± 5,83	100
	Нерест	821	7,48 ± 1,44	92	703	15,39 ± 4,71	100
2009	Нагул	1622	4,18 ± 1,85	99	87	7,52 ± 6,03	100
	Нерест	778	5,91 ± 1,25	96	225	11,91 ± 4,22	100

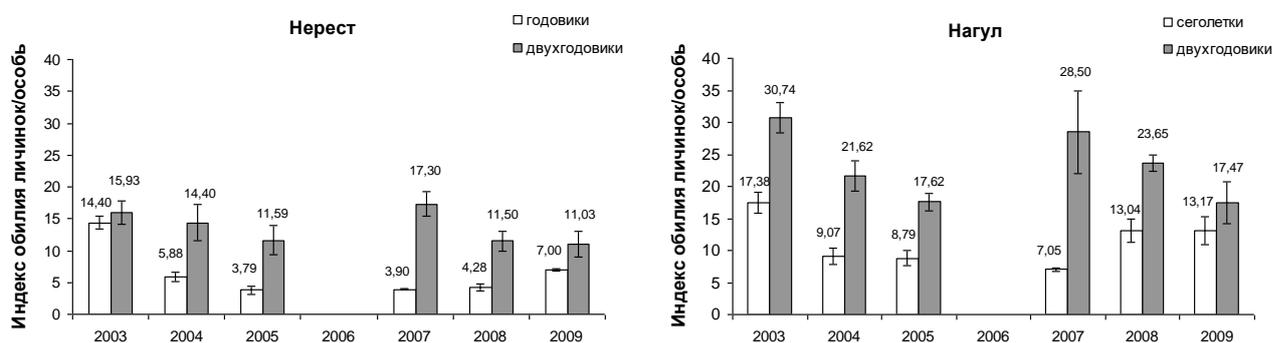


Рисунок 4.6 — Межгодовые колебания значений ИО ($M \pm m$) *H. aduncum* у черноморского шпрота у юго–западного побережья Крыма [62]

Так как ИО является самым информативным показателем колебания инвазии, то по среднестатистическим межгодовым значениям в период нереста и нагула можно проследить межгодовые изменения заражённости шпрота личинками нематод в одном отдельно взятом районе (рисунок 4.6).

Наблюдается две ярко выраженные тенденции: у двухлеток в период нагула и нереста установлен максимум заражённости в 2003 и 2007 гг., у сеголеток–годовиков напротив – снижение заражённости отмечено в нерест и нагул с 2003 до 2007 гг. с последующим повышением к 2009.

Таким образом, межгодовые колебания заражённости шпрота в районе м. Лукулл, зависят от ненормированного промысла в этом районе [75]; от видового состава и массы кормового планктона – первого промежуточного хозяина паразита, как главного участника стартовой МФФ в ЖЦ [70, 80, 83], что будет рассмотрено в разделе «Обсуждение результатов»; от комплекса абиотических факторов – гидрологических процессов в районе, степени распреснения [75]. Но в последнее время в литературе появились обоснованные предположения, что причиной серьёзных изменений в состоянии черноморских биоценозов могут быть глобальные изменения мирового климата, связанные с солнечными циклами [139].

Особенности заражённости черноморского шпрота личинками *H. aduncum* в разных промысловых районах уберегов Крыма. В ихтиологической литературе давно поднимается вопрос о наличии локальных стад пелагических рыб. В 1963 г. был применён паразитологический метод для установления различий в локальных стадах черноморского шпрота, но экологические работы по изучению зависимости динамики заражённости от возраста рыбы, её миграций и сезона года не проводились [99, 100]. Учитывая этот факт, были выделены две доминирующие возрастные группы и установлены показатели их заражённости (ИИ, ЭИ, ИО) личинками *H. aduncum* в период 2003-2009 гг. в различных промысловых районах у крымского побережья (таблица 4.3).

Самые высокие показатели заражённости шпрота установлены у юго–западного побережья Крыма (рис. 4.5). Пик инвазии у сеголеток–годовиков во все годы приходится на апрель–май. Для показателей инвазии двухгодовиков в районе м. Лукулл характерна специфичная картина заражённости, отличная от таковой в районах Судака и ЮБК, наличием у двухгодовиков двух пиков инвазии (весенний – апрель–май и летний – август).

Таблица 4.3 — Среднестатистические межгодовые значения индекса обилия личинок *H. aduncum* у сеголеток–годовиков и двухлеток–двухгодовиков шпрота, выловленного в разных районах у берегов Крыма [63]

Район	Год	Сеголетки–годовики		Двухлетки–двухгодовики	
		нерест	Нагул	Нерест	Нагул
юго-западное побережье Крыма	2003	14,40 ± 1,07	17,38 ± 1,63	15,93 ± 1,81	30,74 ± 2,42
ЮБК		–	–	–	–
район Судака		–	–	–	–
юго-западное побережье Крыма	2004	5,88 ± 0,71	9,07 ± 1,24	14,40 ± 2,80	21,62 ± 2,31
ЮБК		3,00 ± 0,20	4,55 ± 0,64	4,80 ± 0,50	5,07 ± 0,33
район Судака		4,66 ± 0,33	7,74 ± 0,99	6,57 ± 0,73	12,96 ± 1,42
юго-западное побережье Крыма	2005	3,79 ± 0,64	8,79 ± 1,13	11,59 ± 2,31	17,62 ± 1,38
ЮБК		2,50 ± 0,12	3,65 ± 0,29	4,04 ± 0,12	5,43 ± 0,31
район Судака		3,46 ± 0,78	5,95 ± 0,56	6,93 ± 1,31	12,85 ± 1,30
юго-западное побережье Крыма	2007	3,90 ± 0,10	7,05 ± 0,25	17,30 ± 1,90	28,50 ± 6,50
ЮБК		–	–	–	–
район Судака		–	–	–	–
юго-западное побережье Крыма	2008	4,28 ± 0,55	13,04 ± 1,84	11,50 ± 1,55	23,65 ± 1,35
ЮБК		–	–	–	–
район Судака		–	–	–	–
юго-западное побережье Крыма	2009	7,00 ± 0,20	13,17 ± 2,19	11,03 ± 2,03	17,47 ± 3,23
ЮБК		–	3,43 ± 0,45	–	4,91 ± 0,76
район Судака		–	–	–	–

В различные годы изученного периода рост ИО *H. aduncum* у сеголеток начинается с конца февраля и достигает максимума в апреле–мае. С апреля – конца мая происходит постепенное снижение значений ИО в течение всего

нагульного периода до октября. У двухгодовиков повышение ИО отмечено с конца февраля. Затем происходит его рост до мая и резкое падение в июне.

Второй пик инвазии приходится на август, а в октябре отмечено постепенное снижение инвазии до значений нерестового периода. Из общей картины заражённости выпадает 2003 г., когда весенний пик отмечен в мае, а второй пик – в июле. В этом же году зафиксированы самые высокие значения показателей ИО. Аналогичная тенденция прослеживается для интенсивности и экстенсивности инвазии (таблица 4.2).

Формирование заражённости годовиков аналогично таковой в юго-западном районе с той разницей, что весенний пик заражённости у сеголеток, связанный с началом периода нагула, во все годы зафиксирован в апреле. Особенность заражённости шпрота у ЮБК в том, что показатели ИО относительно невысоки как у сеголеток-годовиков, так и у двухлеток-двухгодовиков. Единственный всплеск инвазии в течение исследуемого периода наблюдался в апреле 2004 г. у сеголеток. Значения ИО у двухгодовиков практически мало отличаются от значений ИО у сеголеток-годовиков.

Самые низкие показатели ИО наблюдаются у ЮБК. Один пик индекса обилия у двухлеток отмечен в середине лета (июль-август) в разные годы. Отличия межгодовых значений инвазии у сеголеток-годовиков сокращаются по сравнению с 2004 г.

У двухгодовиков падения значений инвазии не наблюдается. В районе Судака величина значений заражённости выше, чем у ЮБК, но ниже значений инвазии в районе м. Лукулл. Пик инвазии у сеголеток во все годы фиксируется в мае, а у двухлеток один пик – в июле.

Сезонная динамика показателей заражённости шпрота в исследуемых районах коррелирует с динамикой размерно-возрастной структуры популяции шпрота. Каждому району у побережья Крыма свойственна своя специфика формирования структуры популяции шпрота в течение всего календарного года [61 - 63]. Эта особенность прослеживается из года в год, что отразилось на величине среднестатистических показателей заражённости (ИО) (рисунок 4.7).

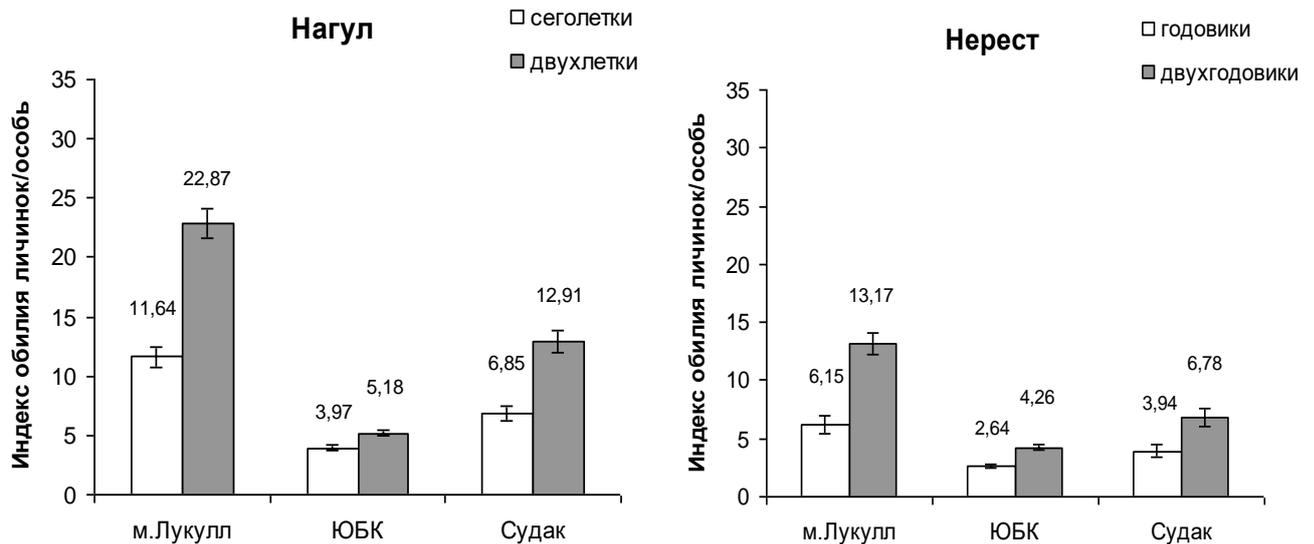


Рисунок 4.7 — Особенности заражённости черноморского шпрота личинками *H. aduncum* в различных районах промысла у побережья Крыма (средние межгодовые значения ИО ($M \pm m$)) [63]

Одним из факторов образования районных различий в степени заражённости локальных стад шпрота в ЧМ является его относительная приуроченность к прибрежным частям водоёма [54]. Известно, что заражённость группировок шпрота из открытых районов моря не отличается [102, 103]. Такое отличие свойственно локальным группировкам, приуроченным к прибрежным районам. Среди причин, определяющих особенности заражённости локальных группировок шпрота, на наш взгляд, на первом месте видовой состав кормового планктона (первый промежуточный хозяин *H. aduncum*). Кормовой зоопланктон в ЧМ составляют холодолюбивые, теплолюбивые и эвритермные виды копепод, например – *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859), *Penilia avirostris* (Dana, 1849), *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia tonsa* и *Acartia clausi*. Промысловые районы у побережья Крыма отличаются по видовому составу планктона, следовательно, по степени кормности отдельно взятого района [47, 48, 50, 70, 89, 102, 103, 134]. Именно это обстоятельство, прежде всего, определяет направление векторов и характер передачи инвазии по трофическим цепям, о чём подробно будет рассмотрено в главах 6. и 7.

Немаловажными факторами при формировании картины заражённости в разных районах являются абиотические факторы: сгонно–нагонные явления, существенно влияющие на динамику водных масс и соответственно на пространственную локализацию планктонных скоплений [50, 78]. Мы полагаем, что не следует исключать и антропогенный фактор (бытовые и промышленно–сельскохозяйственные стоки). Хотя данный аспект может вызвать определённые споры. Например, на какое расстояние от берега выходят сельскохозяйственные стоки в Судакском районе и промышленные стоки в районе Севастополя, при условии, что траловый промысел ведётся от 500 до 2500 метров от берега.

Таким образом, основными факторами, влияющими на заражённость шпрота в разных географических районах: состав кормового планктона и его заражённость [39], промысловая нагрузка на популяцию; особенности организации прибрежных биотопов (температурный режим, ландшафт дна, характер изменения глубин, течения, сгонно–нагонные явления) и специфика местной биоты как основной районной характеристики ПС нематоды в разных прибрежных районах [63], что будет подробно рассмотрено в разделе «Обсуждение полученных результатов».

4.2 Сезонные, межгодовые и региональные особенности взаимодействия популяции мерланга и гемипопуляций личинок, взрослых нематод *Hysterothylacium. aduncum* (Rud, 1802) в Чёрном море

Мерланг – основной сопутствующий шпроту хищник, играющий одну из ключевых ролей в ПС нематоды *H. aduncum* в ЧМ, как массовый обязательный окончательный хозяин [94, 102].

В организме мерланга нематода *H. aduncum* локализуется в желудке (L3 и L4, половозрелые нематоды), кишечнике (L3 и L4, половозрелые нематоды), пилорических придатках кишечника (L3 и L4, половозрелые нематоды), а также в полости тела (L3 и L4) мерланга [102]. Показатели заражённости у большинства хозяев данного паразита в ЧМ зависят от особенностей размерно–возрастной

структуры популяции в различные периоды года. В 2005 и 2009 гг. был получен массив данных о размерно–возрастных и весовых параметрах мерланга, выловленного у юго–западного побережья Крыма.

Особенности возрастной структуры популяции мерланга в Чёрном море в разные годы. В исследованные годы возрастной состав мерланга в уловах значительно различался. Так, в 2005 г. мерланг, выловленный в районе севастопольских бухт, был представлен тремя возрастными группами – 0+-1 и 2+-3, в то время как в 2009 г. его возрастной ряд расширился до 6 лет (рисунок 4.8).

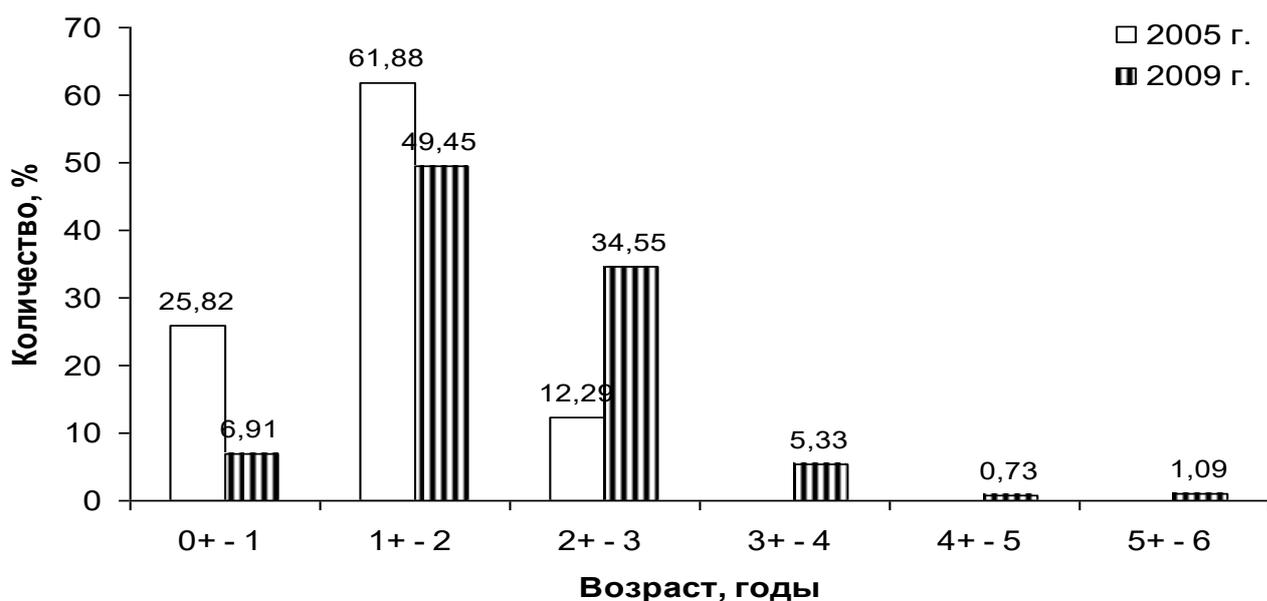


Рисунок 4.8 — Соотношение особей мерланга разного возраста в 2005 и 2009 гг. в районе Севастополя [64]

В 2009 г. увеличились не только размерно–возрастные характеристики рыб, но более чем вдвое возросло количество мерланга в прилове шпрота на глубине 55 - 80 м, а также в ставных неводах и донных ловушках на глубине 15 - 53 м. В таблице 4.4. представлены размерно–массовые диапазоны представленных возрастных групп мерланга, выловленного в 2005 г. и 2009 г. у юго–западного побережья Крыма.

Самки мерланга имеют большие размерно–массовые характеристики, чем самцы [19, 20].

Таблица 4.4 — Зависимость длины и массы мерланга от возраста у юго-западного побережья Крыма [64]

Возраст, годы	Длина (SL, см)			Масса (г)		
	Экз.	min-max	M±m	Экз.	min-max	M±m
2005 г.						
0+ - 1	63	9,3-13,0	11,58±0,09	55	7,4-21,0	13,7±0,4
1+-2	151	9,3-19,4	13,38±0,13	118	8,2-60,42	22,6±0,8
2+-3	30	13,6-20,2	16,61±0,33	28	20,9-80,6	48,1±3,2
2009 г.						
0+-1	19	4,7-14,4	10,99±0,43	19	0,87-19,6	12,80±0,93
1+-2	136	10,1-21,4	13,04±0,21	132	8,72-78,25	22,80±1,23
2+-3	95	10,3-21,3	15,18±0,34	85	10,82-118,09	35,91±2,68
3+-4	20	12,3-25,3	17,18±0,76	14	15,09-215,0	54,83±13,99
4+-5	2	32,7-35,6	34,15±1,45	2	295,0-520,0	407,50±112
5+-6	3	20,2-23,6	21,9±0,9	3	89,90-150,60	114,70±18,7

Заражённость мерланга личинками и взрослыми *N. aduncus* в районе Севастополя в 2005 г. В связи с тем, что величина инвазии одновозрастных самцов и самок не отличается по нашим данным, данным отечественных и турецких исследователей [167], в дальнейшем зависимость величины инвазии от пола в работе учитываться не будет.

Старшие особи встречаются в донных ловушках зимой (январь–февраль) и осенью (сентябрь–октябрь). Мерланг массово заходит в донные ловушки в течение всей зимы до конца марта и составляет от 12 до 22 кг на 100 кг улова; позже его доля резко снижается. В районе Севастополя мерланг исчез из прилова к середине июля на глубине 22 м и начал появляться в единичных экземплярах в конце июля на глубине 24 м. Весной, по мере сокращения доли мерланга в донных ловушках уменьшаются и его размеры.

Единичные экземпляры, отобранные из прилова в середине июня на глубинах 60 - 75 м, не превышали 5,0 см. В конце июля на глубине 24 м размеры

мерланга составляли 5,0 - 9,0 см (500 г мерланга на 100 кг шпрота). На глубине 22 м отмечали единичные экземпляры от 4,0 - 8,5 см, что связано с сезонными миграциями мерланга (от берега в открытое море в весеннее - летний период и обратно к берегу в осенне-зимний период).

Таким образом, более старые особи встречаются в прилове зимой (февраль). По мере прогревания воды весной количество мерланга в донных ловушках убывает, а размеры и возраст рыб уменьшаются.

Количество взрослых нематод в январе (ИИ 1 - 14, ИО 3,26) и феврале максимальное (ИИ 1 - 17, ИО 6,88) (при увеличении средних размерных величин рыб в популяции), после чего заражённость постепенно уменьшается, а к концу мая (ИИ 1 - 2, ИО 0,2) *H. aduncum* не регистрируется в мерланге. Но следует одно уточнение – в течение 2005 г. резкого сезонного изменения размерно-возрастной структуры популяции мерланга в районе Севастополя не происходит. В течение всего года в пробах присутствуют рыбы с возрастным интервалом 1 - 3 года за исключением февраля (1 - 4) и мая (годовики), что даёт возможность с определённой степенью достоверности судить о сезонной динамике заражённости мерланга.

По значениям ЭИ можно отследить закономерности сезонного колебания заражённости рыбы как личинками, так и взрослыми нематодами в относительно сходных возрастных диапазонах (рисунок 4.9). Процент всех рыб, заражённых взрослыми нематодами начинает увеличиваться с июля (ЭИ - 23%) с пиком в январе-феврале (ЭИ - 91%). Далее следует постепенное уменьшения ЭИ, а к середине мая полное отсутствие паразитов. С января постепенно увеличивается процент рыб заражённых личинками нематод (ЭИ - 27%).

Пик ЭИ приходится на апрель (100%), а затем следует резкое уменьшения рыб, заражённых личинками, по причине созревания личинок и одновременно с июля происходит увеличение количества рыб, заражённых взрослыми нематодами. Заражённость личинками начинает резко увеличиваться с середины февраля как в кишечнике, так и в полости тела рыбы с пиком в апреле (ИИ 2-19, ИО 5,2 экз/особь). При этом заражённость половозрелыми стадиями паразита в

апреле начинает снижаться (ИИ 1 - 2, ИО 0,6 экз./особь). Максимальная заражённость мерланга личинками в кишечнике регистрируется в конце марта – начале апреля (ИИ 3 - 24, ИО 7,29), минимальная – в начале осени (ИИ 1 - 2, ИО 0,17), а полное их отсутствие – в конце осени – начале зимы. В этот период наблюдается увеличение количества взрослых нематод (личинки взрослеют с весны до осени и становятся половозрелыми нематодами). Важнейшим аспектом при анализе заражённости мерланга фоновым паразитом является его локализация в особях из разных возрастных групп в различные периоды года. Подобные исследования в ЧМ ранее не проводились. В данной работе была предпринята попытка проследить изменение локализации нематод и их личинок в зависимости от месяца календарного года при учёте заражённости различных органов рыбы. Так при анализе заражённости взрослыми нематодами у старших возрастных групп до 3, 4 лет паразит регистрируется в кишечнике, желудке и пилорических придатках желудка в январе, феврале и октябре. В сентябре взрослые нематоды регистрируются только в кишечнике и желудке. У средневозрастных групп до двух лет в период март–август нематоды локализуются только в кишечнике.

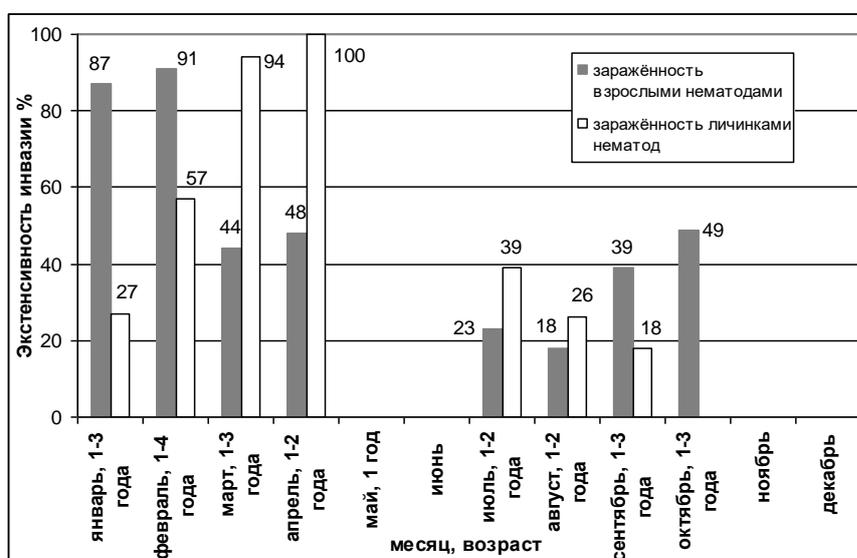


Рисунок 4.9 — Сезонная динамика заражённости (ЭИ) мерланга *H. aduncus* в районе Севастополя в 2005 г. [68]

При анализе заражённости личинками нематод наблюдается совершенно иная картина. Личинки регистрируются в кишечнике, желудке, пилорических придатках кишечника и полости тела. Но в 2005 году в мерланге из района Севастополя все органы рыбы заражены только в марте, когда отмечаются самые высокие значения заражённости. В феврале и апреле у мерланга заражены кишечник, желудок и полость тела, кроме пилорических придатков желудка. В январе заражён кишечник и желудок. В остальные месяцы, кроме октября, заражен только кишечник. Подробно данный вопрос рассмотрен в статье [68].

Таким образом, локализация нематод в организме мерланга зависит от сезона года. В период зима–весна взрослые нематоды регистрируются во всех органах (кишечник, желудок, пилорические придатки желудка). В летне–осенний период заражен только кишечник. Личинками заражены все органы только в марте. Кроме пилорических придатков кишечника все органы заражены в феврале и апреле. Вероятно, сезонная локализация нематод в организме мерланга может зависеть как от возраста рыбы, так и от возраста нематоды.

Заражённость мерланга личинками и взрослыми *N. aduncus* в районе Севастополя в 2009 г. В 2009 г. мерланга отлавливали с января по декабрь донными ловушками у берегов Севастополя в районе бухт: Стрелецкая (глубина 15 - 18 м), Казачья (38 - 53 м) и ставным неводом в Стрелецкой бухте (16 м).

По сравнению с 2005 г. размер мерланга увеличился в среднем на 6,0 см. Следовательно, изменилась и возрастная структура популяции. Сезонная особенность колебаний численности и формирования заражённости мерланга совпадает с таковыми в 2005 г.

Несмотря на увеличение размерно–возрастных характеристик мерланга в 2009 г., сократились показатели его заражённости как личинками, так и взрослыми нематодами (рисунок 4.10). Одна из важнейших причин этого явления кроется в особенностях рациона питания разных размерно–возрастных групп мерланга. Данный вопрос будет подробнее рассмотрен в разделе «Обсуждение полученных результатов». Исследуя зависимость заражённости, можно предположить, что в 2009 г. мерланг – это те же рыбы, что были исследованы в

2005 г. Они выросли до размерно–возрастных параметров 2009 г. Но при этом заражённость взрослыми нематодами снизилась. Вероятно, это связано с падением заражённости второго промежуточного хозяина (шпрота и хамсы), входящего в рацион старших возрастных групп мерланга.

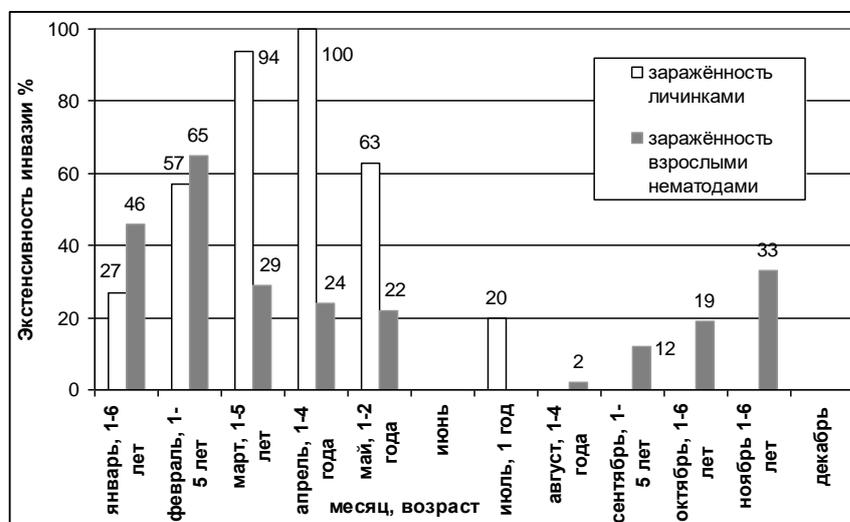


Рисунок 4.10 — Сезонная динамика заражённости (ЭИ) мерланга *H. aduncus* в районе Севастополя в 2009 г. [68]

Показатели заражённости с января снижаются одновременно с уменьшением средних размеров мерланга. Взрослые нематоды регистрируются в кишечнике до июня. В течение июня мерланг не встречается в донных ловушках и ставных неводах. В июле в уловах появляются единичные особи мерланга (8,0-10,0 см) с очень низкими значениями заражённости только личинками (ИИ 1-2, ИО 0,1). Постепенно в течение осени – начале зимы средние размеры рыб увеличиваются (1 - 6) одновременно с ростом значений заражённости взрослыми нематодами (ИИ 1 - 2, ИО 0,22).

Из вышеизложенного следует, что июнь – сезонная граница в ЖЦ мерланга у юго–западного побережья Крыма, когда сезонные миграции (сезонные колебания температуры воды) определяют размерно–возрастные характеристики популяции мерланга, и, соответственно, значения заражённости рыбы. По сравнению с аналогичным периодом 2005 г. заражённость личинками нематоды

незначительно сократилась, но значительно снизилась заражённость взрослыми нематодами на фоне увеличения возрастного диапазона мерланга.

Заражённость мерланга личинками и взрослыми *H. aduncus* в районе м.

Лукулл. Наибольшее количество старших особей отмечено в траловых приловах шпрота зимой и весной (январь–апрель (1 - 4 года)). Мерланг встречается в прилове шпрота в количестве 2 - 3 кг на 1 тонну до середины марта.

