

ПОЛЯКОВА
Татьяна Алексеевна

**ЦЕСТОДЫ СКАТОВ (ELASMOBRANCHII: BATOIDEA)
КРЫМСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЕРНОГО МОРЯ
(СИСТЕМАТИКА, ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ)**

03.02.11 – паразитология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Севастополь – 2014

Работа выполнена в отделе экологической паразитологии Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Гаевская Альбина Витольдовна

Официальные оппоненты:

Бисерова Наталья Михайловна,
доктор биологических наук, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, ведущий научный сотрудник кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета

Поддубная Лариса Григорьевна,
кандидат биологических наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической паразитологии

Ведущая организация: Центр паразитологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Защита диссертации состоится «28» января 2015 г. в 11 часов на заседании совета по защите диссертаций на соискание учёной степени кандидата наук, на соискание учёной степени доктора наук Д 006.011.01, созданного на базе ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт фундаментальной и прикладной паразитологии животных и растений имени К.И. Скрябина»

по адресу: 117218, Москва, Б. Черемушкинская ул., д. 28

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИИП им. К.И. Скрябина и на сайте: <http://vniigis.ru/>

Автореферат разослан «.....» 20__ г.
Ученый секретарь Совета по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук,
доктор биологических наук,
профессор

Бережко Вера Кузьминична

Актуальность темы. Ленточные черви (класс Cestoda) являются одними из наиболее распространенных плоских червей, половозрелые формы которых освоили широкий круг хозяев – от рыб до млекопитающих, включая человека. Цестоды могут служить удобными «модельными» объектами для изучения целого ряда вопросов эволюции, экологии, процессов становления паразито-хозяинных систем и зоогеографии свободно живущих животных. Особое место занимает фауна цестод скатов и акул п/класса Elasmobranchii, характеризующаяся абсолютной самостоятельностью. Эти цестоды, являются одной из самых древних групп паразитов, эволюция которых шла параллельно развитию их хозяев, что делает изучение их фаун перспективным для понимания филогеографии эласмобранхий. Использование в их жизненных циклах широкого круга промежуточных хозяев – ракообразных, моллюсков и костистых рыб, принадлежащих к разным таксономическим и экологическим группам, определяет важную роль цестод эласмобранхий в морских экосистемах. В последние десятилетия интенсивно исследуются систематика, морфология и экология этих гельминтов из разных районов Мирового океана, однако на Черном море изучение цестодофауны рыб практически не проводилось с 70 годов прошлого века. Учитывая определенные изменения экологической ситуации, произошедшие в данном водоеме, и принимая во внимание современные ревизии таксонов цестод, исследование фауны этих гельминтов, паразитирующих у черноморских эласмобранхий, их морфологии, особенностей жизненных циклов и экологии является актуальным и представляет теоретический и практический интерес.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучение современного состояния таксономического состава и особенностей экологии цестод скатов крымского побережья Черного моря. В связи с этим поставлены следующие задачи: 1. Изучить фауну цестод эласмобранхий из разных районов Крыма; 2. Исследовать морфологические особенности цестод; 3. Изучить локализацию и численность цестод в хозяине (экстенсивность, интенсивность инвазии и индекс обилия); 4. Установить влияние возраста (размера), пола хозяина и сезона года на встречаемость, численность, возрастной состав инфрапопуляций цестод и их распределение в организме и популяции хозяев; 5. Изучить распределение цестод принадлежащих к одному роду по спиральным клапанам кишечника хозяина, их меж- и внутривидовые взаимоотношения.

Научная новизна. Впервые проведена ревизия и анализ современной фауны цестод эласмобранхий Черного моря. Изучены морфологические особенности 24 видов черноморских цестод. Описаны новые для науки 1 род и 2 вида цестод; 1 род и 13 видов цестод описаны по серии синтипов

как sp. с присвоением номеров и подробными дифференциальными диагнозами. Впервые у эласмобранхий Черного моря найдены представители 1 отряда, 5 родов и 21 вида. У 4 видов уточнены детали морфологического строения. Впервые проанализировано разнообразие, выравненность и сходство сообществ цестод скатов из разных биотопов черноморской акватории Крыма. Впервые описан тип распределения цестод в популяции ската и впервые не только для Черного моря, но и в целом, для представителей класса Cestoda на примере представителей рода *Cairaeanthus* исследованы особенности пространственного и временного распределения видов одного рода, одновременно паразитирующих в одном хозяине. Впервые изучены возможные механизмы разделения пространственно-временных ниш симпатрических и сингостальных близкородственных видов цестод, и их меж- и внутривидовые отношения.

Теоретическое и практическое значение работы. Данные о современном видовом составе и распределении цестод у эласмобранхий Черного моря расширяют сведения об их фауне, биологии и экологии не только в данном регионе, но и в Мировом океане. Внесены изменения в систематику цестод семейства Phyllobothriidae, два вида ранее принадлежащих к этому семейству переведены в Rhinebothriidea и для них обоснован новый род *Cairaeanthus* Kornyushin et Polyakova, 2012 с двумя новыми видами *C. ruhnei* и *C. healyae*. Сведения о меж- и внутривидовых отношениях цестод рода *Cairaeanthus*, особенностях структуры и функционирования паразитарных систем *C. ruhnei* и *C. healyae* имеют значение для понимания процессов становления паразито-хозяинных систем.

Полученные данные по видовому составу, численности и встречаемости цестод у рыб Черного моря использованы при создании электронного каталога коллекции «Паразитов морских птиц, рыб и беспозвоночных» Института биологии южных морей. Описание цестод нового рода *Cairaeanthus* от ската *Dasyatis pastinaca* использовано в электронном проекте «Database of bibliography of living/fossil sharks, rays and chimaeras (Chondrichtyes: Elasmobranchii, Holocephali) (<http://shark-references.com>)». Аннотированный список видов цестод, с указанием их хозяев, районов обнаружения и численности использован студентами разных научных учреждений при прохождении дипломных практик в отделе экологической паразитологии.

Апробация работы. Основные результаты данного исследования докладывались и обсуждались на всероссийских и международных конференциях, симпозиумах и семинарах: конференции молодых ученых «Pontus Euxinus» II, III, IV, V, VI, Севастополь, 2001, 2003, 2005, 2007,

2009; международной научно-практической конференции молодых ученых «Проблемы аквакультуры и функционирования водных экосистем», Киев, 2002; XII, XIII, XV научно-практических конференциях Украинского научного общества паразитологов УНОП, Севастополь, 2002, Киев, 2005, Черновцы, 2013; IV съезде Гидроэкологического общества Украины «Структурно-функциональное биоразнообразие и индикаторы состояния морских и пресноводных экосистем», КаПриЗ НАНУ, 2005; международной конференции «Проблемы биологической океанографии 21 века», Севастополь, 2006; IV, V Всероссийских школах по теоретической и морской паразитологии, Калининград, 2007, Светлогорск, 2012; международной научной конференции «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов», Москва, 2008; V, VII международных научно-практических конференциях «Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе», Симферополь, 2009, 2013; конференции молодых исследователей-зоологов, Киев, 2009; II Всероссийской конференции «Современные проблемы эволюционной морфологии животных», Санкт-Петербург, 2011; VII международной конференции «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона», Керчь, 2012; V Всеукраинской научно-практической конференции молодых ученых и студентов «Биологические исследования – 2014», Житомир, 2014; международной научной конференции «Систематика и экология паразитов», Москва, 2014.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 7 статей, 1 из них в международном рецензируемом журнале, включенном в базу Scopus, 1 – в региональном журнале, входящем в список изданий, рекомендованных ВАК России, а также 26 публикаций в других изданиях (5 статей в региональных журналах, входящих в список ВАК Украины и 21 – в сборниках материалов всероссийских и международных научных конференций).

