ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
«ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМЕНИ А.О. КОВАЛЕВСКОГО РАН»

На правах рукописи

ПЛАКСИНА МАРЬЯНА ПЕТРОВНА

ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ ПРИБРЕЖЬЯ КРЫМА (ЧЕРНОЕ И АЗОВСКОЕ МОРЯ)

Специальность:
1.5.17. Паразитология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
кандидат биологических наук,
Дмитриева Евгения Вениаминовна

Севастополь
2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ..... 4

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ..... 10

1.1 Изученность гельминтов пелагических рыб Чёрного и Азовского морей 10

1.2 Изученность сообществ паразитов рыб 23

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ 30

2.1 Район отбора проб и объемы исследованного материала 30

2.2 Количественные методы исследования и их статистическая оценка..... 32

2.3 Экологическая характеристика видов 36

ГЛАВА 3 ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА..... 38

ГЛАВА 4 ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА..... 91

4.1 Характеристика видового разнообразия инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов исследованных рыб..... 91

4.2 Проверка соответствия структуры исследованных компонентных сообществ гельминтов модели «доминирующих – редких видов» и модели «вложенности»..... 97

4.3 Характеристика распределения гельминтов между инфрасообществами и их межвидовые отношения в компонентных сообществах..... 108

4.4 Обсуждение..... 115

ГЛАВА 5 ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПОНЕНТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, МИГРИРУЮЩИХ ЧЕРЕЗ КЕРЧЕНСКИЙ ПРОЛИВ..... 125

5.1 Влияние сезонных миграций черноморской сельди *Alosa immaculata* на характеристики компонентных популяций моногенеи *Mazocraes alosae* 125

5.2 Влияние сезонных миграций ставриды *Trachurus mediterraneus* на характеристики компонентных популяций трематод *Prodistomum polonii* и *Lepocreadium floridanum* 147

5.3 Влияние сезонных миграций рыб на характеристики компонентных популяций нематоды *Hysterotylacium aduncum* 156

5.4 Обсуждение 165

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 172

ВЫВОДЫ 176

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 179

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ 224

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОБ РЫБ, ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И ЧИСЛЕННОСТЬ НАЙДЕННЫХ ГЕЛЬМИНТОВ 229

ПРИЛОЖЕНИЕ 2 СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПАРАЗИТОВ, НАЙДЕННЫХ У ИССЛЕДОВАННЫХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, ОБИТАЮЩИХ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА 298

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 ХАРАКТЕРИСТИКИ КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ГЕЛЬМИНТОВ ИССЛЕДОВАННЫХ РЫБ 308

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности темы. Регулярные паразитологические исследования в Азово-Черноморском бассейне развиваются с начала XX столетия, и к настоящему времени у морских рыб региона найдено более 800 видов паразитов разных систематических групп (Гаевская, 2012). Однако эти данные собраны исследователями за более чем вековой период, тогда как многие из этих паразитических видов не регистрируются в последние десятилетия у рыб Чёрного и Азовского морей (например, Дмитриева и др., 2018).

Экосистемы Азово-Черноморского региона претерпели за этот период значительные изменения, связанные с вселением в эти моря инвазивных видов гидробионтов, а также в результате деятельности человека. Перестройки в планктонных сообществах Чёрного и Азовского морей, связанные с вселением двух видов гребневиков (Виноградов и др., 2007; Финенко и др., 2017 и мн. др.) и ракообразных (Губанова и др., 2018; Губанова, Петросян, 2018 и мн. др.), а также в результате чрезмерной промысловой нагрузки (например, Daskalov, 2020), хорошо описаны в литературе. В последние годы все чаще фиксируются вселения и заходы теплолюбивых видов рыб из Средиземноморского региона (Boltachev, Karpova, 2020; Карпова, 2020; Карпова и др., 2021). Эти изменения не могли не сказаться и на паразитарных сообществах пелагических и придонно-пелагических рыб (например, Корнийчук, Завьялов, 2005).

Многие из пелагических рыб – это ценные промысловые гидробионты, и, хотя до настоящего времени среди их паразитов не было найдено видов, представляющих серьезную угрозу для здоровья людей (Гаевская, 2012), продолжающаяся экспансия новых для региона представителей фауны, а также развитие марикультуры может способствовать появлению опасных паразитических видов.

Большинство пелагических и многие придонно-пелагические рыбы Азово-Черноморского региона – это сезонно мигрирующие рыбы, совершающие нагульные и нерестовые миграции, в том числе вдоль берегов Крыма из Чёрного

моря в Азовское море и обратно (Световидов, 1964). Паразитологические данные могут представлять ценную информацию для понимания популяционной структуры, локальных группировок и особенностей миграций этих рыб (Догель, 1962; Mackenzie, 2002; Mosquera et al., 2003; Marcogliese, Jacobson, 2015 и мн. др.). Такие данные очень важны для регулирования промысла и разработки мер по рациональному использованию ихтиоресурсов в Азово-Черноморском бассейне (например, Шляхов, 2015).

Всё вышеперечисленное определяет актуальность исследований современного состава фауны гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб Азово-Черноморского бассейна, обитающих у берегов Крыма, разнообразия и структуры их сообществ, а также особенностей изменения гельминтофауны рыб в связи с их миграциями через Керченский пролив.

Цель и задачи исследования. Цель работы – установить современный состав видов и структуру сообществ гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб прибрежья Крыма в Чёрном и Азовском морях, большинство из которых имеют промысловое значение. В связи с этим поставлены следующие задачи:

1. установить видовой состав, дать экологический анализ фаун, определить показатели встречаемости и численности гельминтов, главным образом, у имеющих промысловое значение пелагических и придонно-пелагических рыб Чёрного и Азовского морей, встречающихся у побережья Крыма;
2. проанализировать разнообразие и структуру сообществ гельминтов, паразитирующих у исследованных пелагических и придонно-пелагических рыб;
3. изучить особенности экологии отдельных видов гельминтов, паразитирующих у пелагических и придонно-пелагических рыб Чёрного и Азовского морей, в том числе при миграционных перемещениях хозяев через Керченский пролив.

Научная новизна полученных результатов:

В работе представлены данные о современной фауне гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб, исследованных в Азово-Черноморском регионе у побережья Крыма. Впервые в Чёрном море отмечены два представителя трематод и моногеней, для нескольких видов гельминтов расширен круг их хозяев в этих морях и идентифицирован новый вид трематод, паразитирующий у кефалевых рыб. Впервые проведен комплексный анализ разнообразия и структуры инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб в прибрежных морских акваториях Крыма. Показано их низкое разнообразие и слабая выравненность по обилию видов, а также зависимость этих показателей от доли специфичных паразитов в сообществах. Установлено, что редкие виды встречаются в исследованных инфрасообществах, как правило, совместно с доминирующими в сообществах видами. Впервые описаны особенности реализации жизненного цикла моногенеи *Mazocraes alosae*, паразитирующей у черноморской сельди у побережья Крыма и мигрирующей в реку Дон.

Теоретическое и практическое значение полученных результатов.

Данные о разнообразии и структуре сообществ гельминтов пелагических рыб вносят вклад в понимание процессов формирования паразитарных сообществ. Эти данные также могут быть использованы как для оценки внутривидовой структуры промысловых видов рыб, обитающих у побережья Крыма, так и для проведения мониторинговых исследований состояния черноморских экосистем в прибрежной зоне полуострова, в целом.

Материалы работы могут быть включены в курсы лекций для студентов по специальностям «паразитология», «зоология» и «гидробиология».

Методологическая основа исследования. Работа основана на данных, полученных путем регулярных паразитологических обследований рыб, выловленных из естественной среды. Отдельные результаты получены в ходе лабораторного эксперимента. В работе использованы паразитологические, экологические и статистические методы.

Положения, выносимые на защиту:

1. Современная фауна гельминтов 19 исследованных пелагических и придонно-пелагических рыб в морской акватории у побережья Крыма насчитывает 58 видов, при этом составляемые ими инфрасообщества и компонентные сообщества характеризуются низким видовым разнообразием и несбалансированностью по обилию видов. Количество видов в инфрасообществах не зависит от общего числа видов, зарегистрированных у хозяина в районе исследования, а показатели разнообразия выше в тех сообществах, в которых больше доля видов-специалистов.

2. Компонентные сообщества гельминтов, паразитирующих у морских пелагических и придонно-пелагических рыб Крыма, соответствуют как модели «доминирующих – редких видов» («core-satellite»), так и модели «вложенности» («nestedness»). Состав группы доминирующих видов в сообществах не зависит от степени их специфичности к хозяевам, сложности их жизненных циклов, и от того, на какой стадии развития находятся паразиты. Агрегированность распределения всех гельминтов в компонентных сообществах выше, чем для каждого вида в отдельности, что свидетельствует в пользу того, что гетерогенность хозяев по отношению к приживаемости в них паразитов существенно влияет на неравномерность распределения последних.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием. Автор самостоятельно сформулировал научные задачи для решения поставленной цели, осуществил подбор и модификацию отдельных методик исследования, полностью выполнил сбор и обработку экспериментальных и полевых материалов, обобщил и выполнил научную интерпретацию полученных данных.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов обеспечена применением адекватного набора методов. Анализ базируется на репрезентативных выборках – всего исследовано 4998 экз. рыб, 2211 инфрасообществ и 103 компонентных сообщества гельминтов. Паразиты идентифицированы в соответствии с их современной таксономией. Количественные данные обработаны статистически.

Основные результаты исследований, вошедшие в диссертацию, докладывались и обсуждались на национальных и международных конференциях, симпозиумах и семинарах: конференции молодых ученых «PontusEuxinus» VI, V, VII (Севастополь, 2009, 2010, 2011), V Международная конференция молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция», (Одесса, 2011), II Всероссийской конференции «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (Санкт-Петербург, 2011), VII международной конференции «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона» (Керчь, 2012), XV научно-практической конференциях УНОП (Черновцы, 2013), V Всероссийской школы с международным участием по теоретической и морской паразитологии (Светлогорск, 2012), международной конференции «Систематика и экология паразитов», (Москва, 2014 г.), VI (5–10 сентября, Севастополь 2016) и VII (9–14 сентября 2019, г. Севастополь) Всероссийской конференции с международным участием «Школа по теоретической и морской паразитологии».

Публикации. По теме диссертации опубликовано 28 работ, 8 из которых – статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ и/или индексируемых наукометрическими базами данных Web of Science и Scopus.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и трех приложений. Основное содержание изложено на 223 страницах, включает 35 рисунков и 31 таблицу. Список литературы содержит 374 публикации из них 177 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору Альбине Витольдовне Гаевской, под руководством которой начиналась работа над данным исследованием, за всестороннюю помощь и поддержку. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю – заведующему отделом экологической паразитологии ФИЦ ИнБЮМ РАН к.б.н., в.н.с. Е. В. Дмитриевой за помощь в работе, консультации по статистическому анализу материала, обсуждение полученных результатов, советы на протяжении всего выполнения работы. Кроме того, автор

благодарен сотрудникам отдела экологической паразитологии ФИЦ ИнБЮМ РАН (г. Севастополь) н.с. Н. В. Пронькиной и к.б.н., с.н.с. Т. А. Поляковой за ценные советы и помощь в выполнении работы, а также всему коллективу отдела за многолетнее сотрудничество.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Изученность гельминтов пелагических рыб Чёрного и Азовского морей

Первым задокументированным сообщением о находках гельминтов у рыб Чёрного моря, очевидно, является работа М. Ю. Поггенполя (1869), в которой он сообщает о находке у *Clupea pontica* Eichwald, 1838 (современное: *Alosa immaculata* Bennett, 1835) моногенеи *Octobothrium lanceolatum* Leuckart, 1827 (современное: *Mazocraes alosae* Hermann, 1782). Позднее В. О. Ульянин (1872) в сборах М. Ю. Поггенполя определил еще 3 вида, а именно: *Pronoprymna ventricosa* (Rudolphi, 1819) Poche, 1926 (как *Distomum ventricosum* (Pallas, 1774) Monticelli, 1893), *Anisocladium fallax* (Rudolphi, 1819) Looss, 1902 (как *Distomum fallax*) и *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (как *Ascaris adunca* Rudolphi, 1802), которые паразитировали у сельди, ставриды, саргана, иглы и горбыля. Следующая публикация по гельминтам рыб Чёрного моря появилась только спустя 40 лет (Зернов, 1913). В этой работе автор привел список трематод и моногеней, определенных Р. В. Фёдоровой и Б. А. Сварчевским, который включал 16 видов, в том числе 10 найденных у пелагических и придонно-пелагических рыб, а именно: *Calceostomella inermis* (Parona & Perugia, 1889) Palombi, 1943, *Nitzschia sturionis* (Abildgaard, 1794) Krøyer, 1852, *Stephanostomum bicoronatum* (Stossich, 1883) Fuhrmann, 1928, *Deropristis inflata* (Molin, 1859) Odhner, 1902, *Bacciger bacciger* (Rudolphi, 1819) (как *Dicrocoelium baccigerum*), *Lecithocladium excisum* (Rudolphi, 1819) Lühe, 1901 (как *Distoma excisum* Rudolphi, 1819), *Hemiurus appendiculatus* (Rudolphi, 1802) Looss, 1899 (как *Distomum appendiculatum* Rudolphi, 1802), *Lecithochirium rufoviride* (Rudolphi, 1819) Lühe, 1901 (как *Distoma rufoviride* Rudolphi, 1819), *Nematobothrium scombri* (Taschenberg, 1879) Ishii, 1935 (как *Didymozoon scombri* Taschenberg, 1879). Несмотря на то, что в вышеперчисленных работах не приведены рисунки, описания или промеры найденных гельминтов, они определены, очевидно, правильно, так как регистрируются у этих рыб и сегодня. Таким образом, к 20 годам XX века у

пелагических и придонно-пелагических рыб в Чёрном море было известно 13 видов гельминтов.

В 1922 году профессором Н. М. Книповичем была организованна Азово-Черноморская научно-промысловая экспедиция в район Керченского пролива и предпроливных зон. Результаты этой экспедиции были опубликованы в работах Н. М. Книповича (1926) и И. М. Исайчикова (1927). Для всех исследованных видов рыб ими была указана зараженность гельминтами различных классов. Однако видовая принадлежность большинства из них не была установлена. О трематодах сообщается, что они были представлены Hemiuridae Looss, 1899 и Allocreadiidae Looss, 1902. Из нематод, в наибольшей степени рыбы были заражены личиночной формой *Contracaecum*, вероятно, речь идет о *Hysterothylacium aduncum*. Для *Engraulis encrasicolus* (L., 1758) авторы указывают паразита *Contracaecum mulli* (Wedl, 1855), однако, позднее В. М. Николаева (1962) высказала сомнения в правильности определения этого вида. Кроме того, отмечена зараженность *Pomatomus saltatrix* (L., 1766) нематодой рода *Philometra* Costa, 1845. Скребни были отмечены у кефалевых, атерин, саргана, ставриды и луфаря, но не были определены даже до семейства. Несмотря на то, что собранный материал не был полностью обработан и далеко не все гельминты были определены до вида, работа этой экспедиции имела большое значение для развития ихтиопаразитологических исследований в Азово-Черноморском регионе. Было показано, что пелагические рыбы довольно сильно заражены паразитами всех классов.

Дальнейшие исследования подтвердили эти результаты, и уже в работе П. В. Власенко (1931), впервые исследовавшего рыб из акватории Карадага, приводятся данные о 24 видах паразитов, большая часть из которых ранее не отмечалась в Черном море. П. В. Власенко (1931) для черноморских рыб впервые указывает трематод рода *Lepocreadium* Stossich, 1904 без указания вида.

Подводя итог почти 60-летнему периоду паразитологических исследований рыб Черного моря (с 1870 по 1931), можно отметить их фрагментарный характер. Сведения, содержащиеся в немногочисленных работах этого периода, касались

либо отдельных видов или групп паразитов, либо были результатом одноразовых обследований рыб в определенном.

Новый этап, с 40-х годов, открывается работами, в которых авторы стремятся изучить все группы паразитов отдельных черноморских рыб, т.е. носят фаунистический характер (Чулкова, 1939; Османов, 1940; Буцкая, 1952; Погорельцева, 1952 и мн. др.). Среди этих исследований значительный интерес представляет работа С. У. Османова (1940), это одна из первых работ, в которой кроме самого факта находок гельминтов у тех или иных видов рыб приводятся экологические сведения о хозяевах и показателях их зараженности. Он исследовал 42 вида рыб, из них 14 – пелагических рыб и обнаружил у них 2 вида моногеней, 13 видов трематод, 5 видов цестод и 4 вида нематод.

С середины XX века большое внимание начинает уделяться изучению зараженности промысловых видов, к которым принадлежит большинство пелагических рыб. Так, Б. Е. Курашвили (1958, 1960, 1987), и он же в соавторстве с Н. А. Табидзе (1947) исследовали гельминтофауну промысловых рыб Кавказского побережья Черного моря и показали, что она представлена четырьмя классами паразитических червей – трематоды, цестоды, нематоды и скребни, наиболее зараженными были сельдь и хамса, а наибольшие показатели инвазии были отмечены для нематод. Б. Е. Курашвили (1958) описал новую трематоду *Parahemiurus trachuri* (Kurashvili, 1958) как *Anahemiurus trachuri* от черноморской ставриды.

А. В. Решетникова (1954, 1955) исследовала паразитофауну промысловых видов рыб Черного моря: кефалей, ставриды, хамсы. Ею впервые проведен анализ изменения фауны паразитов с возрастом хозяина на примере кефалевых рыб. Она выделила «мальковых» и «взрослых» паразитов кефалевых и, хотя дальнейшие исследования не подтвердили для большинства видов правильность их отнесения только к «взрослой» группе паразитов (Пронькина, 2001; Пронькина, Белофастова, 2005), значение этой работы для развития эколого-фаунистических исследований, несомненно, важно.

Большой вклад в развитие этого направления в целом, как и в изучение паразитов пелагических рыб, внесли исследования Т. П. Погорельцевой, результаты которых опубликованы в нескольких работах (1952, 1960, 1970). В этих работах автор сообщает новые сведения о паразитофауне рыб северо-восточной части Чёрного моря (Карадаг, Керчь, Новороссийск). Впервые были найдены *Caudotestis trachuri* (сообщается как *Plagioporus trachuri*) у ставриды, *Podocotyle atherinae* у атерины, *Aphanurus virgula* у хамсы, *Synaptobothrium caudiporum* у пеламиды, *Mordvilkoviaster galeatus* (как *Aponurus galeatus*) у кефали. Кроме того, в работах Т. П. Погорельцевой проведен экологический анализ данных, охарактеризованы сезонные, региональные и гостальные особенности паразитофауны пелагических рыб. Наиболее распространенным паразитом у исследованных ею рыб была нематода *Hysterothylacium aduncum* (как *Contracaecum clavatum*), которая особенно сильно заражала сельдь (в среднем 28 экз./особь) и хамсу (более 250 экз./особь). Автором отмечено, что наиболее разнообразную паразитофауну имели семейства ставридовых (18 видов), сельдевых (11 видов), и тресковых (8 видов). Более однообразной являлась паразитофауна кефалевых (6 видов), атериновых (4 вида), луфаревых (4 вида). При сравнении паразитофауны рыб из разных исследованных районов Черного моря ею было показано наибольшее ее разнообразие у рыб в окрестностях Карадага и Новороссийска и наименьшее – в районе Керченского пролива. Т. П. Погорельцева считала, что одной из причин этого является сильное опреснение керченского района водами Азовского моря, что отражается на составе фауны свободноживущих животных, играющих роль промежуточных хозяев для многих паразитов.

Наиболее значимыми среди работ, посвященых исследованиям паразитов рыб северо-западной части Черного моря, является серия работ А. С. Чернышенко (1949, 1955, 1960, 1966) и ее работа в соавторстве с Г. А. Свинцицкой (1967). При исследовании рыб Одесского залива А. С. Чернышенко (1955) обнаружила 9 новых для Черного моря гельминтов. В том числе у пелагических рыб найдены: моногенея *Solostamenides mugilis* (Vogt, 1879) у *Chelon auratus* и трематода

Lepocreadium retrusum у *Trachurus trachurus*. А. С. Чернышенко (1955) провела сравнение паразитофаун рыб Одесского залива, характеризующегося непостоянством солевого и температурного режимов, и рыб из открытых участков моря. Результаты работ показали, что общий процент зараженности рыб Одесского залива, по сравнению с рыбами открытой части моря, значительно ниже. Кроме того, наблюдалось изменение соотношения таксонов паразитов, в частности для залива отмечена бедность видового состава трематод. А. С. Чернышенко продолжила эти исследования (1960) сравнив паразитофауну 9 видов пелагических рыб из лиманов северного Причерноморья (Тилигульского, Григорьевского и Хаджибейского), отличающихся разной соленостью вод. Эти работы положили начало исследованиям влияния солености на фауну паразитов рыб в Азово-Черноморском регионе.

Целый ряд публикаций посвящен изучению изменения паразитофауны отдельных видов рыб в Азово-Черноморском регионе во время их сезонных миграций. Так, В. П. Каменев (1953, 1957), исследуя мигрирующих из Чёрного моря в Азовское море через Керченский пролив азово-черноморскую сельдь, керченскую сельдь и азовского пузанка, изучал влияние изменения солености на состав и численность их паразитов. Он установил, что эти рыбы в Азовском море освобождаются от нематоды *Hysterothylacium aduncum* (как *Controcoecum aduncum*), а экстенсивность инвазии трематодами *Bacciger bacciger* и *Hemiurus appendiculatus* уменьшается. С другой стороны, в Азовском море они заражаются трематодой *Lecithaster confusus*. Более подробно изменение паразитофауны сельдей в связи с их миграцией было проанализировано в работе Г. К. Петрушевского (1957), который показал, что в Азовском море происходит уменьшение видового разнообразия паразитов, так совсем исчезает нематода *Hysterothylacium aduncum,* а экстенсивность инвазии моногенеей *Mazocraes alosae*, трематодами *Bacciger bacciger*, *Hemiurus appendiculatus* и *Pentagramma* sp., а также паразитическими ракообразными (*Ergasilus* и *Cymothoa*) уменьшается.

Эти исследования в 60-х годах XX века продолжила В. М. Николаева (1961, 1962), проанализировавшая изменение паразитофауны азовской хамсы во время

весенней и осенней миграций через Керченский пролив. При весенней миграции автором было обнаружено 7 видов паразитов, а при осенней – 6. Постоянно встречающимися видами гельминтов были: *Stephanostomum* sp., *Bacciger bacciger, Hysterothylacium aduncum* и Nematoda fam. gen. sp., *Ergasilus nanus*. Она отметила снижение инвазии хамсы миксоспоридиями, трематодами и личинками нематод при выходе из Азовского моря, а при выходе из Чёрного моря наблюдала увеличение зараженности паразитическими рачками.

Анализ изменения фауны паразитов ставриды, мигрирующей через Керченский пролив, дан в работе А. А. Ковалевой (1970), в которой автор предположила, что миграция ставриды южного стада существенно влияет на формирование ее гельминтофауны. Например, зараженность наиболее характерным паразитом – *Opechona pyriformis* (упоминается как *Lepocreadium pyriforme*) снижается с 79,4 % до 18,7 %. Однако при выходе из Азовского моря в Керченский пролив сразу же начинается массовое заражение ставриды этим типично морским видом. В этот период у нее встречаются неполовозрелые особи *O. pyriforme,* экстенсивность инвазии возрастает до 85,7 %, а интенсивность – до 426 экз./особь. В течение лета в Азовском море значительно снижается зараженность ставрид трематодой *Ancylocoelium typicum* с 64,1 до 6,2 %, а по возвращении в Черное море показатели инвазии этим видом возрастают до 33,3 %. В период нагула в Азовском море и в Керченском проливе происходит заражение ставриды скребнем *Telosentis exiguus*, экстенсивность инвазии которым к моменту возвращения рыб в Черное море достигает 100 %. В этот период ставрида северного стада поражена этим гельминтом на 34 %, а восточного – 4 %. В то же время, по данным автора, миграция не оказывает влияния на зараженность ставриды мышечными и полостными паразитами, такими как *Stephanostomum* sp. l. и *Hysterothylacium aduncum*.

Таким образом, в 50-60х гг. прошлого века были исследованы изменения паразитофауны в связи с миграцией у сельди, хамсы и ставриды. Несмотря на то, что сегодня все эти данные требуют критического анализа и проверки в связи с многочисленными ревизиями разных таксонов и расширением знаний о видовом

составе паразитов этих рыб, тем не менее, эти работы показали, что происходят существенные изменения состава паразитов и их численности в процессе миграции и выявили основные закономерности этих изменений, связанные с изменением солености.

Значительно интенсифицируются паразитологические исследования гидробионтов Черного моря в связи с созданием в начале 60 годов на базе Севастопольской биологической станции сектора паразитологии, а с 1988 г. – отдела экологической паразитологии, основной задачей которого стали многоплановые исследования паразитов не только рыб, но и беспозвоночных Южных морей, включая и Азово-Черноморский регион.

В работах В. М. Николаевой (1963), В. М. Николаевой и Т. П. Погорельцевой (1965), Т. А. Костиной (1961), А. А. Ковалёвой (1970) была прослежена зависимость гельминтофауны ряда промысловых видов рыб (ставриды, смариды, атерины) от их возраста и сезона, а также установлено, что паразитов можно использовать как биометки локальных скоплений ставриды, хамсы, шпрота и смариды.

Так, в работе Т. А. Костиной (1961), изучавшей паразитофауну черноморской смариды, кроме фаунистических данных также приведены ценные экологические данные. Автор показала, что размер и форма цист трематоды *Galactosomum lacteum* зависят от их локализации, установила, что общая зараженность смариды увеличивается до 4-летнего возраста, а затем начинает уменьшаться и отметила, что наибольшая средняя интенсивность инвазии смариды приходится на весну, а наименьшая – на лето.

А. А. Ковалева (1970) установила видовой состав паразитов трех видов рода *Atherina* L., 1758 в акватории Карадага, а также возрастную и сезонную динамику зараженности гельминтами *A. hepsetus* L., 1758. Сравнение паразитофауны трех видов атерин, показало, что в составе их паразитофауны много сходного, а для *A. mochon* и *A. bonapartei* было установлено сходство не только видового состава паразитов, но и показателей их численности. Впоследствии, эти два вида были

сведены в синонимы к виду *A. boyeri* Risso, 1810, что подтвердило, по сути, выводы А. А. Ковалевой об идентичности их зараженности паразитами.

Параллельно с эколого-фаунистическими исследованиями продолжалось накопление знаний по видовому составу паразитов пелагических рыб. Более углубленно стали изучаться отдельные классы паразитов. Так, В 1957 г вышла монография Б. Е. Быховского, посвященная моногенеям, которая содержала данные и по видам, паразитирующим у рыб Черного моря. В работе В. П. Коваль и Н. Д. Оцупок (1964), посвященной зараженности трематодами промысловых рыб в районе Евпатории (Крым), впервые сообщается о находке трематоды *Schikhobalotrema sparisomae* (Manter, 1938) у кефалей в Черном море.

В. М. Николаева (1973) изучала специфичность метацеркарий сем. Fasciolidae Railliet, 1895 из рыб Азово-Черноморского бассейна. Всего в этом районе было обнаружено 40 видов метацеркарий фасциолид, в том числе у ставриды, сельди и смариды.

Закономерным итогом фаунистического направления паразитологических исследований стало создание в 1975 г. коллективом авторов первой региональной сводки «Определитель паразитов позвоночных Чёрного и Азовского морей». В ней приводится информация по 26 видам гельминтов, обнаруженных у пелагических рыб из Керченского пролива: моногеней – 3, трематод – 17, цестод – 2, нематод – 2 и скребней – 2 вида; 37 видов для северо-западной части Черного моря: моногеней – 6, трематод – 20, цестод – 4, нематод – 5 видов и скребней – 2; 43 вида в прибрежной части г. Севастополя: моногеней – 9, трематод – 23, цестод – 5, нематод – 4, и скребней – 2 вида; 42 вида для акватории Карадага: моногеней – 10, трематод – 24, цестод – 3, нематод – 4 и скребней – 1 вид.

Определитель подвел определенную черту, но исследования продолжались, и в последующие годы было получено много данных не только по фауне, но и по экологии видов в Азово-Черноморском бассейне, и на сегодня это уже далеко не полная сводка паразитов данного региона.

Так, А. В. Гаевская и А. И. Солонченко (1989) нашли новые для Черного моря виды трематод в ставриде: *Lepocreadium floridanus* и *Opechona magnibursata*.

Дмитриева Е. В. и П. И. Герасев (1996, 1997) описали новые виды моногеней родов *Ligophorus* и *Gyrodactylus,* паразитирующие у пелагических рыб. В статье А. В. Гаевской, Е. В. Дмитриевой (1997) представлен обзор фауны моногеней Чёрного моря на конец прошлого века и проведен анализ распределения этих гельминтов среди хозяев, относящихся к различным экологическим группировкам. Гаевская А. В. и Корнийчук Ю. М. (1999) описали находку новой для Чёрного моря трематоды *Pseudobacciger harengulae*.

Так, к концу прошлого века, был существенно расширен список паразитов рыб Черного и Азовского морей по сравнению с данными, обобщенными в Определителе (1975).

В последние десятилетия значительно интенсифицировались работы по изучению паразитофауны кефалевых рыб, во многом по причине интродукции в Азово-Черноморский регион дальневосточного пелингаса *Planiliza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845). Первые данные о гельминтах пелингаса в новом регионе – Черном море были сообщены в статье Е. В. Дмитриевой (1997), в которой указывались 3 вида моногеней, найденные у побережья Крыма. В целом, сведения о встречаемости отдельных групп паразитов у кефалевых в Азово-Черноморском регионе содержаться в более чем 50 работах, итоги этих исследований к началу этого века в основном были подведены в работе Е. В. Дмитриевой, А. В. Гаевской (2001), где было указано 57 видов гельминтов. Но за прошедшие 10 лет получены новые данные. С 2001 к этому списку добавлено 6 видов моногеней (Герасев, Дмитриева, Гаевская, 2002; Sarabeev, Balbuena, 2004; Sarabeev, Balbuena, Euzet, 2005; Dmitrieva et al., 2007; Sarabeev et al., 2013). По обзору Костандиновой по фауне пелингаса (Kostandinova, 2008) и работам Бласко-Коста с соавторами (Blasco-Costa et al., 2006, 2009а-г, 2010) список трематод увеличился еще на 1 вид. Кроме того, в результате этих исследований произошли изменения видового состава моногеней и трематод, а именно, *Wlassenkotrema longicolum* сведена в синоним к *Saccocoelium obesum* и переопределены несколько видов трематод, паразитирующих у кефалей в личиночном состоянии, а регистрации *Ligophorus mugilinus* и *L. chabaudi* у этого хозяина сведены в

синонимы к новым видам *L. mediterraneus* и *L. cephali*. Найдено 5 новых для черноморских кефалевых видов нематод (Пронькина, 2001; Пронькина, Белофастова, 2005а, б) и 3 вида скребней (Белофастова, 2005). Недавно В. М. Юрахно (Yurakhno, 2020) опубликован обзор по паразитам пелингаса, в котором перечислено 35 видов гельминтов, как встречающихся у него в Чёрном и Азовском морях. В целом, у черноморско-азовских кефалей на сегодня зарегистрировано около 70 видов гелминтов с учетом sp.

Кроме фаунистических данных получены новые данные и по экологии как всего паразитарного сообщества, так и отдельных видов, паразитирующих у кефалевых. Так, Н. В. Пронькина (2001) показала, что формирование взрослого облика гельминтофауны сингиля начинается не в возрасте 8 – 10 месяцев, как было принято считать ранее (Решетникова, 1955), а у мальков размерами 30 – 50 мм (5 – 8 мес.), а личинки нематоды *Hysterothylacium aduncum* характерны не только для мальков, но и для взрослых сингилей. С другой стороны, установлено, что скребень *Telosentis exiguus* является «мальковым» паразитом сингиля и не встречается у взрослых рыб. Е. В. Дмитриева с соавторами (2005) изучили гельминтофауну сеголеток *Chelon auratus* и *C. saliens* в бухтах Севастополя и акватории Карадага. Показано, что в бухтах Севастополя фауна паразитов молоди этих кефалей значительно богаче (19 видов), чем на Карадаге (5 видов). Изучено распределение моногеней на жабрах кефалей (Пронькина, Дмитриева, 2002, 2006; Пронькина и др., 2007, 2010) и трематод в кишечнике кефалей (Дмитриева и др., 2005).

Полякова Т. А. (2009) приводит новые данные о фауне цестод пелагических рыб в районе Керченского пролива: у *Atherina boyeri* и *Belone belone* ею найдена личинка *Progrillotia louiseuzeti*, а у *Trachurus mediterraneus* и *B. belone* личинка *Scolex pleuronectis.*

Особый интерес заслуживают работы, которые появились буквально в последние несколько десятилетий. Это работы, посвященные влиянию антропогенных факторов на гельминтофауну пелагических рыб. Так, И. П. Белофастова (2005) изучала влияние загрязнения на показатели инвазии

черноморского сингиля *Chelon auratus* скребнем *Acanthosentis liza* Wang, 1986. Автором установлено, что заражение черноморского сингиля одно-двухлетнего возраста скребнем *A. liza* в значительной степени зависит от загрязнения акваторий, в которых происходит нагул рыб. Показано, что воздействие полихлорбифенилов, тяжелых металлов и нефтяного загрязнения отрицательно сказывается на показателях инвазии скребнем черноморского сингиля. Корнийчук Ю.М. в соавторстве с Завьяловым А.В. (2005) на основе зараженности шпрота личинками *Hysterothylacium aduncum* так же пришли к выводу, что динамика показателей численности этой нематоды может свидетельствовать о перестройках в размерной и возрастной структуре популяции шпрота, обусловленных его переловом. Так же было показано, что гельминты могут быть использованы для выделения локальных группировок рыб (Зуев и др., 1999; Корнийчук и др., 2005, 2007).

Наиболее изученными акваториями в Черном море являются акватория Крыма и Северо-Западная часть моря. По остальным регионам существует небольшое количество работ, в которых есть фрагментарные сведения по паразитам пелагических рыб этих районов.

Это работы Б. Е. Курашвили и Н. А. Табидзе 50-60х гг по Кавказскому прибрежью, о которых речь шла раньше, и обзор Б. Е. Курашвили (1975) по паразитам промысловых рыб этого района, а также исследование трематодофауны промысловых рыб кавказского побережья Черного моря В. В. Дишкия, Т. К. Месхи и М. С. Чохнонелидзе (1974).

Работы, в которых содержаться сведения по паразитам пелагических рыб Румынского побережья довольно многочисленны, но относятся, в основном, к 1930-1970 гг, это работы Ciurea I. (1931, 1933), Dumitriu M. (1937), Redulescu I. I. (1947, 1948, 1952б 1953, 1979), Redulescu I., Ionescu N. (1947), Redulescu I., Nicolau A. (1951), Rɑdulescu I., Vasiliu N. (1951, 1952), Redulescu J., Vasiliu-Suceveanu N**.** (1956), Roman E**.** (1956), Vasuliu-Seceveanu N., Redulescu I. (1957), Roman-Chiriac E. (1960), Ciriac E. (1965, 1977), Redulescu I., Plotoaga G., Iacob M (1969), Radulescu I., Angelescu N. (1972, 1973), Ergens R. (1967).

По Болгарской акватории Черного моря сведения по паразитам пелагических рыб содержаться в работах I. Zlateff (1936), Н. Маргаритова (1960, 1965, 1985), Денка Какачева-Аврамова (1977). Более современные данные по гельминтам пелагических рыб содержатся в работах Г. Димитрова (1989), обобщенные в его диссертации (1991), а также в диссертации Панкова (2011), посвященной паразитам кефалевых рыб.

Наименее изученным районом Черного моря является его южная часть, акватория Турции. В работе Z. Tolgay, W. Tolgay (1966) рассматривается встречаемость личинок *Contracaecum* у *Engraulis encrasicholus* вдоль Черноморского побережья Турции. Аналогичная работа D. Avsar (1997), где есть данные по заражённости шпрота нематодами *Hysterothylacium aduncum* и *Contracaecum minutes* и некоторые экологические данные. Автор отметил, что зараженность была выше в теплые месяцы (сентябрь), чем в холодные (декабрь), а также, что с возрастом наблюдалось увеличение зараженности нематодами. И наиболее информативна сводка A. Oktener (2009) по гельминтам 65 видов морских рыб акватории Турции, где, однако, большинство сведений касается Мраморного и Эгейского морей, а для пелагических рыб Черного моря указывается 3 вида и 2 sp.: *Gyrodactylus* sp. у *Merlangius merlangius, Pronoprymna ventricosa* у *Alosa fallax, Hysterothylacium* sp. у *Engraulis encrasicholus, H. aduncum* у *Merlangius merlangius* и *Sprattus sprattus*, *Cucullanus minutus* у *Sprattus sprattus.* В 2017 году опубликован фаунистический список паразитов, обнаруженных в Черном море у побережья Турции, который включает 34 вида паразитов от 9 видов пелагических рыб (Sezgin et al., 2017). В последние годы активизировались исследования анатолийского побережья Черного моря (в основном в районе г. Синоп). Несколько исследований были посвящены сравнительному анализу паразитов *Merlangius merlangius* у побережья Крыма и Синопа (Oktener et al., 2017).

Наиболее же изученными районами Крымской акватории являются акватория г. Севастополя и Карадага. Что касается последнего района, то по этой акватории было опубликовано несколько сводок (Прокудина, 1952; Погорельцева,

1952; Решетникова, 1955; Найденова, Солонченко, 1989; Мирошниченко, 2004 а-в). Наибольший интерес представляют три последние сводки А. И. Мирошниченко. В них объединены как все существующие на тот момент литературные данные по паразитам рыб Карадага, так и собственные данные автора. В этих публикациях для 14 видов пелагических рыб, обитающих в районе Карадага, указывается 62 вида гельминтов: моногеней – 13, трематод – 32, цестод – 6, нематод – 4 и скребней – 7. Однако на сегодняшний день эти работы уже не вполне отражают состав гельминтов рыб этого района, а кроме того, содержат многочисленные ошибки. Анализ этих работ по цестодам был проведен Т. А. Поляковой (2009). На сегодня с учетом этих критических работ, а также более поздних данных (Дмитриева и др., 2005, 2018; Корнийчук и др., 2006), можно считать, что состав фауны гельминтов рыб акватории Карадага изучен довольно полно. Для пелагических рыб Карадага можно говорить о достоверном паразитировании: 19 видов моногеней, 16 видов нематод, 7 видов цестод, 37 видов трематод, 4 видов скребней и 4 видов паразитических ракообразных.

В сводке по паразитам рыб Крыма, написанной А. В. Гаевской и Ю. М. Корнийчук (2003) для пелагических рыб указано 98 видов гельминтов, из них 16 – моногеней, 48 – трематод, 15 – цестод, 14 – нематод и 5 – скребней, а в монографии А. В. Гаевской (2012) для этих рыб приводятся сведения о 133 видах, из них: 17 – моногеней, 78 – трематод, 11 – цестод, 18 – нематод и 9 – скребней.

Таким образом, в Азово-Черноморском регионе именно паразитофауна рыб, обитающих вдоль Крымского побережья, является наиболее изученной не только в фаунистическом аспекте, но и в экологическом. Тем не менее, несмотря на более чем вековой период исследований, паразитофауна пелагических рыб прибрежной акватории Крыма не может считаться вполне изученной. Ряд таксонов нуждаются в ревизии на современном уровне знаний, для многих видов гельминтов, особенно трематод, не установлены их жизненные циклы, и по-прежнему остаются актуальными экологические исследования, проливающие свет на взаимоотношения паразитов и их хозяев, формирование паразитарных сообществ, а также популяционные исследования паразитов. Кроме того, все

работы, касающиеся влияния протяженных миграций рыб, в частности через Керченский пролив в Азовское море, датированы 60-70 гг прошлого века, и практически нет работ, которые были бы посвящены анализу видового разнообразия и структуры сообществ паразитов рыб Черного моря.

1.2 Изученность сообществ паразитов рыб

Исследования сообществ паразитов были начаты еще в 30-х гг. прошлого столетия работами отечественных паразитологов (Скрябин, 1923; Догель, 1927, 1933, 1941; Павловский, 1934; Филипченко, 1937), в которых были заложены теоретические основы изучения совокупностей паразитических видов, ассоциированных с определенной группой свободноживущих организмов или биоценозов. Предлагались различные термины для обозначения совместно встречающихся в одном хозяине или биотопе паразитов, но наибольшее распространение в современной литературе получил термин «сообщество». При этом было предложено несколько систем градаций паразитарных сообществ, на основе которых А. Буш с соавторами (Bush et al., 1997) предложили систему обозначений для сообществ разных уровней: все организмы, одновременно паразитирующие в одной особи хозяина, составляют инфрасообщество, совокупность которых в хозяевах одного вида, существующих одновременно в одном месте – компонентное сообщество и, наконец, совокупность всех компонентных сообществ, в том числе и свободноживущие стадии жизненного цикла паразитов, в данной экосистеме формируют составное сообщество. При этом между видами, рассматриваемыми как члены одного сообщества, наличие взаимодействий не является обязательным условием (Holmes, Price, 1986; Janovy et al., 1992; Poulin, 1998).

Примерно с 1960–х гг. стали разрабатываться подходы для количественных оценок паразитарных сообществ, исследоваться пути их формирования и факторы, влияющие на этот процесс, а также анализироваться возможные взаимосвязи паразитов в одном хозяине и на популяционном уровне (Holmes, 1961, 1990; Holmes et al., 1979; Holmes, Price, 1980, 1986; Kennedy, 1990; Fauth et

al. 1988; Kennedy et al., 1986; Dobson, Roberts, 1994). Эти работы заложили методологические основы современного анализа паразитарных сообществ. В это же время появляется работа Г. К. Петрушевского и М. Г. Петрушевской (1960), посвященная анализу закономерностей формирования видового разнообразия паразитофауны рыб, в которой была показана зависимость количества найденных видов паразитов от числа обследованных рыб.

В качестве основных показателей для характеристики сообществ использовались количество видов и их численность в одном хозяине. Так, была проанализирована зависимость числа найденных видов кишечных паразитов от количества исследованных рыб (Guegan et. al., 1996; Kennedy et al., 1994; Poulin 1998). Было показано, что большинство особей хозяина заражены одним видом паразита (Kennedy, 1990). При исследовании гельминтофауны рыбоядных птиц, установлено, что видовое богатство сообщества в большей степени определяется средой обитания хозяина, чем его происхождением и историей, а на количественный и видовой состав гельминтов не влияют ни размер бассейна, ни наличие других рыбоядных птиц (Bush, Holmes, 1986). На примере паразитарных сообществ угря установлена зависимость максимального количества видов в одной вскрытой рыбе (инфрасообществе) от числа видов в компонентном сообществе (Kennedy, Guegan, 1994). Этими авторами было показано, что эти зависимости описываются полиномиальной или логарифмической функциями, а инфрасообщества слабо зависят от компонентных сообществ и их насыщение отмечается на более низких уровнях, чем насыщение компонентных сообществ. В этой же работе (Kennedy, Guegan, 1994), описана строгая линейная зависимость максимального числа видов в компонентном сообществе (после логарифмирования) от числа исследованных компонентных сообществ и степенная или линейная зависимость от общего числа видов у этого вида хозяина в данном районе. На основе этого анализа авторы приходят к выводу, что процессы, влияющие на паразитарные сообщества, носят стохастический характер, поэтому их состав и структура непредсказуемы.

Однако О. Н. Пугачев (1999), впервые проанализировавший в сравнительном аспекте инфрасообщества многоклеточных паразитов рыб из водоемов Северной Азии, пришел к другим выводам. Им было отмечено, что особенностью сообществ паразитов у одного хозяина является то, что большинство видов не могут поддерживать свою численность за счет самовоспроизводства, а сами сообщества хорошо определены территориально. Существование инфрасообществ ограничено во времени сроком «индивидуальной жизни хозяина», а также длительностью отдельных фаз развития паразитов. Пугачевым О. Н. также сделан вывод, что именно на уровне инфрасообщества происходит взаимодействие (или не взаимодействие) паразитов и формирование гильдий паразитов. Формирование же гильдий определяется тем, что паразиты, входящие в нее, сходным образом используют ресурсы или совокупности ресурсов, предоставляемые данным хозяином, что и определяет состав сообщества, в целом.

Так же О. Н. Пугачевым впервые для описания компонентных сообществ многоклеточных ихтиопаразитов были применены индексы видового разнообразия, использующиеся для характеристики сообществ свободноживущих организмов (Magurran, 1983), такие как индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона, индекс выравненности видов в сообществе по обилию и непараметрический индекс доминирования Бергера-Паркера (Пугачев, 1997 – 2001). Проанализировав структуру и разнообразие сообществ многоклеточных паразитов многих видов пресноводных рыб из водоемов Северной Азии, Кольского п-ова и Карелии О. Н. Пугачев (1999, 2000) показал наличие для них двух состояний: сбалансированного или зрелого и несбалансированного или незрелого.

Эти исследования были продолжены О. Т. Русинек (2003, 2005). В результате анализа сообществ паразитов рыб оз. Байкал автором предложена классификация компонентных сообществ многоклеточных паразитов на основе индексов видового разнообразия. Она основана на соотношении количества видов-специалистов и видов-генералистов в составе сообществ паразитов.

Русинек О. Т. показала, что использование расчета статистических индексов при исследовании структуры инфрасообществ и компонентных сообществ паразитов позволяют понять механизмы функционирования конкретных паразитарных систем, оценить возможности прогнозирования их состояния в меняющихся условиях, включая антропогенные изменения среды.

Большое количество исследований было посвящено анализу факторов, определяющих видовое богатство паразитов у пресноводных и морских рыб (Bell, Burt, 1991; Guegan, Kennedy, 1993; Poulin, 1995; Poulin, Rohde, 1997; Sasal et al., 1997; Morand et al., 2000). Было установлено, что видовое богатство паразитов определяется историческими, биогеографическими и экологическими факторами (Poulin, Rohde 1997; Sasal et al., 1997; Poulin, 1998). В некоторых исследованиях была показана важность таких факторов, как плотность и распространенность хозяев, характерные для данного района (Morand et al., 2000), а также их географических ареалов (Aho, Bush, 1993). В ряде работ было показано существенное влияние размера рыб на видовое богатство встречающихся у них паразитов (Bell, Burt 1991; Guégan et al., 1992; Guégan, Hugeny, 1994; Guégan, Morand, 1996; Sasal et al., 1997; Sasal, Morand, 1998), хотя результаты других исследований не подтвердили эту взаимосвязь (Poulin, 1995; Poulin, Rohde, 1997).

Довольно много работ рассматривают методические проблемы, связанные с анализом сообществ паразитов. Так показано, что одной из причин, затрудняющих сравнение компонентных сообществ, является неравномерность выборочного усилия (Джиллер, 1988; Poulin, 2007). Показатели видового богатства могут быть недооценены, в связи с тем, что часть видов паразитов, имеющих значительные сезонные и даже межгодовые колебания численности, не была обнаружена в сезоны или годы исследования. При этом предлагаются методические подходы к оценке видового богатства, учитывающие влияние неравномерности выборочного усилия (Poulin, 2007). Было также показано, что не только размер выборки, но и экологические особенности хозяина следует учитывать при оценке видового разнообразия тех или иных сообществ. Так,

возрастной состав выборки рыб может существенно влиять на количество регистрируемых видов паразитов (Иешко, Коросов, 2012).

Поиск неслучайных закономерностей в структуре сообществ паразитов является одним из основных направлений в исследованиях экологии сообществ паразитов. Структурированные сообщества могут быть описаны как отклонение от случайности, когда совокупность видов значительно более упорядочена, чем можно было бы ожидать при случайном их сочетании в одном хозяине, одной пробе хозяев или в одном районе. Чтобы проверить, являются ли сообщества достоверно структурированными, применяются симуляционные модели и сравниваются с реальными данными (Gotelli, 2000; Poulin, 2001).

За последнее десятилетие знания о закономерностях и процессах, лежащих в основе структуры сообществ паразитов, значительно расширились (Esch et al., 1990; Sousa, 1994; Rohde et al., 1995; Poulin, 1996, 1998, 2001). Однако до сих пор в этих работах получаются противоречивые результаты, что говорит о том, что еще не выработана парадигма этих исследований и общие методические подходы, дающие сходные результаты при анализе аналогичных закономерностей. Так, изучение структуры сообществ паразитов в одних и тех же видах хозяев в разных районах или в разные периоды (Carney, Dick, 2000; Poulin, Valtonen, 2002; Goüy de Bellocq et al., 2003; Timi, Poulin, 2003; Vidal-Martinez, Poulin, 2003; Calvete et al., 2004; Zelmer et al., 2004) дали противоречивые результаты. У некоторых видов-хозяев структура сообществ паразитов сходна как при сравнении нескольких регионов, так и нескольких временных периодов, в других исследованиях результаты очень изменчивы и сложны в интерпретации. Поэтому необходимы дополнительные исследования, чтобы определить, какие факторы влияют на наблюдаемую сезонную и региональную изменчивость в структуре сообществ паразитов, а также разработка методов анализа этих закономерностей.

Так, для тестирования неслучайности структуры сообществ был предложен «nestedness»-анализ (Patterson, Atmar, 1986), который в последнее время получил широкое распространение в работах по анализу видовой структуры сообществ, выявления закономерностей в этой структуре, возникновения и сосуществования

сообществ, в том числе и паразитарных. Он проверяет наличие закономерности, описываемой как высокую вероятность встретить на определенном участке виды, которые присутствуют на участке, более богатом видами, тогда как виды, отсутствующие на анализируемом участке, маловероятно встретить в менее богатом видами месте. Понятие «nestedness» для характеристики видовой структуры сообществ впервые было использовано Э. Хюлтеном в 1937 г., в русскоязычной литературе предложено его переводить как «вложенность» (Шитиков, Зинченко, Розенберг, 2012). Для количественного описания вложенности были разработаны показатели, обзор которых сделан Ульрихом (Ulrich, 2009).

Вложенность (nestedness) хорошо описана для паразитов и широко использовалась для проверки неслучайной структуры видовых сообществ (Guégan, Hugueny, 1994; Hugueny, Guégan 1997; Worthen, Rohde, 1996; Rohde et al. 1998; Morand et al. 1999, 2002; Matejusovà et al. 2000; Poulin, Guégan, 2000; Poulin, Valtonen, 2001; Simkova et al., 2001; Goüy de Bellocq et al., 2003; Fellis et al., 2003; Timi, Poulin, 2003; Zelmer et al., 2004). В большинстве работ установлен достоверный уровень вложенности видовой структуры исследованных сообществ паразитов, однако не до конца понятными остаются факторы, определяющие формирование такой структуры.

Работы российских авторов (Доровских, 1996 1998, 1999, 2000а, б; 2002; Пугачев, 1997, 1999а, б, 2000; Pugachev, 2000a, b; Доровских, Голикова, 2001; Жохов, 2003; Русинек, 2003, 2005, 2010; Доровских, Степанов, 2007, 2008, 2011, 2014; Доровских, Степанов, Вострикова, 2007; Доровских, Терещенко, 2009; Иешко, Коросов, 2012; Доровских, Терещенко, Степанов, 2016 и мн. др.) по изучению паразитарных сообществ, в основном, были сфокусированы на изучении пресноводных паразитов, описании их видового разнообразия на уровне инфрасообществ и компонентных сообществ, анализа факторов среды и хозяина, которые влияют на состав видов и количественные (численность и биомасса) показатели сообществ. В этих работах на примере компонентных сообществ паразитов нескольких видов пресноводных рыб, в частности гольяна, ерша,

хариуса, пескаря, щуки, язя было рассмотрено влияние на состав и структуру компонетнтых сообществ паразитов таких факторов как возраст хозяина и стадия его жизненного цикла, сезон, особенности местообитания, в том числе и загрязнение водоемов. Показано, что основным фактором, непосредственно определяющим богатство паразитарных сообществ большинства исследованных рыб, является возрастной состав популяции хозяев, который определяется особенностями популяционной динамики в зависимости от условий обитания (размером водоема, разнообразием биотопов, антропогенной нагрузкой и др.).

Что касается изучения структуры и разнообразия инфрасообществ и компонентных сообществ паразитов рыб Черного моря, то к настоящему времени имеется только три работы, в одной даны оценки разнообразия сообществ гельминтов четырех видов кефалей у побережья Болгарии (Панков, 2011), в двух других анализируются сообщества паразитов аборигенного вида кефалей *Mugil cephalus* и интродуцированного – *Planiliza haematocheilus* (Sarabeev, 2015, Sarabeev et al., 2017). Отмечено невысокое разнообразие инфрасообществ гельминтов этих рыб (Панков, 2011), а также их большее разноообразие, оцененное как среднее количество видов, в нативной популяции *P. haematocheilus* в Японском море по сранению с пробами из Черного моря. Авторы проверили влияние размера сообщества на агрегированность паразитов в популяциях и показали, что степень агрегации паразитов снижалась с увеличением размера их сообщества.

Таким образом, состав и структура инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов пелагических и придонно-пелагических рыб в Черном море практически не были изучены до настоящего времени.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Район отбора проб и объемы исследованного материала

Сбор материала проводился в нескольких районах в прибрежной зоне Крыма: в Керченском проливе в районе п. Набережное (Черноморское предпроливье); в акватории г. Севастополя (бухта Карантинная), в акватории Карадагского природного заповедника (КаПРИЗ) и г. Судак (Юго-Восточное побережье Крыма) и в районе Южного берега Крыма (ЮБК) в 2009 – 2014 годах, а также в Азовском море, в Казантипском и Таганрогском заливах, в устье р. Дон, и в акватории Геленджика (Кавказское побережье) в 2013 и 2016 гг. (Рисунок 1).

