

*На правах рукописи*

**Завьялов Андрей Вениаминович**

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

03.02.10 – гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Севастополь, 2021

Работа выполнена в отделе биофизической экологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А.О.Ковалевского РАН» (г. Севастополь)

**Научный руководитель:**

**Руднева Ирина Ивановна**, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник отдела физиологии животных и биохимии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», г. Севастополь.

**Официальные оппоненты:**

**Гранович Андрей Игоревич**, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет РАН», г. Санкт-Петербург.

**Михеев Виктор Николаевич**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории поведения низших позвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН», г. Москва.

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Тюменский государственный университет», г. Тюмень

Защита состоится 20 октября 2021 г. в 10.00 на заседании диссертационного совета Д900.009.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральном исследовательском центре «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» по адресу: 299011, г. Севастополь пр. Нахимова, 2; конференц-зал. e-mail: [dissovet@ibss-ras.ru](mailto:dissovet@ibss-ras.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии южных морей» имени А. О. Ковалевского Российской академии наук» по адресу: 299011, г. Севастополь пр. Нахимова, 2, и на сайте по адресу: <https://ibss-ras.ru/science/dissertation-council/announcement/1385/>

Автореферат разослан \_\_\_\_ 2021 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Поспелова Наталья Валериевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Изучение механизмов взаимодействия и экологических адаптаций в системе «паразит-хозяин» является одной из ключевых фундаментальных проблем биологии. Преобразование местообитаний в связи с глобальными климатическими процессами, происходящими в биосфере, и антропогенной активностью приводит к перестройке отношений, сложившихся в экосистемах в процессе эволюции, в том числе к изменению биоразнообразия и численности видов (Шульман, 1999, 2005, Iwanowicz, 2011; Полоз, 2020). Эти процессы в значительной степени затрагивают гидробионтов и их паразитов, существенно влияют на их жизненный цикл (ЖЦ), места обитания, локализацию в традиционных хозяевах, паразито-хозяинные отношения и, в конечном итоге, на роль и значение в сообществах и экосистемах (Нигматуллин, 2003). Исследование обозначенных проблем имеет прикладное значение, так как позволяет оценить влияние паразитов на устойчивость различных видов рыб, в том числе промысловых, прогнозировать будущие изменения их популяций, разработать мероприятия по сохранению биоразнообразия и рационального использования биоресурсов.

**Степень разработанности темы исследований.** Черноморская экосистема в силу ряда причин находится под усиливающимся антропогенным прессингом. Это отражается на состоянии многих черноморских сообществ. Зачастую исследователям не хватает информативных индикаторов (в том числе и биологических), для предварительных прогнозов негативных трансформаций экосистем. Такими индикаторами могут служить паразиты-генералисты. Несмотря на то, что подобные виды изучены в фаунистическом плане, в вопросах популяционных и ценологических исследований остаётся немало белых пятен.

*Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) является типичным представителем семейства анизакидных нематод. Виды данного семейства известны как опасные паразиты человека, домашних животных и гидробионтов. В силу своей высокой экологической пластичности и широкой специфичности паразит поражает большое количество видов рыб, ластоногих, китообразных, моллюсков и ракообразных в акватории Мирового океана. На аквакультурных фермах является переносчиком бактериальной инфекции, что приводит к серьёзным экономическим потерям (Iglesias et al., 2002, Yoshinaga et al., 1987). Известны случаи анизакидоза у человека, вызывающие аллергические реакции (Yagi, 1997). *H. aduncum* широко распространён и легко доступен для изучения.

Паразитарная система (ПС) *H. aduncum* является неотъемлемой частью многих водных биоценозов Чёрного моря (ЧМ). Однако несмотря на то, что этот вид исследуют последние двести лет, остаётся ряд до конца не изученных

вопросов, касающихся систематики паразита, его патогенеза, онтогенеза, цикла развития и особенностей паразито-хозяйинных отношений на различных уровнях биологической организации в разных регионах планеты, а также его роли и значения в водных сообществах. Это касается не только организменного уровня, но и популяционного и надпопуляционного, охватывающих всё многообразие ценологических связей ПС *H. aduncum* в акватории ЧМ.

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

**Задачи исследования:**

1. Изучить особенности раннего онтогенетического развития и ЖЦ черноморской нематоды *H. aduncum* *in vivo* и *in vitro*.
2. Изучить сезонную и межгодовую динамику заражённости доминирующих возрастных групп черноморского шпрота - *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) во второй морфофункциональной фазе (МФФ) ПС из локальных группировок шпрота разных промысловых районах у крымского побережья.
3. Установить особенности заражённости нематодой основных массовых промежуточных и окончательных хозяев, как ключевых соактантов паразитарной системы *H. aduncum* – ставриды - *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868), мерланга - *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758) и камбалы-калккана - *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) в третьей МФФ ПС у побережья Крыма.
4. Изучить влияние заражённости нематодами на состояние антиоксидантной ферментной системы тканей рыб – хозяев паразита.
5. Охарактеризовать структурно–функциональные особенности паразитарной системы нематоды в прибрежных биоценозах шельфа Крымского полуострова.

**Научная новизна.** Впервые изучена пространственно–временная организация ПС нематоды *H. aduncum*, её популяционная структура, взаимодействие её основных компонентов на различных уровнях организации, а также биотические, абиотические и антропогенные факторы, определяющие это взаимодействие. Исследован процесс раннего онтогенеза личинок нематод в организме черноморских видов копепод в экспериментальных условиях. Экспериментальным путём доказано, что черноморский вселенец – копепода *Acartia tonza* выполняет функцию первого промежуточного хозяина черноморской нематоды *H. aduncum* в условиях прибрежных экосистем Крыма и играет важную роль в реализации ЖЦ паразита в ЧМ. Выявлена сезонная динамика межгодовых и межрайонных показателей заражённости фоновым паразитом черноморского шпрота в зависимости от структуры популяции. Определены закономерности формирования уровня заражённости *H. aduncum* основных массовых хозяев (шпрота, ставриды, мерланга и камбалы-калккана) у

побережья Крыма. Изучен характер и интенсивность ответной реакции антиоксидантной системы тканей хозяина на стрессовые воздействия, связанные с внедрением паразита.

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

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

Полученные результаты зараженности массовых промысловых видов рыб в различных районах шельфа Крымского полуострова представляют несомненный интерес для планирования промысла и организации природоохранных мероприятий, для оценки качества морепродуктов, которые используются в пище человека. Данные по межгодовой динамике зараженности ключевых промысловых видов рыб могут быть использованы для составления долговременных прогнозов их зараженности с учетом факторов, на нее влияющих.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Ранние этапы эмбриогенеза в яйце *H. aduncum* происходят ассинхронно как в организме первого промежуточного хозяина, так и в морской воде. Личинки нематоды, вышедшие из копепод, не развиваются, а выполняют расселительную функцию.
2. Колебания величины инвазии рыб-хозяев паразита зависят от возрастной структуры популяции, смены объектов питания, сезонных миграций, деятельности вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi*, а также интенсивности промысла.

