

На правах рукописи

**ПЛАКСИНА
МАРЬЯНА ПЕТРОВНА**

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ ГЕЛЬМИНТОВ
ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ
ПРИБРЕЖЬЯ КРЫМА (ЧЕРНОЕ И АЗОВСКОЕ МОРЯ)**

Специальность 1.5.17. Паразитология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук**

Санкт-Петербург – 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (ФИЦ ИнБЮМ), г. Севастополь

Научный руководитель: кандидат биологических наук **Дмитриева Евгения Вениаминовна**

Официальные оппоненты:

Жохов Александр Евгеньевич доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, заведующий Лабораторией экологической паразитологии

Николаев Кирилл Евгеньевич кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, старший научный сотрудник

Ведущая организация: Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»

Защита состоится «___» апреля 2023 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.026.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук, <https://www.zin.ru/boards/24.1.026.01/theses.html>

Автореферат разослан «___» _____ 2023 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Ахметова Лилия Агдасовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы. Регулярные паразитологические исследования в Азово-Черноморском бассейне развиваются с начала XX столетия, и к настоящему времени у морских рыб региона найдено более 800 видов паразитов (Гаевская, 2012). Однако эти данные собраны исследователями за более чем вековой период. Экосистемы Азово-Черноморского региона претерпели за этот период значительные изменения, связанные с вселением в эти моря новых видов гидробионтов, а также в результате деятельности человека (Финенко и др., 2017; Губанова и др., 2018; Daskalov, 2020 и мн. др.). Эти изменения не могли не сказаться на паразитарных сообществах рыб.

Многие из пелагических рыб – это ценные промысловые гидробионты, и, хотя до настоящего времени среди их паразитов не было найдено видов, представляющих угрозу для здоровья людей (Гаевская, 2012), вселение новых представителей фауны и развитие марикультуры может способствовать появлению патогенных видов.

Большинство пелагических и многие придонно-пелагические рыбы Азово-Черноморского региона – это сезонно мигрирующие рыбы, совершающие протяженные миграции, в том числе вдоль берегов Крыма из Черного моря в Азовское море и обратно. Паразитологические данные могут представлять ценную информацию для понимания популяционной структуры, локальных группировок и особенностей миграций этих рыб (Догель, 1962; Marcogliese, Jacobson, 2015 и мн. др.). Такие данные очень важны для разработки мер по рациональному использованию ихтиоресурсов в Азово-Черноморском бассейне (Шляхов, 2015).

Все вышеперечисленное определяет актуальность исследований современного состава фауны гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб Азово-Черноморского бассейна, обитающих у берегов Крыма, разнообразия и структуры их сообществ, а также особенностей изменения гельминтофауны рыб в связи с их миграциями.

Цель и задачи исследования. Цель работы – установить современный состав видов и структуру сообществ гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб побережья Крыма в Черном и Азовском морях. В связи с этим поставлены следующие задачи:

1. установить видовой состав, провести экологический анализ фауны, определить показатели встречаемости и численности гельминтов, главным образом, у имеющих промысловое значения пелагических и придонно-пелагических рыб Черного и Азовского морей, встречающихся у побережья Крыма;
2. проанализировать разнообразие и структуру сообществ гельминтов, паразитирующих у исследованных пелагических и придонно-пелагических рыб;
3. изучить особенности экологии отдельных видов гельминтов, паразитирующих у пелагических и придонно-пелагических рыб Черного и

Азовского моря, в том числе при миграционных перемещениях хозяев через Керченский пролив.

Научная новизна полученных результатов. В работе представлены новые данные о фауне гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб, исследованных в Азово-Черноморском регионе у побережья Крыма. Впервые в Черном море отмечены два представителя трематод и моногеней, для нескольких видов гельминтов расширен круг их хозяев и идентифицирован новый вид трематод, паразитирующий у кефалевых рыб. Впервые проведен комплексный анализ разнообразия и структуры инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб в прибрежных морских акваториях Крыма. Показано их низкое разнообразие и слабая выравненность по обилию видов, а также зависимость этих показателей от доли специфичных паразитов в сообществах. Установлено, что редкие виды встречаются в исследованных инфрасообществах, как правило, совместно с доминирующими в сообществах видами. Впервые описаны особенности биологии и экологии моногенеи *Mazocraes alosae*, паразитирующей у черноморской сельди у побережья Крыма и мигрирующей в реку Дон.

Теоретическое и практическое значение полученных результатов. Данные о разнообразии и структуре сообществ гельминтов пелагических рыб вносят вклад в понимание процессов формирования паразитарных сообществ. Эти данные также могут быть использованы как для оценки внутривидовой структуры промысловых видов рыб, обитающих у побережья Крыма, так и для проведения мониторинговых исследований состояния черноморских экосистем в прибрежной зоне полуострова, в целом. Материалы работы могут быть включены в курсы лекций для студентов по специальностям «паразитология», «зоология» и «гидробиология».

Методы исследования. Работа основана на данных, полученных путем регулярных паразитологических обследований рыб, выловленных из естественной среды, а также в ходе лабораторного эксперимента. Использованы эколого-паразитологические и статистические методы.

Положения, выносимые на защиту:

1. Современная фауна гельминтов 19 исследованных пелагических и придонно-пелагических рыб в морской акватории у побережья Крыма насчитывает 58 видов, при этом составляемые ими инфрасообщества и компонентные сообщества характеризуются низким видовым разнообразием и несбалансированностью по обилию видов. Количество видов в инфрасообществах не зависит от общего числа видов, зарегистрированных у хозяина в районе исследования, а показатели разнообразия выше в тех сообществах, в которых больше доля видов-специалистов.
2. Компонентные сообщества гельминтов, паразитирующих у морских пелагических и придонно-пелагических рыб Крыма, соответствуют как модели «доминирующих – редких видов» («core-satellite»), так и модели

«вложенности» («nestedness»). Состав группы доминирующих видов в сообществах не зависит от степени их специфичности к хозяевам, сложности их жизненных циклов, и от того, на какой стадии развития находятся паразиты. Агрегированность распределения всех гельминтов в компонентных сообществах выше, чем для каждого вида в отдельности, что свидетельствует в пользу того, что гетерогенность хозяев по отношению к приживаемости в них паразитов существенно влияет на неравномерность распределения последних.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием. Автор сформулировал научные задачи для решения поставленной цели, осуществил подбор и модификацию отдельных методик исследования, полностью выполнил сбор и обработку экспериментальных и полевых материалов, обобщил и выполнил научную интерпретацию полученных данных.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов обеспечена применением адекватного набора методов. Анализ базируется на репрезентативных выборках – всего исследовано 4998 экз. рыб, 2211 инфрасообществ и 103 компонентных сообщества гельминтов. Паразиты идентифицированы в соответствии с их современной таксономией. Количественные данные обработаны статистически.

Основные результаты исследований, вошедшие в диссертацию, докладывались и обсуждались на национальных и международных конференциях, симпозиумах и семинарах: VI, V и VII конференциях молодых ученых «Pontus Euxinus» (Севастополь, 2009, 2010, 2011), V Международной конференции молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция» (Одесса, 2011), II Всероссийской конференции «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (Санкт-Петербург, 2011), VII международной конференции «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона» (Керчь, 2012), XV научно-практической конференции УНОП (Черновцы, 2013), международной конференции «Систематика и экология паразитов» (Москва, 2014), V, VI и VII «Школах по теоретической и морской паразитологии» (Светлогорск, 2012; Севастополь, 2016 и 2019).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 28 работ, 8 из которых – статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ и/или индексируемых наукометрическими базами данных Web of Science и Scopus.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и трех приложений. Основное содержание изложено на 223 страницах, включает 35 рисунков и 31 таблицу. Список литературы содержит 374 публикации из них 177 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору Альбине Витольдовне Гаевской, под

руководством которой начиналась работа над данным исследованием, за всестороннюю помощь и поддержку. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю – заведующему отделом экологической паразитологии ФИЦ ИнБЮМ РАН, к.б.н. Е. В. Дмитриевой за помощь в работе, обсуждение полученных результатов, советы на протяжении всего выполнения работы. Кроме того, автор благодарен сотрудникам отдела экологической паразитологии ФИЦ ИнБЮМ РАН (г. Севастополь) н.с. Н. В. Пронькиной и к.б.н., с.н.с. Т. А. Поляковой за помощь в выполнении работы, а также всему коллективу отдела за многолетнее сотрудничество.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Изученность гельминтов пелагических рыб Черного и Азовского морей

Рассмотрены этапы изучения паразитов пелагических рыб Черного и Азовского морей с середины XIX до начала XXI века. В последней сводке (Гаевская, 2012) для этих морей и хозяев приводятся сведения о 133 видах гельминтов. Тем не менее, несмотря на полуторавековой период исследований, паразитофауна рыб как Азово-Черноморского региона, так и побережья Крыма не может считаться вполне изученной. Ряд таксонов нуждаются в ревизии на современном уровне знаний, для многих видов не установлены их жизненные циклы, и по-прежнему остаются актуальными экологические исследования, проливающие свет на взаимоотношения паразитов и их хозяев. Кроме того, все работы, касающиеся влияния протяженных миграций рыб, в частности через Керченский пролив, датированы 60-70 гг. XX века.