Рисунок 1 – Места сбора материала в акватории крымского побережья Черного моря и в Азовском море: 1 – Каркинитский залив; 2 – пгт Черноморское; 3 – мыс Тарханкут; 4 – г. Севастополь (бухта Карантинная и устье р. Черная, впадающей в Севастопольскую бухту); 5 – Южный берег Крыма (ЮБК); 6 – Карадагский природный заповедник (КаПРИЗ) и г. Судак; 7 – п. Набережное (Керченский пролив); 8 – Мыс Казантип; 9 – Таганрогский залив и устье р. Дон; 10 – акватория Геленджика (Кавказское побережье).

Всего на присутствие паразитов исследовано 4998 экз. рыб, принадлежащих к 19 видам 12 семействам. Сведения о видовой принадлежности исследованных рыб, их количество, а также район и даты взятия проб представлены в

Приложении1 таблице 1. Рыба отлавливалась ставным неводом. Определение рыб осуществлялось по региональным определителям и атласам (Световидов, 1964; Васильева, 2007; Болтачев, Карпова, 2017), названия видов приведены в соответствие с электронными каталогами рыб (Eschmeyer, 2011) и World Register of Marine Species (WoRMS – http://www.marinespecies.org/index.php) Фиксировалась общая длина рыбы и пол.

Из примерно 35 видов пелагических и придонно-пелагических рыб, постоянно встречающихся в морских водах у берегов Крыма (Болтачев, Карпова, 2017), объектами исследования стали 19 видов. Большинство не обследованных рыб относились либо к видам, вылов которых запрещен или сильно ограничен, например осетровые, либо к довольно редко вылавливаемым в районе исследования, таких как форель, кефали губач и головач, атлантическая ставрида и т.п. Кроме того, основное внимание было уделено видам, имеющим промысловое значение, а также совершающим протяженные миграции через Керченский пролив, таким как кефалевые, сельдевые и атерины, т.к. одной из задач работы было изучение изменения гельминтофауны в связи с миграциями их хозяев.

Рыба обследовалась по методике полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1969; 1985), найденные паразиты собирались и фиксировались в соответствии с методами, применяемыми для каждой группы паразитов. В анализ, однако, включены данные только по гельминтам, т.к. нет методик для точной оценки количественных характеристик простейших и миксосопридий, которые можно было бы сопоставить в одном анализе с численностью гельминтов.

Из собранных моногеней сразу же готовились постоянные глицерин-желатиновые препараты (Гусев, 1983). Остальные гельминты фиксировались 70° этиловым спиртом. Из трематод и цестод были приготовлены тотальные препараты согласно следующей методике: гельминты окрашивались ацето- или квасцовым кармином, обезвоживались через серию спиртов (70 – 100º), дифференцировались в гвоздичном масле и затем заключались в канадский

бальзам (Роскин, 1957). Для видовой идентификации нематод и скребней были приготовлены временные препараты из смеси глицерина с молочной кислотой.

Определение паразитов проводилось с использованием Определителя паразитов позвоночных Черного и Азовского морей (1975), а также отдельных публикаций по соответсвующим таксонам (Гаевская, 1995; Гаевская, Дмитриева, 1992, 1993; Гаевская, Найденова, 1996; Герасев, Дмитриева 2002; Корнийчук, 2002; Blasco-Costa I. et al., 2006; и мн. др.).

При сборе гельминтов использовался бинокуляр МБС-10 с увеличением ×24, а при определении видовой принадлежности паразитов биологический микроскоп исследовательского класса Olympus C41 с увеличением ×100 –×2000, оснащенный фазово-контрастным устройством и цифровой камерой Olympus. Измерения проведены с помощью программного обеспечения CellSence.

2.2 Количественные методы исследования и их статистическая оценка

При обработке данных по численности паразитов использовались следующие показатели:

Экстенсивность инвазии (ЭИ, %) или встречаемость паразитов – процент хозяев, зараженных конкретным видом паразита:

$$ЭИ = \frac{Np}{n}100\%$$

Где Np – количество инвазированных особей хозяина; n – общее количество рыб в пробе.

Интенсивность инвазии (ИИ, экз./особь) – среднеарифметический показатель числа паразитов в одной зараженной особи хозяина:

$$ИИ = \frac{Par}{Np}$$

где P_{ar} – общее количество найденных паразитов конкретного вида; Np – количество зараженных рыб.

Индекс обилия (ИО, экз./особь) – средняя численность определенного вида или группы паразитов у всех особей хозяина, включая незараженных:

$$ИО = \frac{Par}{n},$$

где P_{ar} – общее количество найденных паразитов конкретного вида; n – общее количество рыб в пробе (Быховская-Павловская, 1969; Аниканова и др., 2007).

Среднее, стандартное отклонение и диапазон использовались для описания интенсивности инвазии и индекса обилия; численность представлена на графиках как среднее значение и стандартная ошибка.

Для разделения близких видов трематод на основе морфометрических признаков (Blasco-Costa et al., 2009а-г) использован метод главных компонент (PCA), а также T-test.

В работе использована следующая классификация сообществ: инфрасообщества – совокупность всех гельминтов, паразитирующих в одной особи хозяина и компонентные сообщества – все гельминты в одной пробе рыб одного вида (Buch et al.,1997).

Для каждого сообщества рассчитаны показатели разнообразия (индекс Бриллюэна – для инфрасообществ и индекс Шеннона – для компонентных сообществ), доминирования (индекс Бергера-Паркера) и выравненности по обилию видов (индекс Пиелу) (формулы приведены в соответствии с работой Пугачева О. Н. (2000)):

- Индекс Бриллюэна (*HB*) рассчитывался как:

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N},$$

где n_i – численность вида в инфрасообществе.

- Индекс Шеннона (*H'*) рассчитывался как:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i,$$

где p_i – относительное обилие i – го вида, равное n_i/N, где N – общая численность всех видов.

Минимальные значения *HB* и *H'* равны 0, когда сообщество представлено 1 видом.

- Непараметрический индекс доминирования Бергера-Паркера (*D*) рассчитывался как:

$$D = N_{max}/N_T,$$

где N_{max} – общее число особей доминантного вида, N_T – общее количество особей паразитов в сообществе; увеличение индекса Бергера-Паркера означает увеличение степени доминирования одного вида.

- Индекс Пиелу (*E*) рассчитывался как:

$$E = H' / Hmax \text{ или } HB / HBmax,$$

где $Hmax = lnS$ (*S* – количество видов), *H'* – индекс Шеннона, *HB* – индекс Бриллюэна. Индекс Пиелу характеризует выравненность видов в сообществе, его величина изменяется от 0 до 1, при единице сообщество характеризуется равным обилием всех видов.

Все индексы рассчитаны в программе Past3 (Hammer et al., 2001).

Для оценки наличия зависимости между индексами разнообразия, доминирования и выравненности инфрасообществ и соответствующих характеристик составляемых ими компонентных сообществ использован коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Для проверки справедливости гипотезы «доминирующих – редких видов» (“core–satellite” по Hanski, 1982) анализировалась модальность распределения встречаемости гельминтов (средние значения ЭИ для всех компонентных сообществ, в которые включен вид) и наличие значимой положительной корреляции между средней (для одного компонентного сообщества, т.е. одной пробы рыб) численностью гельминта (ИО) и его встречаемостью (ЭИ) среди рыб этой пробы (Bush, Holmes, 1986). Для обозначения категории вида использованы следующие термины: доминирующие (core, основные – по другим классификациям), промежуточные (secondary, второстепенные), редкие (satellite, дополнительные, сопутствующие) (Чугунова, Пронин, 2011; Шитиков и др., 2011; Bush, Holmes, 1986; Zander et al., 2000). Для оценки зависимости между средней численностью и встречаемостью паразита в компонентных сообществах расчитывался коэффициент корреляции Пирсона, при этом использовался

десятичный логарифм ИО. Кластерный анализ данных по ЭИ и ИО проведен на основе евклидовых расстояний методом полного присоединения.

Для анализа структуры сообществ использовался индекс NODF (nestedness based on overlap and decreasing fill) – показатель, основанный на перекрывании присутствия видов и уменьшении заполнения ими мест (рыб) в сообществах, который количественно оценивает «вложенность» = «nestedness» **(**Almeida-Neto et al., 2008), рассчитанный в программе Ned, доступной на сайте https://ecosoft.alwaysdata.net/ (Strona et al., 2014).

«Nestedness» является мерой структуры в экологической системе, как правило, применяется к системам видов-сайтов (описывающие распределение видов по местоположению), или сетей взаимодействия видов, в частности паразитов по хозяевам. Система (представлена в виде матриц присутствия/отсутствия) называется вложенной, когда элементы этой системы (инфрасообщества), которые имеют наименьшее количество структурных единиц (видов) в них, есть подмножество элементов с большим количеством структурных единиц (Шитиков и др., 2012). NODF принимает значения от 0 (виды не встречаются в одних и тех же сообществах) до 100 (каждый менее распространенный вид встречается в сообществах только совместно с более распространенными видами). Для оценки статистической значимости использована Z-статистика (значения z-score>1,64 указывают на то, что наблюдаемая степень “nestedness” структуры сообщества не является случайной с 95% вероятностью).

Чтобы охарактеризовать уровень агрегации паразитов среди хозяев был рассчитан наклон степенной зависимости Тейлора (Taylor, 1961). Регресионный анализ был проведен для ИО и ее дисперсии, логарифмированных по основанию 10, для проб, в которых было заражено не менее 5 рыб. В экологии показатель этой степенной функции b считается характеристикой тенденции организмов одного вида к совместной встречаемости: при b>1 распределение особей агрегированное; при b=1 распределение является случайным; и при b<1

распределение является равномерным (Krasnov et al., 2006). Достоверность отклонения b от 1 оценена по Т-критерию Стьюдента.

Значимость влияния сезона, региона и размера рыбы на численность и размер *Mazocraes alosae* была описана с помощью критерия Крускала-Уоллиса (односторонний непараметрический ANOVA для множественных сравнений), и, если гипотеза H_0 была отвергнута, мы использовали множественные сравнения среднего ранга для всех групп (непараметрический тест ANOVA post-hoc). Различия в численности моногеней между разными годами, размером хозяина или половой группой хозяина (т.е. между двумя выборками) определяли с помощью двумерного теста Колмогорова-Смирнова. Для проверки частотного распределения интенсивности инвазии видов использовался критерий Шапиро-Вилка (W) для образцов, в которых число зараженных рыб было не менее 10.

Для всех тестов значимость была принята при $p \leq 0{,}05$.

Вычисления соответствующих показателей и их графическое отображение выполнено в программах Statistica 6, Past3 и Ned (Hammer et al., 2001; Strona et al., 2014).

2.3 Экологическая характеристика видов

Для характеристики специфичности паразитических видов к хозяевам использована градация: строгие специалисты (SS) – встречающиеся на одном виде хозяев; промежуточные специалисты (IS) – на рыбах одного рода; промежуточные генералисты (IG) – встречающиеся на видах из родственных родов одного семейства (клады); и истинные генералисты (G) (модифицировано из: Šimková et al., 2006). Круг видов хозяев гельминтов определялся с учетом их встречаемости у рыб во всей акватории Азово-Черноморского бассейна, с учетом литературных данных (Определитель, 1975; Гаевская, 2012; а также см.: Приложения 1 Таблица 1), и в других районах Мирового океана (Sogandares-Bernal, Hutton, 1959; Bray, Gibson, 1990; Machkevsky et al., 2014; http://www.nhm.ac.uk/research-curation/scientific-resources/taxonomy-systematics/host-parasites/index.html, av. 04.2018). В случае с личиночными

формами характеризовалась их встречаемость у хозяев только на данной стадии развития.

Все виды гельминтов подразделены на группы (Догель, 1962; Lincoln et al.,1982): автогенные (АВ) – достигающие половой зрелости в рыбах и аллогенные (АЛ) – использующие рыб в качестве промежуточных хозяев и достигающие половой зрелости в других позвоночных животных, как правило, в морских и околоводных птицах; а также паразитов с простыми (П) жизненными циклами (однофазовые, без смены хозяев), и сложными (С) жизненными циклами (несколько фаз развития со сменой хозяев).

Выделены 5 экологических групп видов по степени их толерантности к солености биотопа: морские стеногалинные виды (М) – обитатели биотопов с соленостью >15‰ на всех стадиях жизненного цикла, паразиты стеногалинных морских видов рыб; морские эвригалинные (МЭ) – полностью реализуют жизенный цикл в морской среде, но также встречаются у рыб в солоноватоводных и опресненных зонах на разных стадиях жизненного цикла; солоноватоводные виды (С) – полностью реализуют жизненный цикл только в солоноватоводных биотопах (5–10‰), что связано с приуроченностью одного из обязательных хозяев именно к этой солености воды; пресноводные эвригалинные виды (ПЭ) – полностью реализуют жизенный цикл в пресной воде или в солоновато-пресноводных смешанных зонах, но на разных стадиях жизненного цикла довольно часто встречаются у рыб (эвригалинных морских видов, заходящих в реки) в морских биотопах; и стеногалинные пресноводные виды (П) – характерные обитатели пресных вод, которые могут закончить жизненный цикл только в пресной воде, но изредка встречаются у эвригалинных морских рыб в солоновато-пресноводных смешанных зонах на определенных стадиях жизненного цикла (Таблица 3.1).

Работа выполнена в отделе экологической паразитологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН» (г. Севастополь).

ГЛАВА 3 ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

У исследованных 19 видов пелагических и придонно-пелагических рыб, встречающихся у побережья Крыма, большинство из которых имеют промысловое значение, найдено 58 видов гельминтов, принадлежащих к 5 крупным таксонам (Таблица 1; Приложение 2[1]).

Таблица 1 – Виды гельминтов, найденные у 19 видов пелагических и придонно-пелагических рыб в черноморской и азовоморской акватории Крыма и их экологическая характеристика

Вид гельминта	Вид хозяина	Характеристика вида гельминта:			
		I	II	III	IV*
1	2	3	4	5	6
Класс Monogenea Van Beneden, 1858					
Ligophorus szidati Euzet et Suriano, 1977	*Chelon auratus* (Risso, 1810), *C. saliens* (Risso, 1810)	IG	AB	П	МЭ**
L. vanbenedenii Euzet et Suriano, 1977	*C. auratus*	IG	AB	П	МЭ
L. acuminatus Euzet et Suriano, 1977	*C. auratus, C. saliens*	IS	AB	П	МЭ
L. cephali Rubtsova, Balbuena, Sarabeev, Blasco-Costa et Euzet, 2006	*Mugil cephalus* Linnaeus, 1758	SS	AB	П	МЭ
L. mediterraneus Sarabeev, Balbuena et Euzet, 2005	*M. cephalus*	SS	AB	П	МЭ
L. llewellyni Dmitrieva, Gerasev et Pronkina, 2007	*Planiliza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845)	SS	AB	П	МЭ

[1] Систематическое положение найденных гельминтов и информация о видовой идентификации некоторых видов, а также некоторые дополнительные сведения представлены в Приложении 2.

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6
L. pilengas Sarabeev et Balbuena, 2004	*Planiliza haematocheilus*	SS	AB	П	МЭ
Lamellodiscus elegans Bychowsky, 1957	*Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758)	IG	AB	П	М
L. fraternus Bychowsky, 1957	*D. annularis*	IS	AB	П	М
Diplectanum aculeatum Parona et Perugia, 1889	*Sciaena umbra* Linnaeus, 1758	IG	AB	П	М
D. simile Bychowsky, 1957	*S. umbra*	IG	AB	П	М
D. sciaenae van Beneden et Hesse, 1863	*S. umbra*	IG	AB	П	М
Calceostomella inermis (Parona et Perugia, 1889)	*S. umbra*	IG	AB	П	М
Gyrodactylus mugili Zhukov, 1970	*Mugil cephalus*	IG	AB	П	МЭ
Polyclithrum ponticum Gerasev, Dmitrieva et Gaevskaya, 2002	*M. cephalus*	SS	AB	П	М
Masocraes alosae (Hermann, 1782)	*Alosa immaculata* Bennett, 1835	IG	AB	П	МЭ
Solostamenides mugilis (Vogt, 1878)	*Planiliza haematocheilus*, *Chelon auratus*, *Mugil cephalus*	IG	AB	П	МЭ
Axine belones (Abildgaard, 1794)	*Belone belone* (Linnaeus, 1760)	IS	AB	П	М
Класс Cestoda					
Trilocularia sp. sensu (Полякова и др., 2017)	*Squalus acanthias* (Linnaeus, 1758)	IS	AB	С	М
Progrillotia dasyatidis Beveridge, Neifar et Euzet, 2004 larvae	*Atherina boyeri* Risso, 1810, *A. hepsetus* Linnaeus, 1758	-	AB	С	МЭ

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6
Scolex pleuronectis Müller, 1788 complex larvae	*Belone belone, Spicara smaris* (Linnaeus, 1758), *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868)	-	AB	C	МЭ
Класс Trematoda					
Haplosplanchnus pachysoma (Eysenhardt, 1829)	*Mugil cephalus, Chelon auratus, C. saliens*	IG	AB	C	МЭ
Dicrogaster contracta Looss, 1902	*C. auratus*	IG	AB	C	МЭ
D. perpusilla Looss, 1902	*C. auratus*	IG	AB	C	МЭ
Saccocoelium obesum Looss, 1902	*C. auratus, Mugil cephalus*	IG	AB	C	МЭ
S. tensum Looss, 1902	*M. cephalus, Chelon auratus, C. saliens, Planiliza haematocheilus*	IG	AB	C	МЭ
Saccocoelium Looss,1902 sp.	*Mugil cephalus*	-	AB	C	МЭ
Lecithobotrys putrescens (Looss, 1902)	*Chelon saliens*	IG	AB	C	МЭ
Schikhobalotrema sparisomae (Manter, 1937)	*C. auratus*	IG	AB	C	МЭ
Arnola microcirrus (Vlasenko, 1931)	*Diplodus annularis*	G	AB	C	M
Bacciger bacciger (Rudolphi,1802)	*Atherina boyeri, A. hepsetus*	G	AB	C	МЭ
Podocotyle atherinae Nicoll, 1914	*A. boyeri*	G	AB	C	МЭ
Monorchis monorchis (Stossich, 1890)	*Spicara smaris, Diplodus annularis*	G	AB	C	M
Helicometra fasciata (Rudolphi, 1819)	*D. annulari, Sciaena umbra*	G	AB	C	M

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6
Lepocreadium floridanum Sogandares-Bernal et Hutton, 1959	*Trachurus mediterraneus*	G	AB	C	M
Prodistomum polonii (Molin, 1859)	*T. mediterraneus*	G	AB	C	M
Pronoprymna ventricosa (Rudolphi, 1819)	*Alosa immaculata*	G	AB	C	M
Aphanurus stossichii (Monticelli, 1891)	*A. immaculata*	G	AB	C	M
Pseudobacciger harengulae (Yamaguti, 1938)	*Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758)	G	AB	C	M
Stephanostomum cesticillus (Molin, 1858) mtc.	*E. encrasicolus*, *T. mediterraneus*	G	АЛ	C	M
S. bicoronatum (Stossich, 1883) mtc.	*Spicara smaris*	G	АЛ	C	M
Stephanoprora polycestus (Dietz, 1909) mtc.	*Atherina boyeri*	G	АЛ	C	П
Pygidiopsis genata Looss, 1907 mtc.	*A. boyeri*	G	АЛ	C	МЭ
Galactosomum nicolai (Isaichikov, 1927) mtc.	*Belone belone*	IS	АЛ	C	M
G. lacteum (Jägerskiöld, 1896) mtc.	*S. smaris*	G	АЛ	C	M
Ascocotyle sinoecum (Ciurea, 1933) mtc.	*Chelon auratus*	G	АЛ	C	МЭ
Тип Acanthocephala					
Neochinorhynchus personatus Tkach, Sarabeev et Shvetsova, 2014	*Mugil cephalus*	IG	AB	C	M

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6
Acanthogyrus adriaticus Amin, 2005	*Chelon auratus*	IG	AB	C	M
Telosentis exiguus (Linstow, 1901)	*Atherina boyeri, A. hepsetus, Belone belone, Trachurus mediterraneus*	G	AB	C	МЭ
Southwellina hispida (Van Cleave, 1925) larvae	*A. boyeri*	G	АЛ	C	П
Тип Nematoda					
Dichelyne (Cucullanellus) minutus (Rudolphi, 1819)	*A. boyeri*	G	AB	C	C
Hysterothylacium aduncum (Rudolphi, 1802)	*Squalus acanthias, Alosa immaculata, B. belone, Sciaena umbra, T. mediterraneus*	G	AB	C	M
H. aduncum larvae IV	*S. acanthias, Spicara smaris, A. immaculata, T. mediterraneus*				
H. aduncum larvae III	*S. acanthias, A. boyeri, A. hepsetus, A. immaculata, T. mediterraneus, B. belone, C. auratus, Diplodus annularis, Engraulis encrasicolus, S. smaris, Sprattus sprattus* Linnaeus, 1758, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), *Sarda sarda* (Bloch, 1793)				
Contracaecum rudolphii Hartwich, 1964 larvae	*A. boyeri, A. hepsetus, B. belone, T. mediterraneus, C. auratus, S. smaris, Mugil cephalus*	G	АЛ	C	ПЭ

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6
C. multipapillatum (Drasche, 1882) larvae	*Belone belone, Atherina boyeri, A. hepsetus, Chelon auratus*	G	АЛ	С	ПЭ
Cosmocephalus obvelatus (Creplin, 1825) larvae	*A. boyeri, C. auratus, Planiliza haematocheilus*	G	АЛ	С	ПЭ
Paracuaria adunca (Creplin, 1846) larvae	*A. boyeri, C. auratus, Planiliza haematocheilus, Mugil cephalus, B. belone*	G	АЛ	С	ПЭ
Eustrongylides excisus Jägerskiöld, 1909 larvae	*A. boyeri, Alosa immaculata*	G	АЛ	С	ПЭ
Philometra Costa, 1845 sp.	*C. auratus*	-	АВ	С	МЭ

* Характеристика видов: I – по специфичности; II – по окончательным хозяевам жизненных циклов (ЖЦ); III – по сложности ЖЦ; IV – по отношению к солености биотопа.

**Обозначения: SS – встречающиеся на одном виде хозяев, IS – на рыбах одного рода, IG – встречающиеся на видах из родственных родов одного семейства (клады), G – на неродственных видах, родах рыб; АВ – реализующие ЖЦ полностью через гидробионтов и АЛ – достигающие половой зрелости в наземных животных; П – паразит с прямым ЖЦ и С – сложным ЖЦ; М – морские стеногалинные виды; МЭ – морские эвригалинные; С – солоноватоводные виды; ПЭ – пресноводные эвригалинные виды; П – стеногалинные пресноводные виды.

Семейство катрановых (Squalidae de Blainville, 1816) представлено в Черном море 1 видом – *Squalus acanthias*[2]. По литературным данным гельминтофауна катрана в Черном море насчитывает 10 видов (Приложение 1 Таблица 2). Нами обследовано 5 экз. этой акулы (Приложение 1 Таблица 1) и найдено только 2 вида гельминтов (Таблица 2).

[2] Авторы всех найденных видов гельминтов и видов их хозяев – рыб приведены в Таблице 1

Таблица 2 – Встречаемость и численность гельминтов у *Squalus acanthias* в Черном море у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
Trilocularia sp.	пгт. Черноморское	15.12.11	20	4	0,8
Hysterothylacium aduncum			60	12,6±4 (6 – 20)	7,6±3,8

Катран является окончательным хозяином для обоих видов, однако особи *H. aduncum* были представлены как личинками III и IV стадий развития, так и половозрелыми нематодами, все нематоды обнаружены в пищеварительном тракте. Эта нематода является самым распространенным гельминтом в Черном море, она зарегистрирована примерно у 50 видов черноморских рыб (Гаевская, 2012), их разная роль в паразитарной системе этой нематоды подробно обсуждена (Гаевская и др., 2010). Нами он найден у 12 из 19 исследованных видов рыб, но только в пяти видах, в том числе и в катране, найдены половозрелые особи *H. aduncum* (Таблица 1).

Из специфичных паразитов акул (моногенея *Squalonchocotyle squali* MacCallum, 1931 и цестоды рода *Trilocularia* Olsson, 1867) нами найден только один – представитель рода *Trilocularia*, который относится к новому, еще не описанному виду (Полякова и др., 2017).

Семейство сельдевых (Clupeidae Cuvier, 1816) представлено в Черном и Азовском морях 8 видами. Из них нами исследовано 4 вида: черноморская сельдь *Alosa immaculata*, килька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840), сардина *Sardina pilchardus* и шпрот *Sprattus sprattus*.

У **черноморской сельди *Alosa immaculata*** в Черном и Азовском морях ранее был зарегистрирован 21 вид гельминтов (см. Приложения 1 Таблица 2). В результате настоящего исследования у 428 экз. сельди, выловленных у побережья Крыма (см. Приложения 1 Таблица 1), найдено только 5 видов (Таблица 3) (Попюк, 2011; Plaksina et al., 2021).

Таблица 3 – Встречаемость и численность гельминтов у *Alosa immaculata* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма[3]

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Mazocraes alosae	п. Набережное	22.02.10	19	3, 6,7	1,0 ±2,3
		18.05.10	74	4,3 ± 5,9 (1 – 28)	3,2 ± 5,4
		20.06.10	53	3,1 ± 1,9 (1 – 7)	1,6 ± 2,1
		05.07.10	47	27,2 ± 24,8 (1 – 73)	13 ± 21,7
		20.09.10	33	3,0 ± 1,0 (1 – 6)	1,0 ± 1,8
		15.11.10	39	5,0 ± 1,3 (1 – 25)	3,5 ± 0,9
		22.03.12	37	3,0 ± 1,9 (1 – 7)	1,1 ± 1,85
		01.05.12	71	3,9 ± 6,1 (1 – 22)	2,8± 5 ,4
		10.06.12	42	4,0 ± 4,5 (1 – 12)	1,7 ± 3,4
		15.07.12	50	29,7 ± 7,2 (2 – 102)	15 ± 25,7
		18.11.12	55	4,9 ± 1,3 (1 – 18)	2,6 ± 3,9
	Мыс Казантип	02.11.11	64	4,7 ± 3,7 (1 – 17)	3,0 ± 3,7
	Таганрогский залив	29.06.12	100	12 ± 3,6 (4 – 43)	12 ± 3,6
		19.05.16	100	19,3 ± 6,8 (6 – 78)	19,3 ± 6,8
	Низовье р. Дон	17.05.16	100	13,1 ± 2,4 (1 – 32)	13,1 ± 2,4
	Мыс Тарханкут	15.04.09	17	1, 3	0,3±0,9
	б. Карантинная	25.01.09	30	1	0,3±0,5
		02.03.09	57	1,75± 1 (1 – 4)	1,0±0,9
		07.06.09	25	3,12,5	1,7±3,6
		29.04.12	64	12±3,9 (2 – 44)	7,7±1,8
		09.12.12	7	1	0,1±0,3
Pronoprymna ventricosa	п. Набережное	22.02.10	11	117±104 (13 – 220)	13 ± 12,2
		18.05.10	45	30,4± 12 (6 – 76)	13,8 ± 7,1
		20.06.10	35	14,6 ± 4 (1 – 47)	5,03±1,9
		05.07.10	73	12,1±3,4 (1 – 36)	8,8 ± 2,8
		20.09.10	50	26,4±22 (3 – 115)	13,2±11,3
		18.11.10	50	92,6±56 (4 – 300)	46,3±30
		22.03.12	87	78,4±18 (5 – 200)	68±16,7
		01.05.12	71	32,4±12 (4 – 64)	23±10,4

[3] В таблицах 3 – 17 не показаны данные по пробам, в которых соответствующего гельминта не было найдено, все данные об исследованных пробах рыб приведены в Приложении 1.

Продолжение Таблицы 3

1	2	3	4	5	6
		10.06.12	36	7,8±2,5 (1 – 26)	2,8±1,15
		15.07.12	67	74,3±23 (3 – 268)	49,5±17,6
		18.11.12	56	63±15,4 (2 – 300)	35,2±10,1
	Мыс Казантип	15.07.11	17	4,6±1,45 (2 – 7)	0,7±0,5
		28.10.11	45	52±30 (16 – 170)	23,4±15
		02.11.11	64	212±30 (27 – 300)	136±34
Aphanurus stossichii	п. Набережное	20.06.10	7	3 ± 1 (2 – 4)	0,2 ± 0,15
		15.07.12	17	4,6±1,45 (2 – 7)	0,7±0,5
Hysterothylacium aduncum	п. Набережное	18.05.10	90	61±22 (22 – 229)	55,1±20,4
		20.06.10	72	14,2±2,9 (2 – 56)	10,3±2,4
		20.09.10	33	13,3±2,6 (8 – 16)	4,4±2,3
		15.11.10	20	22±20 (2 – 42)	4,4±4,2
		22.03.12	29	5,7±2,2 (1 – 10)	1,6±0,9
		1.05.12	100	58±13 (20 – 118)	58±13,4
		10.06.11	100	29,3±4 (2 – 84)	29,3±4
		15.07.12	6	16	0,8
		18.11.12	9	5±4 (1 – 13)	0,4±0,3
	Мыс Казантип	02.11.11	14	31±25,5 (5 – 56)	4,3±3,9
H. aduncum larvae	п. Набережное	22.02.10	20	1	0,2
		18.05.10	90	101±28 (11– 286)	90,6±27,3
		20.06.10	62	13,1±3,3 (1 – 50)	8,1±2,3
		05.07.10	33	1,4±0,2 (1 – 2)	0,5±0,2
		20.09.10	44	2,5±0,8 (1 – 4)	1,1±0,5
		15.11.10	10	48	4,8
		22.03.12	43	6,8±1 (4 – 11)	2,9±1
		01.05.12	93	62±16 (13 – 209)	57,3±15,6
		10.06.12	100	30,5±5 (6 – 118)	30,5±4,8
		15.07.12	44	1,2±0,25 (1 – 3)	0,5±0,2
		18.11.12	9	1,6±0,6 (1 – 3)	0,14±0,09
	б. Карантинная	02.03.09	35	9±2,5 (4 – 23)	3,2±1,3
		07.06.09	20	1	0,2
		12.05.10	67	13,5±6,6 (2 – 25)	9±5
		29.04.12	25	15,6±6,3 (7 – 28)	3,9±2,4
	Мыс Казантип	02.11.11	7	41	2,9
	п. Набережное	05.07.10	13	2	0,26±0,18

Продолжение Таблицы 3

1	2	3	4	5	6
Eustrongylides excisus larvae		15.07.12	22	3,2±1,3 (1 – 6)	0,7±0,4
		18.11.12	6	2±1 (1 – 3)	0,12±0,09

Личинки нематоды *E. excisus* зарегистрированы у *Alosa immaculata* впервые (Попюк, 2011). Обычными окончательными хозяевами этого паразита являются птицы, обитающие на пресноводных водоемах, а промежуточными хозяевами выступают пресноводные рыбы. Очевидно, сельдь заражается личинками этой нематоды, заходя в реки. Все остальные обнаруженные гельминты заканчивают свое развитие в рыбах.

Только один из найденных паразитов – *Masocraes alosae* специфичен для сельдевых рыб, но только на уровне семейства, т.е. относится к промежуточным генералистам. Остальные виды имеют широкий круг хозяев, относящихся к разным семействам и отрядам – истинные генералисты. Черноморская сельдь эвригалинная рыба, заходящая на нерест в реки, что отражает и состав найденных гельминтов, среди которых есть как типично морские виды, так и эвригалинные (Таблица 1).

Тюлька (килька) *Clupeonella cultriventris* в Азово-Черноморском регионе является хозяином 11 видов гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2), зарегистрированных, в основном, в Азовском море. Нами исследовано 88 экз. тюльки (см. Приложение 1 Таблица 1), выловленных в Керченском проливе, которые оказались свободными от паразитов.

Сардина *Sardina pilchardus* в Черном море исследована на наличие паразитов впервые. У 46 экз. сардины, обследованной нами у побережья Крыма, был обнаружен один вид гельминта – личинки нематоды *Hysterothylacium aduncum* III стадии развития (Popjuk, 2011). Показатели зараженности рыб хистеротиляциумом были довольно высокими (Таблица 4), что говорит о том, что это не случайный для данного хозяина паразит.

Таблица 4 – Встречаемость и численность гельминтов у *Sardina pilchardus* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминта	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
Hysterothylacium aduncum larvae III	п. Набережное	13.11.09	47	7,3±3,2 (1 – 26)	3,4±1,7
		30.05.11	94	9,2±1,6 (1 – 25)	8,6±1,6
	б. Карантинная	29.03.12	80	19,4±7,1 (3 – 94)	15,5±6

У **шпрота *Sprattus sprattus*** в Черном море зарегистрировано 6 видов гельминтов (Приложение 1 Таблица 2), из них только 2 вида, личинки дидимозоидных трематод – Nematobothrium sp. mtc. и нематода *Hysterothylacium aduncum* l., ранее встречались часто и имели высокую численность. Однако первый вид, многочисленный до 70 годов прошлого столетия, в последние десятилетия не регистрировался в этом регионе. По мнению А. В. Гаевской (2012) это связано с тем, что окончательные хозяева этого паразита – скумбриевые практически перестали заходить в Черное море из Средиземноморского бассейна.

У исследованных нами 356 экз. шпрота (Приложение 1 Таблица 1) найдены только личинки *H. aduncum*, численность которых у этой рыбы в Черном море по-прежнему высока (Таблица 5).

Таблица 5 – Встречаемость и численность гельминтов у *Sprattus sprattus* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Hysterothylacium aduncum larvae III	п. Набережное	10.05.09	90	7,9±1,3 (1 – 44)	7,1±1,2
	ЮБК	10.04.12	92	6,6±0,7 (1 – 44)	6,1±0,6
		02.05.12	90	9,8±1,8 (1 – 47)	8,9±1,7
		05.07.12	96	16,5±2,5 (3 – 73)	15,8±2,5
	г. Судак	07.07.13	80	5,5±0,7 (1 – 14)	4,4±0,6
		17.08.13	87	4,4±0,6 (1 – 19)	3,8±0,6

Продолжение Таблицы 5

1	2	3	4	5	6
	м. Тарханкут	20.04.12	100	7,5±0,8 (1 – 27)	7,5±0,8

Единственный представитель **семейства анчоусовых (Engraulidae Gill, 1861)** в Азово-Черноморском регионе – **хамса или европейский анчоус *Engraulis encrasicolus*** по литературным данным может быть хозяином 19 видов гельминтов (Приложение 1 Таблица 2).

В результате обследования 1611 экз. хамсы, выловленной в акватории Крыма (Приложение 1 Таблица 1), нами найдено только 3 вида (Таблица 6) (Попюк, 2011).

Таблица 6 – Встречаемость и численность гельминтов у *Engraulis encrasicolus* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Stephanostomum cesticillus mtc.	п. Набережное	03.11.09	53	1,8 ± 0,34 (1 – 6)	1 ± 0,24
		31.05.10	81	4,4 ± 0,9 (1 – 14)	3,5 ± 0,86
		29.06.10	62	2,8 ± 0,5 (1 – 6)	1,76 ± 0,5
		23.10.10	79	2,3 ± 0,34 (1 – 5)	1,8± 0,34
		23.12.10	35	1,3 ± 0,18 (1 – 2)	0,5 ± 0,15
		13.04.11	100	4,1 ± 0,5 (1 – 12)	4,1± 0,54
		01.05.11	33	1,5 ± 0,3 (1 – 2)	0,5 ± 0,23
		04.06.11	69	2,7 ± 0,89 (1 – 9)	1,9 ± 0,7
		03.07.11	80	2,75 ± 0,5 (1 – 6)	2,2±0,47
		04.08.11	50	2 ± 0,4 (1 – 3)	1 ± 0,4
		18.11.11	44	1,9 ± 0,4 (1 – 5)	0,84 ± 0,3
		20.04.12	77	3,5 ± 0,4 (1 – 8)	2,7 ± 0,42
		30.10.11	20	2,2 ± 0,27 (1 – 4)	0,43±0,12
		15.11.11	2	4,6 ± 3,6 (1 – 12)	0,11±0,09
		16.12.11	7	1,5 ± 0,3 (1 – 2)	0,1 ± 0,05
		11.04.13	13	1,75 ± 0,4 (1 – 4)	0,23±0,09
	б. Карантинная	18.02.12	12	1,9 ± 0,3 (1 – 4)	0,2 ± 0,07

Продолжение Таблицы 6

1	2	3	4	5	6
		10.03.12	11	1,6 ± 0,3 (1 – 4)	0,2 ± 0,06
	м. Тарханкут	26.11.11	1	1	0,006
		25.12.11	17	1,4 ± 0,13 (1 – 2)	0,23±0,06
		14.01.12	6	1,6 ± 0,3 (1 – 4)	0,1 ± 0,03
		30.01.12	3	1,5 ± 0,5 (1 – 2)	0,05±0,03
Pseudobacciger harengulae	п. Набережное	13.04.11	6	1	0,06±0,04
		20.04.12	10	1,3±0,3 (1 – 2)	0,13±0,08
Hysterothylacium aduncum larvae III	п. Набережное	31.05.10	56	6,1±2,4 (1 – 24)	3,4±1,5
		29.06.10	85	18±4,4 (2 – 40)	15,3±4,2
		23.12.10	60	2,2±0,2 (1 – 3)	1,3±0,3
		13.04.11	61	2,6±0,8 (1 – 17)	1,6±0,5
		01.05.11	100	47±11 (16 – 153)	47,2±11,1
		04.06.11	69	6,3±1,9 (2 – 21)	4,4±1,6
		03.07.11	20	7±4,6 (1 – 16)	1,4±1,1
		20.04.12	37	10,3±4,7 (1 – 54)	3,7±1,9
		15.11.11	35	16,2±5 (1 – 200)	5,7±1,9
		16.12.11	10	12,2±7 (1 – 46)	1,2±0,8
		17.02.13	20	1,8±0,4 (1 – 3)	0,4±0,15
		20.03.13	12	2±0,6 (1 – 5)	0,23±0,1
		11.04.13	18	2,2±0,8 (1 – 10)	0,4±0,18
	б. Карантинная	18.02.12	24	5,1±1,7 (1 – 57)	1,2±0,4
		10.03.12	26	1,5±0,2 (1 – 4)	0,4±0,08
	м. Тарханкут	26.11.11	41	7,4±1,9 (1 – 127)	3,1±0,8
		25.12.11	18	10,7±4,2 (1 – 46)	1,9±0,9
		14.01.12	22	7,9±2,8 (1 – 65)	1,7±0,7
		30.01.12	27	3,2±0,7 (1 – 18)	0,8±0,2
	КаПриЗ	13.10.10	8	3,5±0,5 (3 – 11)	0,26±0,2

Все найденные виды имеют широкий круг хозяев-рыб из разных таксонов и приурочены к полносоленым морским биоценозам (Таблица 1). Трематода *S. cesticillum* заканчивает свое развитие в птицах.

Несмотря на большой объем исследованного материала, не был найден обычный для хамсы в 70 годах прошлого века паразит – моногенея

Taurimazocraes markewitschii (Nicolaeva & Pogoreltzeva, 1965) Mamaev, 1982 (Николаева, Погорельцева, 1965), которая была описана от этого хозяина и из этого района. Это паразит с прямым жизненным циклом, а хамса одна из наиболее многочисленных рыб в Черном море, поэтому причины, как минимум, резкого снижения ее зараженности этой моногенеей в последние десятилетия не ясны.

Семейство саргановых (Belonidae Bonaparte, 1835) представлено в Черном море единственным видом *Belone belone*, у которого в этих морях зарегистрировано 15 видов гельминтов (Приложение 1 Таблица 2).

Нами исследовано 284 экз. саргана (Приложение 1 Таблица 1) и найдено 9 видов паразитов (Таблица 7).

Таблица 7 – Встречаемость и численность гельминтов у *Belone belone* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Axine belones	п. Набережное	24.05.10	43	2,6 ± 0,9 (1 – 10)	1,14 ± 0,5
		18.06.10	40	3 ± 0,7 (1 – 3)	1,2 ± 0,7
		30.07.10	44	9,2 ± 2,5 (1 – 32)	4,05 ± 1,3
		18.09.10	41	2,6 ± 0,8 (1 – 16)	1,06 ± 0,4
		19.03.11	30	2 ± 0,5 (1 – 3)	0,6 ± 0,3
		13.05.11	73	2,3 ± 0,4 (1 – 7)	1,7 ± 0,34
		29.07.11	27	5 ± 1,5 (3 – 8)	1,36 ± 0,8
		05.08.11	33	2,3 ± 0,2 (2 – 3)	0,77 ± 0,3
		17.12.11	50	2,5 ± 0,4 (1 – 4)	1,3 ± 0,4
		14-20.04.12	45	2,1 ± 0,4 (1 – 5)	0,96 ± 0,3
	б. Карантинная	15.12.11	50	3,8 ± 0,8 (1 – 7)	1,9 ± 0,7
Galactosomum nicolai mtc.	п. Набережное	20.04.12	39	71 ± 13,3 (32–200)	27,3 ± 8
Scolex pleuronectis	п. Набережное	30.07.10	3	2	0,06
		29.07.11	9	1	0,09

Продолжение Таблицы 7

1	2	3	4	5	6
Telosentis exiguus	п. Набережное	24.05.10	48	11,4±2,2 (2 – 22)	5,4±1,6
		18.06.10	100	4,4±1,7 (1 – 9)	4,4±1,7
		30.07.10	35	11,2±4,6 (1 – 50)	3,9±1,8
		18.09.10	2	1	0,02
		09.12.10	14	2	0,28
		13.05.11	43	6,5±1,2 (2 – 19)	2,8±0,8
		29.07.11	82	2,3±0,4 (1 – 4)	1,9±0,4
		02.11.11	60	2,6±1,6 (1 – 6)	1,6±1,1
		17.12.11	7	1	0,06
		20.04.12	55	3,9±0,9 (1 – 17)	2,2±0,6
	б. Карантинная	19.12.10	18	2	0,35±0,2
		15.12.11	7	1	0,07
Hysterothylacium aduncum	п. Набережное	24.05.10	14	4,3±1,6 (1 – 6)	0,6±0,4
		09.12.10	14	1	0,14
		19.03.11	30	2±0,6 (1 – 3)	0,6±0,3
		13.05.11	30	2,8±1,2 (1 – 12)	0,8±0,4
		20.04.12	3	2	0,06
	б. Карантинная	19.12.10	12	1	0,11±0,08
H. aduncum larvae	п. Набережное	13.11.09	22	1	0,2±0,14
		24.05.10	43	11,7±3,1 (1 – 26)	5±1,8
		18.06.10	20	2	0,4
		30.07.10	12	2±0,4 (1 – 3)	0,23±0,11
		09.12.10	43	1,6±0,6 (1 – 3)	0,7±0,4
		19.03.11	80	6,1±1,5 (2 – 12)	4,9±1,4
		13.05.11	93	7,2±1,7 (1 – 47)	6,7±1,6
		17.12.11	14	1	0,14±0,09
		20.04.12	48	3,3±0,8 (1 – 14)	1,6±0,5
	б. Карантинная	19.12.10	65	2,1±0,2 (1 – 3)	1,3±0,3
		15.12.11	13	1	0,13±0,09
Contracaecum rudolphii larvae	п. Набережное	13.11.09	11	1	0,11
		24.05.10	15	2	0,3±0,15
		18.06.10	20	1	0,2
		30.07.10	15	1,4±0,4 (1 – 3)	0,2±0,1
		18.09.10	2	2	0,04

Продолжение Таблицы 7

1	2	3	4	5	6
		09.12.10	29	1	0,28±0,18
		19.03.11	10	2	0,2
		13.05.11	7	1	0,06±0,04
		29.07.11	45	1,8±0,6 (1 – 4)	0,8±0,4
		17.12.11	21	2±0,6 (1 – 3)	0,4±0,2
	б. Карантинная	20.04.12	0	0	0
		19.12.10	12	1	0,14±0,09
		15.12.11	14	1,5±0,5 (1 – 2)	0,2±0,15
Contracaecum multipapillatum larvae	п. Набережное	18.06.10	40	1,5±0,5 (1 – 2)	0,6±0,4
Cosmocephalus obvelatus larvae	п. Набережное	30.07.10	9	2,5±0,5 (2 – 3)	0,15±0,1
		29.07.11	18	1,5±0,5 (1 – 2)	0,3±0,2
Paracuaria adunca larvae	п. Набережное	30.07.10	12	1,7±0,5 (1 – 3)	0,2±0,1
		29.07.11	27	2±0,6 (1 – 3)	0,5±0,3

Моногенея *Axine belones* и личинки трематоды *Galactosomum nicolai* паразитируют только на рыбах рода *Belone* Cuvier, 1816 (Таблица 1). Если строгая специфичность у моногеней встречается довольно часто, то метацеркарии трематод обычно используют широкий круг хозяев (Галактионов, 2016), поэтому строгая приуроченность *G. nicolai* mtc. только к сарганам довольно необычна. Тем более что окончательным хозяином является серебристая чайка *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763, широко распространенная по берегам морей Голарктики. Такая встречаемость может быть связана с использованием в жизненном цикле этих трематод какого-то гидробионта – очень специфичного пищевого объекта сарганов.

С другой стороны, сарганы являются пищевыми объектами многих околоводных птиц, поэтому половина его паразитов аллогенные виды. Среди последних выделяется группа пресноводных по происхождению нематод родов *Contracaecum* Railliet & Henry, 1912 и *Paracuaria* Krishna Rao, 1951, заражение

которыми типичного морского обитателя саргана может происходить в эстуарных зонах Черного моря.

Семейство кефалевых (Mugilidae Jarocki, 1822) в Азово-Черноморском регионе представлено 6 видами, 5 из которых аборигенные виды: лобан *Mugil cephalus*, сингиль *Chelon auratus*, остронос *C. saliens*, кефаль-головач *C. ramada* и кефаль-губан *C. labrosus*, и 1 интродуцент – пелингас *Planiliza haematocheilus.* Однако у побережья Крыма массово встречаются только 4 вида: лобан, сингиль, остронос и пиленгас.

У **сингиля *Chelon auratus*** в Азово-Черноморском регионе зарегистрировано 37 видов гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2).

У обследованных нами 404 экз. сингиля (см. Приложение 1 Таблица 1) обнаружено 18 видов (Таблица 8).

Таблица 8 – Встречаемость и численность гельминтов у *Chelon auratus* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Ligophorus vanbenedeni	п. Набережное	06.09.10	73	32±6,4 (10 – 63)	23 ± 6,4
		21.05.10	57	109,7±94 (5 – 394)	62 ± 55,3
		5.06.10	57	28 ± 15 (5 – 73)	16 ± 9
		25.07.10	68	22 ± 8,3 (2 – 90)	15 ± 6
		18.08.10	89	14 ± 4,3 (4 – 80)	13 ± 3,9
		10.10.10	88	58,6±8,3 (15 – 122)	51,7±8,7
		17.08.11	67	11 ± 3,2 (1 – 49)	7,3 ± 2,4
		20.11.11	18	3 ± 1,1 (1 – 6)	0,5 ± 0,3
		01.03.12	71	44 ± 36(3 – 190)	31,5 ± 26
		27.04.12	43	14 ± 4,5 (1 – 35)	5,8 ± 2,4
		19.11.10	60	10,6 ± 4(4 – 34)	7,4 ±3,2
		10.12.10	50	6,3 ± 4,3 (2 – 15)	3,2 ± 2,4
	устье р. Черная	05.10.11	4	1	0,04±0,02
		23.04.12	6	7	0,4

Продолжение Таблицы 8

1	2	3	4	5	6
	б. Карантинная	23.01.03	100	18 ± 5,5 (2 – 69)	18,4 ± 5,5
		04.02.02	93	51 ± 10 (4 – 115)	47,5 ± 10
		01.03.03	100	27,4 ± 6 (4 – 62)	27,4 ± 6,2
		10.04.03	88	28,3 ± 8 (1 – 107)	25 ± 7,1
		08.07.03	71	3,4 ± 1 (1 – 7)	2,4 ± 0,94
		13.09.01	100	57,3±9,5 (11–143)	57,3±9,5
		02.10.03	100	56 ± 9,2 (1 – 92)	56 ± 9,2
		22.11.02	100	47 ± 13 (5 – 108)	47 ± 13
	Каркинитский залив	05.12.02	100	35 ± 11 (2 – 170)	35 ± 11
		11.09.14	46	14 ± 3,1 (2 – 50)	6 ± 1,8
L. szidati	п. Набережное	06.09.10	73	18 ± 5,8 (2 – 44)	13 ± 4,8
		21.05.10	43	8,6 ± 3,7 (4 – 16)	3,7 ±2,2
		5.06.10	43	10 ± 5,5 (4 – 21)	4,3 ± 2,9
		25.07.10	32	22 ±14 (3 – 90)	7 ± 4,7
		18.08.10	53	8,7 ± 3,4 (2 – 38)	4,5 ± 2
		10.10.10	71	26±11,4 (2 – 148)	18,2 ± 8,5
		17.08.11	43	9 ± 3 (1 – 28)	3,8 ± 1,5
		20.11.11	14	3 ± 1,5 (1 – 6)	0,41 ± 0,3
		01.03.12	71	8,8 ± 4 (2 – 23)	6,2 ± 3,2
		27.04.12	48	17 ± 10 (1 – 107)	8,2 ± 5,1
		19.11.10	40	3,5 ± 1 (1 – 6)	1,4 ± 0,7
		10.12.10	50	11 ± 4,2 (6 – 19)	5,3 ± 3
	устье р. Черная	05.10.11	4	2,5 ± 0,5 (2 – 3)	0,1 ± 0,06
		23.04.12	6	13	0,8
	б. Карантинная	23.01.03	82	11 ± 3,8 (1 – 49)	9 ± 3,2
		04.02.02	93	49 ± 12 (3 – 129)	45 ± 11,6
		01.03.03	78	51 ± 29 (1 – 219)	40 ± 23,6
		10.04.03	94	45 ± 14 (2 – 175)	42,4 ± 14
		08.07.03	71	6,2 ± 3,3 (1 – 19)	4,4 ± 2,5
		13.09.01	100	59,5 ± 7 (2 – 96)	59,5 ± 7
		02.10.03	100	137±37 (3 – 323)	137 ± 37
		22.11.02	89	26,3 ± 10 (1 – 94)	23,4 ± 9,5
		05.12.02	83	8,06 ± 3 (1 – 37)	6,7 ± 2,5
	Каркинитский з-в	11.09.14	46	14 ± 3,3 (1 – 50)	6,3 ± 1,3

Продолжение Таблицы 8

1	2	3	4	5	6
L. acuminatus	п. Набережное	01.03.12	29	6,5 ± 2,5 (4 – 9)	1,85 ± 1,3
Solostamenides mugilis	п. Набережное	06.09.10	18	1	0,2 ± 0,12
		5.06.10	14	1	0,14 0,07
		25.07.12	21	1,75 ± 0,2 (1 – 2)	0,36 ±0,2
		10.10.10	35	2 ± 0,4 (1 – 3)	0,76 ± 0,3
		17.08.11	14	1	0,14±0,07
		20.11.11	18	1,5 ± 0,5 (1 – 3)	0,3 ± 0,15
		01.03.12	29	1,5 ± 0,5 (1 – 2)	0,42 ± 0,3
		27.04.12	14	2,6 ± 1,2 (1 – 5)	0,4 ± 0,2
		19.11.10	10	1	0,1
	устье р. Черная	28.05.13	29	3,2 ± 1,9 (1 – 9)	0,9±0,6
	Каркинитский з-в	11.09.14	11	1,7 ± 0,5 (1 – 3)	0,2 ± 0,1
Ascocotyle sinoecum mtc.	п. Набережное	21.05.10	14	14	2
		01.03.12	43	1,3 ± 0,3 (1 – 2)	0,6 ± 0,3
	п. Набережное	27.04.12	14	5,6 ± 1,2 (4 – 8)	0,8 ± 0,5
	устье р. Черная	20.07.11	79	27 ± 11 (3 – 107)	21 ± 9,2
		05.10.11	33	7,5 ± 3,8 (1 – 75)	2,5 ± 1,3
		28.05.13	21	7,3 ± 5,3 (1 – 18)	1,6 ± 1,3
	Каркинитский з-в	11.09.14	9	11 ± 2,8(5 – 14)	0,9 ± 0,5
Saccocoelium tensum	п. Набережное	06.09.10	9	20	1,8
		21.05.10	43	34,6±16 (6 – 62)	15±9,2
		5.06.10	25	38±20 (18 – 58)	9,5±7,3
		25.07.12	16	12,3±8,8 (3 – 30)	1,9±1,6
		18.08.10	11	21±3 (18 – 24)	2,2±1,5
		10.10.10	65	33,7±8,3 (2 – 86)	22±6,6
		17.08.11	19	6,7±1,6 (2 – 9)	1,3±0,6
		20.11.11	82	14,6±2,7 (2 – 33)	12±2,5
		01.03.12	100	27,4±7,5 (6 – 64)	27,4±7,5
		27.04.12	76	23,3±5,7 (4 – 78)	17,6±4,8
		19.11.10	82	14,6±2,7 (2 – 33)	12±2,5
		10.12.10	50	39±21,7 (6 – 80)	19,5±13
	устье р. Черная	05.10.11	33	5,9±3,2 (1 – 64)	1,9±1,12
		23.04.12	63	9,7±4 (2 – 45)	6±2,8
		28.05.13	7	16	1,14
		18.09.13	7	3	0,2

Продолжение Таблицы 8

1	2	3	4	5	6
	Каркинитский з-в	11.09.14	54	17,5±2,8 (2 – 45)	9,5±2
S. obesum	п. Набережное	06.09.10	9	9	0,8
		21.05.10	43	11±4,9 (3 – 20)	4,7±2,9
		5.06.10	38	10,3±6,4 (2 – 23)	3,8±2,8
		25.07.12	5	15	0,8
		18.08.10	11	9±6 (3 – 15)	0,9±0,8
		10.10.10	53	16,3±3,3 (2 – 30)	8,6±2,6
		17.08.11	10	2,5±0,5 (2 – 3)	0,2±0,16
		20.11.11	73	7±1,4 (2 – 22)	5,1±1,2
		01.03.12	100	8,3±2,4 (2 – 21)	8,3±2,4
		27.04.12	62	9,8±2,4 (2 – 28)	6,1±1,8
		19.11.10	73	7±1,4 (2 – 22)	5,1±1,2
		10.12.10	33	18±6,5 (11 – 24)	5,8±4,1
	устье р. Черная	05.10.11	16	5,5±3,8 (1 – 36)	0,9±0,6
		23.04.12	44	4,3±1,4 (1 – 12)	1,8±0,8
		28.05.13	7	4	0,3
		18.09.13	13	2±1 (1 – 3)	0,3±0,2
	Каркинитский з-в	11.09.14	26	5,5±1,2 (2 – 12)	1,4±0,5
Dicrogaster contracta	п. Набережное	06.09.10	9	13	1,2
		21.05.10	43	6,3±2,4 (3 – 11)	2,7±1,5
		5.06.10	13	9	1,12
		25.07.12	16	11,3±2,2 (7 – 14)	1,8±1
		18.08.10	16	12±4,7 (6 – 21)	1,8±1,2
		10.10.10	53	11±2,1 (3 – 20)	5,8±1,7
		17.08.11	5	1	0,05
		20.11.11	59	6,9±1,1 (2 – 17)	4±0,9
		01.03.12	100	6±0,6 (4 – 9)	6±0,6
		27.04.12	81	11,5±3,1 (2 – 57)	9,3±2,7
		19.11.10	59	6,9±1,1 (2 – 17)	4,1±0,9
		10.12.10	67	14,7±4 (7 – 26)	9,8±4
	Каркинитский з-в	11.09.14	34	14,8±2,5 (3 – 29)	5,1±2,5
Dicrogaster perpusilla	п. Набережное	21.05.10	14	1	0,14
		10.10.10	6	1	0,06
		17.08.11	5	1	0,05
		20.11.11	9	2,5±1,5 (1 – 4)	0,22±0,18

Продолжение Таблицы 8

1	2	3	4	5	6
		01.03.12	29	1	0,28±0,18
		27.04.12	19	4,25±1,4 (1 – 7)	0,8±0,4
		19.11.10	9	2,5±1,5 (1 – 4)	0,2±0,18
Haplosplanch-nus pachysoma	п. Набережное	06.09.10	18	4,5±2,5 (2 – 7)	0,8±0,6
		21.05.10	29	4,5±0,5 (4 – 5)	1,3±0,8
		5.06.10	38	5,6±1,4 (3 – 8)	2±1,1
		25.07.12	21	7,7±2,2 (3 – 12)	1,6±0,8
		10.10.10	59	15,1±5,1 (2 – 46)	9±3,5
		17.08.11	14	3±0,6 (2 – 4)	0,4±0,2
		20.11.11	59	9,2±4,3 (2 – 46)	5,4±2,7
		01.03.12	57	4,7±1,6 (1 – 8)	2,7±1,3
		27.04.12	38	7,25±2,2 (2 – 20)	2,7±1,11
		19.11.10	59	9,2±4,3 (2 – 46)	5,4±2,7
		10.12.10	17	34	5,6
	устье р. Черная	23.04.12	31	13,2±12 (1 – 61)	4,1±3,7
		28.05.13	7	3	0,21
		18.09.13	6	3	0,2
Schikhobalotre-ma sparisoma	п. Набережное	06.09.10	9	1	0,09
		21.05.10	14	6	0,85
		5.06.10	25	4±2 (2 – 6)	1±0,7
		25.07.12	16	3,6±1,6 (2 – 7)	0,6±0,4
		10.10.10	35	5,3±1,6 (2 – 12)	1,8±0,8
		17.08.11	5	4	0,19
		20.11.11	5	15	0,68
		01.03.12	57	2,25±0,25 (2 – 3)	1,3±0,47
		27.04.12	29	10±3,2 (5 – 26)	2,8±1,3
		19.11.10	5	15	0,68
		10.12.10	17	8	1,3
	Каркинитский з-в	11.09.14	6	5,5±2,5 (3 – 8)	0,3±0,2
Acanthogyrus adriaticus	п. Набережное	5.06.10	25	1,5±0,5 (1 – 2)	0,4±0,2
		10.10.10	6	1	0,05
		17.08.11	5	1	0,04
		27.04.12	14	7,3±0,6 (6 – 8)	1,04±0,5
		19.11.10	40	1,75±0,4 (1 – 3)	0,7±0,3
		10.12.10	50	5±4 (1 – 13)	2,5±2,1

Продолжение Таблицы 8

1	2	3	4	5	6
	устье р. Черная	23.04.12	6	4	0,25
		28.05.13	7	1	0,07
Hysterothylacium aduncum larvae	п. Набережное	27.04.12	10	1,5±0,5 (1 – 2)	0,14±0,1
	устье р. Черная	23.04.12	6	1	0,06
Contracaecum rudolphii larvae	устье р. Черная	23.04.12	13	1	0,13±0,08
		28.05.13	14	1,5±0,5 (1 – 2)	0,14
Contracaecum multipapillatum larvae	п. Набережное	06.09.10	9	1	0,09
		5.06.10	14	1	0,14
		25.07.12	5	1	0,05
		10.10.10	6	3	0,17
		17.08.11	5	1	0,05
		27.04.12	19	1	0,19±0,08
		19.11.10	10	1	0,1
	Каркинитский з-в	11.09.14	6	1,5±0,5 (1 – 2)	0,08±0,06
Cosmocephalus obvelatus larvae	п. Набережное	17.08.11	14	1,3±0,3 (1 – 2)	0,2±0,1
	КаПриЗ	11.06.12	25	2	0,5
Paracuaria adunca larvae	п. Набережное	10.10.10	12	2	0,23±0,16
Philometra sp.	п. Набережное	5.06.10	14	4	0,57
		27.04.12	14	2,6±1,2 (1 – 5)	0,4±0,2

Следует отметить, что у сингиля в Черном море ранее отмечались личинки *Contracaecum rudolphii* и *C. micropapillatum* (Пронькина, Белофастова, 2005а). Позднее на основе молекулярно-генетических данных у *Chelon auratus* были идентифицированы личинки *C. multipapillatum* (Pronkina, Spiridonov, 2018), а находки *C. micropapillatum* в Черном море подвергаются сомнению (личное сообщение Пронькиной Н.В.). Мы нашли у сингиля и нескольких других рыб личинок *Contracaecum* двух морфотипов, которые были определены как *C. rudolphii* и *C. multipapillatum* (Таблица 1) в соответсвии с последними работами (Pronkina, Spiridonov, 2018; 2020).