Позже его доля в прилове резко снижается. В районе м. Лукулл на глубине 60 м мерланг исчез из прилова к концу мая и начал появляться в единичных экземплярах в конце июля на глубине 50 - 75 м. Весной в конце апреля по мере сокращения доли мерланга в прилове уменьшаются и его размеры. В июле, как и в другие годы, мерланг исчезает из прибрежных орудий лова. В конце июля на глубине 70 - 75 м длина мерланга составляла 5,0 - 11,0 см (500 г мерланга на 1 тонну шпрота). На глубине 50 - 55 м отмечали единичные экземпляры размером от 4,0 - 8,5 см (0+). Это обстоятельство связано с сезонными миграциями рыб от берега в открытое море и обратно. С июля по октябрь возрастные характеристики мерланга в орудиях лова не изменяются (1 - 3 года). При относительно постоянных возрастных характеристиках мерланга в районе Севастополя в течение всего года по значениям ЭИ можно отследить сезонную динамику заражённости популяции мерланга (рисунок 4.11). Сезонная динамика заражённости в районе м. Лукулл сходна с динамикой в районе Севастополя. Показатели заражённости взрослыми нематодами самые высокие в феврале (ИИ 1 - 17, ИО 7). Наиболее заражен кишечник (ИИ 1-12, ИО 2,3), за ним следует желудок (ИИ 1 - 32, ИО 1,86 экз./особь) и пилорические отростки кишечника (ИИ 1 - 2, ИО 0,2 экз./особь). Количество взрослых нематод с начала марта (ИИ 1 - 14, ИО 3,26 экз./особь) постепенно уменьшается, а в конце мая их количество минимально (ИИ 1 - 2, ИО 0,3).

В сентябре вновь в мерланге регистрируются взрослые нематоды (ИИ 1 - 2, ИО 0,2 экз./особь), а в ноябре отмечен рост показателей заражённости (ИИ 1-3, ИО 0,6). Количество личинок в мерланге начинает увеличиваться с середины февраля как в кишечнике (ИИ 1 - 3, ИО 2,2 экз./особь), так и в полости тела (ИИ 1

- 4, ИО 0,52 экз./особь) рыбы. На этом фоне заражённость половозрелыми формами резко снижается. В конце мая численность взрослых нематод в мерланге минимальна. Максимальные значения заражённости мерланга личинками отмечены в марте (ИИ 4 - 16, ИО 3,1 экз./особь) и апреле (ИИ 1 - 17, ИО 3,6 экз./особь), после чего происходит плавное снижение показателей заражённости рыбы личинками до начала осени (ИИ –1 - 2, ИО 0,15 экз./особь). Наиболее заражён личинками кишечник (в конце марта ИИ 2 - 18, ИО 2,9 экз./особь). Минимальное количество личинок в организме мерланга отмечено в начале осени (ИИ 1 - 2, ИО 0,15 экз./особь) и полное отсутствие в конце осени. В начале осени наблюдается постепенное увеличение количества взрослых нематод с пиком в феврале.

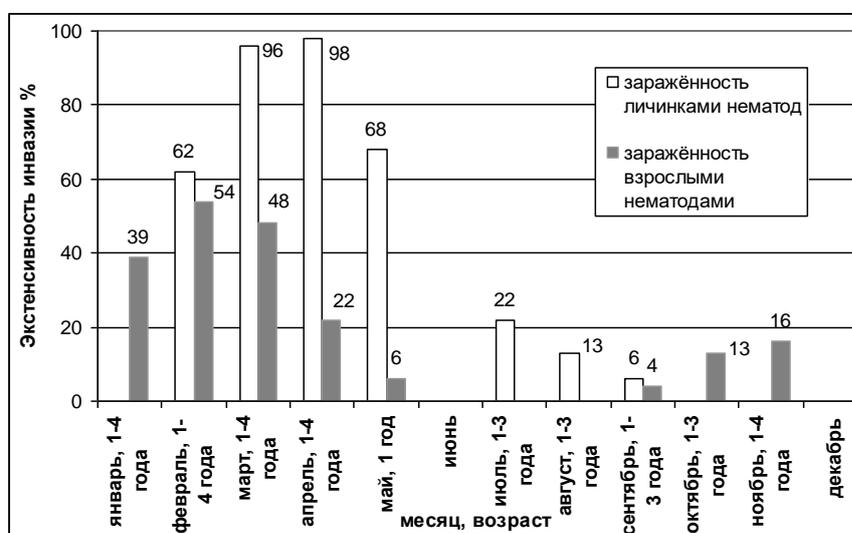


Рисунок 4.11 — Сезонная динамика заражённости (ЭИ) мерланга *H. aduncus* в районе м. Лукулл в 2009 г. [68]

Заражённость мерланга личинками и взрослыми *H. aduncus* в районе Судака. В данном районе у берегов Крыма наблюдается общий ход изменения заражённости, аналогичный таковому в юго-западном районе, но с определёнными временными сдвигами. Вероятно, это связано с температурным режимом в данном районе. Мерланг исчезает из прилова к середине апреля и появляется в середине июня на глубинах 29 - 35 м. В 2005 г. с января до середины

марта размеры мерланга составляли 9,3 - 17,1 см (3+-4+). Это соответствует возрастному интервалу 1 - 4 года. В апреле половозрелых нематод у рыб из района Судака не выявлено.

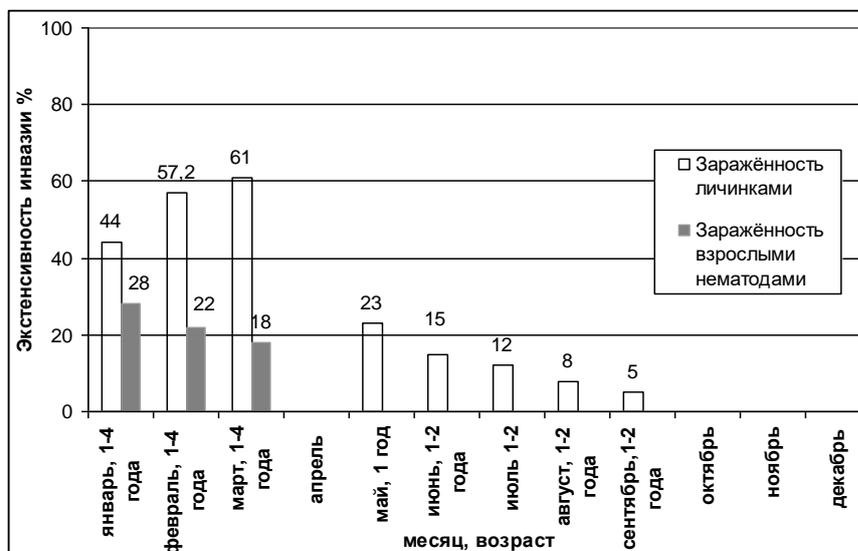


Рисунок 4.12 — Сезонная динамика заражённости (ЭИ) мерланга *H. aduncus* в районе Судака в 2005 г. [68]

Размеры мерланга были значительно меньше таковых у рыб из района м. Лукулл, что отразилось на значениях заражённости как личинками, так и взрослыми нематодами (рисунок 4.12).

Личинки фиксируются в кишечнике рыб в районе Судака (январь–май), за исключением апреля, когда мерланг полностью исчезает из промысловых уловов. Напротив, заражённость мерланга половозрелыми нематодами демонстрирует иную закономерность: взрослые нематоды у рыб в районе Судака фиксируются только до середины марта, что связано с активным обменом инвазии в этот период между всеми соактантами ПС. Возрастные параметры мерланга из района Судака существенно ниже, чем в районе Севастополя. В целом механизмы формирования картины заражённости мерланга фоновым паразитом в районах Судака и Лукулла сходны, но отличаются размерно–возрастными характеристиками рыб и, соответственно, величиной показателей заражённости.

Таким образом, размерно–возрастные характеристики мерланга изменяются по мере колебания температуры воды в течение года. С потеплением воды крупные особи первыми покидают места зимнего пребывания. Последними покидают побережье самые молодые рыбы [19]. В течение июня в прибрежной зоне мерланг не попадает в орудия лова. С июля в том же порядке в донные ловушки заходят молодые особи и по мере охлаждения воды осенью появляются более крупные рыбы. Но при этом в сезонной динамике заражённости мерланга прослеживаются три определяющие тенденции:

1. Зависимость заражённости от возрастных характеристик рыбы, которая меняется вследствие сезонных миграций.
2. Зависимость заражённости мерланга от рациона питания разных размерно – возрастных групп рыбы в разные сезоны года.
3. Зависимость заражённости от значимости сезона года в ЖЦ рыбы независимо от её возраста.

Так в конце зимы начале весны мерланг, как и шпрот, начинает усиленно питаться в постнерестовый период. В этот же период начинает активно размножаться холодолюбивый комплекс зоопланктона – калянус, пседокалянус (первый промежуточный хозяин нематоды). Это обуславливает интенсивную передачу инвазионного начала по трофической цепи от зоопланктона шпроту, хамсе (второй промежуточный хозяин *H. aduncum*) и далее мерлангу (дефинитивному, окончательному хозяину паразита).

В этот период регистрируется максимальная заражённость мерланга у берегов Крыма. Далее в течение нагульного периода личинки взрослеют, их количество к осени уменьшается, а с конца лета увеличивается заражённость рыбы взрослыми нематодами. Пик заражённости приходится на середину–конец зимы (нерест).

Самые высокие показатели заражённости у берегов Крыма отмечены в районе Севастополя. Самая низкая заражённость мерланга отмечена в районе Судака. Промежуточное положение по степени заражённости мерланга занимает район м. Лукулл.

Таким образом, заражённость мерланга зависит от динамики возрастной структуры популяции, изменяющейся вследствие сезонных миграций, обусловленных колебаниями температуры воды. Показатели инвазии мерланга взрослыми нематодами и личинками значительно снизились в 2009 г. по сравнению с 2005 г. на фоне роста размерно–массовых показателей популяции, связанных с улучшением экологической обстановки у берегов Крыма в последнее десятилетие. Более подробно причины, определяющие заражённость мерланга, будут рассмотрены в разделе «Обсуждение полученных результатов»

4.3 Межгодовые особенности взаимодействия популяции ставриды северного стада и гемипопуляции личинок нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud, 1802) у юго-западного побережья Крыма

Черноморская ставрида – массовый пелагический вид, совершающий большие сезонные миграции, связанные с периодами зимовки и нерестово–нагульным. В пределах своего ареала ставрида в ЧМ представлена четырьмя локальными стадами: юго–западное (Босфорское), в состав которого входят рыбы старших возрастных групп (10 - 14 лет) – «крупная» ставрида. Три других стада (северное, восточное и южное) представлены возрастными группами от 1 до 6 лет – «мелкая» ставрида. Крымское локальное стадо ставриды (северное) состоит из «мелкой» ставриды [3, 4].

Ежегодно в прибрежные воды Севастополя ставрида подходит в апреле–мае, где нерестится и нагуливается до сентября – начала октября. Она заходит в пассивные орудия лова (донные ловушки и ставные неводы). Изменения, произошедшие в популяционной структуре и уловах рыб у крымского побережья в настоящее время, четко видны на примере северного стада черноморской ставриды.

Ставрида является одним из массовых хозяев паразита, но, в отличие от мерланга и калкана, играет роль как промежуточного, так и окончательного хозяина нематоды *H. aduncum*, которая паразитирует как в личиночной, так и в

половозрелой форме и присутствует в организме ставриды практически всегда. Личиночная форма у ставриды встречается в основном в полости тела. По данным 1968 г., личинки *H. aduncum* поражают её на 80,3 % при значительной ИИ 1 - 350. Половозрелые особи были найдены у 3,2 % исследованных рыб при ИИ 1 - 127 [83, 84].

Новые данные о заражённости ставриды крымского стада были получены лишь в 2004 г. после снятия запрета на её промысел. Это дало возможность проследить колебания инвазии этого вида фоновым паразитом с учётом межгодовых изменений размерно-возрастной структуры популяции. В 2004 г. ставрида была представлена четырьмя возрастными группами (0+-3+), доминировали двухлетки (57,5 %), трехлетки были на втором месте. В 2005 г. возраст был определен у небольшого количества рыб, что не позволило установить процент встречаемости ставриды разного возраста. В 2006 г. выявлены рыбы шести возрастных классов (0+-6+). Абсолютное большинство (52,1 %) составила молодь (0+-1). На другие возрастные группы (1+-4+) приходилось 25,1 %, и одна особь была в возрасте 6+. В 2007 г. доминировали двухлетки (1+) – 40,39 %, затем – трехлетки (2+) – 27,15 %. Особи в возрасте 4+ составляли 2,65 %. В 2008 и 2009 гг. произошли положительные изменения, связанные с увеличением количества доминантных групп – основу уловов составляли особи в возрасте 1+-2 (62,69 %-2008 г. и 62,36 %-2009 г.) и 2+-3 лет (28,85-2008 гг., 22,82-2009 гг.), то есть средний возрастной класс, а рыбы в возрасте 3+-4 и 4+-5 представлены в меньшем количестве – от 0,76 до 4,48 % (рисунок 4.13).

Во все исследуемые периоды в уловах встречалась ставрида в возрасте 1-4, очень редко 5-6 лет. Самки и самцы имеют одинаковый темп роста, поэтому одновозрастные особи мало отличаются по длине и массе, в связи, с чем мы рассчитали эти параметры, не дифференцируя их по полу.

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что в 2003-2007 гг., несмотря на различия в сроках прогрева воды в море и интенсивности подходов

ставриды в прибрежные воды Севастополя, ее средние биологические показатели были сходными (рисунок 4.13).

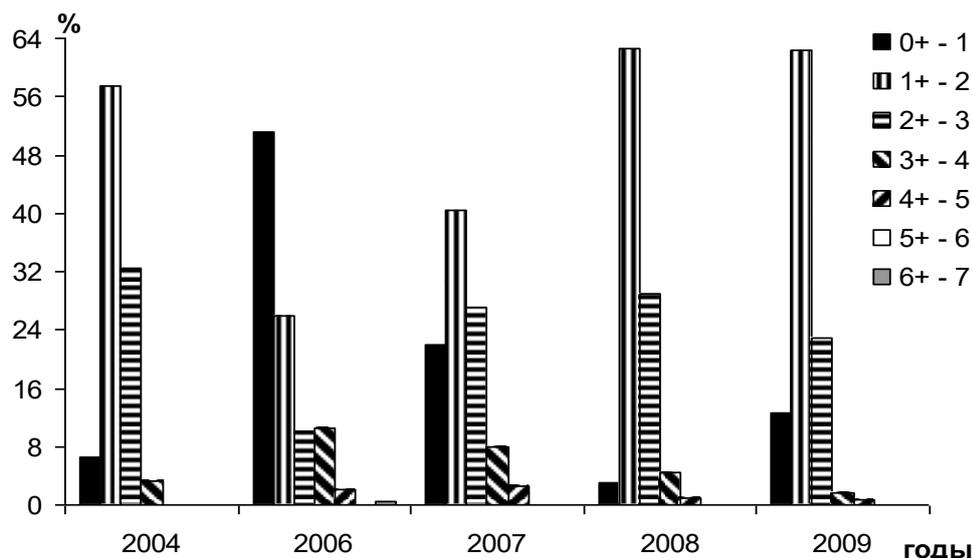


Рисунок 4.13 — Возрастной состав ставриды в районе юго-западного побережья Крыма в период 2004-2009 гг. [65]

Исходя из того, что особи «мелкой» ставриды в возрасте 1-3 года, выловленные в 2003 - 2007 гг., имели среднюю длину, близкую по величине одновозрастных особей, выловленных в 1962 - 1975 гг. [102], можно предположить, что условия жизни данного вида на протяжении наших исследований были благоприятными. В этот период в популяции доминируют рыбы в возрасте 1+-2 (двухлетки и двухгодовики), тогда как в 2008 и 2009 гг. – 2-3+ (двухгодовики и четырёхлетки). Тем не менее, был отмечен факт незначительного мельчания ставриды, что прослеживается по длине с 2003 по 2008 гг. Из общей картины выпадает 2007 г., когда размеры одновозрастной ставриды превысили значения длины в 2008 г. В 2009 г., наоборот, наблюдалось увеличение размера одновозрастных особей (таблица 4.6). В таблице 4.5. представлена характеристика заражённости доминирующих возрастных групп ставриды северного стада личинками *H. aduncum* в 2004 – 2009 гг. ИИ личинками *H. aduncum* ставриды крымского стада снизилась в 2004 г. по сравнению с 1968 г. в двадцать пять раз, а заражённость взрослыми нематодами – более чем в двадцать [83, 84, 102, 103]. Заражённость снижалась с 2004 до 2008 гг., после чего

к 2009 г. наметилась тенденция роста её значений. Половозрелые нематоды в кишечнике ставриды в 2009 г. обнаружены только дважды. Установлено, что ставрида заражена в основном личинками. Падение заражённости фоновым паразитом является следствием не только общей неблагоприятной обстановки в ЧМ [53, 133, 165], но и последствия перелома [77]. Среди важных причин следует отметить и снижение заражённости хамсы, как основного объекта питания рыбы [119].

Таблица 4.6 — Показатели заражённости ставриды доминирующих возрастных групп личинками *H. aduncum* у юго–западного побережья Крыма [65]

Годы	Возраст	Доминирующие группы, экз.	Полость тела			Кишечник и желудок		
			ИИ, экз.	ЭИ, %	ИО, экз./ос.	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИО, экз./ос.
2004	1+-2+	144	10,2±0,18	86	3,9±0,18	4,8±0,24	36	0,77±0,18
2005	1+-3	78	3,4±0,21	36	0,8±0,21	1-1	1	0,013
2008	2-3+	196	4,1±0,25	43	1,3±0,25	1,8±0,29	33	0,5±0,25
2009	2-3+	237	7,6±0,14	63	2,1±0,14	1,5±0,11	28	0,43±0,11

Одной из косвенных причин, сокращения численности ставриды северного стада является жизнедеятельность вселенца – гребневика *Mnemiopsis leidyi*, выедающего планктон и пелагическую икру ставриды. В 2008 г. наметились позитивные тенденции в росте как численности ставриды в уловах, так и увеличения показателей заражённости, что, вероятно, связано с деятельностью другого вселенца – гребневика *Beroe ovata*, поедающего мнemiопсиса, и снижением уровня антропогенной нагрузки в последние годы [134].

Таблица 4.5 — Длина и масса тела ставриды в зависимости от её возраста в разные годы [65]

Годы										
Возраст годы	Длина (FL, см)					Масса (г)				
	Экз.	Min-max	M±m	SD	CV	Экз.	min-max	M±m	SD	CV
0+ – 1	249	6,7-12,9	10,23±0,07	1,06	10,37	250	3,09-21,81	9,26±0,2	3,22	34,77
1+ – 2	639	8,2-17,0	11,92±0,05	1,3	10,86	632	5,96-53,2	17,53±0,22	5,55	31,66
2+ – 3	204	10,3-17,9	14,14±0,08	1,15	8,16	188	11,47-52,85	31,72±0,52	7,13	22,48
3+ – 4	15	13,5-17,1	15,27±0,29	1,14	7,41	14	28,94-60,46	43,54±2,31	8,63	19,81
4+ – 5	2	17,7-18,5	18,1±0,4	0,57	3,12	2	74,3-92,62	83,46±9,16	12,95	15,52
2004 г										
0+ – 1	158	6,3-12,5	9,54±0,09	1,14	11,92	165	2,08-20,44	7,74±0,08	3,22	41,52
1+ – 2	340	8,4-16,4	11,86±0,06	1,13	9,55	350	6,75-46,16	18,03±0,05	6,75	37,43
2+ – 3	239	9,8-16,9	13,96±0,07	1,04	7,46	230	9,57-53,51	30,83±0,45	6,84	22,19
3+ – 4	24	12,3-18,0	15,2±0,3	1,48	9,72	26	5,6-60,69	40,49±2,35	11,96	29,53
2005 г										
0+ – 1	1	-	8,8	-	-	1	-	5,55	-	-
1+ – 2	7	10,2-13,5	11,44±0,42	1,11	9,68	7	10,96-27,9	16,76±2,13	5,64	33,63
2+ – 3	8	12,3-16,1	13,54±0,42	1,19	8,78	7	17,7-49,66	26,95±4,13	10,92	11,43
3+ – 4	4	15,2-16,6	15,95±0,29	0,57	3,59	4	32,05-50,12	42,16±3,89	7,79	18,47

2007 г										
0+ – 1	33	8,6-11,8	10,06±0,15	0,84	8,35	26	2,59-14,34	10,65±0,53	2,66	24,98
1+ – 2	61	10,3-14,4	12,63±0,13	0,97	7,68	45	11,35-30,32	20,34±0,75	4,99	24,54
2+ – 3	41	12,4-15,8	14,46±0,12	0,77	5,33	37	21,85-41,35	30,77±0,88	5,33	17,33
3+ – 4	12	14,3-16,7	15,5±0,22	0,75	4,84	12	30,74-46,21	38,67±1,66	5,74	14,85
4+ – 5	4	15,8-16,5	16,25±0,17	0,33	2,03	4	40,56-44,6	42,84±0,88	1,75	4,09
2008 г										
0+ – 1	6	8,8 – 11,0	10,1±0,125	0,748	7,41	6	9,52-15,05	11,951±0,32	1,924	16,09
1+ – 2	122	8,6-14,4	10,91±0,01	1,074	9,84	122	9,17-36,06	16,896±0,04	5,422	32,09
2+ – 3	62	10,3-14,9	12,29±0,02	1,024	8,34	62	13,3-40,75	24,554±0,10	6,359	25,90
3+ – 4	9	10,0-16,0	1 13,788±0,21	1,91	13,85	9	13,45-52,49	36,21±1,49	13,40	37,01
4+ – 5	2	13,7-16,4	1 15,05±0,954	1,91	12,68	2	37,02-57,77	47,39±7,336	14,67	30,96
2009 г										
0+ – 1	33	9,4-13,0	11,01±0,16	0,938	8,51	33	8,94-20,44	13,73±0,64	3,672	26,74
1+ – 2	165	9,0-15,2	12,30±0,14	1,812	14,73	166	6,6-36,65	19,25±0,27	3,516	18,27
2+ – 3	59	10,7-15,9	12,83±0,14	1,083	8,44	61	8,83-42,6	22,65±0,79	6,181	27,29
3+ – 4	4	13,6-18,1	15,15±1,00	2,011	13,27	4	27,96-64,05	38,71±8,57	17,15	44,30
4+ – 5	1		14,9			1		34		

4.4 Межгодовые собенности взаимодействия популяции камбалы-калкан и гемипопуляции взрослых нематод *Hysterothylacium. aduncum* (Rud, 1802) у юго–западного побережья Крыма

В течение последних пятидесяти лет ихтиоценозы ЧМ в силу ряда обстоятельств не раз терпели изменения в экологическом плане [49, 53, 58, 73]. Эти изменения затронули количественные и качественные характеристики массовых промысловых черноморских видов рыб, в том числе и популяцию калкана у юго–западного побережья Крыма [15, 58, 79, 133, 137]. Изменения коснулись, прежде всего, возрастной структуры популяции, которые, в свою очередь, не могли не повлиять на межгодовые колебания заражённости калкана паразитами, в частности, *H. aduncum*. Калкан является массовым окончательным хозяином нематоды и играет одну из ключевых ролей в ЖЦ нематоды [36, 39]. Взрослая нематода паразитирует в желудке и кишечнике рыбы.

Особенности колебания популяционных характеристик камбалы-калкан у юго–западного побережья Крыма в разные годы. В течение последних двадцати лет популяция калкана, приуроченная к юго-западному побережью Крыма, претерпела ряд серьёзных изменений, связанных с антропогенным воздействием, в первую очередь с усиленной эксплуатацией промыслового стада [15, 33]. Эти изменения выразились в существенных межгодовых колебаниях параметров размерно–возрастной структуры популяции (таблица 4.7).

В течение последних десяти лет последствия неконтрольного промысла проявились в падении средних промысловых значений длины и массы калкана и сокращении его возрастных параметров [45, 46]. Калкан, выловленный в период запрета (1991 - 1996 гг.), по своим параметрам уступает рыбе, добытой в 1998 г. Вероятно, позитивные для популяции изменения проявились в связи с ослаблением промысловой нагрузки в период запрета. Но в 1999 г. резко изменилось соотношение самцов и самок, как следствие нового усиления промысловой нагрузки на популяцию, что привело к резкому сокращению количества самок, снижению средних размеров и массы рыбы в 2003 г [46].

Таблица 4.7 — Межгодовые изменения размерно–возрастной структуры популяции калкана у юго–западного побережья Крыма в период 1990 - 2009 гг. [15, 33, 45, 46, 95, 106, 114 - 118, 136]

Период, Годы	Средняя промысловая длина, см	Средняя масса, кг	Средний возраст, годы	Доминирующий возраст, годы	Возрастной интервал в группе, годы	Соотношение полов, ♂/♀ %
1990-1991	48	4,3	6	5-7	3-15	50/50
1998	49,4	4,8	8	6-9	3-17	50/50
1999	44,8	3,46	7,5	6-8	3-16	80/20
2002-2003	40,5	2.6	6,5	6-7	-	92,2/7,8
2004	45,5	2,9	7,5	7-8	-	80/20
2005	40,5	-	6,5	6-7	3-13	80/20
2006-2007	44,2	-	6	5-7	3-13	85/15
2009	45,22	2,7	7	6,5-7,5	3-15	77/23

На этот год приходятся наименьшие размерно-массовые параметры популяции калкана в районе Севастополя. В период 2000 - 2005 гг. происходит скачкообразное изменение возрастной структуры стада калкана. С 2006 г. наблюдается тенденция увеличения средних размеров и возрастных интервалов. В 2009 г. значения средней промысловой длины и массы раб достигли уровня 1999 г., при этом в популяции доминируют одинаковые возрастные группы и отмечены аналогичные возрастные интервалы, равно как и сходная картина соотношения самцов и самок [15, 33, 45, 46, 95, 114 - 118, 136] .

В 2010 и 2011 гг. по сравнению с 2009 г. незначительно увеличиваются размерно–массовые и возрастные характеристики популяции камбалы и происходит относительное увеличение доли самок как следствие резкого падения интенсивности тралового промысла у юго–западного побережья Крыма (таблица 4.8).

Следует отметить, что в 2011 г. уловы в районе Севастополя исчислялись сотнями килограммов, а в Каркинитском заливе (п. Черноморское) и в районе

Керченского полуострова – тоннами (данные рыбоохраны), чего не наблюдалось в предшествующие годы

Таблица 4.8 — Межгодовые изменения размерно–возрастной структуры популяции калкана у юго–западного побережья Крыма в период 2010 - 2011 гг. [70]

Период, Годы	Средняя промысловая длина, см	Средняя масса, Кг	Средний возраст, годы	Доминирующий возраст, годы	Возрастной интервал в популяции, годы	Соотношение полов (♂/♀), %
2010	46,1	3,1	7,5	5 - 8	3 - 15	73/27
2011	48,2	3,3	7,5	6 - 8	3 - 16	71/29

К сожалению, мы не обладаем данными о заражённости камбалы в период 1999 - 2005 гг., что затрудняет в определённой степени анализ межгодовой заражённости. Можно сравнить только заражённость калкана с 2006 по 2011 г. с показателями в 70 - 80 гг. Перерыв в исследованиях, связанный с «перестройкой», не позволяет дать максимально объективную оценку межгодовой динамики заражённости калкана фоновым паразитом. Но анализ динамики популяционных характеристик камбалы позволяет предположить о существовании закономерностей межгодовой заражённости данного вида в разные годы в районе Севастополя.

Таким образом, колебания размерно–возрастных характеристик калкана в районе Севастополя зависят от степени промысловой нагрузки на популяцию в различные годы. Но среди косвенных причин сокращения популяционных характеристик рыбы следует отметить сокращение численности популяции мерланга – базового объекта питания камбалы-калкан у юго–западного побережья Крыма. При недостатке мерланга в рационе питания рыба поднимается в пелагиаль – активно преследует шпрот и хамсу, что приводит к определённым энергетическим затратам и отражается на степени нагула рыбы и, соответственно, на размерно–весовых характеристике её популяции [106, 135].

Особенности заражённости камбалы-калкан нематодами *N. aduncus* в зависимости от пола хозяина. В 2006, 2009, 2010 и 2011 гг. рыб отлавливали в апреле–июле (таблица 4.9). В период 1967 - 1992 гг. анализ заражённости калкана проводился без учёта доминирующих возрастных групп и без изучения межгодовых колебаний возрастных характеристик популяции калкана. Заражённость самцов и самок также не учитывалась. В этот период ИИ составила 2 - 10 экз., а ЭИ 10 - 40 % [36]. По этой причине нами предварительно аналогичным образом рассмотрены показатели заражённости в районе Севастополя в различные годы, но в зависимости от пола рыб (таблица 4.9)

Таблица 4.9 — Характеристика исследованного материала в разные годы [70]

Годы	Количество рыб в пробе, экз.	Размерный интервал в пробе, см	Количество самок, экз.	Количество самцов, экз.
2006	83	37,7 - 65,3	14	69
2009	70	38 – 69	21	49
2010	147	33,5 - 69,4	40	107
2011	76	38,6 - 71,2	22	54

Самцы больше заражены, чем самки. Это обусловлено рядом факторов, связанных с различиями в биологии полов одного вида рыб [95], рационом питания в период нагула, когда самцы и самки ведут территориально обособленный образ жизни в условиях донных биоценозов, питаюсь разными кормовыми объектами питания [95, 116, 117] с разной степенью заражённости.

Полученные данные сопоставимы с соответствующими показателями в период 1967 - 1992 гг. [36]. При этом можно заключить, что заражённость калкана существенно не изменилась, но если сопоставить её с соотношением самцов и самок в эти годы (1998 г. – 50/50 и 2006 г. – 85/15), то становится очевидным, что при доминировании самцов их показатели заражённости выросли в 1,5 раза. При этом число самок в 5,6 раза меньше в популяции, чем самцов, их

показатели заражённости (экстенсивность инвазии) также повысилась по сравнению с периодом 1967 - 1992 гг.