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

4. Паразитарная система нематоды *H. aduncum* в Чёрном море имеет сложную экологически обусловленную иерархическую структуру, включающую в себя несколько подсистем, и зависящую от динамики взаимодействия частей гемипопуляции паразита с метаксенными и параксенными популяционными комплексами хозяев разного структурного уровня и всего многообразия биотических, абиотических и антропогенных факторов в данной экосистеме.

**Апробация результатов диссертации.** Основные положения диссертации доложены и обсуждены на Конференции молодых ученых «Понт Эвксинский» IV, V (Севастополь, 2005), на Международной научной конференции, посвящённой 135-летию Института биологии южных морей (Севастополь, 2006), на научной конференции «Заповедники Крыма» (Симферополь, 2007), на III Всероссийской конференции по водной токсикологии «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» и конференции по гидроэкологии «Критерии оценки качества вод и методы нормирования антропогенных нагрузок», школе-семинаре «Современные методы исследования и оценки качества вод, состояния водных организмов и экосистем в условиях антропогенной нагрузки» (Борок, 2008), на Международной научной конференции «Сучасні проблеми біології, екології та хімії» (Запорожье, 2009), на III международной конференции – школе «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2010), на Международном научно-техническом семинаре «Системы контроля окружающей среды 2010» (Севастополь, 2010), на Международной научно-практической конференции «Экологические проблемы Черного моря» (Одесса, 2010), на VII Международной конференции «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-черноморского региона» (Керчь, 2012), на XIV международной научно-практической экологической конференции «Экологические и эволюционные механизмы структурно функционального гомеостаза живых систем» (Белгород 2016), на III Всероссийской конференции с международным участием 110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (Санкт-Петербург, 2016).

**Личный вклад соискателя.** Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием. Автором был разработан методический подход выявления зависимости исследуемых параметров черноморских рыб от их пола и возраста, сезона, инвазии, а также комплексного загрязнения морских акваторий. С позиций современных методик исследования ПС впервые описана оригинальная концептуальная модель ПС гельминта-

генералиста в определённых биоценозах ЧМ. Выполнена статистическая обработка и проведен анализ полученных результатов

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 35 научных работ, из них 5- в научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 разделов – обзора литературы, материалов и методов, результатов и обсуждения, заключения – выводов и списка литературы. Объем диссертации составляет 177 страниц, 18 таблиц, 36 рисунков. Список цитированной литературы включает 192 источника, из которых 48 - на английском языке.

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

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

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

**Глава 1 Современные представления о паразитарных системах и нематоды *Hysterothylacium aduncum*, как объекте для изучения их структуры и функционирования в условиях Чёрного моря (Обзор литературы).** Дана характеристика особенностей взаимодействия паразитических организмов в биоценозе. Обобщены данные об экологических особенностях ЧМ как среды обитания хозяев нематоды *H. aduncum*. Прослежены исторические этапы формирования взглядов естествоиспытателей на проблему анализа ПС. Описаны современные воззрения на методику анализа ПС с позиций взглядов Беклемишева В. Н. (применение морфофункционального подхода в двух его аспектах). По литературным данным приведена характеристика нематоды *H. aduncum*, включающая описание систематического положения, морфологии, географического распространения, локализации в организме хозяев, особенностей развития, ЖЦ и заражённости гидробионтов в различных экологических условиях акваторий МО. Рассмотрена роль молекулярных систем в защитных реакциях

рыб, заражённых паразитами. Сформулирован ряд проблемных вопросов по изучению *H. aduncum*.

**Глава 2 Материалы и методы. Характеристика объекта исследований.** В главе дана краткая характеристика объектов исследования, приведены размерно-массовые и морфофизиологические показатели рыб из районов отбора проб. Были исследованы 4 массовых вида черноморских рыб – представителей разных экологических групп: донная – камбала-калкан (*Psetta maxima maeotica* (Pallas, 1811)) (окончательный хозяин), придонно-пелагические – черноморский шпрот (*Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826)) (второй промежуточный, дополнительный хозяин), мерланг (*Merlangus merlangus euxinus* Nordmann) окончательный хозяин), пелагическая – ставрида (*Trachurus mediterraneus* (Staindachner)) (второй промежуточный и окончательный хозяин) (таблица 1). Полный биологический анализ рыб осуществляли по общепринятым методикам (Правдин, 1966). Определение возраста шпрота проводили по отолитам (Алеев, 1953, Чугунова, 1959). Исследования проводили в период 2003–2014 гг. Материалом для экспериментальных исследований эмбриогенеза и ранних стадий развития *H. aduncum* служили взрослые нематоды, паразитирующие в кишечнике желудке камбалы-калкан (64 экземпляра взрослых нематод). Для изучения стадий развития личинок нематоды в организме первого промежуточного хозяина (*in vivo*) были использованы копеподы из смешанной культуры *Acartia tonza* и *Acartia clausi*.

Таблица 1 – Районы и количество (экз.) исследованных рыб

Объект исследования	м. Лукулл	Севастополь (открытое море)	ЮБК	Район Судак	Севастополь	
					Бухта Казачья	Бухта Стрелецкая
Шпрот	12791	409	1850	1900	100	200
Калкан	-	341	-	-	-	-
Мерланг	470	941	-	160	330	290
Ставрида	-	2712	-	-	70	80

**Паразитологические методы.** Использован метод неполного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985). Систематическую идентификацию личинок и взрослых нематод проводили по морфометрическим признакам с учётом родовых и видовых характеристик. Показатели заражённости рыб анализировали с учётом экологических характеристик популяций хозяев, в том числе сезонной, межгодовой, межрайонной динамики их размерно–возрастной структуры.

**Ихтиологические методы.** В ходе биологического анализа определяли размер рыб (общую и стандартную длину), массу рыбы, пол, стадию зрелости. Возраст рыб анализировали по отолитам. Гонадосоматический индекс (ГСИ) и упитанность рассчитывали по Правдину (1966).

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

*Биохимические методы исследования тканевых экстрактов.* Активность антиоксидантных ферментов (каталаза (КАТ), пероксидаза (ПЕР), супероксиддисмутаза (СОД), глутатионредуктаза (ГР), глутатион-S-трансфераза (ГТ)) в эритроцитах крови рыб определяли спектрометрическими и титрометрическими методами. Исследования биохимических параметров осуществляли индивидуально в тканях, взятых от конкретных особей.

*Экологические методы.* Анализ разных уровней взаимодействия соактантов (сочленов) ПС: 1. Морфофункциональный подход (Гранович, 1996, 2009) – в двух аспектах анализа ПС: мета- и параструктуры. 2. С целью решения проблемы специфичности паразита на популяционном уровне, его хозяева были распределены по четырём структурным уровням (Нигматуллин, 2003, 2006). 3. С целью анализа ценотического уровня организации ПС были применены пять критериев формирования подсистем в ПС (Добровольский и др., 1994).

*Статистическая обработка.* Вычисляли среднее арифметическое (M), ошибку среднего арифметического (m). Сравнительный анализ данных осуществляли с использованием t-критерия Стьюдента. Различия между сравниваемыми рядами считали достоверными и статистически значимыми при  $p \leq 0,05$ . Достоверность различий между выборками оценивали с применением U-критерия Манна–Уитни (Лакин, 1973).