У кефалевых в Черном море отмечалась также нематода *Philometra tauridica* Ivashkin, Naidenova, Kovaleva et Khromova, 1971 (см. Приложение 1 Таблица 2), которая регистрировалась и у других видов рыб (Гаевская, 2012). Всего от черноморских рыб сообщалось 7 видов этого рода (ibid.). Учитывая, что в последние годы описываются новые виды *Philometra* Costa, 1845, специфичные к своим хозяевам, например – *P. spicarae* Moravec, Gaglio, Giannetto et Marino, 2010 (Moravec et al., 2010), видовая принадлежность филометр от черноморских кефалей требует уточнения.

По мнению ряда авторов (Панков, 2011; Kritsky, Öktener, 2015) моногенея *Solostamenides mugilis*, отмечаемая у всех кефалевых в Средиземноморском и Понто-Каспийском бассейнах, может быть сборным видом, поэтому некоторые исследователи обозначают представителей этого рода, регистрируемых на не типовых видах рыб (типовой хозяин этого вида – *Mugil cephalus*) как *Solostamenides* sp. До установления видового статуса мы идентифицируем солостаменидесов со всех черноморских кефалей, кроме лобана (типового хозяина), как *Solostamenides mugilis* sensu lato.

Для большинства гельминтов, найденных у сингиля, окончательными хозяевами являются рыбы и только 1 вид трематод (*A. sinoecum*) заканчивает свое развитие в птицах и млекопитающих, и 4 вида нематод (*Contracaecum* spp., *Cosmocephalus obvelatus* и *P. adunca*) – в птицах (Таблица 1).

Из трех видов р. *Ligophorus*, найденных нами у сингиля (Lyakh et al., 2017; Дмитриева и др., 2016), только *L. acuminatus* может считаться видом – специалистом, т.к. он зарегистрирован только на кефалях рода *Chelon*. Два других вида *Ligophorus, S. mugilis* sensu lato, все найденные половозрелые трематоды и скребень – промежуточные генералисты, встречаются на представителях разных родов кефалевых рыб, а метацеркарии *Ascocotyle sinoecum* и личинки нематод – генералисты, паразитируют у широкого круга хозяев из разных родов и семейств рыб (Таблица 1). Несмотря на то, что к специфичным паразитам в строгом смысле (специалистам) можно отнести только 1 вид, 11 из 18 видов гельминтов сингиля встречаются исключительно у представителей сем. Mugilidae.

Как и черноморская сельдь кефали – эвригалинные рыбы, заходящие в опресненные участки морей и в реки, поэтому и среди их паразитов большинство составляют эвригалинные виды (Таблица 1). Так, из 18 обнаруженных видов 12 были морские эвригалинные виды и только 2 – полигалинные, типично морские виды.

Остронос *Chelon saliens* в Азово-Черноморском бассейне является хозяином 26 видов гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2).

Нами исследовано 50 экз. остроноса (см. Приложение 1 Таблица 1) и у них найдено 6 видов (Таблица 9).

Таблица 9 – Встречаемость и численность гельминтов у *Chelon salien* в разных районах Черного моря у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Ligophorus szidati	б. Карантинная	08.02.04	1 из 2*	1	-
		07.12.04	67	3,5 ± 0,45 (1 – 6)	2,3 ± 0,5
		05.01.06	67	20	13,3 ± 4,2
		20.11.09	100	12 ± 5,7 (2 – 22)	12 ± 5,7
L. acuminatus	б. Карантинная	08.02.04	1 из 2	101	-
		07.12.04	100	77 ± 15 (1 – 204)	77 ± 15
		05.01.06	100	144 ± 61,5 (34–338)	144± 61,5
		20.11.09	100	31 ± 7,7 (17 – 44)	31 ± 7,7
Ascocotyle sinoecum mtc.	устье р. Черная	19.09.12	75	9,7 ± 3,1 (1 – 39)	7,3 ± 2,5
Saccocoelium tensum	устье р. Черная	19.09.12	20	5,2±2,3 (2 – 12)	1,05±0,6
Haplosplanchnus pachysoma	устье р. Черная	19.09.12	15	1	0,15 ± 0,08
Lecithobotrys putrescens	устье р. Черная	19.09.12	9	5±1 (4 – 6)	0,45 ± 0,32

* Здесь и далее, если в пробе меньше 10 рыб, экстенсивность инвазии указывается как количество зараженных рыб из общего их числа в пробе

Впервые у остроноса в Черном море зарегистрированы трематоды *Lecithobotrys putrescens* (Попюк, Пронькина, 2011), найденные также у сингиля и лобана у побережья Болгарии (Панков, 2011) и у последнего хозяина у побережья Крыма (Sarabeev, 2015).

Четыре из 5 найденных у остроноса видов гельминтов автогенные эвригалинные морские виды, встречающиеся только у кефалевых рыб, и последние являются для них единственными или окончательными хозяевами, за исключением трематоды *A. sinoecum* (Таблица 1).

У **лобана *Mugil cephalus*** в Черном и Азовском морях зарегистрировано 33 вида гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2). У исследованных 71 экз. лобана (см. Приложение 1 Таблица 1) обнаружено 12 видов паразитов (Таблица 10).

Таблица 10 – Встречаемость и численность гельминтов у *Mugil cephalus* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Ligophorus cephali	п. Набережное	28.05.10	75	3,6 ± 2,2 (1 – 8)	2,75 ± 1,7
		04.12.10	80	12 ± 2,3 (6 – 17)	9,4 ± 2,9
		08.06.11	100	52 ± 17,2 (3 – 85)	52 ± 17,2
		31.07.11	100	90 ± 33 (3 – 307)	90 ± 33
		25.11.11	70	13,2 ± 4 (1 – 33)	9,3 ± 3,5
	б. Карантинная	18.06.02	100	114 ± 112 (2 – 449)	114 ± 112
		28.02.03	60	21 ± 5,4 (11 – 30)	12,4 ± 5,8
		21.03.03	100	338±256 (12–1091)	338 ±256
		12.01.06	83	149 ± 95,2 (1 – 472)	124 ± 82
		04.12.03	100	56 ± 29 (7 – 147)	56 ± 29
		25.11.10	40	40 ± 20 (20 – 60)	16 ± 11,6
	КаПРИЗ	11.06.12	1 из1	49	-
L. mediterraneus	п. Набережное	28.05.10	50	3 ± 1 (2 – 4)	1,5 ± 0,95
		04.12.10	60	5,6 ± 1,2 (4 – 8)	3,4 ± 1,5
		08.06.11	100	19,5 ± 6 (3 – 27)	19,5 ± 6
		31.07.11	100	31,2 ± 9 (3 – 108)	31,2 ± 9

Продолжение Таблица 10

1	2	3	4	5	6
		25.11.11	70	8,8 ± 4 (2 – 31)	6,2 ± 3
	б. Карантинная	18.06.02	75	24 ± 22,5 (1 – 69)	18 ±17
		28.02.03	60	11 ± 4,9 (3 – 20)	6,4 ± 3,7
		21.03.03	75	27,3 ± 13 (4 – 47)	21 ± 11,2
		04.12.03	100	22 ± 9,2 (6 – 49)	22 ± 9,2
		12.01.06	50	53 ± 26,6 (2 – 92)	27 ± 17
		25.11.10	20	10 ± 4 (6 – 14)	4,1 ± 2,7
Solostamenides mugilis	п. Набережное	28.05.10	25	9	2,25
		31.07.11	8	3	0,25
		25.11.11	20	7 ± 4 (3 – 11)	1,4 ± 1
Polyclithrum ponticum	п. Набережное	28.05.10	29	4±1 (3 – 5)	1,14±0,7
	КаПРИЗ	11.06.12	1 из 1	30	-
Gyrodactylus mugili	КаПРИЗ	11.06.12	1 из 1	7	-
Saccocoelium tensum	п. Набережное	28.05.10	75	35±17,2 (16 – 70)	26,7±15,1
		04.12.10	60	31,6±12 (8 – 46)	19±10,1
		08.06.11	50	5,5±1,5 (4 – 7)	2,75±1,7
		31.07.11	25	5±1,15 (3 – 7)	1±0,53
		25.11.11	40	30±14 (6 – 68)	12±7,1
	КаПРИЗ	11.06.12	1 из 1	1	-
S. obesum	п. Набережное	28.05.10	50	16±10 (6 – 26)	8±6,2
		04.12.10	40	20,5±3 (18 – 23)	8,2±5,1
		31.07.11	8	2	0,16
		25.11.11	40	10,3±5 (2 – 24)	4,1±2,5
Saccocoelium sp.	п. Набережное	28.05.10	75	81±33 (41 – 147)	60,5±31
		04.12.10	80	92±48 (28 – 235)	73,6±41,6
		08.06.11	50	16±2 (4 – 18)	8±4,7
		31.07.11	42	14±6,6 (1 – 31)	5,8±3,3
		25.11.11	70	72,4±31 (7 – 214)	50,7±23,7
	КаПриЗ	11.06.12	1 из 1	14	-
Haplosplanchnus pachysoma	п. Набережное	28.05.10	75	93±25 (54 – 141)	70±29,5
		04.12.10	60	66±26 (14 – 94)	39,6±21,5
		08.06.11	50	20±15 (5 – 35)	10±8,4
		31.07.11	42	10,8±2,3 (2 – 16)	4,5±1,8

Продолжение Таблица 10

1	2	3	4	5	6
		25.11.11	90	44±15,6 (2 – 144)	39,5±14,6
	КаПриЗ	11.06.12	1 из 1	5	-
Neoechinorhynchus personatus	п. Набережное	04.12.10	60	11,6±9,6 (1 – 31)	7±6,02
		08.06.11	75	23±6,7 (13 – 36)	17,5±7,5
		31.07.11	42	14±7,3 (1 – 36)	5,8±3,5
		25.11.11	70	14±7,8 (1 – 56)	9,8±5,7
Contracaecum rudolphii larvae	п. Набережное	04.12.10	40	2,5±0,5 (2 – 3)	1±0,6
		31.07.11	17	1	0,2±0,1
Paracuaria adunca larvae	п. Набережное	08.06.11	25	1	0,25
		31.07.11	8	2	0,16

Моногенея *G. mugili* описана от пиленгаса из Японского моря (Жуков, 1970), но зарегистрирована в Азовском море (Мирошниченко, Мальцев, 1998) и Черном море (наши данные) не только на этом хозяине, но и на лобане (Таблица 1). Кроме того, морфологически идентичный вид найден в эстуариях рек южного Ирака на других видах кефалей (Kritsky et al., 2013). Авторы делают предположение, что *Gyrodactylus* aff. *mugili* sensu (Kritsky et al., 2013) и *G. mugili* могут представлять комплекс близкородственных видов, встречающихся на кефалях в Индо-Пацифике. Таким образом, скорее всего, *G. mugili* является недавним вселенцем в Азово-Черноморский регион, где он освоил нового хозяина – *Mugil cephalus*.

По литературатурным данным у лобана в Черном море зарегистрировано 3 вида *Saccocoelium*: *S. obesum*, *S. tensum* и *S. gohari* (Sarabeev & Balbuena, 2004; Blasco-Costa et al., 2009а-г; Панков, 2011). Описанный от черноморских кефалей *Wlassenkotrema longicollum* (Vlassenko, 1931) Skrjabin, 1956 был сведен в синонимы к *Saccocoelium obesum* Looss, 1902, а видовая идентификация *S. gohari* Ramadan, Saoud, Ashour & Mansour, 1989 sensu (Sarabeev & Balbuena, 2004) и *S. tensum* sensu (Dmitrieva & Gaevskaya, 1993) от *Mugil cephalus* подвергается сомнению (Blasco-Costa et al., 2009а-г).

Наши сборы трематод рода *Saccocoelium* от лобана представлены тремя группами морфологически различающихся особей (Рисунок 2): *S. obesum*, *S. tensum* и третьей группой особей, которую мы обозначили как *Saccocoelium* sp. Наибольший вклад в разделение этих особей внесли такие признаки как размер яиц, абсолютные и относительные размеры брюшной присоски и фаринкса, а также относительная длина префаринкса (Попюк, Пронькина, 2011). Кроме того, особи *Saccocoelium* sp. отличаются от *S. obesum* и *S. tensum*, также по строению семенного пузырька и ряду промеров (см. Приложение 2 Таблица 7).

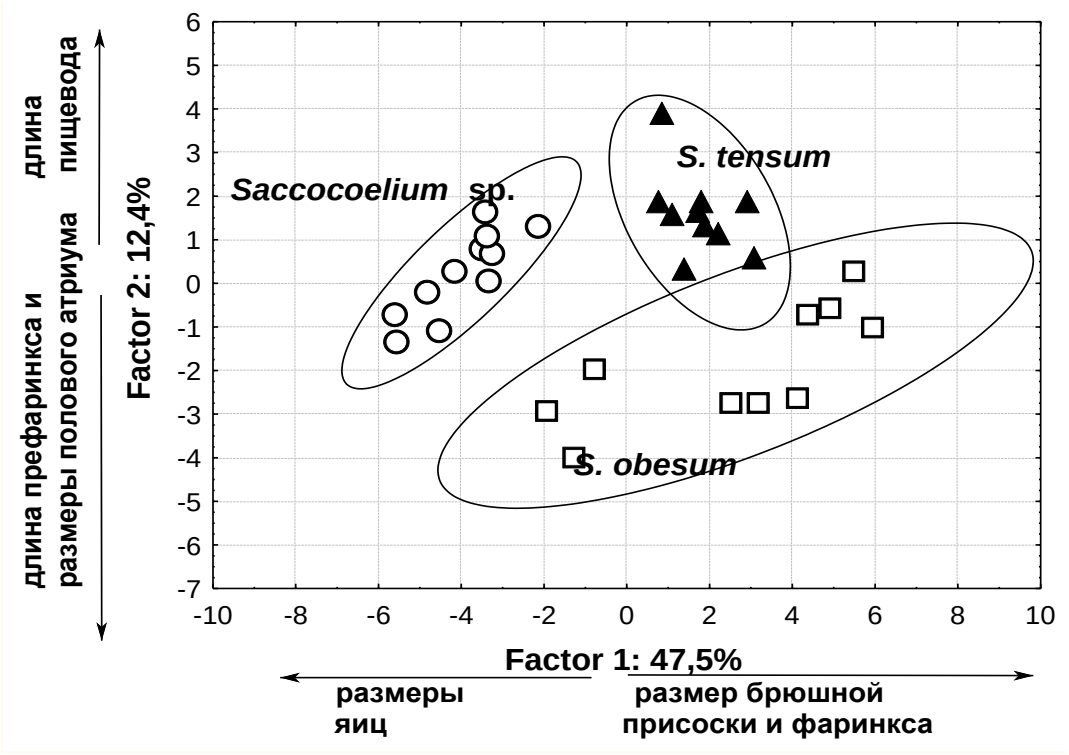

Рисунок 2 – График расположения 30 особей *Saccocoelium* spp. от *Mugil cephalus* из Черного моря в результате анализа главных компонент (PCA) по 26 морфологическим признакам в системе координат двух первых факторов, описывающих 60 % общей вариабельности. Эллипс – 90 % доверительного интервала. Стрелками показано направление увеличения значений признаков, делающих наибольший вклад в соответствующие факторы.

В роде *Saccocoelium* после последней ревизии осталось 6 валидных видов (Blasco-Costa et al., 2009a; Blasco-Costa et al., 2010). Особи *Saccocoelium* sp. отличаются по промерам и от других представителей этого рода: *S. cephali*, *S.*

currani, S. bray и *S. gohari* (Приложение 2 Таблица 7), в том числе у предположительно нового вида ширина брюшной присоски в 1,5-2 раза больше, чем ширина ротовой присоски, тогда как у остальных видов они почти равны. В то же время промеры этих особей практически полностью совпадают с описанием трематод от лобана из Азовского моря, приведенным в работе Сарабеева и Бальбуены (Sarabeev, Balbuena, 2004), которых они определили как *S. gohari* (Приложение 2 Таблица 7). Однако описанные в этой работе трематоды и собранные нами особи существенно отличаются от типового описания *S. gohari* (Ramadan et al., 1989), в первую очередь, по размерам яиц. Таким образом, мы полагаем, что имеем дело с новым видом от черноморского лобана, особи которого ранее были неправильно определены как *S. gohari* (Sarabeev, Balbuena, 2004).

Однако недавние сравнительные морфологические и молекулярно-генетические исследования 8 морфотипов *Saccocoelium* spp. от средиземноморских кефалей показали, что, несмотря на значительные морфологические различия, 2 морфотипа от *Mugil cephalus* не показали молекулярной дифференциации, а 4 морфотипа *S. tensum* были генетически идентичны, тогда как 1 морфотип *S. obesum* от *Liza* spp. оказался новым криптическим видом (Blasco-Costa et al., 2010). Таким образом, учитывая эти результаты, до проведения молекулярно-генетических исследований мы определяем найденных у лобана трематод, морфологически отличных от других представителей *Saccocoelium,* как *Saccocoelium* sp. (см. Приложение 2 Рисунок 2).

Единственным представителем скребней рода *Neoechinorhynchus* Hamann in Stiles & Hassall, 1905, регистрируемым у кефалей разных родов в Атлантике и ее морях, до недавнего времени был *N. agilis* (Rudolphi, 1819), который также сообщался от кефалей из западных морей Тихого океана (Yamaguti, 1935; Merella, Garippa, 2001; Shih et. al., 2010). Недавно от черноморских кефалей был описан новый вид – *N. personatus* Tkach, Sarabeev et Shvetsova, 2014, который также найден у *Mugil cephalus* в Средиземном море. Предыдущие регистрации *N. agilis* в Черном и Азовском морях рассматриваются авторами ревизии как ошибочные, а

N. agilis sensu strict как узкоспецифичный паразит только *Chelon labrosus* (Tkach et al., 2014). Мы нашли представителей этого рода только у лобана, и все собранные особи соответствуют описанию *N. personatus*, что согласуется с данными авторов статьи по таксономической принадлежности этих скребней, паразитирующих у *Mugil cephalus* в Черном море (Tkach et al., 2014). Однако небольшой объем материала и только из Азовского моря от сингиля (6 особей) и пиленгаса (7 особей), исследованный этими авторами (Tkach et al., 2014), а также отсутствие данных по скребням этого рода, паразитирующим у других азово-черноморских кефалей, в том числе в наших сборах, не позволяют считать вывод об ошибочности всех регистраций *N. agilis* в Азово-Черноморском регионе достаточно обоснованным.

Впервые в Черном море у лобана нами отмечены личинки нематоды *Paracuaria adunca* (Таблица 1). Эти нематоды, заканчивающие развитие в птицах, а также метацеркарии *Ascocotyle sinoecum* составляют группу аллогенных гельминтов лобана, а остальные 10 видов на всех стадиях паразитируют у гидробионтов. Из 13 видов паразитов, найденных у *Mugil cephalus*, 4 вида строго специфичны именно к этому хозяину, а 10 – встречаются только у кефалей (Таблица 1). За исключением нематод, имеющих пресноводное происхождение, все гельминты, найденные нами у лобана, морские эвригалинные виды.

У **пиленгаса *Planiliza haematocheilus*** в Азово-Черноморском регионе зарегистрировано 50 видов гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2).

У 63 особей пиленгаса, исследованных нами в Черном море и Керченском проливе (см. Приложение1 Таблица 1) обнаружено 8 видов (Таблица 11).

Личинки нематоды *Paracuaria adunca* найдены у пиленгаса в Черном море впервые (Таблица 1).

Таблица 11 – Встречаемость и численность гельминтов у *Planiliza haematocheilus* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Ligophorus pilengas	п. Набережное	28.02.10	80	83,5 ± 22 (10 – 184)	67 ± 20,5
		15.05.10	100	29,6 ± 7 (17 – 41)	29,6 ± 7
		04.06.10	100	39 ± 7 (32 – 46)	39 ± 7
		22.03.11	75	40 ± 13 (5 – 124)	30 ± 11
		12.04.11	50	16 ± 2(14 – 18)	8 ± 4,6
		24.11.11	50	30,4 ± 10,4 (3 – 73)	15,2 ± 6,5
	б. Карантинная	28.06.04	88	26 ± 14 (1 – 104)	22 ± 12,6
L. llewellyni	п. Набережное	28.02.10	70	47 ± 12 (2 – 108)	33 ± 11
		15.05.10	100	24,5 ± 8 (16 – 41)	24,6 ± 8,2
		04.06.10	100	15 ± 1 (14 – 16)	15 ± 1
		22.03.11	75	17,1 ± 6 (2 – 57)	12,8 ± 4,9
		12.04.11	50	6 ± 2 (4 – 8)	3 ± 1,9
		24.11.11	50	20 ± 7,2 (4 – 57)	9,7 – 4,4
	б. Карантинная	28.06.04	63	28,6 ± 12(3 – 63)	17,8 ± 8,7
Solostamenides mugilis	п. Набережное	15.05.10	33	2	0,66
Ascocotyle sinoecum mtc.	п. Набережное	15.05.10	33	15	5 ± 3,2
		04.06.10	50	21	10,5 ± 4,6
		22.03.11	25	9 ± 2 (7 – 11)	2,25 ± 1,5
Saccocoelium tensum	п. Набережное	28.02.10	25	8,5±3,5 (5 – 12)	2,1±1,5
		15.05.10	33	11	3,6±2,3
		04.06.10	60	9	5,4 ± 2,2
		22.03.11	20	4±2 (2 – 6)	0,8±0,61
		24.11.11	10	3	0,3
Contracaecum rudolphii larvae	п. Набережное	28.02.10	20	1,5±0,5 (1 – 2)	0,3±0,2
		15.05.10	33	2	0,6±0,4
Paracuaria adunca larvae	п. Набережное	04.06.10	40	2	0,8±0,5
		22.03.11	33	1,5±0,3 (1 – 2)	0,5±0,2

С другой стороны, во время нашего исследования не найдены 2 вида моногеней рода *Gyrodactylus*, ранее зарегистрированные у пиленгаса в Азовском море и Керченском проливе (Мирошниченко, Мальцев, 1998; Мальцев, Мирошниченко, 1998). Один из них – *G. zhukovi* Ling, 1962 по данным этих авторов в Азово-Черноморском регионе встречается у этой рыбы только в Азовском море и приурочен к опресненным биотопам. Второй вид – *G. mugili*

паразитирует также у лобана, и у последнего отмечен нами в Черном море (Таблица 1), однако, у пиленгаса мы его не нашли.

Из 32 видов трематод, зарегистрированных у пиленгаса в Азово-Черноморском регионе разными авторами (см. Приложение 1 Таблица 2), нами обнаружено только 2 вида, один – на стадии личинки и один представлен маритами – специфичный для кефалей *Saccocoelium tensum*. Ранее у пиленгаса, исследованного из акватории Севастополя, также был найден только этот вид (Корнийчук, 2001). Аналогично у 30 особей, исследованных В. Л. Сарабеевым (Sarabeev, 2015) в Черном море у побережья Крыма, найден 1 вид – *Dicrogaster contracta*. Вероятно, это связано с ограниченным районом, из которого рыбы были исследованы в этих работах и нами.

В целом, у пиленгаса в Черном море отмечено меньше видов трематод, чем в Азовском море: 16 и 27, соответственно. Однако в Азовском море треть трематодофауны представлена метацеркариями пресноводных и солоноватоводных видов, развитие которых связано с околоводными птицами, тогда как в Черном море из них найдены только личинки *Diplostomum* sp. и *Tylodelphys clavata* (см. Приложение1 Таблица 4).

Пиленгас – вид, интродуцированный в Азовское море из Японского моря в 70х годах прошлого века, успешно натурализовавшийся и расселившийся по всему Азово-Черноморскому региону. С учетом наших данных у пиленгаса в новом районе найден 51 вид гельминта и это больше, чем у аборигенных видов, так у сингиля зарегистрировано 37 видов, у остроноса – 26; у лобана – 33 (см. Приложение 1 Таблица 2 и 4).

В нативном ареале у пиленгаса известно всего 25 видов гельминтов, из них только 6 видов моногеней, встречаются у него и в Японском море, и в Азово-Черноморском регионе (см. Приложение 1 Таблица 4). Таким образом, большинство видов в гельминтофауне *P. haematocheilus* в Азово-Черноморском регионе составляют аборигенные азово-черноморские виды. Из 6 видов моногеней, три вида *Ligophorus* – узкоспецифичные паразиты пиленгаса (Petrov et al., 2015). В новом регионе только *Ligophorus kaohsianghsieni* единично встречен

на молоди черноморского сингиля, что, скорее всего, случайное попадание (Дмитриева, 1996; Мирошниченко, Мальцев, 1998). *Gyrodactylus zhukovi* описан от пиленгаса из бассейна Японского моря (Ling Mo-en, 1962; Жуков, 1970), в нативном ареале и в Азовском море его регистрировали только на этом виде рыб (Мирошниченко, Мальцев, 1998), поэтому логично предположить, что как и 3 вида *Ligophorus* он является чужеродным видом для Азово-Черноморского бассейна.

Таким образом, фауна гельминтов пиленгаса в Азово-Черноморском регионе имеет смешанный характер по происхождению, состоит как из узкоспецифичных к нему видов, которые имеют происхождение из Пацифики, так и видов, характерных для аборигенных рыб, которые успешно освоили нового хозяина, и эти последние виды – генералисты. Все найденные паразиты эвригалинные морские виды, и три из них аллогенные виды, заканчивающие развитие в птицах (Таблица 1).

Семейство атериновых (Atherinidae Risso, 1827) представлено в Черном и Азовском морях 2 видами: *Atherina boyeri* и *Atherina hepsetus*. У них идентичный состав гельминтов, зарегистрированных в Азово-Черноморском регионе, включающий 25 видов (см. Приложени е 1 Таблица 2).

Нами исследовано 611 экз. **черноморской атерины *A. boyeri*** (см. Приложение 1 Таблица 1), у которых найдено 15 видов гельминтов (Таблица 12).

Ранее у атерин в Черном море личинки цестод рода *Progrillotia* определяли, как *P. louiseuzeti* (Гаевская и др., 2012). Однако ревизия черноморских цетод, выполненная Поляковой Т.А., показала, что у атерин паразитирует другой представитель рода – *Progrillotia dasyatidis* (Дмитриева и др., 2018).

Метацеркарии трематоды *Stephanoprora polycestus* (см. Приложение 2 рис. 1) идентифицированы в Черном море впервые (Попюк, 2017). Для этого были получены половозрелые особи, путем искусственного заражения цыплят, изучена их морфология, проведено сравнение с представителями сем. Echinochasmidae и рода *Stephanoprora* (см. Приложение 2 Таблица 5 и 6).

Таблица 12 – Встречаемость и численность гельминтов у *Atherina boyeri* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Bacciger bacciger	п. Набережное	26.12.09	50	9,6 ± 3,7 (1 – 21)	4,8 ± 2,3
		11.05.10	27	3 ± 0,6 (2 – 4)	0,8 ± 0,4
		06.07.10	53	5,8 ± 0,7 (2 – 12)	3,13 ± 0,7
		15.11.11	47	27 ± 5,5 (12 – 45)	12,7 ± 4,3
		26.11.11	15	8 ± 2,6 (2 – 24)	1,3 ± 0,6
		23.12.11	20	3,3 ± 0,6 (2 – 4)	0,6 ± 0,4
		30.03.12	84	20 ± 4,2 (1 – 80)	16,7 ± 3,8
		18.04.12	14	2 ± 0,6 (1 – 4)	0,3 ± 0,14
	устье р. Черная	23.04.12	63	9,9±2,5 (1 – 67)	6,2 ± 1,6
		19.09.12	3	1	0,03
		28.05.13	86	50,2±12,6 (7–123)	43±11,8
Stephanopra polycestus mtc.	устье р. Черная	19.09.12	100	18 ± 1,08 (7 – 36)	18,1±1,08
		28.05.13	93	17 ± 4,9 (3 – 64)	16 ± 4,7
Podocotyle atherinae mtc.	п. Набережное	11.05.10	27	1,3 ± 0,3 (1 – 2)	0,36 ± 0,2
Pygidiopsis genata mtc	устье р. Черная	20.07.11	9	4 ± 1 (3 – 5)	0,4± 0,25
Ascocotyle sinoecum mtc.	п. Набережное	23.12.11	7	12	0,8
		30.03.12	8	6,5 ± 1,5 (5 – 8)	0,5 ± 0,4
		18.04.12	20	36 ± 8,6 (9 – 73)	7,2 ± 2,9
	устье р. Черная	23.04.12	10	6,2 ± 0,8 (4 – 8)	0,6 ± 0,3
		16.07.12	7	1	0,07±0,05
		19.09.12	47	33,2 ±7,1 (2 – 88)	15,5 ± 4,5
Progrillotia dasyatidis larvae	п. Набережное	05.07.09	13	1,5±0,3 (1 – 2)	0,2±0,1
		06.07.10	13	1,5±0,5 (1 – 2)	0,3±0,2
	устье р. Черная	23.04.12	4	1,5±0,5 (1 – 2)	0,06±0,04
		16.07.12	4	1	0,04
Telosentis exiguus	п. Набережное	30.05.09	83	5±1,8 (1 – 28)	4,1±1,6
		05.07.09	80	4,3±2 (1 – 50)	3,5±1,6
		14.11.09	17	1,6±0,4 (1 – 3)	0,27±0,13

Продолжение Таблицы 12

1	2	3	4	5	6
		06.07.10	70	4,3±1,5 (1 – 37)	3,3±1,2
		15.11.11	7	1	0,06
		26.11.11	54	9,2±2,7 (1 – 76)	5±1,6
		23.12.11	40	2,2±0,8 (1 – 6)	0,8±0,4
		18.04.12	9	1,6±0,6 (1 – 3)	0,14±0,09
	б. Карантинная	22.12.11	7	1	0,06
		02.10.12	64	4,5±1,1 (1 – 16)	2,8±0,8
	устье р. Черная	20.07.11	5	1	0,04
		23.04.12	4	1	0,04±0,02
		16.07.12	15	1,25±0,25 (1 – 2)	0,18±0,09
		19.09.12	13	1,25±0,25 (1 – 2)	0,16±0,08
Southwellina hispida	п. Набережное	30.05.09	12	1	0,11±0,08
		11.05.10	18	1,5±0,5 (1 – 2)	0,3±0,2
	б. Карантинная	02.10.12	8	2	0,16±0,11
	устье р. Черная	23.04.12	2	1	0,02
		16.07.12	4	2	0,07
		19.09.12	17	1,8±0,4 (1 – 3)	0,3±0,13
Dichelyne minutus	п. Набережное	15.04.11	5	1,3±0,3 (1 – 2)	0,06±0,04
		18.04.12	9	2,6±0,6 (2 – 4)	0,23±0,13
		15.04.11	5	1,3±0,3 (1 – 2)	0,06±0,04
		18.04.12	9	2,6±0,6 (2 – 4)	0,23±0,13
	устье р. Черная	20.07.11	5	1	0,04
Hysterothylacium aduncum larvae	п. Набережное	14.11.09	3	1	0,03
		26.12.09	20	2	0,4±0,3
		11.05.10	21	4±1,5 (2 – 7)	0,8±0,5
		06.07.10	13	2,7±0,8 (1 – 5)	0,4±0,2
		05.10.10	35	3,7±1,3 (1 – 11)	1,3±0,6
		15.11.11	27	1,25±0,2 (1 – 2)	0,3±0,16
		15.03.11	33	1,5±0,5 (1 – 2)	0,5±0,3
		15.04.11	17	1,9±0,3 (1 – 4)	0,3±0,1
		23.12.11	13	1	0,13±0,09
		30.03.12	32	4,3±1,9 (1 – 17)	1,4±0,7
		18.04.12	23	3,1±1,8 (1 – 16)	0,7±0,4
	б. Карантинная	24.12.09	17	2	0,33
		30.04.10	67	4,5±1,1 (2 – 7)	3±1

Продолжение Таблицы 12

1	2	3	4	5	6
		22.12.11	12	1	0,04
		29.03.12	30	4,5±2 (1 – 12)	1,5±0,6
	устье р. Черная	05.10.11	3	1	0,03
		23.04.12	8	3,2±2,2 (1 – 10)	0,3±0,2
Contracaecum rudolphii larvae	п. Набережное	30.05.09	12	1	0,1±0,08
		05.07.09	53	2±0,3 (1 – 5)	1,1±0,2
		14.11.09	45	1,7±0,3 (1 – 4)	0,7±0,2
		26.12.09	70	2±0,5 (1 – 4)	1,4±0,5
		11.05.10	91	3,4±1,4 (1 – 16)	3,1±1,3
		06.07.10	63	2,4±0,3 (1 – 5)	1,5±0,3
		05.10.10	75	3,2±0,6 (1 – 11)	2,4±0,5
		15.11.11	27	1,7±0,2 (1 – 2)	0,5±0,2
		15.03.11	67	1,7±0,5 (1 – 3)	1,2±0,4
		15.04.11	63	2,8±0,5 (1 – 18)	1,8±0,3
		26.11.11	46	1,6±0,2 (1 – 4)	0,7±0,1
		23.12.11	7	2	0,13
		30.03.12	68	1,6±0,2 (1 – 4)	1,12±0,2
		18.04.12	46	2,1±0,4 (1 – 7)	0,9±0,2
	б. Карантинная	16.10.09	83	1,8±0,6 (1 – 4)	1,5±0,5
		30.04.10	33	1	0,3±0,2
		29.03.12	67	1,5±0,1 (1 – 3)	1±0,2
		02.10.12	36	1,4±0,2 (1 – 2)	0,5±0,1
	устье р. Черная	20.07.11	5	1	0,04
		05.10.11	10	1	0,1±0,05
		23.04.12	24	2,2±0,6 (1 – 8)	0,5±0,2
		16.07.12	11	1	0,11±0,06
		19.09.12	30	1,6±0,2 (1 – 3)	0,5±0,15
C. multipapillatum larvae	п. Набережное	11.05.10	10	1,3±0,3 (1 – 2)	0,14±0,08
		14.11.09	9	1	0,09
		15.04.11	17	1	0,16±0,05
		26.11.11	28	6,1±1,9 (1 – 25)	1,7±0,6
		23.12.11	13	1	0,13±0,09
		18.04.12	11	2±0,7 (1 – 4)	0,2±0,1
	б. Карантинная	22.12.11	20	1,3±0,3 (1 – 2)	0,3±0,15
		02.10.12	44	1,5±0,2 (1 – 3)	0,7±0,2

Продолжение Таблицы 12

1	2	3	4	5	6
Cosmocephalus obvelatus larvae	п. Набережное	30.03.12	12	1,3±0,3 (1 – 2)	0,16±0,09
	б. Карантинная	02.10.12	12	1,6±0,6 (1 – 3)	0,2±0,13
Paracuaria adunca larvae	б.Карантинная	02.10.12	40	1	0,08±0,05
	устье р. Черная	05.10.11	3	1	0,03
Eustrongylides excisus larvae	п. Набережное	14.11.09	3	3	0,1
		15.11.11	7	1	0,06

По вооружению адорального диска (22 шипа конусовидной формы, по 11 шт. с каждой стороны с перерывом на дорзальной стороне и по 2 шт. по краю брюшной выемки), семенникам, расположенным посредине тела, короткой матке и желточникам, не доходящим до заднего края брюшной присоски, трематоды отнесены к роду *Stephanoprora* (Kostadinova, 2005), а в результате сравнения с описаниями и промерами 8 видов этого рода, зарегистрированных у птиц Палеарктике, определены как *S. polycestus* (синоним *Mesorhis reynoldi* (Bhalerao, 1926) (Скрябин, 1956) (Приложение 2 Таблица 6).

Также впервые у атерины в Керченском проливе найдены личинки нематод *Eustrongylides excises, Paracuaria adunca, Cosmocephalus obvelatus* и *Contracaecum multipapillatum*, все они заканчивают развитие в птицах и широко распространены у пресноводных рыб, являясь пресноводными эвригалинными видами (Попюк, 2014).

В целом 9 из 15 видов гельминтов, найденных у атерины, паразитируют у нее на стадии личинок. При этом большинство из них заканчивает свое развитие в птицах, что отражает тот факт, что атерина является широко распространенным видом в прибрежных, мелководных зонах моря и низовьях рек, и легкодоступным объектом питания для птиц, обитающих по берегам как морских, так и пресноводных водоемов. Эвригалинность атерины отражается и на смешанном характере ее гельминтофауны, представленной как типично морскими, так и пресноводными видами (Таблица 1).

Исследовано 126 экз. **атлантической атерины *Atherina hepsetus***, в Черном море и Керченском проливе (см. Приложение 1 Таблица 1) и ее гельмитофауна значительно беднее, чем у предыдущего вида. Найдено всего 6 видов (Таблица 13). При этом зараженность *A. hepsetus* видами, общими с *A. boyeri*, например, *Bacciger bacciger* и *Telosentis exiguus,* существенно ниже, чем у черноморской атерины (Таблицы 12 и 13).

Таблица 13 – Встречаемость и численность гельминтов у *Atherina hepsetus* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Bacciger bacciger	б. Карантинная	21.03.13	60	10 ± 1,8 (1 – 36)	6 ± 1,3
		04.04.13	70	16 ± 2,3 (4 – 42)	11 ± 2,07
Progrillotia dasyatidis larvae	п. Набережное	01.07.09	29	1,5±0,5 (1 – 2)	0,4±0,3
	б. Карантинная	21.03.13	8	1	0,07 ± 0,04
		04.04.13	3	1	0,03
Telosentis exiguus	п. Набережное	01.07.09	55	2,8±0,8 (1 – 6)	1,5±0,6
		28.11.09	13	2,6±1,2 (1 – 7)	0,32±0,2
	б. Карантинная	21.03.13	20	1,8±0,4 (1 – 4)	0,37±0,14
		04.04.13	30	1,9±0,5 (1 – 6)	0,6±0,21
Hysterothylacium aduncum larvae	п. Набережное	28.11.09	13	1,2±0,2 (1 – 2)	0,15±0,06
	б. Карантинная	21.03.13	23	2,4±0,4 (1 – 4)	0,5±0,2
		04.04.13	27	2,3±1,2 (1 – 12)	0,6±0,3
Contracaecum rudolphii larvae	п. Набережное	01.07.09	33	2,2±0,6 (1 – 4)	0,75±0,4
		28.11.09	8	1,3±0,3 (1 – 2)	0,1±0,06
	б. Карантинная	21.03.13	63	1,7±0,3 (1 – 7)	1,1±0,2
		04.04.13	52	3,3±0,7 (1 – 10)	1,7±0,4
C. multipapillatum larvae	п. Набережное	28.11.09	5	1	0,05±0,03
	б. Карантинная	21.03.13	3	1	0,03

Из семейства луфаревых (Pomatomidae Gill, 1863) в Черном море встречается только **луфарь *Pomatomus saltatrix***. Разными авторами для него указывается 14 видов гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2).

Исследовав 54 экз. луфарей из акватории Карадагского заповедника (см. Приложение 1Таблица 1) мы нашли только личинок нематоды *Hysterothylacium aduncum*, которые заражали 10% исследованных рыб, встречаясь в них единично (ИО составил 0,1±0,06 экз./особь).

Семейство ставридовых (Carangidae Rafinesque, 1815) представлено в Черном и Азовском морях 4 видами. Наиболее распространенным видом является **ставрида *Trachurus mediterraneus***, у которой в этих морях зарегистрировано 36 гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2).

У 404 исследованных особей ставриды (см. Приложение 1 Таблица 1) нами обнаружено 7 видов (Таблица 14).

Таблица 14 – Встречаемость и численность гельминтов у *Trachurus mediterraneus* в разных районах Черного и Азовского морей у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Stephanostomum cesticillum mtc.	п. Набережное	13.11.09	0	0	0
		10.05.10	71	3,6 ± 0,6 (1 – 10)	2,6 ± 0,6
		06.06.10	100	2,5 ± 0,4 (1 – 7)	2,5 ± 0,4
		02.07.10	14	1,8 ± 0,25 (1 – 2)	0,24 ± 0,1
		26.09.10	7	2 ± 1 (1 – 3)	0,15 ± 0,1
		05.06.11	69	1,7 ± 0,35 (1 – 5)	1,2 ± 0,3
		07.07.11	44	4,2 ± 0,9 (1 – 13)	1,85 ± 0,6
	б. Карантинная	16.07.10	67	3 ± 0,6 (2 – 4)	2 ± 0,7
		22.09.11	30	1,6 ± 0,33 (1 – 2)	0,5 ± 0,26
	КаПриЗ	21.06.13	17	4,2 ± 0,37 (3 – 5)	0,7 ± 0,3
Prodistomum polonii	п. Набережное	13.11.09	25	9 ± 2,6 (5 – 14)	2,25 ± 1,3
		10.05.10	27	4 ± 1,3 (2 – 10)	1,14 ± 0,5
		06.06.10	63	4,7 ± 0,9 (1 – 12)	2,9 ± 0,8

Продолжение Таблицы 14

1	2	3	4	5	6
		02.07.10	35	1,8 ± 0,4 (1 – 5)	0,62 ± 0,2
		26.09.10	48	7,4 ± 2,3 (1 – 33)	3,5 ± 1,3
		02.10.10	73	3,4 ± 0,8 (2 – 11)	2,5 ± 0,7
		06.03.11	75	2 ± 0,3 (1 – 4)	1,5 ± 0,35
		05.06.11	25	2,75 ± 0,6 (1 – 4)	0,68±0,34
		07.07.11	30	2,3 ± 0,56 (1 – 5)	0,7 ± 0,26
		23.03.12	47	6,8±1,04 (4 – 11)	3,23 ± 0,97
		06.11.13	60	14 ± 3,5 (3 – 68)	8,43 ± 2,43
		15.10.09	83	14,1±3,8 (1 – 41)	11,7 ± 3,5
		11.12.09	50	2	1 ± 0,44
		21.04.10	67	6 ± 1,3 (3 – 14)	4 ± 1,2
		12.05.10	100	12 ± 3,5 (2 – 24)	12 ± 3,5
		16.07.10	100	29 ± 8 (13 – 54)	29 ± 8
	б. Карантинная	28.10.10	76	7,2 ± 1,7 (1 – 24)	5,4 ± 1,4
		18.11.10	83	15,6±3,3 (3 – 68)	13 ± 3
		02.12.10	75	11,2 ± 3 (2 – 36)	8,4 ± 2,5
		30.06.11	60	7 ± 4,5 (2 – 16)	4,2 ± 3
		22.09.11	80	12,7±3,2 (3 – 26)	10,2 ± 3
		31.05.12	82	3,7 ± 0,4 (2 – 6)	3,05 ± 0,5
	КаПриЗ	21.06.13	30	2,5 ± 0,7 (1 – 7)	0,76 ± 0,3
Lepocreadium floridanum	п. Набережное	10.05.10	24	3,6±1,2 (1 – 7)	0,85±0,43
		06.06.10	19	3,3±0,8 (2 – 5)	0,62±0,36
		02.07.10	14	1	0,14±0,06
		26.09.10	7	2	0,15 ± 0,1
		02.10.10	7	6	0,4 ± 0,4
		06.03.11	17	7 ± 1 (6 – 8)	1,16±0,8
		05.06.11	6	3	0,18±0,18
		07.07.11	7	1,5±0,5 (1 – 2)	0,11±0,08
		23.03.12	24	4,75±1,1 (2 – 7)	1,1±0,5
		06.11.13	10	9,6±5,5 (1 – 20)	0,96±0,7
	б. Карантинная	21.04.10	42	8 ± 3,2 (2 – 20)	3,3 ± 1,7
		12.05.10	29	5 ± 1 (4 – 6)	1,4 ± 0,9
		28.10.10	52	26,3±4,7 (6 – 67)	13,7±3,8
		18.11.10	13	11 ± 4,6 (5 – 20)	1,4 ± 0,93
		02.12.10	25	4,5 ± 1,2 (2 – 7)	1,1 ± 0,5

Продолжение Таблицы 14

1	2	3	4	5	6
		22.09.11	10	6	0,6
		31.05.12	29	3 ± 1,04 (1 – 7)	0,8 ± 0,4
	КаПриЗ	21.06.13	27	2 ± 0,5 (1 – 5)	0,53 ± 0,2
Scolex pleuronectis	п. Набережное	06.06.10	19	1,3±0,3 (1 – 2)	0,25±0,14
		06.03.11	17	1	0,16±0,11
		23.03.12	12	1	0,11±0,08
	б. Карантинная	21.04.10	17	1,5±0,5 (1 – 2)	0,25±0,18
Telosentis exiguus	п. Набережное	02.07.10	17	2,2±0,4 (1 – 3)	0,37±0,16
		07.07.11	15	1,25±0,25 (1 – 2)	0,2±0,09
	б. Карантинная	16.07.10	100	12±2,9 (6 – 21)	12±2,9
Hysterothylacium aduncum	п. Набережное	10.05.10	29	1,8±0,6 (1 – 5)	0,5±0,2
		06.06.10	13	2	0,25±0,17
		02.07.10	10	1	0,1±0,05
		26.09.10	4	2	0,07
		06.03.11	25	1,3±0,3 (1 – 2)	0,33±0,18
		05.06.11	31	1	0,3±0,1
		07.07.11	22	1,8±0,4 (1 – 3)	0,4±0,17
		23.03.12	29	1	0,29±0,11
		06.11.13	3	1	0,03
	б. Карантинная	21.04.10	42	1,6±0,4 (1 – 3)	0,6±0,3
		12.05.10	14	1	0,14
		16.07.10	67	1	0,6±0,2
		28.10.10	14	1,6±0,6 (1 – 3)	0,24±0,1
		02.12.10	6	1	0,06
		31.05.12	82	3±0,6 (1 – 10)	2,5±0,6
H. aduncum larvae	п. Набережное	13.11.09	75	5,3±1,6 (1 – 14)	4±1,4
		10.05.10	81	15±2,9 (2 – 47)	12,2±2,7
		06.06.10	75	7,2±2,4 (2 – 30)	5,4±1,9
		02.07.10	93	4,3±0,5 (1 – 11)	3,9±0,5
		26.09.10	26	4,7±2,2 (1 – 17)	1,2±0,6
		02.10.10	27	2±0,7 (1 – 4)	0,5±0,3
		06.03.11	100	9,8±2,7 (3 – 35)	9,8±2,7
		05.06.11	81	8,2±1,8 (1 – 20)	6,6±1,6
		07.07.11	78	8,1±1,3 (2 – 24)	6,3±1,2
		23.03.12	94	5,2±1 (1 – 14)	4,9±0,9

Продолжение Таблицы 14

1	2	3	4	5	6
		06.11.13	63	4,6±0,8 (1 – 14)	2,9±0,7
	б. Карантинная	15.10.09	75	2,5±0,7 (1 – 8)	1,9±0,6
		11.12.09	67	6,2±2 (1 – 11)	4,2±1,8
		21.04.10	83	6,9±1,7 (1 – 15)	5,7±1,6
		12.05.10	71	6,4±1,5 (3 – 11)	4,5±1,6
		16.07.10	100	5±1,3 (3 – 9)	5±1,3
		28.10.10	100	5±0,9 (1 – 14)	5±0,9
		18.11.10	65	4,1±0,6 (1 – 9)	2,6±0,6
		02.12.10	69	6,4±1,8 (1 – 21)	4,4±1,4
		30.06.11	80	7,7±3,1 (2 – 14)	6,2±2,8
		22.09.11	100	3,8±0,8 (1 – 8)	3,8±0,8
		31.05.12	100	18,4±3,4 (2 – 45)	18,4±3,4
	КаПриЗ	13.10.10	41	5,4±1,9 (1 – 15)	2,2±1
		21.06.13	33	5,3±1,1 (1 – 10)	1,7±0,6

Все найденные у ставриды виды – генералисты, встречаются у широкого круга хозяев, большинство из них представители типично морской фауны (Таблица 1). Обращает на себя внимание находка у ставриды представителя пресноводного рода *Contracaecum* (Попюк, 2011). В последние годы отмечается расширение круга хозяев видов этого рода в Черном море, в том числе и среди типично морских рыб, таких как ставрида.