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Фауна цестод скатов крымского побережья Черного моря насчитывает 24 вида из 16 родов и 5 отрядов; описаны новый род *Cairaeanthus* и новые виды *C. ruhncei* и *C. healyae*; 2 вида *Truanorhyncha* впервые зарегистрированы в этом водоеме; 13 видов описаны как sp. с присвоением номеров и подробными дифференциальными диагнозами;
2. Сообщества цестод скатов *Dasyatis pastinaca* и *Raja clavata*, обитающих в разных участках морской акватории Крыма, характеризуются высоким видовым разнообразием и имеют сходство более 60%;

3. Тип распределения *Cairaeanthus* spp. в популяции ската *D. pastinaca* наиболее близок к негативно биномиальному распределению (НБР), что свидетельствует об устойчивом характере взаимоотношений в паразито-хозяйственных системах *C. ruhncei*–*D. pastinaca* и *C. healyae*–*D. pastinaca*;

4. Виды *C. ruhncei* и *C. healyae*, одновременно паразитирующие в *D. pastinaca*, имеют разные по продолжительности и срокам репродукции жизненные циклы, разных промежуточных хозяев и предпочитают локализоваться в разных участках кишечника ската;

5. Распределение *Cairaeanthus* spp. по спиральным клапанам кишечника ската не зависит от размера (возраста), пола и степени зрелости хозяина, а также от сезона, численности и возрастного состава инфрапопуляций самих цестод; пространственные ниши *C. ruhncei* и *C. healyae* значительно перекрываются, однако распределение цестод по кишечнику хозяина и ширина ниш каждого вида не зависит от численности другого вида этого рода при смешанных инвазиях;

6. Наличие разных промежуточных хозяев у *C. ruhncei* и *C. healyae*, различие в их локализации в кишечнике окончательного хозяина – ската, увеличивающееся в периоды репродукции цестод, и накопление генетически закрепленных различий в морфологии копулятивного органа могло привести к возникновению внутривидовых группировок общего предка и дивергенции этих симпатрических и сингостальных близкородственных видов.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является результатом 11-летних научных исследований автора. Исследования по изучению современного видового состава цестод эласмобранхий Черного моря, особенностей их морфологии и экологии выполнены диссертантом самостоятельно. Соавторы статей не возражают в использовании соискателем в данной работе результатов совместных исследований.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка использованных источников (104 отечественных изданий и 151 иностранных) и 3 приложений. Работа изложена на 241 странице машинописного текста, иллюстрирована 65 рисунками и 18 таблицами.

1. История изучения цестод эласмобранхий Черного моря

Рассмотрены основные этапы изучения цестод эласмобранхий Черного моря. Анализ изменений, произошедших в систематике тех видов цестод, чьи представители найдены у черноморских скатов и акулы, продемонстрировал сложность и запутанность таксономии этих гельминтов.

2. Материал и методы исследований

В основу настоящей работы положены собственные материалы по цестодам рыб, выловленных 2001–2012 гг. в 16 районах крымского побережья Черного моря. Вскрыто 452 экз. скатов 2 видов: морская лисица *Raja clavata* L., 1758 и морской кот *Dasyatis pastinaca* (L., 1758), а также дополнительно 33 экз. акулы катран *Squalus acanthias* L., 1758. Для выяснения видового состава вторых промежуточных хозяев цестод паразитирующих у скатов и акул исследовано 4158 экз. костистых рыб 50 видов 25 семейств. Определение рыб осуществлялось по (Световидов, 1964). Выделение размерно-возрастных групп *D. pastinaca*: I – неполовозрелые особи 17–40 см, возрастом 3–4 лет (55 экз.), II – зрелые рыбы 42–80 см, 9–10 лет (43 экз.), III – особи 85–139 см, 15–17 лет (13 экз.) по (Ismen, 2003; Yeldan et al, 2009).

Для изучения и описания цестод рода *Echinobothrium* van Beneden, 1849 использованы формула крючьев, крючочков и шипов (Neifar et al, 2001) и терминология апикальных крючьев (Jones, Beveridge, 2001). При изучении цестод рода *Acanthobothrium* van Beneden, 1850 использованы формулы крючьев и их измерения (Euzet, 1959; Caira, 1985; Ghoshroy, Caira, 2001; Campbell, Beveridge, 2006), а для видовой идентификации применен метод (Ghoshroy, Caira, 2001). Для описания разного типа вооружения цирруса цестод рода *Rhabdotobothrium* Euzet, 1953 использована терминология спинитрихий (Chervy, 2009). Для анализа морфологических различий между близкими видами цестод применены критерий Стьюдента и методы многомерной статистики (StatSoft Inc., 2001). Рисунки цестод выполнены в редакторе векторной графики Scalable Vector Graphics (SVG) в программе Inkscape 0.48.2.-1 (Inkscape, 2011).

При обработке материалов по численности популяций цестод использовались традиционные паразитологические характеристики (Аниканова и др., 2007), а их сравнение проводилось с использованием критерия Фишера (Лакин, 1980). Анализ типов распределения цестод в популяции хозяев проведен по (Аниканова и др., 2007).

Для оценки разнообразия сообщества цестод скатов *D. pastinaca* и *R. clavata* рассчитаны индексы: видового богатства Маргалефа (D_{Mg}), видового разнообразия Шеннона (H), доминирования, видового разнообразия и полидоминантности Симпсона (D , C , S_h) и Бергера-Паркера (d) (Заренко, 1966; Залепухин, 2003). Для сравнения фаун цестод скатов из разных акваторий использованы индексы Жаккара (I_j) и Чекановского-Серенсена (I_{Cs}) (Песенко, 1982; Залепухин, 2003).

Для изучения распределения цестод по кишечнику *D. pastinaca* фиксировалась локализация каждой особи, при этом спиральный отдел кишечника скатов по числу клапанов разделили на 22 участка. Для

характеристики внутривидовых отношений рассчитаны ширина ниши (B) и индекс внутривидовой агрегации (J), для характеристики межвидовых отношений – перекрываемость ниш (I) и индекс межвидовых отношений (C_{12}), а для оценки относительного воздействия на распределение меж- и внутривидовых отношений использован индекс (A_{12}) (Koskivaara et al, 1992; Morand et al, 1999). Обработка основных паразитологических индексов и анализ типа распределения проводили с использованием пакета программы Quantitative Parasitology (QP) (Rozsa et al, 2000), остальные вычисления и их графическое отображение проведены с использованием пакета программ Statistica 6 (StatSoft Inc., 2001).

3. Систематический обзор фауны цестод эласмобранхий Черного моря

До наших исследований фауна цестод *D. pastinaca*, *R. clavata* и *S. acanthias* Черного моря была представлена 18 видами из 3 отрядов (табл. 1).

