



УДК 576.8:595.132(262.5)

**А. В. Гаевская**, д. б. н., зав. отд., **Ю. М. Корнийчук**, к. б. н., учён. секр., **В. К. Мачкевский**, к. б. н., с. н. с.,  
**Н. В. Пронькина**, н. с., **Т. А. Полякова**, м. н. с., **Т. Н. Мордвинова**, к. б. н., с. н. с.,  
**М. П. Попюк**, аспирант

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

### ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЫ НЕМАТОДЫ *HYSTEROETHYLACIUM ADUNCUM* (NEMATODA: ANISAKIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ

Впервые проанализированы особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) в условиях Чёрного моря. Показана роль хозяев разных таксономических и экологических групп в поддержании численности и циркуляции этого вида в экосистеме водоёма.

**Ключевые слова:** нематода, *Hysterothylacium aduncum*, паразитарная система, Чёрное море

Прежде чем приступить к непосредственному изложению сути проблемы, обозначенной в названии данной статьи, остановимся на самом определении понятия «паразитарная система». Паразитарная система (ПС) представляет собой надпопуляционную категорию, составляемую популяцией паразита и популяцией(ями) хозяина(ев), участвующего(их) в реализации его жизненного цикла и обеспечивающего(их) существование паразита в конкретном биоценозе [1]. Ядром ПС является популяция паразита, а её «периферийными» элементами – популяции свободноживущих животных, предоставляющих паразиту (представителям отдельных фаз его жизненного цикла) среду обитания. Структура ПС зависит от стратегии жизненного цикла паразита и числа видов хозяев, участвующих в нём, в связи с чем они разделяются на дву- и многокомпонентные, простые и сложные. Роль и значимость тех или иных хозяев в ПС подчёркивает их распределение по соответствующим категориям, основанием для выделения которых служат

те или иные аспекты взаимоотношений паразита и его хозяев. Существуют разные, зачастую даже противоречащие друг друга определения той или иной категории хозяев. К примеру, в одной из последних публикаций [28] хозяева, участвующие в жизненных циклах гельминтов, разделены на обязательных и факультативных (это определение отнесено как к промежуточным, так и к окончательным хозяевам), дополнительных (с двумя подгруппами), тупиковых (с подгруппами собственно капривных хозяев и хозяев-убийц). Несмотря на различия в методологическом подходе к классификации хозяев, её суть сводится фактически к одному: обязательно, и если да, то в какой степени, или же не обязательно участие данного хозяина в жизненном цикле конкретного паразита. Однако именно такое распределение хозяев по соответствующим группам играет решающую роль при изучении реальной структуры ПС того или иного гельминта, в том числе и для оценки его эпизоотической значимости.

Благодаря своеобразию структуры ПС паразиты вступают в сложные ценогические отношения со своими хозяевами, перераспределяют потоки вещества и энергии в экосистеме, прочно «сшивая» пищевую структуру сообщества и формируя так называемую трофико-паразитарную сеть [1, 9, 25]. Состав и функционирование ПС даже у одного и того же вида паразитов, а особенно у обладающих широкой экологической валентностью, в разных регионах могут существенно различаться в зависимости от сочетанного воздействия абиотических и биотических факторов среды. В любом случае исследование структуры и особенностей функционирования ПС позволяет лучше понять и оценить биоценогическую роль паразитов, а также особенности функционирования самих экосистем, неотъемлемым компонентом которых являются эти паразиты.

Практически во всех публикациях, авторы которых пытаются раскрыть специфику функционирования той или иной ПС, в качестве объекта исследования фигурируют наиболее изученные виды гельминтов со сложным жизненным циклом, обычно это – нематоды, трематоды или же цестоды.

Не будет преувеличением сказать, что одним из наиболее известных и распространённых видов гельминтов, регистрируемых у рыб Мирового океана и его морей, в том числе Чёрного, является анизакидная нематода *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802). Её взрослые и личиночные формы описаны от сотен видов хозяев, среди которых не только рыбы, как костистые, так и хрящевые, но и беспозвоночные самых разных таксонов, а также морские млекопитающие и даже водоплавающие птицы и человек (случаи регистрации *H. aduncum* у теплокровных животных обсудим несколько позже). *H. aduncum* относят к числу космополитов, его встречают как в морских и океанических водах на самых разных глубинах – от прибрежной зоны до глубин материкового склона, так и в солоноватых и даже пресных водах, а его численность в одном хозяине может достигать нескольких сотен и даже тысяч

экземпляров (см. обзор в [6]). Кстати, столь широкий диапазон абиотических факторов среды, при которых регистрируют *H. aduncum*, может говорить в пользу того, что под этим названием скрываются, по меньшей мере, два, а то и три близких, так называемых сестринских, вида *Hysterothylacium* (sibling species). Определённый интерес к изучению данного паразита подогревает также информация о его возможной патогенности для человека [52]. По этой причине не удивительно, что литература, посвящённая различным аспектам таксономии и филогении, биологии, экологии и специфичности, географического распространения и хозяйственного значения *H. aduncum*, насчитывает сотни источников, которых вполне могло бы хватить на отдельную монографию (обзор информации по состоянию на 2005 г. см. в [6]). Что касается попыток проанализировать особенности жизненного цикла, а тем более, паразитарной системы данного паразита, то их немного, и среди них, прежде всего, следует отметить работы М. Кёй [43], Л. Гонзалес [36], а также С. Климпела и С. Рюкерг [42]. Последняя из цитируемых работ привлекательна тем, что её авторы попытались показать влияние физических факторов среды на стратегию жизненного цикла *H. aduncum*, в результате чего этот вид стал самой распространённой анизакидной нематодой у рыб Северного моря.

Вместе с тем, приходится констатировать, что, несмотря на широкую встречаемость *H. aduncum* у рыб и беспозвоночных Чёрного моря, до сего времени не предпринималось даже попыток изучить структуру и функционирование паразитарной системы названного вида в данном водоёме. Именно этой проблеме и посвящена настоящая работа, основанная как на результатах многолетних собственных сборов нематод от черноморских рыб, беспозвоночных и птиц, так и на анализе всей доступной литературы по *H. aduncum* не только отечественных, но и зарубежных авторов (из-за ограниченного объёма статьи мы не приводим все использованные нами источники, делая ссылки на обзорную монографию [6]).

Что касается собственно материалов авторов данной статьи, то это: сборы *H. aduncum* от 28 видов рыб, принадлежащих к 19 родам, от 3 видов гребневиков, 2 видов моллюсков и 1 вида декапод<sup>1</sup>. Поскольку большая часть коллекционных сборов уже обработана, а результаты этой обработки представлены в многочисленных публикациях, ссылки на которые будут сделаны по ходу текста, то это позволяет не останавливаться детально на описании процедуры обследования животных и обработки материалов, а сразу же перейти к обсуждению поставленной нами проблемы.

Первоначально охарактеризуем встречаемость *H. aduncum* у беспозвоночных, рыб и млекопитающих Чёрного моря, поскольку без этого невозможно оценить роль каждой таксономической группы хозяев и каждого хозяина в отдельности в реализации жизненного цикла названного гельминта.

