

УДК 576.8595.132(262.5)

**ПОПУЛЯЦИОННО-ИЕРАРХИЧЕСКИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ
ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ МЕТАСТРУКТУРЫ ПАРАЗИТАРНОЙ
СИСТЕМЫ НЕМАТОДЫ *HYSTEROETHYLACIUM ADUNCUM* (NEMATODA:
ASCARIDATA) В МОРСКИХ БИОЦЕНОЗАХ КРЫМА**

Завьялов А.В.

*Институт биологии южных морей НАНУ им. А.О.Ковалевского, Севастополь, Республика
Крым, Российская Федерация
E-mail: andrej-zavyalov@yandex.ru*

В работе обобщены последние теоретические разработки в области методологии анализа паразитарных систем, которые представлены на примере паразитарной системы гельминта-генералиста. Впервые проанализирована метаструктура и динамика функционирования морской инвазионной паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) в условиях биоценозов крымского побережья в аспекте морфофункционального подхода: анализ метаструктуры ПС. В канве этого аспекта описано взаимодействие гемипопуляции нематоды и комплексов популяций её хозяев в процессе последовательного чередования морфофункциональных фаз жизненного цикла *H. aduncum*. Определены функциональные единицы паразитарной системы – комплексы «узнаваемых» соактантов, объединённые в функциональные метаксенные комплексы популяций в границах каждой из морфофункциональных фаз. Изучен механизм взаимодействия этих комплексов в условиях прибрежных биоценозов.

Ключевые слова: *Hysterothylacium aduncum*, паразитарная система, жизненный цикл, гемипопуляция, морфофункциональная фаза, метаструктура, соактант, функциональный комплекс популяций.

В последние годы внимание исследователей привлекают вопросы, связанные с изучением функционирования паразитарных систем (ПС) гельминтов, входящих в состав водных и наземных биоценозов, что предопределено потребностями сельского хозяйства. Морские экосистемы являются потенциальным источником продовольствия для растущего народонаселения планеты. Черноморская экосистема в силу ряда причин находится под усиливающимся антропогенным прессингом, что влияет на состояние многих черноморских сообществ. Зачастую исследователям не хватает информативных индикаторов (в том числе и биологических) для предварительных прогнозов негативных трансформации экосистем. Такими индикаторами могут быть фоновые паразиты-генералисты. Несмотря на то, что эти паразиты изучены в фаунистическом плане, в вопросах популяционных исследований остаётся немало белых пятен. Нематода *H. aduncum* является типичным их представителем. В связи с этим возникает острая необходимость в исследованиях особенностей развития, жизненных циклов (ЖЦ) этих паразитов и их ПС.

ПС - это надпопуляционная категория, состоящая из популяции паразита и популяций хозяев, участвующих в реализации его ЖЦ в конкретном биоценозе [1, 2]. В современной литературе, посвящённой исследованию ПС, наметился определённый прогресс, связанный не только с попытками разработки терминологического аппарата для обозначений соотношения разномасштабных группировок паразитов, но и с поиском методологической основы анализа связей не только в системе взаимодействия паразит-хозяин, но и морфофункциональной структуры ПС (применение морфофункционального подхода). Базисной основой для анализа в данном случае служат взгляды В.Н. Беклемишева на пространственную и функциональную структуру популяции. Функционирование разномасштабных популяционных группировок происходит в рамках функционального комплекса популяций. Функциональный комплекс – это система группировок, находящихся в «определённой пространственно – временной связи между собой» [1–3]. Основной задачей морфофункционального подхода в изучении ПС и соответственно ЖЦ паразита это выявление таких комплексов, особенностей их взаимодействия.

На современном этапе в морфофункциональном подходе рассматриваются два аспекта: 1) чередование морфофункциональных фаз (МФФ) в ЖЦ; 2) многообразие взаимодействий популяций параксенных хозяев с гемипопуляциями (парагемипопуляциями) гельминта в определённых МФФ-х ЖЦ [3].

Цель данной работы - анализ ПС гельминта-генералиста в формате только одного аспекта морфофункционального подхода – особенности функционирования метаструктуры ПС *H. aduncum* в условиях прибрежных биоценозов Крыма.

В ходе ЖЦ организм проходит несколько стадий, отличающихся в морфофункциональном отношении. Каждая из них имеет свой особый тип взаимодействий с внешней средой разного порядка. В ходе онтогенеза такие устойчивые фазы связаны с быстрыми переходами (выход из яичной оболочки, метаморфоз личинок – переход личинок в последующую стадию), что соответствует фазовым переходам между отдельными устойчивыми его частями. В популяции таких организмов одновременно или последовательно будут присутствовать группировки, представленные отдельными фазами развития особей – «фазовые группировки» [3] или морфофункциональные фазы. Для обозначения частей популяции паразита, состоящих из особей, принадлежащих к разным фазовым группировкам (МФФ), предложен термин «гемипопуляция» [1]. Применительно к ПС *H. aduncum* в условиях Чёрного моря, например, речь идёт о гемипопуляции личинок в популяции шпрота (второй промежуточный хозяин). В популяции мерланга (окончательный хозяин) – это гемипопуляция личинок и гемипопуляция взрослых нематод. Популяции копепод кормового зоопланктона (первый промежуточный хозяин), соответствуют гемипопуляции яиц и личинок (L 2 или L 3). «При всей сложности структуры морфопротесса и соответствующего набора гемипопуляций, исследуется обычный ЖЦ. С точки зрения структуры ЖЦ гемипопуляции – это «последовательные группировки». При этом «последовательность» не обязательно означает строгую очерёдность гемипопуляций во времени и пространстве» [3]. Так, например, гемипопуляции (микрогоемипопуляции) яиц *H. aduncum* и его личинок могут сосуществовать с гемипопуляцией (микрогоемипопуляцией) взрослых нематод.