**Глава 3 Особенности жизненного цикла нематоды *Hysterothylacium aduncum*, как взаимодействие паразита со средой его обитания.** Исследовали процессы вымета яиц нематодами в различных средах (морской воде и морской воде с добавлением пепсина). Первый вымет яиц в пепсин-содержащей среде происходил через 4 – 5 часов, продолжался в течение трёх суток, далее ослабевал и ещё через 2 – 3 дня прекращался (рисунок 1). Количество выметанных яиц зависело от размера самки. Развитие личинки в яичной оболочке происходит в течение 7-8 суток. При этом развитие яиц одного вымета в экспериментальной среде неравномерно (асинхронно).

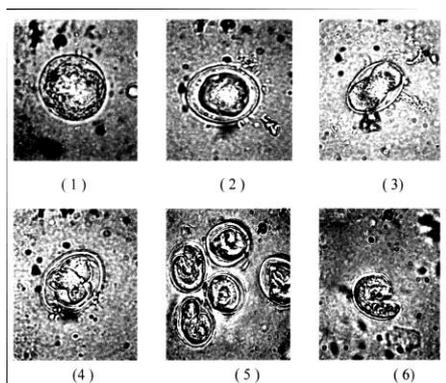


Рисунок 1 - Стадии эмбриогенеза *H. aduncum* яиц одного вымета

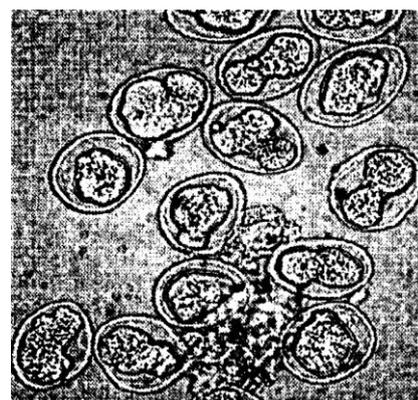
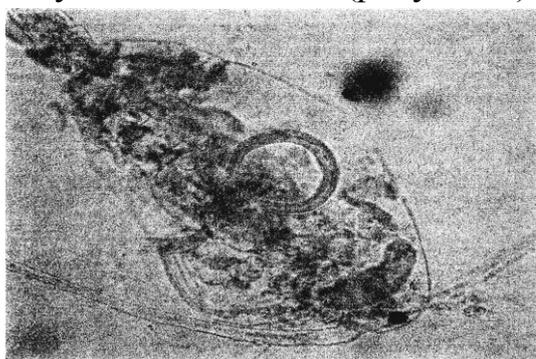


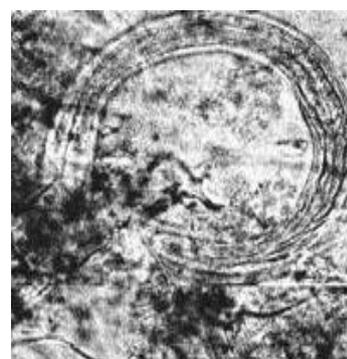
Рис.2 - Асинхронное развитие

Аналогичная динамика имела место в контроле (морская вода), но со значительным увеличением сроков выхода личинок. Максимальный срок жизни личинки в эксперименте составил 47 суток. Морфология вышедшей из яйца личинки в нашем исследовании совпадает с описанием личинки, полученной экспериментальным путём в Белом море (Вальтер, 1987). Это свидетельствует о том, что исследуемые личинки, как в Белом, так и в Чёрном морях идентичны по своей видовой принадлежности.

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



(1)



(2)

Рисунок 3 – Личинка *H. aduncum* третьей стадии, разорвавшая кишечник хозяина, выходит в гемоцель копеподы (1) – общий вид; (2) – вид при крупном увеличении

В результате наших экспериментов можно заключить следующее:

1. Яйца одного вымета развиваются асинхронно во всех средах (рисунок 2);
2. Время эмбриогенеза в яйце увеличивается в два раза в морской воде; 3. В

результате развития во всех средах из яйца выходит личинка второй стадии (L2) в чехлике L1; 4. Вышедшая из яичной оболочки L2 в организме копеподы развиваясь, превращается в L3; 5. Вышедшая личинка L3 из организма копеподы в морскую воду прекращает своё развитие.

**Глава 4 Популяционные взаимодействия ключевых сочленов в паразитарной системе нематоды *Hysterothylacium aduncum* в Чёрном море.** В данной главе рассмотрены различные аспекты паразито-хозяйинных отношений на популяционном уровне, в частности, аспекты взаимодействия популяции (гемипопуляций) паразита с популяциями его основных вторых промежуточных (шпрота, ставриды) и окончательных хозяев (мерланга, ставриды и камбалы-калкана).

*Сезонные, межгодовые и региональные особенности взаимодействия популяции шпрота и гемипопуляции личинок *H. aduncum* в Чёрном море.* Особенности заражённости шпрота рассмотрены в зависимости от возрастной структуры популяции, меняющейся в течение года и в разные годы в разных районах у крымского побережья. Определение возраста шпрота проводили по отолитам (Алеев, 1953, Чугунова, 1959) и результатам массового промера, на основании которых выделены две доминирующие размерно-возрастные группы: от 6,0 до 7,0 см и от 8,0 до 9,0 см. В период нереста это были годовики и двухгодовики, в нагульный период – сеголетки и двухлетки. Общее количество особей в доминирующих группах принимали за 100 % и определяли долю каждой группы в процентах в нерестовый и нагульный периоды года. Отбор проб осуществлялся в местах промысловых скоплений на глубине 55 – 90 м, где в течение полугода происходит нерест (Гусар, Гетманцев, 1985). Установлено, что максимальное количество сеголеток (99,4 %) приходится на июнь, и они доминируют весь нагульный период (рисунок 4) при минимальном количестве двухлеток в июне (0,6 %). Противоположная тенденция наблюдается в период нереста в январе, когда отмечен максимум числа двухгодовиков (73,24 %) и минимум годовиков (26,76 %). Однако в остальные месяцы нереста доминируют годовики. Обнаруженные закономерности сезонных вариаций возрастных групп в популяции шпрота связаны с особенностями нерестовых миграций (кочёвок) (Гусар, Гетманцев, 1985), которые у шпрота происходят в течение месяца: весной в марте и осенью в октябре. Учёт показателей инвазии сопоставляли с динамикой колебания возрастной структуры популяции шпрота в течение всего календарного года. Рост индекса обилия (ИО) *H. aduncum* у сеголеток–годовиков начинается с конца февраля и достигает максимума в апреле. В конце мая происходит постепенное снижение значений индекса обилия в течение всего нагульного периода до октября (рисунок 5).

У двухгодовиков начало повышения заражённости установлено в феврале. Затем она растёт до апреля и резко падает в июне. Второй пик инвазии приходится на август, в октябре отмечено постепенное его снижение до значений нерестового периода. Межгодовая динамика колебаний возрастной структуры популяции шпрота в районе мыса Лукулл рассмотрена за период 2003-2009 гг. Годовая динамика размерно-возрастной структуры в 2003 г. имеет вид двух пересекающихся синусоид, когда в нагульный период в популяции доминируют сеголетки, а в период нереста - двухгодовики. С 2004 г. наблюдаются резкие изменения соотношения возрастных групп в период нереста. Как и в предшествующий год, в период нагула преобладают сеголетки, а в период нереста в промысловых скоплениях начинают доминировать годовики.