1.2 Изученность сообществ паразитов рыб

Исследования сообществ паразитов были начаты в 30-х гг. прошлого века отечественными паразитологами (Догель, 1927-1941; Павловский, 1934; Филипченко, 1937). За последние десятилетия знания о закономерностях и процессах, лежащих в основе структуры сообществ паразитов, значительно расширились (Holmes, 1961-1990; Доровских, 1996-2002; Русинек, 2003-2010; Доровских, Степанов, 2007-2014; Poulin, 1996-2001 и мн. др). Пугачевым О. Н. (1997-2001) впервые для описания компонентных сообществ многоклеточных паразитов рыб были применены индексы видового разнообразия (Мэгарран, 1983). Однако до сих пор нет ясности в механизмах формирования сообществ паразитов. Необходимы дополнительные исследования региональных особенностей сообществ паразитов. Что касается изучения структуры и разнообразия сообществ

паразитов рыб Черного моря, то к настоящему времени имеются три работы, в которых анализируются отдельные характеристики сообществ паразитов трех видов кефалей (Панков, 2011; Sarabeev, 2015 и Sarabeev et al., 2017). Таким образом, состав и структура инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб в Черном море практически не изучались.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор материала проводился в нескольких районах в морском побережье Крыма, а также в Таганрогском заливе Азовского моря, в устье р. Дон и в акватории Геленджика (Кавказ) в 2009-2016 гг.

Из примерно 35 видов пелагических и придонно-пелагических рыб, постоянно встречающихся в морских водах у берегов Крыма (Болтачев, Карпова, 2017), объектами исследования стали 19 видов, которые являются промысловыми видами или ценными объектами рыболовства. Рыба обследовалась по методике полного гельминтологического вскрытия, найденные паразиты собирались и фиксировались в соответствии с методами, применяемыми для соответствующего таксона (Гусев, 1983; Быховская-Павловская, 1985).

При обработке данных по численности паразитов использовались экстенсивность (ЭИ,%) и интенсивность инвазии (ИИ, экз./особь), индекс обилия (ИО, экз./особь) (Быховская-Павловская, 1969; Аниканова и др., 2007). Среднее, стандартное отклонение и диапазон использовались для описания ИИ и ИО. Для анализа влияния различных факторов на численность и размер *Mazocraes alosae* использовались критерий Крускала-Уоллиса и двумерный тест Колмогорова-Смирнова.

Для характеристики специфичности видов использована градация: строгие специалисты (SS) – встречающиеся на одном виде хозяев; промежуточные специалисты (IS) – на рыбах одного рода; промежуточные генералисты (IG) – на видах одного семейства и истинные генералисты (G) (модифицировано из: Šimková et al., 2006). Круг хозяев гельминтов определялся с учетом их встречаемости у рыб как в Азово-Черноморском регионе, так и в Мировом океане, в целом, для каждой стадии развития. Все виды гельминтов подразделены на группы: автогенные (АВ) и аллогенные (АЛ), а также паразитов с простыми (П) и сложными (С) жизненными циклами (ЖЦ) (Догель, 1962; Lincoln et al., 1982). Выделены 5 групп видов по степени их галотолерантности: морские стеногалинные (М) и эвригалинные (МЭ); солоноватоводные (С); пресноводные эвригалинные (ПЭ) и стеногалинные (П) (Таблица 1). В работе использована классификация сообществ по работе Буша с соавторами (Buch et al., 1997). Для каждого сообщества рассчитаны: индекс Бриллюэна – для инфрасообществ и индекс Шеннона – для компонентных сообществ, индекс доминирования Бергера-Паркера и индекс выравненности по обилию видов Пиелу (Пугачев, 2000). Зависимости между аналогичными индексами инфрасообществ и компонентных сообществ оценивались с помощью г-

Спирмена. Для проверки справедливости гипотезы «доминирующих – редких видов» анализировалась модальность распределения средних значений ЭИ гельминтов и наличие положительной корреляции между \log_{10} ИО и ЭИ (Bush, Holmes, 1986) на основе г-Пирсона. Кластерный анализ данных по ЭИ и ИО проведен на основе евклидовых расстояний методом полного присоединения. Для анализа структуры сообществ использовался индекс NODF (Almeida-Neto et al., 2008) и Z-статистика. Степень агрегации паразитов оценивалась по коэффициенту степенной зависимости Тейлора (Taylor, 1961): $\log(S^2) = \log(a) + b \times \log(\text{ИО})$, достоверность отклонения b от 1 – по Т-критерию Стьюдента.

Для всех тестов уровень значимости – $p \leq 0,05$. Вычисления показателей и их графическое отображение выполнено в программах Statistica 6, Past3 и Ned. Работа выполнена в отделе экологической паразитологии ФИЦ ИнБЮМ (г. Севастополь).

ГЛАВА 3 ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

У исследованных 19 видов пелагических и придонно-пелагических рыб (Таблица 1) найдено 58 видов гельминтов (Попюк, 2017; Petrov et al., 2017; Pronkina et al., 2017; Lyakh et al., 2017).

Таблица 1. Виды гельминтов, найденные у 19 видов пелагических и придонно-пелагических рыб в Черном и Азовском морях у побережья Крыма, и их экологическая характеристика

Вид гельминта	Вид хозяина	Характеристика вида гельминта:			
		I	II	III	IV*
1	2	3	4	5	6
Класс Monogenea					
<i>Ligophorus szidati</i>	<i>Chelon auratus, C. saliens</i>	IG	AB	П	МЭ**
<i>L. vanbenedenii</i>	<i>C. auratus</i>	IG	AB	П	МЭ
<i>L. acuminatus</i>	<i>C. auratus, C. saliens</i>	IS	AB	П	МЭ
<i>L. cephalii</i>	<i>Mugil cephalus</i>	SS	AB	П	МЭ
<i>L. mediterraneus</i>	<i>M. cephalus</i>	SS	AB	П	МЭ
<i>L. llewellyni</i>	<i>Planiliza haematocheilus</i>	SS	AB	П	МЭ
<i>L. pilengas</i>	<i>P. haematocheilus</i>	SS	AB	П	МЭ
<i>Lamellodiscus elegans</i>	<i>Diplodus annularis</i>	IG	AB	П	М
<i>L. fraternus</i>	<i>D. annularis</i>	IS	AB	П	М
<i>Diplectanum aculeatum</i>	<i>Sciaena umbra</i>	IG	AB	П	М
<i>D. simile</i>	<i>S. umbra</i>	IG	AB	П	М
<i>D. sciaenae</i>	<i>S. umbra</i>	IG	AB	П	М
<i>Calceostomella inermis</i>	<i>S. umbra</i>	IG	AB	П	М
<i>Gyrodactylus mugili</i>	<i>Mugil cephalus</i>	IG	AB	П	МЭ
<i>Polyclithrum ponticum</i>	<i>M. cephalus</i>	SS	AB	П	М
<i>Masocraes alosae</i>	<i>Alosa immaculata</i>	IG	AB	П	МЭ
<i>Solostamenides mugilis</i>	<i>Planiliza haematocheilus, Chelon auratus, M. cephalus</i>	IG	AB	П	МЭ