Например, в организме ставриды и мерланга сосуществуют гемипопуляции личинок (микрөгемипопуляции L 3 и L 4) и взрослых нематод, когда гемипопуляция личинок в дальнейшем является источником для гемипопуляции взрослых паразитов. Такие группировки с точки зрения ЖЦ именуются метагруппировками в составе популяции паразита [3], образующие в совокупности метаструктуру ПС нематоды *H. aduncum*.

Рассмотрим, каким образом осуществляется морфопроецесс в границах каждой МФФ-ы в системе паразит – хозяин (организменный уровень), и в какой последовательности эти фазы образуют на популяционном уровне метаструктуру ПС (рис.1).

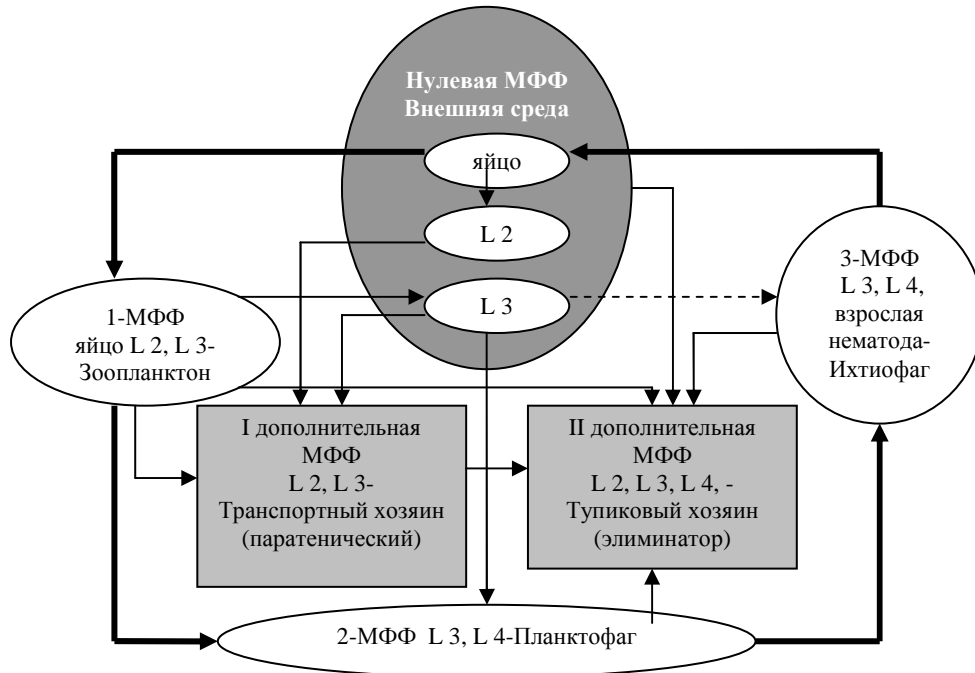


Рис.1. Особенности чередования МФФ в ЖЦ *H. aduncum* у берегов Крыма

- ➔ Основные пути перехода инвазии в последующую МФФ
- ➔ Дополнительные пути перехода инвазии в последующую МФФ
- ➔ Вероятные пути перехода инвазии в последующую МФФ
- Среда первого порядка; □ Среда второго порядка для паразита

1. Нулевая МФФ – яйцо нематоды в морской воде, вышедшее в окружающую среду через пищеварительный тракт ихтиофага. В яйце во внешней среде развивается личинка L 2 в чехлике L 1, которая, не попав в организм копеподы (первый промежуточный хозяин), выходит во внешнюю среду из яичной оболочки [4]. В данном случае морская вода для яйца и личинки – среда первого порядка.

2. Первая МФФ – копепода (первый промежуточный хозяин) заглатывает яйцо и в организме хозяина (среда первого порядка) развивается личинка L 2 в чехлике L 1. Далее L 2 развивается до L 3. Личинка разрывает кишечник хозяина и выходит в гемоцель копеподы. В результате чего копепода становится малоподвижной и

легкодоступной добычей для следующего хозяина (планктофага) [5]. Если перехода по трофической цепи не происходит, то L 3 покидает организм мёртвой копеподы и выходит во внешнюю среду (среда второго порядка) [4].

3. Вторая МФФ – планктофаг (второй промежуточный хозяин) заглатывает заражённую копеподу и приобретает L 3. В полости тела планктофага L 3 не развивается, но накапливается в течение всей жизни рыбы. Но в полости тела планктофага фиксируются и L 4 [6].

4. Третья МФФ – ихтиофаг (окончательный – дефинитивный хозяин) заглатывает планктофага и приобретает инвазионные для ихтиофага L 3 и L 4, которые развиваются до взрослых нематод. Половозрелые нематоды метают яйца. Виток ЖЦ нематоды замыкается [6].

5. Первая дополнительная МФФ – вышедшие во внешнюю среду яйца нематоды, обладая отрицательной плавучестью, оседают на дно, как и личинки L 2, вышедшие из яичной оболочки в нулевой МФФ и L 3 покинувшие тело копеподы. Яйца, L 2 и L 3 попадают в организм многочисленных бентосных транспортных (паратенических) хозяев, где возможно L 2 линяет до L3. Эти личинки накапливаются в организме паратенических хозяев [7].