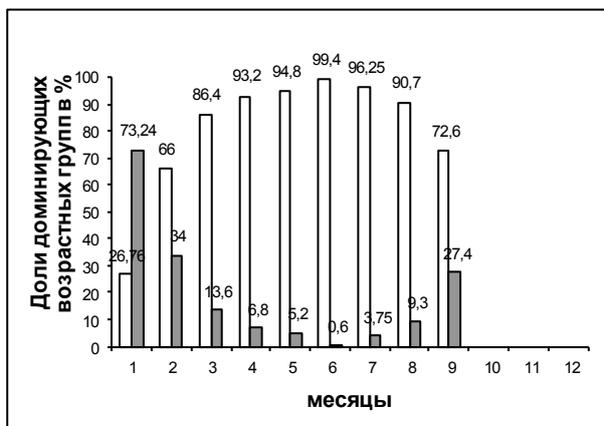


Рис. 4 – Сезонная динамика доминирующих размерно-возрастных групп в популяции шпрота в районе мыса Лукулл в 2009 г

□ – сеголетки и годовики;  
 ■ – двухлетки и двухгодовики

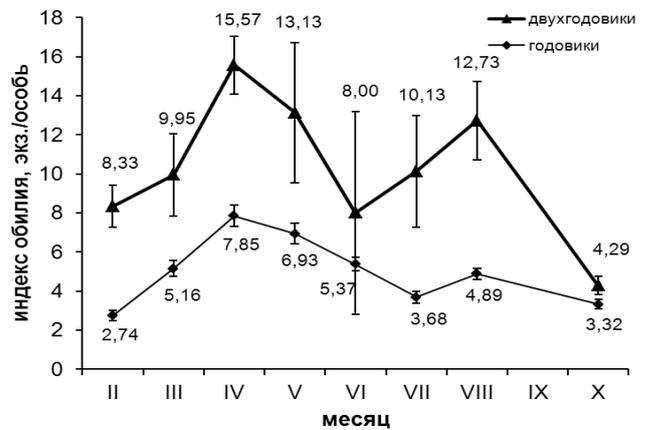


Рис.5 – Сезонная динамика заражённости шпрота личинками *H. aduncum* в районе мыса Лукулл в 2009 г

— — сеголетки и годовики,  
 - - - - двухлетки и двухгодовики

Самые высокие показатели заражённости шпрота установлены у юго-западного побережья Крыма в районе м. Лукулл. Пик инвазии у сеголеток-годовиков во все годы приходится на апрель-май. Для двухлеток-двухгодовиков в районе м. Лукулл характерна специфичная картина заражённости, отличная от таковой в районе Судака и ЮБК наличием у двухгодовиков двух пиков инвазии (весенний – апрель-май и в конце лета – август). Самые низкие показатели ИО наблюдаются в районе Южного берега Крыма ЮБК. Формирование инвазии годовиков аналогично таковому юго-западному району с той разницей, что весенний пик инвазии у сеголеток, связанный с началом периода нагула, во все годы зафиксирован в апреле. Особенность заражённости шпрота в районе ЮБК в том, что показатели ИО относительно невысоки как у годовиков-сеголеток, так и у двухгодовиков-двухлеток (рисунок 6).

В районе Судака величина заражённости выше, чем в районе ЮБК, но ниже значений инвазии в районе м. Лукулл. Пик инвазии у сеголеток во все годы фиксируется в мае, а у двухлеток – в июле. Сезонная динамика показателей заражённости шпрота в исследуемых районах коррелирует с динамикой размерно-возрастной структуры популяции шпрота. Каждому району у побережья Крыма свойственна своя специфика формирования структуры популяции черноморского шпрота в течение календарного года. Эта особенность прослеживается из года в год, что отразилось на величине среднестатистических показателей заражённости.

Одним из факторов образования географических различий в степени заражённости локальных стад черноморского шпрота является его приуроченность к прибрежным зонам (Шульман и др., 1959). Причинами зависимости величин инвазии от района являются: видовой состав кормового зоопланктона; степень антропогенной нагрузки; особенности организации прибрежных биотопов и специфика местной биоты, как основной районной характеристики ПС нематоды в различных промысловых районах.

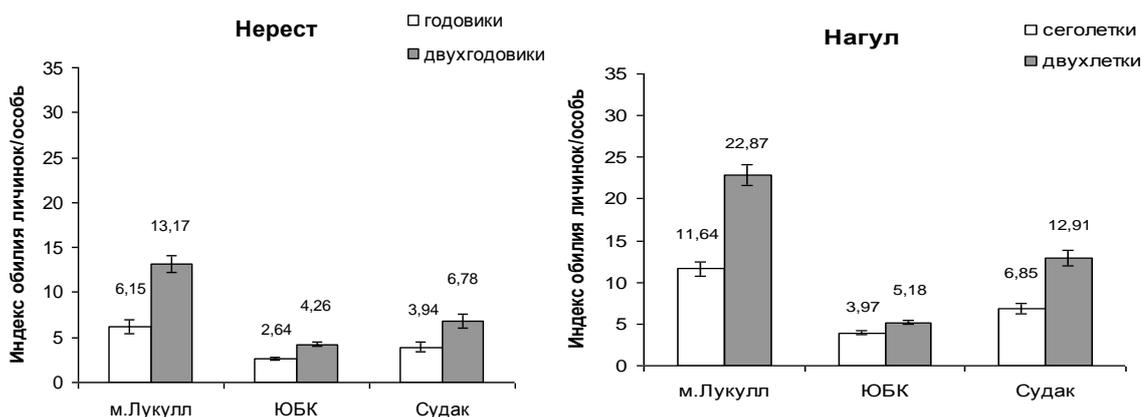


Рисунок 6 – Особенности заражённости черноморского шпрота личинками *H. aduncum* в различных районах промысла у побережья Крыма (средние межгодовые значения индекса обилия ( $M \pm m$ )).

Таким образом, заражённость шпрота отличается по районам, и является определённой биотической характеристикой каждой локальной группировки у побережья Крыма.

Сезонные, межгодовые и региональные особенности взаимодействия популяции мерланга и гемипопуляций личинок, взрослых нематод *H. aduncum* в Чёрном море. В 2005 г. мерланг, выловленный донными ловушками в районе севастопольских бухт, был представлен тремя возрастными группами – 0+-1 и 2+-3, в то время как в 2009 г. его возрастной ряд расширился до 6 лет (рисунок 7). В 2009 г. увеличились не только размерно-возрастные характеристики рыб, но более чем вдвое возросло количество мерланга в прилове шпрота на глубине 55 – 80 м, а также в ставных неводах и донных ловушках на глубине 15 – 53 м.