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6
<i>Axine belones</i>	<i>Belone belone</i>	IS	AB	Π	М
Класс Cestoda					
<i>Trilocularia</i> sp.	<i>Squalus acanthias</i>	IS	AB	С	М
<i>Progrillotia dasyatidis</i>	<i>Atherina boyeri</i> , <i>A. hepsetus</i>	-	AB	С	МЭ
<i>Scolex pleuronectis</i> larvae	<i>Trachurus mediterraneus</i> , <i>B. belone</i> , <i>Spicara smaris</i>	-	AB	С	МЭ
Класс Trematoda					
<i>Haplospalchnus pachysoma</i>	<i>M. cephalus</i> , <i>C. auratus</i> , <i>C. saliens</i>	IG	AB	С	МЭ
<i>Dicrogaster contracta</i>	<i>C. auratus</i>	IG	AB	С	МЭ
<i>D. perpusilla</i>	<i>C. auratus</i>	IG	AB	С	МЭ
<i>Saccocoelium obesum</i>	<i>C. auratus</i> , <i>M. cephalus</i>	IG	AB	С	МЭ
<i>S. tensum</i>	<i>M. cephalus</i> , <i>C. auratus</i> , <i>C. saliens</i> , <i>P. haematocheilus</i>	IG	AB	С	МЭ
<i>Saccocoelium</i> sp.	<i>M. cephalus</i>	-	AB	С	МЭ
<i>Lecithobotrys putrescens</i>	<i>C. saliens</i>	IG	AB	С	МЭ
<i>Schikhobalotrema sparisomae</i>	<i>C. auratus</i>	IG	AB	С	МЭ
<i>Arnola microcirrus</i>	<i>Diplodus annularis</i>	G	AB	С	М
<i>Bacciger bacciger</i>	<i>A. boyeri</i> , <i>A. hepsetus</i>	G	AB	С	МЭ
<i>Podocotyle atherinae</i>	<i>A. boyeri</i>	G	AB	С	МЭ
<i>Monorchis monorchis</i>	<i>S. smaris</i> , <i>D. annularis</i>	G	AB	С	М
<i>Helicometra fasciata</i>	<i>D. annulari</i> , <i>S. umbra</i>	G	AB	С	М
<i>Lepocreadium floridanum</i>	<i>T. mediterraneus</i>	G	AB	С	М
<i>Prodistomum polonii</i>	<i>T. mediterraneus</i>	G	AB	С	М
<i>Pronoprymna ventricosa</i>	<i>Alosa immaculata</i>	G	AB	С	М
<i>Aphanurus stossichii</i>	<i>A. immaculata</i>	G	AB	С	М
<i>Pseudobacciger harengulae</i>	<i>Engraulis encrasicolus</i>	G	AB	С	М
<i>Stephanostomum cesticillus</i>	<i>E. encrasicolus</i> , <i>T. mediterraneus</i>	G	AJI	С	М
<i>S. bicornatum</i>	<i>S. smaris</i>	G	AJI	С	М
<i>Stephanoprora polycestus</i>	<i>A. boyeri</i>	G	AJI	С	Π
<i>Pygidiopsis genata</i>	<i>A. boyeri</i>	G	AJI	С	МЭ
<i>Galactosomum nicolai</i>	<i>B. belone</i>	IS	AJI	С	М
<i>G. lacteum</i> mtc.	<i>S. smaris</i>	G	AJI	С	М
<i>Ascocotyle sinoecum</i>	<i>Chelon auratus</i>	G	AJI	С	МЭ
Тип Acanthocephala					
<i>Neochinorhynchus personatus</i>	<i>Mugil cephalus</i>	IG	AB	С	М
<i>Acanthogyrus adriaticus</i>	<i>C. auratus</i>	IG	AB	С	М
<i>Telosentis exiguus</i>	<i>A. boyeri</i> , <i>B. belone</i> , <i>A. hepsetus</i> , <i>T. mediterraneus</i>	G	AB	С	МЭ
<i>Southwellina hispida</i> larvae	<i>A. boyeri</i>	G	AJI	С	Π
Тип Nematoda					
<i>Dichelyne (Cucullanellus) minutus</i>	<i>Atherina boyeri</i>	G	AB	С	С
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	<i>Squalus acanthias</i> , <i>Alosa immaculata</i> , <i>Belone belone</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Trachurus mediterraneus</i>	G	AB	С	М
<i>H. aduncum</i> larvae IV	<i>S. acanthias</i> , <i>Spicara smaris</i> , <i>A. immaculata</i> ,				

	<i>T. mediterraneus</i>				
<i>H. aduncum</i> larvae III	<i>S. acanthias</i> , <i>A. boyeri</i> , <i>A. hepsetus</i> , <i>B. belone</i> , <i>A. immaculata</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Chelon auratus</i> , <i>T. mediterraneus</i> , <i>S. smaris</i> , <i>Engraulis encrasicolus</i> , <i>Sprattus sprattus</i> , <i>Sardina pilchardus</i> , <i>Sarda sarda</i>				
<i>Contracaecum rudolphii</i> larvae	<i>A. boyeri</i> , <i>A. hepsetus</i> , <i>B. belone</i> , <i>S. smaris</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>C. auratus</i> , <i>T. mediterraneus</i>	G	АЛ	С	ПЭ
<i>C. multipapillatum</i> larvae	<i>B. belone</i> , <i>A. boyeri</i> , <i>A. hepsetus</i> , <i>C. auratus</i>	G	АЛ	С	ПЭ
<i>Cosmocephalus obvelatus</i> larva	<i>A. boyeri</i> , <i>C. auratus</i> , <i>Planiliza haematocheilus</i>	G	АЛ	С	ПЭ
<i>Paracuaria adunca</i> larvae	<i>C. auratus</i> , <i>B. belone</i> , <i>A. boyeri</i> , <i>M. cephalus</i> , <i>P. haematocheilus</i>	G	АЛ	С	ПЭ
<i>Eustrongylides excisus</i> larvae	<i>A. boyeri</i> , <i>A. immaculata</i>	G	АЛ	С	ПЭ
<i>Philometra</i> sp.	<i>C. auratus</i>	-	АВ	С	МЭ

* Характеристика видов: I – по специфичности; II – по окончательным хозяевам; III – по сложности ЖЦ; IV – по галотолерантности. **см. Материал и Методы.

Среди трематод рода *Saccocoelium*, найденных у *Mugil cephalus* в Черном море у побережья Крыма, на основе анализа морфометрии методом главных компонент выделен новый морфотип трематод, отличный от других представителей рода, который, вероятно, является новым видом. Впервые в Черном море зарегистрированы трематода *Lecithobotrys putrescens* у *Chelon saliens* и метацеркарии трематоды *Stephanoprora polyceustus* у *Atherina boyeri*. Для 4 видов нематод расширен круг их хозяев в Черном море: *Paracuaria adunca* впервые зарегистрирована у *Mugil cephalus* и *Planiliza haematocheilus*, а также этот гельминт и личинки *Eustrongylides excises*, *Cosmocephalus obvelatus* и *Contracaecum multipapillatum* впервые найдены у *A. boyeri*.

Из 58 видов чуть меньше половины (43 %) принадлежит к классу Trematoda, треть – к Monogenea (31 %), вполнину меньше к типу Nematoda (14 %), и менее 7 и 5 % к Cestoda и Acanthocephala. Среди всех найденных гельминтов только моногенеи развиваются без смены хозяев и, соответственно, все они автогенные виды. Вообще, виды, чей жизненный цикл полностью проходит в водной среде, составляют 79 % гельминтофауны исследованных рыб. Остальные найденные гельминты заканчивают развитие в рыбадных птицах: 6 видов трематод, 1 вид скребней и 5 видов нематод, и из них 1 вид (трематода *Ascocotyle sinoecum*) наряду с птицами на стадии мариты может паразитировать и у млекопитающих. Большинство (86 %) найденных гельминтов представлено морскими видами и из них почти половина МЭ. Только нематода *Dichelyne minutus* является солоноватоводным видом, т.к. ее облигатный первый промежуточный хозяин – полихета *Hediste diversicolor* обитатель биотопов с соленостью 5-10‰. Тринадцать процентов составили пресноводные виды,

заканчивающие развитие в околоводных птицах, которые перемещаясь между пресноводными и морскими водоемами, могут обеспечивать завершение жизненных циклов этих гельминтов. При этом личинки стеногалинных пресноводных паразитов – трематоды *S. polycestus* и скребня *S. hispida*, регистрируются только у атерины, которая заходит далеко в реки. В то время как пресноводные по происхождению нематоды рода *Contracaecum* зарегистрированы не только у рыб, заходящих в реки, но и у типично морских, таких как ставрида, смарида и сарган (Таблица 1).

Более 80 % гельминтофауны исследованных рыб составляют виды-генералисты (IG+G), паразитирующие у широкого круга хозяев-рыб. Менее 10% видов паразитируют только на одном виде рыб (SS) и представлены они исключительно моногенами (Таблица 1).

ГЛАВА 4 ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

4.1 Характеристика видового разнообразия инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов исследованных рыб

Всего проанализировано 2211 инфрасообществ и 103 компонентных сообществ, состоящих из 53 видов гельминтов (Попюк, Дмитриева, 2016). Инфрасообщества характеризовались низким видовым разнообразием, максимальное отмеченное значение индекса Бриллиозна (НВ) было 1,7. Среднее значение НВ для инфрасообществ гельминтов большинства видов рыб <0,5 и для этих сообществ характерны высокие значения индекса доминирования Бергера-Паркера (d) 0,8–0,9. Наибольшие значения НВ отмечены для инфрасообществ паразитов трех видов кефалей (сингиля, лобана и пиленгаса), они также характеризовались и наибольшей сбалансированностью по обилию видов: индекс Пиелу во всех инфрасообществах был >0,3 (Таблица 2).

Таблица 2. Количество видов (N) и показатели разнообразия (НВ), выравненности (J) и доминирования (d) видов в исследованных инфрасообществах гельминтов

Вид рыбы	N	НВ*	J	d
	min-max / m±SE			
<i>C. auratus</i>	1-10/3,0±0,1	0-1,7/0,6±0,03	0,4-1,0/0,8±0,01	0,2-1,0/0,7±0,02
<i>A. boyeri</i>	1-5/1,8±0,04	0-1,0/0,2±0,01	0,1-1,0/0,8±0,01	0,3-1,0/0,8±0,01
<i>M. cephalus</i>	2-7/4,2±0,2	0,4-1,5/1,0±0,04	0,3-1,0/0,8±0,02	0,3-0,9/0,5±0,02
<i>B. belone</i>	1-5/1,8±0,06	0-1,2/0,3±0,02	0,05-1,0/0,8±0,02	0,4-1,0/0,8±0,01
<i>P. haematocheilus</i>	1-4/2,5±0,2	0-1,2/0,6±0,06	0,6-1,0/0,8±0,02	0,4-1,0/0,7±0,03
<i>C. saliens</i>	1-3/1,8±0,1	0-0,7/0,2±0,04	0,08-1,0/0,6±0,01	0,6-1,0/0,9±0,03
<i>D. annularis</i>	1-4/1,7±0,1	0-0,9/0,3±0,04	0,15-1,0/0,7±0,04	0,5-1,0/0,9±0,02
<i>T. mediterraneus</i>	1-6/2,1±0,05	0-1,2/0,4±0,02	0,2-1,0/0,8±0,01	0,3-1,0/0,8±0,01
<i>A. hepsetus</i>	1-4/1,8±0,1	0-1,0/0,2±0,03	0,2-1,0/0,7±0,04	0,3-1,0/0,8±0,02
<i>S. smaridis</i>	1-4/1,7±0,07	0-0,9/0,3±0,03	0,2-1,0/0,7±0,03	0,4-1,0/0,9±0,02
<i>A. immaculata</i>	1-5/2,3±0,07	0-1,3/0,4±0,02	0,03-1,0/0,6±0,02	0,3-1,0/0,8±0,01
<i>E. encrasicolus</i>	1-3/1,4±0,03	0-0,7 / 0,1±0,01	0,1-1,0/0,7±0,03	0,3-1,0/0,9±0,01