6. Вторая дополнительная МФФ – L 2, L 3, L 4 и взрослые нематоды по трофической цепи попадают в организмы тупиковых и элиминативных хозяев, где происходит элиминация определённой части гемипопуляции паразита (вывод из ЖЦ определённой части гемипопуляции нематоды).

Рассмотрим подробнее ЖЦ нематоды в ракурсе чередования (МФФ), пространственные и функциональные особенности его реализации на организменно-популяционном уровне. Существует мнение, что ЖЦ *H. aduncum* в Чёрном море реализуется в двух направлениях – в бентали и пелагиали [8]. Авторы рассматривают эти два направления как две взаимодействующие подсистемы ПС [8], что на наш взгляд неверно. Такое взаимодействие только двух подсистем – слишком упрощённый подход к рассмотрению реальной структуры ПС нематоды, который не раскрывает всего многообразия ценотических связей, многопланового механизма взаимодействия хозяев разного статуса с многочисленными гемипопуляциями яиц, личинок и взрослых нематод в конкретных экологических условиях. В данном случае авторы попытались упростить анализ структуры ПС на ценотическом уровне, но этот уровень анализа включает в себя организменно-популяционный, который даёт возможность последовательно рассмотреть иерархические особенности ПС – от простого к сложному [3]. В случае бентали и пелагиали речь может идти как о пространственных компонентах ПС, но не как о подсистемах. Граница между бенталью и пелагиалью в рамках ПС *H. aduncum* условна, так как пелагиаль и бенталь – две неотъемлемые части единой экосистемы, не способные существовать и функционировать отдельно друг от друга. Это становится очевидным при анализе последовательности МФФ в бентали и пелагиали и особенностей передачи инвазии по трофической цепи по вертикали водной толщи (из пелагиали в бенталь и обратно) у крымских берегов.

В пелагиали яйцо через кишечник ихтиофага (окончательного хозяина) попадает во внешнюю среду. В яйце развивается L 2 в чехлике L 1 (нулевая МФФ) [5]. L 2 в яичной оболочке заглатывают низшие ракообразные (копеподы) – первый

промежуточный хозяин, в организме которых происходит линька L 2 до L 3 (первая МФФ или стартовая). Как правило, с копеподами L 3 по трофической цепи попадают в организм рыб – планктофагов (второй промежуточный хозяин). В дальнейшем в организме планктофага L 3 и L 4 накапливаются, но не развиваются (вторая МФФ). В полости тела планктофагов встречаются L 3 и L 4 различных размеров инвазионные для окончательного хозяина [5, 6, 9]. Хищные рыбы, поедая планктофагов, приобретают L 3, которые линяют и превращаются в L 4, а затем во взрослых нематод. Взрослые нематоды достигают зрелости, метают яйца, после чего гибнут (третья МФФ – финальная). Яйца из организма дефинитивного хозяина выходят во внешнюю среду и ЖЦ паразита замыкается.

Таким образом, в пелагиали реализация ЖЦ идёт классическим путём, описанным многократно в литературе [4 - 11]. Последовательность МФФ осуществляется от стартовой фазы: паразит – первый промежуточный хозяин (гемипопуляции L 2, L 3 – популяция копепод), затем паразит – второй промежуточный хозяин (гемипопуляции L 3, L 4 – популяция планктофага и/или гемипопуляции L 2, L 3 в воде – популяция планктофага) и до конечной МФФ паразит – дефинитивный хозяин (гемипопуляция взрослых нематод – популяция ихтиофага). Нулевая МФФ это гемипопуляции яиц, L 2, L 3 во внешней среде.

Совершенно иная картина при анализе последовательности МФФ в бентали. Яйцо, попавшее в окружающую среду через кишечник придонно-пелагических и донных ихтиофагов, обладая отрицательной плавучестью, оседает на дно. Из яйца, не попавшего в организм первого промежуточного хозяина, во внешнюю среду выходит L 2 в чехлике L 1. Далее с абсолютно равной вероятностью L 2 может попасть в организм первого промежуточного хозяина (высшие ракообразные) [8] и в транспортного хозяина (многочисленные обитатели дна). Иными словами, переход от нулевой и стартовой МФФ (гемипопуляции яиц и L 2 – окружающая среда или гемипопуляции L 2, L 3 – популяция первого промежуточного хозяина) в бентали не всегда происходит в традиционной последовательности (как в пелагиали) ко второй МФФ (гемипопуляции L 3, L 4 – популяция второй промежуточный хозяин) с участием рыб бентофагов. Инвазионное начало может переходить к первому промежуточному хозяину (крабы) от транспортного и с большой вероятностью от второго промежуточного хозяина (бентофага), так как крабы – хищники и падальщики. их спектр питания широк. Некоторые исследователи считают, что инвазия попадает в организм окончательного хозяина в бентали Чёрного моря через крабов [8], что в условиях Крымского побережья возможно, но, в массовом виде, маловероятно. Размер взрослых крабов и размер ротовой полости массовых видов донных хищников (камбала-калкан, ерш и катран) не всегда соизмеримы. Необходимость питаться «труднодоступными» объектами у донных хищников при наличии массовых видов в прибрежье (моллюсков, мерланга, барабули, шпрота, бычков и др.) отсутствует или является случайной.