Таблица 1. Фауна цестод скатов и акулы крымского побережья Черного моря (1872–1980 гг.).

Вид цестод	Хозяин
<i>Trilocularia gracilis</i> Olsson, 1867	<i>Squalus acanthias</i>
<i>Phyllobothrium squali</i> Yamaguti, 1952	L., 1758
<i>Christianella minuta</i> (van Beneden, 1849)	<i>Dasyatis pastinaca</i>
<i>Eutetrarhynchus spinifer</i> Dollfus, 1969	(L., 1758)
<i>Progrillotia louiseuzeti</i> Dollfus, 1969	
<i>Gilguinia squali</i> (Fabricius, 1794)	
<i>Prochristianella trigonicola</i> Dollfus, 1957	
<i>Anthobothrium cornucopia</i> (Rud., 1819)	
<i>Grillotia erinaceus</i> (van Beneden, 1858)	<i>Raja clavata</i> L.,
<i>Anthobothrium auriculatum</i> (Rud., 1819)	1758
<i>Echinobothrium typus</i> van Beneden, 1849	
<i>Echeneibothrium variabile</i> van Beneden, 1850	
<i>Acanthobothrium coronatum</i> (Rud., 1819)	<i>R. clavata</i> ,
<i>Acanthobothrium ponticum</i> Borcea, 1934	<i>D. pastinaca</i>
<i>Acanthobothrium dujardini</i> van Beneden, 1850	
<i>Phyllobothrium lactuca</i> van Beneden, 1850	
<i>Phyllobothrium gracilis</i> van Beneden, 1855	
<i>Echeneibothrium minimum</i> van Beneden, 1850	

В результате анализа современной таксономии черноморских цестод установлено, что *Christianella minuta* и *Acanthobothrium coronatum* являются специфичными паразитами тех акул и скатов, которые в Черном море не обитают, поэтому предыдущие определения этих видов цестод в исследуемом водоеме, очевидно, ошибочны. Находки *A. ponticum*, *A.*

dujardini, *Anthobothrium auriculatum* и *A. cornucopia* у побережья Крыма считаем сомнительными, т.к. при исследовании коллекционных сборов они не обнаружены. У скатов крымского побережья не найдены *Gilguinia squali*, *Trilocularia gracilis*, *Phyllobothrium squali* и *Echeneibothrium minimum*, но они известны у других берегов Черного моря. Трипаноринхи *Eutetrarhynchus spinifer* и *Progrillotia louiseuzeti* переопределены как *Dollfusiella aculeata* и *P. dasyatidis*. Два вида *Phyllobothrium gracilis* и *P. lactuca* переведены в отряд Rhinebothriidea и для них обоснован новый род *Cairaeanthus*. Таким образом, видовой состав цестод эласмобранхий побережья Крыма представлен 24 видами из 16 родов и 5 отрядов (табл. 2).

Таблица 2. Современная фауна цестод эласмобранхий крымского побережья Черного моря

Вид цестод	Хозяин
<i>Phyllobothrium</i> sp.	<i>Squalus</i>
<i>Trilocularia</i> sp.	<i>acanthias</i>
<i>Echinobothrium typus</i>	<i>Raja</i>
<i>Grillotia erinaceus</i>	<i>clavata</i>
<i>Echeneibothrium variabile</i>	
<i>Bothriocephalus</i> sp.	
<i>Acanthobothrium</i> sp. 1	
<i>Acanthobothrium</i> sp. 2	
<i>Acanthobothrium</i> sp. 3	
<i>Acanthobothrium</i> sp. 4	
<i>Cairaeanthus ruhnei</i> Kornyushin et Polyakova, 2012	<i>Dasyatis</i>
<i>C. healyae</i> Kornyushin et Polyakova, 2012	<i>pastinaca</i>
<i>Dollfusiella aculeata</i> Beveridge, Neifar et Euzet, 2004	
<i>Parachristianella trygonis</i> Dollfus, 1946	
<i>Prochristianella papillifer</i> (Poyarkoff, 1909) Dollfus, 1957	
<i>Progrillotia dasyatidis</i> Beveridge, Neifar et Euzet, 2004	
<i>Rhinebothrium walga</i> (Shipley et Hornell, 1906)	
<i>Acanthobothrium crassicolle</i> Wedl, 1855	
<i>Acanthobothrium</i> sp. 5	
<i>Acanthobothrium</i> sp. 6	
<i>Caulobothrium</i> sp.	
Rhinebothriidea gen. sp. 1	
Rhinebothriidea gen. sp. 2	
<i>Rhabdotobothrium</i> sp.	

Описаны новый род *Cairaeanthus* и новые виды *C. ruhnei* и *C. healyae*. Впервые в Черном море у *R. clavata* отмечены цестоды отряда

Bothriocephalidea, у *D. pastinaca* впервые зарегистрированы цестоды родов: *Caulobothrium*, *Rhinebothrium* и *Rhabdotobothrium*. Один род и 13 видов описаны по серии синтипов как sp. с присвоением номеров и подробными дифференциальными диагнозами.

4. Фауна цестод скатов крымского побережья Черного моря

Видовой состав цестод *D. pastinaca* у крымского побережья Черного моря представлен 14 видами (табл. 2). Анализ индексов видового разнообразия цестод по районам показал, что наиболее богаты в видовом отношении сообщества этих гельминтов у ската в трех Севастопольских бухтах (12–14 видов), за исключением б. Стрелецкая (6 видов). При этом все рассчитанные индексы видового богатства и разнообразия имели высокие показатели (D_{Mg} 1,7–2; H 2–2,2; C 0,8–0,9), что указывает на устойчивый характер сообществ цестод, паразитирующих у ската в севастопольских бухтах. В акваториях Карадага и п. Набережное найдено не намного меньшее количество видов (11 и 14 видов), однако, индексы видового разнообразия и полидоминантности имели наименьшие (D_{Mg} 1,3–1,4; H 0,3; C 0,1–0,11; S_h 1,1–1,12), а индексы доминирования – наибольшие значения (D 0,9; d 0,94–0,95), что связано с монодоминантностью цестоды *Caulobothrium* sp. В результате эти сообщества характеризуются меньшими показателям видового разнообразия, даже по сравнению с самым бедным в отношении количества видов (6) сообществом цестод у ската в б. Стрелецкая (D_{Mg} 1,2; H 1,4; C 0,7).

Анализ матриц сходства сообществ цестод ската по обоим индексам показал 100 % сходство их видового состава в акваториях п. Набережное и б. Казачья (рис. 1). Это объясняется одним типом биоценозов в этих районах: мелководные участки с песчано-илистым или песчано-ракушечным дном – излюбленные места обитания скатов.