Семейство горбылёвых (Sciaenidae Cuvier, 1829) представлено в Черном море 3 видами. Из них нами исследован 1 вид – **тёмный горбыль *Sciaena umbra***. По литературным данным у *Sciaena umbra* в Черном море зарегистрировано 18 видов гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2).

Нами обследовано 10 экз. тёмного горбыля, выловленного у побережья Крыма, и 2 экз. от побережья Кавказа, пойманного в акватории Геленджика, у них найдено 6 видов (Таблица 15). Моногенея *Diplectanum sciaenae* зарегистрирована в Черном море впервые (Petrov et al., 2017).

Таблица 15 – Встречаемость и численность гельминтов у *Sciaena umbra* в разных районах Черного моря у побережья Крыма и Кавказа

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь (min-max)	ИО, экз./особь mean
Diplectanum simile	Акватория г. Геленджика (побережье Кавказа)	02.06.16	2	6 и 7	-
D. sciaenae			2	5 и 11	-
D. aculeatum			2	45 и 60	-
Calceostomella inermis			2	4 и 7	-
Helicometra fasciata	б. Карантинная	12.06.09	25	1	0,25
Hysterothylacium aduncum larvae			60	1,5 (1-3)	0,8

Все найденные у горбыля паразиты – представители типично морской фауны и все заканчивают развитие в рыбах. Трематода и нематода – представители широко специфичных гельминтов, отмеченных кроме этого хозяина еще у десятков видов рыб. Моногенеи встречаются только у горбылевых, но паразитируют каждый на представителях нескольких видов или родов, т.е. узкоспецифичные только к *Sciaena umbra* виды в его паразитофауне отсутствуют.

Семейство спаровых (Sparidae Rafinesque, 1818) представлено в Черном море 14 видами, из них наиболее распространенный вид – **ласкирь *Diplodus annularis***, у которого известен 21 гельминт (см. Приложение 1 Таблица 2). Исследовано 72 экз. ласкирей (см. Приложение 1 Таблица 1) и у них найдено 6 видов гельминтов (Таблица 16).

Таблица 16 – Встречаемость и численность гельминтов у *Diplodus annularis* в разных районах Черного моря у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Lamellodiscus elegans	б. Карантинная	09.09.10	33	14,2±1,9 (10 – 22)	4,7 ± 1,7
		22.10.11	67	3,2 ± 0,4 (1 – 6)	2,1 ± 0,4

Продолжение Таблицы 16

1	2	3	4	5	6
L. fraternus	б. Карантинная	09.09.10	33	9±2,2 (3 – 18)	3±1,2
Monorchis monorchis	б. Карантинная	09.09.10	50	29±6,2 (9 – 52)	14,4±4,6
		05.11.10	71	10,8±2,4 (2 – 31)	7,7±2
		22.10.11	72	33±2,4 (20 – 47)	24±3,9
	КаПриЗ	13.10.10	33	5,8±0,7 (4 – 7)	1,9±0,7
Helicometra fasciata	КаПриЗ	13.10.10	7	3	0,2
Arnola microcirrus	б. Карантинная	13	28	5,2±0,6 (3 – 7)	1,4±0,6
		05.11.10	19	3,7±0,8 (2 – 6)	0,7±0,3
		22.10.11	33	8,3±0,7 (7 – 11)	2,3±0,8
Hysterothylacium aduncum larvae	б. Карантинная	05.11.10	19	1	0,2±0,08

Все найденные паразиты ласкиря – типично морские автогенные виды. Большинство встречаются у широкого круга хозяев. Только один вид – *Lamellodiscus fraternus* специфичен к диплодусам (Таблица 1).

Второй вид из спаровых, исследованный нами – ***Spicara smaris***. У этого хозяина в Азово-Черноморском регионе зарегистрировано 19 гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2).

У исследованных 163 особей смариды (см. Приложение 1 Таблица 1) найдено 6 видов паразитов (Таблица 17).

Таблица 17 – Встречаемость и численность гельминтов у *Spicara smaris* в разных районах Черного моря у побережья Крыма

Виды гельминтов	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Galactosomum lacteum mtc.	б. Карантинная	05.04.12	92	29 ± 10 (1 – 100)	26,5 ± 9,5
		17.05.12	60	10,1 ±1,9 (3 – 21)	6,05 ± 1,6

Продолжение Таблицы 17

1	2	3	4	5	6
Stephanostomum bicoronatum mtc.	б. Карантинная	17.05.12	35	3,4 ± 0,5 (1 – 5)	1,2 ± 0,4
Monorchis monorchis	б. Карантинная	11.12.09	40	20,5±7,4 (4 – 52)	8,2 ± 3,6
		04.11.12	67	5,8±1,3 (2 – 16)	3,8 ± 1,1
		03.12.10	13	8	1,3 ± 0,7
		05.04.12	18	1,5±0,3 (1 – 2)	0,3 ± 0,13
Scolex pleuronectis	б. Карантинная	05.04.12	18	5±2,3 (1 – 9)	0,9 ± 0,5
Hysterothlacium aduncum larvae	б. Карантинная	16.10.09	80	5,5±1,8 (1 – 14)	4,4±1,6
		11.12.09	90	14,2±2,1 (4 – 31)	12,7±2,2
		09.06.10	100	16,8±1,6 (6 – 26)	16,8±1,6
		04.11.12	67	3,3±0,8 (1 – 10)	2,2±0,6
		03.12.10	94	13±2,2 (2 – 31)	12,2±2,2
		05.04.12	100	11,5±1,7 (1 – 28)	11,5±1,7
	КаПриЗ	17.05.12	100	17,7±1,4 (6 – 26)	17,7±1,4
		13.10.10	76	12±2,4 (1 – 34)	9,2±2
Contracaecum rudolphii larvae	б. Карантинная	11.12.09	43	7,4±2,2 (1 – 17)	3,2±1,2
		04.11.12	38	1,2±0,2 (1 – 2)	0,4±0,15
		05.04.12	18	2,5±0,3 (2 – 3)	0,45±0,2

За исключением трематоды *M. monorchis* все остальные найденные у смариды гельминты были представлены личиночными формами широко специфичных видов. Так же, как и у ставриды отмечаются нематоды пресноводного рода *Contracaecum*, все чаще регистрируемого у типично морских рыб.

Семейство скумбриевых (Scombridae Rafinesque, 1815) в Черном море представлено 5 видами. Мы исследовали только **пеламиду *Sarda sarda***. У пеламиды в этом районе известно 10 гельминтов (см. Приложение 1 Таблица 2). У 3 из 5 исследованных в б. Карантинная (Севастополь) пеламид найден всего один паразит – личинки нематоды *Hysterothylacium aduncum,* самый распространенный вид гельминтов среди рыб Черного моря. Интенсивность инвазии составила от 1 до 65 экз./рыба (ИО = 13,8±12,8 экз./рыба).

Обсуждение

Таким образом, из 58 видов, зарегистрированных нами у 19 исследованных видов рыб, чуть меньше половины принадлежит к классу Trematoda, треть – к Monogenea, вполовину меньше к типу Nematoda, и менее чем по 10% к Cestoda и Acanthocephala (Таблица 1, Рисунок 3). Такое распределение вполне закономерно, т.к. Trematoda – это самый богатый по числу видов таксон гельминтов в Азово-Черноморском бассейне (Гаевская, Корнийчук, 2004). Цестоды и скребни в большей степени приурочены к донным биоценозам, реализуют свои жизненные циклы, как правило, через бентосных ракообразных в качестве промежуточных хозяев или хрящевых рыб как окончательных хозяев (цестоды), поэтому они слабо представлены среди гельминтофауны пелагических и придонно-пелагических рыб.

Среди всех найденных гельминтов только моногенеи развиваются без смены хозяев и, соответственно, все они автогенные виды. Вообще, виды, чей жизненный цикл полностью проходит в водной среде (45 видов), составляют 79% гельминтофауны исследованных пелагических рыб. Остальные (12 видов) – заканчивают развитие в рыбоядных птицах, это 6 видов трематод, 1 вид скребней и 5 видов нематод, и из них 1 вид (трематода *Ascocotyle sinoecum*) наряду с птицами на стадии мариты может паразитировать и у млекопитающих (Таблица 1).

Известно, что одним из основных факторов, влияющих на состав сообществ морских гидробионтов, является соленость воды, которая непосредственно (на эктопаразитов и свободноживущие стадии эндопаразитов) или опосредовано (для большинства эндопаразитов) влияет и на паразитических представителей морской биоты.

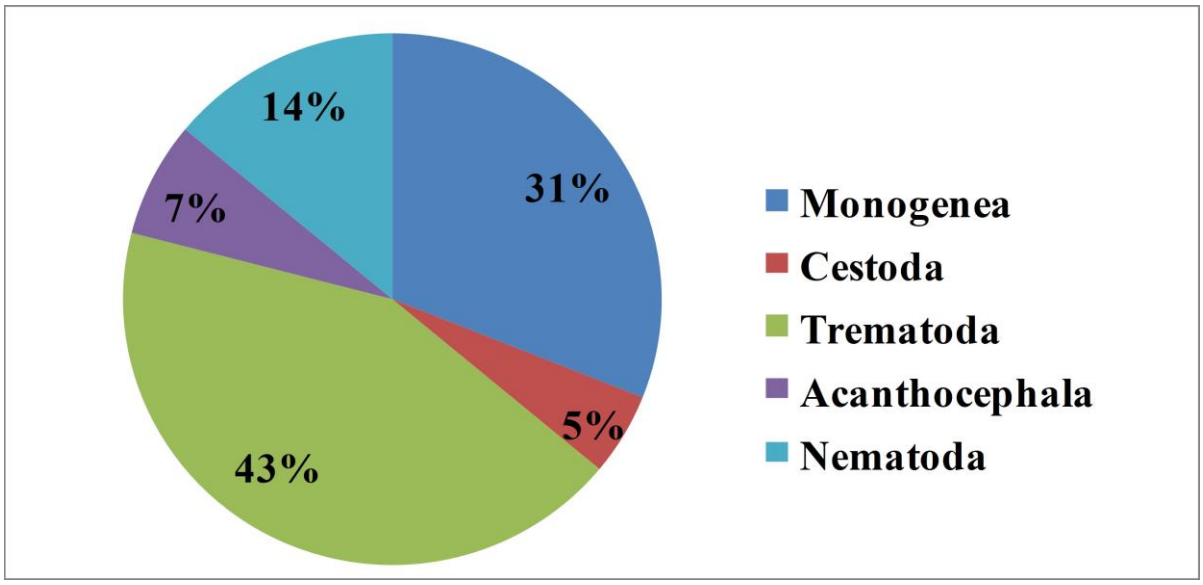

Рисунок 3 – Таксономический состав гельминтофауны 19 видов, исследованных пелагических и придонно-пелагических рыб

Среди гельминтов, найденных у исследованных 19 видов рыб, подавляющее большинство (86 %) представлено морскими видами и из них почти половина строго приурочены к морским биотопам (Таблица 1, Рисунок 4), хотя рыбы могут заносить их и в биотопы с более низкой, чем типичная черноморская (18 ‰), соленостью.

Солоноватоводные гидробионты, приуроченные к биотопам с пограничной соленостью в районе 5 – 10 ‰, всегда представлены небольшим количеством видов, это справедливо и для паразитов. Среди гельминтов, найденных нами, только один такой вид – нематода *Dichelyne minutus* (Пронькина и др. 2014; Pronkina et al., 2017). Очевидно, она может полностью закончить свой жизненный цикл только в этом биоценозе, так как облигатный первый промежуточный хозяин этой нематоды – полихета *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776) является солоноватоводным видом.

Тринадцать процентов составили пресноводные виды, которые представлены нематодами родов *Contracaecum*, *Cosmocephalus*, *Paracuaria* и *Eustrongylides*, одним видом трематоды – *Stephanopra polycestus* mtc. и одним представителем скребней – *Southwellina hispida* (Таблица 1). Все эти виды заканчивают развитие в околоводных птицах. Таким образом, окончательные

хозяева могут перемещаться между пресноводными и морскими водоемами, обеспечивая завершение жизненных циклов этих гельминтов.

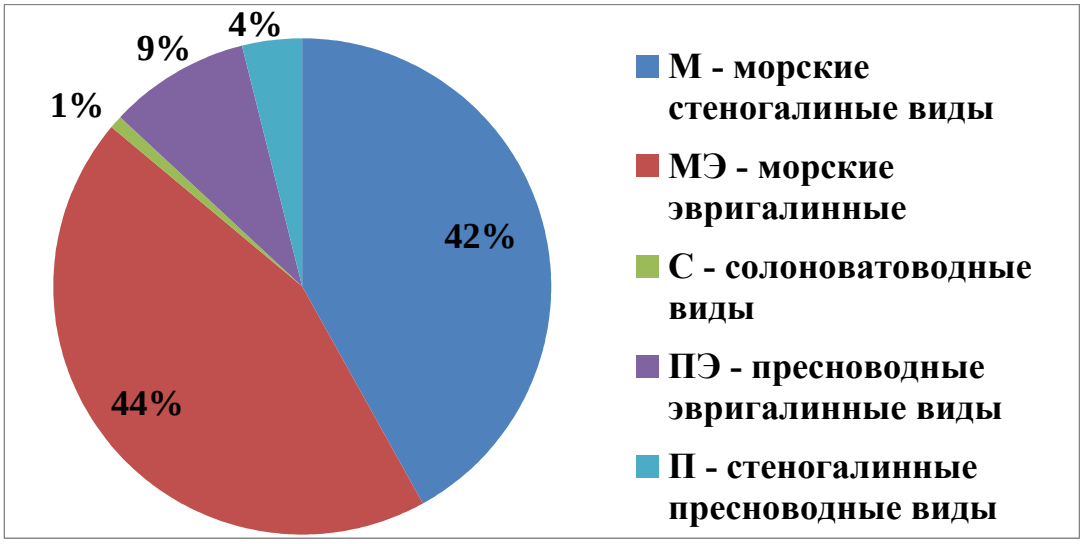

Рисунок 4 – Состав гельминтофауны 19 видов исследованных рыб по степени галотолерантности паразитических видов.

Однако следует отметить, что личинки стеногалинных пресноводных паразитов – трематоды *S. polycestus* и скребня *S. hispida* регистрируются только у атерины, которая заходит в реки далеко вверх по течению. В то время как пресноводные по происхождению нематоды рода *Contracaecum* зарегистрированы не только у рыб, заходящих в реки, но и у типично морских, таких как ставрида, смарида и сарган (Таблица 1). Кроме того, круг рыб – хозяев этих нематод в Черном море у побережья Крыма за последнее десятилетие существенно расширился (Пронькина и др. 2013; Пронькина, 2018). Причины этого, возможно, связаны с расселением по берегам Черного моря большого баклана – недавнего вселенца в Азово-Черноморский регион, являющегося типичным хозяином этих нематод (Корнюшин, 2008).

Более 80% гельминтофауны исследованных рыб составляют виды-генералисты, паразитирующие у широкого круга хозяев-рыб. Менее 10% видов паразитируют только на одном виде рыб (Рисунок 5) и представлены они исключительно моногенеями (Таблица 1).

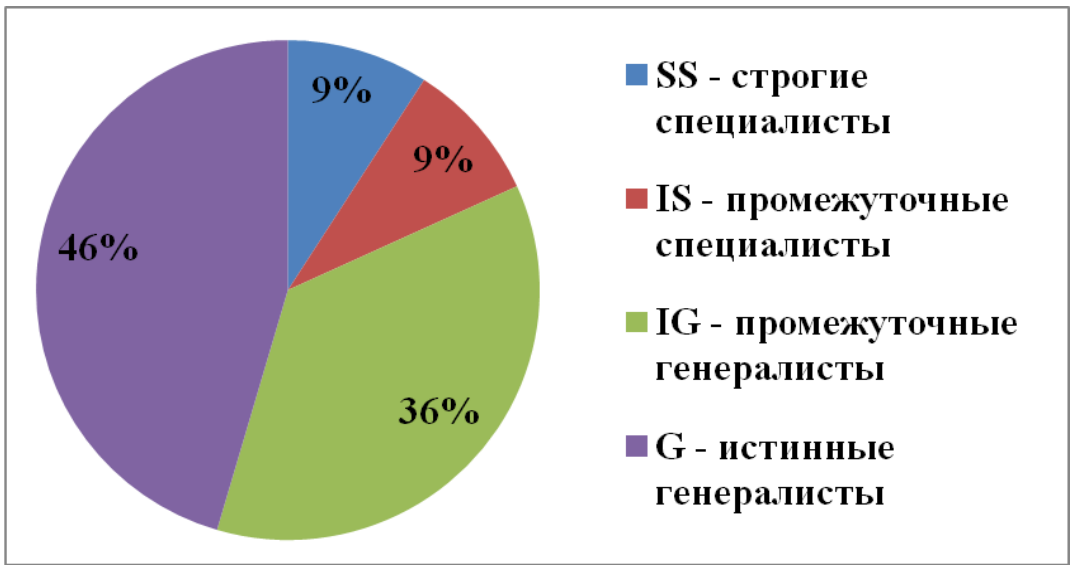

Рисунок 5 – Состав гельминтофауны 19 видов исследованных рыб по проявлению специфичности к хозяевам-рыбам.

В задачи данного исследования не входил анализ многолетних изменений фауны гельминтов исследованных рыб и причин изменения их видового состава или встречаемости. Это связано с тем, что довольно сложно сравнивать вновь полученные данные с имеющимися в литературе, т.к. многие таксоны претерпели ревизии и некоторые ранее отмечаемые виды впоследствии оказались сборными, не всегда есть достаточные подтверждения находок редких видов, различаются районы и сезоны сбора материала, сложно выделить какую-нибудь причину из комплекса естественных и антропогенных факторов.

Однако из около 160 видов гельминтов, описываемых в литературе для 19 видов исследованных рыб, нами найдено только 55 видов: из 32 видов Monogenea, зарегистрированных у этих рыб в Черном море – только 17, из 13 видов Cestoda – 3, из 88 видов Trematoda – 23, из 9 видов Acanthocephala – 4 и из 19 видов Nematoda – 8 (Таблица 1 и Приложение 1 Таблица 2).

При этом отсутствие только некоторых узкоспецифичных видов гельминтов можно объяснить уменьшением численности их специфичных хозяев. Например, в разряд очень редко встречаемых у побережья Крыма рыб перешли такие ранее довольно распространенные в этом районе виды, как пеламида и скумбрия (у 5 особей скумбрии, выловленной в акватории Севастополя в 2011–2013 гг.,

паразитов найдено не было, и эти данные не включены в анализ). Соответственно, такие узкоспецифичные гельминты, как моногенея *Capsala pelamydis* (Taschenberg, 1878) и дидимозоидная трематода *Unitubulotestis pelamydis* (Taschenburg, 1879), а также паразит скумбрии – моногенея *Kuhnia scombri* (Kuhn, 1829) в послдение десятилетия не регистрируются у побережья Крыма.

Некоторые виды, сообщаемые в публикациях, редкие и единичные находки у тех 19 видов рыб, которые мы исследовали, например, 3 вида скребней *Paracanthocephaloides incrassatus* (Molin, 1858), *Golvanacanthus blennii* Paggi & Orecchia, 1972 и *Solearhynchus rhytidotes* (Monticelli, 1905) – типичные паразиты донных рыб, таких как бычковые, собачковые, морской ерш, морской язык и др., очевидно, по этой причине мы не нашли их у обследованных пелагических рыб. Единично в Черном море были найдены такие моногенеи как *Gyrodactylus harengi* Malmberg, 1957 (Дмитриева, Герасев, 1997) и *Polyclithrum mugilini* Rogers, 1967 (Герасев, Дмитриева, Гаевская, 2002), также не обнаруженные нами у обследованных шпрота и лобана.

Некоторые виды ранее были зарегистрированы только в юго-западном районе Черного моря, так паразитофауна кефалей (*Mugil cephalus, Chelon auratus, C. saliens*) у побережья Болгарии (Панков, 2011) более богата видами, специфичными моногенеями и трематодами, которые также встречаются у этих рыб в средиземноморском регионе. Так, из 9 видов *Ligophorus*, найденных у лобана, остроноса и сингиля у побережья Болгарии, у побережья Крыма у этих же рыб нами зарегистрировано только 4 вида. Аналогично *Gyrodactylus zhukovi* встречается у *Mugil cephalus* и *Planiliza haematocheilus* в олигогалинных водах Азовского моря, единично отмечался на этих рыбах и в Керченском проливе, но во время нашего исследования в этом районе у этих же хозяев не найден.

Однако не обнаружено 45 видов гельминтов, ранее массово регистрировавшихся у побережья Крыма (см. Приложение 1 Таблица 2; Погорельцева, 1964; Ковалева, 1970; Николаева, Погорельцева, 1965) у таких по-прежнему многочисленных в этом районе рыб как ставрида, атерины, хамса, черноморская сельдь и тюлька.

Так, например, для ставриды в литературе сообщается 21 вид половозрелых трематод, а нами у 400 исследованных особей найдено только 2 вида; аналогично, из 7 половозрелых трематод, регистрировавшихся у черноморской сельди – найдено 2 вида; из 5 у атерины – 2, из 7 у хамсы – 1 и из 4 у тюльки мы не нашли ни одного (Таблица 1; Приложение 1 Таблица 2 и 3). Аналогичные выводы по обеднению фауны трематод у ставриды были ранее сделаны Ю. М. Корнийчук (2005б).

Большинство не найденных паразитов имеют сложные жизненные циклы, а их паразитарные системы включают многие виды гидробионтов разных таксономических и экологических групп. Уменьшение их видового разнообразия может быть связано с уменьшением плотности популяций их промежуточных хозяев у побережья Крыма.

Однако необнаружение паразитов с прямым жизненным циклом, таких как моногенеи *Taurimazocraes markewitschii* и *Gyrodactylus atherinae* Bychowsky, 1933 у многочисленных и исследованных нами в большом количестве хамсы и атерины, не имеет очевидных естественных причин.

Наряду с уменьшением количества видов или их встречаемости, регистрируемых в последние десятилетия у пелагических и придонно-пелагических рыб у побережья Крыма, фауна их паразитов пополнилась, как минимум, 5 видами (*Ligophorus kaohsianghsieni*, *L. pilengas, L. llewellyni, Gyrodactylus mugili* и *G. zukhovi*), вселившимися в регион вместе с хозяином – инродуцированным из Японского моря пиленгасом. При этом случай с изменением паразитофауны пелингаса в новом регионе, очевидно, представляет собой пример исключения из гипотезы «освобождения от врагов» (ERH), которая предполагает, что инвазивный вид будет более успешен в новой среде обитания, т.к. в ней отсутствуют его естественные враги (в том числе паразиты) (Keane & Crawley, 2002). Эта гипотеза широко применялась к инвазивным видам, однако, анализ большого количества публикаций по этой теме (Colautti et al., 2004) выявил, что при сравнении паразитофауны одновременно встречающихся родственных видов, один из которых был аборигенным видом, а другой –

вселенец, ERH подтверждался не более чем в трети исследований. Аналогична ситуация с пиленгасом, который стал в новом месте обитания, в Азово-Черноморском регионе, мишенью для паразитов, которые встречаются у аборигенных видов кефалей, и в результате приобрел больше видов гельминтов, чем у него встречается в нативном ареале – Японском море.

Следует отметить, что В. Л. Сарабеев (Sarabeev, 2015), ранее проанализировавший видовое богатство гельминтов в нативных и инвазионных популяциях *Planiliza haematocheilus*, отметил, что у пиленгаса в Азово-Черноморском регионе найдено больше видов, чем в нативном ареле – Японском море. Однако он считает, что гипотеза «освобождения от врагов» подтверждается на уровне инфрасообществ. Наши данные это не подтверждают, проанализированные нами инфрасообщества гельминтов пелингаса, в целом, беднее, чем его компонентные сообщества (см. главу 4). Следует отметить, что сравнение количества видов гельминтов в работе В. Л. Сарабеева (Sarabeev, 2015) приведено на основе собственных данных автора, касающихся проб только из Азовского моря, с одной стороны, и Залива Посьета и Тавричанского лимана, расположенных недалеко друг от друга в одном районе Японского моря, с другой стороны. С учетом наших и опубликованных данных гельминтофауна пелингаса в обоих регионах представлена большим количеством видов, чем найдено автором: 50 и 25 против 25 и 20 (Sarabeev, 2015). Костандинова А. (Kostadinov, 2008), так же сравнившая видовое богатство пелингаса в разных морях, в качестве нативного ареала этого вида рассматривала весь Северо-Западный тихоокеанский регион и указывала на регистрацию в этом районе 33 видов гельминтов. По нашему мнению, это не совсем корректно, т.к. пелингас инродуцирован в Азово-Черноморский регион именно из российской акватории Японского моря. Современные данные по филогеографии *Planiliza haematocheilus* показывают высокую степень генетической дифференциации популяций пиленгаса из разных морей тихоокеанского региона, вплоть до выделения криптических видов (Durand, Borsa, 2015). Поэтому нативным арелом популяций пелингаса, из

которых были взяты особи для интродукции, следует считать именно западную часть Японского моря.

Таким образом, за последние примерно 50 лет не только паразитофауна кефалевых Черного и Азовского морей пополнилась новыми видами, но и фауна гельминтов, регистрируемых у *Planiliza haematocheilus,* увеличилась на 44 вида, в том числе во время настоящего исследования было найдено 2 вида – новые для пиленгаса.

ГЛАВА 4 ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

Сообщества паразитов существуют в экосистеме в виде совокупностей видов, распределенных между отдельными особями хозяев (инфрасообщества – ИС) и их локальными во времени и пространстве группировками (компонентные сообщества – КС) (Buch et al., 1997), структура которых определяется целым комплексом биогеографических и экологических факторов.

Важными характеристиками сообществ паразитов являются число видов, сосуществующих в нем, их относительное обилие в сообществах разных уровней, оценка равномерности их распределения и вероятности их неслучайного сочетания в различных сообществах, а также анализ их межвидовых и внутривидовых агрегаций.

Эти характеристики сообщества могут быть оценены показателями разнообразия и относительного обилия видов в сообществах разных уровней (Пугачев, 2000), мерами агрегированности распределения видов (Taylor, 1961; Morand, Guegan, 2000) и структурированности сообществ (например, индекс NODF (Almeida-Neto et al., 2008) и кластерный анализ).

Эти подходы были применены для анализа разнообразия и структуры сообществ гельминтов 12 массовых видов пелагических и придонно-пелагических рыб, встречающихся в прибрежной зоне Крыма в Черном и Азовском морях.

4.1 Характеристика видового разнообразия инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов исследованных рыб

Анализируемые сообщества, включают 53 вида гельминтов, различающихся по их встречаемости и численности в компонентных сообществах, в которых они зарегистрированы (Рисунок 6; Приложение 3 Таблица 8).

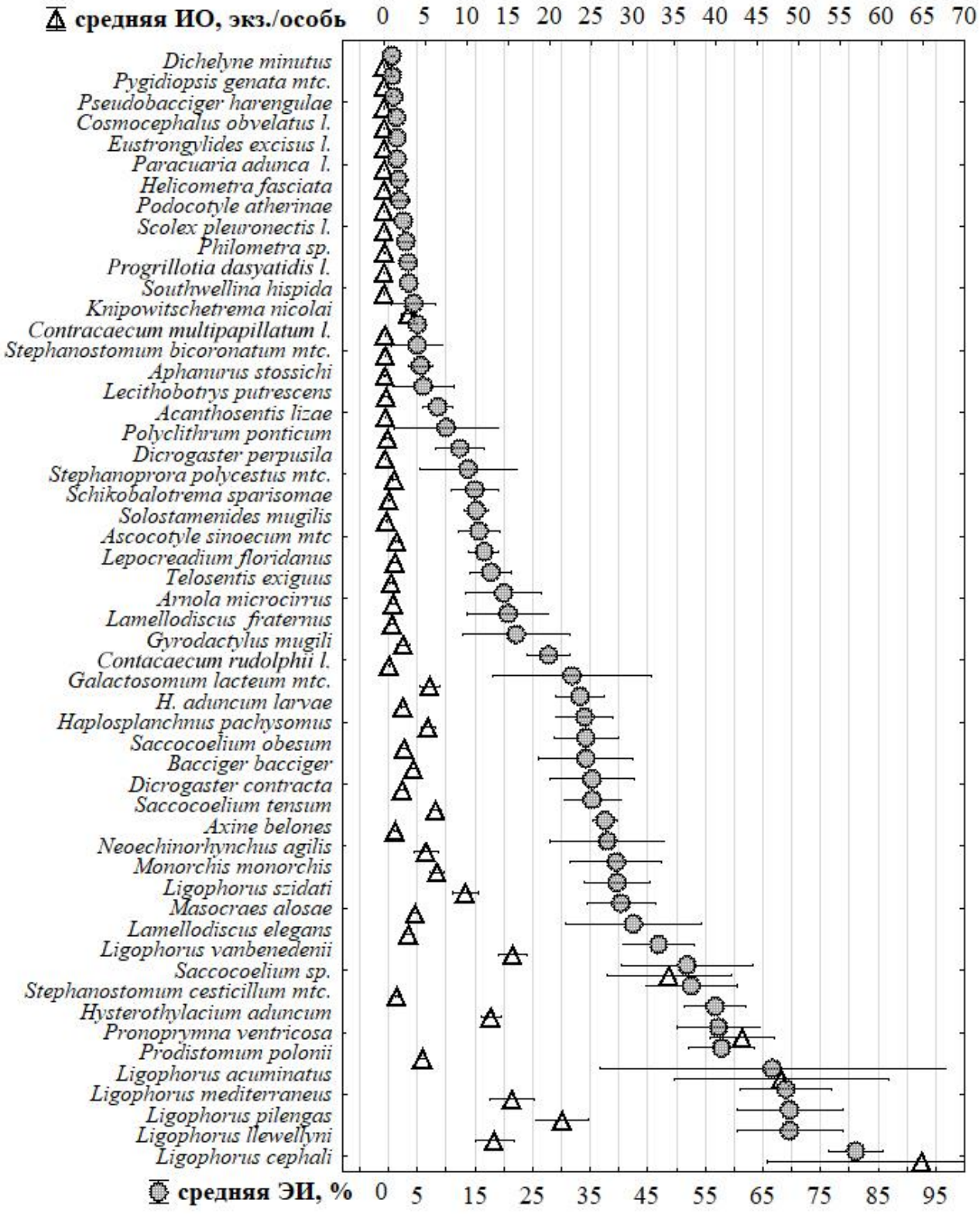

Рисунок 6 – Средние значения (mean±SE) индекса обилия (ИО, экз./особь) и экстенсивности инвазии (ЭИ, %) 53[4] видов гельминтов в компонентных сообществах[5].

[4] Встречаемость и численность *Hysterothylacium aduncum* проанализирована отдельно для рыб, в которых эта нематода достигает половой зрелости, и для рыб, которые служат промежуточными хозяевами (*H. aduncum* l.) и в которых встречаются инцистированные личинки.

Самыми многочисленными являются моногенеи рода *Ligophorus*, а среди 15 гельминтов, ЭИ которых ≤ 5%, а ИО ≤ 0,1 экз./особь, 11 видов представлены личиночными формами (Попюк, Дмитриева, 2016). Виды, которые встречены во всех исследованных компонентных сообществах, в которых они могут присутствовать, представлены только моногенеями (см. Приложение 3 Таблица 8). Это, очевидно, объясняется их прямым жизненным циклом и довольно высокой степенью специфичности к своим хозяевам (почти половина найденных моногеней – специалисты).

Всего проанализировано 2211 инфрасообществ и 103 компонентных сообщества (Таблица 18).

Таблица 18 – Количество видов и проанализированных инфра- и компонентных сообществ гельминтов, найденных у 12 видов рыб в Черном море у побережья Крыма

Вид рыбы	Количество		
	видов (специфичных к семейству / роду / виду рыб)	инфрасо-обществ	компонентных сообществ
Chelon auratus	18 (8 / 3 / 0)*	244	15
Atherina boyeri	15 (0)	448	14
Mugil cephalus	12 (5 / 1 / 3)	62	6
Belone belone	9 (0 / 0 / 2)	214	10
Planiliza haematocheilus	7 (4 / 0 / 2)	36	3
Chelon saliens	6 (3 / 2 / 0)	36	3
Diplodus annularis	6 (1 / 1 / 0)	57	4
Trachurus mediterraneus	6 (0)	363	17
Atherina hepsetus	6 (0)	87	5
Spicara smaris	6 (0)	129	7
Alosa immaculata	5 (1 / 0 / 0)	289	11
Engraulis encrasicolus	3 (0)	246	9

* анализируются только виды гельминтов, найденные при проведении данного исследования. Список всех видов, которые когда-либо регистрировались у этих видов рыб в

[5] Здесь и далее в главе 4 анализируются показатели численности видов гельминтов только для сообществ, т.е. без учета рыб, в которых не было встречено ни одного гельминта. Численность гельминтов в каждой пробе – см. таблицы в Главе 3.

Черном море – см. Приложение 1 Таблица 2.

Наибольшее количество видов гельминтов отмечено у сингиля *Chelon auratus*, атерины *Atherinae boyeri* и лобана *Mugil cephalus*, при этом у кефалевых гельминтофауна на 20–30% представлена видами-специалистами и такую же долю составляют виды, специфичные к семейству – промежуточные генералисты (см. также Главу 3), тогда как у обоих видов атерин найдены только виды – истинные генералисты, паразитирующие у широкого круга хозяев из неродственных таксонов (Таблица 18).

Инфрасообщества характеризовались низким видовым богатством (Таблица 19).

Таблица 19 – Количество видов (N) и показатели разнообразия (HB), выравненности (J) и доминирования (d) видов в исследованных инфрасообществах гельминтов.

Вид рыбы	N	HB*	J	d
	min-max / m±SE			
C. auratus	1-10/3,0±0,1	0-1,7/0,6±0,03	0,4-1,0/0,8±0,01	0,2-1,0/0,7±0,02
A. boyeri	1-5/1,8±0,04	0-1,0/0,2±0,01	0,1-1,0/0,8±0,01	0,3-1,0/0,8±0,01
M. cephalus	2-7/4,2±0,2	0,4-1,5/1,0±0,04	0,3-1,0/0,8±0,02	0,3-0,9/0,5±0,02
B. belone	1-5/1,8±0,06	0-1,2/0,3±0,02	0,05-1,0/0,8±0,02	0,4-1,0/0,8±0,01
P. haematocheilus	1-4/2,5±0,2	0-1,2/0,6±0,06	0,6-1,0/0,8±0,02	0,4-1,0/0,7±0,03
C. saliens	1-3/1,8±0,1	0-0,7/0,2±0,04	0,08-1,0/0,6±0,01	0,6-1,0/0,9±0,03
D. annularis	1-4/1,7±0,1	0-0,9/0,3±0,04	0,15-1,0/0,7±0,04	0,5-1,0/0,9±0,02
T. mediterraneus	1-6/2,1±0,05	0-1,2/0,4±0,02	0,2-1,0/0,8±0,01	0,3-1,0/0,8±0,01
A. hepsetus	1-4/1,8±0,1	0-1,0/0,2±0,03	0,2-1,0/0,7±0,04	0,3-1,0/0,8±0,02
S. smaris	1-4/1,7±0,07	0-0,9/0,3±0,03	0,2-1,0/0,7±0,03	0,4-1,0/0,9±0,02
A. immaculata	1-5/2,3±0,07	0-1,3/0,4±0,02	0,03-1,0/0,6±0,02	0,3-1,0/0,8±0,01
E. encrasicolus	1-3/1,4±0,03	0-0,7 / 0,1±0,01	0,1-1,0/0,7±0,03	0,3-1,0/0,9±0,01

*Обозначения: HB – индекс Бриллюэна; J – индекс выравненности по обилию видов Пиелу; d – индекс доминирования Бергера-Паркера

Максимальное отмеченное в проанализированных инфрасообществах значение индекса Бриллюэна (HB) было 1,7. Среднее значение HB для инфрасообществ гельминтов большинства видов рыб менее 0,5 и для этих сообществ характерны высокие значения индекса доминирования Бергера-Паркера (d) 0,8–0,9 (Попюк, Дмитриева, 2016).

Наибольшие значения HB отмечены для инфрасообществ паразитов трех видов кефалей (сингиля, лобана и пиленгаса), они так же характеризовались и наибольшей сбалансированностью по обилию видов: индекс Пиелу во всех инфрасообществах был выше 0,3 (Таблица 19).

При этом значимой зависимости между общим числом видов, зарегистрированных у каждого вида рыб (Таблица 18), и их средним количеством в инфрасообществе, а также со средним значением HB (Таблица 19) не выявлено: r-Спирмена равнялся 0,50 и 0,44, соответственно, при $p>0,05$, что составило недостоверный уровень корреляции.

Так, несмотря на то, что у атерины в районе исследования паразитирует 15 видов гельминтов, в одном инфрасообществе встречается не более 5, тогда как у сингиля и лобана, у которых паразитирует сравнимое количество видов – 18 и 12, среднее количество видов и HB в 3 и 5 раз выше, чем соответствующие показатели инфрасообществ гельминтов *A. boyeri*. У пиленгаса встречено в 2 раза меньше видов гельминтов (8 видов), чем у трех вышеперечисленных рыб, однако среднее значение HB такое же, как и у сингиля и в 3 раза больше, чем у атерины (Таблица 19). Очевидно, это объясняется тем, что среди гельминтов кефалевых рыб довольно высок процент видов-специалистов (17–33%), для которых также характерны высокие показатели встречаемости и численности (Рисунок 5) у этих специфичных для них хозяев (Попюк, Дмитриева, 2016). В то время как все отмеченные у атерины гельминты были представлены видами-генералистами, половина из которых – обычные паразиты пресноводных и солоноватоводных рыб (см. Главу 3), для которых атерина скорее случайный хозяин.

В целом, большинство проанализированных инфрасообществ (73 %) были представлены 1–2 видами, что объясняет и высокие (0,5–0,9) средние значения индекса доминирования (Таблица 19).

Анализ компонентных сообществ гельминтов этих же видов рыб показал, что они также не отличаются высоким видовым разнообразием (Таблица 20), хотя оно несколько выше, чем в инфрасообществах (Таблица 19).

Таблица 20 – Количество видов (N), показатели разнообразия (H), выравненности (J) и доминирования (d) видов в исследованных компонентных сообществах гельминтов

Вид рыбы	N	H*	J	d
	min-max/m±SE			
C. auratus	1-14/7,1±0,9	0-2,0/1,2±0,1	0,4-0,9/0,7±0,04	0,3-10/0,5±0,04
A. boyeri	2-8/5,9±0,5	0,6-1,7/1,1±0,1	0,4-0,9/0,7±0,05	0,3-0,8/0,5±0,05
M. cephalus	2-10/5,0±0,7	0,2-1,6/1,0±0,1	0,3-1,0/0,7±0,05	0,4-0,9/0,6±0,04
B. belone	1-7/3,7±0,5	0-1,2/0,7±0,1	0,2-0,9/0,6±0,08	0,4-1,0/0,7±0,07
P. haematocheilus	1-7/2,9±0,6	0-1,1/0,6±0,1	0,6-0,9/0,7±0,05	0,5-1,0/0,7±0,06
C. saliens	2-4/3,0±0,3	0,3-0,7/0,4±0,11	0,4-0,6/0,4±0,07	0,7-0,9/0,8±0,06
D. annularis	2-4/3,0±0,4	0,3-1,1/0,6±0,2	0,3-0,8/0,5±0,1	0,6-0,9/0,8±0,07
T. mediterraneus	2-6/4,5±0,3	0,1-1,3/0,9±0,06	0,2-0,9/0,6±0,04	0,4-0,9/0,6±0,03
A. hepsetus	4-6/4,8±0,5	0,7-1,1/0,9±0,1	0,4-0,8/0,6±0,1	0,5-0,8/0,7±0,06
S. smaris	2-5/3,1±0,4	0,05-1/0,6±0,13	0,1-0,9/0,5±0,11	0,5-0,9/0,7±0,06
A. immaculata	1-6/4,0±0,4	0-0,9/0,5±0,1	0,1-0,8/0,4±0,07	0,6-1,0/0,8±0,04
E. encrasicolus	1-3/1,7±0,3	0-0,7/0,3±0,1	0,3-0,9/0,6±0,1	0,6-1,0/0,9±0,05

*Обозначения: H – индекс Шеннона; J – индекс выравненности по обилию видов Пиелу; d – индекс доминирования Бергера-Паркера

Наибольшие значения индекса Шеннона (H), в среднем от 0,9 до 1,0, отмечены для компонентных сообществ гельминтов ставриды, обоих видов атерин, сингиля и лобана (Таблица 20).

При этом компонентные сообщества гельминтов *Atherina boyeri, A. hepsetus* и *T. mediterraneus* имеют показатели разнообразия и выравненности существенно выше, чем их инфрасообщества (Таблицы 18 и 19).

Однако, в целом, между аналогичными характеристиками разнообразия компонентных сообществ и составляющих их инфрасообществ наблюдается значимая положительная зависимость. Так индекс Спирмена составил: 0,66 для корреляции количества видов в инфра- vs. компонентном сообществах; 0,53 – HB vs. H; 0,60 и 0,53 – между, соответственно, индексами J и d в инфра- vs. компонентном сообществах, при уровне значимости $p < 0,05$.

4.2 Проверка соответствия структуры исследованных компонентных сообществ гельминтов модели «доминирующих – редких видов» и модели «вложенности»

Для проверки соответствия исследуемых сообществ модели «доминирующих – редких видов» («core – satellite» по Hanski, 1982) проанализирована модальность распределения встречаемости гельминтов и наличие значимой положительной корреляции между средней численностью гельминта и его встречаемостью в компонентных сообществах (Рисунки 7 – 18: А и Б).

Для большинства проанализированных сообществ выявлена бимодальность распределения встречаемости в них видов, в двух – сообществах гельминтов, паразитирующих у атерины *A. boyeri* и саргана *B. belone*, присутствуют три группы видов: доминирующие (основные), промежуточные (второстепенные) и редкие (сопутствующие) (Рисунки 11, 13). При этом во всех сообществах наблюдается достоверная положительная линейная зависимость между встречаемостью (ЭИ, %) и численностью (log ИО) видов (см. Приложение 3 Таблица 10). Таким образом, все проанализированные сообщества соответствовали модели «доминирующих – редких видов» («core – satellite») в соответствии с работой Буш с соавторами (Bush et al., 1997).

Группы доминирующих видов в сообществах гельминтов, паразитирующих у разных хозяев-рыб, включали от 13 до 67 % всех видов, но в большинстве сообществ (в 8 из 12) составляли не более трети видов (Рисунки 7 – 18: А). Это согласуется с общей тенденцией, отмеченной ранее для многих сообществ и заключающейся в том, что количество регионально редких видов в сообществах больше, чем доминирующих (Morand, Guegan, 2000).

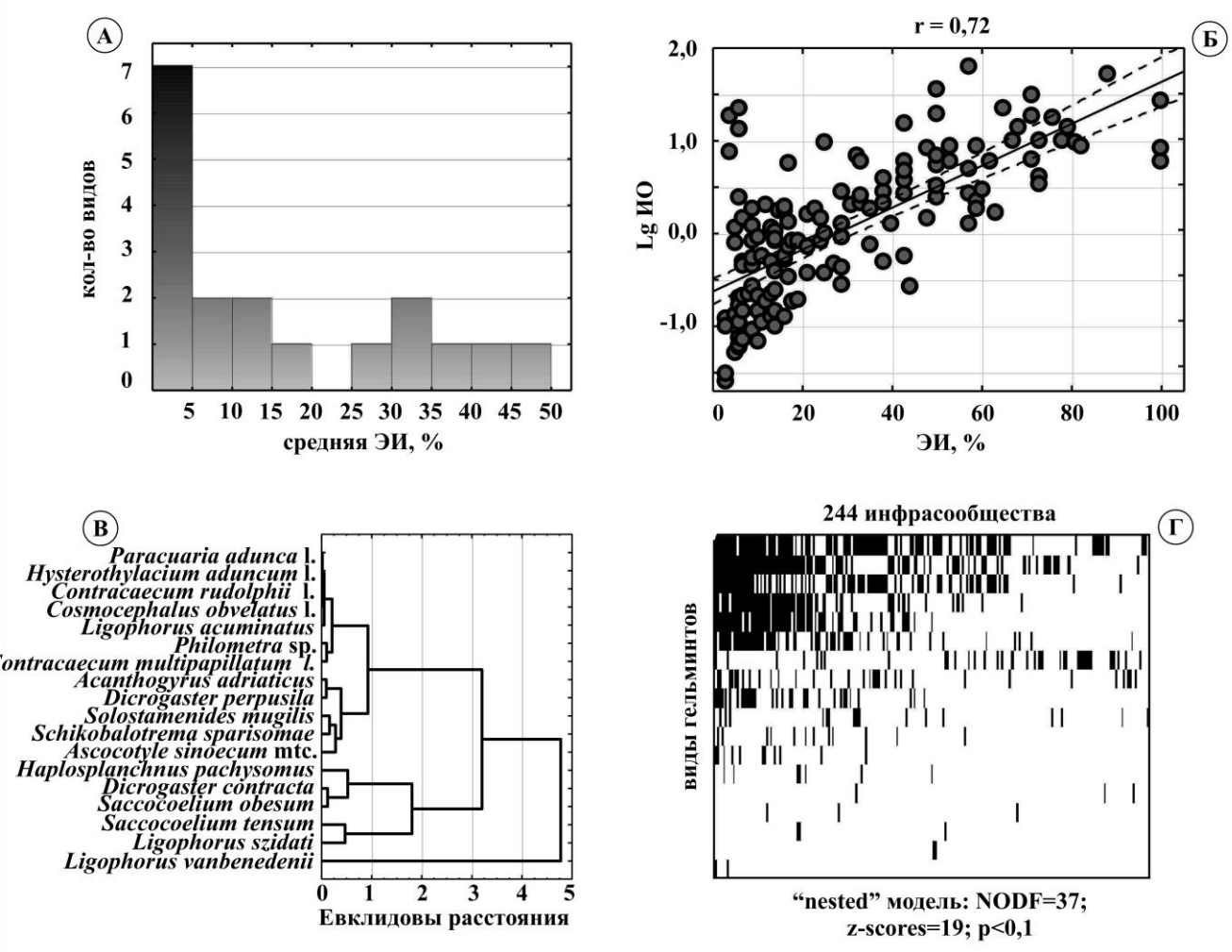

Рисунок 7 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Chelon auratus*: А – Распределение средних показателей экстенсивности инвазии в компонентных сообществах (ЭИ, %); Б – Корреляция численности (log ИО) и встречаемости (ЭИ) в компонентных сообществах; В – Кластеризация видов по средним значениям ЭИ и ИО в компонентных сообществах; Г – Упорядоченная матрица «присутствия vs. отсутствия» видов в инфрасообществах и соответствующие ей показатели NODF.

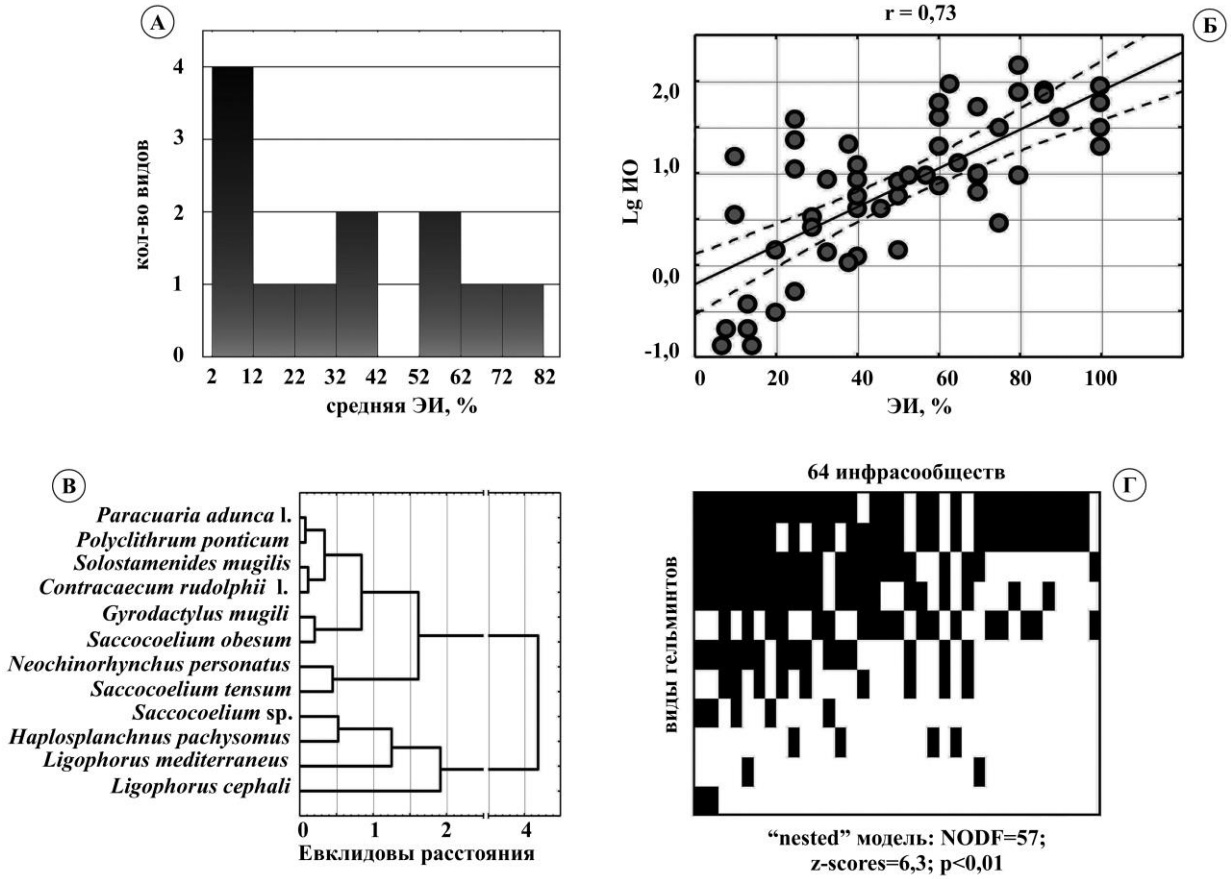

Рисунок 8 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Mugil cephalus*: А–Г – как на рисунке 7.

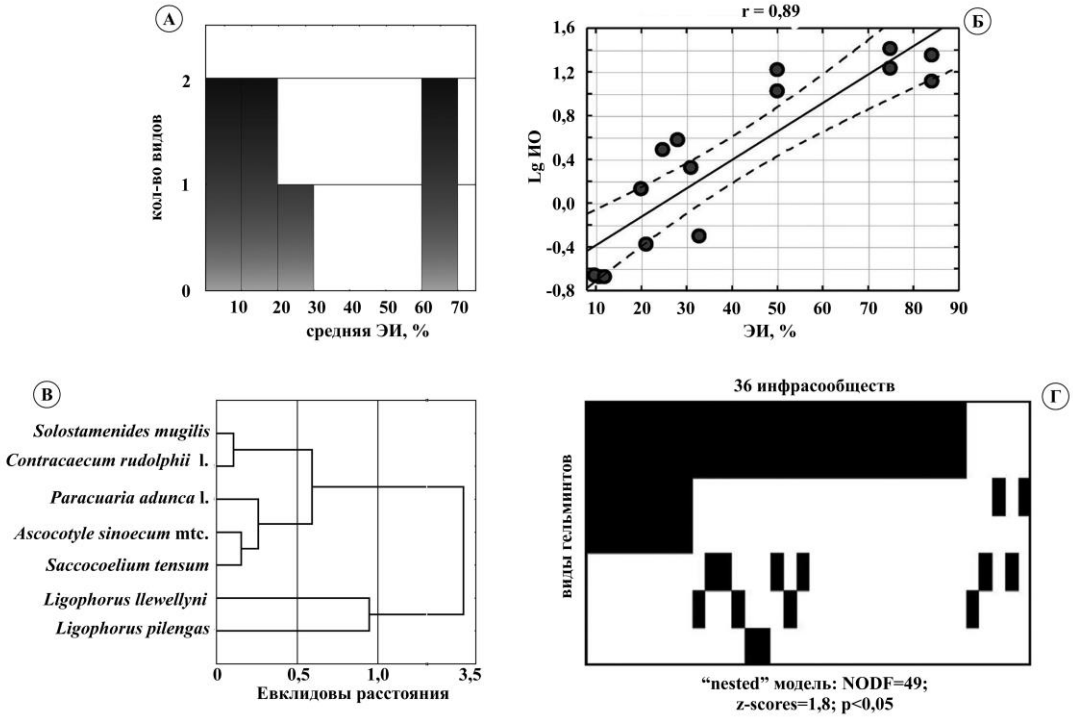

Рисунок 9 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Planiliza haematocheilus*: А–Г – как на рисунке 7.

Не выявлено значимой зависимости между количеством видов, паразитирующих у исследованных видов рыб в регионе (Таблица 18), и числом доминирующих в соответствующих сообществах видов гельминтов ($p>0,05$).

Ранее было высказано предположение, что отношение встречаемости (ЭИ) и обилия (log ИО) паразитов, соответствующее модели «доминирующих – редких видов», может быть связано с их разной специфичностью к хозяевам (Poulin, 1998; 1999) или предсказуемостью ресурса (Brown, 1984). Это предполагает, что виды, использующие несколько хозяев или, другими словами – более широкий диапазон ресурсов, будут более распространены и обильны в сообществах, т.е. доминировать. Проверка этой гипотезы, например, на моногенеях рода *Dactylogyrus*, в целом, ее подтвердила (Simkova et al., 2002), тогда как тестирование на паразитических нематодах не выявило такой закономерности (Morand, Guégan 2000).

Анализ нашего материала, в целом, также не показал связи между присутствием или количеством видов-специалистов в сообществах (Таблица 18) и составом и количеством доминирующих в них видов.