Таким образом, в бентали нет строгой последовательности МФФ. Роль высших ракообразных (крабов), как основного первого промежуточного массового хозяина в бентали, не совсем соответствует традиционным представлениям о роли первого промежуточного хозяина в ЖЦ паразита. При этом через крабов инвазия попадает в организм окончательного хозяина [8], минуя второго промежуточного. По-

видимому, авторы, определившие роль высших ракообразных как основного массового первого промежуточного хозяина в бентали, преувеличивают эту роль и недооценивают функциональную роль обитателей пелагиали в реализации ЖЦ в бентали, пространственно и функционально отделив одно от другого. Поэтому вторым важным моментом при анализе ЖЦ в бентали и пелагиали является особенность передачи инвазии по вертикали водной толщи из пелагиали в бенталь и обратно. Проанализируем роль массовых хозяев *H. aduncum* у берегов Крыма, начиная с хозяев, участвующих в стартовой МФФ – различных видов кормового зоопланктона (первый промежуточный хозяин).

1. Зоопланктон в летний период в течение суток перемещается по вертикали в толще воды из пелагиали в придонные слои и обратно и активно участвует в реализации ЖЦ не только в пелагиали, так как сам является одним из основных звеньев трофической цепи в бентали. Представители холодолюбивого комплекса зоопланктона (калянус, псевдокалянус) локализуются в массе своей у нижней границы термоклина, эвритермный комплекс (акарции) предпочитает верхнюю границу термоклина, а теплолюбивый комплекс – мелководье [12, 13]. Передача инвазии от первого промежуточного хозяина (копеподы) последующим хозяевам активно происходит как в пелагиали, так и в бентали.

2. Черноморский шпрот (массовый второй промежуточный хозяин) в течение светового дня, образуя плотные косяки, опускается в придонные слои, интенсивно питается кормовым зоопланктоном (холодолюбивый комплекс). Активная передача инвазии шпроту происходит от первого промежуточного хозяина в бентали. При этом сам шпрот становится добычей донных ихтиофагов, обеспечивая передачу инвазии во второй МФФ окончательному хозяину (мерланг, ёрш, камбала-калкан, скаты и др.). В 21 – 00 шпрот прекращает питаться [14, 15], поднимается в пелагиаль и рассеивается, становится добычей пелагических ихтиофагов (ставрида, сельдь, луфарь, пеламида и др.) с соответствующей передачей инвазии окончательному хозяину по трофической цепи в пелагиали.

3. Рацион питания у различных возрастных групп мерланга отличается. Следовательно, отличается распределение этого вида по вертикали водной толщи. Старшевозрастные особи питаются в основном рыбой (шпрот, хамса, мерланг) в бентали, средневозрастные – рыбой (шпрот, хамса, мерланг) и планктоном в бентали и в пелагиали, младшевозрастные – в основном планктоном исключительно в пелагиали [16]. Во всех случаях происходит передача инвазии по всей вертикали водной толщи. Кроме того, для мерланга характерны сезонные миграции (к берегу и обратно) на мелководье в зимний период [16]. Следовательно, мерланг участвует в реализации ЖЦ как в бентали, так и в пелагиали как основной массовый окончательный хозяин нематоды (третья МФФ).

4. Камбала-калкан при недостатке мерланга в рационе питания у юго-западного побережья Крыма поднимается в пелагиаль, где активно питается шпротом и хамсой. Инвазия передаётся от планктофага ихтиофагу [17]. Соответственно передача инвазии от камбалы зоопланктону может происходить как в пелагиали, так и в бентали (третья МФФ).

5. Яйца нематоды через пищеварительный тракт окончательного пелагического хозяина (ставрида, сельдь, луфарь, сарган и др.) попадают во внешнюю среду (нулевая МФФ) обладая, отрицательной плавучестью в большей своей части оседает на дно. В бентали яйцо, попадая в организмы многочисленных донных транспортных (паратенических хозяев) гидробионтов, где в конечном итоге появляется L 3 (и вероятно L 4) – инвазионная для рыб-бентофагов.

В свете выше изложенных доводов, утверждение о том, что высшие ракообразные выполняют функцию основного массового первого промежуточного хозяина в бентали довольно противоречиво. Так как крабы – донные хищники-засадчики, передача инвазионного начала следующему хозяину (второй промежуточный и окончательный хозяин) также спорна. Популяции высших ракообразных количественно не соизмеримы с численностью и биомассой заражённой части комплекса популяций кормового зоопланктона в бентали, и сопоставлять значимость стартовой МФФ в бентали с таковой в пелагиали не имеет смысла. Поэтому утверждение о том, что пелагиаль и бенталь, являются подсистемами ПС в корне неверно. И рассматривать катрана, как единственное связующее звено между подсистемами [8] тем более проблематично, так как в последнее десятилетие численность катрана у берегов Крыма катастрофически сократилась, а вопрос, является ли катран окончательным хозяином или тупиковым, на наш взгляд, остаётся открытым по настоящее время.

Следовательно, при анализе структуры ПС *H. aduncum* нет возможности провести чёткую границу между пелагиалью и бенталью, которые только в пространственном отношении, являются составными частями ПС нематоды. Граница в функциональном отношении отсутствует, так как последовательность МФФ в бентали является функциональным продолжением и составным элементом в механизме реализации ЖЦ не только в пелагиали, но и в биоценозе в целом.

Проанализировав пространственные и функциональные особенности чередования МФФ ЖЦ в пелагиали и бентали на организменно-популяционном уровне, конкретизируем этот вопрос на популяционно-ценотическом уровне. В данном случае следует начать с того, что популяция – это элемент биоценоза, являющегося иерархической системой со сложной функциональной структурой. Популяционная система, состоящая из более мелких группировок с различной степенью воспроизводства с одной стороны и компоновкой из функциональных группировок, обозначенных по признакам фаз ЖЦ с другой стороны [3].