Начнём с беспозвоночных животных. В Чёрном море среди хозяев личиночных форм *H. aduncum* – представители разных таксонов беспозвоночных: копеподы, крабы, гребневики, хетогнаты и моллюски. Встречаемость этих личинок среди перечисленных хозяев, а также стадии их развития заметно различаются, что позволяет делать определённые выводы отно-

сительно той роли, которую они играют в жизненном цикле названного паразита.

Так, если в районе Севастополя экстенсивность инвазии (ЭИ) копеподы *Pseudocalanus elongatus* личинками 3 стадии (L3) данного паразита достигает 38 % [33], то ЭИ краба *Carcinus aestuarii* (syn. *C. mediterraneus*) – единственного представителя высших ракообразных, инвазированного *H. aduncum*, – в этом же районе в течение почти 40 лет варьирует в пределах 6 – 8 % при интенсивности инвазии (ИИ) 1 – 15 личинок/особь (индекс обилия (ИО) 8 экз./особь) [22, 27]. Однако даже у этих, казалось бы, обычных хозяев встречаемость нематод, как правило, носит сезонный характер. В частности, у псевдокалянуса паразиты были обнаружены только в ранневесенний период, с пиком в марте, причём ИИ колебалась от 1 до 3 экз., а заражённые крабы встречались только в период поздней весны – раннего лета, но их заражённость была значительно выше, чем таковая копепод. Кстати, возможность участия *Pseudocalanus elongatus* в жизненном цикле *H. aduncum* в качестве промежуточного хозяина подтверждена экспериментально [4].

Акцентируем внимание на том обстоятельстве, что в данном случае в качестве хозяев *H. aduncum* фигурируют ракообразные абсолютно разных экологических группировок – планктонные копеподы и бентические крабы. Если же обратиться к данным литературы, то и они позволяют выделить среди ракообразных – первых промежуточных хозяев *H. aduncum* – две экологические группы: планктонные формы, к примеру, *Acartia longitremis* [3], и донные ракообразные, например, *Caprella septentrionalis* или же *Neomysis intermedia* [3, 53].

Довольно часто *H. aduncum* регистрируют у черноморских гребневиков. Впервые мы нашли их у *Mnemiopsis leidyi* у кавказских берегов в начале 1990-х годов; выявленные в гребневиках личинки находились на 3-й стадии развития [8]. В последующие годы личинки *H. aduncum* были обнаружены у *Beroe ovata*, причём только у особей, выловленных в открытой части моря, а также у *Pleurobrachia pileus* [11].

<sup>1</sup> Речь идёт только о тех видах позвоночных и беспозвоночных животных, у которых нами был зарегистрирован *Hysterothylacium aduncum*. Действительное же количество видов черноморских животных, обследованных нами, в том числе, на наличие нематод, намного больше. К примеру, в ходе настоящего исследования (2004 – 2009 гг.) были вскрыты рыбы 37 видов, но в 9 из них эти нематоды не найдены. Ракообразные в наших сборах представлены 34 видами (10000 экз. 2 видов Copepoda, 4700 экз. 14 видов Decapoda, 1500 экз. 5 видов Isopoda и 16300 экз. 13 видов Amphipoda), но личинки *H. aduncum* обнаружены только у одного вида декапод. Из более чем 30 тыс. экз. вскрытых моллюсков, принадлежащих к 42 видам, только у двух видов гастропод были зарегистрированы личинки *H. aduncum*. 500 экз. полихет 3 родов (*Hediste*, *Nereis* и *Polydora*) (2004 – 2008 гг.) оказались свободны от *H. aduncum*. Не встречен этот паразит также ни в одной из водоплавающих птиц (57 экз. 7 видов), обследованных в 2000 – 2005 гг.

Кстати, в Атлантике, в нативном ареале, *H. aduncum* у мнемипсиса пока не зарегистрирован, несмотря на высокие показатели встречаемости личинок и взрослых форм этого гельминта у разных видов рыб (см. [6]). Подавляющее большинство личинок, выявленных в гребневиках, находилось на 3-й стадии (L3), наиболее крупные – на 4-й (L4). Скорее всего, в гребневиках не происходит развития личинок от L3 к L4 (во всяком случае, подобная информация в литературе отсутствует). Однако известно, что оказавшиеся по разным причинам в воде личинки *H. aduncum*, как L3, так и L4, довольно долго выживают во внешней среде в свободном состоянии [6]. Поэтому вполне вероятно их попадание на стадии L4 к гребневикам при питании тех планктоном. В ходе того же исследования [11] было вскрыто более 1100 экз. *M. leidy*, но нематод в них тогда мы не нашли. Поскольку пробы и мнемипсиса, и берое были получены из прибрежных вод Крыма, то невольно напрашивался вывод о слабой заражённости этих гребневиков *H. aduncum* в данном регионе. В противоположность им, пробы *P. pileus* были взяты в южной части моря вдоль анатолийского побережья; *H. aduncum* выявлен здесь у 1.8 – 13.3 % гребневиков (в среднем у 5.2 %). По [45], у черноморских берегов Турции заражённость *P. pileus* личинками *H. aduncum* в конце зимы достигала 32 %, ранней весной – 54 %, поздней весной – 6 %, а летом (июль – август) – 65 – 73 %. До 90 % содержимого желудка *P. pileus* в этих водах составляют copeподы, причем 39 % приходится на долю *Calanus euxinus*, а 30 % – на долю *Pseudocalanus elongatus*. Скопления *P. elongatus* – о его заражённости нематодами говорилось выше – обычно наблюдаются в открытых районах моря ниже термоклина, что в определённой степени объясняет высокие показатели встречаемости этого гельминта у обитающего там и питающегося псевдокалянусами *P. pileus*.

И хотя по нашим наблюдениям, встречаемость этого паразита у *P. pileus* несколько ниже указываемой турецкими коллегами, в

любом случае, для зоопланктона открытых районов моря – это высокие показатели заражённости гельминтами (у океанического зоопланктона она обычно находится в пределах 0.02 – 1.0 %, редко повышаясь в зоне апвеллинга до 2 – 3 %) [41, 46].

Таким образом, *P. pileus* активно участвует в жизненном цикле *H. aduncum* в качестве, возможно, паратенического хозяина (М. Кёй называет желетелых вторыми промежуточными – транспортными хозяевами [43]). Судя по всему, вселившиеся в Чёрное море *M. leidy*, равно как и *Beroe ovata*, также становятся постоянными участниками паразитарной системы *H. aduncum* в этом водоёме, чему в немалой степени способствует их питание планктонными организмами, в том числе copeподами. Однако трудно сказать, кому эти желетелые передают этих паразитов по причине отсутствия соответствующей информации.

Ещё одна группа беспозвоночных – хозяев *H. aduncum* в Чёрном море – это щетинкочелюстные. Личинку этой нематоды впервые нашли у сагитты у берегов Болгарии [23]. Первоначально её определили только до рода, а затем после детального изучения морфологических особенностей установили принадлежность к *H. aduncum* [24]. В настоящее время *H. aduncum* L3 регулярно отмечают у *Sagitta setosa* в акватории Севастополя: встречающиеся в пробах зоопланктона сагитты поражены этим гельминтом на 10 – 12.5 % [21; устн. информ. сотрудников отд. планктона ИнБЮМ]. Это – самые высокие показатели встречаемости *H. aduncum* в сагиттах из известных в литературе: обычно сообщают о заражённости от 0.05 до 1.7 % особей из числа обследованных в популяции. Тем не менее, практически все исследователи отмечают, что в сагиттах *H. aduncum* L3 встречается чаще других паразитов. Так, из 8 видов гельминтов, зарегистрированных у *S. setosa* в Ла-Манше, личинки *H. aduncum* составляли 56 % от общего количества найденных у неё паразитов, а её общая заражённость всеми гельминтами составила 1 % [46].