В 2009 г. наблюдалось увеличение доминирующего возрастного интервала и среднего промыслового размера калкана, а также рост значений индекса обилия по сравнению с 2006 г. (таблица 4.10). По сравнению с периодом 1967 - 1992 гг. у самцов почти в два раза повысилась интенсивность инвазии и на десять процентов выросли значения экстенсивности инвазии. При этом доминирование самцов над самками сократилось с 85 % до 77 %.

Таблица 4.10 — Заражённость (ИИ, ЭИ, ИО) самок и самцов калкана *H. aduncum* в районе Севастополя в 2006, 2009 - 2011 гг [70]

Пол	Размер рыб, см	Возраст, годы	Количество рыб, экз.	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИО, экз./ особь
2006						
самки	43,0 – 64	5 - 13	14	2,2±1,2	50	2,1±1,2
самцы	37,7 -65,3	3 - 13	69	11,9±0,12	44	1,2±1,12
2009						
самки	38 – 69	3 - 16	21	4,8±0,85	49,3	3,1±0,85
самцы	37 – 61	3 - 16	49	17,2±0,33	69,5	7,0±0,33
2010						
самки	41,2-69,4	4 - 15	40	7,8±0,43	43	2,8±0,43
самцы	33,5-63,3	3 - 13	107	16,4±0,11	55,6	4,7±0,11
2011						
самки	36 -71,2	3 - 16	22	6,1±0,97	45	2,2±0,97
самцы	34 - 63,5	3 - 14	54	11,2±0,26	54,8	3,8±0,26

Межгодовые отличия заражённости H. aduncum доминирующих возрастных групп в популяции камбалы-калкан в районе Севастополя. Для корректного анализа заражённости популяции калкана у самок и самцов были определены возрастные интервалы и выделены доминирующие группы в разные годы. Из данных, представленных в таблице 4.11. следует, что заражённость

кишечника всегда выше, чем заражённость желудка. Поэтому мы в наших исследованиях анализировали заражённость как в желудке, так и в кишечнике в один сезон (нерестовый – с апреля по июль), предполагая, что распределение нематод в пищеварительном тракте калкана в другие периоды календарного года отличается от периода нереста. Об этом свидетельствуют данные вскрытия единичных экземпляров камбалы в период нагула (осень–зима), хотя количественно этот материал не позволяет сделать достоверное заключение о локализации нематод в разных отделах пищеварительного тракта рыбы в разные сезоны. Вполне вероятно, что локализация нематод и их личинок в пищеварительном тракте в разные периоды года отличается по причине созревания нематод. Об этом свидетельствует отсутствие личинок нематод у калкана в период нереста, когда взрослые нематоды откладывают яйца. По нашему мнению, продолжительность жизни *H. aduncum* ограничена одним поколением в организме одной особи в течение одного года с момента проникновения личинки паразита с пищей и последующего достижения половозрелой стадии, периода репродукции и гибели. Мы предполагаем, что личинки *H. aduncum* 3, 4 - стадии попадают массово в организм калкана по трофической цепи с конца лета до начала зимы (нагул). В течение этого периода личинки взрослеют, созревают и со следующей весны до конца лета половозрелые нематоды выбрасывают яйца, а в начале осени гибнут. Вероятно, накопление личинок и их созревание происходит с конца лета – начала осени, когда калкан начинает усиленно питаться.

По сравнению с периодом 1967 - 1992 гг. в 2006 г. практически не изменились значения экстенсивности инвазии, но существенно повысилась интенсивность инвазии в кишечнике у самцов. Если учитывать тот факт, что в 1970 и 1980 годы соотношение самцов и самок было 50/50, а в 2006 г. 85/15 и все показатели заражённости самцов было в два раза выше, чем у самок, то инвазия всей популяции выросла в 5,6 раз. В 2009 г. зафиксированы самые высокие показатели заражённости как у самцов, так и у самок за весь исследуемый период (с 2006 по 2011 гг.). Эти значения номинально возросли в два раза, но если

учитывать, что соотношение самцов и самок в 2009 г. было 77/23, то заражённость популяции выросла не в два, а более, чем в шесть раз. В 2010 и 2011 гг. соотношение самцов и самок и другие популяционные характеристики калкана соответствуют характеристикам, отмеченным в 1999 г. (70/30). Это позволяет предположить, что и заражённость имела аналогичную тенденцию. Показатели инвазии незначительно выросли по сравнению с 2006 г., но существенно уменьшились по сравнению с 2009 г.

Есть ещё одно очень важное уточнение по поводу особенностей заражённости камбалы-калкан *H. aduncum*. Данный вид не является массовым в организме калкана в отличие от цестод – *Bothriocephalus gregarius* и *Scolex pleuronectis* (Muller, 1788) [36], которыми заполнен весь просвет пищеварительного тракта рыбы. В организм камбалы личинки нематод проникают вместе с пищей. Их количество увеличивается по мере нагула рыбы (осень–зима). При идеальных условиях личинки *H. aduncum* по своей численности могли бы конкурировать в организме калкана с цестодами. Но этого не происходит. Количество взрослых нематод в пищеварительном тракте камбалы значительно меньше числа цестод. Вероятно, эволюционно сложилось так, что калкан оказался менее специфичным хозяином для нематод, чем для цестод. Вероятнее всего, нематоды стали паразитами калкана эволюционно позже цестод. Следовательно, они не смогли в большей степени приспособиться к организму хозяина, как плоские черви [36].

Возможно, существуют механизмы на биохимическом уровне, регулирующие степень заражённости рыбы нематодами, либо метаболизм цестод ограничивает массовое развитие личинок нематод до взрослой особи.

Таблица 4.11 — Заражённость (ИИ, ЭИ, ИО) *H. aduncum* доминирующих возрастных групп самок и самцов калкана в районе Севастополя в разные годы [70]

Пол	Доминирующий размер рыб, см	Доминирующий возрастной интервал, годы	Количество экз. в группе	ИИ, экз.		ЭИ, %		ИО, экз./особь	
				Кишечник	Желудок	Кишечник	Желудок	Кишечник	Желудок
2006									
Самки	55 - 60	7 – 8	10	2±2,03	1-3±0,43	50	30	1,0±2,03	0,8±0,43
Самцы	45 - 55	5 – 7	34	14,5±1,86	1-2±0,29	53,2	13,4	3.1±1,86	0,6±0,29
2009									
Самки	45 - 50	6,5 - 7,5	7	4,7±3,29	1-32±2,95	79,1	23	4,7±3,29	1,2±2,95
Самцы	40 - 45	5 - 6,5	34	17,11±0,22	1-6±0,16	86,5	11,4	11,8±0,22	2,3±0,16
2010									
Самки	55 - 65	6,5 - 8,5	11	7,4±1,29	1-3±2,22	57,3	16	4,6±1,29	0,6±2,22
Самцы	43 - 60	5 - 6,5	42	19,7±0,15	1-9±0,87	77,6	12,8	5,3±0,15	1,7±0,87
2011									
Самки	55 - 66	7 - 8,5	9	6,2±1,45	1-2±0,81	52,1	12,2	5,21±1,45	0,9±0,81
Самцы	42 - 55	6 – 7	39	12,3±0,6	1-8±0,19	71,4	8,7	5,6±0,6	1,4±0,19

ГЛАВА 5 ОСОБЕННОСТИ БИОХИМИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ОРГАНИЗМА ХОЗЯИНА И ПАРАЗИТА В ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЕ *HYSTEROETHYLACIUM ADUNCUM* В ЧЁРНОМ МОРЕ

5.1 Влияние личинок *Hysterothylacium. aduncum* (Rud, 1802) на активность антиоксидантных ферментов тканей черноморского шпрота

С целью исследования ответных реакций рыб на внедрение паразита проведен сравнительный анализ активности антиоксидантных ферментов в мышечных тканях незараженных и зараженных особей черноморского шпрота с разной степенью инвазии. Результаты исследований позволили установить определенные различия активности ферментов тканей шпрота с разным уровнем зараженности личинками и взрослыми особями *H. aduncum*. Активность каталазы достоверно снижена у зараженных рыб ($p < 0,05$) по сравнению с незараженными (рисунок 5.1). Минимальные значения установлены у особей, содержащих наибольшее количество паразитов.

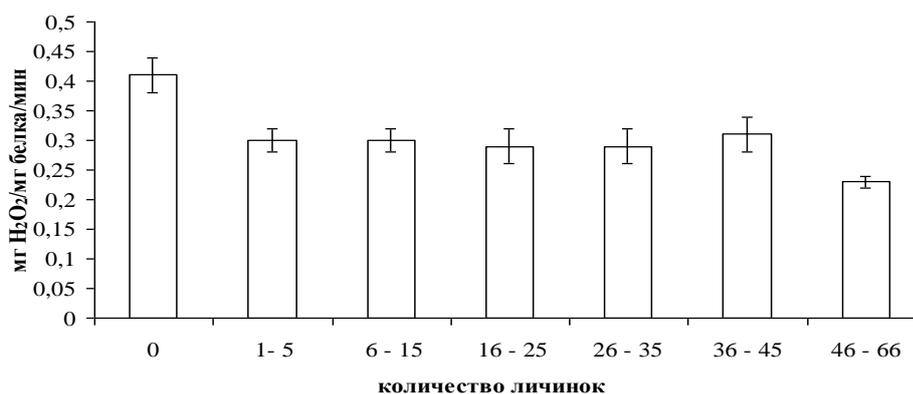


Рисунок 5.1 — Активность каталазы в мышечных тканях черноморского шпрота в зависимости от значений интенсивности инвазии его личинками *H. aduncum* [127]

Не отмечено значительных изменений активности фермента в тканях рыб с различной степенью инвазии, за исключением особей с наибольшими значениями

ИИ (46 - 66). Активность каталазы в этом случае оказалась достоверно низка по сравнению с показателями здоровых и менее зараженных рыб ($p < 0,05$).

Однако, зависимость между уровнем инвазии и активностью каталазы в мышцах не высока ($r=0.28$), так как достоверное снижение каталазной активности происходит только у сильно зараженных рыб по сравнению с менее инвазированными.

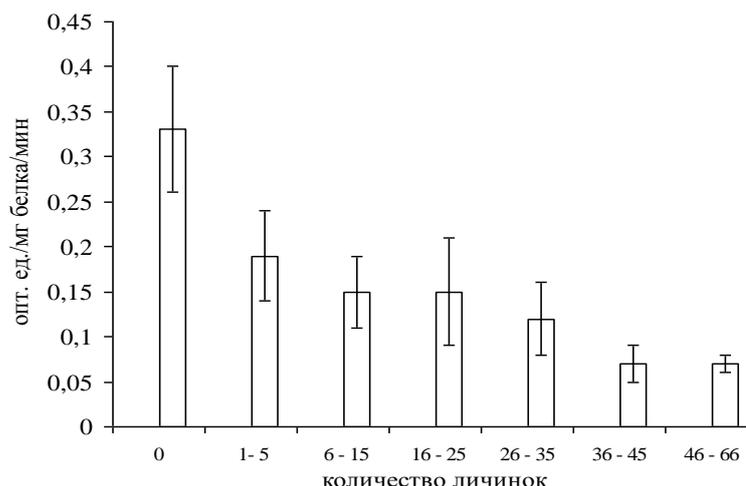


Рисунок 5.2 — Активность пероксидазы в мышечных тканях черноморского шпрота в зависимости от показателей интенсивности инвазии личинками *H. aduncum* [127]

Активность пероксидазы достоверно снижается в тканях рыб с увеличением степени инвазии по сравнению с незараженными особями ($p < 0,05$) (рисунок 5.2). Снижение активности пероксидазы выражено в большей степени, чем каталазы ($r= 0.56$). Выявленная зависимость может быть описана следующим уравнением:

$$Y = 0.17 - 0.002 X \quad (5.1)$$

Можно предположить, что пероксидаза является менее специфичным ферментом, чем каталаза, так как разлагает не только перекись водорода, но и органические пероксиды [184], участвует в детоксикации этих продуктов и, следовательно, расходуется интенсивнее, чем каталаза.

Установленная общая тенденция снижения активности исследуемых антиоксидантных ферментов в мышцах зараженных рыб, очевидно, обусловлена

подавлением их функции, нарушением синтеза или интенсивным расходом при детоксикации перекисных соединений в случае высокой степени инвазии, нарушающей метаболизм и, следовательно, физиологически нормальное соотношение прооксидантно–антиоксидантных процессов.

5.2 Влияние личинок и взрослых *Hysterothylacium. aduncum* (Rud, 1802) на активность антиоксидантных ферментов крови черноморского мерланга

Учитывая тот факт, что метаболиты паразита попадают в кровь хозяина и затем разносятся к органам и тканям, представляло интерес провести сравнительный анализ активности антиоксидантных ферментов в эритроцитах здоровых и зараженных особей мерланга. Результаты исследований позволили установить определенные различия биохимических параметров крови мерланга, инвазированного нематодами (рисунок 5.3).

Как можно видеть, активность всех исследуемых ферментов в крови зараженных рыб достоверно увеличена или проявляет тенденцию к возрастанию по сравнению с незараженными особями. Активность каталазы и СОД оказалась в 1,5 раза ($p < 0.05$), а активность ГТ более чем в 4 раза ($p < 0.01$) выше у зараженных особей по сравнению с незараженными. Для активности пероксидазы и ГР достоверных отличий в эритроцитах крови рыб двух групп не установлено.

Совершенно очевидно, что внедрение паразита в стенки органов пищеварения, выделение метаболитов в организм хозяина, а также привносимая им инфекция усиливают патологические процессы, в том числе свободнорадикальное окисление [34, 97].

В данном случае ответная реакция организма выражается в усилении активности антиоксидантных ферментов, направленной на восстановление баланса прооксидантно-антиоксидантных реакций в организме [97].

Полученные результаты согласуются с результатами других авторов [97, 123], которые установили определенные различия активности ферментов тканей

черноморского калкана (*Scophthalmus maeoticus*), зараженного цестодами *Botricephalus gregarius*. Активность СОД оказалась в 1,5 раза выше в мышцах зараженных рыб, по сравнению с незараженными. Для каталазы обнаружена противоположная тенденция. Активность фермента была в 2 раза ниже у зараженных особей.

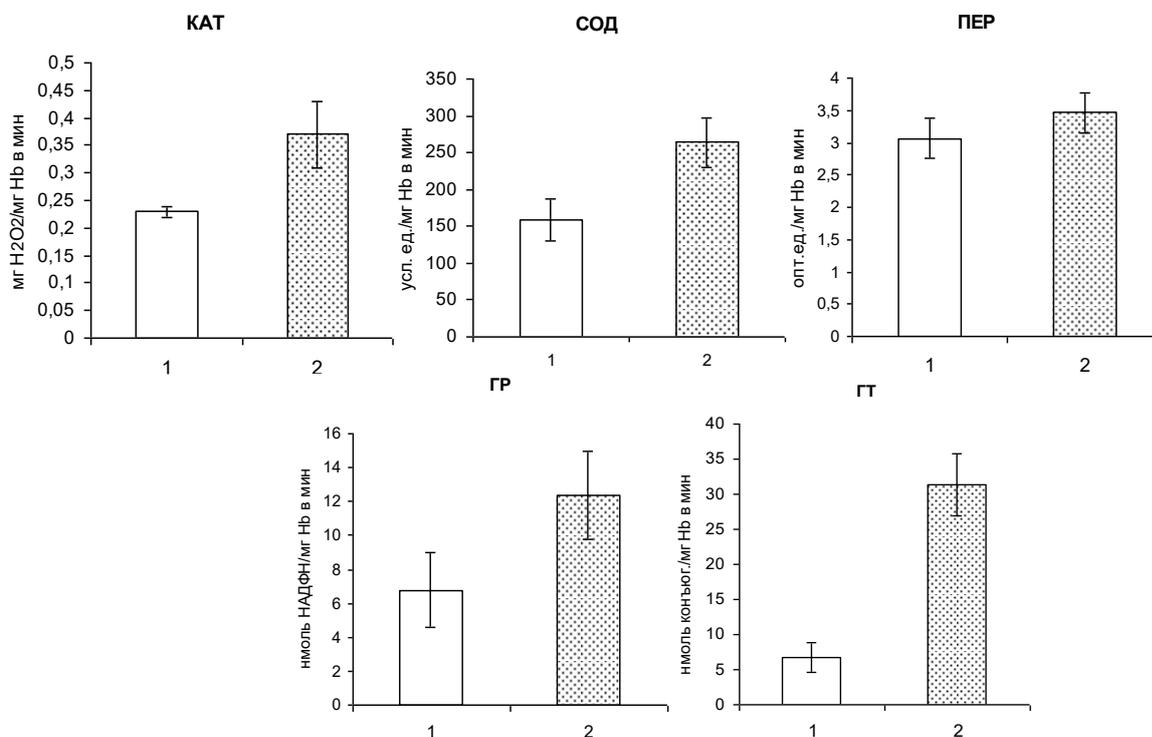


Рисунок 5.3 — Активность антиоксидантных ферментов в эритроцитах крови мерланга, зараженного *H. aduncum* (1 – незараженные, 2 – зараженные) [128]

Активность исследуемых ферментов в печени также претерпевала определенные изменения. У инвазированных рыб активность СОД более, чем в 5 раз превосходила этот показатель у неинвазированных особей. Активность пероксидазы оказалась также выше в печени зараженных цестодами рыб. Выявлена корреляционная связь между числом паразитов в рыбе и активностью ферментов СОД и пероксидазы в печени ($r = 0,6$) [126].

Сдвиг баланса антиоксидантной активности и свободнорадикального окисления (СРО) отмечен у лещей *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) Рыбинского водохранилища, зараженных плероцеркоидами *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) Gmelin, 1790, установлено, что пораженные рыбы отличались от интактных

высоким содержанием продуктов СРО, а также снижением общей антиокислительной активности [97].

Таким образом, результаты исследований показали, что инвазия нематодой *H. aduncum* черноморского шпрота и мерланга существенно модулирует активность антиоксидантных ферментов. Можно заключить, что антиоксидантные ферменты весьма чувствительны к инвазии и могут служить не только биомаркерами для оценки действия на рыб неблагоприятных физических, химических, и биотических факторов, но и быть показателями резистентности рыб к паразитам [122]. Однако их реакции на заражение гельминтами неоднозначны, что показано как в данном исследовании, так и другими авторами [34, 97, 126, 140]. Можно предположить, что в случае паразитарной инвазии у рыб развивается двоякий ответ, а именно – токсический и адаптивный (рисунок 5.4).

В случае адаптивного ответа, который наиболее выражен в крови мерланга, инвазированного нематодой, происходит активация всей системы антиоксидантной защиты, что, вероятно, связано с тем, что метаболиты паразита непосредственно попадают в кровь и стимулируют развитие свободнорадикальных процессов, в результате чего продукты ПОЛ подвергаются атаке антиоксидантных ферментов, и не накапливаясь, выводятся из организма.

Однако в мышцах рыб может происходить противоположный процесс, сопровождающийся накоплением токсичных метаболитов, продуктов ПОЛ в больших количествах, способных оказывать токсическое действие, выражающееся, в том числе в подавлении активности антиоксидантных ферментов за счет трех возможных механизмов:

1. Снижение активности ферментов за счет ингибирующего действия метаболитов паразита;
2. Нарушение биосинтеза ферментов в результате влияния метаболитов паразита на генетический аппарат клеток хозяина;
3. Снижение возможностей антиоксидантной системы в результате избыточной нагрузки на них как следствие накопления метаболитов паразита и

развития окислительного стресса, приводящего к повышению уровня продуктов ПОЛ.

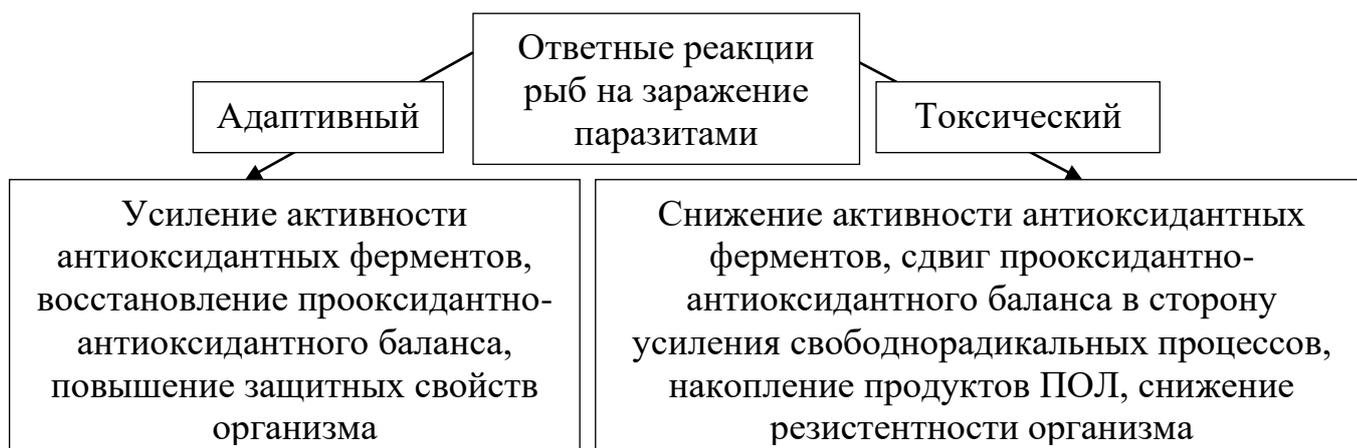


Рисунок 5.4 — Ответные реакции организма рыб на паразитарную инвазию

Таким образом, наши исследования показали, что влияние инвазии на антиоксидантную систему хозяина имеет выраженное тканеспецифическое проявление, что необходимо учитывать при анализе патогенеза паразита. Логично предположить, что данный эффект проявляется и на состоянии всей популяции хозяина/хозяев, участвующих в организации ПС *H. aduncum* в крымских биоценозах. Учитывая высокую степень биологического загрязнения ЧМ [59, 123, 124, 133], включая патогенных микробов, вирусов и гельминтов, крайне негативно влияющих на здоровье гидробионтов, исследованные параметры позволяют оценить состояние рыб и могут быть использованы в качестве индикаторов влияния на них биотических факторов, для планирования рыболовства и оценки качества рыбной продукции. Изучение защитных механизмов в организме рыб, в том числе и выращиваемых в искусственных условиях, приобретает в настоящее время не менее важное значение для марикультуры, так как инвазия в значительной степени сокращает производство продукции или делает ее непригодной к употреблению, увеличивает смертность рыб и других гидробионтов [140, 159, 175]. Исследование молекулярных взаимоотношений паразита и хозяина важно для составления прогноза развития паразитов, особенно если хозяин паразита выращивается в условиях аквакультуры [192].

ГЛАВА 6 ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

6.1 Особенности реализации жизненного цикла *Hysterothylacium aduncum* (Rud, 1802) в разных географических регионах Мирового океана

В плане особенностей реализации ЖЦ нематоды следует отметить ряд аспектов, нуждающихся в уточнении: Вопрос о том, вымётывают ли самки нематод яйца при помещении в экспериментальную среду вследствие abortивной реакции на резкую смену среды, или же этот процесс происходит естественно и спонтанно, может иметь следующие объяснения. Если допустить, что abortивный вымет яиц имеет место, то доля таких самок невысока и составляет в эксперименте 10 %. Такое заключение основано на том, что самки вымётывали яйца в эксперименте с различными временными интервалами. Кроме 10 % тех самок, которые начинали вымётывать яйца сразу после помещения в пепсин-содержащую среду, 85 % метали яйца через 4-5 часов после начала эксперимента. Сам факт, что самки вымётывали яйца спустя несколько суток после начала эксперимента, плохо согласуется с утверждением об abortивном характере спонтанного вымета яиц. Подтверждением данных выводов могут служить экспериментальные данные [191], где самки также вымётывали яйца как через несколько часов, так и через несколько суток.

Следует отметить, что в разные годы исследователи разных стран проводили инкубирование яиц нематод, извлечённых из различных хозяев, в различных искусственных средах (при различных температурах), но при этом получали относительно сходные результаты. Так испанские исследователи [31, 145, 166, 191] показали, что самки *H. aduncum* начинают откладывать яйца на 26-е сутки после начала эксперимента. В связи с этим авторы не придавали особого значения вопросу «abortивного» характера вымета яиц. Возникает сомнение в том, что явление abortивности к *H. aduncum* в данном случае применимо, так как во всех случаях вымета независимо от времени и среды яйца (100 %) начинали

развиваться. Можно предположить, что самки нематод из различных хозяев – не могут по своей морфологии и физиологии быть сходными, и без сомнения их репродуктивная деятельность будет отличаться временными интервалами. Данные выводы стали возможными на основании эксперимента, параллельно проводившегося с яйцами *H. aduncum* из кишечника мерланга (окончательного хозяина). Количество самок из мерланга было ограничено, что не позволило включить данные эксперимента в настоящую работу. Эксперимент дал аналогичные результаты по смене фаз эмбриогенеза, но с отличными временными интервалами развития яиц и выхода личинок во внешнюю среду из организма копеподы.

Вопрос, поставленный в работе М. Кёй [171] о количестве линек в яйце, позволил предположить, что наиболее вероятная причина такого расхождения результатов эксперимента у Е. Д. Вальтер [31] и М. Кёй заключена в проблеме видовой и подвидовой систематики *H. aduncum* – идентификации паразита на видовом уровне морфометрическими методами. Изучение развития проводилось в разных географических регионах (Белое и ЧМ, прибрежные воды Чили, Канады, Северная Атлантика, у берегов Испании и Японское море). Испанские исследователи извлекали самок нематод из атлантической ставриды и голубого марлина, выловленных в водах вблизи Гранады [166]. М. Кёй исследовала личинок из налима [171], а Т. Яшинага – из колюшки, выловленной в пресной воде, и *in vivo* выращенной в радужной форели [191]. Вероятно, имеет место наличие у тех или иных представителей океанической и пресноводной ихтиофауны различных подвидов *H. aduncum*, сходных по основным морфологическим параметрам, но отличающихся особенностями протекания стадий эмбриогенеза. В то же время и в Белом и ЧМ у исследуемых объектов был обнаружен идентичный паразит, сходный не только по морфологии, но и по особенностям ранних стадий онтогенеза и ЖЦ. Из этого следует заключение о том, что на примере паразита с высокой внутривидовой изменчивостью мы имеем дело с нематодой из различных изолированных, исторически сложившихся экологических систем и, соответственно, с различными эволюционными

изменениями на уровне вида, что объясняет такие различия в особенностях протекания ранних этапов онтогенеза.

6.2 Факторы, влияющие на заражённость хозяев нематодой *Hysterothylacium. aduncum* (Rud, 1802) в Чёрном море

Среди этих факторов на первом месте стоит степень специфичности паразита по отношению к хозяину, которую определяет биология вида хозяина, принадлежность гидробионта к той или иной экологической группе, возрастная структура популяции, а также рацион питания. На основании полученных результатов возникают закономерные вопросы, какие механизмы заставляют меняться заражённость черноморского шпрота в разные сезоны, в разные годы в разных районах и какие причины заставляют действовать данные механизмы? Среди таких причин на наш взгляд следует выделить:

1. Особенность сезонных колебаний возрастной структуры популяции рыбы, которая объясняется нерестовыми миграциями;
2. Особенность изменения видового состава кормового планктона в разные годы в разных промысловых районах у побережья Крыма;
3. Количественная и географическая локализация скоплений зоопланктона в разных районах;
4. Особенность абиотических факторов, которые способствуют в значительной степени изменению сезонных значений инвазии в разные годы. К таковым относятся сгонно–нагонные явления у берегов Крыма;
5. Особенность воздействия антропогенных факторов – степень промысловой нагрузки на популяции хозяев паразита, бытовые и промышленные стоки и эвтрофикация.

Факторы, повлиявшие на возрастную структуру популяции шпрота и его заражённость. В течение 2000 - 2009 гг. в структуре крымской популяции шпрота в ЧМ произошли существенные изменения, а именно более чем в 4 раза увеличилась доля представителей младших возрастных классов – «рекрутов». (с

2001 - 2002 гг. с 16,8 - 22,8 % до 91 % в 2007 г.) [75]. Средний возраст нерестовой части популяции сократился почти вдвое: с 1,92 - 1,81 года в 2001 и 2002 гг. до 1,0 - 1,1 года в 2006 и 2007 гг. В результате «перелома» изменилась структура популяции, что отразилось на размерно-весовых характеристиках шпрота. С 2003 г. идёт уменьшение средних размеров и массы рыбы, следовательно, возрастных характеристик. Произошло снижение средних линейных размеров представителей всех возрастных классов и, соответственно, средней промысловой длины, которая за семь лет сократилась почти в 1,3 раза – с 7,8 - 8,70 см в 2001 - 2002 гг. до 6,2 см в 2007 г. Средняя промысловая масса рыбы также снизилась в 1,3 раза. Изменения возрастной структуры «крымской» популяции шпрота не могли не отразиться на популяции фонового паразита нематоды *H. aduncum*, в частности на гемипопуляции личинок, выполняющей функцию «остова» всей ПС нематоды, сохраняющей целостность популяции паразита. Известно, что ещё в 90 гг. заражённость черноморского шпрота была относительно высокой – в полости тела отмечали до 200 личинок [132]. В 2000 - 2001 гг. ситуация как с возрастной структурой, следовательно, и с уровнем заражённости шпрота с 2003 г. радикально изменилась. Если в 1999 - 2001 гг. интенсивность инвазии шпрота составляла у годовиков 1 - 200 при экстенсивности 100 %, то в 2005 г. интенсивность инвазии составила: у годовиков 1 - 16, у двухгодовиков 1 - 72 [61 - 63]. Показатели заражённости снизились в несколько раз. Популяция шпрота в последние десять лет фактически представлена двумя возрастными группами: сеголетками-годовиками и двухлетками-двухгодовиками. Трёхлетки лишь единично встречаются в пробах.