Функциональные группировки, объединённые по признакам фаз при их чередовании – это метагруппировки, образующие метаструктуру ПС. Что же лежит в основе иерархии метаструктуры? Или из каких составных элементов образованы метагруппировки и как они взаимодействуют во времени и пространстве при реализации ЖЦ?

При описании инфекционных и инвазионных ПС наземных гельминтов синонимом группировок, участвующих в реализации ЖЦ, является термин – соактант [18]. Соактанты это структурные единицы ПС, её сочлены – это различные части гемипопуляции паразита и популяции (части популяции) их хозяев. Части гемипопуляции паразита и «соответствующие» им популяции определённого вида

хозяина в современной литературе обозначаются, как «узнаваемые» соактанты [19]. Узнаваемые соактанты при взаимодействии объединяются в комплексы узнаваемых соактантов – это комплексы популяций (гемипопуляции яиц, L2, L3, L4 и взрослых нематод) паразита и популяции (определённого вида) хозяина. (рис. 2).

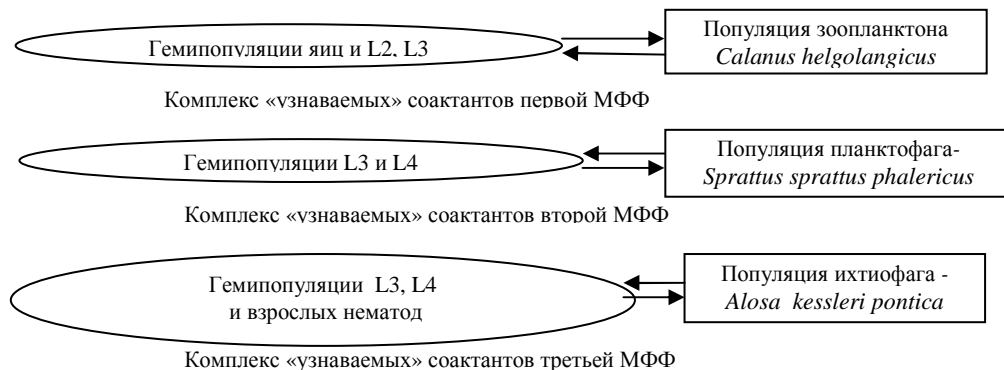


Рис.2. Комплексы узнаваемых соактантов участвующие в разных МФФ

Комплексы узнаваемых соактантов – это структурно-функциональные единицы как метаструктуры, так и всей ПС. Например, в стартовой МФФ ЖЦ *H. aduncum* комплекс «узнаваемых» соактантов будут включать в себя гемипопуляции яиц, L 2, L3 и популяцию одного вида из числа видов кормового зоопланктона – например *Calanus helgolandicus*; во второй МФФ – гемипопуляции L3, L4 и популяция планктофага – например хамсы (*Engraulis encrasicolus ponticus*) или шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*); в финальной МФФ – гемипопуляции L3, L4, взрослых нематод и популяция ихтиофага – например сельди (*Alosa kessleri pontica*).

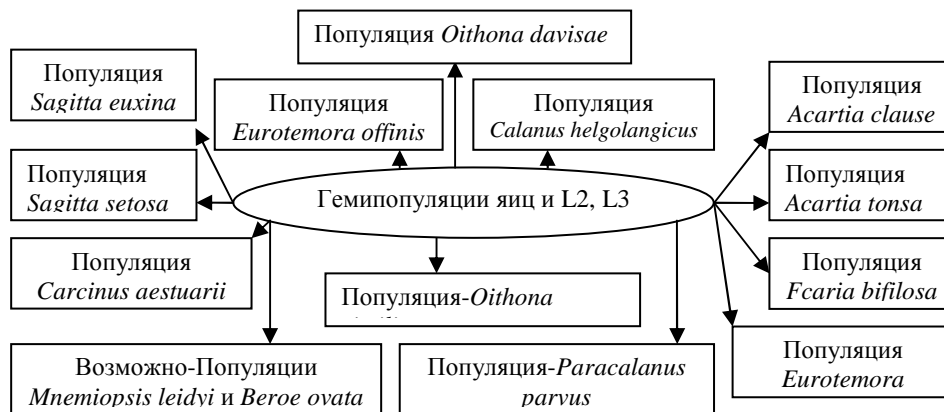


Рис. 3. Функциональный метаксенный комплекс соактантов стартовой МФФ у берегов Крыма

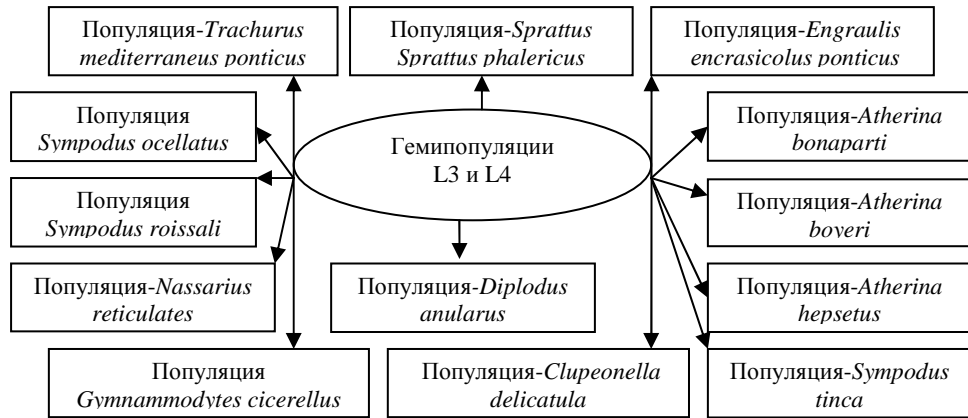


Рис. 4. Функциональный метаксенный комплекс соактантов второй МФФ у берегов Крыма