У восточного и северо-восточного побережья Тайваня *H. aduncum* оказался единственным видом гельминтов, обнаруженным у *Sagitta* sp.: из 10 тыс. вскрытых сагитт нематоды найдены у 0.05 % особей, по одной личинке в каждой [49]. Находили этих нематод у сагитт и в других регионах: в юго-западной Атлантике (1.3 %) [41], в Белом море [4], в водах Новой Зеландии (1.7 %) [40] и т.д. Поскольку в сагиттах обычно встречаются личинки 3-й стадии развития, и их дальнейшего развития в этих животных не наблюдается, то их можно было бы отнести к так называемым транспортным хозяевам в жизненном цикле *H. aduncum*. Однако сагитты – обычный компонент питания многих рыб-планктофагов (см. далее), которым они и передают данного паразита, тем самым обеспечивая ему возможность успешной реализации жизненного цикла. Иными словами, сагитт следует отнести ко вторым промежуточным – транспортным хозяевам в паразитарной системе рассматриваемого вида нематод, что, кстати, делает и М. Кёй [43].

И, наконец, *H. aduncum* может паразитировать даже у брюхоногих моллюсков. В печени и гонаде *Nassarius reticulatus* и *Cyclope neritea*, обитающих у берегов Крыма, были обнаружены *H. aduncum* L3 (соответственно у 0.3 и 5.4 % обследованных особей) [13]. Нематоды были активными, после извлечения из моллюсков помещены в чашки Петри с профильтрованной морской водой, в которой оставались живыми в течение двух суток при температуре +18°C. Попадание этих нематод в моллюсков явно связано с хищническим образом жизни последних (нассариус, к тому же, и трупоед).

Заканчивая изложение информации о встречаемости личинок *H. aduncum* у беспозвоночных животных, подчеркнём ещё раз, что данный паразит не найден нами у 22500 экз. 31 вида декапод, амфипод и изопод, более чем у 30 тыс. моллюсков 42 видов. Не дали положительного результата и выполненные нами вскрытия более 10 тыс. экз. акарций – *Acartia clausii* и *A. tonsa*, отловленных в прибрежных

водах Севастополя, а также 500 экз. полихет трёх родов, собранных в этом же районе.

Таким образом, с учётом показателей встречаемости *H. aduncum* у перечисленных черноморских беспозвоночных, а также стадий развития, на которых они находились (L3 или же L4), в Чёрном море к первым промежуточным хозяевам гельминта следует отнести копепод *Pseudocalanus elongatus* и крабов *Carcinus aestuarii*, ко вторым промежуточным – транспортным хозяевам – гребневику *Beroe ovata*, *Mnemiopsis leidyi*, *Pleurobrachia pileus*, а также сагитт *Sagitta setosa* и моллюсков *Nassarius reticulatus* и *Cyclope neritea*. В качестве небольшой ремарки: и *Nassarius*, и *Cyclope* входят в спектр питания ряда губановых рыб, которым они и передают данного паразита, способного, как мы видели, выживать в моллюсках довольно продолжительное время. Отметим также, что, исходя из образа жизни названных беспозвоночных, копеподы, гребневики и сагитты относятся к пелагической подсистеме рассматриваемой ПС, а крабы и моллюски – к бентической.

Следующая в трофической цепи группа хозяев *H. aduncum*, это – рыбы, у которых встречаются взрослые формы и/или личинки L3 и L4. Заметим, что данный вид нематод упоминается практически во всех публикациях, в которых идёт речь о гельминтах черноморских рыб. Даже у неизвестно как попавшей к берегам Крыма путассу (*Micromesistius poutassou*) единственный обнаруженный паразит оказался нематодой *H. aduncum* [2]. Кстати, кишечник пойманной рыбы, длина тела которой оставляла 17.5 см, был заполнен переваренными остатками копепод, среди которых вполне могли оказаться и псевдокалянусы. Известно, что путассу обычно держится в толще воды (от 100 м и глубже) и питается в основном ракообразными, а более крупные особи (эти рыбы достигают в длину 45 см) переходят на питание мелкими рыбами [5].

В целом, среди хозяев *H. aduncum* в Чёрном море – почти 50 видов рыб [7].

Поскольку единственный путь попадания *H. aduncum* к рыбам – трофический, то для анализа встречаемости в них этих нематод целесообразно распределить их в соответствии со способом питания на соответствующие группировки – планкто-, икто-, бенто-, детритофагов и рыб со смешанным питанием.

Первая группа в наших сборах представлена 9 видами: шпрот (*Sprattus sprattus phalericus*), черноморская хамса (*Engraulis encrasicolus ponticus*), сардина (*Sardina pilchardus*), тюлька (*Clupeonella delicatula*), атерины (*Atherina bonapartii*, *A. boyeri pontica* и *A. hepsetus*), пескорой (*Gymnammodytes cicerellus*), морской конёк (*Hippocampus guttulatus microstephanus*).

Среди перечисленных хозяев наивысшие показатели заражённости данным гельминтом характерны для черноморского шпрота. К примеру, на шельфе у юго-западного Крыма годовики шпрота заражены *H. aduncum* L3 более чем на 80 %, при этом с возрастом рыб показатели встречаемости паразита возрастают, и у двух- – трёхгодовиков ЭИ обычно близка к 100 % [16]. При этом ИИ шпрота личинками *H. aduncum* демонстрирует существенные региональные различия. К примеру, в 1998 – 1999 гг. у шпрота из района м. Лукулл индекс обилия этого паразита составил 46.3 экз./особь, фактически те же величины отмечены в районе Балаклавы (45.0 экз./особь), но в севастопольском регионе этот показатель был значительно выше – 80.2 экз./особь [15]. В целом, из обследованных нами более 2 тыс. экз. шпрота всех возрастов *H. aduncum* был отмечен в среднем у 86 % рыб при средней ИИ – 23 личинки на особь хозяина.

По данным турецких исследователей, заражённость черноморского шпрота у берегов Турции также довольно высока и увеличивается с возрастом рыб: годовики инвазированы на 19 %, а пятилетки – уже на 94 % [34].

Практически столь же высока заражённость личинками *H. aduncum* черноморской хамсы – стайной пелагической рыбы, основу питания которой составляют мелкие ракооб-

разные и личинки беспозвоночных и рыб. Так, из 250 вскрытых особей хамсы, выловленной в районе Севастополя, эта нематода встретилась у 92 % рыб при средней ИИ – 11 экз. Такова же встречаемость этого вида у хамсы в Керченском проливе (95 %, ИИ – 1 – 15 экз., ИО – 4) [30] и районе Карадага (100 %) [12]. Однако значительная часть личинок в хамсе со временем погибает: по нашим данным, в районе Севастополя в весенних пробах хамсы доля живых личинок нематод составила 70 %, а к зиме у рыб фактически того же возраста она снизилась до 26 %. Наличие инкапсулированных личинок *H. aduncum* в рыбах – известный факт. М. Кёй [43] объясняет это разницей в размерах нематод, которые они имеют при попадании в рыбу (правда, она рассматривает такую зависимость применительно к окончательным хозяевам данного паразита). В этой связи подчеркнём, что в более интенсивно заражённом шпроте погибших личинок *H. aduncum* мы практически не находили.