Таким образом, максимальный возраст шпрота в «крымской» популяции в районах промысловых скоплений не превышает двух лет [75 - 77]. Следовательно, показатели заражённости резко сократились по причине выпадения из числа доминирующих групп наиболее заражённых размерно-возрастных групп: трёхлеток-трёхгодовиков и старше. При этом снижение средних значений показателей инвазии наблюдалось как у годовиков, так и у

двухгодовиков в период до 2003 г. Закономерно возникла необходимость анализа двух проблем:

1. Почему изменилась возрастная структура популяции?
2. Оказал ли только «перелов» негативное влияние на популяцию шпрота или есть другие причины наряду с «переловом»?

Ответ на эти вопросы был найден при анализе работ исследователей, связанных с изучением питания шпрота в различных районах ЧМ в разные годы.

Многолетние мониторинговые исследования содержимого желудков шпрота позволяют судить о том, что с 1960 гг. спектр питания шпрота практически не изменился до 1993 года. В северо-восточном и северо-западном районах ЧМ основной пищей шпрота были рачки *A. clausi*, *C. euxinus*, *P. elongatus*, а также представитель щетинкочелюстных *S. euxina* [42, 44, 47, 48, 82, 87, 88, 104]. Эти виды являются основными первыми промежуточными хозяевами нематоды. В зависимости от гидрологического состояния вод в пищевом спектре преобладали калянусы и акарции. При проведении исследований в 1992 - 1993 гг. было установлено, что рачки *A. clausi* и *C. euxinus* по-прежнему оставались одним из основных компонентов питания. Но потребление таких холодолюбивых организмов, как *S. euxina* и *P. elongatus* повсеместно в северо-западном районе моря и в северо-восточном снизились до 0-10% по сравнению с предшествующим периодом [42, 44]. С продолжением исследований в 2000 г. было отмечено, что в питании шпрота, образующего скопления на мелководных участках северо-западного и северо-восточного шельфа, сохраняется тенденция к уменьшению потребления холодолюбивых форм зоопланктона. Так в 2000 - 2001 гг. рачки *C. euxinus* и *P. elongatus* в рационе шпрота практически не встречались (0 - 4% веса пищевого комка). В 2003 г. рацион шпрота (до 30% веса пищевого комка), состояли в основном из копепод младшевозрастных стадий (I - III). Когда в 1958 - 1993 гг. в питании шпрота в летний период преобладали рачки старших возрастных стадий (V - VI). Их доля в рационе питания составляла 80 - 90%, а в 2003 г. только 7% [72, 82]. В итоге рачки *C. euxinus*, *P. elongatus* и *A. clausi* старших стадий составляют основу

придонного комплекса кормового зоопланктона в весенне–летний период, определяют обеспеченность пищей придонных скоплений (крупного шпрота) [48]. Накормленность мелкоразмерного шпрота поддерживалась на более высоком уровне, чем крупного за счёт потребления большого количества теплолюбивых рачков. Такие виды, как *Podon leuckarti*, *Penilia avirostris*, а также другие представители кормового планктона, нетрадиционные в питании шпрота в предыдущие годы, наряду с эвритермной акарцией, формировали биомассу кормового зоопланктона и спектр питания мелкого шпрота в исследуемых районах в 2000 - 2003 гг.

Таким образом, дефицит корма в подтермоклинных слоях воды стал причиной очень слабой накормленности крупных особей шпрота и возникновения в конце 90 гг. и начале 2000 гг. его миграций за пределы основного ареала (в Азовское море) [47, 48]. Следовательно, среди причин, влияющих на колебания заражённости шпрота фоновым паразитом наряду с «переломом» следует считать качественное изменение видового состава и массы кормового зоопланктона, как первого промежуточного хозяина *H. aduncum* у побережья Крыма в последнее десятилетие. Сокращение, а в некоторых случаях исчезновение из рациона питания холодолюбивых копепод привело к массовому исчезновению старшевозрастного шпрота и, как следствие, - падение значений инвазии в последнее десятилетие. Переход младшевозрастных групп на другие кормовые объекты (виды зоопланктона) является одной из причин уменьшения среднестатистических значений инвазии с 2003 г.

Анализ заражённости шпрота в различных районах у побережья Крыма показал, что особенность заражённости в районе м. Лукулл это: 1) величина её показателей, 2) наличие у двухлеток–двухгодовиков двух пиков заражённости, что характерно только для района юго–западного побережья. Эти пики возникают на временных границах нагульного периода, когда идёт уменьшение количества двухгодовиков в популяции в начале лета и увеличение двухлеток в конце августа. Граница между пиками заражённости двухгодовиков и двухлеток приходится на июнь, что совпадает с их минимальным количеством в популяции

в период нагула. Данные особенности в динамике заражённости шпрота в районе м. Лукулл объясняются особенностями рациона питания рыбы в весенне–летний период. Для прибрежного кормового зоопланктона крымского побережья в летнее время характерна резкая смена видового состава и биомассы под влиянием сгонно–нагонных процессов, которые обеспечивают обмен прибрежных вод с водными массами открытого моря, способствуют выносу созданной биомассы зоопланктона в открытое море [16, 77]. Появление второго пика заражённости шпрота обусловлено сменой доминирующих видов планктона в рационе питания, произошедшего в результате сезонных изменений в видовом составе кормового планктона в прибрежной зоне [47, 48, 88, 89]. После холодных зим, в конце февраля – начале марта, начинается интенсивный репродуктивный период у холодолюбивых видов зоопланктона – *C. euxinus* и *P. elongatus*, составляющих основную долю в рационе питания шпрота в северо–западной части ЧМ в начале его нагульного периода [47, 48, 88, 89, 104]. Эти виды планктона играют ключевую роль в ПС нематоды весной, как первый промежуточный хозяин, когда в условиях прибрежных экосистем взаимодействуют все основные сооктанты ПС нематоды и её подсистемы: паразит – первый промежуточный хозяин (планктон), паразит – второй промежуточный хозяин (планктофаги) и паразит – окончательные массовые хозяева – хищные рыбы (мерланг, сельдь, калкан и отчасти ставрида). Этим объясняется интенсивная передача инвазии по трофическим цепям и, как следствие, резкое повышение значений заражённости шпрота в период конец зимы – начало лета. В конце лета в рационе питания шпрота происходит смена доминирующих видов кормового планктона. В биомассе планктона начинают доминировать представители теплолюбивого комплекса и эвритермные виды планктона – *A. tonsa* и *A. clausi*, что вполне может быть в ряде косвенных причин, объясняющих наличие второго пика заражённости у двухлеток–двухгодовиков в конце лета. Именно региональные отличия видового состава кормового планктона, степени его заражённости определяют величину инвазии и особенность динамики сезонной заражённости шпрота *H. aduncum* в разных районах у крымского побережья.

Продолжительность питания шпрота зимой 11 - 12 ч., а летом 14 - 15 ч [89]. В течение лета у сеголеток происходит плавное понижение показателей заражённости до октября (начала нереста). В летний период с июля происходит уменьшение числа сеголеток в популяции в результате естественного взросления рыбы и перехода её в другую возрастную группу. По этой причине с июля увеличивается количество двухлеток в популяции, что приводит к возникновению второго пика заражённости у двухлеток в нагульный период.

Таким образом, причинами формирования динамичной картины заражённости *H. aduncum* в определённом районе являются: особенности динамики возрастной структуры популяции шпрота, специфика биоты района (организация трофических цепей) и исторически сложившиеся экологические условия района, в частности, абиотические факторы, такие как сгонно–нагонные явления, которые в различных районах крымского побережья проявляются с разной интенсивностью и характером [16]. Так для ЮБК характерны в летний период сгонные явления, приводящие к понижению температуры в прибрежных водах. Эти сгонные явления происходят под действием восточных и северных ветров. Вдоль ЮБК проходит северная ветвь основного черноморского течения с востока на запад. Скорость течения до полутора узлов, что обуславливает интенсивный водообмен. На юго–западном побережье в районе Каламитского залива сгонные явления менее выражены [78], что обуславливает меньшую динамику водных масс, чем в районе ЮБК и Судакского районах. Два очага апвеллинга характерны для крымского побережья: первый зарождается в районе м. Тарханкут; второй в районе м. Сарыч. Вместе с этим в Каламитском заливе угол уклона дна меньше чем на ЮБК, где свал начинается на глубине 100 метров от берега, шельф простирается до глубины 200 метров. По этой причине в Каламитском заливе температура вод относительно одинакова. Вместе с тем в юго–западном районе стоки крымских рек Альма, Кача, Чёрная, Бельбек, Западный Булганак являются причиной определённой степени распреснения прибрежных вод и выносу биогенных веществ, что провоцирует интенсивное развитие фитопланктона и соответственно увеличение биомассы кормового

зоопланктона [16, 78]. Ряд этих обстоятельств может служить причиной высокой степени заражённости фоновым паразитом черноморского шпрота, как в Каламитском заливе, так и во всём юго–западном районе, и относительно низких показателей инвазии в районе ЮБК и Судака.

Особенность формирования заражённости двухлеток в районах ЮБК и Судака отличается от зараженности у юго–западного побережья отсутствием весеннего пика. Пик инвазии двухгодовиков приходится в этих районах на июль. В районе ЮБК у двухгодовиков падения значений инвазии не наблюдается, что, вероятно, объясняется самой низкой антропогенной нагрузкой на побережье. Не следует исключать факт того, что скалистый рельеф дна на ЮБК и резкое падение глубин у берега формирует определённый видовой состав ихтиофауны, отличающийся от таковой в районе м. Лукулл и районе Судака. Для дна этих районов характерны песчаные и фазеолиновые грунты, которые предпочитают такие сочлены ПС нематоды, как мерланг (дефинитивный хозяин), сопутствующий шпроту хищник, который всегда присутствует в траловых уловах шпрота). Но наибольшее количество мерланга отмечено у юго–западного побережья, меньше его встречается в Судакском районе и в единичных экземплярах в районе ЮБК. Уровень заражённости в районе Судака занимает промежуточное положение между заражённостью м. Лукулл и ЮБК [59, 63]. Особенности районных показателей инвазии связаны в определённой степени с особенностями организации и функционирования изолированных экологических систем у крымского побережья, которые обусловлены ландшафтом и качеством дна (глубинами), температурным годовым режимом, степенью антропогенной нагрузки. В районе Судака сконцентрированы сельхозпредприятия и винная промышленность Крыма. Следовательно, бытовые и сельскохозяйственные стоки определяют степень антропогенного влияния на промысловый район, но нагрузка уступает по степени антропогенного пресса в районе м. Лукулл [59]. У сеголеток пик заражённости установлен в мае. В районе Судака у двухлеток постепенное повышение инвазии происходит с марта с одним пиком в июле.

Таким образом, динамика заражённости шпрота *H. aduncum* зависит от ряда факторов как биотических, так и абиотических. Среди абиотических на первом месте следует рассматривать особенности гидрологических процессов, связанных с динамикой температуры воды, течений, сгонно–нагонных явлений, эвтрофикации, а также разнопланового антропогенного воздействия [16, 59, 78, 84]. К биотическим факторам следует отнести видовой состав [49, 50] хозяев паразита различного структурного уровня и степень их участия в ПС нематоды в определённом районе в определённый сезон года, а также численность и биомассу кормового зоопланктона, как основного связующего звена в ЖЦ паразита в определённом районе. Все абиотические и биотические факторы следует рассматривать как условия взаимодействия различных подсистем ПС нематоды *H. aduncum* в различных районах у крымского побережья.

Факторы, определяющие закономерности формирования сезонной заражённости мерланга. Заражённость окончательного хозяина нематоды – мерланга зависит от размерно–возрастных характеристик его популяции у побережья Крыма. Каждой возрастной группе мерланга свойственен свой определённый рацион питания. Рацион питания и изменение состава пищи с возрастом хозяев очень часто меняют вектора передачи инвазии по трофическим цепям. Сезонные изменения в качественном составе пищи хорошо выражены у взрослого мерланга и незначительны у пелагической молоди. Пелагическая молодь круглый год питается калянусом, а у мерланга длиной 8 - 12 см сезонные изменения в составе пищи уже хорошо выражены [14, 19, 20]. В холодное время (ноябрь–апрель) в пище рыб этой группы наибольшее значение имеют калянус и шпрот и несколько меньше – полихеты, молодь мерланга и мелкая ставрида. У крупного мерланга (12 - 22 см) сезонные изменения состава пищи более отчётливые. В зимний период пища состоит в основном из шпрота и ставриды (70 %). При этом заражённость шпрота личинками, выше, чем у ставриды. Летом на долю шпрота и ставриды приходится 15 %, а преобладающее значение в питании приобретает мерланг (45 %). Самые высокие значения заражённости характерны для старших возрастных групп. Следовательно, заражение интенсивнее идёт у

тех возрастных групп, в рационе питания которых преобладает рыба (шпрот, хамса), то есть у старших возрастных классов. Одновременно важнейшим фактором, влияющим на значения заражённости, являются сезонные миграции мерланга. Они связаны с температурным режимом, детерминирующим сезонное расширение или сокращение ареала обитания популяции мерланга у берегов Крыма. Размерно–возрастные характеристики мерланга изменяются в течение года по мере колебания температуры воды. С потеплением воды крупные особи первыми покидают места зимнего пребывания, а последними – самые молодые рыбы. В течение июня в прибрежной зоне мерланг не попадает в орудия лова. С июля в том же порядке в донные ловушки заходят молодые особи и по мере охлаждения воды осенью появляются более крупные рыбы [14].

Таким образом, в сезонной динамике заражённости мерланга прослеживаются три определяющие тенденции зависимости заражённости от:

1. Возрастных характеристик рыбы;
2. Рациона питания разных возрастных групп рыбы в разные сезоны календарного года в конкретном районе;

3. Значимости сезона года в ЖЦ рыбы независимо от её возраста. Так, в конце зимы – начале весны мерланг, как и шпрот, начинает усиленно питаться в постнерестовый период. В этот же период начинают активно размножаться холодолюбивые виды зоопланктона – калянус, псевдокалянус (первый промежуточный хозяин нематоды). Это обуславливает более интенсивную передачу инвазионного начала по трофической цепи от зоопланктона шпроту, хамсе (второй промежуточный хозяин *H. aduncum*) и далее по трофической цепи – мерлангу (дефинитивному, окончательному хозяину). В этот период отмечена максимальная заражённость мерланга у берегов Крыма. Далее в течение нагульного периода личинки взрослеют, их количество к осени уменьшается, а с конца лета начинает увеличиваться заражённость рыбы взрослыми нематодами.

Завершая обсуждение особенностей заражённости мерланга, следует подробнее остановиться на причинах снижения заражённости мерланга в последнее десятилетие по сравнению с концом XX века. Ещё в 1970 гг. прошлого

века (по утверждению рыбаков–промысловиков) в траловом прилове шпрота мерланг составлял до 50% от общей массы улова. Его размерно–возрастные параметры существенно превосходили параметры рыб, выловленных в 2005 г., так же, как и значения заражённости были относительно высоки [94]. Ответ на вопрос, почему в последние десятилетия это произошло, следует искать в серьёзных изменениях всей черноморской экосистемы и, в частности, у берегов Крыма. Икра и молодь мерланга (особи до года) и отчасти особи среднего возраста (до двух лет) – пелагические. Молодь питается исключительно планктоном, среднеразмерные особи питаются планктоном и рыбой как в пелагиали, так и в бентали. В течение нескольких десятилетий видовой состав планктона кардинально изменился в силу ряда причин, среди которых неблагоприятная экологическая обстановка (загрязнение, донные траления, эфтрофикация) и жизнедеятельность вселенца (*Mnemiopsis leidy*) [72, 82, 114, 123, 126, 133, 134, 136], радикально изменившая состав кормового зоопланктона. Если в 1949 году В. А. Водяницким установлено, что масса кормового зоопланктона в ЧМ представлена 64 таксонами [72], то в 1957 году в работах Н. Я. Липской отмечены 40 таксонов [88, 89]. В 1970 годы в результате возрастающего загрязнения начались структурные изменения зоопланктона – уменьшение доли «кормового» и увеличение доли «некормового» зоопланктона [47, 72]. Наиболее пострадали обитатели поверхностного слоя – гипонейстонные копеподы семейства потелид. С 1960 по 1980 гг. их масса сократилась в регионе в 35 раз [72, 82]. В 1980 - 1990 гг. количество таксонов сокращается с 37 до 20, что связано с деятельностью гребневика *M. leidy*, являющегося пищевым конкурентом шпрота (мерланг – сопутствующий шпроту хищник) и соответственно молоди, средневозрастному мерлангу. В таксоцене копепод доминируют акарции, которые в верхнем квазиоднородном слое летом составляли 86% по биомассе и 72% по численности. В 1990 годы на состав кормового планктона существенное влияние оказал вселенец *V. ovata*. Этот вселенец питается *M. leidy*, сокращая его популяцию в период нагула шпрота, что позитивно сказалось на увеличении численности и биомассы кормового

зооплактона в ЧМ в 1990 г. [134]. В период 2007 - 2009 гг. установлено только 11 таксонов. Соответственно, дефицит корма для таких видов, как шпрот, ставрида и молодь мерланга не мог не отразиться на возрастных параметрах рыбы и численности её популяции, что и явилось одной из основных причин многократного снижения заражённости мерланга *H. aduncum* у берегов Крыма в последнее десятилетие. С 2008 г. на фоне общего улучшения экологической обстановки в ЧМ наблюдается увеличение параметров популяции мерланга и, соответственно, рост его заражённости фоновым паразитом [64].

Факторы, влияющие на колебания инвазии ставриды северного стада.

Ставрида – один из немногих пелагических видов в ЧМ, который выполняет функцию окончательного и промежуточного хозяина нематоды [102, 103]. Представители северного (Крымского) стада в основном заражены личинками паразита и в подавляющем числе случаев играют роль промежуточного хозяина. Заражённость ставриды у крымского побережья коррелирует с размерно–возрастными параметрами хозяина. Причины колебания размерно–возрастной структуры и соответственно заражённости рыбы связаны с общим неблагоприятным экологическим состоянием ЧМ, сложившемся в результате бесконтрольного промысла ставриды в течение десяти лет до 1990 года, когда ставрида практически исчезла из рыбацких уловов [49]. Впервые за многолетний период с 2001 г. молодь черноморской ставриды стала появляться в море в значительных количествах [49, 50]. Сезонные миграции не оказывают существенного влияния на показатели заражённости, так как не носят продолжительного характера [102, 103]. Период жизни личинки паразита в организме рыбы составляет несколько месяцев и более зависит от продолжительности жизни хозяина [31]. Иное дело с межгодовыми показателями заражённости ставриды личинками и взрослыми нематодами. И соответственно причинами их колебания. Последние достоверные данные о заражённости крымского стада ставриды были опубликованы в 1968 году [83]. После этого аналогичных работ о её заражённости *H. aduncum* не проводили.

Другим важным аспектом последствий негативного воздействия на популяцию северного стада явилась активная жизнедеятельность вселенца – гребневика *M. leidyi*, который нанёс серьёзный урон мезозоопланктону и подорвал кормовую базу пелагических рыб, включая ставриду, шпрот и хамсу в 80-90 гг. Гребневик стал активно питаться икрой рыб в пелагиали в районе шельфа [134]. Крымское стадо ставриды за последние три десятилетия ощутило на себе двойную нагрузку (жизнедеятельность вселенца и бесконтрольный промысел), результатом которой явилось снижение его численности, уменьшились популяционные характеристики, и как следствие – снижение показателей заражённости в десятки раз. С 2008 г. наблюдается рост уловов ставриды в районе Севастополя (б. Балаклава, б. Казачья) и увеличение её средних размеров по сравнению с предшествующими годами, а также доминирование в стаде особей среднего возраста, а не молодых рыб. Следствием этих положительных изменений является некоторое увеличение значений инвазии. Экстенсивность инвазии и индекс обилия личинок в полости тела ставриды в 2009 г. приблизились к значениям 2004 г. Немаловажен позитивный факт расселения в 1990 годы по акватории ЧМ другого вселенца – гребневика *V. ovata*, который активно выедает мнемииопсис. Это может быть одним из звеньев цепи причинно–следственных связей, обусловивших улучшение экологической обстановки у юго–западного побережья Крыма в 2009 г [134].

Факторы, определяющие заражённость камбалы-калкан. На фоне большой амплитуды колебания размерно–возрастной структуры популяции калкана за последние пятьдесят лет показатели его заражённости в период 1967 - 1997 гг. существенно изменились (увеличились). Причина колебания возрастной структуры популяции калкана связана с изменениями за последние двадцать лет рациона питания и высокой промысловой нагрузки на популяцию. Основной единицей в питании калкана у побережья Крыма является мерланг. При недостатке этого вида в юго–западном районе калкан поднимается в пелагиаль и активно преследует шпрота и хамсу [81, 95, 96]. Катастрофическое снижение численности мерланга (основной вид в рационе питания калкана) по причине

сокращения его нагульных территорий у побережья Крыма вследствие донных тралений привело к немедленной реакции всей трофической цепи, сокращению численности калкана и его размерно–весовых и возрастных характеристик. Уход мерланга из традиционных мест нагула стал причиной того, что калкан был вынужден переключиться в питании на другие виды (шпрота и хамсу). Подъёмы в пелагиаль и активное преследование пелагических и придонно–пелагических рыб и, как следствие увеличение энергетических затрат рыбы. Это отразилось на его размерно–весовых характеристиках, но при этом в последние годы показатели заражённости увеличились. Это свидетельствует о том, что произошла смена поставщика личинок паразита у юго–западного побережья и соответственно степени заражённости рыбы фоновым паразитом.

За последние десять лет в результате ненормированной промысловой нагрузки в популяции камбалы-калкан у юго–западного побережья произошли существенные изменения соотношения количества самцов и самок. Самцов стало в несколько раз больше по сравнению с периодом до 1998 г. (♀/♂ 50/50). Заражённость самцов у юго–западного побережья Крыма выше, чем у самок. Соответственно выросла заражённость всей популяции в районе Севастополя. В период 2009 - 2011 гг. в результате резкого снижения промысловой нагрузки на популяцию и интенсификации природоохранных мер, наблюдается постепенное увеличение популяционных характеристик рыбы и увеличении доли самок в популяции [33, 45, 46, 58]. Но на фоне этих позитивных изменений происходит постепенное увеличение заражённости камбалы-калкан *H. aduncum*.

Важнейшим фактором в формировании заражённости калкана в ЧМ является питание рыбы, так как заражение напрямую зависит от рациона камбалы в тот или иной сезон года в конкретном районе. Последние работы, посвящённые питанию калкана в ЧМ, были опубликованы в 1958 году [115]. Больше подобных исследований в этой акватории не проводилось. Рыбы в рационе питания камбалы в ЧМ составляют 40 – 75 %, ракообразные – 24 %, моллюски – 1 % [115]. Основными видами рыб, составляющими спектр питания камбалы в зимний период (период самого интенсивного питания рыбы), является

придонный комплекс – мерланг, бычки, барабуля, и пелагический комплекс – хамса, шпрот, сельдь и др. В нерестовый период калкан питается очень слабо. В постнерестовый (до конца августа или сентября) «пониженное питание» [115] по причине ухода хамсы в Азовское море. В этот период расширяется спектр питания рыбы за счёт донных гидробионтов – ракообразные и моллюски. Следовательно, заражённость доминирующих возрастных групп калкана будет напрямую зависеть от заражённости массового второго промежуточного хозяина (шпрот, хамса и мерланг) в зимний период. Интересен тот факт, что наиболее кормным (нагульным) является год с холодной зимой (например зима 1953 - 1954 гг), когда хамса опускается в придонный слой, образуя малоподвижные скопления. Именно в осенне-зимний период идёт формирование картины заражённости камбалы в определённом районе ЧМ, в частности у берегов Крыма.

Пелагические рыбы шпрот и ставрида являются важным компонентом верхнего трофического уровня черноморской экосистемы. Многолетний мониторинг их заражённости фоновым паразитом позволяет выявить тенденции в динамике экосистемы и вычленить в этой динамике роль климатических и антропогенных факторов, а также их совокупное воздействие на биоту. Кроме заражённости в качестве основных характеристик для оценки этого воздействия можно использовать данные по уловам, уровню накопленных ими энергетических резервов, биомассе фитопланктона.

6.3 Особенности биохимического взаимодействия организма паразита и его хозяина, как среды обитания первого порядка

Взаимодействие между паразитом и хозяином (среда первого порядка) [109] происходит на всех уровнях биологической организации - от молекулярного до популяционного и зависит как от внешних факторов, о чем сказано выше, так и от внутренних, обусловленных состоянием организмов и взаимной адаптацией в системе паразит-хозяин. Нами был установлен отклик защитной антиоксидантной ферментной системы хозяев паразита (шпрота, мерланга)

[126,127], на его присутствие и показана зависимость интенсивности ответных реакций хозяина от числа внедренных паразитов. Было выявлено два типа отклика защитной системы хозяев - адаптивный, который проявляется усилением активности ферментов в случае невысокой инвазии, и токсический, выражающийся в ее ингибировании при значительной зараженности паразитом. Совершенно очевидно, что при высокой инвазии происходит истощение защитных систем, которые не справляются с теми патологическими процессами, которые вызываются присутствием паразита, что приводит к нарушению метаболизма, основных жизненных функций, репродукции и, в конечном итоге, при самых неблагоприятных условиях, гибели хозяина. Сходные реакции продемонстрированы исследователями и на других видах рыб [97, 152, 161, 175, 188].

6.4 Глобальные климатические изменения, повлиявших на состояние водных экосистем

Помимо антропогенного воздействия на популяции пелагических рыб ЧМ не стоит исключать и тот факт, что на прибрежные экосистемы могут влиять глобальные изменения климата на планете. Если рассматривать в ретроспективе состояние пелагических рыб в ЧМ, то отрезок с 1960 по 2001 гг. условно можно разделить на десятилетние этапы, близкие к одиннадцатилетним солнечным циклам, широко используемым в литературе. 1 этап (1960 гг.) – значительное снижение всех используемых параметров, основным фактором динамики показателей являлись глобальные климатические изменения. 2 этап (1970 гг.) – значительное увеличение параметров за счёт совокупного положительного воздействия на экосистему климатического и антропогенного факторов, связанного с усилением биогенного стока и выносом в море большого количества биогенов. 3 этап (1980 гг.) – с одной стороны, повышенные температурные показатели и повышение концентрации фитопланктона, а с другой стороны – резкое падение рыбных запасов вследствие преобладания отрицательного

атропогенного воздействия на экосистему в виде высокого биогенного стока. Это вызвало гипоксию и заморные явления на шельфе, что сильно отразилось на донной и придонной биоте. Вследствие воздействия поллютантов понизилась сопротивляемость пелагической экосистемы к внедрению вселенцев. 4 этап (середина 1990 гг.) – продолжается потепление и восстановление биомассы рыб по причине повышения температуры на фоне ослабления антропогенного фактора [50, 53, 114, 126, 137, 139]. Из комплекса антропогенного воздействия следует выделить ненормированный промысел и донные траления, которые нарушают целостность донных и придонных биоценозов [73, 75, 114, 133], а также эвтрофикацию как следствие высокого биогенного стока [139].

6.5 Особенности саморегуляции паразитарной системы на молекулярном уровне

Мы рассмотрели в предшествующих разделах механизмы, лежащие в основе функционирования ПС на организменном, популяционном и надпопуляционном уровнях. Но в конечном итоге пришли к необходимости обсуждения вопроса – что лежит в основе стратегии устойчивости любой ПС? Поэтому завершающим моментом обсуждения будет вопрос, посвящённый саморегуляции ПС. Ещё в 1987 году академик В. Д. Беляков с соавторами сформулировал положения доктрины саморегуляции ПС [13, 93]. Но работы В. Д. Белякова посвящены изучению эпидемиологических процессов и в основном инфекционных ПС. Это обстоятельство в определённой степени усложняет работу тех, кто исследует инвазионные ПС, но в данном случае положения теории регуляции отвечают всем требованиям исследователя черноморских паразитов. В. Д. Беляков рассмотрел эпизоотический процесс как взаимодействие популяций патогенных микроорганизмов и их хозяев, способствующее пониманию возникновения и распространения заразных болезней. В теории описание начинается с популяционного уровня (гетерогенность и изменчивость популяций паразита и хозяина, фазность их взаимодействия), далее происходит

переход на молекулярный уровень. Именно на молекулярном уровне становится возможным применить положения доктрины В. Д. Беякова к вопросу саморегуляции инвазионных ПС. Положения данной доктрины используются и современными паразитологами и эпидемиологами.

Любая ПС состоит из двух компонентов – популяции паразита и популяции хозяина. Эти компоненты прочно связаны между собой на молекулярном, организменном, популяционном и экологическом уровнях. В противном случае, ПС не являлись бы устойчивыми экосистемами. Такая устойчивость обеспечивается популяционной неоднородностью по набору разных признаков: вирулентность возбудителя и восприимчивость хозяина. Когда в этой системе что-то меняется, равновесие нарушается [93]. Известно, что в рамках ПС взаимодействие популяций паразита и хозяина подчинено общим биоценотическим закономерностям, их микро- и макроэволюция как динамика живых систем происходят под влиянием общих для всего живого движущих сил. Популяция хозяина служит средой обитания паразита, а восприимчивость организма хозяина определяется, как его способность функционировать на популяционном и видовом уровне в качестве биологически узнаваемого соактанта (сочлена) соответствующей МФФ ЖЦ. При этом взаимодействующие компоненты в системе объединены в функциональное целое (функциональные комплексы соактантов) причинно–следственными связями, что в эпизоотологии выражается в саморегуляции ПС и эпизоотического процесса во всем фактическом многообразии [110]. Исходя из этого, необходимо четко различать понятия «инфекционная» и «инвазионная» ПС. При анализе инвазионной ПС четко прослеживается «чистый паразитизм», где развитие инвазионного процесса напрямую зависит от ЖЦ паразита [93].

