

УДК 576.8595.132(262.5)

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПАРАСТРУКТУРЫ ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЫ НЕМАТОДЫ *HYSTEROTHYLACIUM ADUNCUM* (NEMATODA: ASCARIDATA) В МОРСКИХ БИОЦЕНОЗАХ КРЫМСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ

Завьялов А. В.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, andrej-zavyalov@yandex.ru

В работе использована одна из последних отечественных разработок методологии анализа паразитарных систем на примере нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata). Впервые проанализирована структура и динамика функционирования морской инвазионной паразитарной системы в эколого-географических условиях морских биоценозов крымского побережья с использованием одного из аспектов морфофункционального подхода – анализ параструктуры паразитарной системы. В формате данного аспекта рассмотрен механизм взаимодействия парагемипопуляций нематоды и её черноморских параксенных хозяев у берегов Крыма. Для анализа параструктуры черноморского паразита впервые применён креативный метод распределения хозяев по структурным уровням, что позволило решить проблему специфичности паразита к хозяину на популяционном уровне.

Ключевые слова: *H. aduncum*, паразитарная система, жизненный цикл, параструктура, морфофункциональная фаза, парагемипопуляция, соактант.

ВВЕДЕНИЕ

В середине 20 века паразитологические исследования вышли на новый уровень в области популяционно-ценогических аспектов. Это связано, прежде всего, с трудами (Беклемишев, 1956, 1970). Но настоящий прорыв в исследовании надпопуляционных категорий произошёл в самом конце прошлого века, когда впервые был разработан ряд методологических подходов к анализу паразитарных систем (ПС). В данной работе использована одна из таких методик – морфофункциональный подход (Гранович, 1996, 2009). В ранее опубликованной работе нами был рассмотрен первый аспект морфофункционального подхода – анализ метаструктуры ПС нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Завьялов, 2014). Была дана характеристика особенностей популяционных взаимодействий гемипопуляции паразита-генералиста с популяционными комплексами его метаксенных хозяев в процессе реализации жизненного цикла (ЖЦ) у берегов Крыма.

Цель настоящей работы состояла в анализе параструктуры (в формате второго аспекта морфофункционального подхода) паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* в экологических и географических условиях морских биоценозов крымского побережья.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гемипопуляция нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) взаимодействует сразу со многими популяциями хозяев разных видов, участвующими в реализации жизненного цикла. Такие хозяева именуются, как параксенные (Гранович, 1996; 2009). Ранее мы рассматривали метаструктуру, где на определённом этапе ЖЦ, в границах каждой морфофункциональной фазы (МФФ) с гемипопуляцией паразита взаимодействует множество популяций разных видов хозяев, относящиеся к одной экологической группе и образующих метаксенные функциональные комплексы популяций (Завьялов, 2014). И при анализе параструктуры эти комплексы (метаксенные) вполне можно отнести к параксенным хозяевам. Но в Чёрном море хозяином личиночной стадии могут быть представители ихтиофауны, ракообразные, моллюски и др. (разные экологические группы), участвующие в реализации ЖЦ в разных МФФ. Например, хозяевами личинок 3-й стадии (L 3) могут быть,

как планктофаги (шпрот, хамса, атерина) (вторая МФФ), так и ставрида, мерланг (третья МФФ) в полости тела, которых локализуется L 3. И от ставриды и мерланга L 3 по трофической цепи проникают в организм ихтиофага (окончательного хозяина). Кроме этого хозяевами L 3 являются моллюски, щетинкочелюстные (1 дополнительная МФФ). Так же L 3 отмечается и у хрящевых рыб (вторая дополнительная МФФ) (Завьялов, 2014). Следовательно, параструктуру образуют как многочисленные хозяева в конкретной МФФ (метаксенные хозяева), так и разные виды хозяев, участвующие в разных МФФ, но являющиеся хозяевами одной и той же стадии паразита.

Таким образом, группировки, образованные паразитами, находящимися на одной стадии ЖЦ и взаимодействующие как в границах определённой МФФ, так и в разных МФФ с хозяевами разных видов – именуется как парагемипопуляции (Гранович, 1996; 2009).