Так, у кефалей, в гельминтофауне которых присутствует большое количество паразитов, которые встречаются только у рыб этого семейства, группа доминирующих видов представлена исключительно этими видами. Такие гельминты, каждый из которых паразитирует только у одного вида рыб (строгие специалисты), как *Ligophorus mediterranneus, L. cephali, L. pilengas* и *L. llewellyni* были наиболее распространены и обильны в сообществах паразитов лобана и пиленгаса, соответственно (Рисунок 8, 9). С другой стороны, такие узкоспецифичные виды, как *Polyclithrum ponticum* и *Ligophorus acuminatus*, не вошли в группу доминирующих видов в сообществах гельминтов лобана и сингиля, соответственно (Рисунок 7, 9), являясь редкими видами. Однако среди доминирующих видов оказались не только виды-специалисты, часть из них, например, трематода *Haplosplanchnus phachysomus* встречается у кефалей, принадлежащих к разным родам.

Аналогично, в сообществах гельминтов, паразитирующих у саргана, в группу доминирующих видов вошла встречающаяся только у этой рыбы моногенея *Axine belones*. С другой стороны, такие виды-генералисты как нематода *Hysterothylacium aduncum* и скребень *Telosentis exiguus* так же доминировали в сообществах гельминтов саргана (Рисунок 13), половозрелые нематоды – у ставриды и сельди (Рисунки 15, 17), а ее личинки – у смариды и хамсы (Рисунок 16, 18).

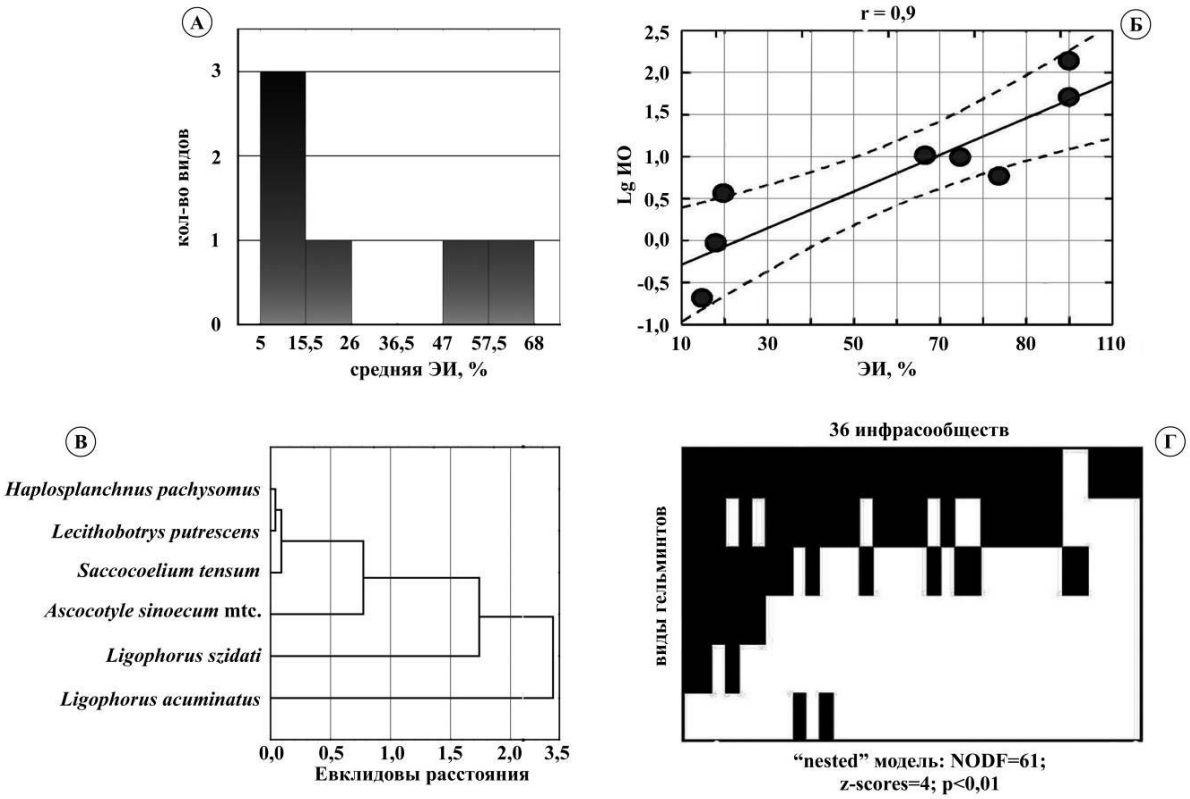

Рисунок 10 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Chelon saliens*: А–Г – как на рисунке 7.

Также не выявлено зависимости между составом доминирующих видов и сложностью их жизненных циклов и тем, на какой стадии развития (половозрелые особи или личинки) они паразитируют в данном хозяине.

Так, у кефалевых рыб, ласкиря, ставриды и сельди все доминирующие виды – гельминты, достигающие половой зрелости в этих рыбах (Рисунки 6 – 10, 14, 15, 17: В), тогда как у атерин, смариды и хамсы в сообществах доминируют личиночные формы (Рисунки 11, 12, 18: В).

Доминирующие виды имели средние показатели ЭИ в проанализированных компонентных сообществах от 18 до 80 %, а средние значения ИО от 0,6 до 61,5 экз./особь (см. Приложение 3 Таблица 9).

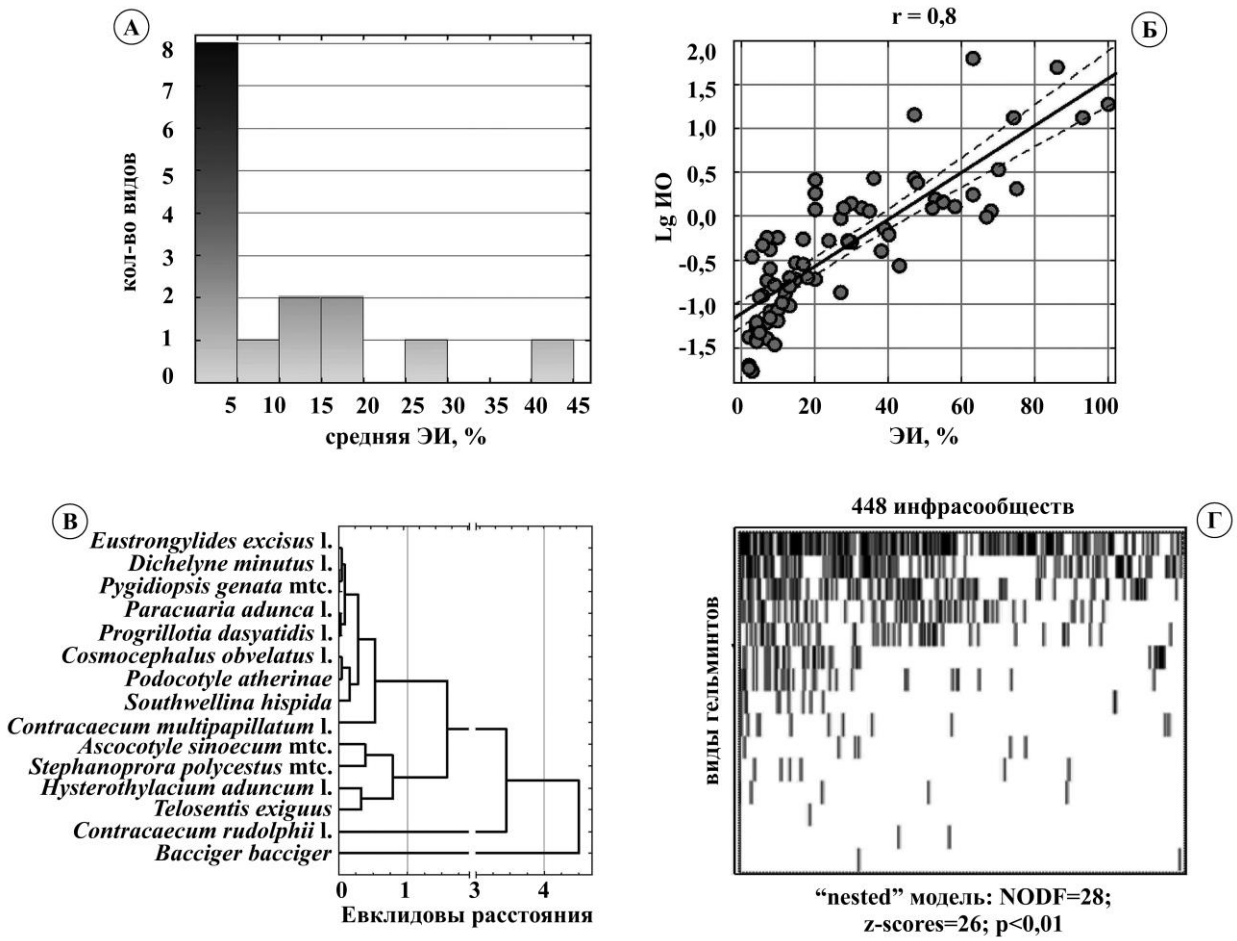

Рисунок 11 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Atherina boyeri:* А–Г – как на рисунке 7.

Ранее в ряде исследований структуры сообществ паразитов предлагалось использовать только значения ЭИ для выделения групп доминирующих (основных), промежуточных (второстепенных) и редких (сопутствующих) видов. При этом для определения параметров ЭИ, характерных для доминирующих видов, принимались результаты анализа встречаемости видов в конкретных сообществах, исследованных ранее. Так, например, в работе Ю. К. Чугуновой, Н. М. Пронина (2011) в качестве референсных взяты значения из исследования сообществ гельминтов уток (Bush, Holmes, 1986), где ЭИ >70% соответствовала доминирующим (основным), а <40 % – редким (сопутствующим) видам.

В других работах для определения роли видов в сообществах использовалось среднее значение ИО. Например, при изучении сообществ бычковых рыб, для доминирующих видов (core) были приняты значения ИО >2 экз./особь, для промежуточных (secondary) – 0,6–2, для редких (satellite) – 0,2–0,6 и <0,2 – для случайных (rare) видов (Zander et al., 2000).

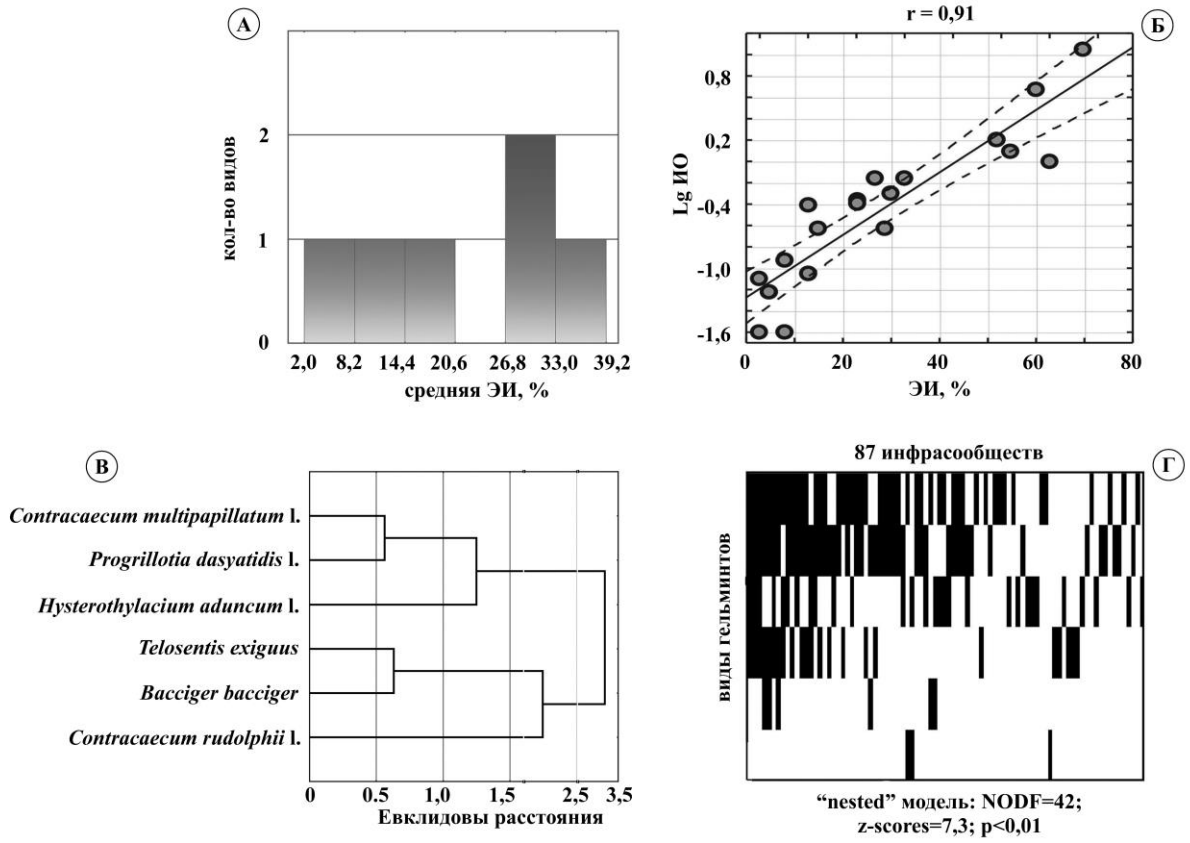

Рисунок 12 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Atherina hepsetus*: А–Г – как на рисунке 7.

Однако для градации видов в рамках модели «доминрующих – редких» («core-satellite» по Hanski, 1982) должно соблюдаться 2 правила: (1) значимая положительная корреляция между ЭИ и ИО (log) и (2) бимодальность (тримодальность) встречаемости видов во всех компонентных сообществах (Bush et al., 1997; Morand, Guegan, 2000). Если соблюдаются эти правила, как в случае исследованных нами сообществ (Рисунки 7 – 18: А и Б), последние могут рассматриваться как соответствующие этой модели, а среди составляющих их видов имеет смысл выделять доминирующие – редкие группы. При этом интервал

значений ЭИ и ИО для доминирущих, промежуточных или редких видов в каждом сообществе будет разным.

Так, только в двух из исследованных нами сообществ гельминтов, паразитирующих у пиленгаса и смариды, средняя ЭИ доминантных видов была > 70 %, в остальных компонентных сообществах этот показатель составлял <60 %. Также только в 9 из 12 сообществ доминирующие виды имели средние значение ИО> 2 экз./особь (см. Приложение 3 Таблица 9).

Таким образом, ни один из рассматриваемых показателей: ЭИ или ИО, в отдельности, не описывает полностью группы доминирующих видов в проанализированных сообществах гельминтов 12 видов рыб.

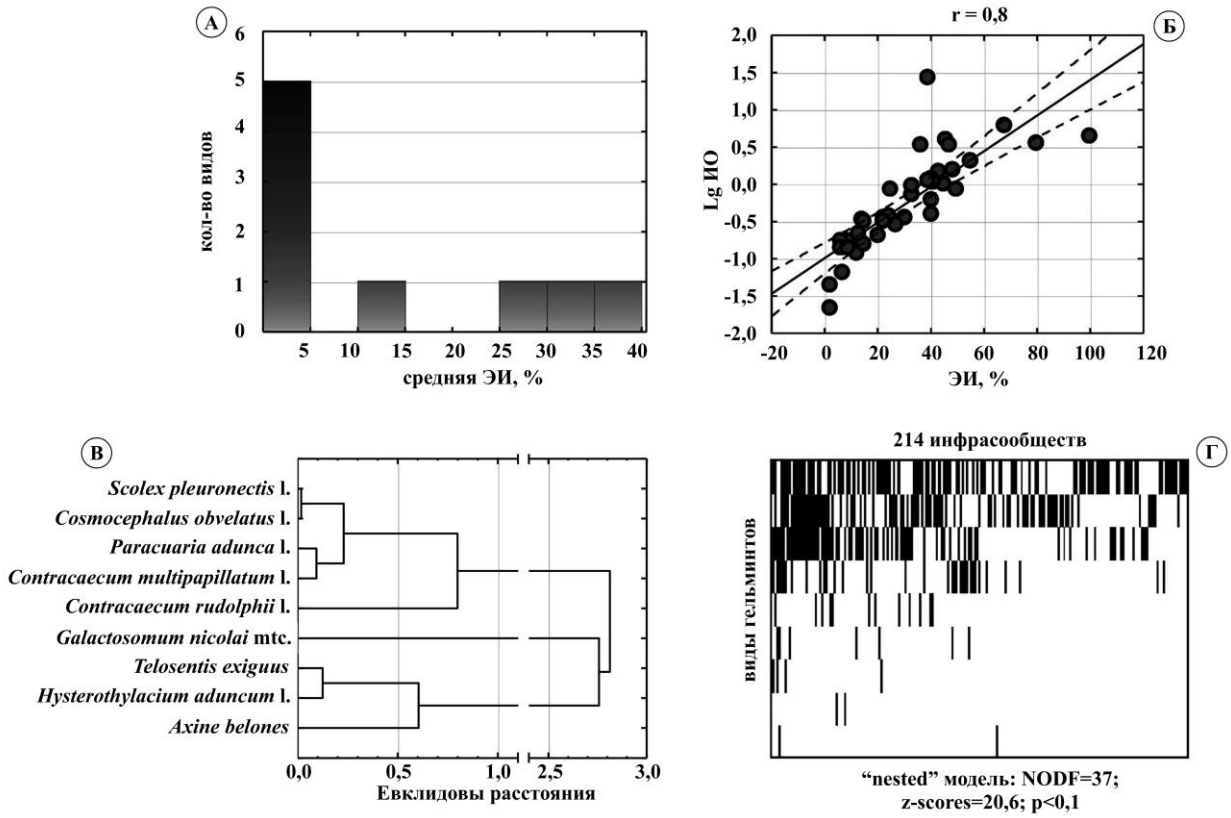

Рисунок 13 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Belone belone*: А–Г – как на рисунке 7.

Однако кластерный анализ средних значений ЭИ и ИО видов (Рисунки 7 – 18: В) показал высокую степень совпадения с модальностью распределения ЭИ (Рисунки 7 – 18: А) и может быть рекомендован для выделения доминирующих,

промежуточных и редких видов в сообществах, которые соответствуют основным условиям модели «доминирующих – редких видов» по (Hanski, 1982).

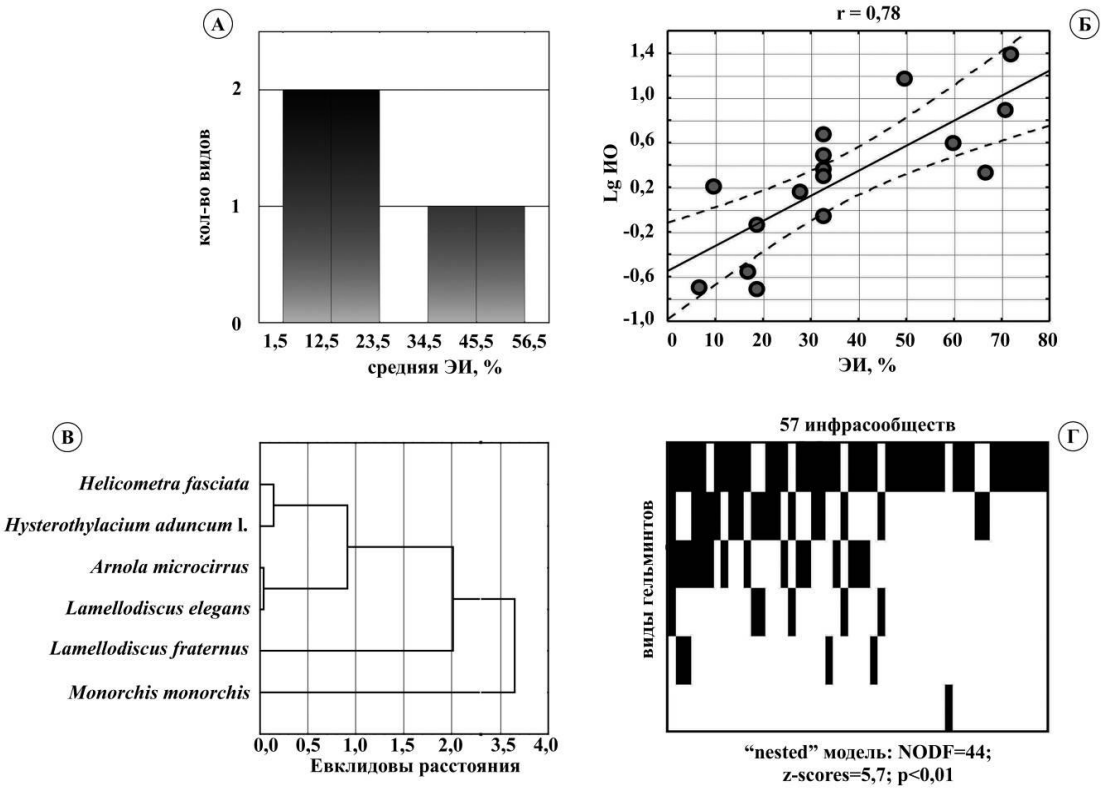

Рисунок 14 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Diplodus annularis*: А–Г – как на рисунке 7.

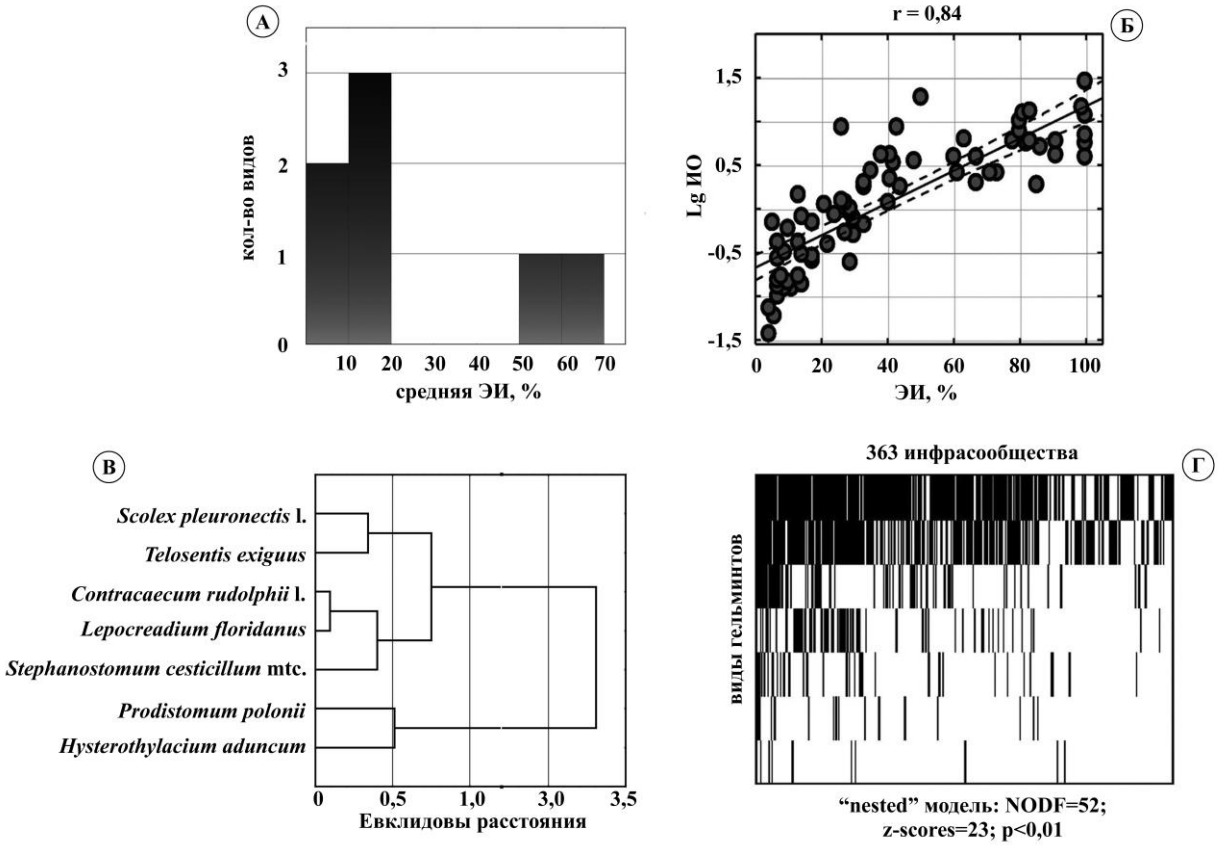

Рисунок 15 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Trachurus mediterraneus*: А–Г – как на рисунке 7.

Для анализа пространственной структуры сообществ использовался индекс NODF (Almeida-Neto et al., 2008). Проанализированные сообщества гельминтов соответствовали модели «вложенной» (nestedness) структуры (Рисунки 7 – 18: Г): самые редкие виды встречались в самых богатых по количеству видов инфрасообществах, а самые бедные инфрасообщества были представлены, как правило, видами, доминирующими в соответствующем компонентном сообществе. Показатель NODF был в пределах от 28 до 57 (при 0 значении – виды не встречаются в одних и тех же сообществах, а при 100 – каждый менее распространенный вид встречается в рыбе только совместно с более распространенными видами), а вероятность случайного формирования такой структуры составляла менее 95% для всех сообществ (см. Приложение 3 Таблица 10).

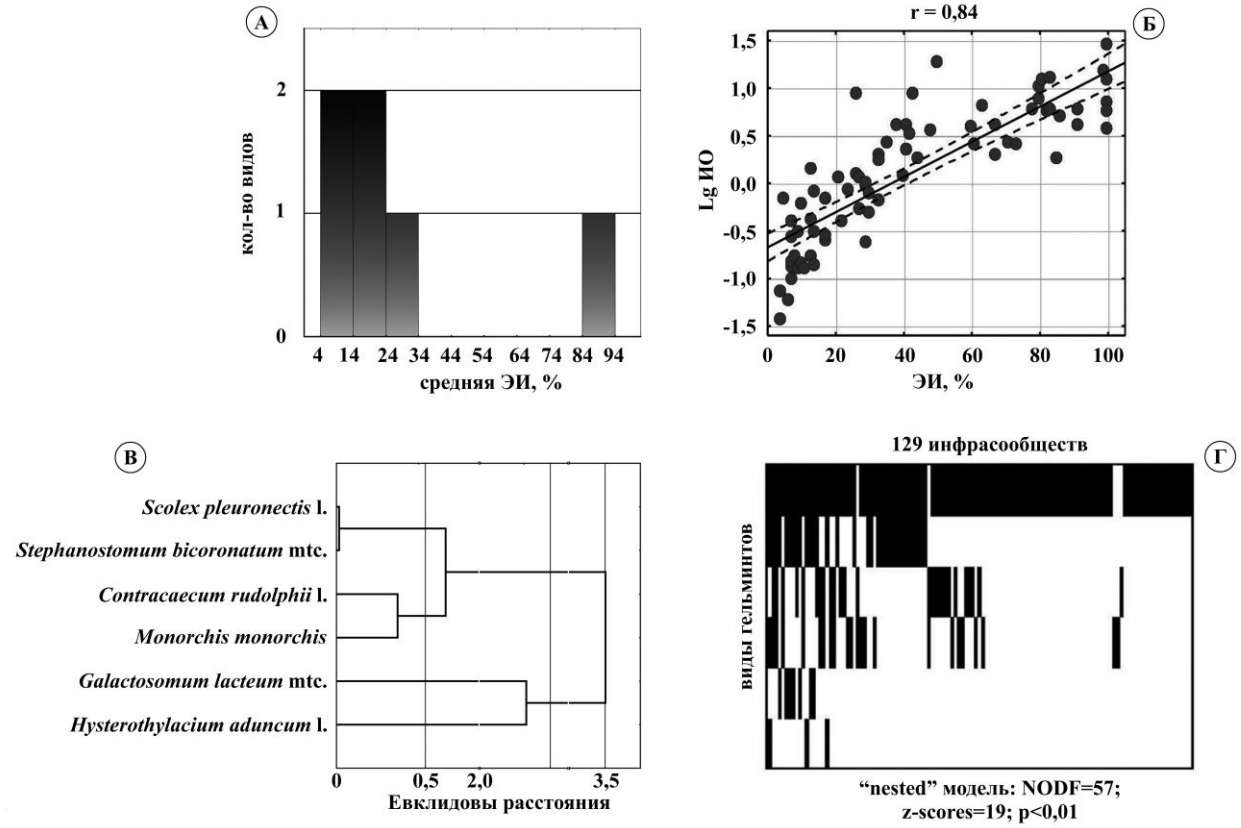

Рисунок 16 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Spicara smaris*: А–Г – как на рисунке 7.

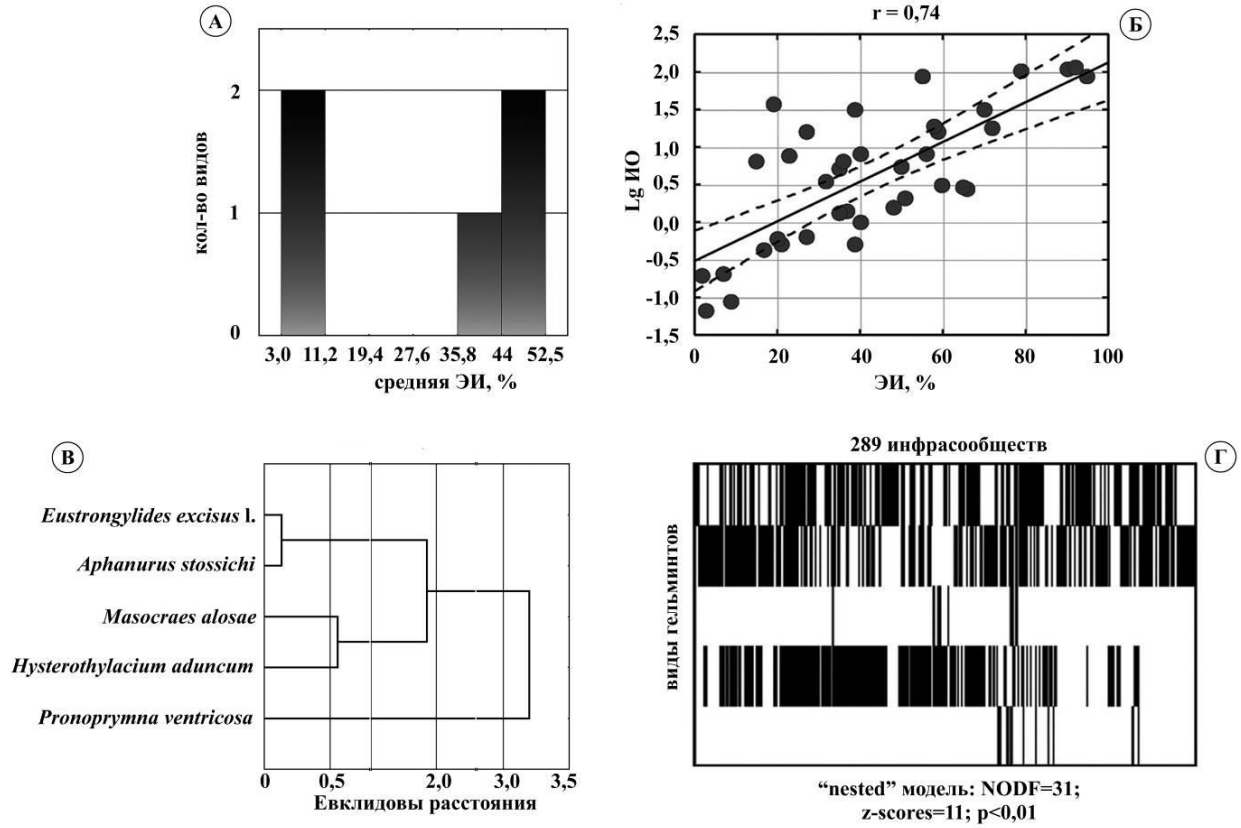

Рисунок 17 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Alosa immaculate*: А–Г – как на рисунке 7.

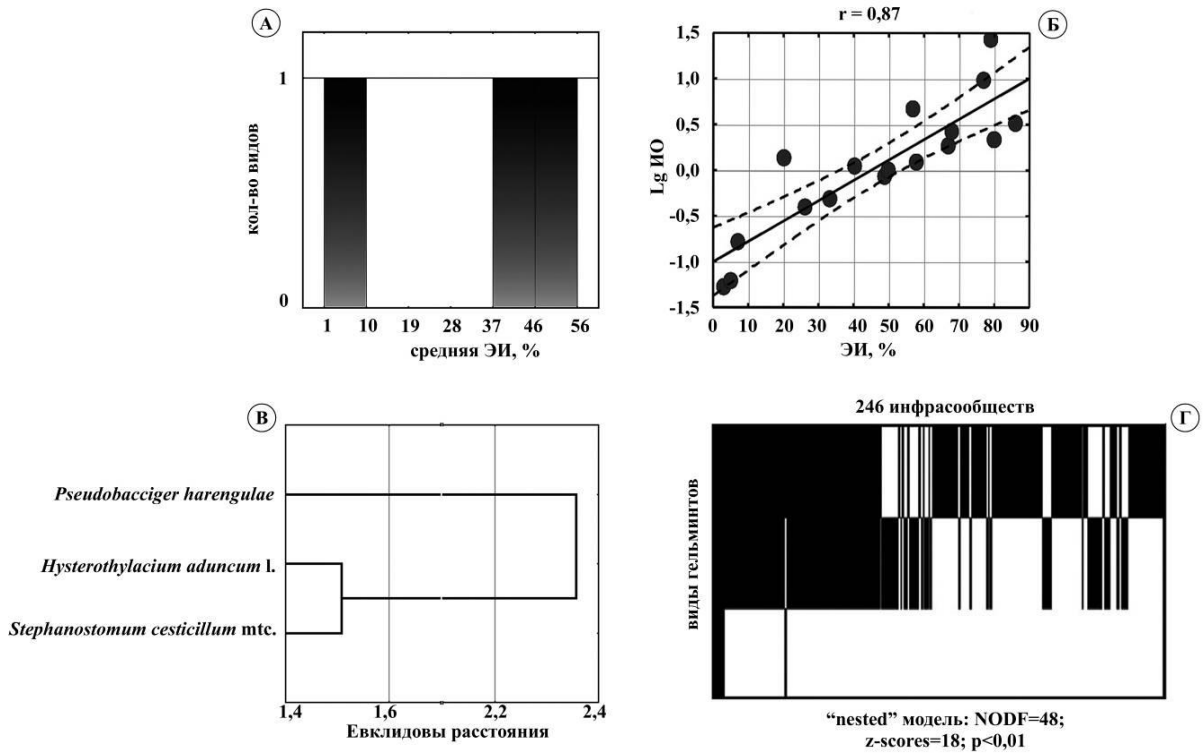

Рисунок 18 – Характеристика структуры сообществ гельминтов, паразитирующих у *Engraulis encrasicolus*: А–Г – как на рисунке 7.

При этом показатель вложенности NODF не зависел от среднего количества видов в инфрасообществе и компонентном сообществе (см. Приложение 3 Таблица 10), r-Пирсона составил 0,2 и 0,5, соответственно, при $p > 0,5$.

Таким образом, все проанализированные компонентные сообщества гельминтов, паразитирующих у 12 обследованных пелагических и придонно-пелагических рыб в акватории Крыма, соответствовали как модели «доминирующих – редких видов», так и модели «вложенности».

4.3 Характеристика распределения гельминтов между инфрасообществами и их межвидовые отношения в компонентных сообществах

Между отдельными инфрасообществами, входящими в компонентное сообщество, особи гельминтов (см. Приложение 3 Таблица 8) могут быть распределены равномерно, случайно или агрегировано, при этом тип распределения имеет большое значение для понимания процессов формирования

популяций и сообществ паразитов (Иешко, 1988; Аниканова и др., 2007; Anderson et al.,1982).

Для характеристики этого распределения вычислен показатель ***b*** – коэффициент *регрессии* вариансы (S^2) к среднему обилию паразита (ИО) в каждом компонентном сообществе, описываемой уравнением $\log(S^2) = \log(a) + \boldsymbol{b}\times\log(ИО)$: $b>1$ – распределение носит агрегированный характер, $b=1$ – случайное, $b<1$ – равномерное (Taylor, 1961).

Мы исследовали распределение 31[6] вида гельминтов, т.к. в анализ были включены только те компонентные сообщества, в которых было не менее 10 рыб, зараженных данным паразитом, и, в свою очередь, таких компонентных сообществ не менее 5 (Таблица 21).

Большинство исходных данных хорошо согласуются с полученными моделями линейной регрессии (коэффициент детерминации $R^2> 0,72$) и уравнения регрессии с соответствующими значениями *b* были статистически значимы ($p <0,05$). Исключение составили 2 вида (*D. contracta* и *A. belones*), для которых получены значения $R^2<0,50$ при $p>0,05$.

Таблица 21 – Характеристика распределения особей гельминтов каждого вида в компонентных сообществах

Вид гельминта	Количество		Показатели линейной регрессии		
	видов рыб	КС	***b*** ± SE	R^2	p
1	2	3	4	5	6
Stephanostomum cesticillum mtc.	2	16[a]	0,7±0,22	0,42	0,007
Bacciger bacciger	2	11	1,2±0,12	0,92	<0,001
Dicrogaster contracta	1	11	1,2±0,50	0,42	0,030 [b]
Progrillotia dasyatidis l.	2	6	1,2±0,12	0,96	<0,001
Pronoprymna ventricosa	1	10	1,2±0,20	0,83	<0,001
Southwellina hispida	1	5	1,2±0,12	0,97	0,002
Paracuaria adunca l.	5	7	1,25±0,15	0,93	<0,001

[6] Взрослые и личинки нематоды *Hysterothylacium aduncum* проанализированы отдельно

Продолжение Таблицы 21

1	2	3	4	5	6
Axine belones	1	10	1,35±0,70	0,32	0,090
Contracaecum rudolphii l.	6	50	1,4±0,08*	0,86	<0,001
Contracaecum multipapillatum l.	3	15	1,4±0,12*	0,91	<0,001
Hysterothylacium aduncum l.	6	30	1,4±0,10*	0,86	<0,001
Acanthogyrus adriaticus	1	8	1,5±0,13*	0,96	<0,001
Dicrogaster perpusilla	1	6	1,5±0,20	0,90	0,004
Monorchis monorchis	2	8	1,5±0,17*	0,92	<0,001
Prodistomum polonii	1	16	1,5±0,11*	0,93	<0,001
Saccocoelium obesum	2	18	1,5±0,15*	0,86	<0,001
Telosentis exiguus	3	26	1,5±0,08*	0,94	<0,001
Ligophorus szidati	2	14	1,55±0,3	0,72	<0,001
Ligophorus vanbenedenii	1	12	1,6±0,25*	0,81	<0,001
Saccocoelium sp.	1	6	1,6±0,20*	0,93	0,001
Solostamenides mugilis	3	14	1,6±0,12*	0,94	<0,001
Hysterothylacium aduncum	3	35	1,7±0,10*	0,90	<0,001
Ascocotyle sinoecum mtc.	3	17	1,7±0,12*	0,93	<0,001
Haplosplanchnus pachysomus	2	20	1,7±0,08*	0,96	<0,001
Lepocreadium floridanus	1	15	1,7±0,13*	0,93	<0,001
Saccocoelium tensum	2	24	1,7±0,16*	0,83	<0,001
Schikhobalotrema sparisomae	1	10	1,7±0,20*	0,90	<0,001
Masocraes alosae	1	10	1,8±0,10*	0,98	<0,001
Scolex pleuronectis l.	2	6	1,8±0,23*	0,94	0,001
Ligophorus mediterraneus	1	7	2,0±0,20*	0,94	<0,001
Ligophorus cephali	1	7	2,3±0,20*	0,96	<0,001
Neochinorhynchus personatus	1	5	2,5±0,13*	0,99	<0,001

Примечание: [a] каждое компонентное сообщество включает не менее 10 зараженных данным паразитом рыб; [b]Подчеркнуты значения R^2 недостоверные при $p>0,05$; * значения *b* значимо отличаются от 1 (t-критерий Стьюдента, $p<0,05$)

Распределение более чем двух третей (22) исследованных видов было агрегированным и большинство из них имело $1,4 \leq b \leq 1,8$ (Таблица 21). Однако три вида (*L. mediterraneus*, *L. cephali* и *N. personatus*) имели тип распределения, который можно охарактеризовать как крайне агрегированный $b \geq 2$ (Рисунок 19).

При этом если два первых вида имели одни из самых высоких показателей численности, как в инфрасообществах (Рисунок 6), так, в среднем, и в компонентных сообществах (см. Приложение 3 Таблица 8), то скребень *N. personatus* имел существенно меньшие показатели ИО, сопоставимые с обилием десятка других исследованных видов. Следовательно, такие различия в степени агрегированности не могут быть объяснены разницей в численности исследованных видов в компонентных сообществах, а скорее всего, связаны с действием факторов, регулирующих распределение гельминтов.

Остальные 10 видов, включенных в анализ, имели распределение близкое к равномерному ($0{,}7 \leq b \leq 1{,}35$), т.е. значения b значимо не отличались от 1 (Таблица 21).

Анализ наших данных не выявил какой-либо закономерности между показателем b и количеством видов хозяев, в которых паразитирует гельминт (r-Спирмена составил 0,19), его средней численностью (ИО), расчитанной для всех КС (r-Спирмена составил 0,37), и сложностью жизненного цикла. Однако половозрелые особи *Hysterothylacium aduncum* были распределены более агрегированно, чем личинки этой нематоды (Таблица 21).

В целом, следует отметить, что анализ распределения столь разных паразитических видов, включающих представителей разных таксонов, с разной биологией и экологией, разной численностью, показал, что подавляющее большинство из них имело коэффициент функции регрессии вариансы к ИО в пределах, ранее установленных для большинства других организмов – $1 < b < 2$ (Рисунок 19).

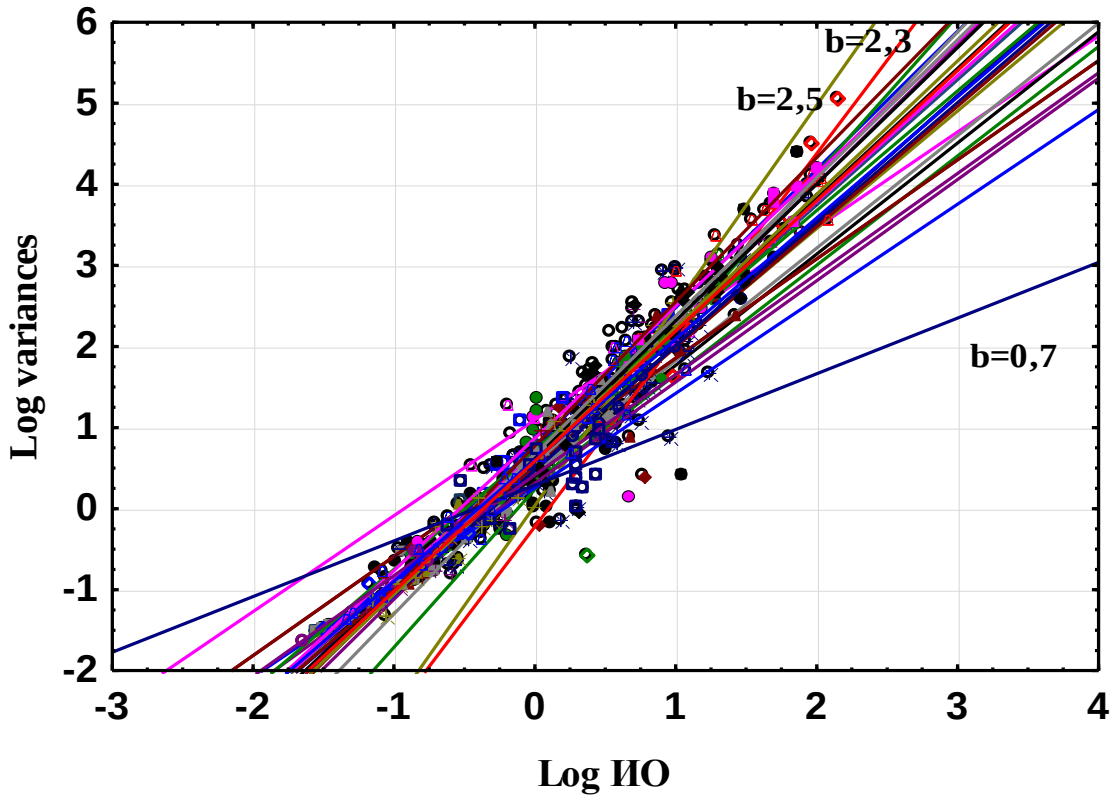

Рисунок 19 – Отношение вариансы ($\log S^2$) к средней численности (log ИО) для 31 вида гельминтов в компонентных сообществах, в которых они встречены. Обозначения: разноцветные линии – линии регрессии для разных видов гельминтов (см. Таблицу 21); красная толстая линия – средняя для всех видов гельминтов с b=1,6.

На основе модели было также показано, что параметр *b* может изменяться в зависимости от негативных взаимодействий между видами в сообществе, при этом b > 2 будет наблюдаться в отсутствие конкуренции, а его уменьшение от 2 до 1 будет происходить с увеличением межвидовой конкуренции (Kilpatrick, Ives, 2003). Учитывая это, было предложено, что можно анализировать функцию регрессии дисперсии к средней численности всех видов в сообществах (Ma, 2015).

Так, мы проанализировали зависимость между средней численностью особей всех видов и вариансой в компонентных сообществах гельминтов, паразитирующих у 10 видов рыб (Таблица 22; Рисунок 20).

Все исходные данные хорошо согласуются с полученными моделями линейной регрессии (коэффициент детерминации R^2 > 0,66) и уравнения регрессии с соответствующими значениями *b* были статистически значимы ($p < 0,05$). Семь сообществ имели значения *b* достоверно отличающиеся от 1, при этом

b было около 2, что свидетельствует об отсутствии значимых межвидовых негативных взаимодействий. Три сообщества имели средние значения *b* хотя и близкие к 2, но достоверно не отличающиеся от 1 (Таблица 22).

Таблица 22 – Характеристика распределения особей гельминтов всех видов, встреченных в исследованных компонентных сообществах, и сравнение с их разнообразием.

Вид рыбы	Кол-во		Индекс разнообразия		Показатели линейной регрессии		
	видов гельминтов	КС	*HB*	*H'*	*b* ± SE	R^2	p
Spicara smaris	6	7	0,3	0,6	1,85±0,44	0,81	0,014
Chelon auratus	18	15	0,6	1,2	1,88±0,21*	0,86	<0,001
Alosa immaculata	5	11	0,4	0,5	1,92±0,23*	0,88	<0,001
Trachurus mediterraneus	6	17	0,4	0,9	1,97±0,16*	0,91	<0,001
Atherina boyeri	15	14	0,2	1,1	1,97±0,18*	0,91	<0,001
Atherina hepsetus	6	5	0,2	0,9	2,01±0,27*	0,96	0,018
Mugil cephalus	12	6	1,0	1,0	2,30±0,74	0,66	0,014
Diplodus annularis	6	5	0,3	0,6	2,40±0,52	0,92	0,042
Engraulis encrasicolus	3	9	0,1	0,3	2,57±0,21*	0,95	<0,001
Belone belone	9	10	0,3	0,7	2,70±0,35*	0,88	<0,001

* значения *b* значимо отличались от 1 (t-критерий Стьюдента, p<0,05)

Не выявлено зависимостей между общим количеством видов гельминтов, которые составляют компонентные сообщества, а также показателями видового разнообразия как инфра, так и компонентных сообществ (средние значения индексов Бриллюэна и Шеннона) и степени агрегированности гельминтов (коэффициентом *b*) (Таблица 22), соответствующие значения коэффициента корреляции Спирмена были следующие: 0,17; 0,34 и 0,26.

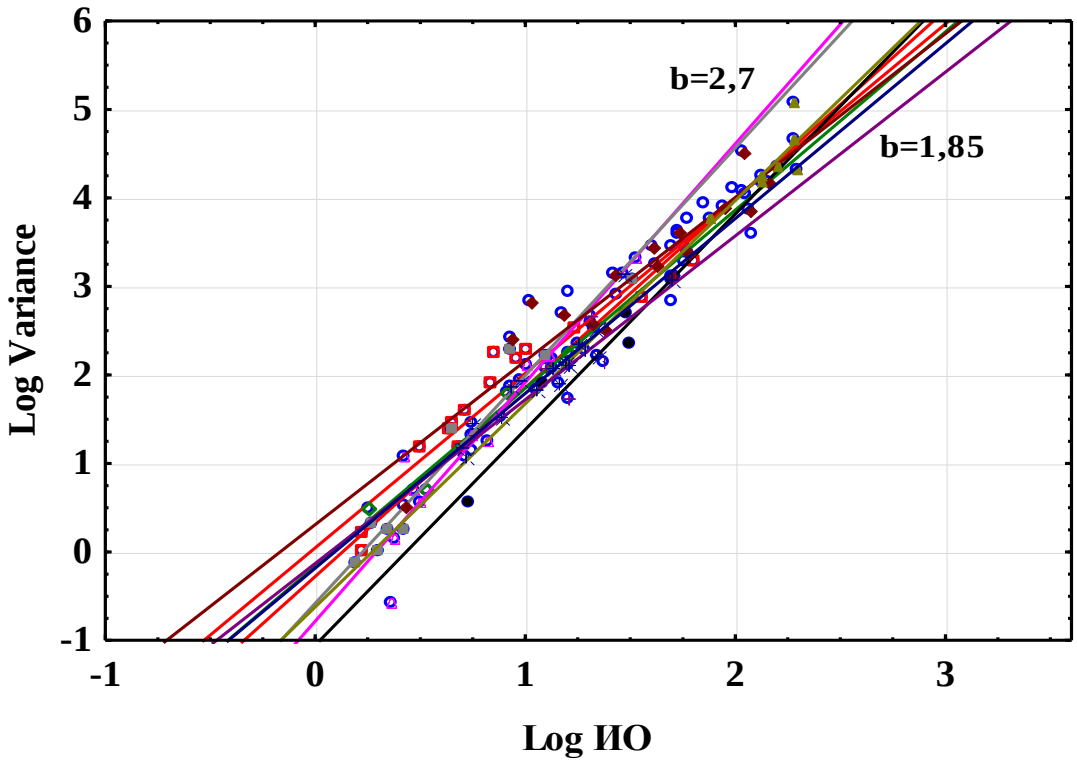

Рисунок 20 – Отношение вариансы (log) к средней (log) численности (ИО) всех гельминтов в компонентных сообществах. Обозначения: разноцветные линии – линии регрессии для разных компонентных сообществ (см. Табл. 22); красная толстая линия – средняя для всех гельминтов во всех проанализированных сообществах с b=2,1.

Таким образом, распределение как особей большинства (21 из 31) видов, так и всех гельминтов в большинстве (7 из 10) компонентных сообществах было агрегированным как на видовом, так и на межвидовом уровнях. Отдельные рыбы были заражены как существенно большим числом червей одного вида, так и, в целом, большим количеством гельминтов по сравнению с другими рыбами в пробе. При этом агрегированность распределения всех гельминтов была выше, чем для каждого вида в отдельности. Таким образом, очевидно, кроме особенностей жизненных циклов и экологии паразитов, приводящих к неравномерности их распределения, гетерогенность хозяев по отношению к приживаемости в них гельминтов усиливает агрегированность последних.

4.4 Обсуждение

Таким образом, исследованные инфрасообщества и компонентные сообщества гельминтов, паразитирующие у 12 видов пелагических и придонно-пелагических рыб, обитающих в черноморской акватории Крыма, характеризуются низким видовым разнообразием.

Всего у разных рыб найдено от 3 до 18 видов гельминтов, при этом, в среднем, в одном компонентном сообществе от 1,7 до 7, а в инфрасообществе – 1,4–4,2 видов. Индекс Бриллюэна (HB) для инфрасообществ принимал значения от 0,1 до 1,0, а индекс Шеннона для компонентных сообществ – от 0,3 до 1,2. При этом компонентные сообщества имели показатели разнообразия и выравненности выше, чем их инфрасообщества. В целом, такие показатели этих индексов соответствуют обедненным, несбалансированным сообществам (Пугачев, 2000; Русинек, 2006).

Ранее в Черном море анализировалось разнообразие сообществ гельминтов 4 видов кефалевых рыб (Mugilidae) у болгарского побережья (Панков, 2011). В результате этого исследования были получены следующие оценки разнообразия: общее количество зарегистрированных видов было 22, 21, 21 и 20, индекс Бриллюэна (HB) составил 0,7, 0,45, 0,4 и 0,25 для инфрасообществ гельминтов *Chelon auratus, C. saliens, Planiliza haematocheila* и *Mugil cephalus,* соответственно. У побережья Крыма нами найдено в 2-3 раза меньшее количество видов гельминтов у этих же рыб (18, 6, 7, 12, соответственно). При этом значения HB в инфрасообществах не коррелировали с общим трендом уменьшения количества найденных у побережья Крыма видов гельминтов: они были на том же уровне у *C. auratus* (0,6), меньше у *C. saliens* (0,2), больше у *P. haematocheila* (0,6) и *M. cephalus* (1,0). Значения индекса доминирования Бергера-Паркера (d) в обоих районах (у побережий Болгарии (Панков, 2011) и Крыма) имели сравнимые и довольно высокие значения у трех видов кефалевых (*C. auratus, C. saliens, P. haematocheila*) в пределах 0,7–0,9, и только инфрасообщества гельминтов *Mugil*

cephalus у крымского побережья были более выровненные по обилию видов (d 0,5 против 0,9).

Это подтверждает сделанный нами вывод, что значимой зависимости между общим числом видов, зарегистрированных у каждого вида рыб в регионе, и их средним количеством в инфрасообществах и компонентных сообществах, а также показателями разнообразия не наблюдается.