Что касается регистрации *H. aduncum* у сардины, сардинеллы и тюльки, выловленных в Чёрном море, то они единичны и явно случайны. Однако у южного и восточного побережья Испании (в Балеарском и Альборанском морях) сардина – довольно обычный хозяин *H. aduncum*; её заражённость L3 в этих водах составляет в среднем 11.85 %, повышаясь в западной части Балеарского моря до 25.21 % при средней ИИ – 2.1 экз. / в рыбе и ИО – 0.52 [48].

Таким образом, в Чёрном море облигатными дополнительными хозяевами *H. aduncum* являются шпрот и хамса – типичные планктофаги, основу питания которых составляют различные мелкие планктонные организмы, в том числе упомянутые выше *P. elongatus* и *S. setosa*. При этом в период нереста и нахождения на больших глубинах шпрот питается в основном *P. elongatus*, *Calanus helgolandicus*, а также *S. setosa*, принадлежащими к холодноводному комплексу, а в период нагула и подхода на мелководье переходит на питание планктонными организмами тепловодного комплекса.

В противоположность шпроту, пищевой рацион хамсы состоит из представителей холодноводного комплекса в период нагула. Кстати, при питании планктоном не исключена возможность заглатывания и находящихся в воде личинок нематод. Известно, что личинки *Hysterothylacium* определённое время могут пребывать в воде в свободноплавающем состоянии, что подтверждает следующая информация. В планктонных пробах, полученных за пределами Осло-фьорда (Норвегия), 72 личинки *Hysterothylacium* были найдены в 7 видах планктонных беспозвоночных, а 173 личинки обнаружены в свободном состоянии [51].

Важность шпрота и хамсы как хозяев этой нематоды, обеспечивающих передачу паразита от первых промежуточных (планктонных ракообразных) к окончательным хозяевам (хищным рыбам), определяется не только высокими показателями их заражённости, но и огромной численностью этих рыб (к слову, в современный период шпрот и хамса составляют основу уловов в северной части Чёрного моря [14]). В то же время интенсивный промысел черноморского шпрота может привести к структурной перестройке данной паразитопуляции *H. aduncum*, что и показали наши исследования, выполненные на шельфе юго-западного Крыма в 2000 – 2005 гг. [16].

В эту же группу хозяев могут быть включены пескорой (ЭИ *H. aduncum* L3 достигает 23 %) [18] и атерины (к примеру, у Карадага они инвазированы *H. aduncum* на 53 %), в спектр питания которых также входят планктонные копеподы.

Следующая группа хозяев *H. aduncum* – ихтиофаги – в наших сборах представлена только сарганом *Belone belone euxini*, 99 % пищевых объектов которого составляют хамса и шпрот [32]. Питание этими рыбами, интенсивно заражёнными *H. aduncum*, обуславливает и высокие показатели встречаемости у саргана данного паразита: в районе Севастополя он найден у 20 % обследованных сарганов, а в Керченском проливе – у 100 %, при крайне

высокой ИИ – до 200 нематод в одной рыбе (ИО – 50) [30]. Обнаруженные личинки были представлены как L3 (более 60 %), так и L4 (33 %). Иными словами, попавшие в саргана L3 развиваются в его организме до L4 (половозрелые *H. aduncum* не встречаются, что, возможно, связано с сезоном года, в который были обследованы эти рыбы, а также продолжительностью пребывания нематод в их организме).

В группу бентофагов – хозяев *H. aduncum* мы включили 10 видов: морской карась (*Diplodus annularis*), зеленушки (*Symphodus ocellatus*, *S. roissali*, *S. tinca*, *Ctenolabrus rupestris*), морская собачка *Parablennius sanguinolentus*), глосса (*Platichthys flesus luscus*), арноглосса (*Arnoglossus kessleri*), барабуля (*Mullus barbatus*), чёрный бычок (*Gobius niger*). За исключением зеленушек (ЭИ – 16 – 39 %, ИИ – 1.3 – 3.9 личинок в рыбе, ИО – 0.2 – 0.6) и глоссы (ЭИ – 31 – 35 %, ИИ – 1 – 4 экз. зрелых червей) [10], ЭИ остальных хозяев невысока, при очень низких показателях ИИ и ИО. Например, морская собачка *P. sanguinolentus* в районе Карадага и Севастополя заражена *H. aduncum* в среднем на 1.5 % при ИО – 0.015; известно, что основу питания этих рыб составляют водоросли, а животная пища (*Mytilaster*, *Tricolia*, *Rissoa*, *Bittium*, *Portunus*, *Gammaridae*) в их рационе случайна. Половозрелых форм *H. aduncum* в них мы не находили, а все личинки находились на 3-й стадии развития. Вообще рыбы перечисленных видов питаются различными некрупными бентосными организмами, информацией о заражённости которых *H. aduncum* мы не располагаем (выше мы отметили отсутствие этого паразита у 31 вида бентических ракообразных, обследованных нами ранее). Более того, судя по имеющимся литературным данным, эти рыбы не питаются крабами, выявленными нами в качестве промежуточного хозяина *H. aduncum* (о них мы говорили выше). Вместе с тем, довольно высокая ЭИ этим гельминтом, например, зеленушки рулены (39 %), основным пищевым объектом которой служат моллюски, заставляет

задуматься о возможных путях их заражения через этих хозяев, особенно в свете регистрации *H. aduncum* у черноморских гастропод.

Таким образом, учитывая низкие показатели встречаемости личинок *H. aduncum* у перечисленных рыб-бентофагов, а также стадию их развития, этих рыб, за исключением глоссы, следует рассматривать как случайных – транспортных хозяев в жизненном цикле паразита.

Целый ряд черноморских хищных рыб, известных в качестве окончательных хозяев *H. aduncum*, являются ихтиобентофагами. Это – черноморская ставрида (*Trachurus mediterraneus ponticus*), алоза (*Alosa kessleri pontica*), мерланг (*Merlangius merlangus euxinus*), налим (*Gaidropsarus mediterraneus*), горбыль (*Sciaena umbra*), луфарь (*Pomatomus saltatrix*), морской дракон (*Trachinus draco*), ошибень (*Ophidion rochei*), морской язык (*Solea nasuta*), морской ёрш (*Scorpaena porcus*), тригла (*Trigla lucerna*), бычки (*Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus*, *Neogobius melanostomus*, *N. ratan*, *Zosterisessor ophiocephalus*), камбала калкан (*Psetta maxima maeotica*), скат хвостокол (*Dasyatis pastinaca*), морская лиса (*Raja clavata*), катран (*Squalus acanthias*). Пищевой рацион этих хищников, наряду с рыбой, включает амфипод, мизид, креветок, полихет, моллюсков и крабов, причём доля каждого из перечисленных кормовых объектов у разных хозяев значительно варьирует и во многом зависит от их возраста, а также сезона года и района обитания. Поскольку в состав этой группы входят как костистые рыбы (обычные хозяева *H. aduncum*), так и хрящевые (мы рассматриваем их вторичными хозяевами данного гельминта), то первоначально охарактеризуем встречаемость *H. aduncum* у костистых рыб.