В течение ряда лет нами были проведены исследования, связанные с выявлением механизмов саморегуляции ПС *H. aduncum* на популяционном и надпопуляционном уровнях. И как завершающий этап этих исследований экспериментально были изучены некоторые особенности взаимоотношений паразита (микрорегемипопуляции) и организма хозяина, как среды обитания этой

микрoгемипопуляции (первого порядка) на молекулярном уровне. Совершенно очевидно, что уровень зараженности паразитами и патологические проявления инвазии отрицательно сказываются на состоянии рыб, что проявляется в снижении иммунитета, продолжительности жизни, нарушении гомеостатических, репродуктивных и поведенческих реакций. Патологические изменения, происходящие в организме зараженных особей, связаны с нарушениями метаболических функций в результате воздействия продуктами обмена паразита, которые попадают во внутреннюю среду хозяина и являются для него чужеродными соединениями. Они стимулируют активацию процессов биотрансформации и свободнорадикальных реакций, сдвигающих прооксидантно–антиоксидантный баланс, что приводит к серьезным нарушениям гомеостатических функций организма хозяина. Антиоксидантная система защищает организм от токсического действия свободных радикалов, концентрация которых возрастает при действии неблагоприятных факторов среды и развитии патологических процессов в результате накопления токсикантов в органах и тканях. Изучение ответных реакций антиоксидантной защиты позволяет оценить состояние рыб в популяции, а также разрешить ряд проблем, связанных с адаптацией организма к действию чужеродных соединений биологической природы и эволюцией отношений паразит-хозяин на молекулярном уровне, информация о которых весьма ограничена.

6.6 Структурно-функциональная организация паразитарной системы нематоды в *Hysterothylacium aduncum* (Rud, 1802) Чёрном море

Организация метаструктуры паразитарной системы нематоды Н. aduncum в Чёрном море. В ходе ЖЦ организм проходит несколько стадий, отличающихся в морфофункциональном отношении. Каждая из них имеет свой особый тип взаимодействий с внешней средой. В ходе онтогенеза такие устойчивые фазы связаны с быстрыми переходами (выход из яичной оболочки, метаморфоз личинок – переход личинок в последующую стадию), что

соответствует фазовым переходам между отдельными устойчивыми его частями. В популяции таких организмов одновременно или последовательно будут присутствовать группировки, представленные отдельными фазами развития особей – «фазовые группировки» [51, 52] или морфофункциональные фазы (МФФ).

Для обозначения частей популяции паразита, состоящих из особей, принадлежащих к разным фазовым группировкам (МФФ), предложен термин «гемипопуляция» [10, 11]. Применительно к ПС *H. aduncum* в условиях ЧМ, например, речь идёт о гемипопуляции личинок в популяции шпрота (второй промежуточный хозяин). В популяции мерланга (окончательный хозяин) – это гемипопуляция личинок и гемипопуляция взрослых нематод. Популяции копепод кормового зоопланктона (первый промежуточный хозяин), соответствуют гемипопуляции яиц и личинок (L2 или L3). «При всей сложности структуры морфопротесса и соответствующего набора гемипопуляций, исследуется обычный ЖЦ. С точки зрения структуры ЖЦ гемипопуляции – это «последовательные группировки». При этом «последовательность» не обязательно означает строгую очерёдность гемипопуляций во времени и пространстве» [56]. Так, например, гемипопуляции (микрогемипопуляции) яиц *H. aduncum* и его личинок могут сосуществовать с гемипопуляцией (микрогемипопуляцией) взрослых нематод. Например, в организме ставриды и мерланга сосуществуют гемипопуляции личинок (микрогемипопуляции L3 и L4) и взрослых нематод, когда гемипопуляция личинок в дальнейшем является источником для гемипопуляции взрослых паразитов. Такие группировки с точки зрения ЖЦ именуется метагруппировками в составе популяции паразита [51, 52] образующие в совокупности метаструктуру ПС нематоды *H. aduncum*.

Рассмотрим, каким образом осуществляется морфопротес в границах каждой МФФ в системе паразит – хозяин (организменный уровень) (рисунок 6.1).

1. Нулевая МФФ – яйцо нематоды в морской воде (среда первого порядка), вышедшее в окружающую среду через пищеварительный тракт ихтиофага. В

яйце во внешней среде развивается личинка L2 в чехлике L1, которая, не попав в организм копеподы, выходит во внешнюю среду из яичной оболочки.

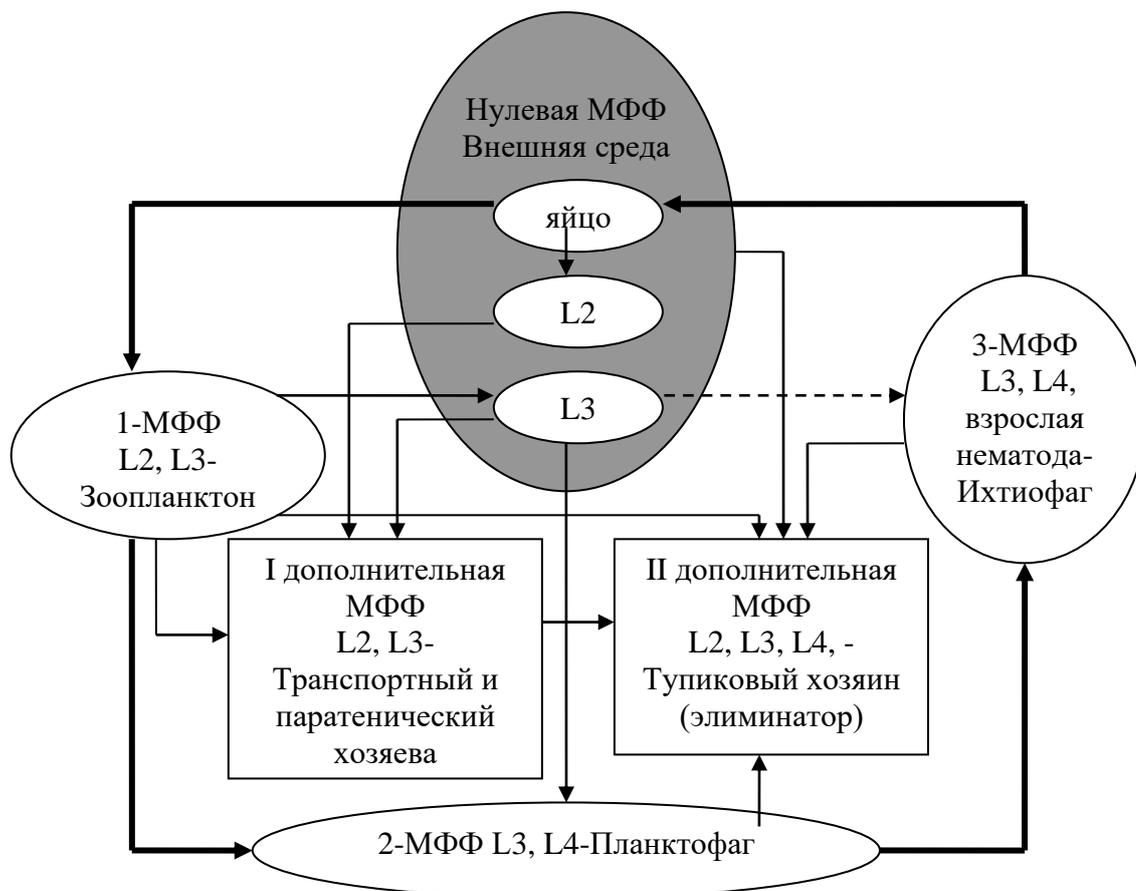


Рисунок 6.1 — Особенности чередования МФФ в ЖЦ *H. aduncum* в ЧМ

- > Основные пути перехода инвазии в последующую МФФ
- > Дополнительные пути перехода инвазии в последующую МФФ
- > Вероятные пути перехода инвазии в последующую МФФ
- Среда первого порядка; ■ Морская вода, как среда первого порядка

2. Первая МФФ – копепода (первый промежуточный хозяин) (морская вода – среда второго порядка) заглатывает яйцо и в организме хозяина (в кишечнике) развивается личинка L2 в чехлике L1. Далее L2 развивается до L3. Личинка разрывает кишечник хозяина и выходит в гемоцель хозяина, в результате чего копепода становится малоподвижной и легкодоступной добычей для следующего хозяина (планктофага). Если перехода по трофической цепи не происходит, то L3

покидает организм копеподы (среда первого порядка) и выходит во внешнюю среду (среда второго порядка).

3. Вторая МФФ – планктофаг (второй промежуточный хозяин) заглатывает, заражённую копеподу и приобретает L2 или L3. Возможно, что L2 в организме планктофага развивается до L3, но и возможно, что нет. L3 в полости тела планктофага не развивается, но накапливается в течение всей жизни рыбы. Но в полости тела планктофага фиксируются L4.

4. Третья МФФ – ихтиофаг (окончательный – дефинитивный хозяин) заглатывает планктофага и приобретает инвазионные для ихтиофага L3 и L4, которые развиваются до взрослых нематод. Созревшие нематоды мечут яйца. Виток ЖЦ нематоды замыкается.

5. Первая дополнительная МФФ – вышедшие во внешнюю среду яйца нематоды, обладая отрицательной плавучестью, оседают на дно, как и личинки L2, вышедшие из яичной оболочки в нулевой МФФ и L3 покинувшие тело копеподы. Эти яйца и личинки попадают в организм многочисленных бентосных транспортных хозяев, где возможно L2 линяет до L3. Данные личинки накапливаются в организме паратенических хозяев.

6. Вторая дополнительная МФФ – L2, L3, L4 и взрослые нематоды попадают в организмы тупиковых и элиминативных хозяев, где происходит элиминация определённой части гемипопуляции паразита (вывод из ЖЦ определённой части гемипопуляции нематоды).

Рассмотрим ЖЦ нематоды в ракурсе чередования МФФ, пространственные и функциональные особенности его реализации. Существует мнение, что ЖЦ *H. aduncum* в ЧМ реализуется в двух направлениях – в бентали и пелагиали [39]. Авторы рассматривают эти два направления, как две, взаимодействующие подсистемы ПС (пелагиаль и бенталь) [39], что на наш взгляд в корне не верно. Такое взаимодействие только двух подсистем – слишком упрощённый подход к рассмотрению реальной структуры ПС нематоды, который не затрагивает всего многообразия ценологических связей, многопланового механизма взаимодействия параксенных хозяев с многочисленными гемипопуляциями яиц, личинок и

взрослых нематод в конкретных экологических условиях. В случае бентали и пелагиали речь может идти как о пространственных компонентах ПС, но не как о подсистемах. Граница между бенталью и пелагиалью в рамках ПС *H. aduncum* условна, так как пелагиаль и бенталь – две неотъемлемые части единого, не способные существовать и функционировать отдельно друг от друга. Это становится очевидным при анализе последовательности МФФ в бентали и пелагиали, и особенностей передачи инвазии по трофической цепи по вертикали водной толщи (из пелагиали в бенталь и обратно).

В пелагиали яйцо через кишечник ихтиофага (первого промежуточного хозяина) попадает во внешнюю среду. В яйце развивается L2 в чехлике L1 (нулевая МФФ) [31]. L2 в яичной оболочке заглатывают низшие ракообразные (копеподы) – первый промежуточный хозяин, в организме которых происходит линька L2 до L3 (первая МФФ или стартовая). Как правило, с копеподами L3 по трофической цепи попадают в организм рыб – планктофагов (второй промежуточный хозяин). В дальнейшем в организме планктофага L3 и L4 накапливаются, но не развиваются (вторая МФФ). В полости тела планктофагов встречаются L3 и L4 различных размеров инвазионные для окончательного хозяина [31, 39]. Хищные рыбы, поедая планктофагов, приобретают L3, которые линяют и превращаются в L4, а затем во взрослых нематод. Взрослые нематоды достигают зрелости, мечут яйца, после чего гибнут (третья МФФ – финальная). Яйца из организма дефинитивного хозяина выходят во внешнюю среду и ЖЦ паразита замыкается.

Таким образом, в пелагиали реализация ЖЦ идёт классическим путём, описанным многократно в литературе [31, 145, 166, 169, 171, 191, 192]. Последовательность МФФ осуществляется от стартовой фазы: паразит – первый промежуточный хозяин (гемипопуляции L2, L3 – популяция копепод), затем паразит – второй промежуточный хозяин (гемипопуляции L3, L4 – популяция планктофага и/или гемипопуляции L2, L3 в воде – популяция планктофага) и до конечной МФФ паразит – дефинитивный хозяин (гемипопуляция взрослых нематод – популяция ихтиофага). Нулевая МФФ – это гемипопуляции яиц, L2, L3

во внешней среде. Совершенно иная картина при анализе последовательности МФФ в бентали. Яйцо, попавшее в окружающую среду через кишечник придонно-пелагических и донных ихтиофагов, обладая отрицательной плавучестью, оседает на дно. Из яйца, не попавшего в организм первого промежуточного хозяина, во внешнюю среду выходит L2 в чехлике L1. Далее с абсолютно равной вероятностью L2 может попасть в организм первого промежуточного хозяина (высшие ракообразные) [39] и в транспортного хозяина (многочисленные обитатели дна). Иными словами, переход от нулевой и стартовой МФФ (гемипопуляции яиц и L2 – окружающая среда или гемипопуляции L2, L3 – популяция первого промежуточного хозяина) в бентали не всегда происходит в традиционной последовательности (как в пелагиали) ко второй МФФ (гемипопуляции L3, L4 – популяция второй промежуточный хозяин) с участием рыб бентофагов. Инвазионное начало может переходить к первому промежуточному хозяину (крабы) от транспортного и с большой вероятностью от второго промежуточного хозяина (бентофага), так как крабы – хищники и падальщики (спектр их рациона питания широк). Некоторые исследователи считают, что инвазия попадает в организм окончательного хозяина в бентали ЧМ через крабов [39], что в условиях Крымского побережья возможно, но, в массовом виде, маловероятно. Размер взрослых крабов и размер ротовой полости массовых видов донных хищников (камбала-калкан и катран) не всегда соизмеримы. Необходимость питаться труднодоступными объектами у донных хищников при наличии массовых видов в прибрежье (мерланг, барабуля, шпрот, бычки и др.) отсутствует или является случайной.

Исходя из вышеизложенного, в бентали отсутствует строгая последовательность МФФ. Роль высших ракообразных (крабов), как основного первого промежуточного массового хозяина в бентали, не совсем соответствует традиционным представлениям о роли первого промежуточного хозяина в ЖЦ паразита. При этом через крабов инвазия попадает в организм окончательного хозяина [92], минуя второго промежуточного. Вероятно, авторы, определившие роль высших ракообразных как основного массового первого промежуточного

хозяина – преувеличивают эту роль и недооценивают функциональную роль обитателей пелагиали в реализации ЖЦ в бентали, пространственно и функционально отделив одно от другого. Поэтому вторым важным моментом при анализе ЖЦ в бентали и пелагиали является особенность передачи инвазии по вертикали водной толщи из пелагиали в бенталь и обратно. Проанализируем роль массовых хозяев *H. aduncum* в ЧМ, начиная с хозяев, участвующих в стартовой МФФ, то есть различных видов кормового зоопланктона (первый промежуточный хозяин).

1. Зоопланктон в летний период по вертикали в течение суток перемещается в толще воды из пелагиали в придонные слои и обратно и предположительно активно участвует в реализации ЖЦ не только в пелагиали, так как сам является одним из основных звеньев трофической цепи в бентали. Представители холодолюбивого зоопланктона (калянус, псевдокалянус) локализуются в массе своей у нижней границы термоклина, эвритермный комплекс зоопланктона (акарции) предпочитает верхнюю границу термоклина, а теплолюбивый комплекс – мелководье [47, 48]. Передача инвазии от первого промежуточного хозяина (копеподы) активно происходит как в пелагиали, так и в бентали.

2. Черноморский шпрот (массовый второй промежуточный дополнительный хозяин) в течение светового дня, образуя плотные косяки, опускается в придонные слои, интенсивно питается кормовым зоопланктоном (холодолюбивый комплекс). Активная передача инвазии шпроту происходит от первого промежуточного хозяина (зоопланктон) в бентали. При этом сам шпрот становится добычей донных ихтиофагов, обеспечивая передачу инвазии окончательному хозяину (мерланг, ёрш, камбала-калкан, скаты и др.). В 21 – 00 шпрот прекращает питаться [47, 48, 104], поднимается в пелагиаль и рассеивается, становится добычей пелагических ихтиофагов (ставрида, сельдь, луфарь, пеламида и др.) с соответствующей передачей инвазии окончательному хозяину по трофической цепи в пелагиали.

3. У различных возрастных групп мерланга отличается рацион питания, а следовательно, отличается распределение этого вида по вертикали водной толщи. Старшевозрастные особи питаются в основном рыбой (шпрот, хамса, мерланг) в бентали, средневозрастные – рыбой (шпрот, хамса, мерланг) и планктоном в бентали и в пелагиали, младшевозрастные – в основном планктоном исключительно в пелагиали [19, 20]. Во всех случаях происходит передача инвазии по всей вертикали водной толщи. Кроме того, для мерланга характерны сезонные миграции (к берегу и обратно) на мелководье в зимний период [19, 20]. Следовательно, мерланг участвует в реализации ЖЦ как в бентали, так и в пелагиали как основной массовый окончательный хозяин нематоды.

4. Камбала-калкан при недостатке мерланга в рационе питания у юго-западного побережья Крыма поднимается в пелагиаль, где питается шпротом и хамсой [106]. Соответственно происходит передача инвазии зоопланктону в пелагиали от донного ихтиофага.

5. Яйца нематоды через пищеварительный тракт окончательного пелагического хозяина (ставрида, сельдь, луфарь, сарган и др.) попадают во внешнюю среду (нулевая МФФ), обладая, отрицательной плавучестью в большей своей части оседают на дно, попадая в организмы многочисленных донных транспортных гидробионтов, где в конечном итоге появляется L3 (и вероятно L4) инвазионная для рыб бентофагов.

В свете выше изложенных доводов, утверждение о том, что высшие ракообразные, выполняют функцию основного массового первого промежуточного хозяина в бентали довольно противоречиво. Так как крабы – донные хищники-засадчики и передача инвазионного начала следующему хозяину (второй промежуточный и окончательный хозяин) также спорна, так как популяции высших ракообразных количественно не соизмеримы с численностью и биомассой заражённой части комплекса популяций зоопланктона в бентали, то сопоставлять значимость стартовой МФФ в бентали с таковой в пелагиали не имеет смысла. Поэтому утверждение о том, что пелагиаль и бенталь, являются подсистемами ПС в корне не верно. И рассматривать катрана, как единственное

связующее звено между подсистемами [39] тем более проблематично, так как в последнее десятилетие численность катрана у берегов Крыма катастрофически сократилась, а вопрос – является ли катран окончательным хозяином или тупиковым, на наш взгляд, остаётся открытым по настоящее время.

Таким образом, при анализе «пространственной» структуры ПС *H. aduncum* нет возможности провести чёткую границу между пелагиалью и бенталью, которые только в пространственном отношении, являются составными частями ПС нематоды. Граница в функциональном отношении отсутствует, так как последовательность МФФ в бентали является функциональным продолжением и составным элементом в механизме реализации ЖЦ в пелагиали и в биоценозе.

Проанализировав пространственные и функциональные особенности чередования МФФ ЖЦ в пелагиали и бентали на организменном и популяционных уровнях, конкретизируем этот вопрос на популяционном и надпопуляционном уровнях. В данном случае следует начать с того, что популяция – это элемент биоценоза, являющаяся иерархической системой со сложной функциональной структурой. Популяционная система, состоящая из более мелких группировок с различной степенью воспроизводства с одной стороны и компоновкой из функциональных группировок, обозначенных по признакам фаз ЖЦ с другой стороны [51, 52]. Функциональные группировки, объединённые по признакам фаз при их чередовании – это метагруппировки, образующие метаструктуру ПС. Что же лежит в основе иерархической системы метаструктуры? Или из каких элементов состоят метагруппировки? При описании инфекционных и инвазионных ПС наземных гельминтов синонимом группировок, участвующих в реализации ЖЦ, является термин – соактант [91, 108]. Этот термин целиком и полностью применим к описанию особенностей инвазионных ПС морских нематод. Соактанты это функциональные единицы ПС, её сочлены – это различные части гемипопуляции паразита и популяции (части популяции) их хозяев. Части гемипопуляции паразита и соответствующие им популяции определённого вида хозяина в современной литературе обозначаются, как «узнаваемые» соактанты [93] (рисунок 6.2). Узнаваемые соактанты

объединяются в комплексы соактантов. В дальнейшем при анализе структуры ПС *H. aduncum* узнаваемыми соактантами будут именоваться: комплексы популяций паразита (гемипопуляций яиц, L2, L3, L4 и взрослых нематод) и популяции/й (определённого вида) хозяина.

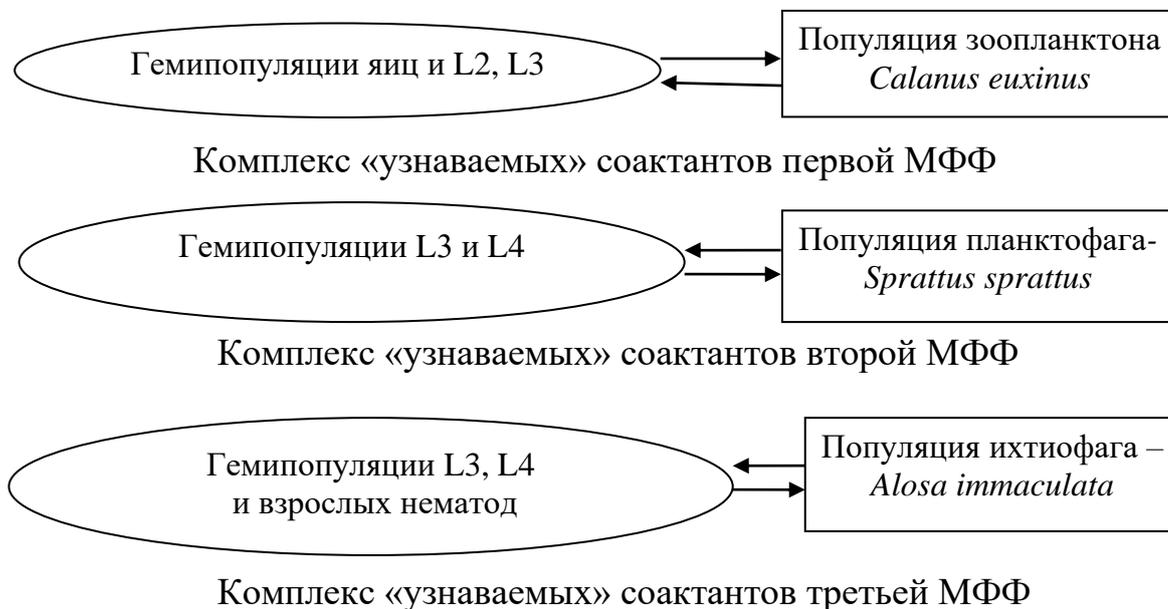


Рисунок 6.2 — Комплексы «узнаваемых» соактантов, участвующие в разных МФФ ЖЦ *H. aduncum* в ЧМ

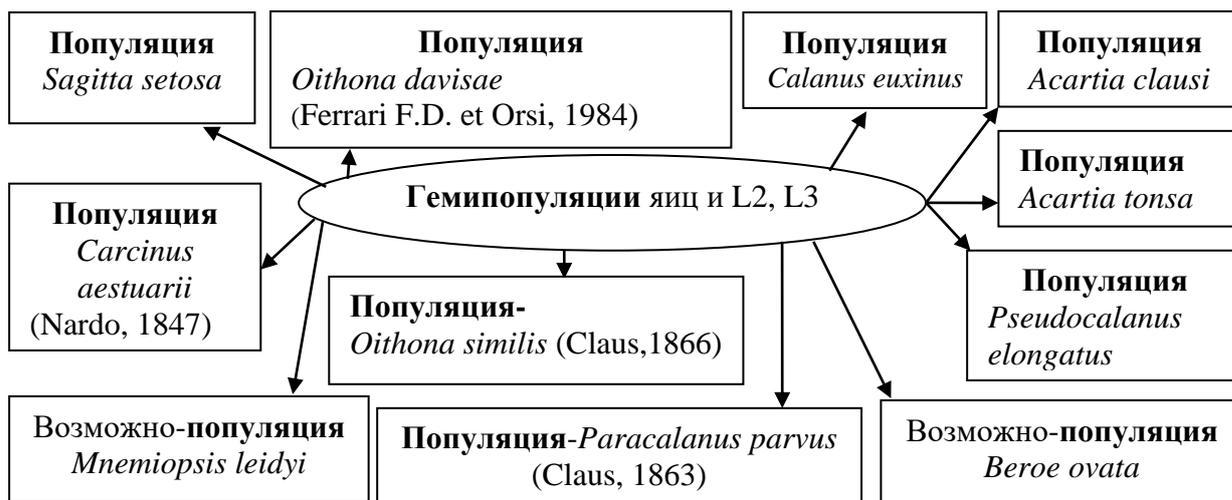


Рисунок 6.3 — Функциональный метаксенный комплекс соактантов ПС *H. aduncum*, участвующих в стартовой МФФ в ЧМ

Например, в стартовой МФФ ЖЦ *H. aduncum* комплекс «узнаваемых» соактантов будет включать в себя гемипопуляции яиц, L 2, L3 и популяцию одного вида из числа видов кормового зоопланктона – например, *Calanus euxinus*; во второй МФФ – гемипопуляции L3, L4 и популяция планктофага – например, хамсы (*Engraulis encrasicolus*) или шпрота (*Sprattus sprattus*); в финальной МФФ – гемипопуляции L3, L4, взрослых нематод и популяция ихтиофага – например, сельди (*Alosa immaculata*).

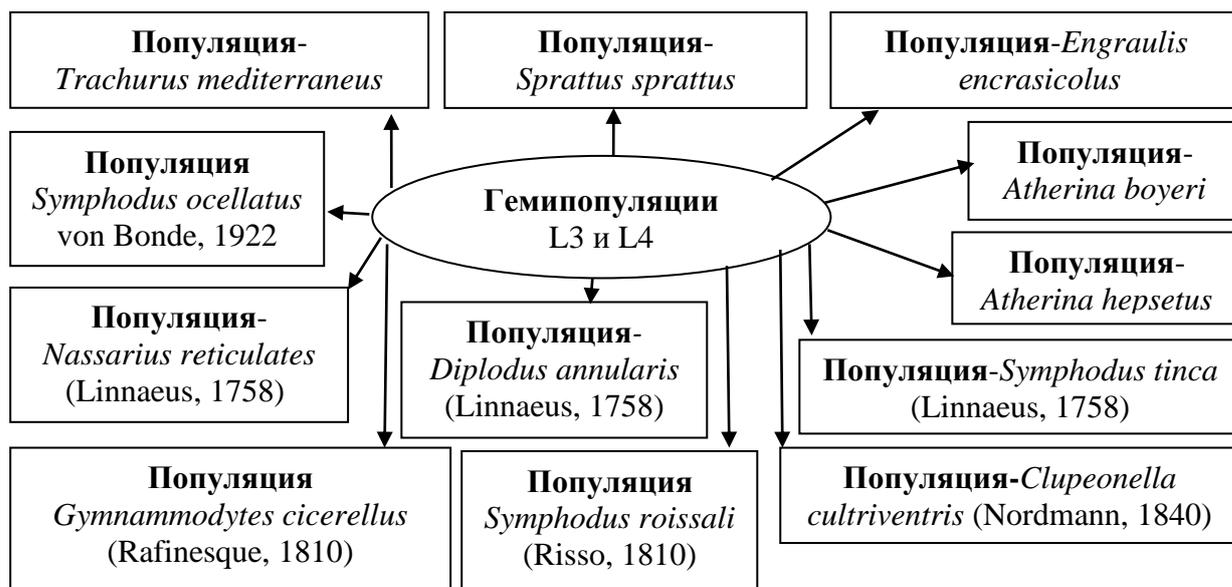


Рисунок 6.4 — Функциональный метаксенный комплекс соактантов ПС

H. aduncum, участвующих во второй МФФ в ЧМ

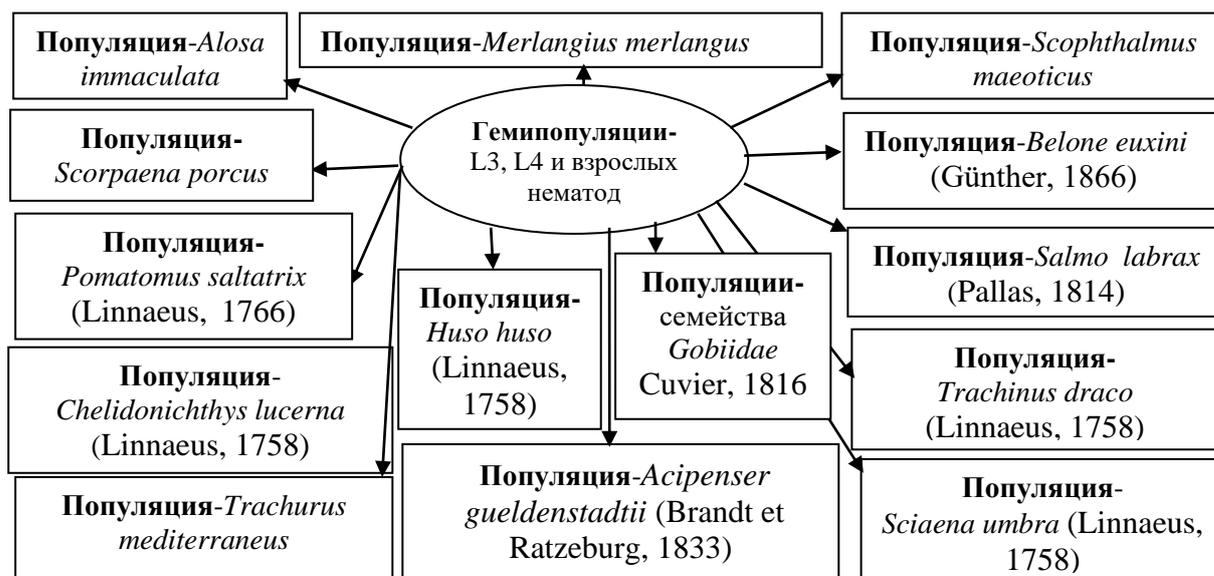


Рисунок 6.5 — Функциональный метаксенный комплекс соактантов ПС *H. aduncum*, участвующих в финальной МФФ в ЧМ

На любом этапе ЖЦ (в той или иной МФФ) участвует не один, а «несколько» – множество взаимодействующих комплексов «узнаваемых» соактантов, которые совместно образуют функциональные метаксенные популяционные комплексы метаструктуры ПС в гидробиоценозе ЧМ (рисунки 6.3 - 6.5.).