*Обозначения: НВ – индекс Бриллиозна; J – индекс выравненности по обилию видов

Пиелу; d – индекс доминирования Бергера-Паркера

При этом значимой зависимости между общим числом видов, зарегистрированных у каждого вида рыб, и их средним количеством в инфрасообществе, а также со средним значением НВ не выявлено ($p > 0,05$). Так, несмотря на то, что у *A. boyeri* в районе исследования паразитирует 15 видов гельминтов, в одном инфрасообществе встречается не более 5, тогда как у сингиля и лобана, у которых паразитирует сравнимое количество видов – 18 и 12, среднее количество видов и НВ в 3 и 5 раз выше, чем соответствующие показатели инфрасообществ гельминтов атерины. У пилангса встречено в 2 раза меньше видов гельминтов (8 видов), чем у трех вышперечисленных рыб, однако среднее значение НВ такое же, как и у сингиля, и в 3 раза больше, чем у атерины (Таблица 2). Очевидно, это объясняется тем, что среди гельминтов кефалевых рыб довольно высок процент видов-специалистов (17–33% SS+IS), для которых, как правило, также характерны высокие показатели ЭИ и ИИ. В то время как все отмеченные у атерины гельминты были представлены видами-генералистами, половина из которых – обычные паразиты пресноводных рыб (Таблица 1), для которых атерина, скорее, случайный хозяин.

Анализ компонентных сообществ гельминтов этих же видов рыб показал, что они также не отличаются высоким видовым разнообразием (Таблица 3), хотя оно несколько выше, чем в инфрасообществах (Таблица 2). Наибольшие значения индекса Шеннона (H), в среднем от 0,9 до 1,0, отмечены для компонентных сообществ гельминтов ставриды, обоих видов атерин, сингиля и лобана.

Таблица 3. Количество видов (N), показатели разнообразия (H), выравненности (J) и доминирования (d) видов в исследованных компонентных сообществах гельминтов

Вид рыбы	N	H*	J	d
	min-max/m±SE			
<i>C. auratus</i>	1-14/7,1±0,9	0-2,0/1,2±0,1	0,4-0,9/0,7±0,04	0,3-10/0,5±0,04
<i>A. boyeri</i>	2-8/5,9±0,5	0,6-1,7/1,1±0,1	0,4-0,9/0,7±0,05	0,3-0,8/0,5±0,05
<i>M. cephalus</i>	2-10/5,0±0,7	0,2-1,6/1,0±0,1	0,3-1,0/0,7±0,05	0,4-0,9/0,6±0,04
<i>B. belone</i>	1-7/3,7±0,5	0-1,2/0,7±0,1	0,2-0,9/0,6±0,08	0,4-1,0/0,7±0,07
<i>P. haematocheilus</i>	1-7/2,9±0,6	0-1,1/0,6±0,1	0,6-0,9/0,7±0,05	0,5-1,0/0,7±0,06
<i>C. saliens</i>	2-4/3,0±0,3	0,3-0,7/0,4±0,11	0,4-0,6/0,4±0,07	0,7-0,9/0,8±0,06
<i>D. annularis</i>	2-4/3,0±0,4	0,3-1,1/0,6±0,2	0,3-0,8/0,5±0,1	0,6-0,9/0,8±0,07
<i>T. mediterraneus</i>	2-6/4,5±0,3	0,1-1,3/0,9±0,06	0,2-0,9/0,6±0,04	0,4-0,9/0,6±0,03
<i>A. hepsetus</i>	4-6/4,8±0,5	0,7-1,1/0,9±0,1	0,4-0,8/0,6±0,1	0,5-0,8/0,7±0,06
<i>S. smaris</i>	2-5/3,1±0,4	0,05-1/0,6±0,13	0,1-0,9/0,5±0,11	0,5-0,9/0,7±0,06
<i>A. immaculata</i>	1-6/4,0±0,4	0-0,9/0,5±0,1	0,1-0,8/0,4±0,07	0,6-1,0/0,8±0,04
<i>E. encrasicolus</i>	1-3/1,7±0,3	0-0,7/0,3±0,1	0,3-0,9/0,6±0,1	0,6-1,0/0,9±0,05

*Обозначения: H – индекс Шеннона; J – индекс выравненности по обилию видов Пиелу; d – индекс доминирования Бергера-Паркера

Между средними значениями аналогичных характеристик разнообразия компонентных сообществ и составляющих их инфрасообществ наблюдается значимая положительная зависимость. Так, г-Спирмена составил: 0,66 для корреляции количества видов в инфра- vs.

компонентном сообществе; 0,53 – НВ vs. Н; 0,60 и 0,53 – между, соответственно, индексами J и d в инфра- vs. компонентном сообществе (для всех корреляций $p < 0,05$).

4.2 Проверка соответствия структуры исследованных компонентных сообществ гельминтов модели “доминирующих –редких видов” и модели “вложенности”

Для большинства проанализированных сообществ выявлена бимодальность распределения встречаемости в них видов, в двух – сообществах гельминтов, паразитирующих у *Atherinae boyeri* и *Belone belone*, присутствуют три группы видов: доминирующие, промежуточные и редкие. При этом во всех сообществах наблюдается достоверная положительная линейная зависимость между средней встречаемостью (ЭИ, %) и численностью (\log_{10} ИО) видов (r -Пирсона от 0,72 до 0,91, $p < 0,05$). Таким образом, все сообщества соответствовали модели “доминирующих–редких видов” (Hanski, 1982; Bush et al., 1997).

Группы доминирующих видов в сообществах гельминтов, паразитирующих у разных хозяев-рыб, включали от 13 до 67 % всех видов, но в большинстве сообществ (в 8 из 12) составляли не более трети видов. Это согласуется с общей тенденцией, отмеченной ранее и заключающейся в том, что количество регионально редких видов в сообществах больше, чем доминирующих (Morand, Guegan, 2000).

Ранее было высказано предположение, что виды, использующие несколько хозяев (Poulin, 1998, 1999) или, другими словами – более широкий диапазон ресурсов (Brown, 1984), будут более распространены и обильны в сообществах, т.е. доминировать. Анализ нашего материала, не выявил связи между присутствием или количеством видов-специалистов в сообществах (Таблица 1) и составом и количеством доминирующих в них видов. Так, у кефалей, в гельминтофауне которых присутствует большое количество паразитов, которые встречаются только у рыб этого семейства, группа доминирующих видов представлена исключительно этими видами. Такие гельминты, каждый из которых паразитирует только у одного вида рыб (SS), как *Ligophorus mediterranneus*, *L. cephalii*, *L. pilengas* и *L. llewellyni* были наиболее распространены и обильны в сообществах паразитов лобана и пиленгаса, соответственно. С другой стороны, такие узкоспецифичные виды, как *Polyclithrum ponticum* и *Ligophorus acuminatus*, не вошли в группу доминирующих видов в сообществах гельминтов лобана и сингиля, соответственно. Однако среди доминирующих видов оказались не только виды-специалисты, часть из них, например, трематода *Haplospalanchnus pachysomus* встречается у кефалей, принадлежащих к разным родам. С другой стороны, такие виды-генералисты как нематода *Hysterothylacium aduncum* и скребень *Telosentis exiguus* доминировали в сообществах гельминтов саргана, половозрелые нематоды – у ставриды и сельди, а ее личинки – у смарида и хамсы. Также не выявлено зависимости между составом доминирующих видов и сложностью их жизненных циклов и тем, на какой стадии развития (половозрелые особи или личинки) они паразитируют в данном хозяине. Так, у кефалевых, ласкиря, ставриды и сельди все доминирующие виды – гельминты, достигающие половой зрелости в этих рыбах, тогда как у атерин, смарида и хамсы в сообществах доминируют личиночные формы.

Кластерный анализ средних значений ЭИ и ИО видов показал высокую степень совпадения с модальностью распределения ЭИ и может быть рекомендован для выделения доминирующих, промежуточных и редких видов в сообществах, которые соответствуют основным условиям модели «core – satellite» по Hanski (1982).

Проанализированные сообщества гельминтов также соответствовали модели “вложенной” (nestedness) структуры (NODF от 28 до 58): самые редкие виды встречались, как правило, в самых богатых по количеству видов инфрасообществах, а самые бедные инфрасообщества были представлены, в основном, видами, доминирующими в соответствующем компонентном сообществе. Вероятность случайного формирования такой структуры составляла менее 95% для всех сообществ.