По значениям экстенсивности инвазии (ЭИ) можно отследить закономерности сезонного колебания заражённости рыбы как личинками, так и взрослыми нематодами в относительно сходных возрастных диапазонах в разные годы (рисунок 8, 9). Процент рыб, заражённых взрослыми нематодами, начинает увеличиваться с июля, достигая максимума в январе–феврале.

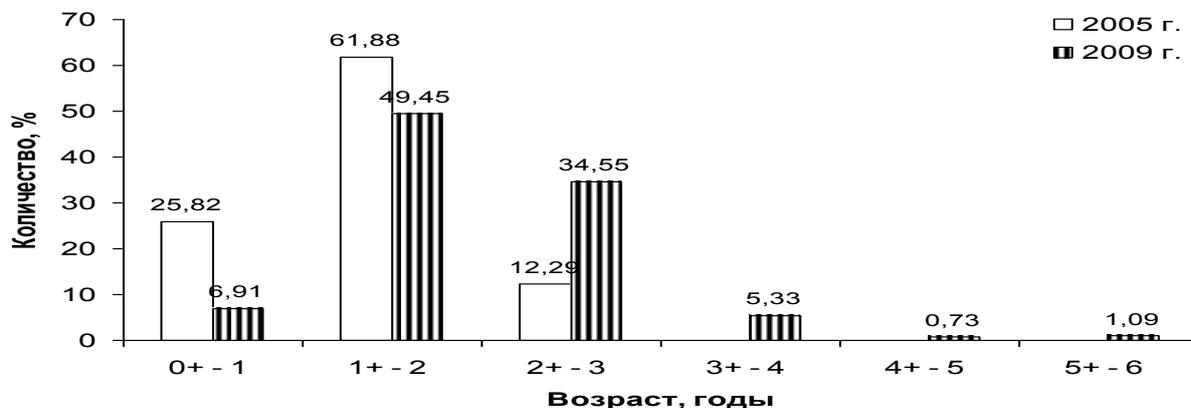


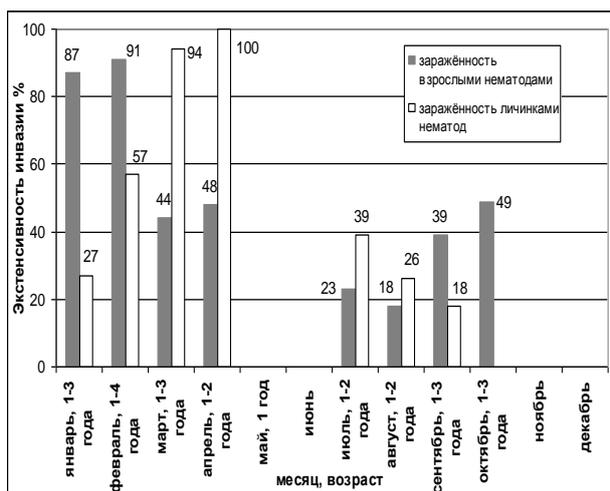
Рисунок 7 – Соотношение особей мерланга разного возраста в 2005 и 2009 гг. в районе Севастополя.

Далее следует постепенное уменьшение ЭИ к середине мая. С января увеличивается процент рыб, заражённых личинкам нематод. Пик ЭИ приходится на апрель, а затем следует резкое снижение числа рыб, заражённых личинками, по причине созревания личинок, и одновременно, с июля происходит увеличение количества рыб, заражённых взрослыми нематодами. Заражённость личинками начинает резко увеличиваться с середины февраля как в кишечнике, так и в полости тела рыбы с пиком в апреле (интенсивность инвазии (ИИ) 2-19, ЭИ-5,2). При этом заражённость половозрелыми стадиями паразита в апреле резко снижается (ИИ 1-2, ЭИ-0,6).

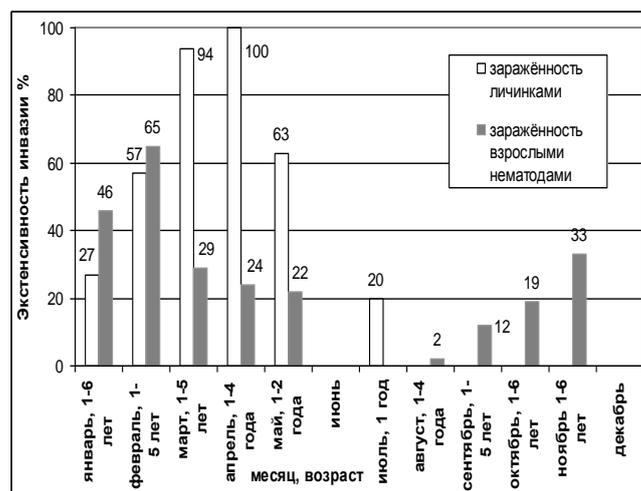
Максимальная заражённость мерланга личинками в кишечнике регистрируется в конце марта – начале апреля (ИИ 3-24, ЭИ-7,29), минимальная – в начале осени (ИИ 1-2, ЭИ-0,17), а полное их отсутствие – в конце осени – начале зимы. В этот период наблюдается увеличение количества взрослых нематод (личинки взрослеют с весны до осени и становятся половозрелыми нематодами).

*Межгодовые особенности взаимодействия популяции ставриды северного стада и гемипопуляции личинок нематоды *N. aduncus* у юго-западного побережья Крыма.* Была изучена межгодовая динамика заражённости этого вида фоновым паразитом с учётом межгодовых колебаний размерно-возрастной структуры популяции (рисунок 10).

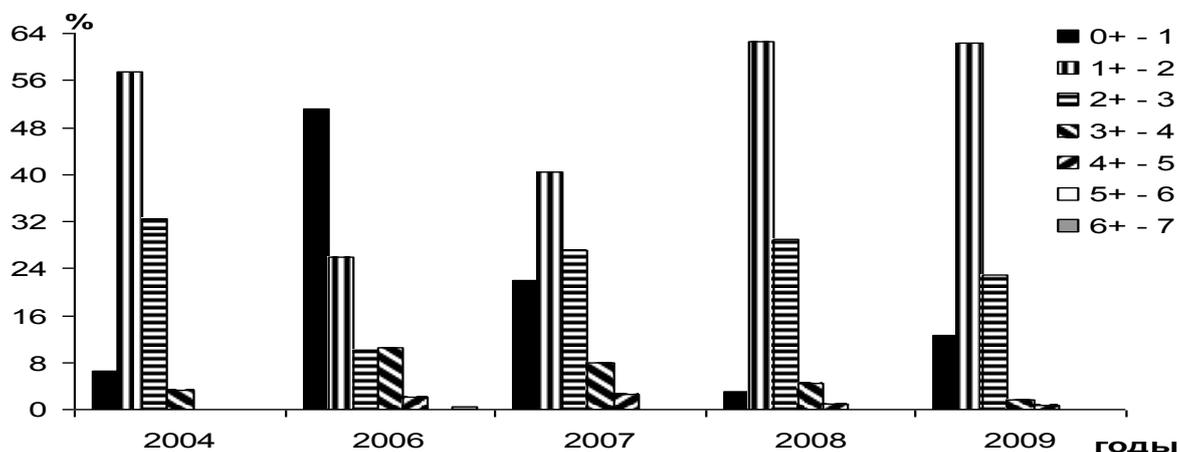
В 2004 г. ставрида была представлена четырьмя возрастными группами (0+-3+), доминировали двухлетки (57,5 %), трехлетки были на втором месте. В 2006 г. выявлены рыбы шести возрастных классов (0+ - 6+). Абсолютное большинство (51,1 %) составила молодь (0+-1).