В разных районах у берегов Крыма метаксенные комплексы отличаются по видовому составу хозяев нематоды, что без сомнения отражается на особенностях передачи инвазионного начала следующему хозяину/хозяевам (показатели заражённости) в последующую МФФ.

Видовой состав хозяев в функциональных комплексах соактантов имеет не только районное отличие. Его изменение происходит как в разные сезоны года, так и в разные годы. И соответственно будет иметь место отличие степени заражённости района (численности популяции паразита).

Понять принцип механизма взаимодействия комплексов соактантов при смене МФФ, поможет: анализ таких явлений как:

1. Изменения видового состава кормового зоопланктона в разных районах Крыма в разные годы в стартовой МФФ.

2. Динамика рациона питания планктофагов и кормовая предпочтительность у разных их возрастных групп в разных районах в разные годы (вторая МФФ).

3. Колебание популяционных показателей и численности массовых видов ихтиофагов (финальная МФФ) в ЧМ в разные годы (ставрида, сельдь, камбала-калкан, мерланг, луфарь и др.).

В течение нескольких десятилетий видовой состав планктона кардинально менялся в силу ряда причин. Среди таких причин: неблагоприятная экологическая обстановка (загрязнение, донные траления, эвтрофикация) и деятельность вселенца (*M. leidy*), радикально изменившая состав кормового зоопланктона [134].

В 1949 году масса кормового планктона в ЧМ представлена 64 таксонами, то в 1957 речь идёт о сорока таксонах. В 1970 гг. начались структурные

изменения зоопланктона – уменьшение доли «кормового» и увеличение доли «некормового» зоопланктона [72, 134].

Копеподы, участвующие в стартовой МФФ, образуют комплексы популяций первых промежуточных хозяев в ЧМ. От того, как будет происходить первая МФФ (заражение копепод), будет зависеть дальнейший путь реализации ЖЦ (осуществление метаморфоза во второй МФФ с участием второго промежуточного хозяина–планктофага, например, шпрота). Возникает необходимость пояснения – какие факторы определяют особенности второй МФФ. На наш взгляд к таковым следует отнести рацион питания планктофагов. Состав пищи шпрота в разные годы в северо–западной и северо–восточных частях ЧМ радикально менялся в течение последних пятидесяти лет. Исследования содержимого желудков шпрота позволяют судить о том, что с 60 гг. спектр питания шпрота практически не изменился до 1993 года. В северо–восточном и северо–западном районах моря основной пищей шпрота были рачки *A. clausi*, *C. euxinus*, *P. elongatus*, а также представитель щетинкочелюстных *S. euxina* [42].

Таким образом, в зависимости от гидрологического состояния вод в пищевом спектре преобладали калянусы и акарции. При проведении исследований в 1992 - 1993 гг. было установлено, что рачки *A. clausi* и *C. euxinus* по-прежнему оставались одним из основных компонентов питания [47, 48]. С продолжением исследований в 2000 г. было отмечено, что в питании шпрота, образующего скопления на мелководных участках северо–западного и северо–восточного шельфа, сохраняется тенденция к уменьшению потребления холодолюбивых форм зоопланктона. Так в 2000 - 2001 гг. рачки *C. euxinus* и *P. elongatus* в рационе шпрота практически не встречались (0 - 4% веса пищевого комка). В 2003 г. (до 30% веса пищевого комка), но состояли в основном из копепод младшевозрастных стадий (I-III). Когда в 1958 - 1993 гг. в питании шпрота в летний период преобладали рачки старших возрастных стадий (V-VI). Их значение в рационе питания составляло 80-90%, а в 2003 г. только 7% [48, 49]. В итоге рачки *C. euxinus*, *P. elongatus* и *A. clausi* старших стадий составляют

основу придонного комплекса кормового зоопланктона и в весенне–летний период определяют обеспеченность пищей придонных скоплений [42]. Накормленность мелкоразмерного шпрота поддерживалась на более высоком уровне, чем крупного за счёт потребления большого количества теплолюбивых рачков. Такой вид, как *Penilia avirostris* Dana, 1849, а также другие представители кормового планктона, нетрадиционные в питании шпрота в предыдущие годы, наряду с эвритермной акарцией формировали биомассу кормового зоопланктона и спектр питания мелкого шпрота в исследуемых районах в 2000 - 2003 гг.

Дефицит корма в подтермоклинных слоях воды стал причиной очень слабой накормленности крупных особей шпрота и возникновения в конце 90 гг. и начале 2000 гг. его миграций за пределы основного ареала (Азовское море) [47, 48]. И, как следствие, наблюдалось постепенное снижение показателей заражённости шпрота *H. aduncum* с 2003 года [62], что отразилось в определённой степени на функционировании всей ПС нематоды у берегов Крыма и всей акватории ЧМ. Популяции массовых планктофагов в ЧМ создают своего рода накопительное «депо» личинок нематоды и играют на наш взгляд ключевую роль в функционировании всей ПС, являясь гарантом её целостности и стабильности функционирования. Сезонные особенности заражённости популяции шпрота зависят от: динамики размерно–возрастных характеристик популяции; нерестовых и преднерестовых кочёвок рыбы. Наивысшая заражённость шпрота зафиксирована в начале нагула в период март–май, которая постепенно снижается до начала нереста. Минимальная заражённость отмечена в период нереста с ноября по начало февраля.

Одним из важнейших этапов в ЖЦ является финальная МФФ. На этом этапе ЖЦ происходит созревание личинок и последующий вымет яиц взрослыми нематодами в кишечный просвет ихтиофага (окончательного хозяина). Численность популяций ихтиофагов, размерно–возрастной состав стада и, как следствие, степень их заражённости будут играть одну из определяющих ролей в функционировании ПС в том или ином районе. Однако достоверных систематических данных о динамике популяционных характеристик и

численности популяций хищников у крымских берегов за последние десять лет нет. Исключением является юго–запад Крыма. Данный район хорошо описан в плане межгодовой динамики популяционных характеристик ставриды, камбалы-калкан и отчасти мерланга. Данных о сельди, пелагиде, луфаре, саргане не существует в силу ряда банальных причин (перестройка). В большинстве случаев исследователи опираются на данные рыбнадзора и устные сообщения рыбаков из бригад прибрежного лова. Поэтому о популяционных характеристиках хищников мы будем судить по данным, приведённым в ранее опубликованных работах о динамике заражённости разных видов ихтиофагов у юго–запада Крыма [60 - 65, 68, 70].

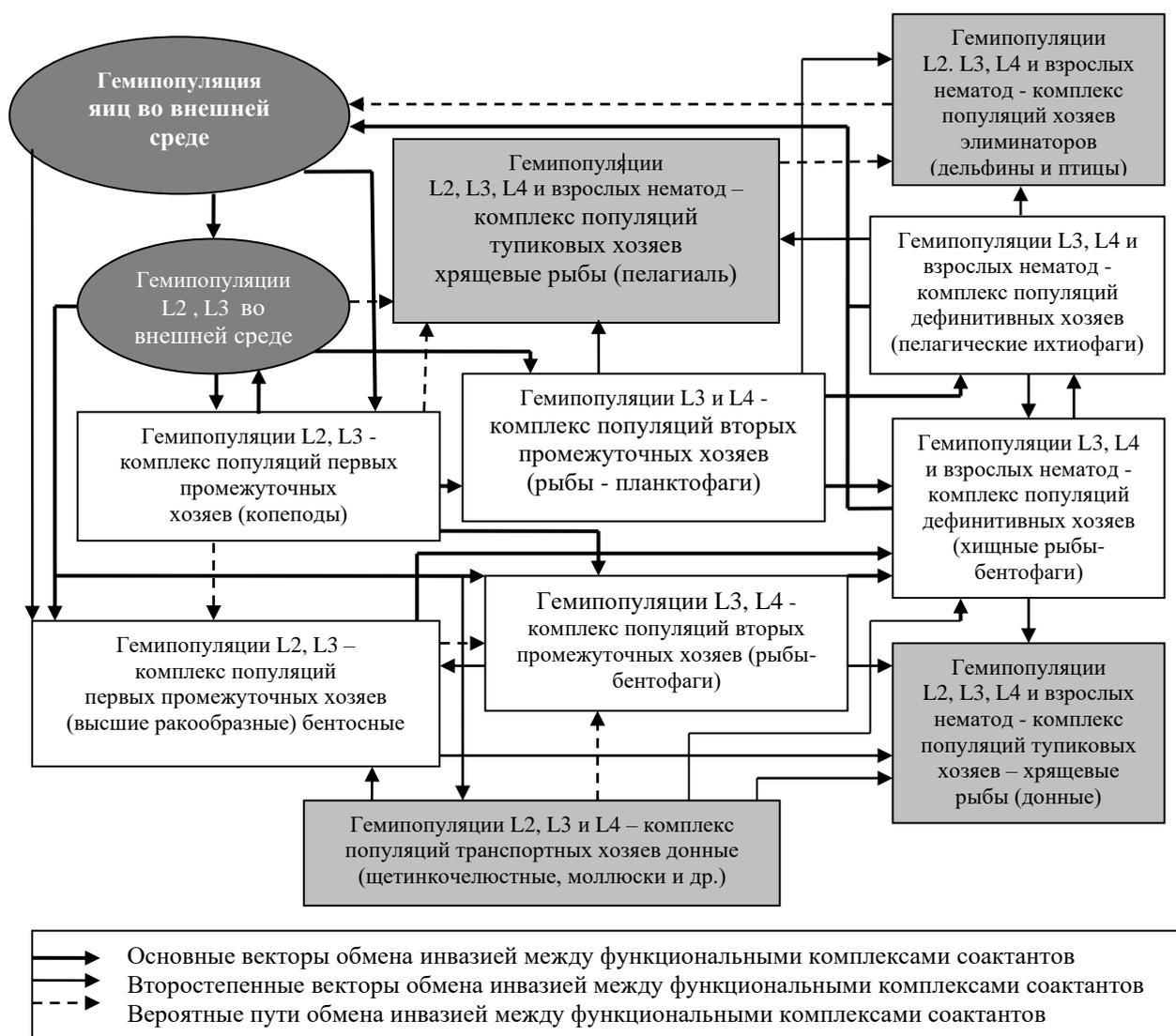


Рисунок 6.6 — Метаструктура ПС *N. aduncum* в ЧМ.

■ Интегрирующий блок; □ трофический блок; ▣ компенсаторный блок

По всей водной толще при чередовании МФФ взаимодействуют комплексы соактантов, включающие в свой состав гемипопуляции яиц, личинок, взрослых нематод и соответствующие им комплексы популяций различных видов (экологические группы) хозяев *H. aduncum*. На рисунке 6.6. представлены двенадцать функциональных метаксенных комплексов соактантов, взаимодействующих в процессе чередования МФФ по всему пространству водной толщи, включая пелагиаль и бенталь.

Это взаимодействие основных и второстепенных метаэлементов ПС. К основным метаэлементам относятся шесть функциональных комплексов соактантов, участвующих в МФФ от стартовой до финальной с включением: первых промежуточных, вторых промежуточных и окончательных хозяев нематоды (трофический блок), гемипопуляции яиц, L 2, L 3 во внешней среде (интегрирующий блок).

К второстепенным метаэлементам относятся четыре функциональных комплекса соактантов, включающих гемипопуляции *H. aduncum* и комплексы популяций транспортных хозяев (щетинкочелюстные, моллюски и др.) и комплекс популяций тупиковых, хозяев элиминаторов (хрящевые (донные и пелагические), дельфины, птицы) (компенсаторный блок).

Рассмотрим механизм передачи инвазии от нулевой и стартовой к последующим МФФ при взаимодействии основных и второстепенных функциональных комплексов метаструктуры ПС. Яйцо (гемипопуляция) в одном случае попадает в организм копепод как в пелагиали, так и в бентали. В другом случае яйцо, опускаясь в бенталь, где-либо попадает в организм крабов, либо в организмы многочисленных паратенических хозяев. В третьем случае из яйца выходит в окружающую среду L2 (гемипопуляция), которая со временем попадает в организм ракообразных, моллюсков и щетинкочелюстных и др., где превращается в L3 (гемипопуляция). На стартовой МФФ в яйце происходит развитие L2, которая выходит из яичной оболочки в кишечнике копепод, развивается (линька) до L3. В дальнейшем возможны два пути развития событий:

1. Заражённые копеподы, заглатываются планктофагами в пелагиале, бентофагами в бентали или попадают в организмы моллюсков и щетинкочелюстных в бентали.

2. Заражённая копепода, не проглоченная планктофагами, или другими хозяевами, гибнет при развитии паразита. Из тела копеподы во внешнюю среду выходит L3 (личинка инвазионная для рыб), которая в свою очередь с большой вероятностью попадает в организмы пелагических, придонно–пелагических и бентических хозяев – ставрида, шпрот, мерланг и др. (вторая и третья МФФ).

В дальнейшем в ЖЦ включаются функциональные комплексы, состоящие наряду с гемипопуляциями паразита и соответствующих им популяций пелагических и бентинтических ихтиофагов (дефинитивные хозяева). В организме этих хозяев происходит развитие L3 до L4 (гемипопуляция) и далее до взрослых нематод (третья, завершающая МФФ). После вымета нематодами яиц и выхода их во внешнюю среду, завершается ЖЦ и начинается нулевая МФФ нового витка ЖЦ. Комплексы популяций тупиковых хозяев и хозяев элиминаторов выводят из ЖЦ часть гемипопуляции *H. aduncum* тем самым, оказывая определённым образом влияние на процесс реализации ЖЦ гельминта.

Таким образом, метаструктура ПС у берегов Крыма образована основными и второстепенными метаэлементами. Динамика взаимодействия основных метаэлементов при смене МФФ определяется рядом факторов, в частности: видовым составом кормового зоопланктона в разных районах ЧМ; размерно–возрастной состав популяций планктофагов в разных районах ЧМ в разные сезоны года, их рацион питания; возрастной состав популяций ихтиофагов и их численность, видовой состав.

Организация параструктуры паразитарной системы нематоды *H. aduncum* в Чёрном море. Природные популяции существуют в виде системы локальных группировок. Но не только на уровне целой популяции, но и на уровне отдельных гемипопуляций возможно выделение целого ряда группировок. Они представлены одинаковыми фазами ЖЦ, и их существование определяется «пятнистостью» среды обитания [52]. Следовательно, как на уровне всей

популяции, так и на уровне отдельных гемипопуляций можно выделить функционально сходные повторяющиеся части. Определяющим в их формировании является пространственная неравномерность распределения приемлемых условий среды обитания в биоценозе. По отношению друг к другу эти элементы являются парагруппировками – параллельными и сходными в функциональном отношении [51, 52].

Нематода *H. aduncum* характеризуется широкой «хозяйинной» специфичностью. То есть особи многочисленных видов хозяев могут обеспечить развитие, размножение, переживание одной и той же фазой группировки паразитов. При этом гемипопуляция паразита взаимодействует сразу со многими популяциями хозяев разных видов – это параксенные хозяева одной стадии ЖЦ паразита [51, 52]. В ЧМ хозяином личиночной стадии могут быть представители ихтиофауны, ракообразные, моллюски и др. При этом степень специфичности паразита к этим хозяевам будет различной, из чего следует, что наличие параксенных хозяев обеспечивает существенное увеличение устойчивости ПС, создавая новые возможности для завершения ЖЦ паразита за счёт дополнительных биоценологических связей. Таким образом, группировки, образованные паразитами, находящимися на одной стадии ЖЦ, но у хозяев разных видов это части гемипопуляции. Такие части именуются как парагемипопуляции [51, 52].

В пелагиали и в бентали в ЖЦ участвуют как облигатные, так и факультативные хозяева: первые, вторые промежуточные, паратенические и окончательные хозяева, поэтому следующим этапом в характеристике функциональной структуры ПС *H. aduncum* нематоды является анализ её параструктуры. Анализировать структуру ПС невозможно ограничившись, только анализом чередования МФФ и соответствующего набора метагруппировок гемипопуляций паразита в ЖЦ нематоды, так как части одной гемипопуляции (в одной МФФ) могут быть связанными, с одной стороны, с различными популяционными системами одного вида хозяина (хамса азовская и черноморская у берегов Крыма). В данном случае межпопуляционный компонент

изменчивости хозяев будет определять специфику среды обитания для частей одной гемипопуляции [51, 52]. С другой стороны, части одной гемипопуляции (например L3) могут быть связанными с популяционными системами различных параксенных хозяев (шпрот, хамса, атерина, тюлька (*Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840)) и др.), что обеспечивает гетерогенность среды обитания, обусловленной межвидовыми различиями хозяев [55]. Такое многообразие параксенных хозяев в рамках каждой МФФ в ЖЦ образует параструктуру ПС нематоды. На популяционном уровне взаимодействие гемипопуляции паразита (в рамках одной МФФ) и множества параксенных хозяев определяется степенью специфичности паразита к хозяину и особенностями структуры и динамики популяции хозяина. Но традиционное в паразитологии понятие специфичности не отражает всего многообразия иерархичности отношений паразита и его хозяев. По мнению А. И. Грановича необходима разработка нового понятия, аналогичного специфичности, но на популяционном уровне [51, 52]. Такая разработка нашла своё отражение в работах Ч. М. Нигматуллина [100, 101], по мнению которого реализация ЖЦ может осуществляться на разных структурных уровнях популяционных группировок хозяев, отнесение к которым возможно по степени заражённости хозяев с учётом численности их популяций [98 - 101]. Такая градация хозяев целиком и полностью применима к вопросу о параструктуре ПС *H. aduncum* в условиях Крымского побережья и всей акватории ЧМ. Учитывая данный подход, при анализе параструктуры ПС нематоды в нашей работе черноморские хозяева *H. aduncum* были распределены по структурным уровням (таблица 6.1). Главным критерием в данном случае выступают показатели заражённости, а вспомогательным – численность популяции того или иного хозяина.

На стартовой МФФ ЖЦ *H. aduncum* главными фигурантами (первый структурный уровень – генетически детерминированный круг хозяев) в качестве первого промежуточного хозяина паразита выступают многочисленные по биомассе представители кормового зоопланктона, которые представлены одиннадцатью таксонами в ЧМ в последнее десятилетие [72]. Вопрос об

обязательности данной экологической группы в ЖЦ нематоды не вызывает сомнения по причине многочисленных экспериментов по искусственному заражению копепод *H. aduncum*, проведенных отечественными и зарубежными исследователями на материале из разных регионов МО [31, 145, 159, 166, 169, 171, 191], при этом практически не встречаются данные зарубежных авторов о зараженности планктона, но данные о зараженности низших ракообразных в ЧМ фигурируют в работах отечественных паразитологов [39]. На наш взгляд судить о степени специфичности паразита к тому или иному виду копепод по показателям зараженности *H. aduncum* невозможно по техническим причинам. У копепод очень короткий ЖЦ; объем проб не сопоставим с численностью популяции копепод в разные сезоны, а период развития личинки в копеподе не превышает недели. Поэтому результаты лабораторного искусственного заражения – это единственный адекватный критерий специфичности нематоды к тому или иному представителю зоопланктона. В связи с этим отнесение копепод к первым промежуточным хозяевам первого структурного уровня базируется на выводах по результатам 100 % экспериментального заражения копепод. Это даёт возможность отнести этих гидробионтов к основным массовым первым промежуточным хозяевам *H. aduncum* [25 - 27]. Среди одиннадцати таксонов кормового зоопланктона в биоценозах Крымского побережья следует выделить холодолюбивые виды зоопланктона – *C. euxinus*, *P. elongatus*, *S. euxini*, *S. setosa* [40], а в районах малых глубин эвритермных *Acartia clausi* [47, 48, 50, 72, 104, 118, 130] и теплолюбивой *A. tonsa* – зараженности этой копеподы *H. aduncum* была подтверждена экспериментально [60]. Следует отметить, что ещё в 1937 году С. Марковским были искусственно заражены два вида копепод *E. offinis*, *A. bifilosa* [174]. В ЧМ обитает *A. bifilosa* [40]. В бентали функцию первого промежуточного хозяина выполняют высшие ракообразные – крабы (*C. aestuarii*) [39, 92] (первый структурный уровень). Данный хозяин может выполнять функцию «подстраховки» в реализации ЖЦ нематоды. К первым промежуточным хозяевам, возможно, относятся щетинкочелюстные – *S. setosa*, *S. euxini* [39, 91], и гребневеки – *M. leidyi*, *B. ovata*, *P. rhodopis* [37, 39, 40] (второй

структурный уровень – факультативные хозяева), но с той же вероятностью представителей этих таксонов можно отнести к транспортным хозяевам (второй структурный уровень). Если с участием щетинкочелюстных в ЖЦ паразита всё ясно, то в отношении гребневигов вопрос остаётся открытым по причине отсутствия информации (кому передают инвазионное начало) [39].

Функцию второго промежуточного хозяина в акватории ЧМ выполняют массовые виды планктофагов, в числе которых – шпрот *Sprattus sprattus*, хамса *Engraulis encrasicolus* [102, 131, 146] – (первый структурный уровень). Заражённость этих видов очень высока, что делает их популяции основными фигурантами при реализации ЖЦ в биоценозах ЧМ. *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), *C. cultriventris*, атерина *A. boyeri*, *A. hepsetus*, *H. hippocampus* и др. (второй структурный уровень), *D. annularis*, *S. ocellatus*, *S. roissali* и др. (третий структурный уровень – экологически обусловленный круг хозяев).

Роль окончательного хозяина паразита в ЧМ выполняют 29 видов разного рода хищников-ихтиофагов [38, 39], но роль основных массовых видов у побережья Крыма принадлежит облигатным хозяевам (первый структурный уровень хозяев) паразита – ставриде *T. mediterraneus* (ставрида играет роль как второго промежуточного, так и окончательного хозяина [102, 103]), сельди *A. immaculate*, мерлангу *M. merlangus*, калкану *S. maeoticus* и морскому ёршу *S. porcus*. Остальные ихтиофаги в прибрежье Крыма в силу невысоких значений заражённости играют роль второстепенных и относятся ко второму и, возможно, к третьему структурным уровням (Таблица 6.1).

Четвёртый структурный уровень (тупиковые хозяева и хозяева элиминаторы). В морских млекопитающих (дельфинах) и птицах, в меньшей степени в некоторых беспозвоночных и рыбах (хрящевые), обнаружены в больших количествах (особенно в рыбоядных дельфинах и птицах) личинки и взрослые нематоды, которые вскоре (у теплокровных хозяев) или через некоторое (возможно значительное – у хрящевых) время гибнут. В организме теплокровных *H. aduncum* относительно быстро гибнет по причине высокой температуры и агрессивности среды организма для данного паразита. Эти хозяева ациклогенные.

Следовательно, значительная часть популяции перестаёт участвовать в реализации ЖЦ нематоды. С одной стороны, эти хозяева не участвуют в реализации ЖЦ нематоды, а с другой стороны, элиминируют, исключают из ЖЦ паразита «значительную» часть гемипопуляции нематоды.

Такое распределение по структурным уровням хозяев подвело нас к необходимости выделить в структуре ПС нематоды функциональное ядро и локальные элементы. В состав функционального ядра вошли – комплекс гемипопуляций яиц, личинок, взрослых нематод и соответствующие им популяции хозяев первого структурного уровня (рисунок 6.7). Некоторые авторы делят ПС на ядро и локальные «периферийные» элементы. Ядро, по их мнению – это популяция паразита, а локальные элементы – популяции свободноживущих животных, предоставляющих паразиту среду обитания [39].

Вполне возможно, что такая трактовка применима к наземным ПС, но в данном случае речь идёт о ПС морского паразита, и трактовка ядра, состоящего из популяции только паразита, является слишком упрощённой, так как популяция паразита состоит из популяционных группировок. Значимость этих группировок в ЖЦ не равноценна.

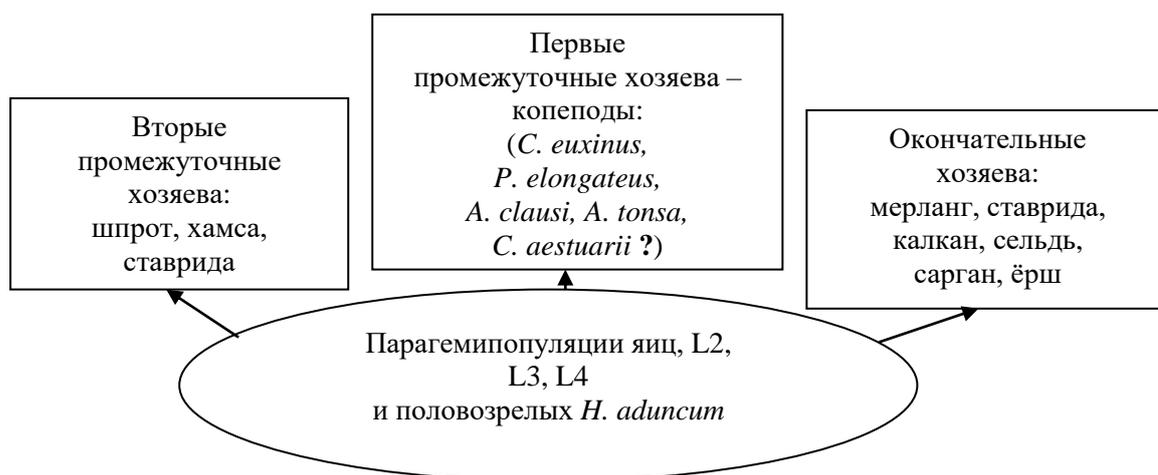


Рисунок 6.7 — Состав функционального ядра ПС *H. aduncum* в ЧМ

В этой связи следовало бы ввести более емкое определение ядра ПС, которое состоит из комплекса гемипопуляций паразита и соответствующих им популяционных группировок хозяев первого структурного уровня (рисунок 6.7),

а «периферийные» (локальные) элементы – это гемипопуляции паразита и соответствующие им популяционные группировки хозяев 2, 3 и 4 структурных уровней (рисунок 6.8).

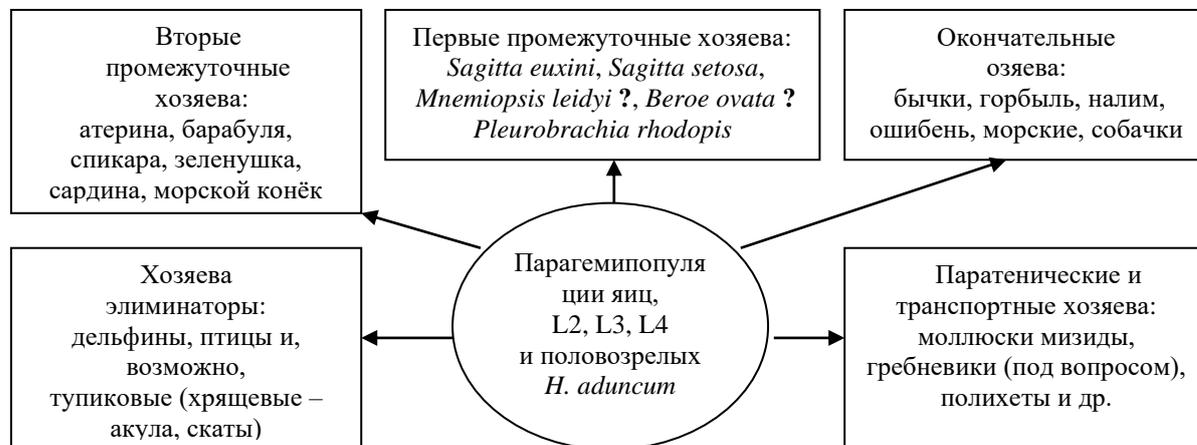


Рисунок 6.8 — Локальные элементы ПС *H. aduncum* в ЧМ

В связи с этим в данной работе выбраны для исследования такие виды, как шпрот, мерланг, ставрида и камбала-калкан. Популяции этих видов с соответствующими гемипопуляциями личинок и взрослых нематод образуют функциональное ядро ПС нематоды в ЧМ на основании массовости видов хозяев и высоких показателей их заражённости. На долю функционального ядра приходится основная нагрузка в процессе реализации ЖЦ. Локальные элементы, образованы из комплекса гемипопуляций яиц, личинок, взрослых нематод и соответствующих им популяций хозяев второго, третьего и четвёртого структурного уровней. Эти хозяева также могут относиться к массовым пелагическим и придонно–пелагическим видам рыб, моллюсков, ракообразных и др. Однако степень заражённости будет не высокой, и сам факт заражения часто будет носить случайный характер.

Хотя вопрос отнесения того или иного хозяина к случайным, в высшей степени субъективен [100, 101]. В данном случае локальные элементы (2 и 3 структурного уровней) играют роль «подстраховочного механизма» при функционировании ПС паразита в ЧМ.