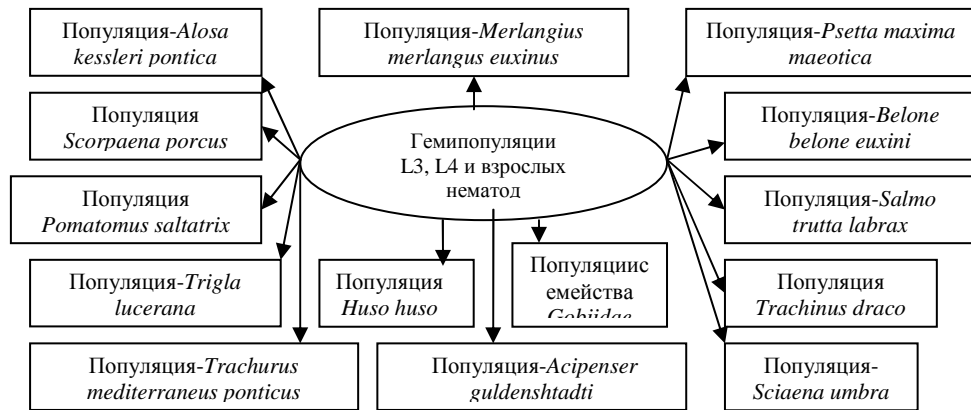


Рис. 5. Функциональный метаксенный комплекс соактантов финальной МФФ у берегов Крыма

На любом этапе ЖЦ (в той или иной МФФ) участвует не один, а «несколько» – множество комплексов «узнаваемых» соактантов, которые совместно образуют функциональные популяционные комплексы метаструктуры ПС в биоценозе или метаксенные функциональные популяционные комплексы (рис. 3-5.). В основе этих комплексов лежит такое явление, как метаксенция – когда не возможно заменить группу хозяев в определённой МФФ на хозяев паразита, участвующих в других МФФ при реализации ЖЦ [2, 3].

На рисунке 6 представлены десять функциональных метаксенных комплексов, взаимодействующих в процессе чередования МФФ по всему пространству водной толщи, включая пелагиаль и бенталь.

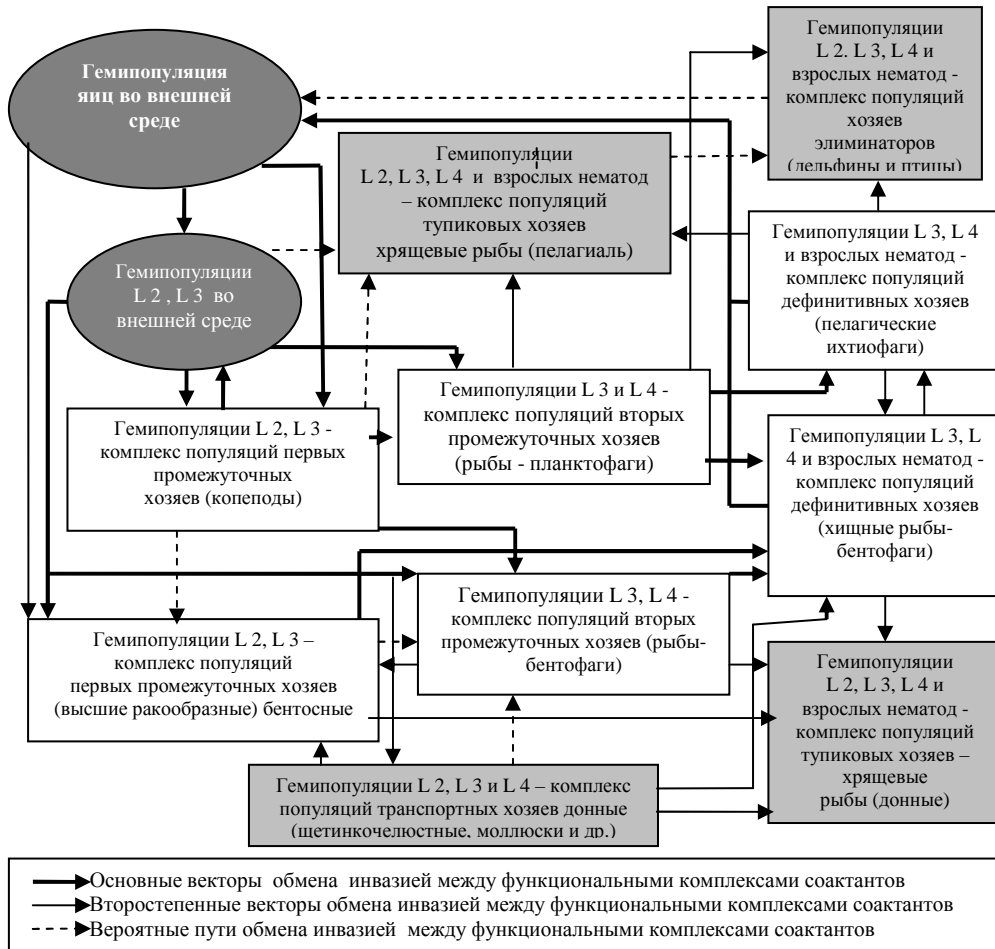


Рис.6. Пространственно–функциональная организация метаструктуры ПС *H. aduncum* у берегов Крыма