На популяционном уровне взаимодействие гемипопуляции паразита 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 иерархии отношений паразита и его хозяев. По мнению А. И. Грановича необходима разработка нового понятия, аналогичного специфичности, но на популяционном уровне (Гранович, 1996; 2009). Такая разработка нашла своё отражение в работах Ч. М. Нигматулина (Нигматулин, 1988; 1996; 2004). В паразитологической классификации олиго и поликсенных паразитов сложились два подхода: в первом в качестве критерия используется функция хозяев в прохождении разных стадий онтогенеза паразита – окончательные, промежуточные, паратенические, дополнительные, вставочные и постциклические; второй подход основан на критерии оценки степени коадаптивности сочленов ПС. В этом случае в практике исследований в качестве рабочего критерия используются показатели заражённости – интенсивность, экстенсивность инвазии и индекс обилия, с помощью которых подразделяют хозяев по мере уменьшения их значимости на обязательных, потенциальных, случайных, спорадических и каптивных (Нигматулин, 1988; 1996; 2004). По мнению Ч. М. Нигматулина реализация ЖЦ может осуществляться на разных структурных уровнях популяционных группировок хозяев, отнесение к которым возможно по степени заражённости хозяев с учётом численности их популяций (Нигматулин, 1988; 1996; 2004). Такое распределение хозяев целиком и полностью применимо к вопросу о параструктуре ПС *H. aduncum* в условиях крымского побережья. Учитывая данный подход, при анализе параструктуры ПС нематоды в нашей работе черноморские хозяева *H. aduncum*, относящиеся к разным экологическим группам и участвующие в реализации ЖЦ как в одной, так и в разных МФФ, были распределены по структурным уровням (табл. 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), как первый промежуточный хозяин у берегов Крыма, выступают многочисленные по биомассе представители кормового зоопланктона, которые представлены одиннадцатью таксонами у берегов Крыма в последнее десятилетие (Ковалёв и др., 1995). Вопрос об обязательности данной экологической группы в ЖЦ нематоды не вызывает сомнения по причине многочисленных экспериментов по искусственному заражению копепоид *H. aduncum*, проведенных зарубежными исследователями на материале из разных регионов Мирового океана (Завьялов, Белоиваненко, 2008, Adroher et al., 2004, Gonzalez, 1998, Markowski, 1937). При этом практически не встречаются данные зарубежных авторов о заражённости планктона, но данные о заражённости низших ракообразных у берегов Крыма фигурируют в работах отечественных паразитологов (Гаевская и др., 2010).

На наш взгляд судить о степени специфичности паразита к тому или иному виду копепоид по показателям заражённости планктона невозможно по техническим причинам. У копепоид очень короткий ЖЦ; объём проб не сопоставим с численностью популяции копепоид и их биомассой в разные сезоны, а период развития личинки паразита в организме копепоиды не превышает 8 суток (Завьялов, Белоиваненко, 2008). Поэтому результаты лабораторного искусственного заражения – это единственный адекватный критерий специфичности

нематоды к тому или иному представителю зоопланктона (на данный момент). В связи с этими доводами факт отнесения кормового зоопланктона к первым промежуточным хозяевам первого структурного уровня базируется на выводах по результатам 100 % экспериментального заражения копепод.

Численность и биомасса копепод, а также их доля в рационе питания хозяев паразита (планктофагов) позволяет судить о роли, которую они играют в ЖЦ нематоды. Это даёт возможность отнести этих гидробионтов к основным массовым первым промежуточным хозяевам *H. aduncum* первого структурного уровня. Среди одиннадцати таксонов кормового зоопланктона в биоценозах крымского побережья следует выделить холодолюбивые виды зоопланктона – *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Sagitta euxini*, а в районах малых глубин эвритермных *Acartia clausi* (Ковалёв и др., 1995) и *Acartia tonza*. Заражённость последней *H. aduncum* была подтверждена экспериментально (Завьялов, Белоиваненко, 2008).