Таблица 6.1 — Распределение по структурным уровням черноморских хозяев нематоды *H. aduncum* в параструктуре ПС [70]

Структурные Уровни	Первый Промежуточный хозяин	Второй промежуточный (дополнительный) хозяин	Паратенический (транспортный) хозяин	Окончательный – дефинитивный хозяин
1. Генетически детерминированный круг хозяев облигатные хозяева	<i>Calanus euxinus</i> , <i>Pseudocalanus elongatus</i> , <i>Acartia clausi</i> , <i>A. tonsa</i> , <i>A. bifilosa</i> , <i>Carcinus aestuarii</i>	<i>Sprattus sprattus</i> , <i>Engraulis encrasicolus</i> , <i>Trachurus mediterraneus</i> , <i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)		<i>Alosa immaculata</i> , <i>Merlangius merlangus</i> , <i>Scophthalmus maeoticus</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Trachurus mediterraneus</i>
2. Факультативные хозяева (случайные)	<i>Sagitta euxini</i> <i>S. setosa</i> <i>Mnemiopsis leidyi</i> (ВОЗМОЖНО, но под вопросом) <i>Beroe ovata</i> (ВОЗМОЖНО, но под вопросом) <i>Pleurobrachia rhodopis</i> ,	<i>Atherina bonaparti</i> , <i>A. boyeri</i> , <i>A. hepsetus</i> , <i>Sardina pilchardus</i> , <i>Symphodus tinca</i> , <i>Clupeonella cultriventris</i> , <i>Nassarius reticulatus</i> , <i>Gymnammodytes cicerellus</i> (Rafinesque, 1810), <i>Hippocampus hippocampus</i>	<i>Nassarius reticulatus</i> , <i>Cyclope neritea</i> (Linnaeus, 1758) <i>Mnemiopsis leidyi</i> (ВОЗМОЖНО, но под вопросом) <i>Beroe ovata</i> (ВОЗМОЖНО, но под вопросом)	<i>Belone euxini</i> , <i>Acipenser guldenshtadti</i> (Brandt et Ratzeburg, 1833), <i>Huso huso</i> , <i>Salmo labrax</i> <i>Chelidonichthys lucerna</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Pomatomus saltatrix</i> , <i>Solea nasuta</i>
3. Экологически обусловленный круг хозяев	<i>Mnemiopsis leidyi</i> ? <i>Beroe ovata</i> ?	<i>Diplodus annularis</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. roissali</i>		<i>Trachinus draco</i>
4. Тупиковые (элиминаторы)				Дельфины, птицы, хрящевые

Ценотический уровень организации паразитарной системы нематоды *H. aduncum* в Чёрном море. Если мы говорим о ценотическом уровне, то имеем в виду взаимодействующие во времени и пространстве подсистемы ПС. По мнению В.Н. Беклемишева число подсистем в ПС не может быть меньше числа сочленов ПС (МФФ) [9, 10]. Кроме этого, в 1994 году А. А. Добровольским с соавторами были разработаны пять критериев (признаки), которым должна соответствовать та или иная подсистема в ПС [55].



Рисунок 6.9 — Взаимодействие подсистем в ПС *H. aduncum* в ЧМ

■ Интегрирующий блок; □ трофический блок; ■ компенсаторный блок

Для выяснения всего многообразия путей, по которым происходит реализация ЖЦ в различных районах ЧМ, следует обратиться к схеме взаимодействия подсистем, которая позволит понять причины (биотические, абиотические и антропогенные), определяющие функционально–структурные

особенности ПС во времени и пространстве с позиций морфофункционального подхода (рисунок 6.9).

Данная схема отражает как особенности метаструктуры, так и параструктуры ПС нематоды в ЧМ. ПС *H. aduncum* в ЧМ является чрезвычайно разветвленной и сложной, с многовариантными путями достижения разнообразных окончательных хозяев. В её структуре нами были выделены следующие основные подсистемы, образованные функциональными комплексами гемипопуляций паразита, и популяций хозяев разного структурного уровня (соактанты): 1. Гемипопуляции яиц L2, и L3 – внешняя среда; 2. Парагемипопуляции яиц, L2 и L3 – популяционная система первых промежуточных хозяев; 3. Парагемипопуляции L3 и L4 – популяционная система вторых промежуточных хозяев; 4. Парагемипопуляции L3 и L4 – популяционная система паратенических хозяев; 5. Парагемипопуляции яиц, L3, L4 и взрослых нематод – популяционная система тупиковых (элиминативных) хозяев; 6. Парагемипопуляция взрослых нематод – популяционная система окончательных (дефинитивных) хозяев.

В разных районах ЧМ существуют различные эволюционно сложившиеся условия, которым соответствует разный видовой состав хозяев (биота). Межрайонные отличия обусловлены эволюционно сложившимися условиями (ландшафт дна, гидрология, сезонный температурный режим воды). При этом существенную модифицирующую роль играет антропогенная нагрузка (промысел, степень загрязнения).

В заключение анализа особенностей реализации ЖЦ *H. aduncum* в ЧМ, следует отметить, что большая часть передаваемой по трофическим цепям инвазии проходит в пелагиали. Об этом свидетельствует огромная численность популяций кормового зоопланктона, пелагических планктофагов (хамса, шпрот, ставрида, молодь мерланга) и их высокая заражённость. Бенталь в данном случае играет подстраховочную роль или функцию компенсатора.

В течение двухсот лет учёные, используя морфометрические методы в качестве основного критерия фаунистических исследований паразитов, зашли в

тупик, приведший к концу 20 века фаунистическую паразитологию в глубокий кризис, который пытаются разрешить с помощью генетических, молекулярных и биохимических методов при видовой и родовой идентификации гельминтов. В настоящий момент происходит основательная ревизия систематики беспозвоночных, базирующаяся на этих методах, а также частично на традиционной морфометрии. Одновременно в паразитологии наметилось экологическое направление, связанное с исследованием популяционного и надпопуляционного уровней взаимодействия паразитов и их хозяев [51, 52, 55]. Исследование экологических аспектов паразитологии и в частности, изучение ПС и особенностей ЖЦ в формате многообразия структуры ПС гельминтов в конкретных биоценозах. Изучение ЖЦ гельминтов представляется весьма перспективным как в естественных условиях, так и в экспериментальных путём моделирования ПС и искусственного заражения хозяев паразитов, что с точки зрения зарубежных исследователей является приоритетным [145, 147, 159, 166, 169, 171, 191, 192] и коммерчески оправданным. Но если в теоретическом изучении ПС наблюдаются явные позитивные изменения в плане методологических разработок [51, 52, 55, 99 - 101], то в плане практическом всё остаётся на прежнем уровне.

Современная экологическая паразитология, как одна из отраслей экологии (биоценологии) [10, 12] не может обойтись без моделирования, как метода исследования. Анализ моделей может идти разными путями. Следовательно, сами пути построения моделей и интерпритация результатов их исследования будут разными. Особенно если это касается знаковых моделей, которые бывают, прежде всего, концептуальными, а затем математическими.

Таким образом, в данной работе представлена концептуальная модель морской ПС паразита-генералиста, построенная с использованием современных методических и методологических разработок анализа ПС: морфофункционального подхода – анализ мета- и параструктуры ПС, креативного метода распределения хозяев по структурным уровням, использование пяти критериев (признаков) подсистем ПС.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа является логическим завершением многолетних исследований, связанных с изучением отношений нематоды *Hysterothylacium aduncum* и её хозяев в акватории прибрежных вод Крыма на различных уровнях биологической организации (молекулярный, организменный, популяционный и надпопуляционный).

На молекулярном уровне (организменном и популяционном) выяснен характер ответных реакций организма (среда первого порядка) второго промежуточного и окончательного хозяев на вторжение паразита (гемипопуляции), в частности, реакции антиоксидантной системы, которая проявляется в изменении активности антиоксидантных ферментов при различной степени заражённости паразитом. Данное исследование является частью работы, посвящённой проблеме саморегуляции инвазионной ПС.

На организменном уровне выяснены спорные аспекты в нулевой и стартовой МФФ ЖЦ паразита в условиях ЧМ, в том числе решен вопрос об абортивности, количестве линек на ранних стадиях онтогенеза паразита, выявлены особенности его развития как в организме хозяина, так и во внешней среде (среда второго порядка).

На популяционном уровне изучены механизмы взаимодействия гемипопуляций личинок и взрослых нематод с популяциями основных, массовых вторых промежуточных и окончательных хозяев паразита. Выявлены и обоснованы факторы, определяющие закономерности сезонных, межгодовых и межрайонных показателей заражённости ключевых сочленов (соактантов) ПС. Установлено, что динамика ПС (величина показателей заражённости) зависит: от колебания размерно-возрастных характеристик популяции хозяина в разные сезоны года; от промышленной нагрузки на популяцию хозяина в разные годы; от ряда абиотических факторов (сгонно – нагонные явления, ландшафт дна, сезонный температурный режим воды) в разных промысловых районах у берегов Крыма.

На популяционно и надпопуляционном уровнях обобщены последние теоретические разработки в области методологии анализа ПС и практически апробированы на примере ПС гельминта-генералиста в конкретных экологических условиях. В частности, впервые проанализирована структура и динамика функционирования морской, сложной, четырёхчленной, инвазионной ПС нематоды *H. aduncum* в условиях гидробиоценозов крымского побережья в плоскости двух аспектов морфофункционального подхода: анализ мета- и параструктуры. В формате первого аспекта было описано взаимодействие гемипопуляции нематоды и комплексов популяций её хозяев в процессе последовательного чередования МФФ ЖЦ *H. aduncum*. Описаны структурно-функциональные единицы ПС – комплексы «узнаваемых» соактантов, объединённые в функциональные, метаксенные комплексы в границах каждой из МФФ. Изучен и описан механизм взаимодействия этих комплексов. В формате второго аспекта описан механизм взаимодействия парегемипопуляций нематоды и её черноморских параксенных хозяев в определённых МФФ. При анализе параструктуры черноморского паразита впервые применён метод распределения хозяев по структурным уровням. Это позволило частично решить проблему не только параметров специфичности нематоды к определённому хозяину на популяционном уровне в параструктуре, но и чётко выделить в ПС функциональное ядро и локальные элементы. В результате проведённых исследований стало возможным описать концептуальную модель функциональной структуры ПС *H. aduncum*, состоящей из шести взаимодействующих во времени и пространстве подсистем, образованных интегрирующим, трофическим и компенсаторным блоками.

Таким образом, проведенные исследования являются основой для решения таких проблем, как: иерархия взаимодействия гемипопуляций паразита с метаксенными и параксенными комплексами популяций хозяев различного структурного уровня в рамках ПС черноморской нематоды *H. aduncum*.

ВЫВОДЫ

1. В процессе эмбриогенеза яйца гельминта развиваются неравномерно (асинхронно). Время эмбриогенеза увеличивается в 2 раза в морской воде. Из яйца выходит личинка 2 стадии в чехлике личинки 1 стадии. Личинки 3 стадии, вышедшие из организма копеподы, перестают развиваться и выполняют расселительную функцию.

2. Локальные группировки популяции шпрота у крымского побережья образованы двумя доминирующими возрастными группами: сеголетки-годовики и двухлетки-двухгодовики, соотношение которых зависит от сезона: в период нереста доминируют двухгодовики, а в период нагула – сеголетки. Рост показателей заражённости у всех доминирующих групп начинается в конце февраля – начале марта.

3. Самые высокие показатели заражённости отмечены в районе м. Лукулл, самые низкие показатели инвазии в районе Южного берега Крыма. Значения инвазии шпрота в Судакском районе занимают среднее положение. Различия значений инвазии обусловлены как особенностями возрастной динамики популяции хозяина, так и региональными особенностями сгонно–нагонных явлений, видовым составом кормового зоопланктона и промысловой нагрузкой.

4. Для нагульного периода шпрота в районе м. Лукулл характерным является наличие двух пиков инвазии: первый пик приходится на апрель, второй отмечен в августе. В июне-июле происходит резкое падение заражённости (индекс обилия - 8 экз/особь), что может быть обусловлено сменой объектов питания рыб: весной и в начале лета шпрот питается преимущественно представителями родов *Pseudocalanus* и *Calanus*, а в конце лета *Acartia*.

5. Заражённость мерланга зависит от колебания возрастной структуры его популяции, изменяющейся вследствие сезонных кочёвок, зависящих от сезонных колебаний температуры воды. Показатели инвазии мерланга взрослыми нематодами и личинками значительно снизились в 2009 г. по сравнению с 2005 г. на фоне роста размерно–массовых показателей популяции.

6. Интенсивность инвазии личинками *H. aduncum* ставриды крымского стада сократилась в 2004 г. по сравнению с 1968 г. в двадцать пять раз, а заражённость взрослыми нематодами – более чем в двадцать. Заражённость снижалась с 2004 до 2008 гг., после чего к 2009 г. наметилась тенденция роста её значений. Падение заражённости ставриды паразитом может быть обусловлено последствиями антропогенного воздействия на Чёрное море, включая перелов, а также активностью вселенца *Mnemiopsis leidyi*.

7. Нарушение жизнедеятельности хозяев под влиянием паразита проявилось в изменении откликов ферментной антиоксидантной системы. Ответные реакции ферментов имели выраженные тканеспецифические особенности и зависели от степени инвазии: при высокой зараженности проявляется токсический эффект, при низкой – адаптивный.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

АФК – активные формы кислорода

ГП – глутатионпероксидаза

ГР – глутатионредуктаза

ГТ – глутатионтрансфераза

ЖЦ – жизненный цикл

ИИ – интенсивность инвазии

ИО – индекс обилия

КАТ – каталаза

МДА – малоновый диальдегид

МО – Мировой океан

МФФ – морфофункциональная фаза

НАДН – никотинамидадениндинуклеотид восстановленный

НАДФ – никотинамидадениндинуклеотидфосфат восстановленный

ПЕР – пероксидаза

ПОЛ – перекисное окисление липидов

ПС – паразитарная система

СОД – супероксиддисмутаза

СРО - свободнорадикальное окисление

ХДНБ – хлординитробензол

ЧМ – Чёрное море

ЭДТА – этилендиаминтетраацетат

ЭИ – экстенсивность инвазии

ЮБК – Южный берег Крыма

L – личинка нематоды (цифра после литеры – стадия развития)

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Алеев Ю. Г. О биологии и хозяйственном значении черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) / Ю. Г. Алеев // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1958. – Т. 10. – С. 90-108.
2. Алеев Ю. Г. О строении отолитов и темпе роста черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) / Ю. Г. Алеев // ДАН СССР. - 1953. - Т. 93, № 5. - С. 919-923.
3. Алеев Ю. Г. Ставрида Чёрного моря: попул. очерк / Ю. Г. Алеев. - Симферополь: Крымиздат, 1952. – 24 с.
4. Алеев Ю. Г. Ставриды (*Trachurus*) морей СССР / Ю. Г. Алеев // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1957. - Т. 9. – С. 167-242.
5. Андреева А. М. Сывороточные пероксидазы рыб / А. М. Андреева // Вопр. ихтиол. - 2001. – Т. 41, вып. 1. – С. 113–121.
6. Анохин П. К. Философские аспекты теории функциональной системы / П. К. Анохин. - М. : Наука, 1978. – 400 с.
7. Асатиани В. С. Ферментные методы анализа / В. С. Асатиани. - М. : Наука, 1969. – 611 с.
8. Асланова Н. Е. Шпрот Чёрного моря / Н. Е. Асланова // Тр. ВНИРО. – 1954. - Т. 28. – С. 75–101.
9. Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей / В. Н. Беклемишев // Бюл. МОИП. Сер. биол. - 1951. - Т. 56, вып. 5. - С. 3-30.
10. Беклемишев В. Н. Возбудители болезней как члены биоценоза / В. Н. Беклемишев // Зоол. журн. - 1956. - Т. 35, вып. 12. - С. 1765-1778.
11. Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций / В. Н. Беклемишев // Бюл. МОИП. Отд-ние биол. - 1960. - Т. 65. - С. 41-45
12. Беклемишев В. Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии / В. Н. Беклемишев. — М. : Наука, 1970. - 502 с.
13. Беляков В. Д. Саморегуляция паразитарных систем (молекулярно-

- генетические механизмы) / В. Д. Беляков, Д. Б. Голубев, Г. Д. Каминский, В. В. Тец. – Л. : Медицина, 1987. – 240 с.
14. Бердиева А. В. Биологические характеристики черноморского мерланга в 2008 – 2009 гг. / А. В. Бердиева, Н. С. Кузьминова // Понт Эвксинский - 2009: тез. 6 междунар. науч.-практ. конф. мол. ученых по проблемам водных экосистем, 21 - 24 сент. 2009 г. - Севастополь, 2009. - С. 12-14.
 15. Битюкова Ю. Е. Современное состояние нерестовой популяции камбалы-калкан (*Psetta maeutica*) на юго-западном шельфе Крыма / Ю. Е. Битюкова, Г. В. Зуев, О. Н. Данилюк [и др.] // Проблемы и решения в современном рыбном хозяйстве на Азовском бассейне : материалы юбил. науч.-практ. конф., посвящ. 30-летию основания в г. Бердянске рыбохоз. науки, Украина, г. Бердянск, 9-11 нояб. 2005 г. - Мариуполь, 2005. - С. 14-17.
 16. Богданова А. К. Сгонно-нагонная циркуляция и её роль в обогащении питательными солями поверхностных вод Чёрного моря / А. К. Богданова // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1959. – Т. 11. – С. 26-32.
 17. Бодяну Н. Микрофитобентос. Основы биологической продуктивности Черного моря.- К.: Наук, думка, 1979. - С. 109-122.
 18. Болтачёв А. Р., Карпова Е. П. Морские рыбы Крымского полуострова. 2-е изд. – Симферополь:Бизнес-Информ, 2017. – 376 с., ил
 19. Бурдак В. Д. Биология черноморского мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann) / В. Д. Бурдак // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1964. – Т. 15. – С. 196-278.
 20. Бурдак В. Д. Биология черноморского мерланга *Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann) : дис. ...канд. биол. наук : 03.00.10 / В. Д. Бурдак. - Севастополь, 1960. - 171 с.
 21. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: руководство по изучению / И. Е. Быховская-Павловская ; гл. ред. О. А. Скарлато ; АН СССР, Зоол. ин-т. – Л. : Наука, 1985. - 123 с. - (Методы зоологических исследований – практике /а/).
 22. Вальтер Е. Д. Биологические и морфологические исследования *Cotracicum aduncum* (Nematoda, Askaridata) и его распределение у животных Белого

- моря : автореф. дис ... канд. биол. наук : 03.00.18 / Е. Д. Вальтер. - М., 1969. - 20 с.
23. Вальтер Е. Д. Инвазия беломорских полихет личинками аскаридат / Е. Д. Вальтер // 5-я науч. конф. паразитологов УССР : тез. докл. - К., 1967. - С. 181-182.
 24. Вальтер Е. Д. К вопросу о хозяевах *Cotracescum aduncum* (экспериментальное заражение животных личинками паразита) / Е. Д. Вальтер // Седьмая сессия Ученого Совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Карелии» : тез. докл. - Петрозаводск, 1968 . - С. 128-129.
 25. Вальтер Е. Д. К изучению инвазии гельминтами планктонных беспозвоночных Белого моря / Е. Д. Вальтер, М. А. Вяловая, Т. И. Попова // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. - 1979. - № 3. - С. 31-38.
 26. Вальтер Е. Д. К расшифровке цикла развития паразита рыб *Cotracescum aduncum* (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920 (Nematoda, Ascaridata) / Е. Д. Вальтер // Реф. докл. 6-ой науч. конф. мол. учёных – биологов. - М., 1966. - С. 86-88.
 27. Вальтер Е. Д. Наблюдение за развитием нематоды *Contracecum aduncum* (Ascaridata) в организме *Jaera albifrons* (Crustacea Isopoda) / Е. Д. Вальтер // Тр. Беломор. биол. ст. МГУ. - 1980. - Т. 5. – С. 155-164.
 28. Вальтер Е. Д. О роли полихет *Lepidonotus squamatus* в биологии анизакид / Е. Д. Вальтер, Т. И. Попова // Тр. Беломор. биол. ст. МГУ. - 1974. - Т. 4. - С. 177-182.
 29. Вальтер Е. Д. Об участии изопод в цикле развития *Cotracescum aduncum* (Ascaridata, Anisakoidea) / Е. Д. Вальтер // Паразитология. – 1968. - Т. 2, вып. 6. – С. 521–526.
 30. Вальтер Е. Д. Роль полихет в жизненном цикле *Hysterothylacium aduncum* – паразита рыб и беспозвоночных Белого моря / Е. Д. Вальтер // 4 Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным : тез. докл. - М., 1986. - Ч. 2. - С. 335-336.
 31. Вальтер Е. Д. Экспериментальное изучение начальных этапов жизненного

- цикла *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: ascaridata) / Е. Д. Вальтер // Паразитология. - 1998. - Т. 32, вып. 2. - С. 146-155.
32. Васильева Е. Д. Рыбы Чёрного моря: определитель морских, солоноватых, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С. В. Богородским / Е. Д. Васильева. - М. : Изд-во ВНИРО, 2007. - 238 с.
33. Винарик Т. В. Современное состояние запасов камбалы-калкан в Чёрном море и пути повышения её численности / Т. В. Винарик // Биология шельфовых зон Мирового океана. - Владивосток, 1982. - Ч. 3. - С. 11-12.
34. Владимиров Ю. А. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах / Ю. А. Владимиров, А. И. Арчаков. - М. : Наука, 1972. - 252 с.
35. Гаевская А. В. О паразитировании личинок нематод у гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море / А. В. Гаевская, Т. Н. Мордвинова // Гидробиол. журн. - 1993. - Т. 29, № 5. - С. 104-105.
36. Гаевская А. В. Гельминтофауна камбалообразных (*Pisces: Pleronectoformes*) Чёрного моря / А. В. Гаевская, А. И. Солонченко // Экология моря. - 1997. - Вып. 46. - С. 31-35.
37. Гаевская А. В. Паразиты гребневиков - вселенцев в Чёрном море / А. В. Гаевская, Л. П. Ткачук, З. А. Романова // Экология моря. - 2002. - Вып. 61. - С. 18-20.
38. Гаевская А. В. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека / А. В. Гаевская. - Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. - 223 с.
39. Гаевская А. В. Особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) в Чёрном море / А. В. Гаевская, Ю. М. Корнийчук, В. К. Мачкевский, Н. В. Пронькина, Т. А. Полякова, Т. Н. Мордвинова, М. П. Попюк // Морск. экол. журн. - 2010. - Т. 9, № 2. - С. 37-50.
40. Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М., Темных О. В., Пронькина Н. В. Черноморские гребневики и сагитты в жизненном цикле нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) // Морск. экол. журн. - 2012.

- Т. 11, № 1. - С. 25-28.
41. Галактионов К. В. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид «*rugmatcus*» (Trematoda; Microphallidae) / К. В. Галактионов, А. А. Добровольский // Эколога–паразитологические исследования северных морей. - Апатиты, 1984. - С. 8–41.
 42. Гапишко А. И. Характеристика кормовой базы шпрота и её влияние на особенности распределения, образования и распада промысловых скоплений шпрота : отчет о НИР АзЧерНИРО / А. И. Гапишко, Г. С. Юрьев. – Керчь, 1985. – С. 55–64.
 43. Гиляров А. М. Популяционная экология / А. М. Гиляров. - М. : Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
 44. Гирагосов В. Е. Изменчивость репродуктивного потенциала черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) в связи с температурными условиями среды / В. Е. Гирагосов, Г. В. Зуев, Л. П. Репетин // Морск. экол. журн. - 2006. - Т. 5, № 4. - С. 5-22.
 45. Гирагосов В. Е. Состояние нерестовой популяции черноморской камбалы калкан на юго – западном шельфе Крыма / В. Е. Гирагосов, А. Н. Ханайченко, Д. В. Ельников // Марикультуре в ИнБЮМ НАНУ 25 лет. - Севастополь, 2008. - С. 30.
 46. Гирагосов В. Е. Характер и причины изменчивости основных показателей состояния нерестовой популяции черноморской камбалы калкан на юго-западном шельфе Крыма / В. Е. Гирагосов, А. Н. Ханайченко, Д. В. Ельников // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона : 3-я междунар. конф. (10-11 окт. 2007 г.). - Керчь, 2008. - С. 3-9.
 47. Глущенко А. И. Особенности питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) и формирование его нагульных скоплений / А. И. Глущенко, А. К. Чашин // Морск. экол. журн. - 2008. - Т. 7, № 3. - С. 5-14.
 48. Глущенко А. И. Условия нагула черноморского шпрота в основных районах летнего промысла в современный период / А. И. Глущенко, С. А. Негода //

- Риб. госп-во України. - 2005. - № 3-4 (54). - С. 6-8.
49. Гордина А. Д. Видовой состав рыб как показатель современного состояния прибрежной экосистемы юго-западного шельфа Крыма / А. Д. Гордина, Л. П. Салехова, Т. Н. Климова // Морск. экол. журн. - 2004. - Т. 3, № 2. - С. 15-24.
50. Гордина А. Д. Анализ современного состояния ихтиопланктона Чёрного моря с позиций оценки перспектив рыбного промысла / А. Д. Гордина, Е. В. Павлова, А. В. Ткач, В. Н. Никольский, А. Е. Кидейс // Вопр. ихтиол. - 2004. - Т. 44, вып. 1. - С. 118-123.
51. Гранович А. И. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины / А. И. Гранович // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2009. – Т. 313, № 3. – С. 329-337.
52. Гранович А. И. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов / А. И. Гранович // Паразитология. - 1996. - Т. 30, вып. 4. - С. 343-356.
53. Губанов Е. П. Техногенное воздействие на экосистему Чёрного моря и его последствия / Е. П. Губанов // Рыб. хоз-во Украины. - 2005. - № 3/4 (38/39). - С. 14-18.
54. Гусар А. Г. Черноморский шпрот : (Распределение, поведение, биол. основы светолова) / А. Г. Гусар, В. А. Гетманцев. - М. : Б. и, 1985. – 229 с.
55. Добровольский А. А. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющие их устойчивость / А. А. Добровольский, И. А. Евланов, С. С. Шульман // Экологическая паразитология / Кольский научный центр АН СССР. - Петрозаводск, 1994. - С. 5-45.
56. Догель В. А. Курс общей паразитологии / В. А. Догель. - Л. : Гос. уч.-пед. изд-во Наркомпроса РСФСР, 1941. – 287 с.
57. Долгих А. В. Черноморские моллюски в жизненном цикле нематоды *Cotracicum aduncum* (Rudolphi, 1802) / А. В. Долгих // Зоол. журн. - 1966.- Т. 45, вып. 3. - С.454–455.
58. Ефимов Ю. Н. Состояние запасов камбалы-калкана в Чёрном море / Ю. Н. Ефимов, Н. И. Ревина, В. А. Шляхов, Т. В. Винарик // Биологические основы

- динамики численности и прогнозирования вылова и регулирования вылова рыб : сб. науч. тр. - М., 1989. - С. 163-173.
59. Завьялов А. В. Анализ паразитарной инвазии черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) в прибрежных районах Крыма с различным уровнем антропогенной нагрузки / А. В. Завьялов // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений — 2 : материалы междунар. науч. конф. 26 - 29 авг. 2008 г. - Херсон, 2008. - С. 153-158.
60. Завьялов А. В. Исследование процесса заражения личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) копепод и личинок камбалы-калкан / А. В. Завьялов, Т. Г. Белоиваненко // Риб. госп-во України. - 2008. - № 4. - С. 47-49.
61. Завьялов А. В. Межсезонные колебания заражённости черноморского шпрота личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) у крымского побережья / А. В. Завьялов, В. А. Бондарев // Водные биоресурсы и аквакультура / под ред. И. И. Гициняка, Н. В. Гринжевского, А. М. Третьяка. - К., 2010. – С. 383-386.
62. Завьялов А. В. Межгодовые особенности заражённости черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) у юго-западного побережья Крыма / А. В. Завьялов // Риб. госп-во України. - 2010. - № 4. - С. 12-17.
63. Завьялов А. В. Межрайонные особенности заражённости черноморского шпрота личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) у побережья Крыма / А. В. Завьялов // Причорноморський екологічний бюллетень. - Одесса, 2010. - № 4 (38). - С. 91-93.
64. Завьялов А. В. Особенности зараженности мерланга *Merlangius merlangius euxinus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) у юго-западного побережья Крыма в различные годы / А. В. Завьялов, Н. С. Кузьмина // Рыб. хоз-во. - 2011. - № 1. - С. 51-54.
65. Завьялов А. В. Особенности межгодовых колебаний заражённости ставриды *Trachurus mediterraneus* (Staindachner) нематодой *Hysterothylacium aduncum*

- (Rud; 1802) у юго-западного побережья Крыма / А. В. Завьялов, Н. С. Кузьмина // Риб. госп-во України. - 2010.- № 2 (67). - С. 25-29.
66. Завьялов А. В. Особенности развития *in vitro* яиц черноморской нематоды *Hysterothylacium aduncum* (nematoda anisakidae) / А. В. Завьялов // Проблемы биологической океанографии XXI века: тез. междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию Института биологии южных морей (19-21 сент. 2006 г.). - Севастополь, 2006. - С. 145.
67. Завьялов А. В. Особенности размножения и развития черноморской нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) / А. В. Завьялов // Заповедника Крыма-2007: материалы 4-й междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 10-летию проведения междунар. семинара «Оценка потребностей сохранения биоразнообразия Крыма» (Гурзуф, 1997) (Симферополь, Крым, 2 нояб. 2007 г.): в 2-х ч. - Симферополь, 2007. - Ч. 2: Зоология. - С. 53-58.
68. Завьялов А. В. Сезонная динамика заражённости мерланга *Merlangius merlangius euxinus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) в разных районах у крымского побережья / А. В. Завьялов // Риб. госп-во України. - 2013. - № 1. - С. 24-33.
69. Завьялов А. В. Экологические аспекты заражённости камбалы – калкан *Psetta maxima maeotica* (L., 1758) нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) у юго-западного побережья Крыма / А. В. Завьялов, Д. К. Гуцал, Т. Г. Белоиваненко // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы азово-черноморского региона : материалы VII междунар. конф. – Керчь, 2012. - Т. 1. – С. 162–166.
70. Завьялов А. В. Структурно-функциональная организация параструктуры паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) в морских биоценозах крымского побережья // Экосистемы. – 2015. – вып. 2 (32). – С. 8 – 14. (0,44 печ. л.)
71. Завьялов А. В. Структурно-функциональная организация паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) на ценоотическом уровне в условиях морских биоценозов крымского побережья