■ Интегрирующий блок; □ трофический блок; □ компенсаторный блок

Это взаимодействие основных и второстепенных метаэлементов ПС. К основным метаэлементам относятся шесть функциональных метаксенных комплексов, участвующих в МФФ-х от стартовой до финальной, с участием: первых промежуточных, вторых промежуточных и окончательных хозяев нематоды. Эти основные элементы метаструктуры образуют «трофический» блок ПС. Также к основным метаэлементам относится блок «интегрирующий» систему [3], представленный гемипопуляциями яиц, L 2, L 3 во внешней среде (среда второго порядка). К второстепенным метаэлементам («компенсаторный» блок) относятся четыре функциональных метаксенных комплекса, включающих гемипопуляции яиц, L 2, L 3 *H. aduncum* и комплексы популяций транспортных хозяев (щетинкочелюстные, моллюски, желетелые и др.), гемипопуляции L 3, L 4,

взрослых нематод и комплекс популяций тупиковых, хозяев-элиминаторов (хрящевые (донные и пелагические), дельфины, птицы).

Рассмотрим механизм передачи инвазии от нулевой и стартовой к последующим МФФ-м при взаимодействии основных и второстепенных функциональных метаксенных комплексов метаструктуры ПС. Яйцо (гемипопуляция) в одном случае попадает в организм копепод как в пелагиали, так и в бентали. В другом случае яйцо, опускаясь в бенталь, попадает в организм крабов, либо в организм многочисленных паратенических хозяев. В третьем случае из яйца выходит в окружающую среду L 2 (гемипопуляция), которая со временем попадает в организм ракообразных, моллюсков и щетинкочелюстных и др., где превращается в L 3 (гемипопуляция). На стартовой (первой) МФФ в яйце происходит развитие L 2, которая выходит из яичной оболочки в кишечнике копепод, развивается (линька) до L 3. В дальнейшем возможны два пути развития событий: 1. Заражённые копеподы, заглатываются планктофагами в пелагиали, бентофагами в бентали и, возможно, попадает в организмы моллюсков и щетинкочелюстных в бентали. 2. Заражённая копепода, не проглоченная планктофагами или другими хозяевами, гибнет при развитии паразита. Из тела копеподы во внешнюю среду выходит L 3 (личинка, инвазионная для рыб), которая, в свою очередь, с большой вероятностью попадает в организмы пелагических, придонно – пелагических и бентических хозяев – ставриды, шпрота, мерланга и др. (вторая и третья МФФ).

В дальнейшем в ЖЦ включаются функциональные комплексы, состоящие наряду с гемипопуляциями паразита и соответствующих им популяций пелагических и бентосных ихтиофагов (дефинитивные хозяева). В организме этих хозяев происходит развитие L 3 до L 4 (гемипопуляция) и далее до взрослых нематод (третья, завершающая МФФ). После вымета нематодами яиц и выхода их во внешнюю среду, завершается ЖЦ и начинается нулевая МФФ нового витка ЖЦ нематоды. Комплексы популяций тупиковых хозяев и хозяев элиминаторов выводят из ЖЦ часть гемипопуляции *H. aduncum* тем самым, оказывая определённым образом влияние на процесс реализации ЖЦ гельминта.

В разных районах у берегов Крыма эти комплексы отличаются по видовому составу метаксенных хозяев нематоды, что отражается на особенностях передачи инвазионного начала следующему хозяину/хозяевам (показатели заражённости) в очередную МФФ. Видовой состав хозяев в функциональных метаксенных комплексах популяций имеет не только районное отличие. Его изменение происходит как в разные сезоны года, так и в разные годы. И соответственно степени заражённости района (численности популяции паразита), что в значительной степени определяет динамику функционирования ПС в определённом районе у берегов Крыма.

Таким образом, метаструктура ПС у берегов Крыма образована основными и второстепенными метаэлементами. Динамика взаимодействия основных метаэлементов при смене МФФ определяется рядом факторов, в частности: видовым составом кормового зоопланктона в разных районах Крыма [12]; его численностью и массой [14, 15, 20,]; размерно-возрастным составом популяций планктофагов в разных районах в разные сезоны года, их рацион питания [14, 15];

возрастным составом популяций ихтиофагов и их численностью, видовым составом ихтиофагов в разных районах [22-24].

В заключение анализа метаструктуры, определяющей стратегию ЖЦ *H. aduncum* в прибрежье Крыма на каждом этапе ЖЦ (МФФ), следует отметить, что большая часть передаваемой по трофическим цепям инвазии проходит в пелагиали. Об этом свидетельствует огромная численность популяций и биомасса кормового зоопланктона, пелагических планктофагов (хамса, шпрот, ставрида, молодь мерланга) и их высокая заражённость. Бенталь в данном случае играет «подстраховочную» роль или функцию компенсатора на случай резких колебаний численности популяции основных массовых пелагических хозяев паразита. Данный механизм является гарантом устойчивости и стабильного функционирования ПС в определённых экологических условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Основной структурно-функциональной единицей в ПС *H. aduncum* у берегов Крыма является комплекс «узнаваемых» соактантов, состоящий из гемипопуляций паразита и соответствующей им популяции хозяина определённого вида. Множество взаимодействующих комплексов «узнаваемых» соактантов объединяются в метаксенные функциональные комплексы популяций в границах каждой МФФ-ы и образуют метаструктуру ПС.
2. Метаструктура ПС *H. aduncum* слагается по всей водной толще из десяти взаимодействующих основных и второстепенных функциональных метаксенных комплексов (метаэлементов), образованных гемипопуляциями паразита и соответствующих им в определённых МФФ комплексах популяций хозяев (первого, второго промежуточного, транспортного (резервуарного), окончательного и тупикового хозяев).
3. Функционирование метаструктуры при смене МФФ осуществляется посредством взаимодействия трёх функциональных блоков ПС – интегрирующего, трофического и компенсаторного, образованных основными и второстепенными метаэлементами (метаксенными функциональными комплексами популяций).
4. Динамика взаимодействия основных метаэлементов при смене МФФ определяется рядом факторов, в частности: видовым составом кормового зоопланктона в разных районах Крыма; размерно-возрастным составом популяций планктофагов в разных районах в разные сезоны года, их рационом питания; возрастным составом популяций ихтиофагов и их численностью, видовым составом ихтиофагов в разных районах.
5. Динамика второстепенных метаэлементов в компенсаторном блоке в частности взаимодействующих гемипопуляций нематоды и паратенических хозяев в бентали зависит от численности и видового состава паратенических хозяев в биоценозе. Значимость тупиковых и элиминативных хозяев заключается в выводе из ЖЦ паразита части его гемипопуляции.