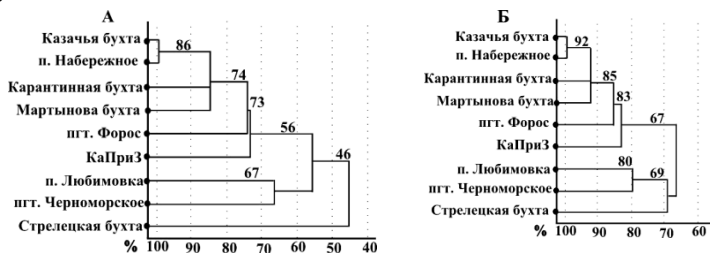


Рис. 1. Дендрограммы оценки сходства фаун цестод ската *Dasyatis pastinaca* по индексам Жаккара (I_j) (А) и Чекановского-Серенсена (I_{cs}) (Б)

Следующий уровень сходства сообществ этих гельминтов обнаружен у скатов из близко расположенных бухт Севастополя: Карантинная и

Мартынова. Сообщества цестод шести из девяти исследованных районов образовали на дендрограмме (рис. 1) один кластер с высокой поддержкой обоими индексами. Отдельный кластер образовали сообщества цестод из п. Любимовка и пгт. Черноморское, характеризующиеся сходством биотопов. Наибольший интерес вызывает значительное отличие видового состава цестод ската из б. Стрелецкая от всех остальных исследованных местообитаний (рис. 1), в том числе и в близлежащих акваториях г. Севастополя. Такое уменьшение видов цестод у ската из этой бухты связано с обедненным видовым составом промежуточных хозяев этих гельминтов – ракообразных (2 вида).

Видовой состав цестод ската *R. clavata* у побережья Крыма значительно беднее, чем у *D. pastinaca*, и представлен 8 видами (табл. 2). Проанализировав видовое богатство цестод *R. clavata* из разных районов установлено, что в районах г. Севастополя (п. Кача, бухты Мартынова и Казачья, м. Херсонес) отмечено по 6–7 видов цестод и наблюдаются высокие показатели индексов (D_{Mg} 1–1,32; H 1,4–2; C 0,7–0,8; S_h 3,14–4,6), за исключением бухты Карантинная. Несмотря на то, что у скатов из этой бухты обнаружено 7 видов цестод индексы видового разнообразия здесь меньше (соответственно 0,75; 0,9; 0,4; 1,7), а индексы доминирования больше (D 0,6; d 0,7), что связано с монодоминантностью *E. tyurus*. В акваториях Карадага и пгт. Форос отмечено незначительно меньшее число видов цестод (5), при этом показатели индексов S_h , D и d сопоставимы с таковыми у сообщества цестод ската из бухты Казачья, характеризующиеся как устойчивое. Наименее стабильное в этом отношении сообщество цестод выявлено у скатов акватории м. Сарыч, где обнаружено всего 3 вида, а индексы доминирования были максимальны (D 0,63; d 0,8), что связано с монодоминантностью *G. erinaceus*.

Анализ сходства видового состава цестод *R. clavata* из 8 районов показал, что абсолютное сходство сообществ обнаружено между четырьмя акваториями г. Севастополя (п. Кача, м. Херсонес, бухты Карантинная и Казачья) (рис. 2).

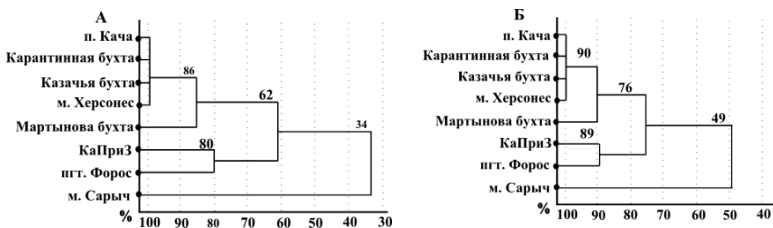


Рис. 2. Дендрограммы оценки сходства фаун цестод ската *Raja clavata* по индексам Жаккара (I_j) (А) и Чекановского-Серенсена (I_{cs}) (Б)

Такое сходство сообществ цестод связано с равным присутствием в этих биотопах промежуточных хозяев этих гельминтов – 5 видов ракообразных. Наименьшее сходство со всеми остальными районами имеет сообщество цестод ската из района м. Сарыч, характеризующееся самым бедным видовым составом (рис. 2).

Таким образом, видовой состав цестод *D. pastinaca* и *R. clavata* довольно однороден у побережья Крыма, т.к. сообщества цестод из большинства проанализированных районов имеют сходство больше 60%. Большинство проанализированных сообществ цестод отличается высоким разнообразием и могут быть охарактеризованы как устойчивые с относительно равным обилием отдельных видов.

5. Экология цестод скатов Черного моря (на примере представителей рода *Cairaeanthus* Kornyushin et Polyakova, 2012)

C. ruhncei заражал около трети исследованных особей ската, тогда как встречаемость *C. healyae* была достоверно выше (табл. 3). При этом оба вида цестод распределены в организме хозяев крайне перерассеянно. Дисперсия (S^2) превышала среднюю численность (ИО) для *C. ruhncei* в 11 раз, для *C. healyae* – в 17. Индекс несоответствия D у обоих видов $> 0,8$, что также свидетельствует о неравномерном распределении этих цестод, которое наиболее близко описывалось негативно биномиальным распределением (НБР) (табл. 3). Анализ соответствия наблюдаемых частот ожидаемым при гамма-распределении и распределении Пуассона дал отрицательный результат. Однако значение константы (k) НБР у *C. ruhncei* существенно меньше, чем у *C. healyae*, что свидетельствует о большей агрегированности распределения *C. ruhncei* (табл. 3).

Анализ распределения цестод обоих видов у скатов I и II размерно-возрастных групп не выявил разницы в проценте зараженных рыб. Однако у скатов III группы наблюдалось достоверное увеличение (в 2 раза) численности *C. healyae*, тогда как для *C. ruhncei*, наоборот, отмечено уменьшение. Показатели инвазии *C. ruhncei* в третьей размерно-возрастной группе скатов были в 2 два раза меньше, чем в первой (табл. 3). Таким образом, у исследованных видов цестод наблюдаются противоположные тенденции изменения их встречаемости с увеличением размера (возраста) хозяев.

Оба вида цестод обнаружены у скатов обоих полов и численность каждого вида, в целом, существенно не зависела от пола хозяина. Однако процент встречаемости *C. ruhncei* в два раза выше у неполовозрелых самок, чем у самцов, в то время как *C. healyae* регистрируется достоверно чаще у половозрелых самцов, чем у самок. Такое распределение согласуется с данными по встречаемости этих видов цестод у рыб разных

Таблица 3. Численность и характеристика распределения цестод *Cairaeanthus* Kornyushin et Polyakova, 2012 у *Dasyatis pastinaca* в акватории г. Севастополя