Особенно большая разница отмечена между разнообразием сообществ гельминтов *M. cephalus*, исследованных у побережья Болгарии (Панков, 2011) и у побережья Крыма, несмотря на то что видов в последнем регионе отмечено меньше (12 против 20) индекс Бриллюэна выше в 4 раз (1 против 0,25), а доминирования (d) меньше почти в 2 раза (0,5 против 0,9). Возможно, это связано с тем, что в сообществах гельминтов *M. cephalus* у болгарского побережья доля видов-специалистов (специфичных к виду или роду рыб) составляет только 10%, тогда как у крымского берега их доля в 3 раза больше.

Это согласуется с тем, что более высокие индексы видового разнообразия при сравнимых значениях количества видов наблюдались в тех из исследованных нами сообществах гельминтов, в которых была выше доля видов-специалистов.

Других исследований по комплексной оценке разнообразия инфрасообществ и компонентных сообществ паразитов в Азово-Черноморском регионе не проводилось. Несколько исследований проведено в соседнем средиземноморском бассейне. Так, например, при изучении разнообразия сообществ гельминтов двух видов рыб сем. Sparidae из Средиземного моря средние значения индекса Брюлюэна (HB) были 0,6–0,8, а индекса доминирования (d) 0,5 для *Boops boops* и 0,3–0,7 и 0,5–0,8, соответственно, для *Spicara maena*. У каждого вида рыб отмечено по 26 видов гельминтов (Benhamou et al., 2017). Мы исследовали филогенетически и экологически близкий вид *Spicara smaris*, у которого было найдено всего 6 видов гельминтов, при этом HB и d составил, в среднем 0,3 и 0,9, что сравнимо с результатами, полученными для *S. maena* в Средиземном море. Таким образом, несмотря на то что видовое разнообразие гельминтов у сравниваемого вида в Средиземном море было выше в

4 раза, показатели разнообразия их инфрасообществ были на том же уровне, что и у близко вида в Черном море. Это также подтверждает вывод, что показатели разнообразия инфрасообществ не коррелируют с количеством видов, которое регистрируется у хозяина в регионе.

Данный результат, однако, противоречит некоторым данным, полученным ранее. Так, при анализе сообществ гельминтов 32 видов пресноводных рыб Британии была описана значимая положительная зависимость максимального числа видов в компонентном сообществе от общего числа видов у этого вида хозяина в данном районе (Kennedy, Guegan, 1994). Однако авторы также отмечают, что региональное видовое богатство не является ключевым фактором, определяющим разнообразие видов в компонентных сообществах. Другие факторы, такие, например, как доля в фауне видов-специалистов, на наш взгляд, могут быть рассмотрены как влияющие на разнообразие локальных (инфра и компонентных) сообществ.

В целом, между аналогичными характеристиками разнообразия компонентных сообществ и составляющих их инфрасообществ (количеством видов, HB и H, индексами J и d) наблюдается достоверная положительная корреляция.

Одной из наиболее часто используемых характеристик структуры сообществ является описание иерархии видов его составляющих как доминирующих, промежуточных и редких (у каждого из этих терминов есть множество синонимичных названий). Не только термины, используемые для обозначения этих категорий видов, различаются, но и смысл, который в них вкладывается, у разных исследователей также может отличаться (виды, различающиеся по количественной представленности, по функциональной роли и т.п.). Однако преобладает количественный подход, по относительной численности видов, встречаемости, биомассе, реже продукции и т.п.

Мы проанализировали сообщества гельминтов исследованных видов пелагических и придонно-пелагических рыб на основе гипотезы «core-satellite» видов, предложенной И. Хански (Hanski, 1982) и которая была введена в

экологию паразитов А. О. Бушем и Д. С. Холмсом (Bush, Holmes, 1986). В обзорной работе А. О. Буша с соавторами (Bush et al., 1997), кратко обобщающей и характеризующей некоторые термины, используемые в экологии паразитов, подчеркивается, что выделение доминирующих – редких (в оригинале «core-satellite») видов должно ограничиваться ситуациями, в которых соответствие гипотезе «core–satellite» проверяется и отнесение видов основывается на полном наборе критериев. Эта гипотеза основывается на двух эмпирических моделях распределения видов: (1) положительной корреляции между распространением и численностью и (2) бимодальностью распределения видов в пределах географического региона (Hanski, 1982).

Однако впоследствии, во многих работах, доминирование или редкость использовали исключительно как синонимы высокой или низкой распространенности и/или численности видов, используя различные референсные значения экстенсивности и интенсивности инвазии или индекса обилия, без проверки соответствия двум вышеописанным моделям.

Так, в более поздней монографии А. О. Буша с соавторами (Bush et al., 2001) доминирующими предложено считать виды, которые встречаются более чем у двух третей хозяев с высокой средней ИИ, промежуточными – присутствуют у одной или двух третей хозяев со средней ср. ИИ, редкими – заражают менее чем одной трети хозяев с низкой ср. ИИ. Для средней ИИ была принята произвольная классификация, где для аутогенных видов ее значения менее 20 экз./особь – низкие, от 20 до 30 – средние, более 30 – высокие, а для аллогенных видов: менее 50 – низкие; от 50 до 75 – средние и более 75 – высокие. Во многих работах применяется классификация видов по значениям ИО, интервалы которых также установлены априорно (например, Zander et al., 2000), в других только показатели ЭИ (Чугунова, Пронин, 2011). При этом модальность распределения этих значений не анализируется. Поскольку интервалы ЭИ, ИИ и ИО для разных таксонов паразитов, у разных хозяев и в разные сезоны различаются в десятки и сотни раз, то такие подходы представляются искусственными и не отражающими реальной структуры сообществ. Так, например, у младших возрастных групп

хозяев, у которых только формируются паразитарные сообщества, как это было показано во многих исследованиях, они могут быть представлены несколькими паразитами, имеющими очень высокие показатели численности и встречаемости. В таких сообществах, если использовать только значения ЭИ или ИО, все виды будут «доминирующими», но, на самом деле такое сообщество, скорее всего, не соответствует модели «core–satellite species», т.к. не наблюдается модальность распределения ЭИ.

Исследованные нами компонентные сообщества гельминтов 12 пелагических и придонно-пелагических рыб, в целом, не богаты видами (максимальное кол-во видов в одном компонентном сообществе – 14) и только для 5 из 53 видов гельминтов средние значения ЭИ составляли 2/3 (66 %) или больше (см. Приложение 3 Таблица 9). При этом в компонентных сообществах гельминтов 10 видов рыб установлена бимодальность распределения значений ЭИ и 2 видов рыб – тримодальность, и во всех сообществах наблюдалась положительная корреляция между встречаемостью (ЭИ) и численностью (log ИО) видов (см. Приложение 3 Таблица 10). Таким образом, все проанализированные сообщества соответствовали концепции «доминирующих – редких» видов (Hanski, 1982).

Так, например, в компонентных сообществах 15 гельминтов *Atherinae boyeri,* которые, в среднем, включают 6 из этих видов, средние значения их ЭИ не превышали 42 % (см. Приложение 3 Таблица 9). Однако по модальности распределения ЭИ четко выделяются три группы видов: доминирующие (основные) – ЭИ > 40, промежуточные (второстепенные) – от 25 до 40, редкие (сопутствующие) – ≤ 10 (Рисунок 11).

Таким образом, во всех проанализированных сообществах присутствовали две или три группы видов, которые имели разные интервалы показателей ЭИ для доминирующих видов (от 18 до 80 %).

В результате кластерного анализ средних значений ЭИ и ИО видов в проанализированных компонентных сообществах были получены группы видов, в целом, соответствующие модальности распределения их ЭИ (Рисунки 7-18). В

некоторых случаях доминирующие виды разделялись на два кластера (можно было выделить еще группу субдоминирующих видов), но при этом на кладограмме они хорошо дистанцировались от группы редких видов. Таким образом, кластерный анализ средних значений ЭИ и ИО видов может быть полезным инструментом для разделения групп видов в сообществах гельминтов в рамках гипотезы «core-satellite».

Ранее было высказано предположение, что доминируют в сообществах, как правило, виды–генералисты (Poulin, 1998; 1999; Simkova et al., 2002), однако другие работы не подтвердили этой закономерности (Morand, Guégan 2000). При анализе нашего материала по сообществам гельминтов 12 видов пелагических и придонно-пелагических рыб такой зависимости выявлено не было. В целом, количество доминирующих видов в компонентных сообществах гельминтов не коррелировало с общим количеством видов, найденных у исследованных рыб, а в их составе встречались гельминты на разных стадиях развития и имеющих различные по сложности жизненные циклы.

Одной из центральных задач экологии сообществ является решение вопроса, являются ли сообщества паразитов случайными комплексами видов или структурированными и повторяющимися их наборами. Этот вопрос обычно решается с помощью анализа вложенных подмножеств, который является полезным инструментом для определения неслучайной структуры сообщества на основе видового богатства (присутствия – отсутствия видов) (Timi, Poulin, 2003). Как указывают авторы этой статьи, такие исследования проводились, в основном, на отдельных группах паразитов (моногеней, трематод, личинок эндогельминтов и т.п.), тогда как работ по всем многоклеточным паразитам немного.

Так, в результате анализа большого материала по сообществам гельминтов морских рыб, проведенного К. Роде с соавторами (Rohde et al., 1998), было показано, что менее трети обследованных сообществ имели характер «вложенности». На основании этого авторы пришли к выводу, что сообщества паразитов этих хозяев, в большинстве случаев, представляют случайное сочетание видов и непредсказуемы. Роде с соавторами полагали, что включение в анализ

молодых рыб приводит к ложному выводу о «вложенной» структуре исследуемых сообществ паразитов, из-за различной вероятности колонизации паразитами разных возрастных групп. Другие исследователи (Poulin, Valtonen, 2001) также показали, что с размером рыб положительно коррелирует видовое богатство инфрасообществ и «вложенная» структура составляемых ими компонентных сообществ. Эти авторы предположили, что структура сообществ является следствием того, как хозяева накапливают виды паразитов, и в значительной степени зависит от размерно-возрастной структуры хозяев в выборках. Однако при исследовании сообществ многоклеточных паразитов аргентинского анчоуса (Timi, Poulin, 2003) не было выявлено существенного влияния увеличения изменчивости длины хозяина в пробах на показатели «вложенности» в разных сообществах гельминтов рыб. В этом исследовании половина сообществ характеризовалось достоверной «вложенной» структурой. Авторы пришли к заключению, что в реальной популяции хозяина существует предсказуемая структура сообществ паразитов, несмотря на то, что в некоторых частях (возрастных группах хозяев) этой совокупности она может отсутствовать (Timi, Poulin, 2003).

Для анализа структуры «вложенности» сообществ используются различные показатели, мы применили индекс NODF (Almeida-Neto et al., 2008). Мы не анализировали отдельно различные размерные группы хозяев, однако использованные в анализе структуры сообществ выборки не включали молодь рыб в возрасте до 1 года. При этом все проанализированные инфрасообщества гельминтов, паразитирующие у 12 видов рыб, имели «вложенную» структуру с вероятностью ее неслучайного формирования более 95% ($p<0,5$). Редкие виды гельминтов встречались, в основном, в богатых по количеству видов сообществах, а бедные сообщества, состояли, главным образом, из доминирующих видов.

Во многих работах было показано, что вероятность обнаружения «вложенной» структуры увеличивалась с увеличением общей экстенсивности, общей средней интенсивности инвазии, а также среднего количества видов в

инфрасообществах паразитов у одного вида хозяина (Rohde et al., 1998; Poulin, Guégan, 2000; Poulin, Valtonen, 2001).

Несмотря на низкое разнообразие исследованных нами инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов рыб, структура сообществ имела выраженный характер «вложенности». При этом такая структура не зависела ни от количества видов в этих сообществах, ни от доли, которую занимают в них доминирующие виды, ни от количества видов-специалистов (Приложение 3 Таблица 10).

По показателям видового разнообразия (индексам Бриллюэна, Шеннона, Бергера-Паркера и Пиелу) такие сообщества определяются как незрелые (Пугачев, 2000), однако выявленный характер структурированности (по индексу NODF) свидетельствует в пользу их сформированности.

Агрегированное распределение паразитов в популяциях хозяев, когда отдельные особи заражены сильно, а большинство незначительно, закономерное явление (например, Иешко и др., 2009). В качестве основных факторов, влияющих на такую встречаемость паразитов, рассматриваются индивидуальная восприимчивость хозяев к заражению и пространственная неравномерность распределения инвазионного начала (Иешко, 1988; Anderson, May 1978 и мн. др.). Большинство случаев агрегированного распределения гельминтов описываются моделью негативно-биномиального распределения (Бреев, 1972; Иешко, Павлов, 1986; Иешко и др., 2009) или несколькими уточненными моделями на основе НБР (например, Pal et al., 2008).

Однако такое распределение, т.е. агрегированное или перерассеяное, описано не только для паразитических организмов. Для описания пространственной неоднородности распределения численности организмов в природе Тейлором (Taylor, 1961) было предложено использовать коэффициент b регрессии дисперсии к средней численности особей вида на единицу площади его среды обитания. Впоследствии это отношение было апробировано для многих видов животных, в том числе паразитических, растений и даже микроорганизмов. Большинство исследованных организмов имели $1 < b < 2$ (например, Taylor, 1961;

Anderson, May, 1978; Morand, Guegan, 2000; Simkova et al., 2002; Krasnov et al., 2006; Ma, 2015).

Распределение большинства гельминтов в исследованных нами компонентных сообществах характеризовалось коэффициентом функции регрессии вариансы к ИО в этих же пределах ($1<b<2$), т.е. было агрегированным (Рисунок 19). Такой тип распределения, между слишком случайным и перерассеянным (Krasnov et al., 2006), рассматривается как присущий устоявшимся, сбалансированным паразито-хозяинным системам.

Тейлор (Taylor, 1961) рассматривал показатель *b* как видо-специфичный признак, в том смысле, что он является результатом особенностей биологии и экологии вида и, в целом, постоянен для каждого из них. Впоследствии исследованию природы этого индекса, а также факторов, которые могут его определять, было посвящено много работ. Гетерогенность популяции хозяев, стохастическое взаимодействие демографических и экологических процессов, а также специфичность видов паразитов рассматривались как причины его определяющие (например, Anderson, May, 1978; Anderson et al.,1982; Poulin, 1998; Morand, Guegan, 2000; Krasnov et al., 2006). В частности, были высказаны предположения, что распределение паразитов, имеющих более многочисленные популяции, а также узко специфичные к хозяевам будут характеризоваться более высоким значением *b*, т.к. численность их инфрапопуляций будет менее вариабельна (например, Krasnov et al., 2006).

Анализ нашего материала не выявил зависимости степени агрегированности от численности исследованных видов в компонентных сообществах, а также от количества видов хозяев, в которых был найден гельминт, соответствующие значения r-Спирмена составили от 0,2 до 0,4, при $p>0,05$.

Биологический смысл такого распределения объясняется тем, что паразиты сталкиваются с компромиссом между слишком агрегированным и случайным распределением (Krasnov et al., 2006). В первом случае они подвергаются риску быть элиминированы из-за высокой смертности слишком зараженных хозяев, тогда как возможности спаривания паразитов уменьшаются, если их

распределение по хозяевам случайно. Вероятно, оптимальный уровень агрегации и ИО, зависящие от таких факторов, как показатели рождаемости и смертности, спаривания и мобильности, является следствием эволюции жизненного цикла паразита. Таким образом, отношение между средним обилием и его дисперсией можно считать результатом адаптивной эволюции конкретного вида.

Ранее было предложено, что можно рассматривать функцию регрессии дисперсии к средней численности всех видов в сообществах как характеристику взаимодействий между видами (Ma, 2015). Анализ исследованных нами компонентных сообществ выявил более высокую степень агрегированности гельминтов всех видов ($b \approx 2$) по сравнению с распределением особей каждого вида. При этом такие значения b (Рисунок 20) свидетельствует в пользу отсутствия межвидовых негативных взаимодействий между гельминтами (Ma, 2015) в проанализированных компонентных сообществах.

Более высокая степень агрегированности гельминтов всех видов (имеющих разные демографические и экологические характеристики) по сравнению с распределением особей каждого вида говорит в пользу того, что неоднородность хозяев в отношении приживаемости в них паразитов усиливает агрегированность распределения последних.

ГЛАВА 5 ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПОНЕНТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ГЕЛЬМИНТОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, МИГРИРУЮЩИХ ЧЕРЕЗ КЕРЧЕНСКИЙ ПРОЛИВ

5.1 Влияние сезонных миграций черноморской сельди *Alosa immaculata* на характеристики компонентных популяций моногенеи *Mazocraes alosae*

Alosa immaculata Bennett, 1835, черноморско-азовская проходная сельдь, представляет собой анадромную рыбу из семейства сельдевых, представляющую значительную экономическую ценность для всех стран Азово-Черноморского региона. В последние десятилетия было отмечено уменьшение популяции этой рыбы во всем регионе, главным образом в результате чрезмерного вылова рыбы, загрязнения и строительства плотин (Lenhardt, 2016). Поэтому важно изучать все факторы, которые могут повлиять на рыбные запасы в дикой природе, и одним из таких факторов являются паразиты.

Mazocraes alosae Hermann, 1782 является гематофагом, обитающим на жабрах сельдевые рыб в Северо-Восточной Атлантике и ее морях, а также в Каспийском море. Питающиеся кровью моногенеи часто наносят значительный вред своим хозяевам, либо непосредственно влияя на дыхательную функцию жабр хозяина, либо облегчают инфекции различных оппортунистических патогенов, таких как вирусы, бактерии и грибы (Thoney & Hargis, 1991; Rubio-Godoy, 2007; Lia et al., 2007).

В Азово-Черноморском бассейне *M. alosae* отмечена у *A. immaculata*, *A. maeotica* (Grimm, 1901), *A. caspia* (Eichwald, 1838), *A. fallax* (Lacepède, 1803) и *A. tanaica* (Grimm, 1901) и редко на *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) и *Engraulis encrasicolus* (L., 1758). Эти моногенеи зарегистрированы в Черном море недалеко от кавказского побережья России (Каменев, 1953, 1957, Погорельцева, 1952) и за пределами Крыма (Погорельцева, 1952; Попюк, 2009), у украинского, румынского и болгарского побережий (Чернышенко, 1955; Roman, 1956; Dimitrov, 1989) и в бассейнах рек Днепр, Днестр, Южный Буг и Дунай (Османов, 1940; Петрушевский, 1957; Паскевичуте, 1971), у берегов Турции (Özer et al., 2012), в

Керченском проливе (Исайчиков, 1925; Каменев, 1953, 1957; Попюк, 2011), в Азовском море и реках, впадающих в него (Каменев, 1953, 1957; Солонченко, 1982), и в озере Палеостоми, Грузия (Чернова, 1975).

В большинстве статей, в которых сообщается о находках *M. alosae* в Азово-Черноморском регионе, приведены данные по зараженности сельдей в какой-то один сезон, или приводятся обобщенные данные за весь период исследований. Всего в нескольких работах сравниваются показатели численности моногенеи в разные сезоны и из различных районов, либо с привязкой к нерестовому поведению сельдей (Каменев, 1953, 1957, Петрушевский, 1957), либо без такого анализа (Погорельцева, 1952; Солонченко, 1982). Однако во всех работах отсутствует информация, касающаяся найденных особей *M. alosae*, их размера и наличия яиц, что не дает возможности составить по этим данным представление о жизненном цикле моногенеи. Поэтому задачей исследования было установить сроки размножения *M. alosae* в Черноморско-Азовском регионе, особенности синхронизации их жизненного цикла с миграционным поведением хозяев и возможности размножения моногенеи в пресной или морской воде.

Наиболее полное описание жизненного цикла *M. alosae* было дано для моногеней, паразитирующих у *Alosa* spp. в Каспийском море (Быховский, 1957), и у *Alosa fallax* (Lacepede), обитающей в Бристольском заливе и мигрирующей на нерест в реку Северн (Aprahamian, 1985). Влияние размера, пола *Alosa* spp. и их миграций в реки на численность моногеней обсуждалось в нескольких работах (Gérard, 2016, 2017; Bao, 2015). Однако по-прежнему отсутствуют данные о влиянии солености воды на размножение *M. alosae.*

Эти и другие аспекты жизненного цикла *M. alosae* были исследованы нами у популяции, паразитирующей на черноморско-азовской проходной сельди *A. immaculata*, которая встречается в северо-восточной части Черного моря у побережья Крыма и мигрирует в Азовское море и Реки Дон и Кубань. Всего было исследовано 463 особи *Alosa immaculata* (Таблица 23).

Таблица 23 – Характеристики проб *Alosa immaculata* и ее зараженности *Mazocraes alosae* по месяцам.

Месяцы	Год	Район	Кол-во рыб, экз.	Размеры рыб, min – max, см	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, min–max (mean ±SD)*	Индекс обилия, mean ± SD
II–III	2009	Мыс Тарханкут, Ч	15	12–21,5	0	0	0
	2009	Севастополь, Ч	21	11,5–28	57	1–4 (1,75±1,05)	1,0±1,2
	2020		15	13,5–20	53	1–3 (1,9±1,1)	1,0±1,1
	2010	Керченский пролив, Ч→А†	16	11–30	19	3, 6, 7	1,0±2,3
	2012		19	13–27	37	1–7 (3,0±1,9)	1,1±1,85
IV–V	2009	Мыс Тарханкут, Ч	12	12–12,5	17	1, 3	0,3±0,9
	2010	Керченский пролив, Ч→А	27	16–39	74	1–28 (4,3±5,9)	3,2±5,4
	2012		28	15,5–33	71	1–22 (3,85±6,1)	2,8±5,4
	2012	Севастополь, Ч	28	12–27	64	2–44 (12±12,9)	7,7±11,8
	2016	Таганрогский залив, А	10	24–30,5	100	6–78 (19,3±21,6)	19±21,6
		Низовья реки Дон	15	16–22,2	100	1–32 (13,1±9,4)	13±9,4
VI	2010	Керченский пролив, Ч→А	17	15–23	53	1–7 (3,1±1,9)	1,6±2,1
	2012		12	18–21	42	1–12 (4,0±4,5)	1,7±3,4
	2009	Севастополь, Ч	12	12–17,5	25	3, 12, 5	1,7±3,6
	2012	Таганрогский залив, А	10	20,5–23,5	100	4–43 (12,2±11,6)	12±11,6
VII	2010	Керченский пролив, А→Ч	19	12–18,5	47	1–73 (27,2±24,8)	13±21,7
	2012		18	15–23,5	50	2–102 (29,7±30,1)	15±25,7
IX	2010	Керченский пролив, А→Ч	15	22–26,5	33	1–6 (3,0 ± 2,0)	1,0±1,8
X–XI	2010	Керченский пролив, А→Ч	25	13–31,5	40	1–25 (5,0±1,3)	2,0±5,3
	2012		30	18–28,5	55	1–18 (4,9±4,1)	2,6±3,9
	2011	Мыс Казантип, А	25	22–30,5	64	1–17 (4,7±3,7)	3,0±3,7
	2009	Севастополь, Ч	12	13–18	0	0	0
	2020		20	14,5–26	55	1–11 (3,7±3,4)	2,1±2,8
XII–I	2010	Керченский пролив, А→Ч	13	27,5–30,5	0	0	0
	2009	Севастополь, Ч	15	13,5–17	30	1	0,3±0,5
	2012		14	11–22	7	1	0,1±0,3

* Если количество зараженных рыб > 5, во всех остальных случая количество паразитов приходящихся на рыбу разделяется запятыми;

†Ч – Черное море; → направление миграции рыбы через Керченский пролив; А – Азовское море

Соленость в изучаемых районах варьировала от 17 до 18 ‰ в акватории Севастополя и у мыса Тарханкут; 14–17 ‰ в Керченском проливе и Азовском море; 13–14 ‰ у мыса Казантип; 5–12 ‰ в Таганрогском заливе; и 0–0,6 ‰ в низовьях реки Дон (Коршенко, 2017).

На основании анализа ранее опубликованных данных (Световидов, 1964; Froese & Pauly, 2019) и наблюдений, проведенных в ходе настоящего исследования, была составлена общая картина миграции *Alosa immaculata* в границах района исследования. Черноморско-азовская проходная сельдь, обитающая в прибрежных водах Крыма, мигрирует в Азовское море и вверх по рекам Дон и Кубань в период с конца февраля до середины августа. Преднерестовая рыба концентрируется в прибрежных водах вблизи устьев рек, а затем заходит в пресные воды обычно в начале апреля, с пиком в мае. Нерест начинается, когда температура поднимается выше 15°C, и длится до августа. Отнерестившаяся рыба возвращается в Азовское море и некоторое время остается в нем. Молодь мигрирует из пресной воды в ближайшие устьевые и морские места обитания в течение первого лета. Наконец, обратная миграция черноморско-азовской проходной сельди в Черное море через Керченский пролив начинается во второй половине июля и продолжается до декабря (Plaksina et al., 2021).

Характеристика уровня инвазии и модель распределения

Экстенсивность инвазии значительно варьировала – от 7 до 100%, но почти половина (48%) исследованных сельдей не заражены *M. alosae*, а треть зараженных рыб (17% от общего числа обследованных) содержат только 1–2 моногенеи. Максимальный уровень интенсивности инвазии составил 102 экз., со средним значением 29,7 экз./ рыба (Таблица 23). Не выявлено корреляции между ЭИ и ИИ (r^2 = 0,48, p=0,10).

Распределение моногеней среди зараженных сельдей не соответствует модели нормального распределения в 10 из 11 проанализированных проб, а количество рыб с низкой ИИ существенно превышает количество сильно

зараженных хозяев (Таблица 24). Исключение составляет проба рыб из реки Дон, в которой отмечена 100% ЭИ, а 66% рыб были заражены более чем 10 паразитами (Plaksina et al., 2021).

Таблица 24 – Результаты теста Шапиро-Уилка (SW-W) на нормальность распределения *Mazocraes alosae* среди особей хозяев в пробах* из разных районов и сезонов

Месяц	Район	Количество зараженных рыб	SW-W test	p**
II–III	Севастополь, Черное море	12	0.75	<0,01
	Керченский пролив, Ч→А	10	0.84	0,04
IV–V	Керченский пролив, Ч→А	40	0.51	<0,01
	Севастополь, Черное море	18	0.74	<0,01
	Таганрогский залив, Азовское море	10	0.62	<0,01
	Нижнее теченье реки Дон	**15**	**0.93**	**0,28•**
VI	Керченский пролив, Ч→А	14	0.69	<0,01
	Таганрогский залив, Азовское море	10	0.68	<0,01
VII	Керченский пролив, А→В	18	0.85	0,01
X–XI	Керченский пролив, А→В	26	0.68	<0,01
	Мыс Казантип, Азовское море	16	0.72	<0,01

Примечание: * в которых зараженных рыб было не менее 10; **уровень значимости, при значении <0,05 – достоверный уровень отличия реального распределения от нормального; •соответсвует нормальному распределению

Распределение моногеней в каждой выборке *A. immaculata* было агрегированным, а зависимость между логарифмически трансформированной численностью и ее дисперсией описывается линейной регрессией (r^2 = 0,98, p <0.001) с наклоном кривой b=1,8 (Таблица 21).

Межгодовая изменчивость уровня инвазии

Не выявлено существенной межгодовой изменчивости (2010 г. по сравнению с 2012 г.) в ИО *M. alosae*, заражающего *A. immaculata* в Керченском проливе в одни и те же месяцы (Таблица 25; Рисунок 21). Кроме того, уровень инвазии моногеней, наблюдавшийся в течение октября-ноября 2011 г. у сельдей,

исследованных у мыса Казантип, соответствовал уровню, зафиксированному в Керченском проливе в эти месяцы в 2010 и 2012 гг. (Таблица 23; Рисунок 21). Это заслуживает упоминания, потому что рыба, выловленная вблизи Казантипа, в предпроливной зоне Азовского моря, принадлежит к той же части популяции *A. immaculata*, которая в этот период мигрирует через Керченский пролив.

Таблица 25 – Тест Колмогорова-Смирнова значимости различий в численности (ИО) *Mazocraes alosae*, паразитирующих на *Alosa immaculata* в Керченском проливе в разные сезоны 2010 и 2012 гг.

Месяцы	ИО, экз./особь		Стандартное отклонение ИО		Количество рыб, экз.		p 2010 *vs* 2012
	2010	2012	2010	2012	2010	2012	
II-III	1,00	1,11	2,28	1,85	16	19	> 0.10
IV-V	3,19	2,75	5,41	5,39	27	28	> 0.10
VI	1,65	1,67	2,09	3,42	17	12	> 0.10
VII	12,89	14,83	21,65	25,66	19	18	> 0.10
X-XI	2,00	2,63	5,315	3,88	26	29	> 0.10

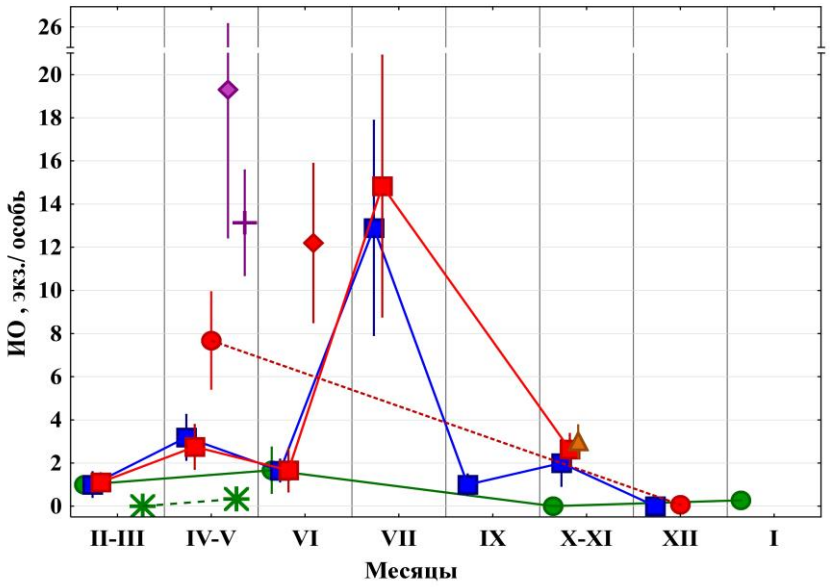

Рисунок 21 – Межгодовая сезонная динамика индекса обилия (ИО ± SE) *Mazocraes alosae*, паразитирующей у *Alosa immaculata* в различных районах Черного и Азовского морей.

Обозначения: ◆ – 2012 и ◆ – 2016 в Таганрогском заливе; + – 2016 в низовьях реки Дон; ▲ – 2011 у мыса Казантип; ■ – 2010 и ■ – 2012 в Керченском проливе; ● – 2009 и ● – 2012 в акватории Севастополя; ✳ – 2009 у мыса Тарханкут.

Сезонная динамика численности моногеней, паразитирующих у сельди, исследованной из акватории Севастополя в разные годы (2009 и 2012 гг.), имела одинаковую тенденцию, а именно: показатели заражения были выше весной, чем осенью-зимой (Таблица 23). Аналогичный, хотя и менее выраженный, весенний пик в апреле-мае также наблюдался в Керченском проливе в течение 2010 и 2012 годов (Рисунок 21).

Таким образом, значительных различий между годами в сезонной динамике численности моногеней в Керченском проливе и в Черном море на акватории Крыма не наблюдалось.

Влияние сезона, района (солености) и миграции рыб на уровень инвазии

Исследовать зараженность *A. immaculata* моногенеей в течение всего года возможно только в Керченском проливе, где сельдь присутствует практически во все месяцы, тогда как в остальных районах она бывает только в определенные сезоны. Так, в Азовском море и реках рыба обильна с весны до начала лета, а в Черном море у побережья Крыма сельдь вылавливается с октября по начало июня. В этой связи можно сравнивать показатели зараженности рыб между всеми сезонами только для Керченского пролива и частично для прибрежных вод Крыма (Севастополь); аналогично, данные по всем сравниваемым регионам доступны только в течение весенне-летнего периода.

Анализ сезонной динамики численности *M. alosae* выявил значительное влияние сезона на численность моногеней у сельдей, исследованных в Керченском проливе (критерий Крускала-Уоллиса: $H_{(df=5,\ n=226)} = 13{,}8$; $p = 0{,}016$), и в Черном море на акватории Севастополя ($H_{(df=4,\ n=137)} = 24{,}7$; $p < 0{,}001$).

В осенние и зимние месяцы, когда количество моногеней низко как в Керченском проливе, так и в Черном море, между этими районами нет

существенных различий в показателях инвазии (Таблица 23, Рисунок 21). Однако такой фактор как «район» существенно влиял на численность *M. alosae* в апреле-мае (критерий Крускала-Уоллиса: H ($H_{(df=4,\ n=120)}$ = 46,4; p <0,001) и июне ($H_{(df=2,\ n=51)}$ = 21,7; p <0,001) (Plaksina et al., 2021).

При этом следует учитывать, что для одних и тех же инфрапопуляций моногеней, паразитирующих на анадромных рыбах, таких как *A. immaculata*, в зависимости от сезона меняется и район их встречаемости. Анализ совместного действия обоих факторов (сезон и район), выявил их более значимое влияние на численность *M. alosae* (критерий Крускала-Уоллиса: $H_{(df=16,\ n=435)}$ =120, p<0,001).

Так, в течение мая и июня численность этих моногеней (ИО) значительно выше в сельди из Таганрогского залива и реки Дон, чем во всех других исследованных популяциях (Рисунок 22; Таблица 26). При этом не было значительного различия в ИО моногеней, зарегистрированных в этот период у сельди в преднерестовых скоплениях в заливе (собирающихся в группы перед заходом на нерест в реку) и у сельди, пойманной в реке (Таблица 26).

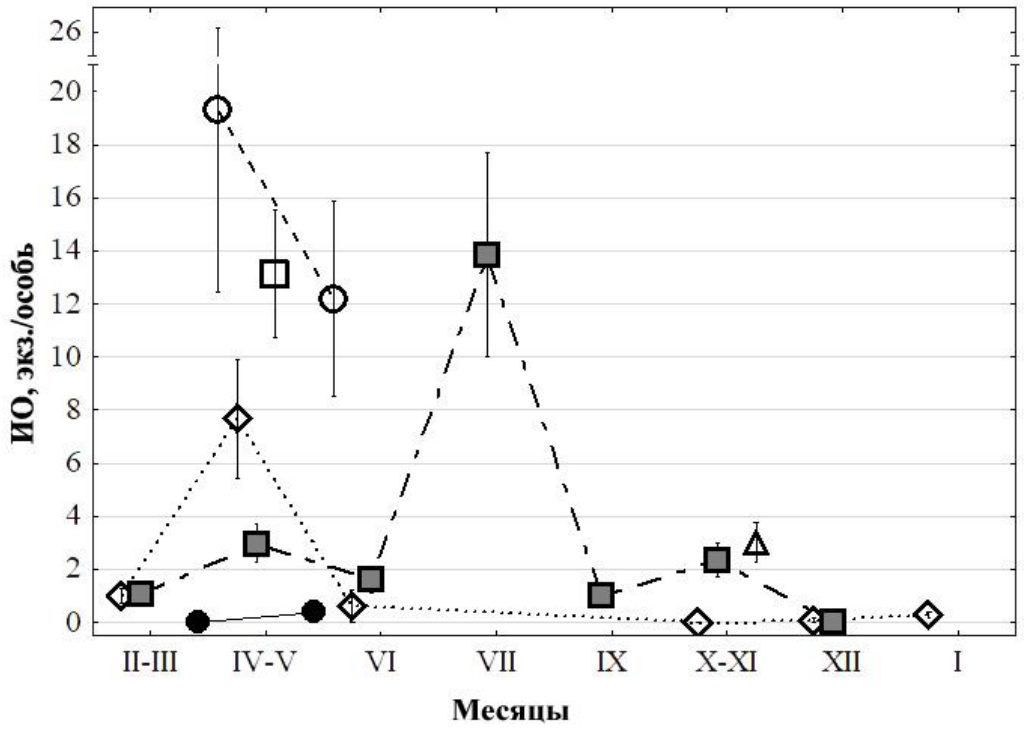

Рисунок 22 – Сезонная динамика индекса обилия (ИО ± SE) *Mazocraes alosae*, паразитирующей у *Alosa immaculata* в различных районах Черного и Азовского морей.

Обозначения: ○ – Таганрогский залив; □ – низовье реки Дон; Δ – у мыса Казантип; □ – Керченский пролив; ◊ – акватория Севастополя; ● – у мыса Тарханкут.

Сельдь, которая в этот период (апрель-июнь) проходила через Керченский пролив из Черного моря в Азовское море, заражена в среднем 3-4 особями *M. alosae*. Подобные низкие значения численности (ИО) моногеней наблюдались и в начале миграции *A. immaculata* в том же направлении в течение февраля-марта. В конце июля, когда сельдь начинает возвращаться в Черное море через Керченский пролив, их заражение моногенеями увеличивается более чем в семь раз по сравнению с предыдущими месяцами. Однако ИО *M. alosae* в пробах сельди, исследованной в проливе в течение сентября, была очень низкой и оставалась на одном уровне в течение октября-ноября, а рыба, проходившая через пролив к Черному морю в декабре, была свободна от паразита (Рисунок 22; Таблица 23).

Таблица 26 – Критерий значимости (P) непараметрического post-hoc теста ANOVA достоверности различий численности (ИО) *Mazocraes alosae*, паразитирующих у *Alosa immaculata* в разные сезоны и районах.

		II-III†		IV–V					VI			VII	IX	X–XI		XII
		КП‡	С	КП	С	Т	ТЗ	Д	КП	С	ТЗ	КП	КП	КП	К	С
II–III	С ‡	1,00														
IV–V	КП	0,69	1,00													
	С	0,17	1,00	1,00												
	Т	1,00	1,00	0,93	0,26											
	ТЗ	**0,001**	**0,001**	**0,04**	0,71	**0,001**										
	Д	**0,001**	**0,001**	**0,03**	0,86	**0,001**	1,00									
VI	КП	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	**0,001**	**0,001**								
	С	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	**0,001**	**0,001**	1,00							
	ТЗ	**0,001**	**0,02**	0,17	1,00	**0,001**	1,00	1,00	**0,01**	**0,01**						
VII	КП	**0,03**	**0,04**	1,00	1,00	**0,001**	0,07	0,06	**0,04**	**0,04**	0,26					
IX	КП	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	**0,001**	**0,001**	1,00	1,00	**0,001**	1,00				
X–XI	КП	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	**0,001**	**0,001**	1,00	1,00	**0,001**	1,00	1,00			
	К	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	**0,04**	**0,04**	1,00	1,00	**0,02**	1,00	1,00	1,00		
XII	С	1,00	1,00	**0,04**	**0,03**	1,00	**0,001**	**0,001**	1,00	1,00	**0,001**	**0,04**	1,00	1,00	0,24	
I	С	1,00	1,00	**0,04**	**0,04**	1,00	**0,001**	**0,001**	1,00	1,00	**0,001**	**0,04**	1,00	1,00	1,00	1,00

Обозначения: †Месяцы; ‡Районы: К – мыс Казантип, КП – Керченский пролив, Д – река Дон, С – Севастополь, Т – мыс Тарханкут, ТЗ – Таганрогский залив;

Примечание: Выделенные серым цветом пробы значительно отличаются от остальных, из них имеющие p<0,05 выделены жирным шрифтом

В Черном море, как на акватории Севастополя, так и вблизи Тарханкута, численность *M. alosae* была относительно низкой в течение почти всех сезонов, достигая максимума весной. В целом, выраженная сезонная динамика в обилии *M. alosae* была выявлена для всех регионов исследования (Рисунок 22). В то же время не было зависимости показателей инвазии моногеней сельди от направления миграции хозяина через Керченский пролив или от солености воды. Численность *M. alosae* находится примерно на одном уровне в период с февраля по июнь, когда рыбы заходят из Черного моря в Азовское море, и в августе-ноябре, когда сельдь мигрирует в противоположном направлении. Только в июле сельдь, выловленная в Керченском проливе (выходящая из Азовского моря), была сильно заражена *M. alosae,* и уровень ее зараженности соответствовал высоким значениям численности моногенеи (ИО), зарегистрированным в мае и июне в Таганрогском заливе и в реке Дон (Рисунок 22), несмотря на существенные различия в солености между этими районами (Plaksina et al., 2021).

Влияние размера рыбы (общая длина) и пола на уровень инвазии

Для того чтобы изучить взаимосвязь между зараженностью и размером хозяина, рыбу разделили на три группы на основе общей длины и основных биологических показателей (Световидов, 1964): Группа 1 – длина 11–12,5 см, не нерестившаяся рыба в возрасте 1+ лет; Группа 2– длина 13–20 см, в возрасте 2–3+ года, большинство этих рыб нерестится впервые; Группа 3 – длина 20,5–39 см, возраст 4–5+ лет, большинство из этих рыб нерестились более одного раза.

Уровень заражения сельди *M. alosae,* в целом, зависит от размера хозяина (критерий Крускала-Уоллиса: $H_{(df=2,\ n=463)} = 27{,}3$; $p<0{,}001$). Небольшие рыбы, принадлежащие к Группе 1, имели значительно более низкие уровни заражения, чем сельдь из двух других групп (Таблица 27). Однако не было обнаружено

существенных различий между количеством паразитов у более крупных рыб, принадлежащих к группам 2 и 3 (тест Колмогорова-Смирнова $_{(df=1,\ n=417)}$: $p>0,1$).

Таблица 27 – Показатели инвазии *Mazocraes alosae,* паразитирующих у разных размерных и половых групп *Alosa immaculata*.

Размерные группы рыб / min–max длины (см) / пол	Кол-во рыб, экз.	Экстенсив-ность инвазии, %	Интенсивность инвазии	Индекс обилия
			min–max (mean±SD)	mean±SD
Группа 1 / 11–12,5 / оба пола	46	15*	1–4 (2,4±1,1)	0,4±1,0
Группа 2 / 13–20 / оба пола	195	46	1–73 (9,3±13,2)	4,3±10,1
Группа 2 / 13–20 / ♂	78	55	1–73 (17,1±21,4)	9,4±18,0
Группа 2 / 14–20 / ♀	117	40	1–41 (8,4±12,0)	3,4±8,7
Группа 3 / 20,5–39 / оба пола	222	57	1–102 (7,6±13,0)	4,3±10,5
Группа 3 / 20,5–31 / ♂	72	50	1–32 (7,1±8,5)	4,1±7,3
Группа 3 / 20,5–39 / ♀	150	61	1–102 (5,8±13,4)	3,5±10,0

Примечание: *заражены только самцы

Следует отметить, что размерный состав *A. immaculata*, мигрирующих через Керченский пролив, различался в разные сезоны (Рисунок 23). Крупная рыба начинает переходить из Черного моря в Азовское в течение февраля-мая, а мелкая рыба завершает эту миграцию в июне. Это приводит к тому, что средняя общая длина сельди, наблюдаемая в Таганрогском заливе в преднерестовых скоплениях *A. immaculata* в течение мая, была наибольшей. И, наоборот, во время обратной миграции самые крупные рыбы покидают Азовское море в декабре.

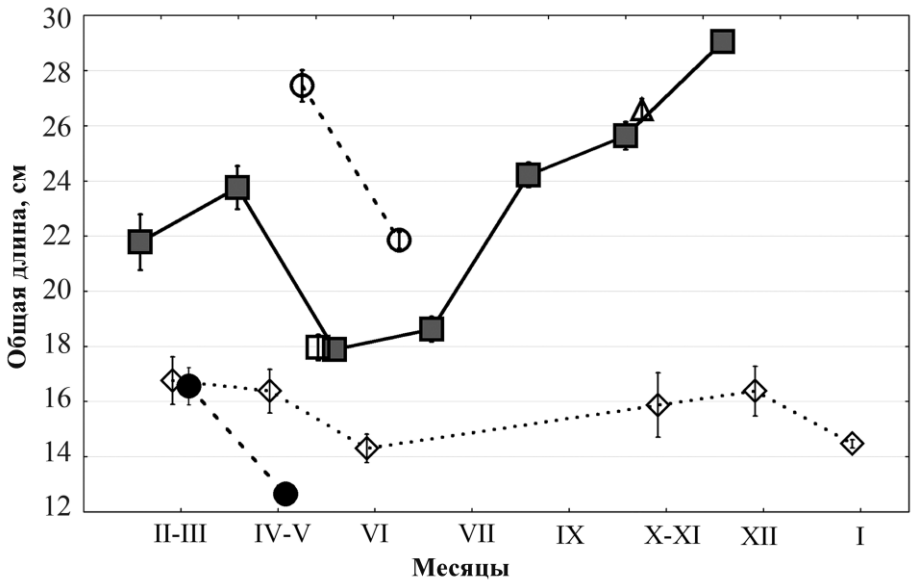

Рисунок 23 – Сезонная динамика размерного состава *Alosa immaculata* (m±SE) в различных районах Черного и Азовского морей. Обозначения: ○ – Таганрогский залив, □ – низовье реки Дон; Δ – м. Казантип; ■ – Керченский пролив; ◊ – акватория Севастополя; ● - м. Тарханкут.

Учитывая эту вариабельность размерного состава сельдей в разные сезоны, была отдельно проанализирована сезонная динамика численности *M. alosae*, паразитирующих у рыб 2 и 3 размерных групп в разных районах, но никаких существенных различий в сезонной изменчивости зараженности моногенеей между этими группами не обнаружено (Попюк, Дмитриева 2012) (Рисунок 24).

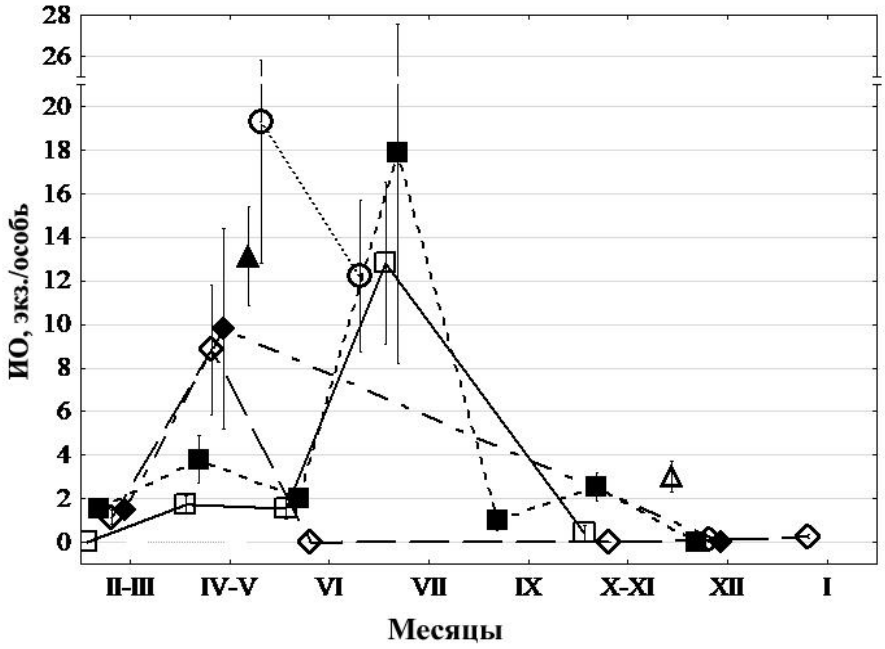

Рисунок 24 – Сезонная динамика индекса обилия (m ± SE) *Mazocraes alosae*, паразитирующей у *Alosa immaculata* разных размерных групп. Обозначения: Группа 2 – белые значки; Группа 3 – черные значки; Керченский пролив – □, ■; Севастополь – ◊, ♦; Таганрогский залив – ○; Река Дон (низовья) –▲; Мыс Казантип – Δ.

В целом, положительной связи между инвазией *M. alosae* и размером *A. immaculata* не наблюдалось (Таблица 28).

Таблица 28 – Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (R) между индексом обилия *Mazocraes alosae* и размером (общей длиной) *Alosa immaculata* в разные сезоны и районах.

Район	Керченский пролив						акватория Севастополя				Таганрог-ский залив		Мыс Казан-тип	река Дон
Месяц	II–III	IV–V	VI	VII	IX	X–XI	II–III	IV–V	XII	I	V	VI	X–XI	V
R	0,35	0,33	0,22	0,24	-0,49	-0,09	**0,61**	0,23	0,24	0,11	0,04	-0,49	0,07	**-0,52**

Жирным выделены результаты значимые при p <0,05

Так, самая большая сельдь, проходящая из Азовского моря в Черное море в декабре, не инфицирована, но сельдь, идущая в том же направлении в течение июля, представленая в основном рыбами группы 2, сильно заражена моногенеями (Рисунок 24). Таким образом, разная численность *M. alosae*, паразитирующей у черноморско-азовской проходной сельди, мигрирующей в разные сезоны через Керченский пролив, не связана с различиями в размерно-возрастном составе этих рыб (Plaksina et al., 2021).

При анализе зараженности *M. alosae* всех исследованных сельдей не было выявлено влияния пола хозяина на численность моногеней (тест Колмогорова-Смирнова $_{(df=1,\ n=438)}$: p>0,05). Однако эти паразиты были обнаружены только у самцов в группе 1, но уровень их заражения был очень низким (Таблица 27). Тем не менее, не было обнаружено существенных различий в численности моногеней между самцами и самками в двух других размерных группах (критерий Колмогорова-Смирнова для группы 2$_{(df=1,\ n=195)}$: p>0,05 и для группы 3$_{(df=1,\ n=222)}$: p>0,10). То же самое справедливо при сравнении рыб одного и того же пола, но из разных размерных групп (критерий Колмогорова-Смирнова между группами 2 и 3 для самцов $_{(df=1,\ n♂=150)}$ и для самок $_{(df=1,\ n♀=267)}$: p>0,05) (Plaksina et al., 2021).

Влияние района (солености), времени года и миграции рыб на продукцию яиц моногеней

Особи *M. alosae*, имеющие хотя бы одно яйцо в матке, были обнаружены практически в течение всего года, за исключением декабря и января (Таблица 29). В феврале и марте менее трети моногеней имеют яйца в матке. У сельди, мигрирующей через Керченский пролив в апреле-мае, количество червей с яйцами больше в 8 раз (по сравнению с февралем-мартом), и в среднем около 12 особей *M. alosae*, имеющих в матке яйца, приходится на каждую рыбу в преднерестовых скоплениях сельди в Таганрогском заливе в мае. Особи *A. immaculata*, которые в это время уже зашли в реку на нерест, имели вполовину меньше несущих яйца моногеней и втрое меньшее количество яиц паразита, приходящееся на каждую рыбу, по сравнению с сельдью из залива. В течение июня эти репродукционные характеристики *M. alosae* в преднерестовых скоплениях *A. immaculata* в Таганрогском заливе также были выше, чем в реке (Plaksina et al., 2021).

Таблица 29 – Встречаемость размножающихся особей и количество яиц *Mazocraes alosae*, паразитирующих у *Alosa immaculata*, в разные месяцы.

Месяцы	Район и направление миграции рыб	Черви с яйцами, mean±SE		Количество яиц, mean±SE		
		на рыбу	Доля от всех червей, %	на червя	на зараженную рыбу	на рыбу
II–III	Севастополь, Ч	0	-	-	-	-
	Керченский пролив, Ч →А†	0,2±0,1	29±13	0,3±0,2	0,7±0,3	0,2±0,1
IV–V	Севастополь, Ч	3±0,9	41±2,7	0,4±0,04	5,4±1,4	3,5±1,0
	Керченский пролив, Ч→А	1,7±0,5	42±6	0,7±0,1	4,1±1,3	2,9±0,9
	Таганрогский залив, А	11,8±3,8	61±6	1,4±0,2	25,6±7,7	25,6±7,7
	река Дон	5,8±1,4	45±3	0,8±0,2	8,4±2,0	8,4±2,0
VI	Керченский пролив, Ч→А	0,8±0,2	56±11	0,9±0,2	2,7±0,8	1,3±0,4
	Таганрогский залив, А	8,6±2,1	76±8	1,5±0,3	16±4,2	16±4,2
VII	Керченский пролив, А→Ч	4,5±1,3	32±6	0,5±0,1	11,5±2,8	6,2±1,8
IX	Керченский пролив, А→Ч	0,4±0,2	52±13	0,8±0,1	1,4±0,4	0,5±0,2
	Севастополь, Ч	0,7±0,2	34±8	0,4±0,1	1,6±0,5	0,9±0,3

X–XI	Керченский пролив, А→Ч	1,2±0,4	40±7	0,7±0,2	3,0±0,7	1,7±0,5
	Мыс Казантип	1,1±0,3	41±7	0,7±0,2	3,2±0,7	1,9±0,5
XII–I	Керченский пролив, А→Ч	0*	-	-	-	-
	Севастополь, Ч	0	-	-	-	-

Примечания: †Ч – Черное море; → направление миграции рыбы; А – Азовское море;
*исследованная рыба не была заражена *M. alosae*

Таким образом, количество моногеней, имеющих в матке яйца, уменьшается, когда рыба заходит на нерест в реку. Однако это число остается довольно высоким у сельди, начинающей возвращаться из Азовского моря в Черное море в конце июля, поскольку треть особей *M. alosae* по-прежнему имеет яйца. Размножающиеся черви так же отмечены у сельди, выходящей через пролив в Черное море в октябре-ноябре. Только в районе Севастополя рыба, исследованная с декабря по март, была заражена моногенеями, не имевшими яиц (Таблица 27).

Среднее количество яиц, наблюдавшееся в матке у особей *M. alosae*, не превышало 2 (Таблица 29), но максимум 6–7 яиц на разных стадиях развития наблюдали у нескольких особей.

Соотношение между количеством яиц моногеней, наблюдаемых на исследуемой рыбе, и численностью *M. alosae* характеризует репродуктивный потенциал компонентной популяции этого паразита. Фактически, среднее количество яиц на рыбу немного превышало численность моногеней только в преднерестовых скоплениях сельди в Таганрогском заливе в течение мая и июня (Рисунок 25).