Среди представителей костистых рыб, питающихся, наряду с бентосными организмами, также и пелагическими рыбами, наивысшие показатели заражённости характерны для ставриды и черноморской сельди. Так, в районе Карадага ставрида поражена этим паразитом на 90 % при максимальной ИИ более 70 нематод [12]. Однажды при вскрытии черноморской

сельди длиной всего 18 см в её желудке и кишечнике было обнаружено 78 половозрелых особей *H. aduncum*, общая длина которых составила 270 см, что превысило длину тела рыбы в 15 раз [6]. И у ставриды, и у сельдей могут встречаться не только взрослые особи, но и личинки L3 и L4. Например, в конце весны в районе Севастополя в сельди *Alosa kessleri pontica* мы насчитали одновременно несколько сотен личинок и взрослых особей *H. aduncum*, при этом доля половозрелых самцов и самок паразита достигала 70 % от его общей численности. Довольно высока была доля зрелых червей у сельди и в районе Карадага – 44 %. Кстати, эти показатели согласуются с данными о заражённости *H. aduncum* сельдей *Alosa caspiatanaica* у кавказского побережья Чёрного моря, где доля взрослых нематод составляла 60 % от их общей численности [17]. Надо полагать, что подобное состояние возрастной структуры гемипопуляции паразита у этих рыб в значительной степени зависит от продолжительности пребывания нематод в организме хозяина. К тому же, наличие у этих хозяев не только L3 и L4, но и, прежде всего, зрелых червей свидетельствует об их участии в жизненном цикле *H. aduncum*, в данном случае, в качестве окончательного хозяина, а высокие показатели встречаемости – об облигатном характере этих отношений.

Ранее, когда в Чёрном море была довольно обычна скумбрия, у неё также отмечали высокие показатели ЭИ *H. aduncum* – 70 %, что, скорее всего, было связано с её питанием хамсой и шпротом [29].

Прочие хозяева рассматриваемой группы питаются, помимо бентосных организмов, преимущественно донными и демерсальными рыбами. К наиболее заражённым среди них относятся камбала калкан (ЭИ – 10 – 56 %, ИИ – 2 – 10 экз. половозрелых нематод в одной рыбе) [10, 29] и морской ёрш (у Карадага, по разным данным, этой нематодой заражено от 5 – 10 % [12] до 70 % рыб [26] при интенсивности инвазии до 5 личинок в одной рыбе, ИО – 0.5).



В 1940-х годах *H. aduncum* был довольно обычен у таких рыб, как осётр (ЭИ – 75 %), белуга (ЭИ – 87 %, максимальная ИИ достигала 70 экз.) [29]. О высокой заражённости донных хищников этой нематодой сообщают также и зарубежные коллеги. В частности, в Жёлтом море и море Богаи из 93 видов рыб *H. aduncum* был обнаружен у 14, причём самые высокие показатели встречаемости гельминта оказались у морского чёрта *Lophius litulon* (66.7 %), ведущего образ жизни хищника-засадника [44]. В Гданьском заливе заражённость балтийской зубатки *H. aduncum* хотя и колеблется по сезонам, но в отдельные месяцы может достигать почти 100 %, а количество нематод в одной рыбе превышать 200 экз. [37].

Что касается встречаемости *H. aduncum* у остальных рыб этой группы, то по большей части это – единичные находки, что заставляет рассматривать их как случайных хозяев в ПС *H. aduncum*.

Особого внимания заслуживает паразитирование *H. aduncum* в хрящевых рыбах. Филогенетически и эволюционно они не связаны с нематодами данного рода. Однако случаев регистрации у них взрослых форм, а тем более личинок *H. aduncum* довольно много, причём находят этого паразита у хрящевых, обитающих не только в прибрежных водах, но и на значи-

тельных глубинах, до 1100 м [39]. Этим рыб можно было бы рассматривать случайными хозяевами данного паразита, однако наши исследования свидетельствуют о другом. Обследованные нами морская лиса и скат хвосток при сравнительно невысоких показателях встречаемости *H. aduncum* (средняя ЭИ соответственно 11 и 5 %, ИИ – 3 и 20 экз., ИО – 0.4 и 1.1 экз.) оказались заражены значительным количеством зрелых особей паразита. В частности, в сборах этих нематод от 224 экз. ската хвостокола (материал собирался от Керченского пролива на востоке до региона Севастополя на западе) 80 % составляли личинки L3, 10 % – L4 и 10 % – половозрелые черви, в сборах от 71 экз. морской лисы (материал собран на обширной акватории у крымского побережья от м. Меганом на востоке до Евпатории на западе) – соответственно 57, 22 и 21 %.

Изучение распределения нематод по спиральным клапанам (от 1-го до 22-го) в кишечнике ската хвостокола показало, что наибольшее количество L3 и L4 локализуется с 1 по 7-й спиральные клапаны, а количество взрослых зрелых особей, самки которых содержат уже полностью сформированные яйца, увеличивается по направлению к последним клапанам (рис. 1).

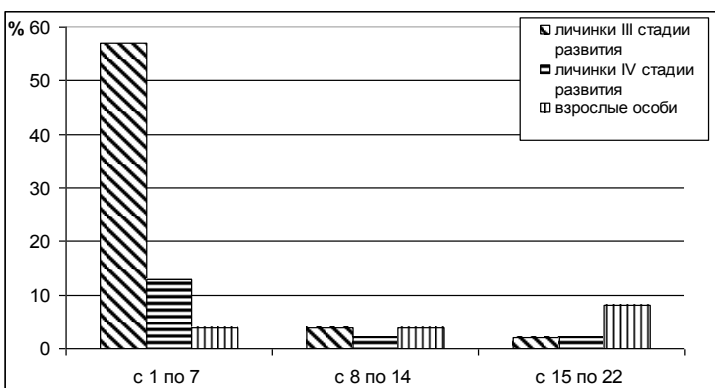


Рис. 1 Распределение личинок и взрослых особей *Hysterothylacium aduncum* по спиральным клапанам черноморского *Dasyatis pastinaca*

Fig. 1 Distribution of *Hysterothylacium aduncum* larvae and adults in spiral intestines of *Dasyatis pastinaca* from the Black Sea

Скат хвосток, предпочитающий прибрежное мелководье, питается только донными организмами, такими, как моллюски и ракообразные, особенно крабы, но иногда и мелкой рыбой, например, мерлангом [5, 32].

Спектр питания морской лисы шире: помимо ракообразных (креветок, бокоплавов), в него входит рыба – сельдь, песчанка, шпрот, мелкие тресковые и камбаловые.

Как мы видели, подавляющее большинство из перечисленных организмов участвуют в жизненном цикле *H. aduncum* в качестве дополнительных (транспортных) и даже случайных хозяев, а крабы *Carcinus aestivalii*, к тому же, играют роль первого промежуточного хозяина. Топическая близость скатов и названных животных, а также широкая экологическая пластичность самого паразита и предопределили возможность вовлечения этих хрящевых в паразитарную систему *H. aduncum*.