4.3 Характеристика распределения гельминтов между инфрасообществами и их межвидовые отношения в компонентных сообществах

Тип распределения особей гельминтов между отдельными инфрасообществами, входящими в компонентное сообщество, имеет большое значение для понимания процессов формирования их популяций и сообществ (Иешко, 1988; Anderson et al., 1982 и мн. др.). Мы исследовали распределение 32 видов гельминтов, используя коэффициент b регрессии $\log(S^*) = \log(a) + b \times \log(\text{ИО})$, где $b > 1$ – распределение агрегированное, $b = 1$ – случайное, $b < 1$ – равномерное (Taylor, 1961). Большинство исходных данных (для 30 видов) хорошо согласуются с полученными моделями линейной регрессии. Распределение 22 видов было агрегированным и большинство из них имело $1,4 \leq b \leq 1,8$, а три вида (*L. mediterraneus*, *L. cephalis* и *N. personatus*) имели тип распределения, характеризуемый как крайне агрегированный – $b \geq 2$. Остальные 8 видов имели распределение близкое к равномерному – значения b значимо не отличались от 1 (Таблица 4).

Ранее были высказаны предположения, что распределение паразитов, имеющих более многочисленные популяции, а также узко специфичных к хозяевам, будет характеризоваться более высоким значением b , т.к. численность их инфрапопуляций будет менее вариабельна (Krasnov et al., 2006). Анализ наших данных не выявил зависимости между b и количеством видов хозяев, в которых паразитирует гельминт (r -Спирмена = 0,19), ИО, рассчитанным для всех КС, (r -Спирмена = 0,37) или сложностью его жизненного цикла. Однако половозрелые особи *H. aduncum* были распределены более агрегированно, чем личинки этой нематоды (Таблица 4).

В целом, анализ распределения столь разных гельминтов, относящихся к разным таксонам, с разной биологией и экологией, показал, что подавляющее большинство из них имело коэффициент b в пределах, ранее установленных для большинства других организмов (Anderson, May, 1978; Krasnov et al., 2006 и мн. др.): $1 < b < 2$.

На основе модели было также показано, что параметр b может изменяться в зависимости от негативных взаимодействий между видами в сообществе, при этом $b > 2$ будет наблюдаться в отсутствие конкуренции, а его уменьшение будет происходить с увеличением межвидовой конкуренции (Kilpatrick, Ives, 2003; Ma, 2015). Анализ распределения всех

гельминтов, встречающихся в компонентных сообществах у 10 видов рыб, выявил, что 7 сообществ имели значения b достоверно отличающиеся от 1, при этом $b \sim 2$, что свидетельствует об отсутствии значимых межвидовых негативных взаимодействий в этих компонентных сообществах (Таблица 5).

Таблица 4. Характеристика распределения особей гельминтов каждого вида в компонентных сообществах

Вид гельминта	Количество		Показатели линейной регрессии		
	видов рыб	КС	$b \pm SE$	R^2	p
<i>Stephanostomum cesticillum</i> mtc.	2	16 ^a	0,7±0,22	0,42	0,007
<i>Bacciger bacciger</i>	2	11	1,2±0,12	0,92	<0,001
<i>Dicrogaster contracta</i>	1	11	1,2±0,50	<u>0,42</u>	0,030 ^b
<i>Progrillotia dasyatidis</i> l.	2	6	1,2±0,12	0,96	<0,001
<i>Pronoprymna ventricosa</i>	1	10	1,2±0,20	0,83	<0,001
<i>Southwellina hispida</i>	1	5	1,2±0,12	0,97	0,002
<i>Paracuaria adunca</i> l.	5	7	1,25±0,15	0,93	<0,001
<i>Axine belones</i>	1	10	1,35±0,70	<u>0,32</u>	0,090
<i>Contracaecum rudolphii</i> l.	6	50	1,4±0,08*	0,86	<0,001
<i>Contracaecum multipapillatum</i> l.	3	15	1,4±0,12*	0,91	<0,001
<i>Hysterothylacium aduncum</i> l.	6	30	1,4±0,10*	0,86	<0,001
<i>Acanthogyrus adriaticus</i>	1	8	1,5±0,13*	0,96	<0,001
<i>Dicrogaster perpusilla</i>	1	6	1,5±0,20	0,90	0,004
<i>Monorchis monorchis</i>	2	8	1,5±0,17*	0,92	<0,001
<i>Prodistomum polonii</i>	1	16	1,5±0,11*	0,93	<0,001
<i>Saccocoelium obesum</i>	2	18	1,5±0,15*	0,86	<0,001
<i>Telosentis exiguus</i>	3	26	1,5±0,08*	0,94	<0,001
<i>Ligophorus szidati</i>	2	14	1,55±0,3	0,72	<0,001
<i>Ligophorus vanbenedenii</i>	1	12	1,6±0,25*	0,81	<0,001
<i>Saccocoelium</i> sp.	1	6	1,6±0,20*	0,93	0,001
<i>Solostamenides mugilis</i>	3	14	1,6±0,12*	0,94	<0,001
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	3	35	1,7±0,10*	0,90	<0,001
<i>Ascocotyle sinoecum</i> mtc.	3	17	1,7±0,12*	0,93	<0,001
<i>Haplospalanchnus pachysomus</i>	2	20	1,7±0,08*	0,96	<0,001
<i>Lepocreadium floridanus</i>	1	15	1,7±0,13*	0,93	<0,001
<i>Saccocoelium tensum</i>	2	24	1,7±0,16*	0,83	<0,001
<i>Schikhobalotrema sparisomae</i>	1	10	1,7±0,20*	0,90	<0,001
<i>Masocraes alosae</i>	1	10	1,8±0,10*	0,98	<0,001
<i>Scolex pleuronectis</i> l.	2	6	1,8±0,23*	0,94	0,001
<i>Ligophorus mediterraneus</i>	1	7	2,0±0,20*	0,94	<0,001
<i>Ligophorus cephalis</i>	1	7	2,3±0,20*	0,96	<0,001
<i>Neochinorhynchus personatus</i>	1	5	2,5±0,13*	0,99	<0,001

Примечание: ^a каждое компонентное сообщество включает не менее 10 зараженных данным паразитом рыб; ^b Подчеркнуты значения R^2 недостоверные при $p > 0,05$;

* значения b значимо отличаются от 1 (t-критерий Стьюдента, $p < 0,05$)

Не выявлено зависимостей между общим количеством видов гельминтов, которые составляют КС, а также средними значениями

индексов Бриллюэна (HB) и Шеннона (H') и коэффициентом b – соответствующие значения г-Спирмена были: 0,17; 0,34 и 0,26.

Таким образом, распределение как особей большинства (21 из 31) видов, так и всех гельминтов в большинстве (7 из 10) компонентных сообществ было агрегированным, как на видовом, так и на межвидовом уровнях. При этом агрегированность всех гельминтов была выше, чем каждого вида в отдельности. Очевидно, гетерогенность хозяев по отношению к приживаемости в них гельминтов усиливает агрегированность распределения последних.

Таблица 5. Характеристика распределения особей гельминтов всех видов, встреченных в исследованных компонентных сообществах, и сравнение с их разнообразием (средние значения HB и H')

Вид рыбы	Количество		Индексы разнообразия		Показатели линейной регрессии		
	видов	КС	HB	H'	$b \pm SE$	R^2	p
<i>Spicara smaris</i>	6	7	0,3	0,6	1,85±0,44	0,81	0,014
<i>Chelon auratus</i>	18	15	0,6	1,2	1,88±0,21*	0,86	<0,001
<i>Alosa immaculata</i>	5	11	0,4	0,5	1,92±0,23*	0,88	<0,001
<i>Trachurus mediterraneus</i>	6	17	0,4	0,9	1,97±0,16*	0,91	<0,001
<i>Atherina boyeri</i>	15	14	0,2	1,1	1,97±0,18*	0,91	<0,001
<i>Atherina hepsetus</i>	6	5	0,2	0,9	2,01±0,27*	0,96	0,018
<i>Mugil cephalus</i>	12	6	1,0	1,0	2,30±0,74	0,66	0,014
<i>Diplodus annularis</i>	6	5	0,3	0,6	2,40±0,52	0,92	0,042
<i>Engraulis encrasicolus</i>	3	9	0,1	0,3	2,57±0,21*	0,95	<0,001
<i>Belone belone</i>	9	10	0,3	0,7	2,70±0,35*	0,88	<0,001

* значения b значимо отличались от 1 (t-критерий Стьюдента, $p < 0,05$)

ГЛАВА 5 ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПОНЕНТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, МИГРИРУЮЩИХ ЧЕРЕЗ КЕРЧЕНСКИЙ ПРОЛИВ

5.1 Влияние сезонных миграций черноморской сельди *Alosa immaculata* на характеристики компонентных популяций моногеней *Mazocraes alosae*