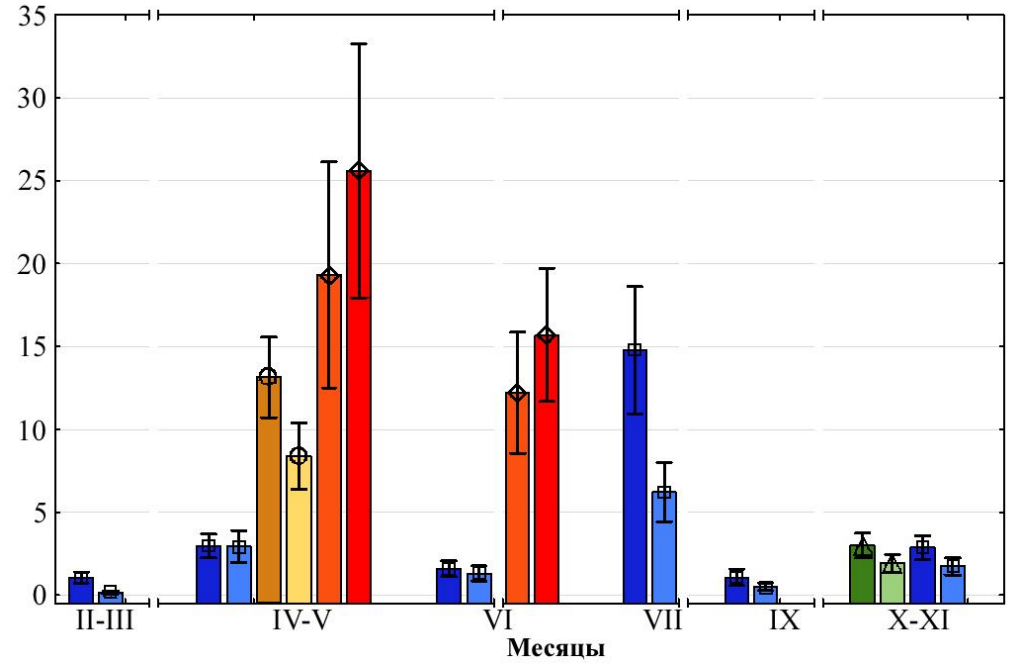

Рисунок 25 – Сезонная динамика индекса обилия (ИО) *Mazocraes alosae* и количества яиц моногеней, приходящееся на рыбу (m ± SE). Обозначения: – ИО, мыс Казантип; – яиц на рыбу, мыс Казантип; – ИО, Керченский пролив; – яиц на рыбу, Керченский пролив; – ИО, река Дон; – яиц на рыбу, река Дон; – ИО, Таганрогский залив; – яиц на рыбу, Таганрогский залив.

Эта пропорция (количество яиц / особей *M. alosae* на рыбу) было меньше 1 у рыб в реке, и еще более низкое соотношение было обнаружено у сельди, мигрирующей через Керченский пролив в Черное море в течение июля (Рисунок 25). Такое изменение этой пропорции, т.е. уменьшение числа яиц и увеличение количества паразитов, логично в период интенсивного размножения моногеней. В другие сезоны оба показателя относительно низкие и находятся примерно на одном уровне (Plaksina et al., 2021).

Влияние времени года, солености (района) и миграции рыб на размер моногеней

Сезон и среда обитания (район) хозяина значительно влияют на размер (длину тела) особей *M. alosae*, как при объединении этих факторов (критерий Крускала-Уоллиса: $H_{(df=12,\ n=1363)} = 380$; $p < 0{,}001$), так и когда они рассматриваются отдельно (тесты Крускала-Уоллиса для периодов года: $H_{(df=5,\ n=1363)} = 139$, $p < 0{,}001$; и для райнов: $H_{(df=4,\ n=1363)} = 190$, $p < 0{,}001$) (Plaksina et al., 2021).

Наибольший средний размер моногеней, зарегистрирован в акватории Севастополя (Черное море) в течение февраля-марта и в Керченском проливе в течение всего периода (февраль-июнь), когда сельдь мигрировала из Черного моря в Азовское море (Рисунок 26).

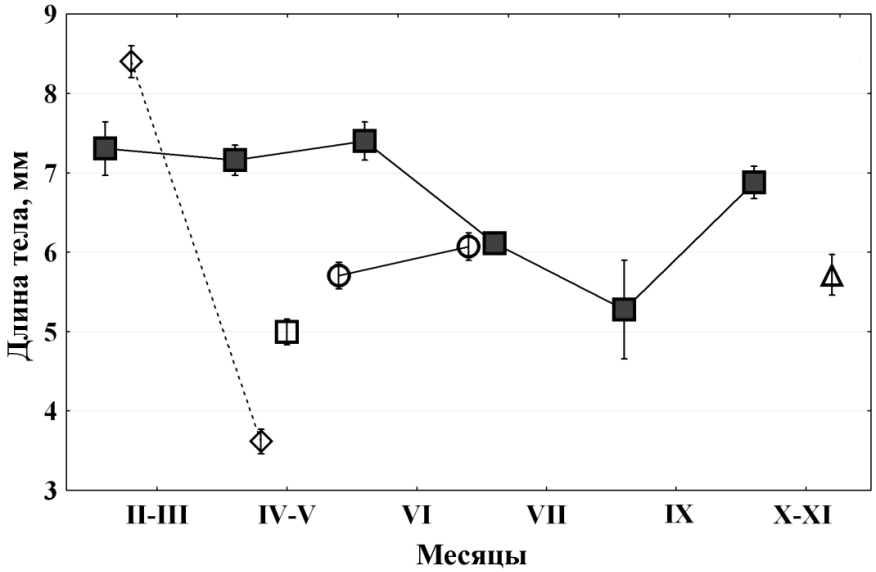

Рисунок 26 – Сезонные колебания длины тела *Mazocraes alosae* (m±SE) в различных районах Черного и Азовского морей.
Обозначения: ○ – Таганрогский залив; □ – низовья реки Дон; Δ – у мыса Казантип; ■ – Керченский пролив; ◊ – на акватории Севастополя; ● – у мыса Тарханкут.

В два раза меньшие средние размеры *M. alosae* отмечены в преднерестовых скоплениях *A. immaculata* в Таганрогском заливе и у нерестящихся рыб в реке в мае-июне, а также у сельди, выходящей после нереста из Азовского моря в Черное море в июле-сентябре. Очевидно, что среди этих моногеней было много молодых особей. Особи *M. alosae*, собранные позже, в течение октября-ноября, из сельди, мигрирующей через Керченский пролив в Черное море, уже имеют средние размеры на уровне значений, отмеченных весной (Рисунок 26).

Эксперименты по влиянию солености на развитие и выклев яиц моногеней

Влияние солености на эмбриональный период и успешность вылупления яиц *M. alosae* исследовали в лабораторных условиях in vitro. Моногенеи с яйцами, собранные с жабр *A. immaculata* в течение мая в морском биотопе на акватории Севастополя, были помещены в чашки Петри с морской водой, имеющей соленость 18 ‰. Для стимуляции яйцекладки использовался метод

температурного шока: в течение 30 мин. моногеней помещали при температуре 5°C, а затем в температурные условия 18°C; в результате паразиты начали интенсивно откладывать яйц. На протяжении всего эксперимента поддерживалась температура окружающей среды 17–18°C (Plaksina et al., 2021).

Для эксперимента были отобраны только яйца, имеющие два полностью развитых филамента (Рисунок 27А, Б). В первом эксперименте по 5 яиц были помещены в каждую из девяти чашек Петри с тремя различными значениями солености воды (по три чашки Петри для каждой солености): 18 ‰, 9 ‰ и пресной водой, в трех повторностях. В другом эксперименте аналогичным образом по 4 яйца были помещены в каждую чашку Петри с водой, соленостью 18‰, 9‰ и 1,8‰, но с добавлением 2% раствора стрептомицина и бензилпенициллина в каждый контейнер, также в трехкратной повторности (Таблица 30). Вода различной солености была получена с помощью морской воды из Черного моря (18‰) путем разбавления пресной водой. Воду фильтровали и стерилизовали ультрафиолетом, а соленость измеряли с помощью рефрактометра для анализа морской воды. Каждый день яйца переносили в новый контейнер с одинаковыми водными условиями (Plaksina et al., 2021).

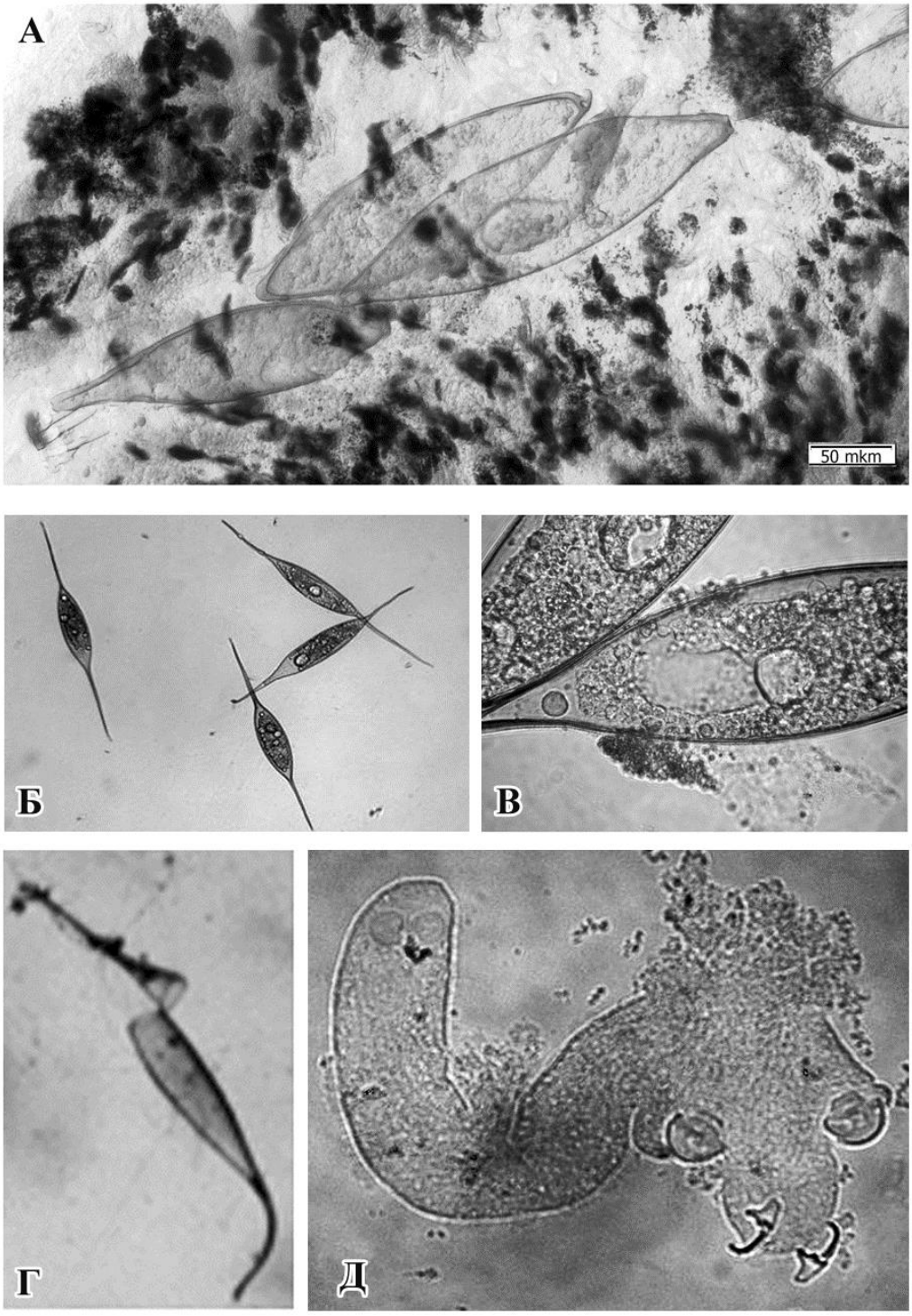

Рисунок 27 – Яйца и онкомирацидий *Mazocraes alosae:* А – яйца внутри матки; Б – полностью сформированные яйца; В – онкомирацидий внутри яйца, у которой видны глазные пятна; Г – яйцо после вылупления личинки; Д – только что осевшая личинка (с одной парой клапанов) с жабр *Alosa immaculata* в реке Дон.

Таблица 30 – Результаты экспериментов по развитию и выклеву яиц *Mazocraes alosae* в воде различной солености

Соленость, ‰	Дни эксперимента	Яйца с эмбрионами	Яйца, содержащие подвижных личинок со сформированным «глазком»	Яйца, из которых выклюнулись личинки
		Количество / Пропорция от начального количества яиц, %		
I эксперимент (три повторности)*				
0	Первый	45	0	0
	Седьмой	45	6	0
	Восьмой	**42 / 93**	**11 / 26**	**3 / 7**
9	Первый	45	0	0
	Седьмой	42	8	3
	Восьмой	**39 / 87**	**15 / 33**	**6 / 11**
18	Первый	45	0	0
	Седьмой	42	7	3
	Восьмой	**42 / 93**	**16 / 36**	**3 / 7**
II эксперимент (три повторности)				
1,8	Первый	36	0	0
	Пятый	36	18	0
	Шестой	33	25	3
	Восьмой	30	22	6
	Десятый	**27 / 75**	**22 / 61**	**9 / 25**
9	Первый	36	0	0
	Пятый	36	9	0
	Шестой	33	18	3
	Восьмой	30	21	6
	Десятый	**24 / 67**	**18 / 50**	**12 / 33**
18	Первый	36	0	0
	Пятый	36	12	0
	Шестой	30	15	6
	Восьмой	27	22	9
	Десятый	**21 / 58**	**16 / 44**	**15 / 42**

Примечание: *Данные объеденины по трем повторностям

В первом эксперименте через 7 дней по одной личинке выклюнулось в морской воде как при 18 ‰, так и 9 ‰; на 8-ой день еще по одной личинке появилось в 9 ‰ и пресной воде. В то же время (день 8) во всех соленостях были обнаружены 2-3 яйца, содержащие подвижных личинок с видимым «глазком»

(Рисунок 27B). Таким образом, в течение 8 дней развивалось около 30% яиц и личинки выклевывались при всех тестируемых значениях солености. Однако из-за сильного обрастания яиц эксперимент был остановлен на этом этапе (Plaksina et al., 2021).

Во втором эксперименте развитие в яйцах онкомирацидия с «глазком» наблюдалось во всех чашках Петри через 5 дней. Такие личинки были обнаружены в 4 из 12 яиц в морской воде при солености 18‰, из которых 2 выклюнулись на 6-й день и еще в 3 яйцах стали видны личинки с «глазками». При этом в 9 ‰ морской воде личинки с «глазками» были видны у 3 из 12 яиц, одно из которых выклюнулось на 6-й день, когда еще 4 яйца развились до стадии, на которой у личинок были видны глазные пятна. В 1,8 ‰ морской воде на 5-й день было 6 неразвитых и 6 развитых яиц с глазными пятнами, и одна личинка выклюнулась на следующий день. Еще по одному онкомирацидию выклюнулось как в 18‰, так и в 1,8‰ на 8-й день и в 9‰ морской воде на 9-й день, и днем позже 1-2 личинки выклюнулись в каждой чашке Петри (Таблица 30). Таким образом, через 10 дней при каждой солености наблюдалось развитие 8–10 из 12 яиц до стадии, когда наблюдалась подвижная личинка с видимыми глазными пятнами. Выклев личинок также наблюдался при всех соленостях, в общей сложности, по 6 онкомирацидиев выклюнулось при 18 и в 9‰ солености и 4 – при 1,8‰ воде за тот же период (Plaksina et al., 2021).

Недавно вылупившиеся личинки, впервые обнаруженные утром, все еще активно двигались примерно через 3 часа, но были неподвижны через 8 часов.

На основании результатов, представленных выше, массовое размножение *M. alosae* в регионе Черного и Азовского морей происходит с апреля по июль, то есть в течение всего периода, когда их хозяин *Alosa immaculata,* собирается в преднерестовые скопления и осуществляет нерестовую миграцию в/из пресной воды и через Керченский пролив. Однако моногеней, содержащих яйца в матке, также можно найти раньше, в течение февраля, когда около 40–50% из них имеют яйца, и позже в течение осени (сентябрь – ноябрь).

Наибольшие значения показателей как численности, так и количества яиц *M. alosae* наблюдались в преднерестовых скоплениях *A. immaculata* в Таганрогском заливе. Впоследствии, когда рыба мигрирует в реку, показатели инвазии также довольно высоки, однако количество яиц моногеней и средний размер их тела существенно снижаются. Очевидно, что размножение *M. alosae* продолжается в реке и происходит пополнение компонентной популяции паразита молодыми особями. Примечательно, что у сельди в реке было более равномерное распределение моногеней по сравнению другими районами исследований, что характерно для начального периода заражения рыб паразитами. В течение этого периода черноморско-азовская проходная сельдь, мигрирующая через Керченский пролив из Черного в Азовское море, все еще была незначительно заражена *M. alosae* и имела относительно небольшое количество моногеней, имеющих яйца, хотя компонентная популяция паразита была в основном представлена крупными червями. Напротив, сельди, которые начали обратную миграцию через пролив в июле, были существенно сильнее заражены моногенеями, средний размер которых был значительно меньше, и только треть червей имела яйца в матке. Очевидно, в результате уменьшения репродукции в течение этого периода в сочетании со смертью более крупных (старших особей) моногеней и, вероятно, элиминацией и части молодых особей, наблюдается значительное снижение численности *M. alosae* в течение сентября-ноября. Только в декабре–январе яйцекладущие моногенеи не были обнаружены, и самая крупная рыба, мигрирующая из Азовского в Черное море в декабре, не была заражена паразитом (Plaksina et al., 2021).

Таким образом, период размножения *M. alosae*, паразитирующей у *A. immaculata,* обитающей у побережья Крыма и мигрирующей в реки, впадающие в Азовское море, длится несколько месяцев, а их размножение не лимитируется соленостью воды.

5.2 Влияние сезонных миграций ставриды *Trachurus mediterraneus* на характеристики компонентных популяций трематод *Prodistomum polonii* и *Lepocreadium floridanum*

Ставрида начинает мигрировать из Черного моря в Азовское море через Керченский пролив в марте, но массовая миграция начинается с конца апреля и длится до середины лета. При весенней миграции сначала идут наиболее крупные особи, а потом – более мелкие. Обратная миграция длится с сентябаря по ноябрь, и ее начинают рыбы меньших размеров чем те, которые ее заканчивают (Световидов, 1964). Размерный состав исследованных нами в разные сезоны выборок *Trachurus mediterraneus* согласуется с этими данными (Таблица 31).

Среди гельминтов, паразитирующих у ставриды в Черном и Азовском морях, одними из наиболее массовых представителей являются два вида лепокреадиидных трематод – *Prodistomum polonii* и *Lepocreadium floridanum* (Попюк, 2009, 2011).

Исследована зависимость численности обеих трематод от сезона и направления миграции ставриды через пролив. Так как рыбы в исследованных в разные сезоны выборках различались по размерам, была также проанализирована возможность зависимости показателей инвазии трематодами от размера хозяина (Рисунок 28). При одинаковом размере исследованных рыб, мигрирующих через Керченский пролив в мае и ноябре, значения ИО *P. polonii* осенью было примерно в 10 раз выше. При этом самая мелкоразмерная группа рыб, исследованная в Севастополе в сентябре, имела такие же высокие показатели зараженности этой трематодой (Рисунок 28А).

Аналогичные данные были получены и для второго вида – *Lepocreadium floridanum*, а именно: их численность (ИО) у среднеразмерных ставрид, исследованных в апреле-мае в Севастополе, была в 3-5 раз меньше по сравнению с зараженностью (ИО) рыб этих же размеров, обследованных в октябре в этом же

районе. В то же время крупная ставрида, обследованная в мае в Керченском проливе, была заражена на том же уровне, что и рыбы средних размеров в марте в этом же районе (Рисунок 28В).

Таблица 31 – Количество и размеры исследованных особей *Trachurus mediterraneus* и их зараженность (ИО) трематодами *Prodistomum polonii* и *Lepocreadium floridanum* в разных районах крымского прибрежья и месяцы

Месяц	Район, направление миграции	Количество (экз.) / min-max общей длины (см.) исследованных рыб	ИО, экз./особь m ± SE / min - max	
			Prodistomum polonii	*Lepocreadium floridanum*
III	Керченский пролив, Ч → А*	29 / 12–16	2,5 ± 0,5 / 0–11	1,15 ± 0,4 / 0–8
IV	Севастополь	12 / 13,5–19	4 ± 1,2 / 0–4	3,3 ± 1,7 / 0–20
V	Керченский пролив, Ч → А	21 / 16 – 19	1,1 ± 0,5 / 0–10	0,9 ± 0,35 / 0–7
	Севастополь	23 / 12–17,5	6 ± 1,3 / 0–24	0,9 ± 0,35 / 0–7
VI	Керченский пролив, Ч → А	32 / 12–18	1,8 ± 0,4 / 0–12	0,4 ± 0,15 / 0–5
	Севастополь	23 / 11,5–18,5	4 ± 2 / 0–16	0,7 ± 0,7 / 0–4
	Карадаг	30 / 11,5–16	0,8 ± 0,25 / 0–7	0,5 ± 0,2 / 0–5
VII	Керченский пролив, Ч → А	56 / 11,5–18	0,7 ± 0,15 / 0–5	0,1 ± 0,04 / 0–2
	Севастополь	2 / 16–17	29 ± 12,5 / 13–54	0
IX	Керченский пролив, А → Ч	27 / 12–15,5	3,6 ± 1,25 / 0–33	0,15 ± 0,08 /0–2
	Севастополь	10 / 10–11,5	10 ± 3,0 / 0–26	0,6 ± 0,6 / 0–6
X	Керченский пролив, А → Ч	15 / 12–16,5	2,5 ± 0,65 / 0–11	0,4 ± 0,4 / 0–6
	Севастополь	33 / 10,5–17	8 ± 1,6 / 0–41	8,8 ± 2,6 / 0–67
XI	Керченский пролив, А → Ч	2 / 15–21,5	9,5 ± 4,4 / 5–14	0
	Севастополь	23 / 10,5–16	13 ± 3,0 / 0–68	1,4± 0,85 / 0–20
XII	Севастополь	18 / 10–16	7,0± 2,0 / 0–26	1,0± 0,45 / 0–7

Примечание: * Ч – Черное море; → – направление миграции через Керченский пролив; А – Азовское море.

Таким образом, вероятно, динамика ИО трематод обоих видов не определяется размером рыб. Для подтверждения отсутствия зависимости между размером ставриды и интенсивностью ее заражения трематодами для некоторых выборок был рассчитан коэффициент корреляции Пирсона (r). Так, для 45 зараженных *P. polonii* рыб из акватории Севастополя, имеющих размеры 10,5–17

см, а также для 41 рыбы, размерами 10,5–21,5 см, из Керченского пролива, исследованных в октябре-ноябре, r составил 0,09 и 0,1, соответственно. Для 18 инфицированных *L. floridanum* рыб из Керченского пролива, длиной 10,5–14,5 см, обследованных в октябре-ноябре, r было равно 0,3 (Попюк, 2013).

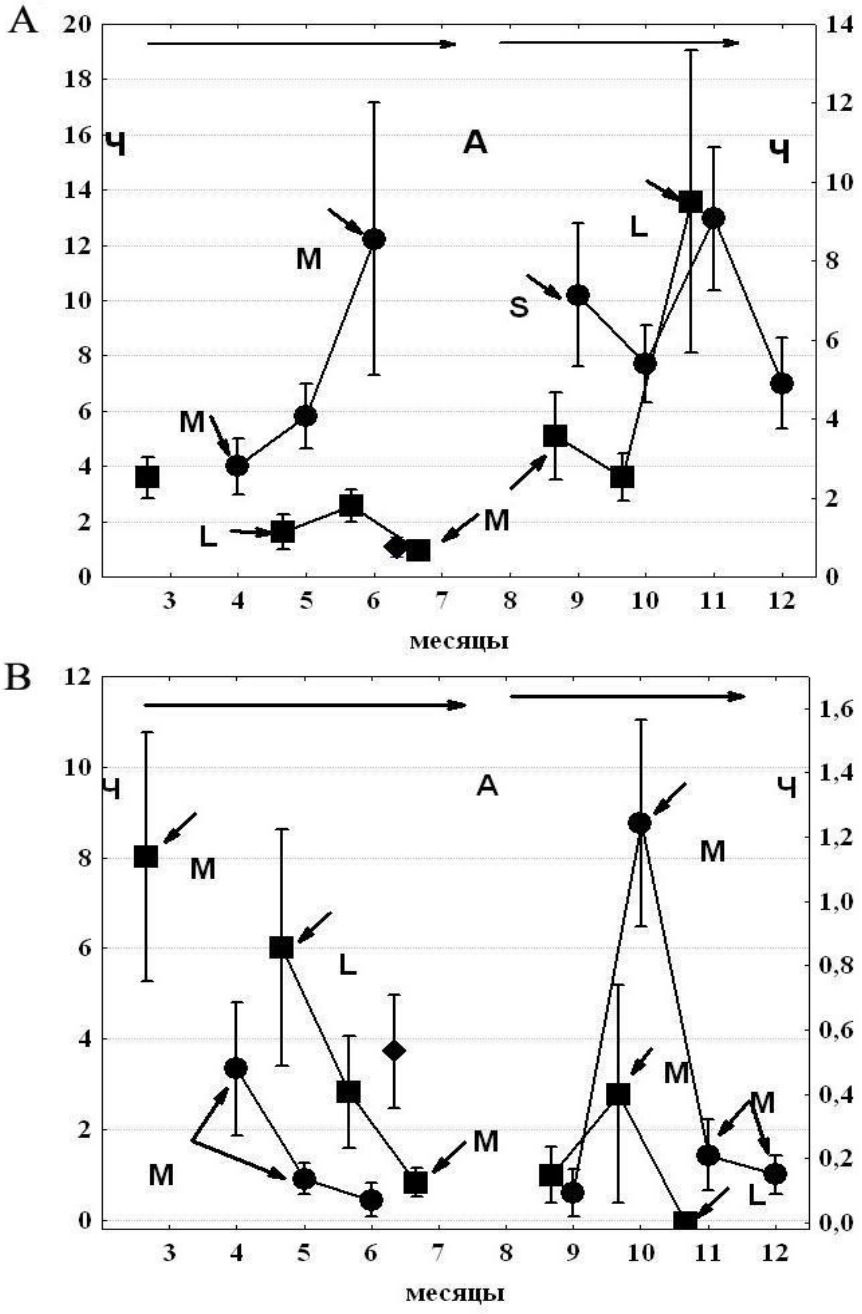

Рисунок 28 – Динамика численности (ИО, m±SE): А – *Prodistomum polonii* и В – *Lepocreadium floridanum*, паразитирующих у *Trachurus mediterraneus* в разных районах крымского прибрежья, в зависимости от сезона и направления миграции рыб через Керченский пролив.

Обозначения: ● – акватория Севастополя (левая ось У);■ – Керченский пролив и ◆ – Карадаг (правая ось У); L – большинство рыб в выборке > 16 см; M – 12-15,5 см и S – < 11,5 см; A – Азовское море; → – направление миграции; Ч – Черное море.

Выявленные колебания численности трематод могут определяться не только сезоном, но и направлением миграции рыб. Ставрида, которая начинает идти через Керченский пролив после зимовки из Черного моря в Азовское море, заражена *P. polonii* слабо (средние значения ИО весной колебались от 1 до 2,5 экз./особь) (Таблица 31, Рисунок 28А). При этом в марте в проливе доля трематод, имеющих в матке яйца, оставляла менее 5 %. В мае, при такой же низкой численности трематод, 100 % из них были с яйцами (Рисунок 29А). Можно сделать вывод, что нового поступления молодых особей трематод за весну не происходит (ИО и ИИ на одном уровне), но наблюдается интенсивное созревание червей (Попюк, 2013).

В районе Севастополя весной наблюдается аналогичная картина (Таблица 31, Рисунок 28А). В апреле-мае при относительно невысоких значениях численности все трематоды имеют в матке яйца (Рисунок 29А). Однако в июне наблюдается резкий рост численности (Рисунок 28А). При этом происходит некоторое уменьшение доли червей с яйцами – до 70 %. Такое изменение обоих показателей может свидетельствовать о поступлении молодых неполовозрелых трематод. В этот же период (май-июнь) наблюдается и наибольшее количество яиц гельминта, приходящееся на рыбу (Рисунок 29В). Таким образом, в районе Севастополя на июнь приходится пик численности *P. polonii* и период наиболее высоких показателей репродуктивного потенциала (кол-во яиц трематод, приходящееся на рыбу).

Следует отметить, что численность компонентных популяций *P. polonii* в ставриде, исследованной в районе Севастополя, была во все сезоны в несколько раз выше, чем в двух других районах исследования (Таблица 31, Рисунок 28А).

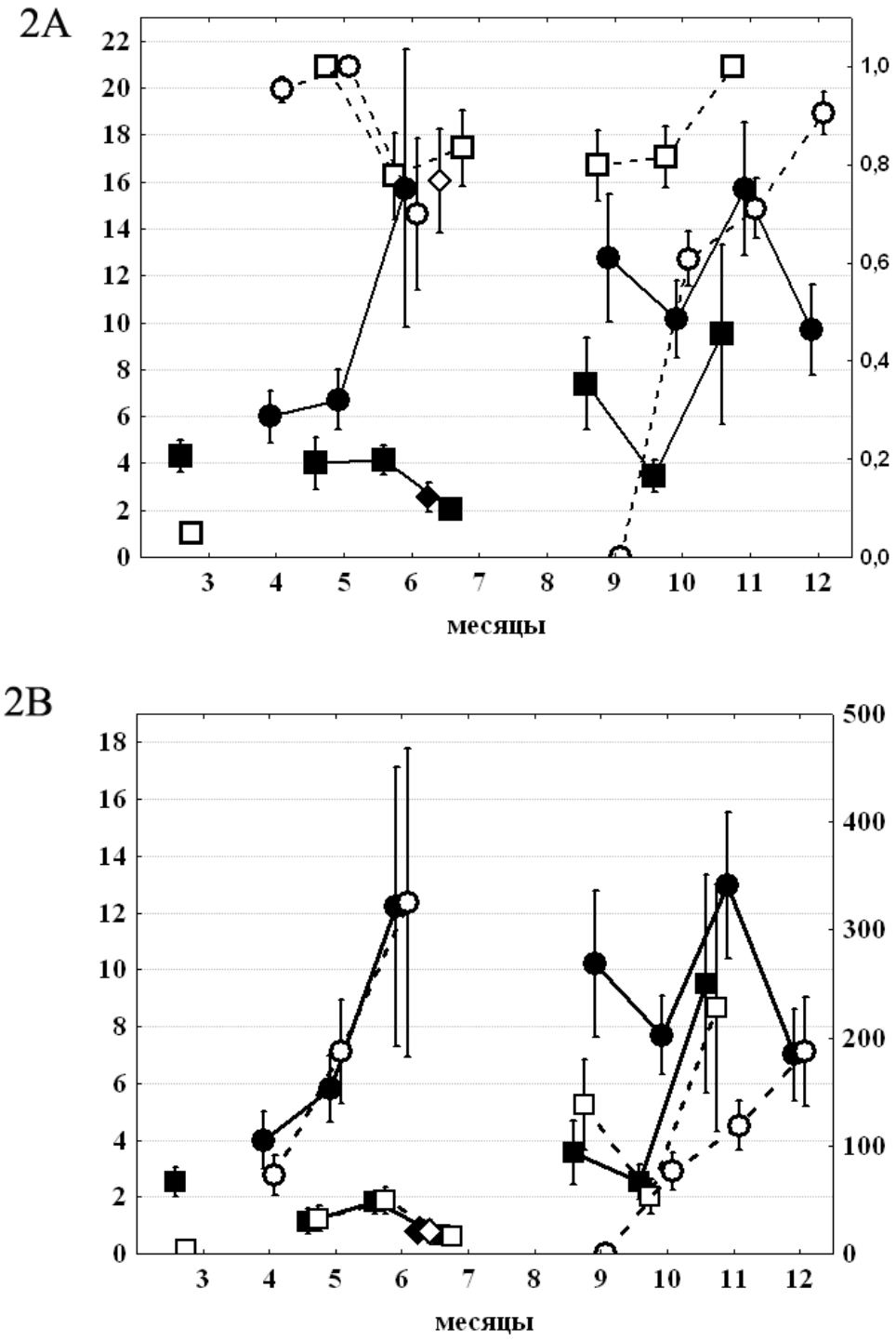

Рисунок 29 – Интенсивность инвазии (левая ось У на обоих графиках) и А – доля трематод с яйцами в матке (правая ось У); В – количество яиц трематод / на рыбу (правая ось У) *Prodistomum polonii*, паразитирующей у *Trachurus mediterraneus* в разных районах крымского прибрежья, в зависимости от сезона.

Обозначения: Заполненные значки – ИИ; пустые значки – доля особей с яйцами и кол-во яиц / рыба; ■, □ – Керчь; ●, ○ – Севастополь; ◆,◇ – Карадаг.

В то же время ставрида, идущая через Керченский пролив в июле и заканчивающая весеннюю миграцию из Черного моря, имела наименьшую зараженность *P. polonii* – в среднем 0,7 экз./особь. Мы полагаем, что это рыба, начавшая миграцию из района Севастополя вдоль восточного побережья Крыма в Азовское море около месяца назад, т.к. ставрида, исследованная во второй половине июня у Карадага (восточное побережье Крыма), имела такие же показатели зараженности и репродукционные характеристики (Таблица 31, Рисунок 29). В таком случае, можно предположить, что после интенсивного периода размножения в июне трематоды старших возрастов, отложившие яйца, заканчивают свой жизненный цикл, что приводит к сокращению численности *P. polonii* в ставриде. Подтверждением этого служит и то, что исследованная в сентябре в районе Севастополя ставрида была заражена на том же уровне, что и в июне, но полностью состояла из молодых неполовозрелых червей (Рисунок 29).

Индекс обилия *P. polonii* в ставриде, которая начинает выходить из Азовского моря осенью, в несколько раз больше, чем наблюдался при миграции из Черного моря в мае-июне (в среднем около 4 против 0,5–2 экз./особь). При этом рыбы, которые выходили последними в ноябре, имели показатели зараженности в 2 раза больше, чем у тех, которые выходили в начале обратной миграции. Кроме того, вся компонентная популяция состояла из половозрелых червей и количество яиц, приходящиеся на рыбу, было сопоставимо с тем, которое отмечено в июне в районе Севастополя (Рисунок 29).

Аналогично в районе Севастополя наблюдалось увеличение доли половозрелых червей в компонентных популяциях в течение осени при незначительных колебаниях численности, а в декабре отмечено сокращение численности при наибольших репродукционных показателях за этот период (Рисунок 29). Таким образом, осенью наблюдался второй пик размножения *P. polonii*, как в компонентых популяциях трематоды в ставриде, мигрирующей из Азовского моря через Керченский пролив, так и в рыбах в районе Севастополя. После размножения часть трематод, очевидно, умирает, поэтому в начале весны

наблюдается наименьшая численность как у рыб, еще остающихся в районе Севастополя, так и тех, которые уже начинают миграцию в Азовское море.

Таким образом, суммируя полученные данные можно предположить, что примерно за 12 месяцев в ставриде развивается два поколения трематод. Зарегистрировано два пика численности, один в июне, а второй – в ноябре и два периода наиболее высоких показателей репродукции, которые приходятся на май-июнь и ноябрь-декабрь (Рисунок 29). Сопоставляя характеристики инфрапопуляций трематод в ставриде, исследованной в районе Севастополя и при ее миграциях через Керченский пролив, можно сделать вывод о том, что сами миграции в Азовское море (т.е. их направление) на эти показатели не оказывают существенного влияния.

Ставрида, мигрирующая из Черного моря в Азовское море и обратно, была заражена второй трематодой *Lepocreadium floridanum* на порядок меньше, чем рыба, исследованная в Севастополе. Показатели численности *L. floridanum* были выше у ставрид, мигрировавших весной, и наименее зараженными были рыбы, проходящие через пролив в июне, и те, что начинают мигрировать обратно из Азовского моря осенью (Таблица 31; Рисунок 28В). При этом компонентные популяции этой трематоды у ставриды, проходящей через Керченский пролив, состояли только из половозрелых червей (Рисунок 30). Ставрида, обследованная в проливе в ноябре, оказалось свободной от этого паразита.

Более резкие изменения численности *L. floridanum* наблюдались в районе Севастополя. Отмечено два пика численности: в апреле и октябре. В течение весны и половины лета численность этой трематоды постепенно уменьшалась, и наименьшие ее показатели отмечены в июле. При этом на протяжении весны и лета все найденные черви имели в матке яйца. Тогда как в сентябре половозрелые особи составляли менее трети компонентной популяции *L. floridanum* при тех же значениях его численности, что и в июле (Таблица 31, Рисунки 28В и 30).

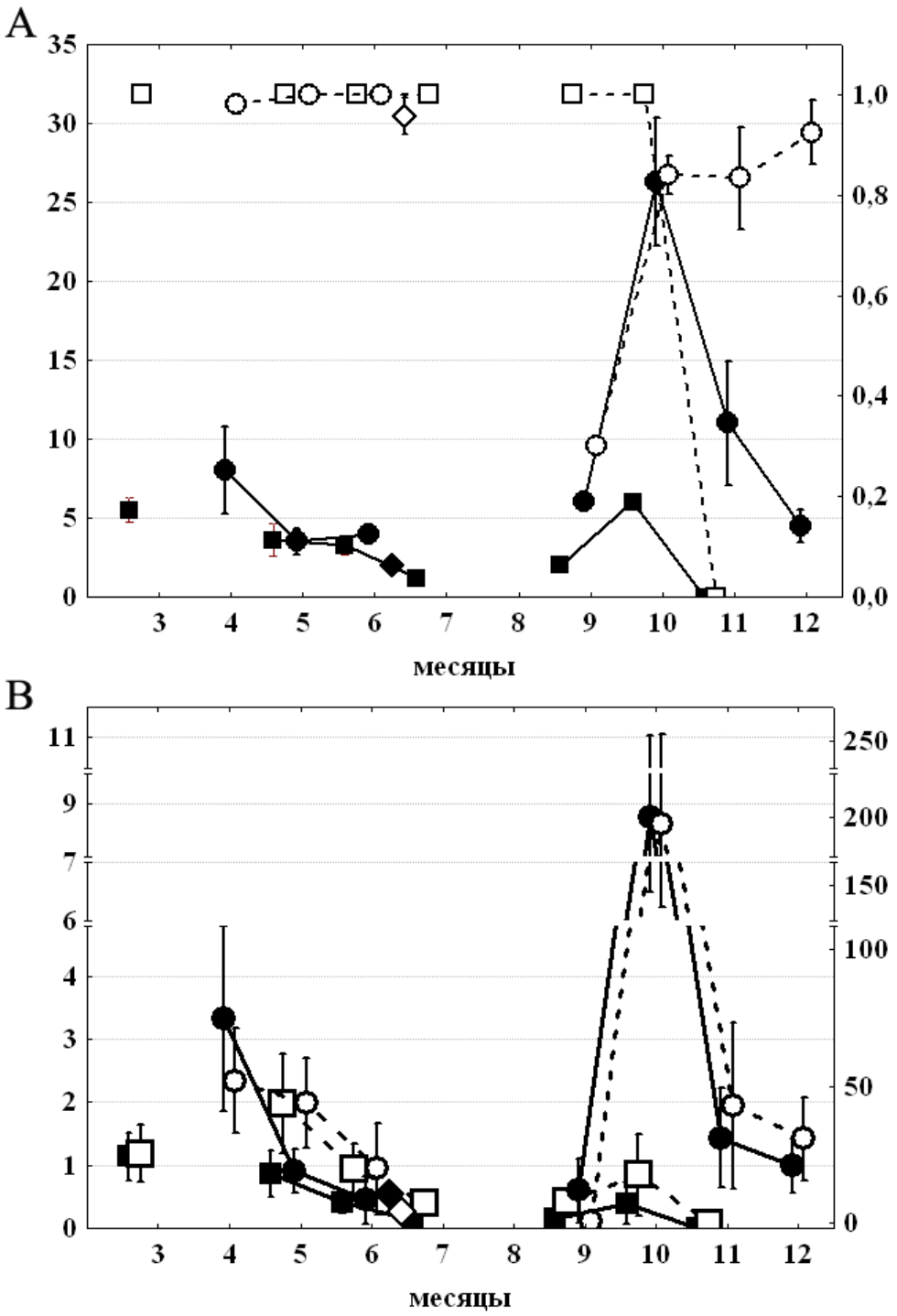

Рисунок 30 – Интенсивность инвазии (левая ось У на обоих графиках) и А – доля трематод с яйцами в матке (правая ось У); В – количество яиц трематод / на рыбу (правая ось У) *Lepocreadium floridanum*, паразитирующей у *Trachurus mediterraneus* в разных районах крымского прибрежья, в зависимости от сезона.

Обозначения: Заполненные значки – ИИ; пустые значки – доля особей с яйцами и кол-во яиц / рыба; ■, □ – Керчь; ●, ○ – Севастополь; ◆,◇ – Карадаг.

Очевидно, отложившие яйца наиболее взрослые трематоды иллиминировались, а численность осталась прежней за счет поступления молодых особей, что, в свою очередь привело к снижению доли половозрелых червей. Впоследствии, в течение сентября-октября шло интенсивное пополнение компонентной популяции *L. floridanum* новыми особями и одновременное созревание трематод, что определило второй пик численности и репродукционных показателей, наблюдавшийся в октябре. Далее последовал период сокращения численности, при том, что половозрелые особи составляли 100% популяции *L. floridanum* к концу года (Рисунок 30).

Таким образом, и у второго вида трематод, паразитирующего у *Trachurus mediterraneus*, так же наблюдалось два пика численности и два периода наиболее интенсивного размножения. Аналогично первому виду динамика численности *L. floridanum* не определялась направлением миграции ставриды через Керченский пролив. В данном случае и рыба, заходящая через пролив в Азовское море весной и выходящая из него осенью, была слабо заражена этой трематодой, однако повышение ее численности отмечено в те же периоды, что и в районе Севастополя (Рисунок 28).

Таким образом, численность обоих видов исследованных трематод не зависела от направления миграции *T. mediterraneus* через Керченский пролив и имела сходную сезонную динамику, характеризующуюся двумя пиками численности, для *P. polonii* приходящимися на июнь и ноябрь, а для *L. floridanum* – на апрель и октябрь. После периодов интенсивного размножения обоих видов, следовали периоды уменьшения их численности и возрастания доли неполовозрелых червей в компонентных популяциях трематод, что, очевидно, связано с элиминацией червей старших возрастов и поступлением молодых особей (Попюк, 2013).

Следует отметить, что численность обоих видов трематод в ставриде в районе Севастополя была во все периоды исследования существенно выше, чем в районе Керченского пролива, однако сезонная динамика ИО и ИИ во всех районах исследования была сходной.

Жизненные циклы трематод *P. polonii* и *L. floridanum* в Черном море полностью не изучены, имеются лишь отдельные сведения о промежуточных хозяевах представителей семейства Lepocreadiidae в Азово-Черноморском регионе (Гаевская, Ковалева, 1982; Мордвинова, 1985). Исходя из этих данных, вероятно, в Черном море первыми промежуточными хозяевами для *P. polonii* и *L. floridanum* служат различные виды брюхоногих моллюсков, а в качестве вторых – могут выступать ракообразные (мизиды, креветки, амфиподы, изоподы), входящие в пищевой рацион черноморской ставриды. Данные по зараженности беспозвоночных этими трематодами в Черноморо-Азовском регионе отсутствуют.

5.3 Влияние сезонных миграций рыб на характеристики компонентных популяций нематоды *Hysterotylacium aduncum*

Анизакидная нематода *Hysterothylacium aduncum* – один из наиболее распространённых гельминтов рыб Мирового океана, в том числе в Черном и Азовском морях. Среди хозяев этого гельминта в Черном море – почти 50 видов рыб (Гаевская, Корнийчук, 2003). Поскольку путь попадания *H. aduncum* к рыбам – трофический, для анализа встречаемости в них нематод хозяева были разделены на планкто-, бенто-, ихтиофагов и рыб со смешанным питанием.

Первая группа в наших сборах представлена 7 видами: шпрот (*Sprattus sprattus*), хамса (*Engraulis encrasicholus*), сардина (*Sardina pilchardus*), тюлька (*Clupeonella delicatula*), спикара (*Spicara smaris*), атерины (*Atherina boyeri pontica* и *A. hepsetus*).

Среди перечисленных хозяев наивысшие показатели численности *H. aduncum* отмечены у шпрота (Таблица 4). При этом с возрастом зараженность рыб возрастает, так, например, в прибрежье юго-западного Крыма примерно 80 % годовиков шпрота заражены *H. aduncum* L3, в то время как среди двух – трехгодовиков ЭИ близка к 100 % (Гаевская и др., 2010). Кроме того, наблюдаются существенные региональные различия показателей инвазии рыб личинками *H. aduncum*. Так, по нашим данным ИО *H. aduncum* L3 в шпроте,

исследованном в июле в районе ЮБК, был в три раза меньше по сравнению с этим показателем для рыб, обследованных в этом же месяце у юго-восточного побережья Крыма (Судак) (Таблица 5). Ранее региональные различия в инфицированности шпрота этой нематодой отмечались другими исследователями (например, Зуев и др., 1999). По данным А.В. Гаевской с соавторами (2010), обобщившими данные по более чем 2 тыс. исследованных экз. шпрота, его зараженность на шельфе Крыма в среднем составляет 86% и ИИ = 23 экз./особь. Из обследованных нами 356 экз. шпрота личинки *H. aduncum* отмечены в среднем у 92 % рыб при средней ИИ – 8,2 экз./рыба (Таблица 5).

Практически столь же высока зараженность личинками *H. aduncum* черноморской хамсы, которая также демонстрирует региональные различия показателей инвазии (Таблица 6). В целом, зараженность 1611 обследованных нами особей *E. encrasicholus* составила 37 % при ИИ = 8,6 экз./особь. Сардина исследована в небольшом количестве, но ее инфицированность *H. aduncum* сравнима с показателями, зарегистрированными для шпрота и хамсы (Таблица 4), спикара заражена несколько меньше, тогда как атерины заражены этой нематодой незначительно (Таблицы 12, 13).

Поскольку сардина встречается у побережья Крыма крайне редко, то, очевидно, в этом регионе Черного моря основными вторыми промежуточными хозяевами *H. aduncum* являются шпрот и хамса, основу питания которых составляют различные мелкие планктонные организмы, в том числе *Pseudocalanus elongatus*, *Calanus helgolandicus,* а также *Sagitta setosa,* у которых в Черном море были отмечены личинки нематоды (Гаевская и др., 2010). Важность шпрота и хамсы как хозяев этой нематоды, обеспечивающих передачу паразита от первых промежуточных (планктонных ракообразных) к окончательным хозяевам (хищным рыбам), определяется не только высокими показателями их зараженности, но и огромной численностью этих рыб (Еремеев, Зуев, 2005). Однако, следует отметить, что не все личинки в этих рыбах инвазивные. Так, по данным А. В. Гаевской с соавторами (2010) в районе Севастополя в весенних пробах хамсы доля живых личинок нематод составила 70 %, а к зиме у рыб

фактически того же возраста она снизилась до 26 %. Кроме того, размеры нематод, которые они имеют при попадании в окончательного хозяина, также имеют значение для их приживаемости в рыбе (Køie, 1993).

Анализ влияния миграции хозяев на зараженность рыб-планктофагов личинками *H. aduncum* проведен на основе данных по хамсе и атерине.

Черноморская хамса мигрирует через Керченский пролив дважды в год: весной (с апреля до конца мая) – из Черного моря в Азовское море и осенью (с октября по декабрь) – в обратном направлении (Световидов, 1964).

Хамса, которая начинает идти через Керченский пролив в начале весны, заражена личинками *H. aduncum* незначительно (Рисунок 31), но уже в конце этой миграции (май – июнь) 80 % рыб были инфицированы нематодой при средней ИИ 22 ± 4,5 (1-90) экз./особь. На протяжении всего периода (июля-декабря), когда хамса мигрирует из Азовского моря, не более чем у 40 % особей *E. encrasicholus* обнаруживались личинки *H. aduncum* при средней ИИ 2,1 ± 0,2 (1-6) экз./особь (Попоюк, 2009, 20011).

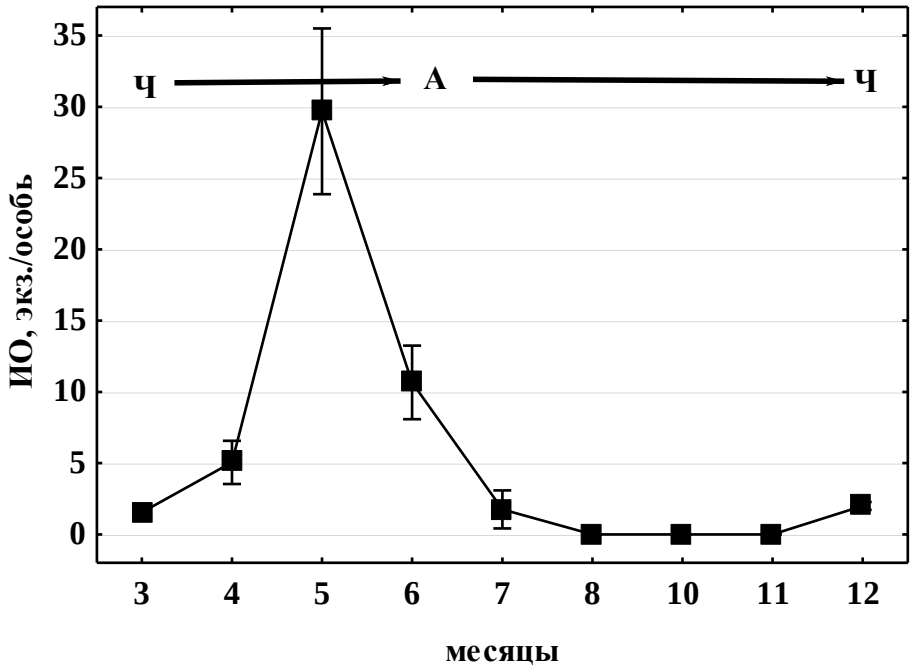

Рисунок 31 – Индекс обилия (m± SE) нематоды *Hysterothylacium aduncum* L3, паразитирующей у хамсы *Engraulis encrasicolus* в Керченском проливе, в зависимости от сезона и направления миграции рыб.

Обозначения: А – Азовское море; → – направление миграции; Ч – Черное море.

Таким образом, зараженность хамсы нематодой при выходе из Азовского моря в июле была в 10 раз меньше, чем в мае при заходе рыбы из Черного моря (Рисунок 30). Можно сделать предположение, что инфицирование хамсы новыми особями *H. aduncum* в Азовском море не происходит.

Зараженность *H. aduncum* атерины, проходящей через Керченский пролив в обоих направлениях, имела другую сезонную динамику, чем та, что наблюдалась у хамсы. Так, в марте при начале миграции *Atherina boyeri* в Азовское море ее инфицированность нематодой была максимальной, а в мае численность *H. aduncum* снизилась почти в 10 раз. Второй максимум наблюдался уже в октябре, когда атерина выходит из Азовского моря (Рисунок 32).

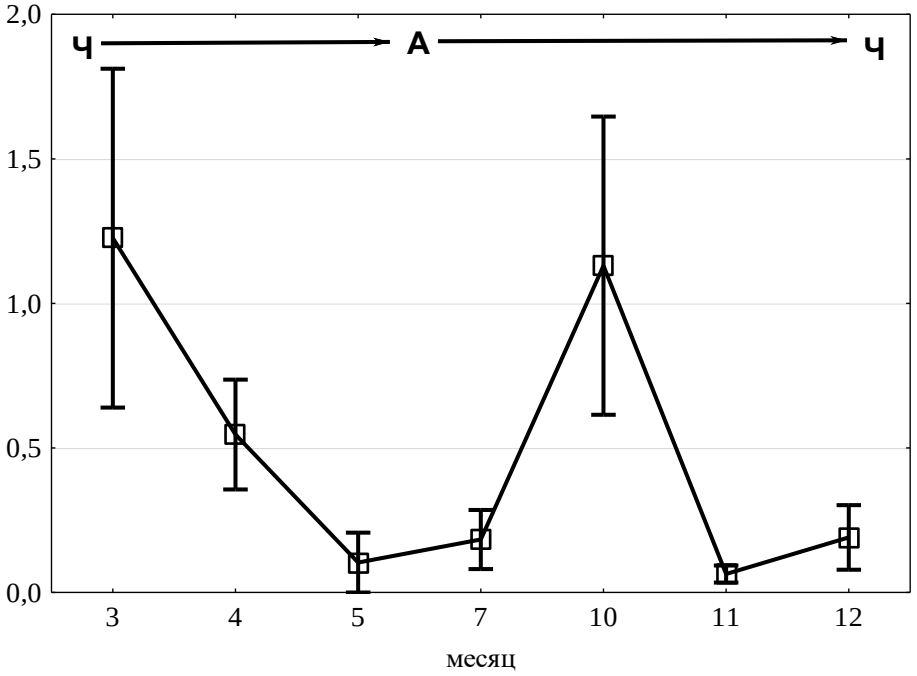

Рисунок 32 – Индекс обилия (m± SE) нематоды *Hysterothylacium aduncum* L3, паразитирующей у атерины *Atherina boyeri* в Керченском проливе, в зависимости от сезона и направления миграции рыб.

Обозначения: А – Азовское море; → – направление миграции; Ч – Черное море.

Таким образом, существенной разницы в зараженности *H. aduncum* этой рыбы в зависимости от направления миграции не наблюдалось. Однако следует отметить, что ИО этого гельминта у *A. boyeri*, в целом, на порядок ниже, чем у *E.*

encrasicolus (Рисунки 31 и 32), т.е., скорее всего, атерина второстепенный или даже случайный хозяин, не играющий большой роли в паразитарной системе этой нематоды в Азово-Черноморском регионе.