Следует отметить, что ещё в 1937 году С. Марковским были искусственно заражены два вида черноморских копепод – *Eurotemora offinis*, *Fcaria bifilosa* (Markowski, 1937). Аналогичные работы по искусственному заражению черноморской копеподы *A. tonza* нематодой *H. aduncum* были проведены только в 2006 г. (Завьялов, Белоиваненко, 2008). Возможно, в бентали функцию первого промежуточного хозяина выполняют высшие ракообразные – крабы (*Carcinus aestuarii*) (Лозовский и др., 2009) (первый структурный уровень). Данный хозяин может выполнять функцию «подстраховки» при реализации ЖЦ нематоды у берегов Крыма. К первым промежуточным хозяевам, возможно, относятся щетинкочелюстные – *Sagitta setosa*, *Sagitta euxina* (Лобода, Хворов, 2004), гребневики – *Pleurobrachia pileus*, *Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata* (Гаевская и др., 2002) (второй структурный уровень – факультативные хозяева), но с той же вероятностью представителей этих таксонов можно отнести к транспортным хозяевам (третий структурный уровень – факультативные хозяева). Если с участием щетинкочелюстных в ЖЦ паразита всё относительно ясно, то в отношении гребневиков вопрос остаётся открытым по причине отсутствия информации о том, кому они передают инвазию по трофической цепи (Гаевская и др., 2002, 2010).

Функцию второго промежуточного хозяина как в акватории Чёрного моря, так и у берегов Крыма выполняют массовые виды планктофагов, в числе которых – шпрот *Sprattus sprattus phalericus*, хамса *Engraulis encrasicolus ponticus* (Гаевская и др., 2010) (первый структурный уровень). Заражённость этих видов очень высока, что делает их популяции основными фигурантами при реализации ЖЦ в биоценозах крымского побережья и всего Чёрного моря. *Sardina pilchardus*, *Clupeonella delicatula*, атерина *Atherina bonapartei*, *A. boyeri*, *A. hepsetus*, *Hypocampus guttulatus microstephanus* и др. (второй структурный уровень), *Diplodus annularis*, *Symphodus ocellatus*, *S. roissali* и др. (третий структурный уровень).

Роль окончательного хозяина *H. aduncum* в Чёрном море выполняют 29 видов разного рода хищников-ихтиофагов (Гаевская, 2005, Гаевская и др., 2010), но роль основных массовых видов у побережья Крыма принадлежит облигатным хозяевам (первый структурный уровень) паразита – ставриде *Trachurus mediterraneus* (ставрида играет роль как второго промежуточного, так и окончательного хозяина) (Завьялов, Кузьминова, 2010), сельди *Alosa kessleri pontica*, мерлангу *Merlangius merlangus euxinus* (Завьялов, Кузьминова, 2011), калкану *Psetta maxima maotica* и морскому ёршу *Scorpaena porcus*. Остальные ихтиофаги в побережье Крыма в силу невысоких значений заражённости играют роль второстепенных и относятся ко второму и возможно к третьему структурным уровням.

Четвёртый структурный уровень – это тупиковые и хозяева элиминаторы. В морских млекопитающих (дельфинах) и птицах 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 нематода *H. aduncum* относительно быстро гибнет по причине высокой температуры и агрессивности среды организма хозяина для данного паразита. Эти хозяева ациклогенные. Следовательно, значительная часть гемипопуляции нематоды перестаёт участвовать в реализации ЖЦ. С одной стороны, эти

хозяева не участвуют в реализации ЖЦ нематоды, а с другой стороны, элиминируют, исключают из ЖЦ паразита значительную часть популяции нематоды, внося «отрицательную» лепту в процесс реализации ЖЦ нематоды.

Таблица 1

Структурные уровни хозяев, формирующих параструктуру паразитарной системы *Hysterothylacium aduncum* у берегов Крыма