Исследована зараженность моногеней *M. alosae* 463 особей черноморско-азовской проходной сельди *A. immaculata* в северо-восточной части Черного моря у побережья Крыма и во время ее миграции в Азовское море и реку Дон (Plaksina et al., 2021). Анализ динамики ИО *M. alosae* выявил значительное влияние сезона на численность моногеней у сельдей, исследованных в Керченском проливе (критерий Крускала-Уоллиса: $H_{(df=5, n=226)} = 13,8$; $p = 0,016$), и в Черном море на акватории Севастополя ($H_{(df=4, n=137)} = 24,7$; $p < 0,001$). В осенние и зимние месяцы, когда ИО низкий как в Керченском проливе, так и в Черном море, между этими районами нет существенных различий в показателях инвазии. Однако «район» влиял на численность *M. alosae* в апреле-мае (критерий Крускала-Уоллиса: $H_{(df=4, n=120)} = 46,4$; $p < 0,001$) и июне ($H_{(df=2, n=51)} = 21,7$; $p < 0,001$). В то же время не было установлено зависимости показателей инвазии моногеней сельди от

направления миграции хозяина через Керченский пролив или от солености воды. Численность *M. alosae* в этом районе находится примерно на одном уровне в период с февраля по июнь, когда рыбы заходят из Черного моря в Азовское море, и в августе-ноябре, когда сельдь мигрирует в противоположном направлении (Рисунок 1). Только в июле сельдь, выловленная в Керченском проливе (выходящая из Азовского моря), была сильно заражена *M. alosae*, и уровень ее зараженности соответствовал высоким значениям численности моногеней (ИО), зарегистрированным в мае и июне в Таганрогском заливе и в реке Дон (Рисунок 1), несмотря на существенные различия в солености между этими районами.

Сезон и среда обитания (район) хозяина значительно влияют на размер (длину тела) особей *M. alosae*, как при объединении этих факторов (критерий Крускала-Уоллиса: $H_{(df=12, n=1363)} = 380$; $p < 0,001$), так и когда они рассматриваются отдельно (для периодов года: $H_{(df=5, n=1363)} = 139$, $p < 0,001$; для районов: $H_{(df=4, n=1363)} = 190$, $p < 0,001$). Наибольший средний размер моногеней зарегистрирован в акватории Севастополя (Черное море) в течение февраля-марта и в Керченском проливе в течение всего периода (февраль-июнь), когда сельдь мигрировала из Черного моря в Азовское море (Рисунок 1).

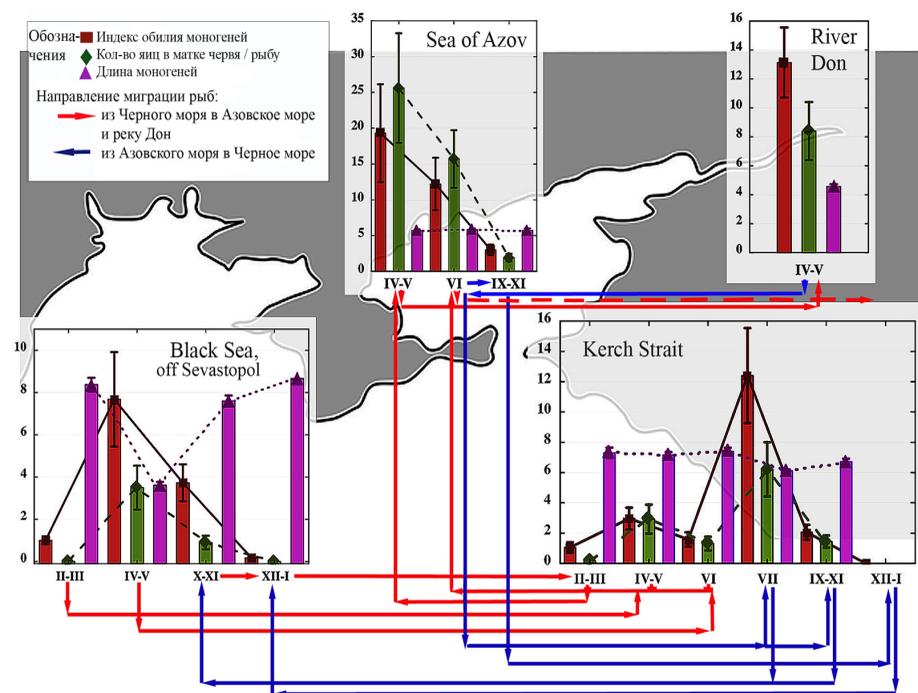


Рисунок 1. Сезонная динамика основных параметров компонентных популяций *Mazocraes alosae* в Черном и Азовском морях, Керченском проливе и р. Дон и схематические связи между компонентными популяциями с учетом миграции рыб. Ось X: I-XII месяцы; Ось Y: Численность (ИО) моногеней; количество яиц моногеней на рыбу, длина моногеней, мм.

Влияние солёности воды в диапазоне от 0 до 18‰ на успешность развития и вылупления яиц *M. alosae* исследовали *in vitro*. При каждом значении солёности наблюдался выклев личинок. Массовое размножение *M. alosae* в регионе Чёрного и Азовского морей происходит с апреля по июль, в течение всего периода, когда *Alosa immaculata* образует скопления и осуществляет нерестовую миграцию через Керченский пролив и в/из пресной воды. Однако моногеней, содержащих яйца в матке, также можно найти в течение февраля, когда около 40–50% из них имеют яйца, и в течение осени (сентябрь – ноябрь). Наибольшие значения показателей как численности, так и количества яиц *M. alosae* наблюдались в преднерестовых скоплениях *A. immaculata* в Таганрогском заливе. Впоследствии, когда рыба мигрирует в реку, показатели инвазии также довольно высоки, однако количество яиц моногеней и средний размер их тела существенно снижаются. Очевидно, что размножение *M. alosae* продолжается в реке и происходит пополнение компонентной популяции паразита молодыми особями (Рисунок 1).

При изучении сезонных изменений в фауне паразитов *A. immaculata* на Дунае и близлежащем районе Чёрного моря Г. К. Петрушевский (1957) констатировал наименьшую численность *M. alosae* в преднерестовых скоплениях сельди в мае, а наибольшие ее значения у рыб, покидающих реку летом после нереста. Б. Е. Быховский (1957), изучавший популяцию *M. alosae* в Каспийском море, установил, что его размножение начинается не ранее середины мая и моногеней, имеющие яйца в матке, обнаруживаются примерно в течение месяца. Выявленные различия в данных по продолжительности и месту размножения *M. alosae*, полученных нами и отмеченных Г. К. Петрушевским и Б. Е. Быховским, можно объяснить региональными различиями в продолжительности миграции сельди в район нереста и возвращения из него. В Каспийском море и Северо-Западной части Чёрного моря сельди рода *Alosa* не совершают продолжительную преднерестовую миграцию, собираясь в плотные скопления непосредственно перед заходом в реку. В то время как *A. immaculata*, обитающая у побережья Крыма, образует косяки, начинающие миграцию к местам нереста, уже в Чёрном море, и сначала проходит через пролив в Азовское море до предустьевых участков, а только потом в реку, совершая такой же длинный обратный путь. При этом размножение моногеней, очевидно, длится пока сельди находятся в плотных скоплениях.

Таким образом, жизненный цикл этого паразита строго синхронизирован с продолжительностью миграции хозяина из прибрежных вод Крыма через Азовское море и в реки для нереста, и размножение этой моногеней происходит как в реке, так и в море.

5.2 Влияние сезонных миграций ставриды *Trachurus mediterraneus* на характеристики компонентных популяций трематод

Исследована зависимость численности двух видов трематод *Prodistomum volanii* и *Lepocreadium floridanum* от сезона и направления миграции ставриды *Trachurus mediterraneus* через Керченский пролив. У обоих видов трематод отмечена сезонная динамика, как численности, так и доли особей, имеющих в матке яйца (Рисунок 2).

А

Б

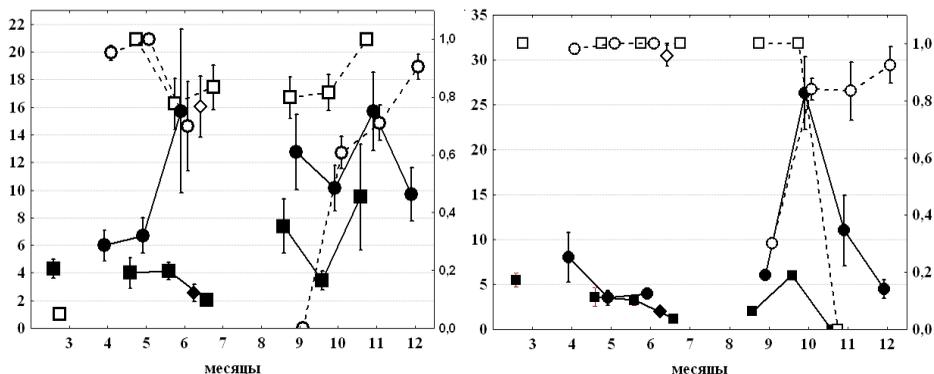


Рисунок 2. ИИ (левая ось У на обоих графиках) и доля трематод с яйцами в матке (правая ось У) *Prodistomum polonii* (А) и *Lepocreadium floridanum* (Б), паразитирующих у *Trachurus mediterraneus* в разных районах крымского побережья, в зависимости от сезона. Обозначения: Заполненные значки – ИИ; пустые значки – доля особей с яйцами; ■, □ – Керчь; ●, ○ – Севастополь; ◆, ◇ – Карадаг.