Рисунки 8 – Сезонная динамика инвазии мерланга *H. aduncum* в районе Севастополя в 2005 г.



Рисунки 9 – Сезонная динамика инвазии мерланга *H. aduncum* в районе Севастополя в 2009 г.



Рисунки 10 – Возрастной состав ставриды в районе юго-западного побережья Крыма в период 2004 – 2009 гг.

На другие возрастные группы (1+-4+) приходилось 25,1 %, и одна особь была в возрасте 6+. В 2007 г. доминировали двухлетки (1+)-40,39 %, затем – трехлетки (2+)-27,15 %. Особи в возрасте 4+ составляли 2,65 %. В 2008 и 2009 гг. произошли положительные изменения, связанные с увеличением количества доминантных групп – основу уловов составляли особи в возрасте 1+-2 (62,69 %-2008 г. и 62,36 %-2009 г.) и 2+-3 лет (28,85 %-2008 гг., 22,82 %-2009 гг.), то есть средний возрастной класс, а рыбы в возрасте 3+-4 и 4+-5 представлены в меньшем количестве – от 0,76 до 4,48 %. Во все исследуемые периоды в уловах встречалась ставрида в возрасте 1-4, очень редко 5-6 лет.

Интенсивность инвазии личинками *H. aduncum* ставриды крымского стада (таблица 2) снизилась в 2004 г. по сравнению с 1968 г. в двадцать пять раз, а заражённость взрослыми нематодами – более чем в двадцать (Ковалева, 1968). В 2005 г. по сравнению с 2004 г. Более чем в два раза снижаются показатели

заражённости. При этом возрастная структура популяции существенно не меняется. В 2008 г. на фоне увеличения размерно-возрастных параметров популяции, происходит незначительный рост заражённости фоновым паразитом, но в 2009 г. при тех же возрастных характеристиках наблюдается существенное увеличение заражённости, которая сопоставима с величиной заражённости ставриды в 2004 г.

Таблица 2 – Показатели заражённости доминирующих возрастных групп ставриды личинками *H. aduncum* у юго–западного побережья Крыма

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

Таким образом, падение заражённости фоновым паразитом в 2005 и 2006 гг. является следствием общей неблагоприятной обстановки в Чёрном море, о чём свидетельствует исчезновение ставриды из промысловых уловов у крымского побережья в 1980 гг. и в начале 1990 гг. Одной из косвенных причин сокращения численности поголовья ставриды северного стада является жизнедеятельность вселенца – гребневика *Mnemiopsis leidy*, выедающего планктон и пелагическую икру ставриды. В 2008 г. наметились позитивные тенденции в динамике численности ставриды в уловах и, вместе с тем, и увеличение показателей заражённости, что, вероятно, связано с деятельностью другого вселенца – гребневика *Beroe ovata*, интенсивно поедающего мнемииопсиса, и снижением уровня антропогенной нагрузки в последние годы.

*Межгодовые особенности взаимодействия популяции камбалы-калкан и гемипопуляции взрослых нематод H. aduncum у юго–западного побережья Крыма.* В течение последних двадцати лет популяция калкана, приуроченная к юго-западному побережью Крыма, претерпела ряд серьёзных изменений, связанных с антропогенным воздействием, в первую очередь, с усиленной эксплуатацией промыслового стада. Эти изменения выразились в существенных межгодовых колебаниях параметров размерно–возрастной структуры популяции, в падении средних промысловых значений длины и массы калкана и сокращении его возрастных параметров (Гирагосов и др., 2006, 2007, 2008). По сравнению с периодом 1967 – 1992 гг. заражённость калкана существенно не изменилась, но если сопоставить её с соотношением самцов и самок в эти годы (1998 г. – 50/50 и 2006 г. – 85/15), то становится очевидным, что при доминировании самцов их показатели заражённости выросли в 1,5 раза. Число самок в популяции в 5,6 раза меньше, чем самцов. Их показатели заражённости ЭИ также повысились по

сравнению с периодом 1967 – 1992 гг. В 2009 г. наблюдалось увеличение доминирующего возрастного интервала и среднего промыслового размера калкана, а также рост значений (индекс обилия (ИО)) в несколько раз по сравнению с 2006 г. (таблица 3).

Таблица 3 – Заражённость доминирующих возрастных групп калкана *H. aduncum* в районе Севастополя

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

По сравнению с 1967 – 1992 гг. у самцов почти в два раза повысилась (интенсивность инвазии (ИИ) и на десять процентов выросли значения ЭИ. При этом доминирование самцов над самками сократилось с 85 до 77 %. Заражённость кишечника калкана выше у самцов, чем у самок, но заражённость желудка у самок выше, чем у самцов. По сравнению с периодом 1967 – 1992 гг. в 2006 г. практически не изменились значения ЭИ и снизилась ИИ в кишечнике у самок (Гаевская, Солонченко, 1997). У самцов, напротив, в 1,5 раза увеличилась ИИ и незначительно повысилась ЭИ. В 2009 г. произошло двукратное увеличение значений ЭИ нематодами в кишечнике у самок, а у самцов – более чем в два раза. ИИ возросла в два раза при соотношении самцов и самок 77/23, тогда как в период 1997 – 1998 гг. соотношение полов было одинаковым. В 2009 г. значения индекса обилия увеличились в три раза по сравнению с 2006 г. В 2010 и 2011 гг. соотношение самцов и самок, и другие популяционные характеристики калкана соответствуют характеристикам, отмеченным в 1999 г. (70/30). Это позволяет предположить, что и заражённость имела аналогичную тенденцию. Показатели инвазии незначительно выросли по сравнению с 2006 г., но существенно уменьшились по сравнению с 2009 г.

**Глава 5 Особенности биохимического взаимодействия организма хозяина и паразита в паразитарной системе *Hysterothylacium aduncum* в Чёрном море.** Влияние личинок *H. aduncum* на активность антиоксидантных ферментов тканей черноморского шпрота. С целью исследования ответных реакций рыб на внедрение паразита проведен сравнительный анализ активности антиоксидантных ферментов в мышечных тканях незараженных и зараженных особей черноморского шпрота с разной степенью инвазии. Результаты исследований позволили установить определенные различия активности ферментов тканей шпрота с разным уровнем паразитарной инвазии. Активность каталазы достоверно снижена у зараженных рыб ( $p < 0,05$ ) по сравнению с незараженными. Минимальные значения установлены у особей, содержащих наибольшее количество паразитов (рисунок 11).