- // Экологические и эволюционные механизмы структурно-функционального гомеостаза живых систем: Материалы XIV международной научно-практической экологической конференции. 4-8 октября 2016г., г. Белгород. – Белгород: ИД «Белгород» НИУ «БелГУ», 2016 г. – С. 58 – 61. (0,25 печ. л.).
72. Загородняя Ю. А. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма / Ю. А. Загородняя, Т. В. Павловская, В. К. Морякова // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / НАН Украины, Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь, 2003. - Гл. 2. - С. 49-83.
73. Зайцев Ю. П. Влияние донного тралового промысла на экосистему Черноморского шельфа / Ю. П. Зайцев О. Е., Фесюнов, И. А. Синегуб // Докл. АН УССР. - 1992. - № 3. - С. 156-158.
74. Зайцев Ю. П. Введение в экологию Черноморья/ - Одесса: Эвен, 2006.-224 с.
75. Зуев Г. В. О внутривидовой дифференциации черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) у побережья Крыма (Предварительное сообщение) / Г. В. Зуев, А. В. Гаевская, Ю. М. Корнийчук, А. Р. Болтачев // Экология моря. - 1999. – Вып. 49. - С. 10-16.
76. Зуев Г. В. Новый подход к изучению возрастной структуры черноморского шпрота (*Sprattus sprattus sulinus*) (Pisces, Clupeidae) / Г. В. Зуев, Л. П. Салехова, Н. Ф. Шевченко, Е. Б. Мельникова, Н. И. Пустоварова // Морск. экол. журн. - 2002. - Т. 1, № 1. - С. 90-98.
77. Зуев Г. В. Биологическая дифференциация и структура запаса черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) / Г. В. Зуев, Е. Б. Мельникова, Н. И. Пустоварова // Морск. экол. журн. - 2005. - Т. 4, № 1. - С. 55–65.
78. Иванов В. А. Гидрологический и гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменение под действием климатических и антропогенных факторов / В. А. Иванов, Е. И. Овсяный, Л. Н. Репетин, О. Г. Романов. - Севастополь : Экокси–гидрофизика, 2006. – 91 с.
79. Карапеткова М. Растеж на сеголетките на черноморския калкан (*Rhombus*

- maeoticus* Pallas) през 1956 година / М. Карапеткова // Научни Трудове / Научно-изследователския институт по Рибарство и Рибна промишленост. - Варна, 1957. - Т. I. - С. 45-72.
80. Кеннеди К. Р. Экологическая паразитология / К. Р. Кеннеди. - М. : Мир, 1978. - 230 с.
81. Киселева М. И. Донные биоценозы и их биомасса // Основы биологической продуктивности Черного моря. — К.: Наук, думка., 1979.- С. 218-238.
82. Ковалёв А. В. Исследования зоопланктона Чёрного моря в 1995 г. / А. В. Ковалёв, Н. А. Островская, Ю. А. Загородняя // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Чёрного моря. – Севастополь, 1996. – С. 254–265.
83. Ковалёва А. А. Влияние возраста и состава пищи на гельминтофауну ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* (Aleev) / А. А. Ковалёва // Биология моря. - 1968. - Вып. 14. - С. 47-53.
84. Ковалёва А. А. Гельминтофауна ставрид рода *Trachurus* средиземноморского бассейна и атлантического побережья Африки: дис....канд. биол. наук : 03.00.18 / А. А. Ковалёва. - Севастополь, 1969. - 178 с.
85. Корнийчук Ю. М. Изменения структуры популяции нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Anisakidae), обусловленные промысловым ловом черноморского шпрота / Ю. М. Корнийчук, А. В. Завьялов // Вестн. зоол. - 2005. - Отд. вып. 19, ч. 1. - С. 189-191.
86. Корнийчук Ю. М. Региональные различия заражённости фоновыми видами паразитов шпрота *Sprattus sprattus phalericus*, обитающего у черноморского побережья Крыма / Ю. М. Корнийчук, А. В. Завьялов, В. М. Юрахно // Риб. госп-во України. - 2007. - № 1/2. - С. 32-35.
87. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. - М. : Высшая школа, 1973. – 343 с.
88. Липская Н. Я. Сравнительная характеристика питания шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) в Чёрном и Средиземном морях / Н. Я. Липская, Н. Ф. Шевченко // Биология моря. - 1976. - Вып. 38. - С. 33-38.
89. Липская Н. Я. Суточный и сезонный ход питания черноморского шпрота

- Sprattus sprattus phalericus* (Risso) / Н. Я. Липская // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1960. - Т. 13. - С. 190-203.
90. Литвин Ф. Ф. Практикум по физико-химическим методам в биологии / Ф. Ф. Литвин. - М. : Изд-во МГУ, 1981. – 240 с.
91. Лобода А. П. Первая находка личинок нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda) у сагитт *Sagitta setosa* в Чёрном море / А. П. Лобода, С. А. Хворов // Вестн. зоол. - 2004. - Т. 38, № 6. - С. 75-76.
92. Лозовский В. Л. Роль черноморского краба *Carcinus aestuarii* (Decapoda, Porthunidae) в жизненных циклах некоторых гельминтов / В. Л. Лозовский, Н. В. Пронькина, Т. Н. Мордвинова // Zoocenosis — 2009 : Биоразнообразие и роль животных в экосистемах : 5 -я междунар. науч. конф. (г. Днепропетровск, 12 - 16 окт. 2009 г.). - Днепропетровск, 2009. - С. 249-250.
93. Макаров В. В. Теория саморегуляции паразитарных систем В. Д. Белякова – парадигма в учении об эпидемиологическом процессе / В. В. Макаров // Вет. патол. - М., 2004. - № 3 (10). - С. 10–13.
94. Манге С. Гельминтофауна рыб прибрежных вод Крыма / С. Манге, А. И. Мирошниченко // Рациональное использование и охрана экосистем Крыма : темат. сб. науч. тр. – К., 1992. – С. 90–93.
95. Марти Ю. Ю. Материалы к биологии черноморской камбалы-калкана (*Rhombus maeoticus* Pallas) / Ю. Ю. Марти // Сборник, посвященный научной деятельности почетного члена Академии наук СССР, заслуженного деятеля науки и техники, Николая Михайловича Книповича (1885-1939). - М. ; Л., 1939. - С. 232-253.
96. Марти Ю. Ю. Миграция морских рыб / Ю. Ю. Марти. — М. : Пищ. пром - сть, 1980. - 248 с.
97. Микряков В. Р. Характеристика показателей перекисного окисления липидов в системе паразит-хозяин на примере *Ligula intestinalis* L. (Cestoda, Pseudophyllidea) – *Abramis brama* (L.) / В. Р. Микряков, Н. И. Силкина // Биология внутр. вод. – 2006. - № 4. - С. 63-66.
98. Мошковский Ш. Д. Основные закономерности эпидемиологии малярии / Ш.

- Д. Мошковский. - М., 1950. - Вып. 6. - С. 48-53.
99. Несис К. Н. Жизненная форма и возможности использования этого понятия в анализе эволюционных стратегий жизненного цикла / К. Н. Несис, Ч. М. Нигматуллин // Журн. общ. биол. - 2003. - Т. 64, № 3. - С. 227-237.
100. Нигматуллин Ч. М. К теории жизненных циклов паразитов, терминология и классификация хозяев по их роли в жизненных циклах гельминтов / Ч. М. Нигматуллин // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии : материалы 1 и 2 междунар. чтений, посвящ. памяти и 85-летию со дня рожд. С. С. Шульмана, март 2002 г. и февр. 2003 г., Калининград. - Калининград, 2004. - С. 96-119.
101. Нигматуллин Ч. М. Попытка синтеза основных экологических понятий / Ч. М. Нигматуллин // 7 съезд Гидробиологического общества РАН : материалы съезда, 14 - 20 окт. 1996 г., Казань. - Казань, 1996. - Т. 1. - С. 137-139.
102. Николаева В. М. Нематоды пелагических и придонно – пелагических рыб морей Средиземноморского бассейна / В. М. Николаева, Н. Н. Найденова // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1964. - Т. 17. - С. 125-158.
103. Николаева В. М. Паразитофауна локальных стад некоторых пелагических рыб Чёрного моря / В. М. Николаева // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1963. - Т. 16. - С. 387-438.
104. Овен Л. С. Размерно-возрастной состав, питание и размножение шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae)) в разных районах Чёрного моря / Л. С. Овен, Н. Ф. Шевченко, В. Е. Гиригосов // Вопр. ихтиол. - 1997. - Т. 37, вып. 6. - С. 806-815.
105. Овен Л. С. Распределение, динамика размерно-возрастного состава и спектра питания мерланга и шпрота в разных районах Чёрного моря (1987-1992 гг.) / Л. С. Овен, Н. Ф. Шевченко, С. В. Володин // Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря : сб. науч. тр. - Севастополь, 1996. - С. 9-38.
106. Овен Л. С. Размерно-возрастной состав и репродуктивная биология черноморского калкана *Psetta maxima maeotica* / Л. С. Овен, Н. Ф. Шевченко, Ю. Е. Битюкова, А. Р. Болтачев, О. В. Пантелеева // Вопр. ихтиол. - 2001. - Т.

- 41, вып. 5. - С. 631-636.
107. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. - М. : Мир, 1975. - 742 с.
108. Определитель паразитов позвоночных Чёрного и Азовского морей : паразитические беспозвоночные рыб, рыбоядных птиц и морских млекопитающих / АН УССР, Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. - К. : Наук. думка, 1975. - 552 с.
109. Павловский Е. Н. Организм как среда обитания / Е. Н. Павловский // Природа. - 1934. - № 1. - С. 80-91.
110. Пашкин А. В. Домашние животные и возбудители заразных болезней – соактанты инфекционных и инвазионных паразитарных систем / А. В. Пашкин, О. М. Параева, Е. В. Сергеева, Ю. В. Пашкина // Ветеринарная медицина домашних животных : сб. ст. – Казань, 2007. – Вып 4. - С.133-136.
111. Переслегина И. А. Активность антиоксидантных ферментов слюны здоровых детей / И. А. Переслегина // Лаб. дело. - 1989. - № 11. - С. 20-23.
112. Полищук Л. Н. Некоторые особенности современного состояния пелагического и нейстонного зооценозов Чёрного моря / Л. Н. Полищук, Е. В. Настенко, Г. П. Гаркавая // Экология моря. – 1984. – Вып. 18. – С. 25-34.
113. Полоз С. В. Экологические особенности формирования устойчивости модельных видов диких животных в системе «паразит-хозяин» / С. В. Полоз // Экология и животный мир. – 2020. – № 1. – С. 15-20.
114. Попова В. П. Влияние тралового лова на состав стада камбалы – калкана в северо-восточной части Чёрного моря / В. П. Попова // Тр. АзЧерНИРО. - 1955. - Вып. 16. - С. 455-459.
115. Попова В. П. Питание камбала-калкан в Чёрном море / В. П. Попова // Тр. АзЧерНИРО. - 1958. - Вып. 17. - С. 141-151.
116. Попова В. П. Камбала калкан / В. П. Попова, Т. В. Винарик // Сырьевые ресурсы Чёрного моря. - М., 1979. - С. 166-175.
117. Попова В. П. Распределение камбалы в Чёрном море / В. П. Попова // Тр. ВНИРО. - 1954. - Т. 28. - С. 151-159.
118. Попова Т. Н. К расшифровке цикла развития нематоды рыб *Cotracicum*

- aduncum* (Rudolfi, 1802) Baylis, 1920 / Т. Н. Попова, У. Д. Вальтер // Материалы к науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов, дек. 1966 г. - М., 1965. - Ч. 1. - С. 175-178.
119. Попюк М. П. Паразитофауна трёх массовых видов пелагических рыб во время миграции через Керченский пролив / М. П. Попюк // Морск. экол. журн. - 2011. - Отд, вып. № 2. - С. 73-79.
120. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. - М. : Пищ. пром - сть, 1966. – 376 с.
121. Пустовалова Л. М. Практикум по биохимии / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 1999. - 544 с.
122. Руднева И. И. Влияние паразитарной инвазии на активность некоторых антиоксидантных ферментов печени и мышц хозяина черноморского калкана *Psetta maxima taeotica* / И. И. Руднева, А. И. Солонченко, Е. Б. Мельникова // Паразитология. - 2004. - Т. 38, вып. 6. - С. 557-561.
123. Руднева И. И. Ответные реакции морских животных на антропогенное загрязнение Чёрного моря: дис. доктора биол. наук : 03.00.29 / И. И. Руднева. - М., 2000. – 357 с.
124. Руднева И. И. Роль молекулярных систем в защитных реакциях рыб, заражённых паразитами / И. И. Руднева, А. В. Завьялов, Е. Н. Скуратовская // Риб. госп-во України. - 2010. - № 1. - С. 2-6.
125. Световидов А. И. Рыбы Чёрного моря / А. И. Световидов. - Л. : Наука, 1964. - 550 с.
126. Симчук Г. В. Оценка уровня микробного загрязнения прибрежных вод Чёрного моря / Г. В. Симчук, С. О. Омельченко, В. Л. Зубаченко // Агроекол. журн. - 2004. - № 3. - С. 73-75.
127. Скуратовская Е. Н. Влияние паразитарной инвазии на активность некоторых антиоксидантных ферментов тканей черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* R.) / Е. Н. Скуратовская, А. В. Завьялов // Риб. госп-во України. - 2006. - № 5/6 (46, 47). - С. 54- 5.
128. Скуратовская Е. Н. Влияние паразитарной инвазии на состояние

- антиоксидантной ферментной системы крови мерланга (*Merlangus merlangus euxinus*) / Е. Н. Скуратовская, А. В. Завьялов // Ветер. мед. - 2008. - № 90. - С. 394-398.
129. Скуратовская Е. Н. Влияние показателей зараженности нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) на биохимические параметры камбалы-калкан / Е. Н. Скуратовская, Н. С. Кузьминова, А. В. Завьялов // Рыб. хоз-во России. – 2008. - № 1. - С. 86-87.
130. Солонченко А. И. Личинки нематод *Hysterothylacium aduncum* в рачках *Pseudocalanus elongatus* / А. И. Солонченко, Т. М. Ковалева // Экология моря. - 1985. - Вып. 20. - С. 65-66.
131. Стоянов С. А. Черноморский шпрот *Sprattus sprattus sulinus* (Antipa) / С. А. Стоянов // Изв. на Зоол. ин-т / Българска акад. Науките. - 1953. - № 3.-С. 3-92.
132. Ткачук Л. П. Особенности зараженности Черноморского шпрота нематодой *Hysterothylacium aduncum larva* (Rud., 1802) / Л. П. Ткачук // Матеріали наук.-практ. конф. паразитологів, 3 - 5 лист. 1999. - К., 1999. - С. 184-185.
133. Украина в контексте «Повестки-21». – К. : Нора-принт, 1998, - 46 с.
134. Финенко Г. А. Гребневики – вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря (Севастопольская бухта) / Г. А. Финенко, З. А. Романова, Г. И. Аболмасова, Б. Е. Аннинский, Т. В. Павловская, Л. Бит, А. Кидейс // Океанология. - 2006. - Т. 46, вып. 4. - С. 507-517.
135. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб : (методическое пособие по ихтиологии) / Н. И. Чугунова. - М. : Изд-во АН СССР, 1959. - 125 с.
136. Шишло Л. А. Современное состояние запасов черноморского калкана и перспективы его промысла / Л. А. Шишло // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане. - Керчь, 1993. - С. 84-89.
137. Шляхов В. А. Итоги многолетних рыбохозяйственных исследований ЮгНИРО по оценке запасов и параметров популяций рыб придонного

- комплекса в Чёрном и Азовском морях / В. А. Шляхов // Тр. ЮгНИРО. - 1997. - Т. 43. - С. 48-59.
138. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии / И. И. Шмальгаузен. - М. : Наука, 1982. - 380 с.
139. Шульман Г. Е. Оценка влияния климатических и антропогенных факторов на состояние черноморских пелагических рыб / Г. Е. Шульман, В. Н. Никольский // Современное состояние экосистем Чёрного и Азовского морей : междунар. науч. конф. (Крым, Донузлав, 13-16 сент. 2005 г.). - Севастополь, 2005. - С. 158-159.
140. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимическая индикация и мониторинг состояния гидробионтов Чёрного моря / Г. Е. Шульман // Гидробиол. журн. - 1999. - Т. 35, № 1. - С. 42-52.
141. Шульман С. С. Паразиты рыб Белого моря / С. С. Шульман, Р. Е. Шульман-Альбова. - М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. - 169 с.
142. Шульман С. С. Эволюция жизненных циклов у паразитов позвоночных / С. С. Шульман, А. А. Добровольский, Б. И. Куперман, К. В. Галактионов, Ч. М. Нигматуллин // Эволюция паразитов : материалы первого Всесоюз. симпоз, 16-19 окт. 1991 г., Тольятти. - Тольятти, 1991. - С. 50-58.
143. Шульц Р. С. Резервуарный паразитизм, его биологическое и практическое значение / Р. С. Шульц, Э. А. Давтян // Тр. ин-та ветеринарии Казах. фил. ВАСХНИЛ. - 1955. - Т. 7. - С. 154-166.
144. Anderson K. *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) infection in cod from the Oslofjord seasonal occurrence of third and fourth-stage larvae as well as adult worms / K. Anderson // Parasitol. Res. - 1993. - Vol. 79, iss. 1. - P. 67-72.
145. Adroher E. J. In vitro development of the fish parasite *Hysterothylacium aduncum* from the third larval stage recovered from a host to the third larval stage hatched from the egg / E. J. Adroher, D. Malagon, A. Valero, R. Benitez // Dis. Aquat. Organ. - 2004. - Vol. 58, no. 1. - P. 41-45.
146. Avsar D. Parasitic Fauna of sprat (*Sprattus sprattus phalericus* Risso, 1826) from Turkish Black Sea coast / D. Avsar // Acta Adriatica. - 1997. - Vol. 38, no. 1. - P.

- 71-76.
147. Balbuena J. A. News data of the early development *Hysterothylacium aduncum* of (Nematoda, Anisakidae) / J. A. Balbuena, E. Karlsbakk, M. Sakskvik, A. M. Kvenseth, A. Nylundt // J. Parasitol. - 1998. - Vol. 84, no. 3. - P. 615-617.
148. Bello A. R. Lipid peroxidation induced by *Clinostomum detrunctatum* in muscle of the freshwater fish *Rhamdia quelen* / A. R. Bello, E. Fortes, A. Bello-Klein, A. A. Bello, S. F. Llesuy, R. B. Robaldo, A. Bianchini // Dis. Aquat. Organ. - 2000. - Vol. 42, no. 3. - P. 233-236.
149. Buchmann K. Interaction between monogenean parasites and their fish hosts / K. Buchmann, T. Lindenstrom // Int. J. Parasitol. - 2002. - Vol. 32, iss. 3. - P. 309-319.
150. Chiumiento L. Enzymatic antioxidant system in helminth parasites / L. Chiumiento, F. Bruchi // Parasitol. Res. - 2009. - Vol. 105, iss. 3. - P. 593-603.
151. Dautremepuits C. Antioxidant response modulated by copper in healthy or parasitized carp (*Cyprinus carpio*) by *Ptychobothrium* sp. (Cestoda) / C. Dautremepuits, S. Betoulle, G. Vernet // Biochim. Biophys. Acta. - 2002. - Vol. 1573, no. 1. - P. 4-8.
152. Dautremepuits C. Humoral immune factors modulated by copper and chitosan in healthy or parasitised carp (*Cyprinus carpio* L.) by *Ptychobothrium* sp. (Cestoda) / C. Dautremepuits, S. Betoulle, S. Paris-Palacios, G. Vernet // Aquat. Toxicol. - 2004. - Vol. 68, iss. 4. - P. 325-338.
153. Dautremepuits C. Stimulation of antioxidant enzymes levels in carp (*Cyprinus carpio*) infected by *Ptychobothrium* sp. (Cestoda) / C. Dautremepuits, S. Betoulle, G. Vernet // Fish. Shellfish Immunol. - 2003. - Vol. 15, iss. 5. - P. 467-471.
154. Deardorff T. L. Review of *Hysterothylacium* and *Iheringascaris* (both previously = *Thynnascaris*) (Nematoda: Anisakidae) from the northern Gulf of Mexico / T. L. Deardorff, R. M. Overstreet // Proc. Biol. Soc. Wash. - 1981. - Vol. 93, no. 4. - P. 1035-1079.
155. Fagerholm H. P. *Gammarus oceanicus* (Crustacea: Amphipoda) as an intermediate host of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: ascaridoidea); life - cycle and

- taxonomy of the parasite / H. P. Fagerholm // Proceedings of the 13 Symposium of the Scandinavian Society for Parasitology, Helsinki, Finland, June 12-14, 1987. - [Helsinki], 1987. - P. 30.
156. Fagerholm H. P. Parasites of fish in Finland. VI. Nematodes / H. P. Fagerholm // Acta Acad. Aboensis. Ser. B. Math. et Phys. - 1982. - Vol. 42. - P. 1-128.
157. Fortenza M. Differential contribution of neutrophilic granulocytes and macrophages to nitrosative stress in a host-parasite animal model / M. Fortenza, J. P. Scharsack, N. M. Kachamakova, A. J. Taverne-Thiele, J. H. W. M. Rombout, G. F. Weigertjes // Mol. Immunol. - 2008. - Vol. 45, iss. 11. - P. 3178-3189.
158. Galloway T. Biomarkers in environmental and human health risk assessment / T. Galloway // Mar. Pollut. Bull.–2006. – Vol. 53, iss. 10-12. –P. 606–613.
159. Gonzalez L. The life cycle of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda, Anisacidae) in Chilean marine farms / L. Gonzalez // Aquaculture. - 1998. - № 162, iss. 3-4. - P. 173-186.
160. Gras-Wawrzyniak B. Parasitic fauna of *Zoarces viviparous* L. in the Puck Gulf / B. Gras-Wawrzyniak, E. Grawinski, W. Wawrzyniak // Med. Weter. - 1979. - Vol. 35, no. 9. - P. 557-561.
161. Hammerschmidt K. Evolutionary implications of the adaptation to different immune systems in a parasite with a complex life cycle / K. Hammerschmidt, J. Kurtz // Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. - 2005. - Vol. 272, no. 1580. - P. 2511-2518.
162. Hamre L. A. Metazoan parasites of *Maurolicus muller* (Gmenlin) (Sternoptychidae) in Herdlefjorden, western Norway / L. A. Hamre, E. Karlsbakk // Sarsia. - 2002. - Vol. 87, iss. 1. - P. 47-54.
163. Hogans W. E. Parasites of the knifenose chimaera, *Rhinochimaera atlantica*, from the Northwest Atlantic Ocean / W. E. Hogans, Th. Hurlbut // Can. Field Nat. - 1984. - Vol. 98, no. 3. - P. 365.
164. Hsiu-Hui Shih. *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) Infecting a Herbivorous Fish, *Siganus fuscescens*, off the Taiwanese Coast of the Northwest Pacific / Hsiu-Hui Shih., Ming-Shiou Jeng // Zool. Stud. - 2002. - Vol. 41, no 2. - P. 208-215.

165. Implementation of the Strategic Action Plan for the Rehabilitation ND Protection of the Black Sea (2002-2007) / Committee on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC). – Istanbul, 2009. – 252 p.
166. Iglesias R. In vitro cultivation of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) from 3- stage larvae to egg-laying adults / R. Iglesias, A. Valero, L. Galvez, R. Benitez, F. J. Adroher // Parasitology. - 2002. - Vol. 125, no. 5. - P. 467-475.
167. Ismen A. Nematode infection in the whiting *Merlangius merlangius euxinus* off Turkish coast of the Black Sea / A. Ismen, F. Bingel // Fish. Res. - 1999. - Vol. 42, iss. 1- 2. - P. 183-189.
168. Iwanowicz D. D. Overview on the effects of parasites on fish health. Bridging America and Russia with shared perspectives on aquatic animal health. / D. D. Iwanowicz // Proceedings of the Third Bilateral Conference between Russia and the United States, Shepherdstown, West Virginia, USA, July 12–20, 2009. – Landover, Maryland : [Khaled bin Sultan Living Oceans Foundation], 2011. – P. 176-184.
169. Klimpel S. Life cycle strategy of *Hysterothylacium aduncum* to become the most abundant anisakid fish nematode in the North Sea / S. Klimpel, S. Ruckert // Parasitol. Res. - 2005. - Vol. 97, iss. 2. - P. 141-149.
170. Kwon S. R. Differences between short- and long-term cultures of *Uronema marinum* (Ciliophora: Scuticociliatida) in chemiluminescence inhibitory activity antioxidative enzyme and protease activity / S. R. Kwon, Ch. S. Kim, K. H. Kim // Aquaculture. – 2003. – Vol. 221, no. 1. - P. 107-114.
171. Køie M. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi 1802) (Nematoda: Ascaridoides, Anisakidae) / M. Køie // Can. J. Zool. - 1993. - Vol. 71, no. 7. - P. 1289-1296.
172. Lunneryd S. G. Anisakid Nematodes in the harbour seal *Phoca vitulina* from the Kattegat. - Skagerrak and the Baltic / S. G. Lunneryd // Ophelia. - 1991. - Vol. 34, no. 2. - P. 105-115.
173. Mahmoud A. H. Free radical scavengers in susceptible/resistant *Biomphalaria*

- alexandrina snails before and after infection / A. H. Mahmoud, M. Z. Rizk // *Comp. Biochem. Physiol. Ser. C.* – 2004. – Vol. 138, iss. 4. – p. 523-530.
174. Markowski S. Uber die Entwicklungsgeschichte und Biologie des Nematoden *Contracaecum aduncum* (Rudolphi, 1802) / S. Markowski // *Bull. Acad. Polon. Sci. Lett. Ser. B. Sci. Nat.* - 1937. - No. 2. - P. 227-247.
175. Martinez-Alvarez R. M. Antioxidant defenses in fish: biotic and abiotic factors / R. M. Martinez-Alvarez, A. E. Morales, A. Sanz // *Rev. Fish Biol. Fisher.* - 2005. - Vol. 15, iss. 1-2. - P. 75-88.
176. Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe / F. Moravec. - Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Acad. Publ., 1994. – 473 p.
177. Moravec F., Nagasawa K. Some anisakid nematodes from marine fishes of Japan and the North Pacific Ocean / F. Moravec // *J. Nat. Hist.* - 2000. - Vol. 34, iss. 8. - P. 1555-1574.
178. Mutlu E. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea *Pleurobrachia pileus* / E. Mutlu, F. Bingel // *Mar. Biol.* - 1999. - Vol. 135, no. 4. - P. 589-601.
179. Nishikimi M. The occurrence of superoxide anion in the reaction of reduced phenazine / M. Nishikimi, N. A. Rao, K. Jagik // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* - 1972. - Vol. 46, iss. 2. - P. 849-854.
180. Odening K. Obligate und additionalen Wirte der Helminthen / K. Odening // *Angew. Parasitol.* - 1969. - T. 10, no. 1. - S. 21-36.
181. Øresland V. Parasites of the chaetognath *Sagitta setosa* in the western English Channel / V. Øresland // *Mar. Biol.* - 1986. - Vol. 92, no. 1. - P. 87-91.
182. Peters L. D. Antioxidant enzyme activities in embryonic and early larval development of turbo / L. D. Peters, D. R. Livingstone // *J. Fish Biol.* - 1996. - Vol. 49, iss. 5. - P. 986-997.
183. Petter A. J. Enquete sur les nematodes des poissons de la region nantaise. Identification des larves d'ascarides parasitant les sardines (en rapport avec les granulomes eosinophiles observes chez l'homme dans la region) / A. J. Petter // *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* - 1969. - Vol. 44. - P. 559-579.

184. Poulin R. Global warming and temperature-mediated increases in cercaria emergence in trematode parasites / R. Poulin // *Parasitology*. - 2006. - Vol. 132, pt. 1. - P. 143-151.
185. Quiroga M. I. Risk factors associated with *Enteromyxum scophthaimi* (Myxozoa) in fraction in cultured turbot, *Scophthaimus maximus* / M. I. Quiroga, M. J. Redondo, A. Sitja-Bobadilla, O. Palenzuela, A. Riaza, A. Macias, S. Vazquez, A. Perez, J. M. Nieto P. Alvarez-Pellitero // *Parasitology*. - 2006. - Vol. 132, iss. 4. - P. 433-442.
186. Saeij J. Immune modulation by fish kinetoplastid parasites: a role for nitric oxide / J. P. Saeij, W. B. Van Muiswinkel, A. Groeneveld, G. F. Weigertjes // *Parasitology*. - 2002. - Vol. 124, pt.1. - P. 77-86.
187. Shin H. H. *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) infecting a herbivorous fish, *Siganus fuscescens*, off the Taiwanese coast of the Northwest Pacific / H. H. Shin, M. S. Jeng // *Zool. Stud.* - 2002. - Vol. 41, no. 2. - P. 208-215.
188. Sitja-Bobadilla A. Living off a fish: a trade - off between parasites and the immune system / A. Sitja-Bobadilla // *Fish Shellfish Immunol.* - 2008. - Vol. 25, no. 4. - P. 358-372.
189. World Register of Marine Species [сайт] URL: <http://www.marinespecies.org> (accessed 08.02.2021).
190. Yagi K. Female worm *Hysterothylacium aduncum* excreted from human: a case report / K. Yagi, K. Nagasawa, H. Ishikura, A. Nakagawa, N. Sato, K. Kikuchi H. Ishikura // *Jpn. J. Parasitol.* - 1996. - Vol. 45, no. 1. - P. 12-23.
191. Yoshinaga T. Experimental life cycle of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in fresh water / T. Yoshinaga, K. Ogawa, H. Wakabayashi // *Fish Pathol.* - 1987. - Vol. 22, no. 4. - P. 243-251.
192. Yoshinaga T. New record of third-stage larvae of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in a freshwater lake in Hokkaido, Japan / T. Yoshinaga, K. Ogawa, H. Wakabayashi // *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.* - 1987. - Vol. 53, no. 1. - P. 63-65.