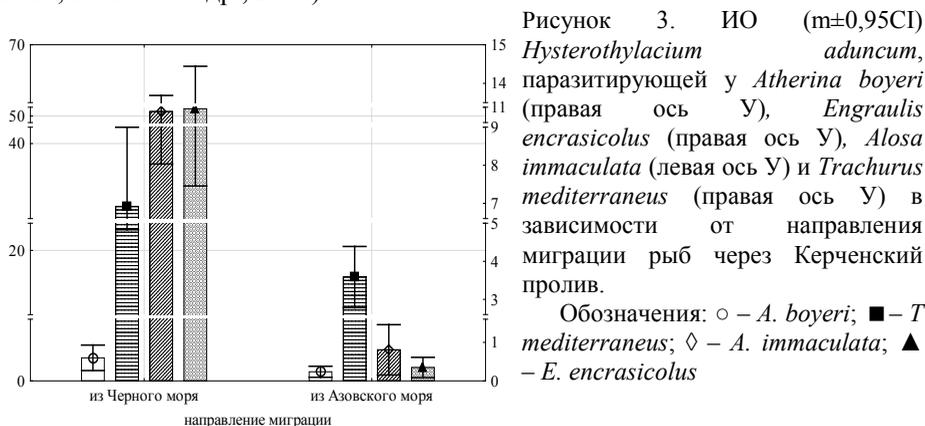
Ранее А. А. Ковалевой (1970) был сделан вывод, что миграция ставриды в Азовское море приводит к значительному снижению ее зараженности трематодами *Opechona pyriformis* и *Ancylocoelium typticum*. Во время настоящего исследования эти виды гельминтов обнаружены не были. Однако на примере двух других видов нами показано, что они имеют неодинаковую численность в ставриде, мигрирующей через пролив в одном направлении, но в разные месяцы. Так, численность как *P. polonii*, так и *L. floridanum* при миграции *T. mediterraneus* через Керченский пролив в одном направлении – из Черного моря в Азовское море с марта по июль уменьшилась в несколько раз. При этом если сравнивать численность *P. polonii* в ставриде, мигрировавшей через пролив в марте-июне, с ИИ этой трематоды во время обратной миграции рыб в сентябре, можно прийти к выводу об увеличении численности трематоды в Азовском море. Однако численность *P. polonii*, зарегистрированная у ставриды в октябре, не отличается от весенних показателей (Рисунок 2А). Аналогично, ИИ *L. floridanum* в марте (при миграции ставриды из Черного моря в Азовское) была выше, чем в сентябре (при обратной миграции), но находилась на том же уровне, что и в октябре (обратная миграция) (Рисунок 2Б).

Таким образом, материал, собранный в Керченском проливе в течение нескольких месяцев, пока длилась миграция рыб в одном направлении, выявил сезонные колебания, которые синхронны с изменениями численности трематод в районе Севастополя, и не связаны с направлением миграции рыб через Керченский пролив.

5.3 Влияние сезонных миграций рыб на характеристики компонентных популяций нематоды *Hysterothylacium aduncum*

Анализ влияния миграции хозяев через Керченский пролив на численность компонентных популяций личинок *H. aduncum* III стадии развития проведен на основе данных по зараженности хамсы *Engraulis encrasicolus* и атерины *Atherina boyeri* (Рисунок 3). Влияние миграции

окончательных хозяев на их зараженность личинками IV стадии развития, локализующимися в кишечнике, и половозрелыми нематодами – на примере сельди *Alosa immaculata* и ставриды *Trachurus mediterraneus* (Попюк, 2009, 2011; Гаевская и др., 2010).



Динамика численности *H. aduncum* у разных видов рыб в зависимости от направления миграции хозяев через Керченский пролив, имеет общий характер, но размах этих изменений различен (Рисунок 3). Сельдь и хамса, идущие из Черного моря в Азовское море, заражены *H. aduncum* в среднем в 10 и 20 раз больше, чем во время обратной миграции, а зараженность ставриды и атерины, аналогично – в 1,5 раза.

Таким образом, пребывание исследованных рыб в Азовском море привело к снижению их зараженности нематодой *H. aduncum*, что может быть связано с отсутствием основных первых промежуточных хозяев этой нематоды в этом водоеме, а инвазионное начало заносится в акваторию этого моря со вторыми промежуточными хозяевами – хамсой и атериной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе дан анализ фауны гельминтов 19 видов пелагических и придонно-пелагических рыб, обитающих у побережья Крыма в Черном и Азовском морях. Всего исследовано 4998 экз. рыб и у них найдено 58 видов гельминтов, принадлежащих к 5 крупным таксонам, среди которых наиболее представлены трематоды и моногенеи. Установлено, что большинство гельминтофауны составляют морские виды, виды-генералисты и автогенные виды. Выявлено, что инфрасообщества и компонентные сообщества гельминтов характеризуются низким видовым разнообразием и несбалансированностью по обилию видов. Показано, что структура сообществ соответствовала как модели «доминирующих – редких видов», так и модели «вложенности». Распределение как отдельных видов, так и всех гельминтов в сообществах, в большинстве случаев, было агрегированным. Анализ динамики численности моногенеи *Mazocraes alosae*, трематод *Prodistomum polonii* и *Lepocreadium floridanum*, а также нематоды *Hysterothylacium aduncum* в зависимости от миграции их хозяев (азово-черноморской сельди, ставриды, хамсы и атерины) через Керченский пролив, выявил существенное влияние этого фактора только на численность

нематод. Сделан вывод, что период размножения *M. alosae* синхронизован с длительностью нерестовых миграций сельдей в разных регионах. Экспериментально доказано, что развитие яиц *M. alosae* и выклев личинок не лимитируются соленостью воды.

ВЫВОДЫ

1. У 19 исследованных пелагических и придонно-пелагических рыб найдено 58 видов гельминтов, из них 2 вида идентифицированы в Черном море впервые, для 4 видов расширен круг их хозяев в Черном море и 1 представитель рода *Saccocoelium* идентифицирован как новый для науки вид. Наиболее представлены в гельминтофауне трематоды и моногенеи. Автогенные виды составляют 79% фауны, все аллогенные виды заканчивают развитие в птицах; морские виды – 86% фауны и среди них половина – стеногалинные виды, все пресноводные виды (13%) представлены личиночными стадиями птичьих паразитов. Виды-специалисты (7 моногеней, 1 цестода и 1 трематода) составляют 18% фауны, строгие специалисты представлены только моногенеями.

2. Инфрасообщества и компонентные сообщества гельминтов, паразитирующих у 12 исследованных видов рыб, характеризуются низким видовым разнообразием ($H_B \leq 1,0$; $H \leq 1,2$) и несбалансированностью по обилию видов ($d \geq 0,5$). Компонентные сообщества имели показатели разнообразия и выравненности выше, чем их инфрасообщества. Сообщества, включающие виды-специалисты, имели более высокие индексы видового разнообразия по сравнению с состоящими из генералистов, при сравнимом количестве видов.

3. Распределение видов по их встречаемости (ЭИ) в компонентных сообществах имело, в основном, бимодальный характер, при этом наблюдалась достоверная положительная зависимость между ЭИ и численностью ($\log IO$), четко выделялась группа доминирующих видов. Однако не выявлено зависимости между количеством доминирующих видов, с одной стороны, и общим количеством видов в компонентных сообществах, их специфичностью, сложностью жизненных циклов (ЖЦ) и тем, на какой стадии ЖЦ они паразитируют в данном хозяине. Структура компонентных сообществ имела выраженный характер «вложенности»: редкие виды, встречались, в основном, в наиболее богатых по количеству видов сообществах.

4. Распределение гельминтов в большинстве проанализированных компонентных сообществах характеризовалось коэффициентом функции регрессии вариансы к IO в пределах, ранее установленных для большинства других организмов – $1 < b \leq 2$, что характеризует сбалансированные паразито-хозяинные отношения. Анализ функции регрессии вариансы к средней IO всех видов ($b \approx 2$) показал отсутствие существенных негативных межвидовых взаимодействий в большинстве проанализированных компонентных сообществах. Более высокая степень агрегированности гельминтов всех видов по сравнению с распределением особей каждого вида говорит в пользу того, что гетерогенность хозяев в отношении приживаемости в них паразитов является фактором, усиливающим неравномерность распределения последних.

5. Установлено, что размножение моногенеи *Mazocraes alosae*, паразитирующей у *Alosa immaculata* в прибрежной акватории Крыма,

происходит на протяжении всего периода (апрель-ноябрь), пока сельди находятся в крупных скоплениях при их миграциях на нерест в реки бассейна Азовского моря и обратно. В условиях эксперимента *in vitro* установлено, что развитие яиц и выклев личинок *M. alosae* не лимитируется низкой соленостью воды, а размножение этих гельминтов может происходить и при заходе их хозяина в пресноводные акватории.

6. Анализ сезонной динамики численности двух видов трематод: *Prodistomum polonii* и *Lepocreadium floridanus*, паразитирующих у ставриды в черноморской акватории Крыма, выявил два пика численности для обоих видов. Выдвинуто предположение, что миграция ставриды в Азовское море не оказывают влияния на показатели численности этих трематод, а их динамика определяется сезоном.