Вид	Группы хозяев (количество рыб, экз.)	Показатели численности			Показатели агрегирован- ности		Характеристи- ки НБР		
		ЭИ	ИИ	ИО	S ² / ИО	D	df	χ^2	k
<i>C. ruhmkai</i>	Всего (111)	27 (19–36)*	4,6 (3–7,5)	1,2 (0,7–2,1)	11	0,87	9	12	0,13
	I (55)**	33 (21–47)	5,2 (3,1–9)	1,7 (0,8–3,3)	11,3	0,84	7	5,8	0,16
	II (43)	23 (12–39)	4,1 (2–9,3)	1 (0,4–2,7)	10	0,87	4	13,5	–
	III (13)	15 (2–45)	1,5 (1–2)	0,2 (0,01–0,7)	1,6	0,81	–	–	–
	самки (62)	31 (20–44)	4 (2,3–7,5)	1,3 (0,7–2,7)	10,4	0,86	6	11,2	0,16
	самцы (49)	22 (12–37)	5,2 (3–11)	1,2 (0,5–3)	11,6	0,87	4	6,3	0,1
<i>C. healyae</i>	Всего (111)	44 (35–54)	6,7 (4,7–10)	3 (2–4,6)	17	0,81	16	15,4	0,21
	I (55)**	36 (24–50)	3,7 (2,2–7)	1,4 (0,7–2,6)	8,5	0,82	6	5	0,23
	II (43)	47 (31–62)	6,2 (4,2–11)	3 (1,7–5,6)	11,2	0,75	8	10	0,26
	III (13)	69 (39–91)	14,6 (7–30)	10 (4,8–24)	23	0,63	6	3	0,37
	самки (62)	37 (25–50)	7,1 (4–14,3)	2,6 (1,3–5,6)	24,7	0,86	10	8,3	0,15
	самцы (49)	53 (38–67)	6,4 (4–9,5)	3,4 (2,1–5,4)	9,6	0,72	10	12,4	0,31

Примечание. *–95% доверительный интервал; **–размерно-возрастные группы скатов

размеров, т.к. неполовозрелые самки – самые мелкие особи среди исследованных скатов, а половозрелые самцы – самые крупные. Если сравнивать численность обоих видов цестод между собой, то они

заражали примерно одинаковую долю самок скатов, тогда как у самцов *C. healyae* встречается в два раза чаще, чем *C. ruhнкеi* (табл. 3), что также, очевидно, отражает вышеописанную размерную динамику. Тип распределения цестод среди особей хозяина не менялся в зависимости от размерно-возрастных группы хозяев и также не зависел от пола рыбы, оставаясь наиболее близким к НБР.

Численность инфрапопуляции (ИО) *C. ruhнкеi* была в 2,5 раза меньше, чем у *C. healyae*, зараженность отдельных особей хозяина достигала 53 экз./особь (табл. 3). При этом показатели встречаемости обоих видов зависели от размера хозяина, но характер этой зависимости был диаметрально противоположным: *C. ruhнкеi* был многочисленнее у скатов первых двух размерно-возрастных групп, а *C. healyae* – в третьей. При этом индекс обилия обоих видов не зависел от пола хозяина.

Анализ возрастного состава инфрапопуляций *Cairaeanthus* spp. показал, что в популяции *C. ruhнкеi* преобладали половозрелые особи, доля которых в среднем равна $0,9 \pm 0,04$, тогда как неполовозрелых – $0,6 \pm 0,07$. В то же время инфрапопуляция *C. healyae* представлена в равных долях неполовозрелыми и половозрелыми особями, доля которых в одной рыбе составляла в среднем $0,7 \pm 0,05$. Такое соотношение возрастных стадий в инфрапопуляции цестод объясняется особенностями их жизненных циклов (продолжительностью жизни и периодов размножения).

Для всех размерно-возрастных групп ската независимо от их пола и стадии зрелости взаимоотношения в системе *Dasyatis pastinaca*–*Cairaeanthus* spp. могут быть охарактеризованы как устойчивые, т.к. они с высокой степенью достоверности для всех рассмотренных групп хозяев описывались НБР (табл. 3). При этом даже в третьей размерно-возрастной группе скатов, в которой большая часть инфрапопуляций *C. healyae* представлена неполовозрелыми особями, сохранялся подобный тип распределения. Очевидно, это связано с тем, что не столько разная восприимчивость хозяев к заражению цестодами определяет агрегированный характер распределения, сколько перерассеянная встречаемость личинок этих цестод в популяциях промежуточных хозяев, т.е. вариабельность дозы заражения.

Анализ встречаемости особей *Cairaeanthus* spp. у *D. pastinaca* в разные сезоны года показал, что большую часть года оба вида заражают 20–30% скатов и только в зимний период процент зараженных хозяев резко меняется, при этом ЭИ *C. healyae* возрастает в 3 раза, а *C. ruhнкеi* – уменьшается в 2 раза (рис. 3А). Кроме того, в периоды максимальной численности цестод возрастала неравномерность их распределения в скатах: для *C. ruhнкеi* – осенью (сентябрь–ноябрь), для *C. healyae* – зимой

и весной (декабрь–май). Однако во все сезоны тип распределения был наиболее близким к НБР.

Анализ сезонной динамики зараженности *D. pastinaca* цестодами (рис. 3Б) и соотношения неполовозрелой и половозрелой частей их инфрапопуляций выявил различия между исследуемыми видами. Из-за малочисленности выборки скатов (11 экз.), обследованных весной, и их низкой зараженности цестодами для этого анализа были объединены данные по двум сезонам (зима и весна), в которые ни у одного из видов цестод не происходит размножения (рис. 4).

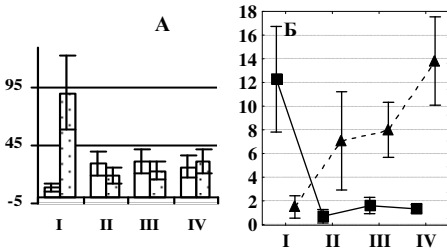


Рис. 3. Зависимость экстенсивности инвазии (А) (% ± SE) и индекса обилия (Б) (m ± SE, экз./особь) инфрапопуляций *C. ruhнкеi* (□) (▲—правая ось Y) и *C. healyae* (■) (■—левая ось Y) от сезона года: I—декабрь–февраль; II—март–май; III—июнь–август; IV—сентябрь–ноябрь

Так, в инфрапопуляции *C. ruhнкеi* особи с яйцами встречаются осенью (сентябрь–ноябрь). В этот же период численность цестод максимальна (рис. 3Б) и большую ее часть составляют половозрелые особи (рис. 4А). В зимние месяцы (декабрь–февраль) индекс обилия этого вида уменьшается на порядок, очевидно, за счет отмирания цестод, уже закончивших размножаться. Об этом свидетельствует и полное зимой отсутствие половозрелых червей (рис. 4А). Весной показатели инвазии скатов *C. ruhнкеi* начинают расти (рис. 3Б) за счет их заражения новой генерацией цестод, но вплоть до начала лета вся инфрапопуляция представлена только неполовозрелыми особями (рис. 4А). Созревание *C. ruhнкеi* начинается с июня (рис. 4А), а период размножения ограничен осенними месяцами

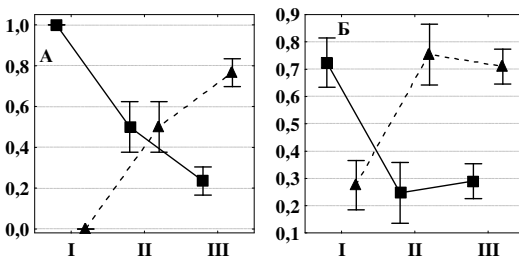


Рис. 4. Зависимость доли неполовозрелых (■) и половозрелых особей (▲) (средняя доля ± SE) *C. ruhнкеi* (А) и *C. healyae* (Б) от сезона года: I—декабрь–май; II—июнь–август; III—сентябрь–ноябрь.

Резкий рост зараженности скатов *C. ruhncei*, наблюдаемый в начале весны, а также полное отсутствие половозрелых червей зимой и резкое сокращение их численности сразу же после периода размножения, может свидетельствовать о том, что продолжительность жизни представителей этого вида составляет около 9 месяцев.