Структурные уровни	Хозяева стадий паразита			
	L1 и L 2	L 3 и L 4	L 5	Взрослая нематода
1	2	3	4	5
Генетически детерминированный круг хозяев облигатные хозяева	Первый промежуточный хозяин <i>Calanus helgolandicus</i> , <i>Pseudocalanus elongates</i> , <i>Acartia clause</i> , <i>Acartia tonsa</i> , <i>Eurotemora offinis</i> , <i>Fcaria bifilosa</i> , <i>Carcinus aestuarii</i>	Второй промежуточный хозяин <i>Sprattus Sprattus phalericus</i> , <i>Engraulis encrasicolus ponticu</i> , <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> Окончательный хозяин <i>Merlangius merlangus euxinus</i>	Окончательный хозяин <i>Alosa kessleri pontica</i> , <i>Merlangius merlangus euxinus</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	Окончательный хозяин <i>Alosa kessleri pontica</i> , <i>Merlangius merlangus euxinus</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>
Факультативные хозяева (случайные)	Первый промежуточный Хозяин <i>Sagitta euxina</i> , <i>Sagitta setosa</i> , <i>Mnemiopsis leidy</i> ? <i>Beroe ovata</i> ?	Второй промежуточный хозяин <i>Atherina boyeri</i> , <i>A. hepsetus</i> , <i>Sardina pilchardus</i> , <i>Symphodus tinca</i> , <i>Clupeonella delicatula</i> , <i>Nassarius reticulates</i> , <i>Gymnamodytes cicerellus</i> , <i>Hippocampus Guttulatus microstephanus</i> , <i>Diplodus anularus</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. roissali</i>	Окончательный хозяин <i>Belone belone euxini</i> , <i>Acipenser guldenshtadti</i> , <i>Huso huso</i> , <i>Salmo trutta lbrax</i> , <i>Trigla lucerana</i> , <i>Trachinus draco</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Pomatomus saltatrix</i> , <i>Solea nasuta</i>	Окончательный хозяин <i>Belone belone euxini</i> , <i>Acipenser guldenshtadti</i> , <i>Huso huso</i> , <i>Salmo trutta lbrax</i> , <i>Trigla lucerana</i> , <i>Trachinus draco</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Pomatomus saltatrix</i> , <i>Solea nasuta</i>

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5
Экологически обусловленный круг хозяев		Резервуарный хозяин Pleurobrachia pileus, Mnemiopsis leidyi ? Beroe ovata ? Nassarius reticulatus, Cyclope neritea, Merlangius merlangus euxinus, Trachurus mediterraneus ponticus		
Тупиковые и хозяева элиминаторы	Хрящевые?	Окончательный хозяин Хрящевые	Окончательный хозяин Хрящевые	Окончательный хозяин Дельфины, птицы, хрящевые

Таким образом, параструктура ПС нематоды – это взаимодействующие при чередовании МФФ функциональные параксенные комплексы соактантов, состоящие наряду с гемипопуляциями (парагемипопуляциями) яиц, личинок и взрослых нематод с комплексами соответствующих им популяций хозяев различного структурного уровня как в одной, так и в разных МФФ.

Завершающий аспект параструктуры ПС *H. aduncum* отражает её межбиоценотическое распространение. Весь необходимый набор популяционных систем может обеспечить циркуляцию внутри одного биоценоза у Крымского побережья. В тоже время, очевидно, что хозяева, обладающие высокой степенью дисперсии, могут циркулировать в нескольких, иногда весьма отдалённых друг от друга биоценозах. Например, миграции ставриды в Азовское море или миграции хамсы от Керченского пролива в район северо-западного шельфа (Николаева, 1963) являются способом обмена генетической информацией между биоценозами. Также можно отметить при миграции крупноразмерного шпрота в Азовское море из малокормных районов у берегов Крыма (Глушенко, Негода, 2004, Глушенко, Чашин, 2008).

ВЫВОДЫ

1. Параструктура паразитарной системы *Hysterothylacium aduncum* у берегов Крыма формируется:

1) в конкретной морфофункциональной фазе функциональными параксенными комплексами соактантов, включающими в себя парагемипопуляции нематоды и соответствующие им комплексы хозяев разных видов, относящихся к одной экологической группе;

2) в разных морфофункциональных фазах хозяева различных видов и экологических групп, как в бентали так и в пелагиали взаимодействуют с гемипопуляцией паразита находящейся на определённой стадии жизненного цикла.

2. Функциональная значимость популяционных комплексов в параструктуре паразитарной системы определяется структурным уровнем хозяина.