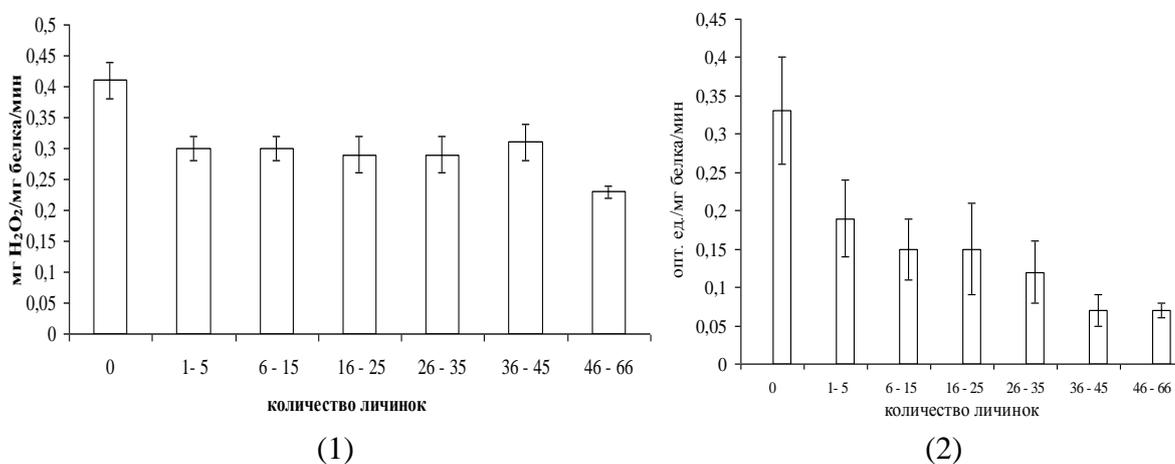


Рисунок 11 – 1) Активность каталазы в мышечных тканях черноморского шпрота  
2) Активность пероксидазы в мышечных тканях черноморского шпрота в зависимости от показателей интенсивности инвазии личинками *H. aduncum*

Сравнительный анализ активности антиоксидантных ферментов в эритроцитах крови незараженных и зараженных особей мерланга позволил установить, что активность каталазы и СОД оказалась в 1,5 раза выше у зараженных особей по сравнению с незараженными ( $p < 0,05$ ). Для активности пероксидазы и ГР достоверных отличий в эритроцитах крови рыб двух групп не установлено. Активность ГТ более, чем в 4 раза превышает соответствующий показатель незараженных особей ( $p < 0,01$ ). Совершенно очевидно, что внедрение паразита в стенки органов пищеварения, выделение метаболитов в организм хозяина, а также привносимая им инфекция усиливают процессы свободнорадикального окисления и являются мощными факторами, стимулирующими активность антиоксидантных ферментов (рисунок 12).

Таким образом, ответ ферментативной антиоксидантной системы организма гидробионта может быть двояким, а именно – токсическим и адаптивным.

В случае адаптивного ответа, который наиболее выражен в крови мерланга,

инвазированного нематодой, происходит активация всей системы антиоксидантной защиты, что, вероятно, связано с тем, что метаболиты паразита непосредственно попадают в кровь и стимулируют развитие свободнорадикальных процессов, в результате чего продукты ПОЛ (перекисное окисление липидов) подвергаются атаке антиоксидантных ферментов и, не накапливаясь, выводятся из организма.

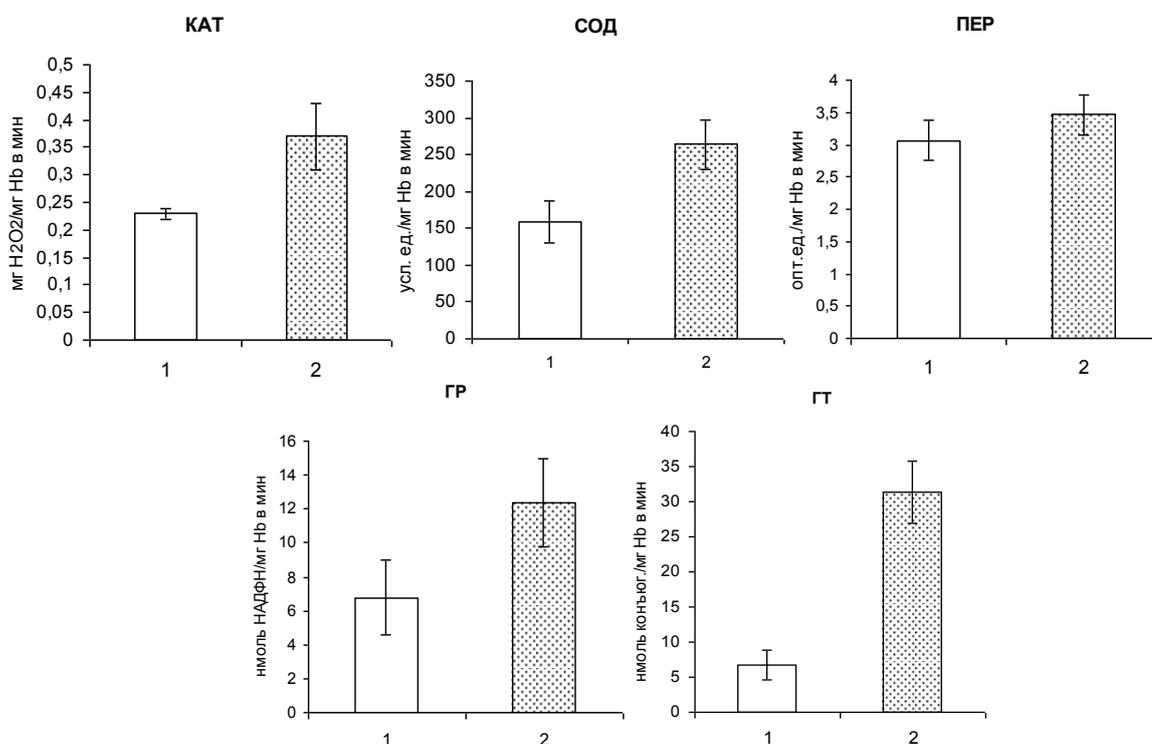


Рисунок 12 – Активность антиоксидантных ферментов в эритроцитах крови мерланга, зараженного *H. aduncum* (1 – незараженные, 2 – зараженные)

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

Результаты исследований показали, что антиоксидантные ферменты весьма чувствительны к инвазии и могут служить биомаркерами не только для оценки действия на рыб неблагоприятных физических и химических факторов, но и биотических (Руднева, 2004). Учитывая высокую степень биологического загрязнения Черного моря (Симчук, 2004, Руднева, 2004, Вахтина, 2006), включающего патогенных бактерий, вирусов, грибов и гельминтов, крайне негативно влияющих на здоровье гидробионтов, исследованные параметры позволяют оценить состояние рыб и могут быть использованы в качестве индикаторов влияния на них биотических факторов.

**Глава 6 Обсуждение полученных результатов.** Организменный уровень, рассмотренный нами в 3 и 5 главах, показывает проявление системных свойств двух взаимодействующих организмов – паразита и хозяина. Представления о взаимодействии *H. aduncum* и его хозяев требуют анализа популяционных аспектов отношений и регуляторных механизмов, которые действуют при взаимодействии популяции паразита и популяции хозяина. В связи с этим необходимо рассмотреть отношения в системе паразит–хозяин на уровне биоценологических отношений, то есть систем более высокого ранга или ПС с позиций морфофункционального подхода. Основная задача морфофункционального подхода в изучении ПС – выявлением функциональных комплексов, особенностей их взаимодействия в двух аспекта: 1) чередование МФФ в ЖЦ (метаструктура); 2) многообразие взаимодействий популяций паразитов с гемипопуляциями гельминта.