Список литературы

1. Беклемишев В.Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии / В.Н. Беклемишев. - М. Наука, 1970. - 502 с.
2. Беклемишев В.Н. Возбудители болезней как члены биоценоза / В.Н. Беклемишев // Зоол. журн. - 1956. - Т. 35, вып. 12. - С. 1765-1778.
3. Гранович А. И. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины / А.И. Гранович // Тр. Зоол. ин-та РАН. - 2009. - Т. 313, № 3. - С. 329-337.
4. Завьялов А.В. Исследование процесса заражения личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud; 1802) копепод и личинок камбалы-калкан / А.В. Завьялов, Т.Г. Белоиваненко // Рыбне госп-тво України. - 2008. - № 4. - С. 47-49.
5. Вальтер Е. Д. Экспериментальное изучение начальных этапов жизненного цикла *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: ascaridata) / Е. Д. Вальтер // Паразитология. - 1998. - Т. 32, вып. 2. - С. 146-155.
6. Гаевская А. В. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека / А. В. Гаевская. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. - 223 с.
7. Gonzalez L. The life cycle of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda, Anisacidae) in Chilean marine farms / L. Gonzalez // Aquaculture. - 1998. - Vol. 162, iss. 3-4. - P. 173-186.
8. Гаевская А. В. Особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) в Чёрном море / А. В. Гаевская, Ю. М. Корнийчук, В. К. Мачковский, Н. В. Пронькина, Т. А. Полякова, Т. Н. Мордвинова, М. П. Попок // Мор. экол. журн. - 2010. - Т. 9, № 2. - С. 37-50.
9. Køie M. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi 1802) (Nematoda: Ascaridoidea, Anisakidae) / M. Køie // Can. J. Zool. - 1993. - Vol. 71, no. 7. - P. 1289-1296
10. Adroher E. J. In vitro development of the fish parasite *Hysterothylacium aduncum* from the third larval stage recovered from a host to the third larval stage hatched from the egg / E. J. Adroher, D. Malagon, A. Valero, R. Benitez // Dis. Aquat. Organ. - 2004. - Vol. 58, no. 1. - P. 41-45.
11. Yoshinaga T. Experimental life cycle of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in fresh water / T. Yoshinaga, K. Ogawa, H. Wakabayashi // Fish Pathol. - 1987. - Vol. 22, no. 4. - P. 243-251.
12. Загородняя Ю.А. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма / Ю.А. Загородняя, Т.В. Павловская, В.К. Морякова // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). - Севастополь, 2003. - Гл. 2. - С. 49-83.
13. Ковалёв А.В. Исследования зоопланктона Чёрного моря в 1995 г. / А.В. Ковалёв, Н.А. Островская, Ю.А. Загородняя // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Чёрного моря. - Севастополь, 1996. - С. 254-265.
14. Глущенко А.И. Условия нагула черноморского шпрота в основных районах летнего промысла в современный период / А.И. Глущенко, С.А. Негода // Рыбне госп-тво України. - 2005. - № 3-4 (54). - С. 6-8.
15. Глущенко А.И. Особенности питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) и формирование его нагульных скоплений / А.И. Глущенко, А.К. Чашин // Мор. экол. журн. - 2008. - Т. 7, № 3. - С. 5-14.
16. Бурдак В.Д. Биология черноморского мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann) / В.Д. Бурдак // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1964. - Т. 15. - С. 196-278.
17. Световидов А.И. Рыбы Черного моря / А.И. Световидов. - Л. : Наука, 1964. - 550 с.
18. Пашкин А.В. Домашние животные и возбудители заразных болезней – соактанты инфекционных и инвазионных паразитарных систем / А.В. Пашкин, О.М. Параева, Е.В. Сергеева, Ю.В. Пашкина // Ветеринарная медицина домашних животных : сб. ст. - Казань, 2007. - Вып 4. - С. 133-136.
19. Макаров В.В. Теория саморегуляции паразитарных систем В. Д. Белякова — парадигма в учении об эпидемическом процессе / В.В. Макаров // Ветеринарная патология. - 2004. - № 3 (10). - С. 10-13.
20. Гапишко А.И. Характеристика кормовой базы шпрота и её влияние на особенности распределения, образования и распада промысловых скоплений шпрота : отчет о НИР АзЧерНИРО / А.И. Гапишко, Г.С. Юрьев. - Керчь, 1985. - С. 55-64.
21. 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 // Рыбне госп-тво України. - 2010. - № 4. - С. 12-17.