Что касается паразитирования *H. aduncum* у катрана, то в его пищеварительном канале нами отмечены как развивающиеся от L3 к L4 нематоды (69 % от общей численности паразита составляли L3 и 27 % – L4), так и зрелые особи. В целом показатели заражённости катрана очень высоки: ЭИ – 74 %, средняя ИИ – 111 экз./особь, ИО – 74 экз. Среди всех изученных нами рыб спектр питания катрана, пожалуй, наиболее разнообразен. Помимо стайных пелагических рыб (шпрота, песчанки, сельди, сардины, саргана), депонирующих значительные количества не только личинок, но и взрослых особей *H. aduncum*, катраны питаются некоторыми донными рыбами (камбалами), а также крабами – основными бентосными первыми промежуточными хозяевами этой нематоды. Очевидно, именно получение инвазионного начала из обеих подсистем рассматриваемой ПС – как пелагической, так и бентической, – обеспечивает столь высокие показатели его заражённости данным паразитом.

Изложенный выше материал, по нашему мнению, служит убедительной доказательной базой того, что в Чёрном море к облигатным окончательным хозяевам *H. aduncum* можно отнести сельдей, ставриду, саргана, камбалу калкана и морского ерша (последнего – в большей мере в силу не показателей его заражённости, а степени зрелости паразитирующих в нём гистеротилиациумов). Это – генетически и соответственно физиологически жёстко детерминированные хозяева, в организме которых паразит достигает половозрелости и в которых происходит процесс его размножения. К этой

же группе облигатных окончательных хозяев мы относим хрящевых рыб, которых, однако, рассматриваем вторичными хозяевами *H. aduncum*, которых данный паразит весьма успешно освоил.

В качестве хозяев *H. aduncum* L3 известны также детритофаги, такие как сингиль, пиленгас и лобан [30, 31], однако показатели заражённости этих рыб прогнозируемо невелики (ЭИ сингиля с возрастом увеличивается с 2 до 5 %, а у лобана и пиленгаса, число вскрытых особей которых превышает несколько сотен экземпляров, вообще найдены единичные личинки). Попадание к кефалям этих паразитов возможно только при случайном заглатывании ими оказавшихся на грунте личинок, в свою очередь, попавших туда после гибели рыб или же беспозвоночных животных. Известно, что личинки и половозрелые особи *H. aduncum*, среди которых могут быть и оплодотворённые самки, способны покидать мёртвого хозяина и длительное время, до 2 мес., жить свободно, плавая в воде и постепенно опускаясь на дно [47]. При таких условиях им довольно легко попасть в любую, плавающую поблизости рыбу, тем более что этого паразита отличает широкая хозяйинная специфичность.

Итак, мы определились с ролью рыб разных экологических группировок в жизненном цикле *H. aduncum*, а, следовательно, и в функционировании паразитарной системы этого гельминта в условиях Чёрного моря.

Перейдём к обсуждению возможной встречаемости *H. aduncum* в птицах. В районе Севастополя нами исследована гельминтофауна 7 видов водоплавающих птиц, среди которых рыбоядные баклан и поганка. Ни у одной из вскрытых птиц (54 экз.) *H. aduncum* не был найден. Температура тела птиц составляет в среднем 42°C, у водоплавающих, в частности у поганок, она несколько ниже – 39.9°C. В то же время установлено, что *H. aduncum* при 37°C выживает только в течение нескольких часов. Скорее всего, эти нематоды, если они и попали

вместе с рыбой в пищеварительный тракт птиц, быстро перевариваются в нём, во всяком случае, погибают в течение очень короткого времени.

По этой причине утверждение ряда коллег [20; стр. 554] о способности *H. aduncum*, попавшего в рыбоядных птиц, «... некоторое время переживать в них» явно не соответствует действительности: едва ли можно назвать «переживанием» этих нематод факт их полной обречённости на гибель. Видимо, основанием для подобного заключения послужили данные о довольно высоких показателях встречаемости *H. aduncum* в бургомистрах (*Larus hyperboreus*), исследованных авторами в районе Шпицбергена: 26.9 %, при индексе обилия 0.5. Скорее, речь здесь может идти об активном питании чаек рыбами, заражёнными *H. aduncum*. Эти же авторы рассматривают чаек «неспецифическими хозяевами...» *H. aduncum*, «... в которых эти черви не достигают половозрелости» (там же). Вообще-то трудно предположить, что гельминт, исторически и физиологически приспособленный к жизни в холоднокровном животном, попав в личиночном состоянии в агрессивную для него среду пищеварительного тракта теплокровного животного, мог бы развиваться в нём до половозрелого состояния.

И, наконец, морские млекопитающие. О встречаемости *H. aduncum* в черноморских дельфинах *Phocoena phocoena relicta* пишет в своей диссертационной работе С. В. Кривохижин [19], сообщая о десятках и даже сотнях полупереваренных нематод, как личинок, так и взрослых особей, которых он неоднократно находил в желудках дельфинов среди остатков рыбы. Цитируемый автор совершенно справедливо полагает мало вероятным факт паразитирования *H. aduncum* у китообразных вообще и у морских свиней в частности, вследствие малой устойчивости этих гельминтов к пищеварительным сокам теплокровных животных. Той же точки зрения придерживаются, видимо, и авторы публикации [38]: несмотря на высокую встречаемость *H. aduncum* (45.71 %; 0 –

439 экз.) в желудке и кишечнике морской свиньи *Phocoena phocoena*, они считают его случайным паразитом, только свидетельствующим о питании дельфинов заражённой рыбой. По этой причине, анализируя особенности паразитофауны данного хозяина (у него найдено 5 видов гельминтов), они даже не рассматривают *H. aduncum* как часть сообщества гельминтов его пищеварительного тракта. И, наконец, вывод о быстрой гибели личинок *H. aduncum* в случае их попадания к теплокровным животным подтверждается экспериментальными исследованиями [35].

Изложенный выше материал характеризует степень вовлечённости хозяев разных таксономических и экологических групп и видов в жизненный цикл *H. aduncum* в Чёрном море и позволяет подвести итоги анализа особенностей функционирования паразитарной системы этого гельминта в данном водоёме. Прежде всего, на что следует обратить внимание, это – наличие в Чёрном море в ПС *H. aduncum* фактически двух подсистем: пелагической и бентической. В рамках первой из них инвазионное начало последовательно передается через популяции копепод *Pseudocalanus elongatus* (первые промежуточные хозяева), щетинкочелюстных *Sagitta setosa* (вторые промежуточные – транспортные хозяева), рыб-планктофагов (*Sprattus sprattus phalericus*, *Engraulis encrasicolus ponticus* и *Gymnammodytes cicerellus* – основные вторые промежуточные хозяева; *Sardina pilchardus*, *Clupeonella delicatula*, *Atherina bonapartii*, *A. boyeri pontica*, *A. hepsetus* – второстепенные вторые промежуточные хозяева и *Hippocampus guttulatus microstephanus* – случайный второй промежуточный хозяин) к рыбам-ихтиофагам (*Belone belone euxini*, *Trachurus mediterraneus ponticus*, *Alosa kessleri pontica*, *Alosa caspia tanaica*, *Merlangius merlangus euxini*, *Scomber scombrus* – очевидно, все они относятся к облигатным окончательным хозяевам). Желетелых *Mnemyopsis leydyi*, *Beroe ovata*, *Pleurobrachia pileus*, роль которых как пищевых объектов черноморских рыб вероятна, но пока не подтверждена, до её выяснения

следует, очевидно, считать паратеническими хозяевами *H. aduncum* в Чёрном море.