7. Анализ численности нематоды *Hysterothylacium aduncum* у рыб, мигрирующих через Керченский пролив, выявил общий характер динамики ИО паразита. Однако, размах этих изменений различен: хамса, идущая из Черного моря в Азовское море весной и в начале лета, заражена *H. aduncum* в среднем в 20 раз больше, чем во время обратной миграции, сельдь – больше в 10 раз, а ставрида и атерина – в 1,5 раза. Вероятно, в Азовском море отсутствуют основные первые промежуточные хозяева *H. aduncum* в Азово-Черноморском регионе, а инвазионное начало заносится в акваторию этого моря со вторыми промежуточными хозяевами – хамсой и атериной.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ В ИЗДАНИЯХ, РЕКОМЕНДОВАННЫХ ВАК:

1. Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М., Мачкевский В. К., Пронькина Н. В., Полякова Т. А., Мордвинова Т. Н., **Попюк М. П. (Плаксина М. П.)** Особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) в Черном море // Морской экологический журнал. – 2010. – Отд. вып., №2. – С. 37 – 50.
2. **Попюк М. П. (Плаксина М. П.)** Паразитофауна трех массовых видов пелагических рыб во время миграции через Керченский пролив // Морской экологический журнал. – 2011. – IX, № 2. – С. 73 – 80.
3. **Попюк М. П. (Плаксина М. П.)** Обнаружение метацеркарий *Stephanoprora polycestus* (Trematoda: Echinostomatidae) на жабрах атерины *Atherina boyeri* в Черном море // Паразитология. – 2017. – том 51, № 6. – С. 481 – 489.
4. Petrov A. A., Dmitrieva E. V., **Popyuk M. P. (Plaksina M. P.)**, Gerasev P. I., Petrov S. A. Musculoskeletal and nervous systems of the attachment organ in three species of *Diplectanum* (Monogenea, Dactylogyroidea). // Folia Parasitologica. – 2017. – 64.
5. **Plaksina M. P.**, Gibson D. I., Dmitrieva E. V. Life-history studies on infrapopulations of *Mazocraes alosae* (Monogenea) parasitising *Alosa immaculata* (Actinopterygii) in the northern Black and Azov seas // Folia Parasitologica. – 2021. – Vol. 68. Article no. 009.
6. Petrov A. A., **Popyuk M. P. (Plaksina M. P.)**, Dmitrieva E. V., Gerasev P. I. Architecture of haptor musculature in three species of *Ligophorus* (Monogenea, Ancyrocephalidae) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2015. – Vol. 319, No. 2. – P. 244 – 256.

7. Pronkina N. V., Dmitrieva E. V., Polyakova T. A., **Popyuk M. P. (Plaksina M. P.)** The lifecycle of *Dichelyne minutus* (Rudolphi, 1819) (Nematoda: Cucullanidae) in the estuarine biocenosis of the Black Sea // Russian Journal of Marine Biology. – 2017. – Vol. 43, no. 2. – P. 148 – 155.
8. Lyakh A., Dmitrieva E., **Popyuk M. (Plaksina M.)**, Shikhat O., Melnik A. A geometric morphometric approach to the analysis of the shape variability of the haptor attachment structures of *Ligophorus* species (Platyhelminthes: Monogenea) // Ecologica Montenegrina. – 2017. – T. 14. – С. 92 – 101.

Публикации в прочих журналах, трудах, сборниках и материалах конференций:

1. **Попюк М. П.** Гельминтофауна пелагических рыб прибрежных вод Крыма Черного моря // Экология моря – 2009. – 78. – С. 75 – 80.
2. **Попюк М. П.** Паразитарная характеристика пелагических рыб прибрежных вод Крыма. // Тез. VI междунар. науч.-практич. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем "ПОНТ ЭВКСИНСКИЙ – 2009" (21–24 сентября 2009 г., Севастополь). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 95 – 96.
3. **Попюк М. П.** Паразитофаун некоторых массовых видов черноморских рыб во время миграции через Керченский пролив // Тез. VII Международной научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем "ПОНТ ЭВКСИНСКИЙ - 2011" посвящ. 140-летию ИнБЮМ НАН Украины (24 – 27 мая 2011 г., г. Севастополь). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 195 – 196.
4. **Попюк М.П.,** Пронькина Н.В. Морфологическая дифференциация однородных видов трематод подсем. Harpororinae (Digenea: Harpororidae) из Черного моря // Матер. школы для молодых специалистов и студентов к 105-летию со дня рожд. акад. А.В. Иванова: «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (20–22 октября, Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2011. – С. 121 – 124.
5. **Попюк М.П.,** Дмитриева Е.В. Особенности жизненного цикла *Mazocraes alosae* (Hermann, 1782) (Monogenea, Plathelminthes), паразитирующей у *Alosa pontica* (Eichwald) (Clupeidae, Pisces) в Черном и Азовском морях // Матер. V всерос. школы с междунар. уч. по теоретической и морской паразитологии (23–27 апреля 2012 г., Светлогорск). – Калининград, 2012. – С. 169 – 172.
6. Гаевская А.В., Дмитриева Е.В., Полякова Т.А., Пронькина Н.В., **Попюк М.П.** Влияние нефтяного загрязнения (ноябрь 2007 г.) на видовую структуру сообществ и параметры популяции некоторых гельминтов рыб Керченского пролива // Матер. VII междунар. науч. конф. «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона». – Керчь, 2012. – С. 256 – 262.
7. **Попюк М.П.** Особенности жизненных циклов двух видов трематод сем. Leroseadiidae Odner (Plathelminthes), паразитирующих у *Trachurus mediterraneus* (Steindachner) в Черном и Азовском морях// Тез. XV конф. украинского науч. общ-ва паразитологов (15–18 октября 2013 г., Черновцы) – Киев, 2013. – С. 85.
8. **Попюк М.П.** Изменения гельминтофауны черноморской атерины *Atherina boyeri* (Pisces, Atherinidae) в зависимости от ее сезонных миграций

- // Матер. междунар. науч. конфер. «Систематика и экология паразитов» (21–23 октября, г. Москва). – Москва, 2014. – С. 245 – 247.
9. Корнийчук Ю.М., Дмитриева Е.В., Полякова Т.А., Пронькина Н.В., **Полюк М.П.** Новые сведения о биоразнообразии паразитов рыб у Кавказского побережья Черного моря – В сб.: Матер. XVII между. научн. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (г. Нальчик, 5-6 ноября 2015г.) — Махачкала: Типография ИПЭ РД 2015. – 517с. – С. 473 – 476.
10. Полякова Т.А., Пронькина Н.В., **Полюк М.П.**, Корнийчук Ю.М., Дмитриева Е.В. Новые и малоизученные виды гельминтов от рыб из акваторий Новороссийска и Геленджика – В сб.: Матер. XVII между. научн. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (г. Нальчик, 5-6 ноября 2015г.) — Махачкала: Типография ИПЭ РД 2015. – 517с. – С. 490 – 492.
11. **Полюк М.П.**, Дмитриева Е.В. Структура сообществ гельминтов, паразитирующих у рыб в черноморской акватории Крыма // VI Всероссийская конференция с международным участием «Школа по теоретической и морской паразитологии» (5-10 сентября 2016 г., г. Севастополь) – С.116.
12. Дмитриева Е.В., Лях А.М., **Полюк М.П.** Применение геометрической морфометрии для изучения варибельности формы прикрепительных структур моногеней рода *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977. // III Всероссийская конференция с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (26–28 сентября 2016., Санкт-Петербург) – С. 34
13. **Полюк М.П.**, Петров А.А., Дмитриева Е.В., Герасев П.И. Реконструкция объемной формы склеритов прикрепительного диска *Ligophorus cephalis* (Monogenea) с применением лазерной конфокальной микроскопии // Школа для молодых специалистов и студентов «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А.В. Иванова (29 сентября – 1 октября 2016 г Санкт-Петербург) – С.61.
14. Корнийчук Ю.М., Дмитриева Е.В., Юрахно В.М., Полякова Т.А., Пронькина Н.В., **Полюк М.П.**, Тарина Н.А., Руденко М.И. Фауна паразитов рыб в биоценозах заповедной акватории у Лебяжьих островов // VIII Международная научно-практическая конференция: Заповедники Крыма. Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление (28–30 апреля, Симферополь, 2016). – Симферополь, 2016. – С. 305 – 307.
15. Petrov A. A., Dmitrieva E. V., **Plaksina M. P.** Muscle architecture of the haptor of *Lamellodiscus* (Monogenea: Diplectanidae) // Школа по теоретической и морской паразитологии : тез. докл. VII Всерос. конф. с междунар. участием, 9–14 сентября 2019, г. Севастополь / ред.: К. В. Галактионов. Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2019. С. 77.
16. Дмитриева Е. В., Полякова Т. А., Корнийчук Ю. М., Пронькина Н. В., **Плаксина М. П.**, Юрахно В. М., Лебедевская М. В., Лозовский В. Л., Белоусова Ю. В. Паразиты морских гидробионтов // Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / под ред. Н. С. Костенко. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. Гл. 3.1.4. С. 96 – 130.