Период размножения *C. healyae* более продолжительный, особи с яйцами наблюдались с начала лета до конца осени (июнь–октябрь), и большая часть инфрапопуляции цестод в этот период представлена половозрелыми особями. Однако половозрелые *C. healyae* составляли в среднем до 30% инфрапопуляции и в зимний период (рис. 4Б). Рост численности *C. healyae* начинался с декабря (рис. 3Б) и зимой большая часть инфрапопуляции представлена неполовозрелыми особями (рис. 4Б). Резкое сокращение особей в весенний период (рис. 3Б) может быть объяснено только отмиранием половозрелых червей старших возрастов, при этом их доля сокращалась примерно до 15%. В начале лета, напротив, отмечено увеличение доли половозрелых червей, которая держалась на одном уровне до конца осени (рис. 4Б). Численность этого вида в *D. pastinaca* с марта по ноябрь так же оставалась на одном уровне, что свидетельствует о том, что поступление в инфрапопуляцию *C. healyae* новой генерации червей в этот период не происходило, а начиналось только в декабре. Присутствие в инфрапопуляции *C. healyae* в зимние месяцы, в период начала заражения скатов новой генерацией цестод, наряду с неполовозрелыми особями и зрелых червей, а также резкое сокращение общей численности и доли половозрелых гельминтов (наблюдаемые весной при практически полном отсутствии половозрелых цестод) свидетельствуют о том, что продолжительность жизни особей этого вида составляет около 14 месяцев.

Изученные виды цестод по-разному распределяются в спиральных клапанах кишечника ската. Тест на гомогенность (Levene's test) их распределения по клапанам показал, что для *C. ruhncei* $F=8,4$, для *C. healyae* $F=19,2$. Эти данные свидетельствуют о достоверно неравномерном характере этого распределения при $p<0,05$. *C. ruhncei* предпочитал локализоваться с 9 по 22-й клапаны (за исключением нескольких неполовозрелых особей) и наибольшая доля этого вида отмечена в 12 клапане, а *C. healyae* – со 2 по 15-й, предпочитая 10-й клапан (рис. 5). Таким образом, хотя *C. ruhncei* в основном встречается в задней половине кишечника, а *C. healyae* – в передней, оба предпочитают средние клапаны (9–15) и значительная часть их инфрапопуляций встречается совместно в одних и тех же участках кишечника скатов.

Анализ зависимости распределения цестод по спиральным клапанам кишечника *D. pastinaca* от его размера, не выявил влияния этого фактора

на общий характер локализации цестод. В рыбах всех размерно-возрастных групп *C. ruhнкеi* не наблюдался в первых девяти клапанах (за исключением одной особи), также как и *C. healyae* – в последних семи (за исключением находки нескольких особей этого вида у единственного экз. ската). Эти данные согласуются с установленными для обоих видов цестод местами предпочитаемой локализации (рис. 5). Более того, в скатах наибольшей размерно-возрастной группе разница в распределении этих видов цестод была наиболее ярко выраженной. Так, все особи *C. ruhнкеi* регистрировали в задней половине кишечника, с 12 по 22-й клапаны, а 85% особей *C. healyae* обнаружены в 4-х центральных клапанах (с 9 по 12-й). Очевидно, это связано с тем, что при увеличении общего размера кишечника увеличивается и размер наиболее предпочитаемых каждым видом цестод мест локализации, что позволяет большему количеству особей фиксироваться именно в этих клапанах.

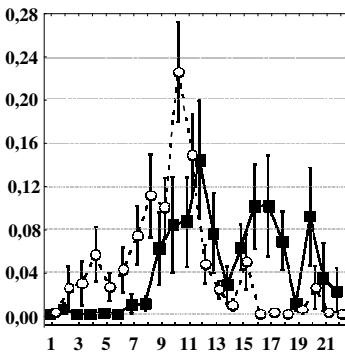


Рис. 5. Распределение *Cariaeanthus ruhнкеi* (■) и *C. healyae* (○) (средняя доля $\pm$ SE) по спиральным клапанам (1–22) кишечника *Dasyatis pastinaca*

Распределение обоих видов цестод по спиральным клапанам кишечника рыб не зависело от их пола, соответствуя установленному характеру локализаций (рис. 5). Индексы *B* и *J* обоих видов также не зависели от пола рыб, за исключением индекса внутривидовой агрегированности *C. ruhнкеi*, который был ниже у самок скатов, что, вероятно, связано как с общей более низкой численностью этого вида цестод, так и с более низкой зараженностью им самок.

Анализ зависимости встречаемости цестод в спиральных клапанах хозяина от численности их инфрапопуляций показал, что ни общий характер распределения обоих видов, ни предпочитаемые места обитания (рис. 5) не меняются при изменении их численности.

Таким образом, численность инфрапопуляций обоих видов цестод не влияла на общий характер их распределения по спиральным клапанам скатов (рис. 5), однако ширина ниш этих видов положительно зависела от численности их инфрапопуляций. При росте численности происходило увеличение не только ширины ниши (*B*), но и индекса внутривидовой агрегации (*J*). Таким образом, при наличии около 10–20 особей обоих видов их распределение в кишечнике ската было наиболее

агрегированным, при более низких и высоких значениях инвазии оно становилось более равномерным. Это можно объяснить тем, что при низкой численности *Cairaeanthus* единично и случайно встречаются в той части кишечника ската, которая характерна для каждого вида. При среднем уровне заражения черви, в основном, сосредоточены в нескольких наиболее предпочитаемых каждым видом клапанах кишечника и агрегированность возрастает, а при дальнейшем увеличении инвазии цестоды начинают занимать и крайние клапаны кишечника, при этом агрегированность уменьшается.

При этом индексы, характеризующие межвидовые отношения (I , C), не зависели от численности видов, тогда как индекс, описывающий отношение меж- и внутривидовых связей (A), при наличии в рыбах более 5 экз./особь был >1 . Это означает, что с возрастанием зараженности скатов видами одного рода, на распределение цестод *Cairaeanthus* в большей степени увеличивается влияние внутривидовых связей по сравнению с межвидовыми. И все же значения индекса межвидовой агрегации (C), равно как и индекса внутривидовой агрегации (J), на протяжении всего периода исследования были >0 , что свидетельствует об отсутствии негативных отношений между видами.

Анализ распределения *C. ruhnei* и *C. healyae* при смешанной и одновидовой инвазиях в кишечнике скатов показал, что отсутствие одного из видов, не меняло общий характер локализации другого. Ширина ниш обоих видов при смешанной инвазии существенно не отличалась от их значений для каждого вида при зараженности только одним видом.

Сравнение распределения половозрелых особей цестод обоих видов при одновидовой и смешанной инвазиях показало, что на распределение взрослых особей *C. ruhnei* присутствие другого вида не влияло, тогда как для *C. healyae* отмечено изменение их локализации. Общий характер предпочтения особями *C. healyae* первых клапанов, а *C. ruhnei* задних сохранялся на разных стадиях их зрелости. Однако при совместной встречаемости обоих видов в одном хозяине половозрелые особи *C. healyae* были в большей степени пространственно сегрегированы от *C. ruhnei*, по сравнению с их распределением при одновидовой инвазии.