Бентическая подсистема рассматриваемой ПС последовательно включает популяции крабов *Carcinus aestuarii* (основные первые промежуточные хозяева), рыб-бентофагов (*Platichthys flesus luscus* и *Symphodus tinca* – основные вторые промежуточные хозяева), моллюсков *Nassarius reticulatus* и *Cyclope neritea* (второстепенные вторые промежуточные хозяева), рыб-бентофагов и детритофагов (*Diplodus annularis*, *Symphodus ocellatus*, *S. roissali*, *Ctenolabris rupestris*, *Blennius sanguinolentis*, *Arnoglossus kessleri*, *Mullus barbatus*, *Gobius niger*, *Liza haematocheila*, *Liza saliens*, *Mugil cephalus* – случайные хозяева), и рыб, питающихся донными и демерсальными рыбами (*Psetta maxima maeotica* и *Scorpaena*

*porcus* – основные окончательные хозяева; *Acipenser guldenshtadi*, *Huso huso*, *Salmo trutta lbrax* – второстепенные окончательные хозяева; *Gaidropsarus mediterraneus*, *Sciaena umbra*, *Pomatomus saltatrix*, *Trachinus draco*, *Ophidion rochei*, *Solea nasuta*, *Trigla lucerna*, *Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus*, *Neogobius melanostomus*, *N. ratan*, *Zosterisessor ophiocephalus* – случайные окончательные хозяева).

Наконец, звеном, объединяющим обе рассмотренные подсистемы являются популяции катрана *Squalis acanthias* и скатов *Dasyatis pastinaca* и *Raja clavata* – это облигатные окончательные хозяева, получающие по трофическим сетям личинок *H. aduncum* от хозяев из различных экологических группировок.

1. Беклемишев В. Н. Возбудители болезней как члены биоценозов // Зоол. журн. – 1956. – 35, 12. – С. 1765 – 1778.
2. Болтачев А. Р., Гаевская А. В., Зуев Г. В., Юрахов В. М. Северная путассу *Micromesistius routassou* (Risso, 1826) (Pisces: Gadidae) – новый для фауны Черного моря вид // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 79 – 82.
3. Вальтер Е. Д. *Caprella septentrionalis* Kröyer – промежуточный хозяин нематод рода *Contracaecum* Railliet et Henry, 1912 // Зоол. журн. – 1968. – 47, 1. – С. 127 – 131.
4. Вальтер Е. Д., Валовая М. А., Попова Т. Н. К изучению инвазии гельминтами планктонных беспозвоночных Белого моря // Вестн. Моск. Унив-та. – Сер. 16. – 1979. – № 3. – С. 31 – 38.
5. Вилер А. Определитель рыб морских и пресных вод Северо-Европейского бассейна. – М.: Лёгкая и пищ. пром-сть, 1982. – 432 с.
6. Гаевская А. В. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. – 223 с.
7. Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской; НАН Украины, Институт биологии южных морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 425 – 490.
8. Гаевская А. В., Мордвинова Т. Н. О паразитировании личинок нематод у гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в Черном море // Гидробиол. журн. – 1993. – 29, №5. – С. 104 – 105.
9. Гаевская А. В., Нугматуллин Ч. М. Биотические связи *Ommastrephes bartrami* (Cephalopoda: Ommastrephidae) в северной и южной частях Атлантического океана // Зоол. журн. – 1976. – 55, 12. – С. 1800 – 1810.
10. Гаевская А. В., Солонченко А. И. Гельминтофауна камбалообразных Чёрного моря // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 31 – 35.
11. Гаевская А. В., Ткачук Л. П., Романова З. А. Паразиты гребневиков – вселенцев в Чёрное море // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 18 – 20.
12. Дмитриева Е. В., Белофастова И. П., Корнийчук Ю. М., Мачкевский В. К., Пронькина Н. В., Полякова Т. А. Гельминтофауна рыб Карадагского природного заповедника // Карадаг 2009: Сборн. научн. тр., посвящ. 95-летию Карадагской биол. станции и 30-летию Карадагского природного заповедника – Севастополь, 2009. – С. 150 – 157.
13. Долгих А. В. Черноморские моллюски в жизненном цикле нематоды *Contracaecum aduncum* (Rud., 1803) // Зоол. журн. – 1966. – 45, вып. 3. – С. 454 – 455.
14. Еремеев В. Н., Зуев Г. В. Рыбные ресурсы Чёрного моря: многолетняя динамика, режим эксплуатации и перспективы управления // Морск. экол. журн. – 2005. – 4, 2. – С. 5 – 21.