Ценотический же уровень включает в себя всё многообразие взаимодействий в биоценозе в виде взаимодействия трёх блоков ПС: интегрирующего, трофического и компенсаторного. Эти блоки образованы шестью подсистемами, включающими в себя как элементы метаструктуры, так и параструктуры (рисунок 13).

Опираясь на последние методические разработки при формировании по признакам подсистем в структуре ПС (Добровольский и др., 1994), в чрезвычайно сложной и разветвлённой структуре ПС *H. aduncum* в Чёрном море нами были выделены следующие основные подсистемы, образованные функциональными комплексами гемипопуляций паразита, и популяций хозяев разного структурного уровня (соактанты):

1. Гемипопуляции яиц, личинок L2, и L3 – внешняя среда,
2. Парагемипопуляции яиц, личинок L2 и L3 – популяционная система первых промежуточных хозяев;
3. Парагемипопуляции личинок L3 и L4 – популяционная система вторых промежуточных хозяев;
4. Парагемипопуляции личинок L3 и L4 – популяционная система паратенических хозяев;
5. Парагемипопуляции яиц, личинок L3, L4 и взрослых нематод – популяционная система тупиковых (элиминативных) хозяев;
6. Парагемипопуляция взрослых нематод – популяционная система окончательных (дефинитивных) хозяев. При этом популяционные системы паразитов будут представлены многочисленными видами хозяев паразита различных структурных уровней, составляющих функциональную основу той или иной подсистемы.



Рисунок 13 – Взаимодействие подсистем в ПС *H. aduncum* при чередовании МФФ в биоценозе у берегов Крыма: ■ - интегрирующий блок; □ - трофический блок; ▣ - компенсаторный блок

### Общее заключение

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

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

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

На популяционном уровне изучены механизмы взаимодействия гемипопуляций личинок и взрослых нематод с популяциями основных, массовых вторых промежуточных и окончательных хозяев паразита. Выявлены и обоснованы факторы, определяющие закономерности сезонных, межгодовых и межрайонных показателей заражённости ключевых сочленов (соактантов) ПС..

На популяционном и надпопуляционном уровнях обобщены последние теоретические разработки в области методологии анализа ПС и практически апробированы на примере ПС гельминта-генералиста в конкретных экологических условиях. В частности, впервые проанализирована структура и динамика функционирования морской, сложной, четырёхчленной, инвазионной системы

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

### **ВЫВОДЫ**

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

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

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

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

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

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

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

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Скуратовская Е. Н., Кузьминова Н. С., Завьялов А. В. Влияние показателей заражённости нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) на биохимические параметры камбалы-калкан // Рыбное хозяйство. 2008. № 1. С. 86–87.
2. Завьялов А. В., Кузьминова Н. С. Особенности заражённости мерланга *Merlangus merlangus euxinus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) у юго–западного побережья Крыма в различные годы // Рыбное хозяйство. 2011. № 1. С. 51–54.
3. Завьялов А. В., Юрахно В. М. Новые сведения об анизакидных нематодах рыб севастопольского побережья Чёрного моря // Рыбное хозяйство. 2011. № 6. С. 68–71.
4. Завьялов А. В. Сезонная динамика заражённости мерланга *Merlangius merlangius euxinu* нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) в разных районах у крымского побережья // Рыбное хозяйство. 2013. № 1. С. 24–33.
5. Скуратовская Е. Н., Юрахно В. М., Завьялов А. В. Влияние паразитарной инвазии на морфофизиологические и биохимические параметры черноморского мерланга, *Merlangius merlangius euxinu* (*Gadida*) // Вестник зоологии. 2013. Т. 47, № 4. С. 309–317. (Scopus)

### Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК Украины

(вышли до 01.01.2015 г.)

6. Корнийчук Ю. М., Завьялов А. В. Изменения структуры популяции нематоды

*Hysterothylacium aduncum* (Anisakidae), обусловленные промысловым ловом черноморского шпрота // Вестник зоологии. 2005. Отд. вып. № 19, ч. 1. С. 189–191.

7. Корнийчук Ю. М., Завьялов А.В. Зараженность гельминтами черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* Risso у берегов Крыма / Ю. М. Корнийчук, А. В. Завьялов // Экология моря: сб. науч. тр. Севастополь, 2005. Вып. 69. С. 20-24.

8. Скуратовская Е. Н. Влияние паразитарной инвазии на активность некоторых антиоксидантных ферментов тканей черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* R.) / Е. Н. Скуратовская, А. В. Завьялов // Рибе господарство України. 2006. № 5/6 (46, 47). С. 54-55.

9. Завьялов А. В., Белоиваненко Т. Г. Исследование процесса заражения личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) копепод и личинок камбалы-калкан / А. В. Завьялов, Т. Г. Белоиваненко // Рибе господарство України. 2008. № 4. С. 47-49.

10. Руднева И. И. Роль молекулярных систем в защитных реакциях рыб, заражённых паразитами / И. И. Руднева, А. В. Завьялов, Е. Н. Скуратовская // Рибе господарство України. 2010. № 1. С. 2-6.

11. Завьялов А. В. Особенности межгодовых колебаний заражённости ставриды *Trachurus mediterraneus* (Staindachner) нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) у юго-западного побережья Крыма / А. В. Завьялов, Н. С. Кузьмина // Рибе господарство України. 2010. № 2 (67). С. 25-29.

12. Завьялов А. В. Межгодовые особенности заражённости черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) у юго-западного побережья Крыма / А. В. Завьялов // Рибе господарство України. 2010. № 4. С. 12-17.

#### Публикации других изданиях

13. Rudneva I. I., Boldyrev D. A., Skuratovskaya E. N., Zav'yalov A. V. Some Trace Metals Pollution of Black Sea Anchovy from Crimean Coastal Region (Black Sea and Azov Sea) // *Advances in Research*. 2015. Vol. 3, iss. 3. P. 341–349.

14. Завьялов А. В. Межсезонные колебания заражённости черноморского шпрота личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) у крымского побережья / А. В. Завьялов, В. А. Бондарев // Водные биоресурсы и аквакультура / под ред. И. И. Гициняка, Н. В. Гринжевского, А. М. Третьяка. К., 2010. С. 383-386.

15. Завьялов А. В. Популяционно-иерархические и функциональные особенности организации метаструктуры паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) в морских биоценозах Крыма / А. В. Завьялов // Учёные записки Таврического национального университета им. Вернадского Серия «Биология, химия». Том 27 (66). 2014. №2. С. 80-95.

*Научное издание*

**Завьялов Андрей Вениаминович**

**Особенности функционирования паразитарной системы нематоды  
*Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) в Чёрном море**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Название типографии

Адрес

Телефон

Подписано в печать 18.05.2021

Формат ... Усл. печ. лист

Бумага.... Тираж. Заказ №