В зимние и весенние месяцы популяция *C. ruhnei* представлена только неполовозрелыми особями, которые локализуются с 1 по 12-й клапаны (рис. 6А). В начале лета начинается их созревание, и они перемещаются в задние клапаны (13–18-й) (рис. 6Б). Молодые цестоды новой генерации в этот период также встречаются в первых клапанах (с 1 по 12-й) и по мере созревания перемещаются в задние; половозрелые особи отмечены только начиная с 9-го клапана (рис. 6Б). Размножение этого вида наступает осенью, и в этот период все особи, как

половозрелые, так и неполовозрелые, локализуются строго в задней половине кишечника (рис. 6В), при этом около половины всех половозрелых червей этого вида встречается в последних 7-ми клапанах (15–21-й).

Зимой и весной, когда начинается заражение скатов молодыми особями *C. healyae*, более половины из них, также как и практически все оставшиеся половозрелые особи (рис. 7 А), сосредоточено в 5-ти центральных клапанах (9–13-й), несмотря на то, что в этот период численность вида максимальна. С началом периода размножения 35% половозрелых особей локализовалось уже в первых 9-ти клапанах (рис. 7Б), однако в центральной части кишечника (9–13-й) оставалось 65% половозрелых червей. В осенний период, в который продолжается размножение этого вида (параллельно в этот сезон начинает размножение второй вид этого рода), особи распределены в пределах первой половины кишечника ската наиболее равномерно, но 50% половозрелых особей, по-прежнему, сосредоточены в 9–13-й клапанах (рис. 7В). Период размножения *C. healyae* растянут практически на полгода (лето–осень), поэтому осенью инфрапопуляция *C. healyae* наиболее разнообразна по онтогенетическому составу, присутствуют и неполовозрелые особи новой генерации и особи весенне-летней генерации, которые созрели к этому времени, но еще не началось образования яиц, и размножающиеся особи. Видимо, поэтому в данный период *C. healyae* встречается практически по всему кишечнику, однако 95% особей сосредоточено в характерном для вида месте – первых 15-и клапанах и только около 5% – в последних 7-и.

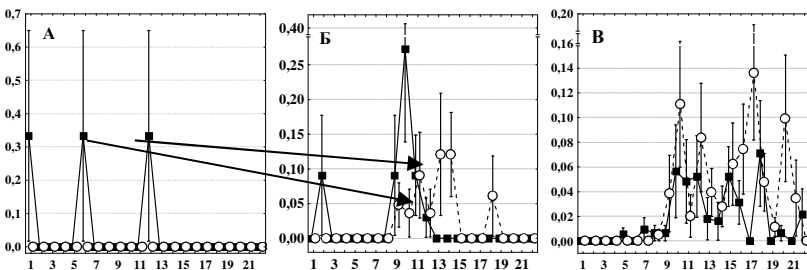


Рис. 6. Распределение неполовозрелых (■) и половозрелых (○) особей *C. ruhnei* по спиральным клапанам (1–22) кишечника *D. pastinaca* по сезонам года: А–(декабрь–май); Б–(июнь–август); В–(сентябрь–ноябрь).

Таким образом, для обоих видов отмечена сезонная динамика распределения по кишечнику ската, которая связана, в основном, с перемещением червей по мере созревания в наиболее характерные для

каждого вида места локализации, для *C. ruhnei* – задние клапаны с 13 по 21-й, а для *C. healyae* – средние с 8 по 13-й. Анализ пространственного разграничения обоих видов в период их размножения выявил тенденцию к увеличению пространственной сегрегации половозрелых цестод при смешанной инвазии.

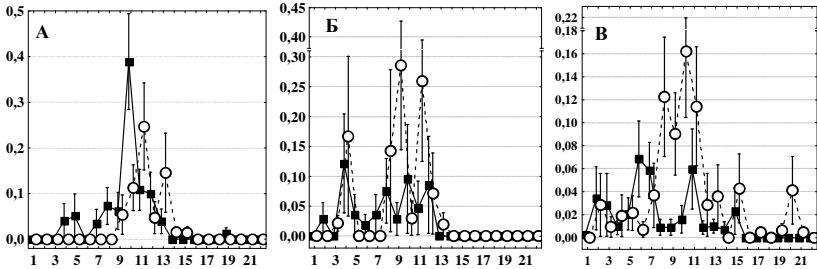


Рис. 7. Распределение неполовозрелых (■) и половозрелых (○) особей *C. healyae* по спиральным клапанам (1–22) кишечника *D. pastinaca* по сезонам года: А–(декабрь–май); Б–(июнь–август); В–(сентябрь–ноябрь).

Ширина ниш обоих видов также изменялась в зависимости от сезона пропорционально сезонным колебаниям численности их инфрапопуляций, что согласуется с полученной положительной зависимостью этого показателя от интенсивности инвазии. Индекс внутривидовой агрегации (J) обоих видов достоверно не зависел от сезона, его средние значения колебались от 1,5 до 4 для *C. ruhnei* и 3,5 – 4,3 для *C. healyae*. Таким образом, на протяжении всего года показатель внутривидовой агрегации для обоих видов *Cairaeanthus* был больше 1, что свидетельствует о существенном позитивном внутривидовом взаимодействии цестод.

Индекс межвидовой агрегации (C) на протяжении всего года был положительным и превышал 1, что свидетельствует не только об отсутствии негативного взаимодействия между видами, но даже указывает на наличие существенной межвидовой агрегации. Это согласуется и со значениями перекрытия ниш (I), в среднем составлявшими от 0,15 до 0,25 в разные сезоны. Эти данные отражают отмеченную выше совместную встречаемость видов в средних (с 9 по 15-й) клапанах кишечника ската. Однако следует отметить, что в зимне-весенний период, когда ни один из видов не размножается, межвидовая агрегация была максимальна, а к периодам размножения обоих видов уменьшилась в 2 раза.

Показатель отношения внутривидовой агрегаций к межвидовой (A), в целом, отражает сезонную динамику индексов J и C . При относительно стабильном уровне индекса внутривидовой агрегации (J) в течение года, межвидовая агрегация в большей степени определяла распределение цестод в зимне-весенний сезон, а в периоды репродукции видов за счет ее уменьшения значения индекса A увеличивалось, что свидетельствует о преобладании в этот период внутривидовых отношений. Учитывая положительные значения индекса межвидовых отношений (C), можно предположить, что в периоды размножения распределение цестод определялось внутривидовыми отношениями, направленными, скорее, на увеличение шансов спаривания, чем на усиление репродуктивного барьера между видами.