Список литературы

- Беклемишев В. Н. Возбудители болезней как члены биоценоза // Зоологический журнал. – 1956. – Т. 35, вып. 12. – С. 1765–1778.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии // М.: Наука, 1970. – 502 с.
- Гаевская А. В., и др. Паразиты гребневиков – вселенцев в Чёрном море // Экология моря: сб. науч. трудов. – Севастополь, 2002. – Вып. 61. – С. 18–20.
- Гаевская А. В. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека // Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. – 223 с.
- Гаевская А. В. и др. Особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) в Чёрном море // Мор. экол. журн. – 2010. – Т. 9, № 2. – С. 37–50.
- Глущенко А. И., Негода С. А. Условия нагула черноморского шпрота в основных районах летнего промысла в современный период // Рыбне господарство України. – 2005. – № 3, 4 (54). – С. 6–8.
- Глущенко А. И., Чашин А. К. Особенности питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) и формирование его нагульных скоплений // Морский экологический журнал. – 2008. – 7, №3. – С. 5–14.
- Гранович А. И. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов // Паразитология. – 1996. – 30. – С. 343–356.
- Гранович А. И. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины // Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Т. 313, №3. – С. 329–337.
- Завьялов А. В., Белоиваненко Т. Г. Исследование процесса заражения личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) копепод и личинок камбалы-калкан // Рыбне господарство України. – 2008. – № 4. – С. 47–49.
- Завьялов А. В., Кузьмина Н. С. Особенности межгодовых колебаний заражённости ставриды *Trachurus mediterraneus* (Staindachner) нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) у юго-западного побережья Крыма // Рыбне господарство України. – 2010. – № 2 (67). – С. 2–529.
- Завьялов А. В., Кузьмина Н. С. Особенности заражённости мерланга *Merlangius merlangius euxinus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) у юго-западного побережья Крыма в различные годы // Рыбное хозяйство. – 2011. – № 1. – С. 51–54.
- Завьялов А. В. Популяционно-иерархические и функциональные особенности организации метаструктуры паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) в морских биоценозах Крыма // Учёные записки Таврического национального университета им. Вернадского Серия «Биология, химия». – 2014. – Т. 27 (66). – № 2. – С. 80–95.
- Ковалёв А. В. и др. Исследования зоопланктона Чёрного моря в 1995 г. // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Чёрного моря. – Севастополь, 1996. – С. 254–265.
- Лобода А. П., Хворов С. А. Первая находка личинок нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda) у сагитт *Sagitta setosa* в Чёрном море // Вестник зоологии. – 2004. – Т. 38, № 6. – С. 75–76.
- Лозовский В. Л. и др. Роль черноморского краба *Carcinus aestuarii* (Decapoda, Porthunidae) в жизненных циклах некоторых гельминтов // 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.
- Нигматулин Ч. М. Жизненные циклы популяций и нишевая структура пелагических сообществ // 3-я Всесоюзная конф. по морской биологии, окт. 1988 г., Севастополь: тезисы докл. – К., 1988. – Ч. 1. – С. 283–284.
- Нигматулин Ч. М. Попытка синтеза основных экологических понятий // 7 съезд Гидробиологического общества РАН, 14-20 окт. 1996 г., Казань: материалы съезда. – Казань, 1996. – Т. 1. – С. 137–139.
- Нигматулин Ч. М. К теории жизненных циклов паразитов, терминология и классификация хозяев по их роли в жизненных циклах гельминтов // 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.
- Николаева В. М. Паразитофауна локальных стад некоторых пелагических рыб Чёрного моря // Труды Севастопольской биологической станции. – 1963. – Т. 16. – С. 387–438.
- Adroher E. J. et al. 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 // Diseases of Aquatic Organisms. – 2004. – Vol. 58, № 1. – P. 41–45.
- Gonzalez. L. The life cycle of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda, Anisacidae) in Chilean marine farms // Aquaculture. – 1998. – № 162. – P. 173–186.
- Markowski S. Über die Entwicklungsgeschichte und Biologie des Nematoden *Contraecaecum aduncum* (Rudolphi, 1802) // Bulletin Academie Polonaise Sciences Lettres. Ser. B. Sciences Naturelles. – 1937. – №. 2. – P. 227–247.

Zavyalov A. V. Structural and functional organization of parastructure of parasitic system of nematode *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) in the conditions of marine biocenosis of Crimean coastal waters.

At the present study the current methodology of analysis of parasitic systems at the case of nematode *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) was used. Firstly the structure and dynamics of functioning of

marine parasitic invasion system in ecological and geographical conditions in Crimean coastal marine biocenosis used the aspect of morpho-functional approach, including the analysis of parastructure of parasitic system were discussed. The mechanism of relationships between parahemipopulations of nematode and its Black Sea paraxen hosts in the coastal waters of Crimea was shown. For the analysis of parastructure of the parasite for the first time the creative method of the hosts distribution on structural levels was used which was helped to solve the problem of the specificity of parasite and hosts on population level.

Key words: *H. aduncum*, parasitic system, life cycle, parastructure, morphofunctional phase, parahemipopulations soactant.

Поступила в редакцию 12.12.2015 г.