15. Зуев Г. В., Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М., Болтачев А. Р. О внутривидовой дифференциации черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) у побережья Крыма (предварительное сообщение) // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 10 – 16.
16. [Изучение структуры и функционирования паразитарного компонента экосистемы Чёрного моря с целью сохранения видового разнообразия и обеспечения экологической безопасности. Отчёт за 2001 – 2005 гг.]. Вивчення структури та функціонування паразитарного компоненту екосистеми Чорного моря з метою збереження видового різноманіття та забезпечення екологічної безпеки. Звіт за 2001 – 2005 рр. № держреєстрації 0100У005074. – Севастополь. ІБІМ НАНУ.
17. Каменев В. П. Об изменении паразитофауны у сельдей *Caspialosa brashnikovi* (*maeotica*) (Grimm) и *C. caspia tanaica* (Grimm.) в связи с их миграцией // Уч. зап. Краснодарск. гос. пед. ин-та (естеств.-геогр. ф-т). – 1957. № 19. – С. 19 – 26.
18. Корнийчук Ю. М., Белофастова И. П., Дмитриева Е. В., Пронькина Н. В., Полякова Т. А. Новые сведения о паразитофауне черноморского пескороя *Gymnammoditytes cicerellus* (Rafinesque) (Pisces: Ammodytidae) // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 67.
19. Кривохижин С. В. Состояние популяций китообразных в водах Украины: дисс.... канд. биол. наук. – Севастополь, 2009. – 225 с.
20. Куклин В. В., Галактионов К. В., Галкин А. К., Марасаев С. Ф. Сравнительный анализ гельминтофауны моёвок (*Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758)) и бургомистров (*Larus hyperboreus* Gunperus, 1767) из различных районов Баренцева моря // Паразитология. – 2005. – 39, 6. – С. 544 – 558.
21. Лобода С., Хворов С. Первая находка личинки нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda) у *Sagitta setosa* в Чёрном море // Вестн. зоол. – 2004. – 38, № 6. – С. 75 – 76.
22. Лозовский В. Л., Пронькина Н. В., Мордвинова Т. Н. Роль черноморского краба *Carcinus aestuarii* (Decapoda, Porthunidae) в жизненных циклах некоторых гельминтов // Zoocenosis: V міжнародна наук. конф. (12 – 16 жовтня, 2009 р., Днепропетровск). – 2009. – С. 249 – 250.
23. Маргаритов Н. М. Паразиты по някои наши морски риби // Тр. научн. риб. пром. Варны. – 1960. – 2. – С. 195. – 213.
24. Маргаритов Н., Димов И. Белетки върху развитието на *Contracoecum aduncum* (Rudulphi, 1802) // Годник на Софийск. ун-т, биол. ф. – София, 1969. – Е. 60, кн.1. – С. 85 – 101.
25. Мачкевский В. К., Гаевская А. В. Роль паразитов в функционировании морских экосистем и их биоразнообразии // Экология моря. – 1997. – Вып.46. – С. 47 – 50.
26. Мирошниченко А. И. Паразиты морских рыб Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологич. Исследования: Сб. научн. тр, посвящ. 90-летию Карадагской науч. ст. им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского прир. запов. НАН Украины. Кн. 2. – Симферополь: Со-нат, 2004. – С. 86 – 101.
27. Мордвинова Т. Н. О заражённости паразитами высших ракообразных Чёрного моря. // Тез. докл. I Всесоюзн. симпоз. по болезням и паразитам водн. беспозв. – Львов, 1972. – С. 60 – 61.
28. Нигматуллин Ч. М. К теории жизненных циклов паразитов. Терминология и классификация хозяев по их роли в жизненных циклах гельминтов // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии: Мат. I и II междунар. чтений, посвящ. 85-летию со дня рожд. С. С. Шульмана (март 2002 и февраль 2003 г.). – Калининград: Изд-во КГТУ. – 2004. – С. 96 – 119.
29. Османов С. У. Материалы к паразитофауне рыб Черного моря // Уч. зап. Ленинград. гос. пед. ин-та. – 1940. – 30. – С. 187 – 264.
30. Полюк М. П. Гельминтофауна пелагических рыб прибрежных вод Крыма (Чёрное море) // Экология моря. – 2009. – Вып. 78. – С. 75 – 79.
31. Пронькина Н. В., Белофастова И. П. Новые данные о нематодах черноморского сингиля *Liza aurata* (Pisces: Mugilidae) // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 77 – 82.
32. Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. - М.-Л.: Наука, 1964. – 551 с.
33. Солонченко А. И., Ковалёва Т. М. Личинки нематод *Hysterothylacium aduncum* в рачках *Pseudocalanus elongatus* // Экология моря. – 1985. – Вып. 20. – С. 65 – 66.
34. Avşar D. Parasitic fauna of sprat (*Sprattus sprattus phalericus* Risso, 1826) from the Turkish Black Sea coast // Acta Adriat. – 1997. – 38, 1. – P. 71 – 76.
35. Gonzalez L. Experimental infection of mice with *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) larvae from marine-farmed trout in Chile // Arch. Med. Vet. – 1998. – 30, 1. – P. 9 – 11.
36. Gonzalez L. The life cycle of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in Chilean marine farms // Aquaculture. – 1998. – 162. – P. 173 – 186.
37. Gras-Wawrzyniak B., Grawinski E., Wawrzyniak W. Parasitic fauna of *Zoarces viviparous* L. in the Puck Gulf // Med. Weter. – 1979. – 35, 9. – P. 557 – 561.
38. Herreras M. V., Kaarstad S. E., Balbuena J. A., Kinze C. Chr., Raga J. A. Helminth parasites of the digestive tract of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* in Danish waters: a comparative geographical analysis // Dis. Aquat. Org. – 1997. – 28. – P. 163 – 167.

39. *Hogans W. E., Hurlbut Th. R.* Parasites of the knifnose chimaera, *Rhinochimaera atlantica*, from the Northwest Atlantic Ocean // *Canad. Field Naturalist.* – 1984. – **98**, no. 3. – P. 365.
40. *Hurst R. J.* Marine invertebrate hosts of New Zealand Anisakidae (Nematoda) // *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* – 1984. – **18**. – P. 187 – 196.
41. *Jarling Ch., Kapp H.* Infestation of Atlantic chaetognaths with helminthes // *Dis. aquat. Org.* – 1985. – **1**. – P. 23 – 28.
42. *Klimplel S., Rückert S.* Life cycle strategy of *Hysterothylacium aduncum* to become the most abundant anisakid fish nematode in the North Sea // *Parasitol. Res.* – 2005. – **97**. – P. 141 – 149.
43. *Koie M.* Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // *Can. J. Zool.* – 1993. – **71**. – P. 1289 – 1296.
44. *Li L., Xu Z., Zhang L. P.* Investigations on the nematode of *Hysterothylacium aduncum* (Anisakidae) from Bohai Sea and Yellow Sea in China // *Chinese J. Parasitol. & parasitic disease.* – 2007. – **25**, 5. – P. 364 – 367 (in Chinese; English abstract).
45. *Mutlu E., Bingel F.* Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* // *Marine Biology.* – 1999. – **135**. – P. 589 – 601.
46. *Øresland V.* Parasites of the chaetognath *Sagitta setosa* in the western English Channel // *Mar. Biol.* – 1986. – **92**, 1. – P. 87 – 91.
47. *Punt A.* Recherches sur quelques nematodes parasites de poisson de la mer du Nord // *Mem. Mus. Hist. nat. Bel.* – 1941. – **98**. – P. 1 – 110.
48. *Rello F. J., Adroher F. J., Valero A.* *Hysterothylacium aduncum*, the only anisakid parasite of sardines (*Sardina pilchardus*) from southern and eastern coasts of Spain // *Parasitol. Res.* – 2008. –
49. *Shih H.-H., Jeng M.-S.* *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) infecting a herbivorous fish, *Siganus fuscescens*, off the Taiwanese coast of Northwest Pacific // *Zool. Stud.* – 2002. – **41**, 2. – P. 208 – 215.
50. *Soleim Ø., Berland B.* The morphology of *Thynnascaris adunca* (Rudolphi) (Nematoda: Ascaridoidea) // *Zool. Scripta.* – 1981. – **10**. – P. 167 – 182.
51. *Svendson Y. S.* Hosts of third stage larvae of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in zooplankton from Outer Oslofjord, Norway // *Sarsia.* – 1990. – **75**. – P. 161 – 167.
52. *Yagi K., Nagasawa K., Ishikura H., Nagasawa A. et al.* Female worm *Hysterothylacium aduncum* excreted from human: a case report // *Jpn. J. Parasitol.* – 1996. – **45**. – P. 12 – 23.
53. *Yoshinaga T., Ogawa K., Wakabayashi H.* New record of third-stage larvae of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in a freshwater lake in Hokkaido, Japan // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* – 1987. – **53**, no. 1. – P. 63 – 65.

Поступила 18 января 2010 г.

**Особливості функціонування паразитарної системи нематоди *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) у Чорному морі.** А. В. Гаєвська, Ю. М. Корнийчук, В. К. Мачкевський, Н. В. Пронькіна, Т. О. Полякова, Т. М. Мордвинова, М. П. Попюк.

Вперше проаналізовано особливості функціонування паразитарної системи нематоди *Hysterothylacium aduncum* в умовах Чорного моря. Показана роль хазяїв різних таксономічних та екологічних угруповань в підтримці чисельності та циркуляції цього виду в екосистемі водоймища.

**Ключові слова:** нематода, *Hysterothylacium aduncum*, паразитарна система, Чорне море

**Characters of parasite system function of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in the Black Sea.** A. V. Gaevskaya, J. M. Kornychuk, V. K. Machkevsky, N. V. Pronkina, T. A. Polyakova, T. N. Mordvinova, M. P. Popjuk. Characters of function of *Hysterothylacium aduncum* parasite system in the Black Sea are discussed. Significance of different taxonomic and ecological groups of hosts in number and circulation of this parasite species in this sea is shown.

**Key words:** nematode, *Hysterothylacium aduncum*, parasite system, the Black Sea