Таким образом, в результате изучения экологии цестод рода *Cairaeanthus*, установлено, что тип распределения цестод среди особей хозяина не менялся в зависимости от его размера (возраста), пола и степени зрелости, не зависел от сезона, численности и возрастного состава их инфрапопуляций, оставаясь наиболее близким к НБР. Установлено, что цестоды *Cairaeanthus* spp. имеют разные по продолжительности и срокам репродукции жизненные циклы, а также предпочитают разные места для локализации в кишечнике хозяина, однако их пространственные ниши значительно перекрываются. Присутствие потенциального вида-конкурента не влияло на распределение цестод по кишечнику ската, ширина ниш каждого вида не зависела от численности другого вида этого рода при смешанных инвазиях. Для обоих видов отмечена сезонная динамика распределения по кишечнику ската, характеризующаяся возрастанием сегрегации половозрелых особей в периоды их размножения. Положительные значения индекса межвидовых отношений, значительный уровень перекрывания ниш и отсутствие существенной разницы в характере локализации видов при смешанной и одновидовой инвазиях свидетельствует в пользу отсутствия конкурентных отношений между видами. Показатель внутривидовой агрегации для обоих видов *Cairaeanthus* положительно зависел от численности их инфрапопуляций и был больше 1 на протяжении всего года, что свидетельствует о позитивном внутривидовом взаимодействии цестод. В периоды репродукции преобладали внутривидовые отношения над межвидовыми, направленные на увеличение шансов спаривания между особями одного вида.

Выводы

1. Фауна цестод скатов и акулы в исследованной акватории насчитывает 24 вида из 16 родов и 5 отрядов. Описаны новые для науки

род *Cairaeanthus* и виды *C. ruhnei* и *C. healyae*; 1 род и 13 видов цестод описаны по серии синтипов как sp. с присвоением номеров и подробными дифференциальными диагнозами. Впервые найдены у черноморских скатов и акулы представители 1 отряда, 5 родов и 20 видов;

2. В результате ревизии таксономического состава цестод отряда Trypanorhyncha у черноморского ската *D. pastinaca* обнаружено 2 вида, новых для данного региона: *Dolfusiella aculeata* и *Progrillotia dasyatidis*. Впервые также обнаружены половозрелые особи *Parachristianella trygonis*, ранее в акватории Крыма регистрировали только личинок этого вида у костистых рыб;

3. Установлено, что первоначальное определение и описание 3 видов цестод отрядов Trypanorhyncha и Tetraphyllidea: *Tentacularia* sp., *Grillotia* (*Christianella*) *minuta* и *Acanthobothrium coronatum* от рыб Черного моря ошибочно, а находки 4 видов у скатов акватории Крыма – *Anthobothrium auriculatum*, *A. cornucopia*, *Acanthobothrium ponticum* и *A. dujardini* – сомнительны;

4. Описаны ранее неизвестные детали морфологического строения 4 видов цестод: *Echinobothrium typus*, *Acanthobothrium crassicolle*, *Echeneibothrium variabile* и *Rhinebothrium walga*;

5. У *R. clavata* впервые обнаружены половозрелые формы цестод рода *Bothriocephalus*, чьи представители являются типичными паразитами костистых рыб. Обнаруженные цестоды существенно отличаются от широко распространенного у камбалы калкан *Scophthalmus maeoticus* в Черном море *B. gregarius*. Топическая близость хозяев черноморских *Bothriocephalus* – камбалы и ската, и перекрывание их спектров питания могли создать благоприятные условия для освоения представителями *Bothriocephalus* несвойственных для них хрящевых рыб;

6. Впервые установлено, что таксономический состав цестод скатов *D. pastinaca* и *R. clavata*, обитающих у побережья Крыма, имеет однородный характер (сообщества цестод из большинства проанализированных районов имеют сходство больше 60 %) и высокое разнообразие. Большинство проанализированных сообществ цестод скатов имеет устойчивый характер с относительно равным обилием отдельных видов;

7. Установлено, что тип распределения *Cairaeanthus* spp. в популяции ската не менялся в зависимости от размера (возраста), пола и степени зрелости хозяина, а также от сезона, численности и возрастного состава инфрапопуляций самих цестод, оставаясь наиболее близким к негативно биномиальному распределению (НБР), что свидетельствует об устойчивом характере взаимоотношений в паразито-хозяинных системах *C. ruhnei* – *D. pastinaca* и *C. healyae* – *D. pastinaca*;

8. Показано, что изученные виды *Cairaeanthus* spp. имеют разные по продолжительности и срокам репродукции жизненные циклы: продолжительность жизни *C. ruhnei* в скате составляет около 9 месяцев, а *C. healyae* – более года, при этом первый вид размножается только осенью, а второй – с начала лета до конца осени;

9. Установлено, что распределения видов *Cairaeanthus ruhnei* и *C. healyae*, одновременно паразитирующих в *D. pastinaca*, неравномерно, неслучайно и имеет специфичный для каждого вида характер, не зависящий от размера (возраста), пола и степени зрелости скатов, а также от сезона, численности и возрастного состава инфрапопуляций самих цестод; пространственные ниши *C. ruhnei* и *C. healyae* значительно перекрываются; распределение цестод по кишечнику хозяина и ширина ниш каждого вида не зависела от численности другого вида этого рода при смешанных инвазиях;

10. Выявлено, что изменение зараженности ската *D. pastinaca* цестодами *Cairaeanthus ruhnei* и *C. healyae* связано с возрастными изменениями спектра питания хозяев. Это позволяет предположить наличие у этих симпатрических и сингостальных видов цестод разных промежуточных хозяев. Обнаруженное различие в локализации этих видов в кишечнике окончательного хозяина – ската, увеличивающееся в периоды репродукции цестод и накопление генетически закрепленных различий в морфологии копулятивного органа могло привести к возникновению внутривидовых группировок общего предка и дивергенции близкородственных видов *C. ruhnei* и *C. healyae*.

Список основных работ, опубликованных по материалам диссертации

В международном рецензируемом журнале, включенном в базу Scopus:

1. Korniyushin V.V., Polyakova T.A. *Cairaeanthus* gen. n. (Cestoda, Rhinebothriidae), with the description of two new species from *Dasyatis pastinaca* in the Black Sea and the Sea of Azov // Vestnik zoologii – 2012. – 46(4). – P. 291–308.

В региональном рецензируемом журнале, рекомендованном ВАК России:

1. Полякова Т.А. Описание *Echinobothrium typus* van Beneden, 1849 (Cestoda: Diphyllidae) от ската *Raja clavata* L., 1758 (Pisces: Rajidae) из Черного моря // Биология моря. – в печати

Публикации в других изданиях:

1. Полякова Т.А. Обнаружение цестод рода *Bothriocephalus* (Rud., 1808) в черноморском скате *Raja clavata* (L.) // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 30–34.

2. Полякова Т.А. Первое описание морфологии цестоды *Rhinebothrium walga* (Tetraphyllidea, Phyllobothriidae) от ската *Dasyatis pastinaca* из Черного моря // Вестник зоологии. – 2006. – 40 (1). – С. 71 – 75.
3. Гельминтофауна рыб Карадагского природного заповедника / Е.В. Дмитриева, И.П. Белофастова, Ю.М. Корнийчук, В.К. Мачкевский, Н.В. Пронькина, Т.А. Полякова // Карадаг–2009: сборник научных трудов, посвящ. 95-летию Карадагской биологической станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАНУ – Севастополь, 2009. – С.150–157.
4. Полякова Т.А. Фауна цестод рыб Керченского пролива (п. Набережное) // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 52–56.
5. Полякова Т.А., Белоусова Ю.В. Первая регистрация личинок цестоды *Echeneibothrium variabile* van Beneden, 1850 (Cestoda: Rhinebothriidea) у брюхоногого моллюска *Hydrobia acuta* в Черном море // Морской экологический журнал. – 2014. Т. 13, № 2. С. 45–48.