Разница в динамике зараженности *H. aduncum* между хамсой и атериной в зависимости от направления их миграции через Керченский пролив, очевидно, связана с различиями в биологии этих рыб. Так, например, атерина заходит в распресненные районы морей и даже поднимается довольно далеко вверх по течению рек, тогда как хамса держится в морских акваториях. Очевидно, эти различия определяют и разный спектр питания этих рыб. Однако поскольку данные о первых промежуточных хозяевах *H. aduncum* в Черном море единичны и нет полноценной информации о том, какие гидробионты играют роль основных или второстепенных хозяев этого звена паразитарной системы нематоды, сделать анализ всех причин различной зараженности вторых промежуточных хозяев, в частности хамсы и атерины, не представляется возможным.

Следующие группы хозяев *H. aduncum* – бенто- и ихтиофаги представлены в наших сборах двумя и одним видом: ласкирем *Diplodus annularis* и сингилем *Chelon auratus,* и сарганом *Belone belone,* соответственно.

У ласкиря и сингиля *H. aduncum* встречается редко и единично (Таблицы 16, 8), тогда как сарган имеет довольно высокие показатели инвазии этой нематодой (Таблица 7). Очевидно, низкая зараженность *D. annularis* и *C. auratus* объясняется тем, что в их рационе питания довольно большую долю составляют растения и мелкие бентические беспозвоночные, для которых зараженность личинками *H. aduncum* не отмечена, тогда как 99 % пищевых объектов *B. belone* составляют хамса и шпрот (Световидов, 1964), сильно зараженные личинками этой нематоды.

У саргана найдены как личинки *H. aduncum,* которые были представлены как L3 (более 60 %) и L4 (33 %), так и половозрелыми особями (17 %). Таким обрзом, попавшие в саргана личинки нематоды L3 развиваются в его организме до следующей стадии L4, а также до половозрелых стадий *H. aduncum.*

Другие хищные рыбы, у которых нами найдены эти нематоды, такие как ставрида (*Trachurus mediterraneus*), сельдь (*Alosa immaculata*), горбыль (*Sciaena umbra*), пеламида (*Sarda sarda*) и катран (*Squalus acanthias*), являются ихтиобентофагами. Их пищевой рацион, наряду с рыбой, включает амфипод, мизид, креветок, полихет, моллюсков и крабов (Световидов, 1964).

Среди представителей костистых рыб, питающихся, наряду с бентосными организмами, также и пелагическими рыбами, наибольшие показатели зараженности *H. aduncum* отмечены у *A. immaculata* (Таблица 3), инфицированность которой, по нашим данным, может достигать 286 личинок и 226 половозрелых особей на рыбу. В районе Карадага ставрида поражена этим паразитом на 90 % при максимальной ИИ более 70 нематод (Дмитриева и др., 2009), а у особи черноморской сельди длиной всего 18 см в ее желудке и кишечнике было обнаружено 78 половозрелых особей *H. aduncum*, общая длина которых составила 270 см, что превысило длину тела рыбы в 15 раз (Гаевская, 2005). В меньшей степени заражены этой нематодой катран, ставрида, спикара (Таблицы 2, 14, 17) и пеламида и единичные особи найдены у горбыля (см. Приложения Таблица 2 и таблица 15). Несмотря на то, что *T. mediterraneus* имеет не такие высокие показатели зараженности как сельдь, ставрида, очевидно, все-таки играет существенную роль в паразитарной системе *H. aduncum* в Черном море благодаря своей многочисленности (Попоюк, 2009, 20011). Зараженость катрана и его возможная роль в поддержании бентического звена паразитарной системы *H. aduncum* в Черном море подробно рассмотрена в статье А. В. Гаевской с соавторами (2010). У всех этих рыб могут встречаться не только личинки L3 и L4, но и взрослые особи *H. aduncum*. При этом, например, в конце весны в районе Севастополя у сельди доля половозрелых самцов и самок паразита достигала 70 % от общей численности нематод. Довольно высока была доля зрелых червей у *Alosa immaculata* и в районе Карадага – 44 %. Эти показатели согласуются с данными по зараженности *H. aduncum* сельдей *Alosa caspia tanaica*, исследованных у Кавказского побережья Черного моря, где доля взрослых нематод составляла 60 % от их общей численности (Каменев, 1957). Высокие

показатели численности и присутствие большой доли зрелых червей в компонентных популяциях *H. aduncum* у *Alosa* spp. свидетельствует об участии сельдевых в жизненном цикле этой нематоды в Черном море в качестве основных окончательных хозяев.

Влияние миграции окончательных хозяев из Черного моря в Азовское море и обратно через Керченский пролив на их зараженность *H. aduncum* проанализировано на примере *A. immaculata* и *T. mediterraneus.*

Наибольшие показатели численности, как личинок, так и половозрелых особей *H. aduncum* у сельди в Керченском проливе наблюдаются в апреле-мае, когда рыбы мигрирует из Черного моря в Азовское море (Рисунок 33; Таблица 3). В остальные сезоны индекс обилия нематоды у *A. immaculata* в этом районе колеблется в пределах 0 – 10 экз./особь.

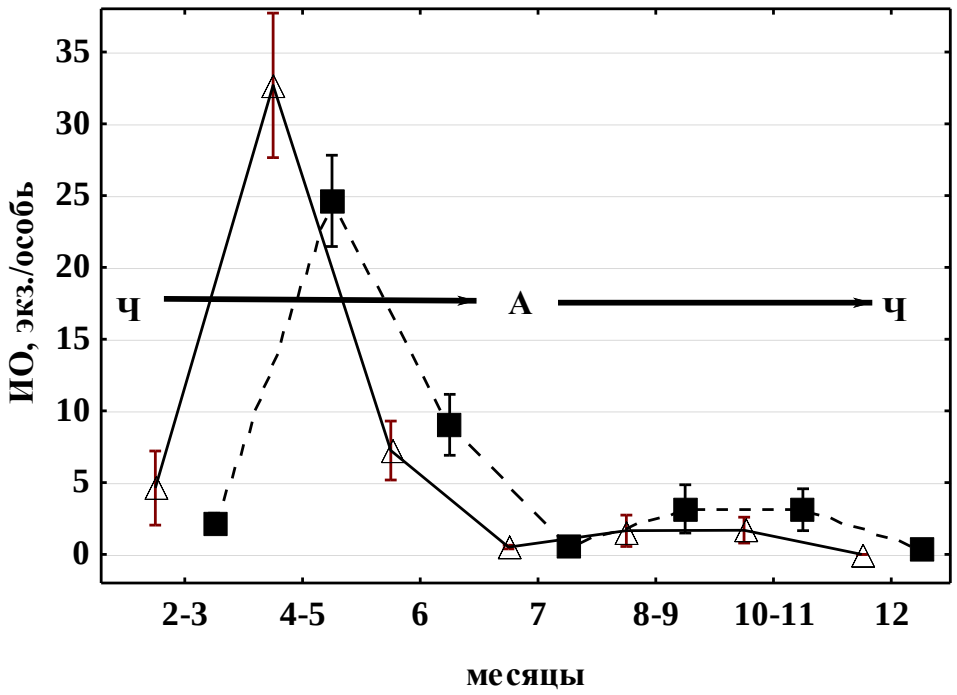

Рисунок 33 – Индекс обилия (m±SE) нематоды *Hysterothylacium aduncum,* паразитирующей у черноморской сельди *Alosa immaculata* в Керченском проливе, в зависимости от сезона и направления миграции рыб.

Обозначения: Δ – личинка нематоды *H. aduncum*; ■ – взрослые нематоды *H. aduncum*; А – Азовское море; → – направление миграции; Ч – Черное море.

Несмотря на значительные месячные колебания численности компонентных популяций личинок *H. aduncum* у *T. mediterraneus,* в целом, в течение всего периода весеннее–летней миграции ставриды из Черного моря в Азовское море ИО гельминта был в среднем больше (4–12 экз./особь), чем при обратной миграции рыб осенью (2 –4 экз./особь). При этом численность половозрелых особей нематоды колебалась незначительно (Рисунок 34). Следует также отметить, что пик численности приходился на май.

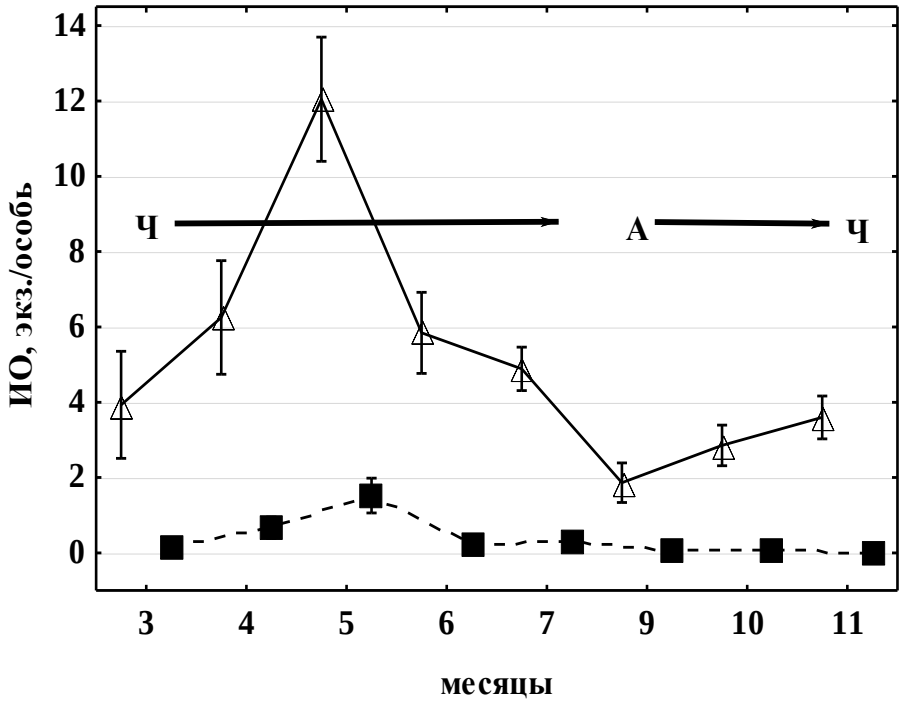

Рисунок 34 – Индекс обилия (m±SE) нематоды *Hysterothylacium aduncum,* паразитирующей у ставриды *Trachurus mediterraneus* в Керченском проливе, в зависимости от сезона и направления миграции рыб.

Обозначения: Δ – личинка нематоды *H. aduncum*; ■ – взрослые нематоды *H. aduncum*; А – Азовское море; → – направление миграции; Ч – Черное море.

Анализ изменения численности *H. aduncum* у разных видов рыб показывает, что, несмотря на общий характер динамики изменений, размах этих изменений у разных рыб различен (Рисунок 35). Наибольший он у сельди и хамсы, а наименьший у атерины и ставриды. Сельдь и хамса, идущие из Черного моря в Азовское море, заражены *H. aduncum* в среднем в 10 и 20 раз больше, чем во время обратной миграции, зараженность ставриды и атерины, аналогично, примерно в 1,5 раза больше. Снижение зараженности ставриды и сельди *H.*

aduncum в Азовском море хорошо согласуется с отмеченным резким снижением численности этой нематоды в хамсе, возвращающейся из Азовского моря (Рисунок 35).

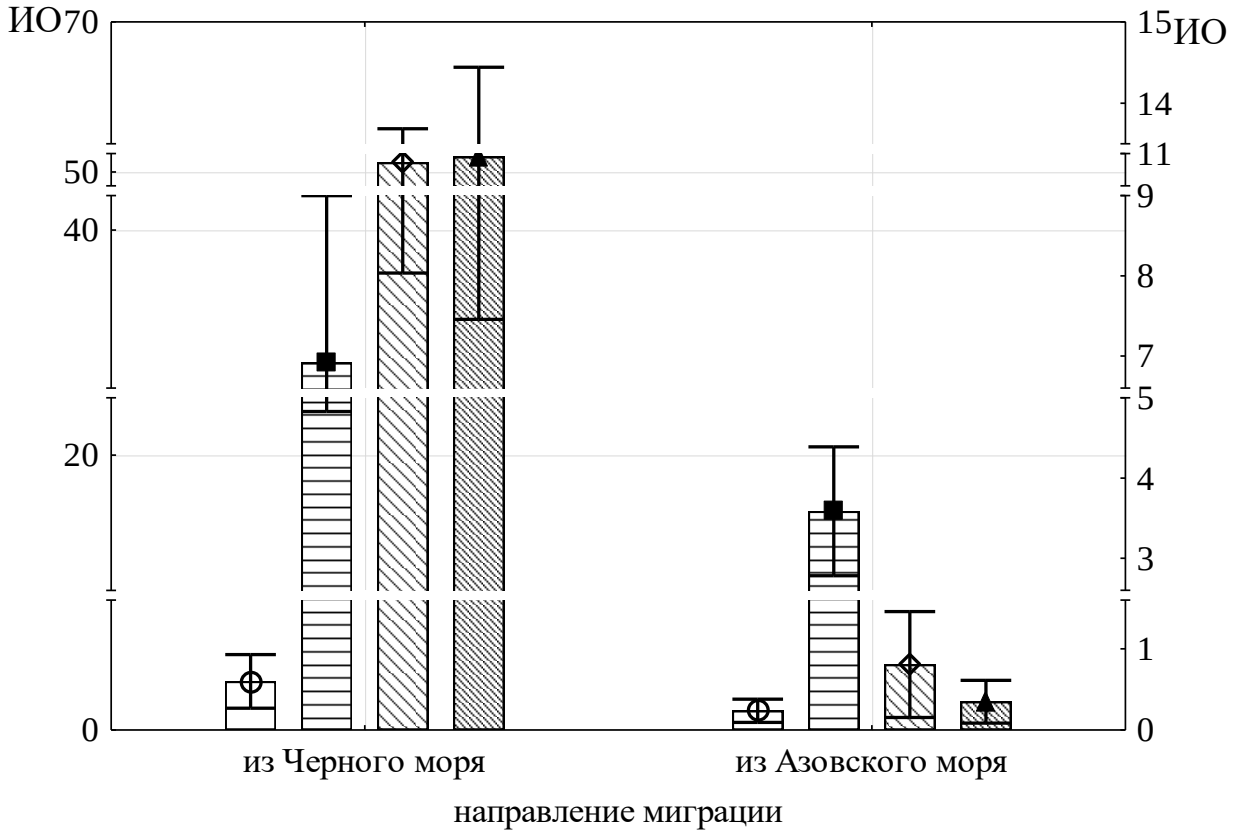

Рисунок 35 – Индекс обилия (m±0,95CI) нематоды *Hysterothylacium aduncum*, паразитирующей у *Atherina boyeri* (правая ось У), *Engraulis encrasicolus* (правая ось У), *Alosa immaculata* (левая ось У) и *Trachurus mediterraneus* (правая ось У) в зависимости от направления миграции рыб через Керченский пролив.

Обозначения:○ – *A. boyeri*; ■ – *T mediterraneus*; ◊ – *A. immaculata*; ▲ – *E. Encrasicolus*

Таким образом, пребывание исследованных рыб в Азовском море привело к снижению их зараженности нематодой *H. aduncum*, что может быть связано с отсутствием основных первых промежуточных хозяев этой нематоды в Азовском море, а инвазионное начало заносится в акваторию этого моря со вторыми промежуточными хозяевами – хамсой и атериной.

5.4 Обсуждение

«Одним из факторов, наиболее мощно изменяющих паразитофауну животного, являются его миграции. Дальние миграции ставят животное в столь различные условия существования, что паразиты не могут не реагировать на эти изменения внешней среды. Кроме того, миграции сплошь и рядом сопровождаются существенными изменениями физиологии хозяина, которые присоединяют свое действие на паразитофауну к влиянию миграций» (цит из: Догель, 1962). Поэтому одним из основных направлений экологической паразитологии является исследование влияния миграций хозяина на фауну и популяции его паразитов.

Работ по изучению динамики зараженности гельминтами рыб, мигрирующих через Керченский пролив из Черного моря в Азовское море и обратно, немного. Они подробно обсуждены в главе 1 (стр.14-15) настоящей рукописи. В основном эти исследования посвящены анализу изменения видового состава и численности паразитов хамсы, ставриды и черноморской сельди.

Мы исследовали изменение характеристик компонентных популяций моногенеи *Mazocraes alosae*, паразитирующей у сельди *Alosa immaculata*, двух видов трематод *Prodistomum polonii* и *Lepocreadium floridanum* у ставриды *Trachurus mediterraneus* и нематод *Hysterothylacium aduncum* у хамсы *Engraulis encrasicholus*, атерины *Atherina boyeri*, сельди и ставриды.

Первое исследование влияния миграции сельди на заражение *M. alosae* было проведено В. П. Каменевым (1953, 1957). Автор исследовал *Alosa immaculata*, *A. maeotica* и *A. tanaica* в Черном море у Кавказского побережья и в Азовском море во время их весенней нерестовой миграции, а также в Керченском проливе осенью при обратном прохождении этих рыб. Была отмечена некоторая разница в доле *M. alosae*, заражающих *A. immaculata* в течение весны у побережья Кавказа и в других местах, но индексы заражения были очень низкими во всех районах: от 1 до 4 зараженных рыб с интенсивностью 1–5 экз. (Каменев, 1953). Точно так же не было обнаружено существенных различий в количестве моногеней, паразитирующих на двух других видах сельди (Каменев, 1957). Эти

данные заметно контрастируют с результатами настоящего исследования, по-видимому, из-за очень малых выборок рыб и низкой численности моногеней, о которых сообщил Каменев в обоих своих исследованиях.

С другой стороны, при изучении сезонных изменений в фауне паразитов *A. immaculata* на Дунае и близлежащем прибрежном регионе Черного моря Г. К. Петрушевский (1957) обнаружил значительную изменчивость в численности *M. alosae*. Наименьшее количество моногеней было зарегистрировано им в преднерестовых скоплениях сельди в мае (13–33% со средней интенсивностью инвазии 1–2), а наибольшая численность *M. alosae* была у рыб, покидающих реку летом после нереста (53% и 1,8, соответственно). Это противоречит данным, полученным в настоящем исследовании (Таблица 23, Рисунок 22). Так, в северо-западной части Черноморского бассейна наиболее интенсивное размножение *M. alosae* происходит в реках, в то время как у черноморско-азовской сельди на акватории Крыма, мигрирующей в Азовское море, наибольшее количество моногеней и их яиц наблюдались в течение мая и июня в Таганрогском заливе, перед тем как сельдь зашла в реку Дон на нерест.

В целом, результаты настоящего исследования согласуются с данными Б. Е. Быховского (1957), полученными в отношении *M. alosae* для нескольких видов *Alosa* в Каспийском море, где размножение этой моногенеи синхронизировано с нерестовым поведением хозяина. В Каспийском море размножение *M. alosae* начинается не ранее середины мая и моногенеи, имеющие яйца, обнаруживаются примерно в течение месяца, а до и после этого времени не было найдено червей, у которых в матке были бы яйца на какой-либо стадии формирования. Однако ничего не известно о составе популяций моногеней в реках Каспийского бассейна, хотя предполагается, что *M. alosae* также может размножаться в них (Быховский, 1957; Barzegar et al., 2012). Период размножения этой моногенеи у исследованной нами черноморско-азовской сельди, которая мигрирует из Черного моря в Азовское, значительно дольше и длится несколько месяцев (Таблица 29). Можно предположить, что это связано с различиями в продолжительности миграции сельди в район нереста и возвращения из него. В Каспийском море сельди рода

Alosa собираются в плотные скопления непосредственно перед заходом в реку. В то время как *A. immaculata*, обитающая у побережья Крыма, образует косяки, начинающие миграцию к местам нереста, уже в Черном море, и сначала проходит через пролив в Азовское море до предустьевых участков, а только потом в реку, совершая такой же длинный обратный путь. При этом, как в первом, так и во втором случае, размножение моногеней, очевидно, длится пока сельди находятся в плотных скоплениях. Поэтому, в отличие от Каспийского бассейна, размножение *M. alosae* в Черном и Азовском морях начинается еще до того, как сельдь достигнет места нереста. Так, наибольшая численность моногеней зарегистрирована в преднерестовых скоплениях *A. immaculata* в Таганрогском заливе в течение мая (Рисунок 21) и средний размер этих червей меньше, чем в предыдущие месяцы (Рисунок 25), что предполагает, что инфрапопуляции *M. alosae* уже пополнились молодыми червями.

Вышеупомянутые различия между результатами настоящего исследования и Г. К. Петрушевского (1957) в отношении изменения численности *M. alosae*, связанного с миграцией *A. immaculata* в реку Дунай, можно объяснить аналогичным образом. Сельдь в этом районе также как и в Каспийском море не совершает продолжительную преднерестовую миграцию, собираясь в косяки в эстуарной зоне непосредственно перед заходом рыб в реку, поэтому, очевидно, размножение моногеней только начинается в этот период и пик его приходится на время нахождения рыб в реке.

Трехкратное уменьшение численности *M. alosae* во время миграции *Alosa fallax* из устья в британскую реку отмечалось в исследовании М. Апрахамиана (Aprahamian, 1985), что объяснялось меньшим размером рыбы, изученной в реке, по сравнению с рыбами из устья. Однако в настоящем исследовании численность моногеней, наблюдаемых на *A. immaculata* в реке Дон и Таганрогском заливе, существенно не отличается (Таблицы 23, 26; Рисунок 22). Аналогичным образом, не было обнаружено изменений в численности *M. alosae* как у *A. fallax*, так и *A. alosa* в различных районах их миграции из прибрежных вод Северного моря и Бискайского залива в реки Франции (Gérard et al., 2016, 2017).

Однако в выше процитированных работах было отмечено положительное влияние размера хозяина на численность *M. alosae* (Aprahamian, 1985; Gérard et al., 2016, 2017), в то время как мы не обнаружили корреляции между длиной зрелых особей *A. immaculata* (размерная группа 2 и 3) и численностью моногеней (Таблица 27). Только не нерестящиеся рыбы, общей длиной до 13 см, имели значительно более низкий уровень заражения данным паразитом. Ранее предполагалось, что сельди в возрасте до 2 лет не инфицированы *M. alosae*, поскольку они не имеют контакта со взрослой нерестовой частью популяции рыб, которая является источником инвазии (Быховский, 1957; Aprahamian, 1985; Barzegar и др., 2012). Однако Т. К. Небольсина (1960) сообщила об обнаружении *M. alosae* у четырех видов *Alosa* в возрасте менее 1 года в Каспийском море, а также относительно высокий уровень заражения этой моногенеей был зарегистрирован у незрелых особей двух видов *Alosa* у северного побережья Франции и во французских реках (Gérard et al., 2017). Мы также обнаружили *M. alosae* на *A. immaculata* в возрасте менее 2-х лет, хотя уровень инвазии был относительно низким (Таблица 27). Очевидно, что незрелые сельди могут быть заражены *M. alosae*, когда они контактируют со взрослой рыбой в прибрежных и устьевых водах.

Быховский Б. Е. (1957) наблюдал размножение *M. alosae* в солоноватоводной среде в Каспийском море на жабрах отмечались десятки и даже сотни яиц и пост-онкомирацидиев, однако данных по размножению моногеней в пресной воде получено не было. Сообщалось также, что были получены яйца *M. alosae* от особей *A. fallax*, пойманных в пресной воде, но отложенных яиц или осевших пост-онкомирацидиев на жабрах этих рыб не было найдено, и развития яиц получить не удалось, из чего был сделан вывод о том, что в пресной воде размножение не происходит (Finlayson, 1981, цитируется в Aprahamian, 1985; Aprahamian, 1985). Доказательства того, что развитие и выклев онкомирацидиев *M. alosae* не ограничиваются низкой соленостью воды, были получены впервые в ходе настоящего исследования. Кроме того, в дополнение к экспериментальным

данным, мы обнаружили пост-онкомирацидиев на жабрах черноморско-азовской сельди, пойманной в реке Дон в течение мая (Рисунок 27Д).

Следовательно, основным фактором, влияющим на динамику численности *M. alosae*, является сезон. Жизненный цикл этого паразита строго синхронизирован с продолжительностью миграции хозяина из прибрежных вод Крыма через Азовское море и в реки для нереста, и размножение этой моногенеи происходит как в пресной, так и в морской воде.

Анализ изменения фауны паразитов ставриды, мигрирующей через Керченский пролив, дан в работе А. А. Ковалевой (1970). Ею был сделан вывод, что миграция ставриды в Азовское море приводит к значительному снижению ее зараженности трематодами *Opechona pyriformis* и *Ancylocoelium typicum*. Во время настоящего исследования эти виды гельминтов обнаружены не были. Однако на примере двух других видов трематод (*P. polonii* и *L. floridanum*) нами показано, что они имеют неодинаковую численность в ставриде, мигрирующей через пролив в одном направлении, но в разные месяцы. Например, если сравнивать численность *L. floridanum* в ставриде, мигрировавшей через пролив в марте, с показателями ее зараженности этой трематодой во время обратной миграции в сентябре, можно прийти к выводу о снижении численности *L. floridanum* в Азовском море (Рисунок 28В). Материал, собранный в течение нескольких месяцев, пока длилась миграция рыб как в одном, так и в другом направлении, позволил получить более достоверные сведения, не подтверждающие этот вывод. Так, ИО *L. floridanum* при миграции *T. mediterraneus* через Керченский пролив в одном направлении – из Черного моря в Азовское море с марта по июль уменьшился на порядок. Аалогично, ИО *P. polonii* у ставриды, начинающей выходить через пролив из Азовского моря в сентябре, был в несколько раз меньше, чем этот показатель у рыб, мигрирующих в том же направлении в октябре (Рисунок 28А).

Таким образом, динамика численности *P. polonii* и *L. floridanum* в ставриде имеет сезонный характер и не определяется направлением миграции рыб через Керченский пролив.

Мы также проанализировали сезонную динамику количества яиц в матке обоих видов трематод. Однако отсутствие данных о первых и вторых промежуточных хозяев этих гельминтов в Азово-Черноморском регионе не позволило сделать какие-либо выводы о периодах заражения и размножения.

Нематода *Hysterothylacium aduncum* имеет сложный жизненный цикл и использует большое количество промежуточных и окончательных хозяев для его реализации (Гаевская и др., 2010). Паразитофауну хамсы во время весенней и осенней миграций через Керченский пролив изучала В. М. Николаева (1961, 1962), которая отмечала уменьшение экстенсивности инвазии рыб *H. aduncum* в Азовском море. Аналогичные данные по уменьшению зараженности хамсы этой нематодой в Азовском море приводят Н. Н. Данилевский и Г. Г. Камбуров (1969). Они так же предложили использовать показатели инвазии хамсы личинками *H. aduncum* для различения азовского и черноморского стад европейского анчоуса в его смешанных скоплениях в Черном море. В работе Г. В. Мосесян (2021) на основе анализа многолетних данных сделан вывод о том, что хамса не заражается новыми особями *H. aduncum* в Азовском море.

Вышеперечисленные данные согласуются и с результатами настоящего исследования по изменению зараженности этой рыбы личинками *H. aduncum* в Азовском море. Кроме того, нами было проанализировано заражение другого промежуточного хозяина *H. aduncum* – *Atherina boyeri*. Отмечено, что зараженность атерины личинками нематоды практически не менялась при заходе рыб в Азовском море. Однако зараженность атерины была на порядок меньше, чем хамсы, что указывает на то, что это второстепенный второй промежуточный хозяин для этого гельминта.

Анализ численности компонентных популяций марит *H. aduncum* в сельди и ставриде вывил аналогичную динамику, т.е. снижение ИО гельминта в Азовском море.

Ранее В. П. Каменев (1953, 1957) отмечал полное исчезновение у азово-черноморской сельди, керченской сельди и азовского пузанка *H. aduncum* при нахождении этих рыб в Азовском море. В то же время по данным А. А. Ковалевой

(1970) миграция ставриды в Азовское море не оказывает влияния на ее зараженность *H. aduncum*. Таким образом, между данными, полученными нами и ранее В. П. Каменевым и А. А. Ковалевой, наблюдаются некоторые отличия. Однако на основании существенного снижения в Азовском море зараженности этой нематодой хамсы, а также ее основного окончательного хозяина – сельди мы делаем вывод, что в этом водоеме отсутствует основной первый промежуточный хозяин *H. aduncum* и показатели инвазии этим гельминтом могут быть индикаторами того, насколько продолжительно рыба находилась в Азовском море.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, у 19 видов пелагических рыб, массово встречающихся у побережья Крыма (Черное море и Керченский пролив), обследованных в период 2009-2014 гг., найдено 58 видов гельминтов, из них 2 вида идентифицированы в Черном море впервые: метацеркарии трематоды *Stephanoprora polycestus* у атерины и моногенея *Diplectanum sciaenae* у темного горбыля. Среди трематод рода *Saccocoelium*, найденных у *Mugil cephalus* в Черном море у побережья Крыма, на основе анализа морфометрии методом главных компонент выделен новый морфотип трематод, отличный от других представителей рода, который, возможно, является новым видом. Четыре вида найдены у новых хозяев в Черном море. При этом наблюдается многолетняя тенденция снижения количества видов гельминтов, регистрируемых у массовых видов пелагических рыб у побережья Крыма – 56 найденных видов составляют только треть (34%) от известных для этого региона и этих хозяев гельминтов. Эта тенденция особенно характерна для представителей класса Trematoda: из 88 известных у исследованных рыб трематод, определенных до вида, нами обнаружено только 23 (26%); для 4 видов расширен круг их хозяев в Черном море: трематода *Lecithobotrys putrescens* впервые найдена у *Chelon saliens,* личинки нематоды *Eustrongylides excisus* – у *Alosa immaculata* и *Atherina boyeri*, личинки нематоды *Paracuaria adunca* у *A. boyeri, Mugil cephalus* и *Planiliza haematocheilus*, личинки нематоды *Cosmocephalus obvelatus* – у *A. boyeri*. Наиболее представлены в гельминтофауне исследованных рыб трематоды (42%) и моногенеи (32%), наименее скребни (7%) и цестоды (5%), нематоды составляют 14%. Из найденных гельминтов только моногенеи имеют простой, без смены хозяев, жизненный цикл, все они автогенные виды, последние помимо моногеней представлены также цестодами, трематодами, скребнями и нематодами (всего 45 видов или 79% гельминтофауны); все аллогенные виды (13 видов) заканчивают развитие в птицах. Морские виды составляют 86% гельминтофауны и среди них половина – это стеногалинные морские виды, один вид приурочен к солоноватоводным биотопам и 13% – пресноводные виды (5 нематод, 1 трематода и 1 скребень), представленные только личиночными стадиями птичьих паразитов. Виды-

специалисты, которые паразитируют на одном виде или роде рыб (7 видов моногеней, 1 цестода и 1 трематода) составляют менее 20% гельминтофауны, все остальные виды паразитируют у широкого круга хозяев-рыб.

Как инфрасообщества, так и компонентные сообщества гельминтов, паразитирующие у 12 исследованных видов пелагических и придонно-пелагических рыб, обитающих в черноморской акватории Крыма, характеризуются низким видовым разнообразием (индексы Бриллюэна и Шеннона) и несбалансированностью по обилию видов (индексы Бергера-Паркера и Пиелу). Компонентные сообщества имеют показатели разнообразия и выравненности выше, чем их инфрасообщества. В целом, между аналогичными характеристиками разнообразия компонентных сообществ и составляющих их инфрасообществ (количеством видов, HB и H, индексами J и d) наблюдается достоверная положительная корреляция. При этом значимой зависимости между общим числом видов, зарегистрированных у каждого вида рыб, и их средним количеством в сообществах, а также показателями разнообразия не выявлено.

Большинство видов в сообществах – генералисты, а виды-специалисты встречены только у половины исследованных видов хозяев, при этом такие сообщества имели более высокие индексы видового разнообразия при сравнимых значениях количества видов.

Распределение видов по их встречаемости (средняя ЭИ) в компонентных сообществах имело бимодальный характер, при этом наблюдалась достоверная положительная зависимость между их встречаемостью и численностью (log ИО), четко выделялась группа доминирующих видов, составлявшая в большинстве сообществ не более трети всех видов. Кластерный анализ средних значений ЭИ и ИО видов может быть рекомендован для выделения доминирующих, промежуточных и редких видов в сообществах.

Не выявлено зависимости между количеством и составом доминирующих видов и общим количеством видов, зарегистрированных у хозяев-рыб, их специфичностью, сложностью жизненных циклов и тем, на какой стадии развития (половозрелые особи или личинки) они паразитируют в данном хозяине.

Несмотря на низкое разнообразие сообществ гельминтов у исследованных рыб, структура компонентных сообществ имела выраженный характер «вложенности» (по индексу NODF). При этом такая структура не зависела ни от кол-ва видов в этих сообществах, ни от доли, которую занимают в них доминирующие виды, ни от количества видов-специалистов. По показателям видового разнообразия исследованные сообщества определяются как незрелые, однако выявленный характер структурированности свидетельствует в пользу их сформированности.

Кроме того, распределение гельминтов в компонентных сообществах характеризовалось коэффициентом функции регрессии вариансы к ИО в пределах, ранее установленных для большинства других организмов, в том числе паразитических, т.е. около $1<b<2$. Такой тип распределения, между слишком случайным и слишком агрегированным, также рассматривается как присущий устоявшимся, сбалансированным паразито-хозяинным системам.

В пользу отсутствия межвидовых негативных взаимодействий в проанализированных компонентных сообществах говорят полученные для совокупности всех гельминтов, входящих в эти сообщества, значения $b\approx2$. Более высокая степень агрегированности гельминтов всех видов (имеющих разные демографические и экологические характеристики) по сравнению с распределением особей каждого вида говорит в пользу того, что гетерогенность хозяев в отношении приживаемости в них паразитов является фактором, существенно усиливающим неравномерность распределения последних.

Проанализированы характеристики компонентных популяций моногенеи *Mazocraes alosae*, паразитирующей у сельди *Alosa immaculata*, двух видов трематод *Prodistomum polonii* и *Lepocreadium floridanum* – паразитов ставриды *Trachurus mediterraneus* и нематоды *Hysterothylacium aduncum* у хамсы *Engraulis encrasicholus,* атерины *Atherina boyeri,* сельди и ставриды в зависимости от миграций рыб – их хозяев через Керченский проли из Черного моря в Азовское и обратно.

Установлено, что массовое размножение *M. alosae* происходит с апреля по июль, в течение всего периода, когда их хозяин *A. immaculata*, собирается в

преднерестовые скопления и осуществляет нерестовую миграцию из Черного моря через Керченский пролив сначала в Азовское море, а затем в реки и обратно. При этом период размножения у этой моногенеи, паразитирующей на черноморской сельди, обитающей у побережья Крыма и нерестящейся в реках Азовоморского бассейна, существенно длиннее, чем было ранее установлено для *M. alosae,* заражающих сельдей в Каспийском море и в северо-западной части Черного моря. Сделан вывод, что период размножения этих моногеней синхронизован с длительностью нерестовых миграций сельдей в разных регионах. Установлено, что размножение *M. alosae* начинается до того, как сельди достигли мест нереста и продолжается в реке. Экспериментально доказано, что развитие яиц *M. alosae* и выклев личинок не лимитируются соленостью воды.

Показано, что изменение численности компонентных популяций трематод *P. polonii* и *L. floridanum,* паразитирующих на ставриде, не зависела от направления миграции их хозяина – *T. mediterraneus* через Керченский пролив и имело сезонную динамику, характеризующуюся двумя пиками численности, для *P. polonii* приходящимися на июнь и ноябрь, а для *L. floridanum* – на апрель и октябрь.

Анализ зараженности нематодой *H. aduncum* вторых промежуточных хозяев (хамсы и атерины) и окончательных хозяев (сельди и хамсы) в зависимости от их миграции через Керченский пролив выявил снижение их зараженности этим гельминтом при выходе из Азовского моря по сравнению с показателями, наблюдавшимися при заходе рыб из Черного моря. Однако степень уменьшения численности компонентных популяций личинок у хамсы была в два раза выше, чем у окончательного хозяина этой нематоды – сельди. Уменьшение показателей инвазии вторых и окончательных хозяев *H. aduncum* в Азовском море может быть связана с отсутствием основных первых промежуточных хозяев этой нематоды в данном водоеме, а инвазионное начало заносится в акваторию этого моря со вторыми промежуточными хозяевами – хамсой и атериной.

ВЫВОДЫ

1. У 19 исследованных пелагических и придонно-пелагических рыб найдено 58 видов гельминтов, из них 2 вида идентифицированы в Черном море впервые, для 4 видов расширен круг их хозяев в Черном море и 1 представитель рода *Saccocoelium* идентифицирован как новый для науки вид. Наиболее представлены в гельминтофауне трематоды и моногенеи. Автогенные виды составляют 79% фауны, все аллогенные виды заканчивают развитие в птицах; морские виды – 86% фауны и среди них половина – стеногалинные виды, все пресноводные виды (13%) представлены личиночными стадиями птичьих паразитов. Виды-специалисты (7 моногеней, 1 цестода и 1 трематода) составляют 18% фауны, строгие специалисты представлены только моногенеями.

2. Инфрасообщества и компонентные сообщества гельминтов, паразитирующих у 12 исследованных видов рыб, характеризуются низким видовым разнообразием ($HB \leq 1,0$; $H \leq 1,2$) и несбалансированностью по обилию видов ($d \geq 0,5$). Компонентные сообщества имели показатели разнообразия и выравненности выше, чем их инфрасообщества. Сообщества, включающие виды-специалисты, имели более высокие индексы видового разнообразия по сравнению с состоящими из генералистов, при сравнимом количестве видов.

3. Распределение видов по их встречаемости (ЭИ) в компонентных сообществах имело, в основном, бимодальный характер, при этом наблюдалась достоверная положительная зависимость между ЭИ и численностью (log ИО), четко выделялась группа доминирующих видов. Однако не выявлено зависимости между количеством доминирующих видов, с одной стороны, и общим количеством видов в компонентных сообществах, их специфичностью, сложностью жизненных циклов (ЖЦ) и тем, на какой стадии ЖЦ они паразитируют в данном хозяине. Структура компонентных сообществ имела выраженный характер «вложенности»: редкие виды, встречались, в основном, в наиболее богатых по количеству видов сообществах.

4. Распределение гельминтов в большинстве проанализированных компонентных сообществах характеризовалось коэффициентом функции регрессии вариансы к ИО в пределах, ранее установленных для большинства других организмов – $1 < \boldsymbol{b} \leq 2$, что характеризует сбалансированные паразито-хозяинные отношения. Анализ функции регрессии вариансы к средней ИО всех видов ($\boldsymbol{b} \approx 2$) показал отсутствие существенных негативных межвидовых взаимодействий в большинстве проанализированных компонентных сообществах. Более высокая степень агрегированности гельминтов всех видов по сравнению с распределением особей каждого вида говорит в пользу того, что гетерогенность хозяев в отношении приживаемости в них паразитов является фактором, усиливающим неравномерность распределения последних.

5. Установлено, что размножение моногенеи *Mazocraes alosae,* паразитирующей у *Alosa immaculata* в прибрежной акватории Крыма, происходит на протяжении всего периода (апрель-ноябрь), пока сельди находятся в крупных скоплениях при их миграциях на нерест в реки бассейна Азовского моря и обратно. В условиях эксперимента in vitro установлено, что развитие яиц и выклев личинок *M. alosae* не лимитируется низкой соленостью воды, а размножение этих гельминтов может происходить и при заходе их хозяина в пресноводные акватории.

6. Анализ сезонной динамики численности двух видов трематод: *Prodistomum polonii* и *Lepocreadium floridanus*, паразитирующих у ставриды в черноморской акватории Крыма, выявил два пика численности для обоих видов. Выдвинуто предположение, что миграция ставриды в Азовское море не оказывают влияния на показатели численности этих трематод, а их динамика определяется сезоном.

7. Анализ численности нематоды *Hysterothylacium aduncum* у рыб, мигрирующих через Керченский пролив, выявил общий характер динамики ИО паразита. Однако, размах этих изменений различен: хамса, идущая из Черного моря в Азовское море весной и в начале лета, заражена *H. aduncum* в среднем в 20 раз больше, чем во время обратной миграции, сельдь – больше в 10 раз, а ставрида и атерина – в 1,5 раза. Вероятно, в Азовском море отсутствуют основные

первые промежуточные хозяева *H. aduncum* в Азово-Черноморском регионе, а инвазионное начало заносится в акваторию этого моря со вторыми промежуточными хозяевами – хамсой и атериной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аниканова, В. С. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих / В. С. Аниканова, С. В. Бугмырин, Е. П. Иешко. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – 146 с.

2. Белофастова, И. П. О находке цистаканта *Southwellina hispida* (Acanthocephala, Polymorphidae) у черноморского сингиля Liza aurata / И. П. Белофастова // Вестник зоологии. – 2005. – Т. 39, № 5. – С. 85–87.

3. Березанцев, Ю. А. Подавление воспалительной клеточной реакции личинками гельминтов и специфичность их инкапсуляции в тканях хозяев / Ю. А. Березанцев // Доклады АН СССР. – 1975. – Т. 220, № 1. – С. 227–229.

4. Березанцев, Ю. А. Проблема тканевого паразитизма / Ю. А. Березанцев // Паразитология. – 1982. – Т. 16, вып. 4. – С. 265–273.

5. Березанцев, Ю. А. Капсулы тканевых личинок гельминтов биологический барьер между паразитом и хозяином / Ю. А. Березанцев, М. В. Борщуков // Резюмета 3-й национальной конференции по паразитологии. – Албена, Болгария, 1977. – С. 118–119.

6. Бреев, К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов / К. А. Бреев. – Ленинград: Наука, 1972. – 71 с.

7. Буцкая, Н. А. Паразитофауна черноморских промысловых рыб предустьевого пространства Дуная / Н. А. Буцкая // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. – 1952. – Т. 71, № 4. – С. 30–52.

8. Быховский, Б. Е. Моногенетические трематоды, их систематика и филогения / Б. Е. Быховский. – Москва; Ленинград: Наука, 1957. – 509 с.

9. Быховская-Павловская, И. Е. Паразитологическое исследование рыб / И. Е. Быховская-Павловская. – Ленинград: Наука, 1969. – 108 с.

10. Быховская-Павловская, И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению / И. Е. Быховская-Павловская. – Ленинград: Наука, 1985. – 121 с.

11. Васильева, Е. Д. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С. В. Богородским / Е. Д. Васильева. – Москва: Изд-во ВНИРО, 2007. – 223 с.

12. Власенко, П. В. К фауне паразитических червей рыб Чёрного моря / П. В. Власенко // Труды Карадагской биологической станции. – 1931. – Вып. 4. – С. 88–136.

13. Гаевская, А. В. Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей: в 2-х томах. Т. 1: Морские, солоноватоводные и проходные рыбы / А. В. Гаевская. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. – 380 с.

14. Гаевская, А. В. Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей: в 2-х томах. Т. 2: Полупроходные и пресноводные рыбы / А. В. Гаевская. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 356 с.

15. Гаевская, А. В. *Lepidapedon cambrensis* (Trematoda: Lepocreadiidae) паразит рыб морей Атлантического океана / А. В. Гаевская // Паразитология. – 1995. – Т. 29, вып. 1. – С. 26–29.

16. Гаевская, А. В. *Haplosplanchnus pachysomus* (Eysenhardt, 1829) (Trematoda, Haplosplanchnidae) – паразит кефалей Чёрного моря / А. В. Гаевская, Е. В. Дмитриева // Паразитология. – 1992. – Т. 26, № 5. – С. 385–388.

17. Гаевская, А. В. Трематоды рода *Saccocoelium* — паразиты рыб Чёрного моря / А. В. Гаевская, Е. В. Дмитриева // Вестник зоологии. – 1993. – № 1. – С. 75–78.

18. Гаевская, А. В. Обзор фауны моногеней Чёрного моря / А. В. Гаевская, Е. В. Дмитриева // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 7–17.

19. Гаевская, А. В. *Pseudobacciger harengulae* (Yam., 1938) (Trematoda: Fellodistomidae) – новый для фауны Чёрного моря вид / А. В. Гаевская, Ю. М. Корнийчук // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 62–63.

20. Гаевская, А. В. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма / А. В. Гаевская, Ю. М. Корнийчук // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский

сектор) / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской; НАН Украины, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 425–490.

21. Гаевская, А. В. Особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda Anisakdae) в Чёрном море / А. В. Гаевская, Ю. М. Корнийчук, В. К. Мачкевский, Н. В. Пронькина, Т. А. Полякова, Т. Н. Мордвинова, М. П. Попюк // Морской экологический журнал. – 2010. – Отд. вып., № 2. – С. 37–50.

22. Гаевская, А. В. Ревизия *Bacciger bacciger* (Trematoda: Fellodistomatidae) от рыб Черного и Средиземного морей / А. В. Гаевская, Н. Н. Найденова // Паразитология. – 1996. – Т. 30, вып. 1. – С. 39–44.

23. Гаевская, А. В. Новые данные о трематодах черноморских рыб / А. В. Гаевская, А. И. Солонченко // Биологические науки. – 1989. – № 5. – С. 43–47.

24. Гаевская, А. В. Гельминтофауна камбалообразных (Pisces: Pleuronectiformes) Чёрного моря / А. В. Гаевская, А. И. Солонченко // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 31–35.

25. Герасев, П. И. *Polyclithrum ponticum* sp.n. (Monogenea: Gyrodactylidae: Polyclithrinae) с *Mugil cephalus* из Чёрного моря и проблема надродовой систематики гиродактилид / П. И. Герасев, Е. В. Дмитриева, А. В. Гаевская // Паразитология. – 2002. – Т. 36, вып. 5. – С. 396–404.

26. Годовой отчет о загрязнении морской воды за 2016 год / под ред. А. Коршенко. – Москва : Наука, 2017. – 285 с.

27. Гордина, А. Д. Видовой состав рыб как показатель современного состояния прибрежной экосистемы Юго-Западного шельфа Крыма / А. Д. Гордина, Л. П. Салехова, Т. Н. Климова // Морской экологический журнал. – 2004. – Т. 3, № 2. – С. 15–24.

28. Гусев, А. В. Методика сбора и обработки материалов по моногенеям, паразитирующим у рыб / А. В. Гусев. – Ленинград: Наука, 1983. – 47 с.

29. Данилевский Н. Н., Камбуров Г. Г. К изучению распределения анчоусов Азово-Черноморского бассейна при помощи

овоцитопаразитологического метода // Вопр. ихтиологии. – 1969. – Т. 9, № 6. – С. 1118–1125.

30. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша : пер. с англ. / П. Джиллер. – Москва : Мир, 1988. – 184 с.

31. Димитров, Г. И. Изследване на хелминти на риби от българското черноморско крайбрежие: автореф. дис. … канд. биол. наук / Г. И. Димитров. – София, 1989. – 35 с.

32. Димитров, Г. Трематоди от надсемейство Hemiuroidea Looss, 1899 в риби от Българското черноморско крайбрежие / Г. Димитров // Хелминтология. – 1991. – Т. 31. – С. 30–43.

33. Дишкия, В. В. К изучению трематодофауны промысловых рыб побережья Чёрного моря / В. В. Дишкия, Т. К. Месхи, М. С. Чохнонелидзе // Труды Тбилисского медицинского института. – 1974. – Т. 24. – С. 215–217.

34. Дмитриева, Е. В. Влияние температуры воды на численность популяции и микролокализацию *Gyrodactylus* sp. 2 (Dmitrieva et Gerasev, 1997) (Monogenoidea) от черноморской Blennius sphinx / Е. В. Дмитриева // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 35–43.

35. Дмитриева, Е. В. Моногенеи рыб Чёрного моря (фауна, экология, зоогеография): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.19. / Евгения Вениаминовна Дмитриева. – Киев, 1998. – 26 с.

36. Дмитриева, Е. В. Гельминтофауна рыб Карадагского природного заповедника Карадаг – 2009 / Е. В. Дмитриева, И. П. Белофастова, Ю. М. Корнийчук, В. К. Мачкевский, Н. В. Пронькина, Т. А. Полякова // Карадаг — 2009: К 95-летию Карадагской научной станции. 30 лет Карадагскому природному заповеднику НАНУ: сб. науч. тр. / НАН Украины, Карадаг. природ. Заповедник. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 150–157.

37. Дмитриева, Е. В. Трематоды рода *Saccocoelium* – паразиты рыб Чёрного моря / Е. В. Дмитриева, А. В. Гаевская // Вестник зоологии. – 1993. – № 1. – С. 75–78.

38. Дмитриева, Е. В. Паразитологические аспекты марикультуры и интродукции кефалевых рыб в Азово-Черноморском бассейне / Е. В. Дмитриева, А. В. Гаевская // Экология моря. – 2001. – Вып. 55. – С. 73–79.

39. Дмитриева, Е. В. Моногенеи рода *Ligophorus* (Ancyrocephalidae) – паразиты черноморских кефалей (Mugilidae) / Е. В. Дмитриева, П. И. Герасев // Паразитология. – 1996. – Т. 30, вып. 5. – С. 440–449.

40. Дмитриева, Е. В. К фауне *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae, Monogenea) черноморских рыб / Е. В. Дмитриева, П. И. Герасев // Зоологический журнал. – 1997. – Т. 76, вып. 6. – С. 979–984.

41. Дмитриева, Е. В. Моногенеи рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 – специфичные паразиты кефалевых рыб (Mugilidae) / Е. В. Дмитриева, Н. В. Пронькина, П. И. Герасев // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: материалы II межрегион. науч. конф. паразитологов Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 2005. – С. 52–54.

42. Дмитриева, Е. В. Методы изучения моногеней (Monogenea) как инструменты познания их фауны, биологии и систематики / Е. В. Дмитриева, Н. В. Пронькина, П. И. Герасев, О. Н. Пугачев // Материалы IV Междунар. школы по теоретической и морской паразитологии (21-26 мая 2007 г., г. Калининград, пос. Лесное). – Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2007. – С. 61–64.

43. Дмитриева, Е. В. Гельминтофауна сеголеток *Liza saliens* и *L. aurata* (Mugilidae) у побережья Крыма / Е. В. Дмитриева, Н. В. Пронькина, В. К. Мачкевский, И. П. Белофастова // Вестник зоологии. – 2005. – Отд. вып. 19: Паразитология и современность. – Ч. 1. – С. 106–109.

44. Дмитриева, Е. В. Пространственный и временной аспекты экологических ниш синтопных однородовых видов гельминтов / Е. В. Дмитриева, Н. В. Пронькина, Т. А. Полякова, И. П. Белофастова // Наук. зап. Терноп. пед. унів. Сер.: біологія. Спец. вип.: Гідроекологія. – 2005. – Т. 27, № 4. – С. 71–74.

45. Дмитриева, Е. В. Паразиты морских гидробионтов / Е. В. Дмитриева, Т. А. Полякова, Ю. М. Корнийчук, Н. В. Пронькина, М. П. Плаксина, В. М. Юрахно, М. В. Лебедовская, В. Л. Лозовский, Ю. В. Белоусова // Биология

Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / под ред. Н. С. Костенко. – Симферополь: АРИАЛ, 2018. – Гл. 3.1.4. – С. 96–130.

46. Догель, В. А. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Методи и проблематика ихтиопаразитологических исследований / В. А. Догель // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. – 1933. – Т. 62, вып. 3. – С. 247–268.

47. Догель, В. А. Курс общей паразитологии / В. А. Догель. — Ленинград: Учпедгиз, 1941. – 288 с.

48. Догель, В. А. Общая паразитология / В. А. Догель. — Ленинград: Ленинградский государственный университет, 1962. – 464 с.

49. Домнич, И. Ф. Трематоды дальневосточной кефали-пиленгаса (*Mugil soiuy*) в Азовском море / И. Ф. Домнич, В. Л. Сарабеев // Вестник зоологии. – 2000. – Т. 34, вып. 3. – С. 7–15.

50. Доровских, Г. Н. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* в связи с размерами паразитов / Г. Н. Доровских // Взаимоотношения паразита и хозяина: материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения К. И. Скрябина, 8-10 дек. 1998 г., Москва / [отв. ред. М. Д. Сонин]. – Москва: [б. и.], 1999. – С. 21.

51. Доровских, Г. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.19. / Геннадий Николаевич Доровских. – Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН, 2002а. – 50 с.

52. Доровских, Г. Н. Методика мониторинга гидробиоценозов по структуре и видовому богатству сообществ паразитов рыб / Г. Н. Доровских // Экологический мониторинг: уч.-метод. пособие / под ред. проф. В. М. Тарбаевой. – Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2002б. – С. 50.

53. Доровских, Г. Н. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* (L.) с позиций концепции А. В. Жирмунского и В. И. Кузмина / Г. Н. Доровских // Паразитологические проблемы больших городов: совещание Паразитологического общества при РАН: Второе совещание по теме

"Окружающая среда и проблемы паразитарного загрязнения", Санкт-Петербург, 3-5 апреля 1996 г.: тез. докл. – Санкт-Петербург, 1996. – С. 32.

54. Доровских, Г. Н. Структура сообществ ихтиопаразитов в водоемах с разной степенью загрязнения / Г. Н. Доровских // Жизнь и факторы биогенеза: материалы Междунар. совещания. – Ижевск, 1999. – С. 56–58.

55. Доровских Г. Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды. (Фауна, экология, зоогеография): автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.19. / Геннадий Николаевич Доровских. – Ленинград, 1988. – 25 с.

56. Доровских, Г. Н. Сезонная динамика структуры компонентного сообщества ихтиопаразитов / Г. Н. Доровских, Е. А. Голикова // БИОРАД—2001: Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды, Сыктывкар, 20-24 марта 2001 г.: сб. тез. докл. Междунар. конф. – Сыктывкар, 2001. – С. 195–196.

57. Доровских, Г. Н. Структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов / Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов, Е. А. Голикова // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127, № 5. – С. 495–502.

58. Доровских, Г. Н. Зависимость структуры компонентных сообществ паразитов от возраста хозяина / Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов // Паразитология. – 2008. – Т. 42, вып. 2. – С. 101–113.

59. Дудкин, С. И. Распределение и миграции морских рыб в Керченско-Таманском районе Чёрного моря и в системе Керченского пролива в 2008 г. / С. И. Дудкин, В. Д. Дахно, С. А. Кузнецов, В. П. Надолинский // Керченская авария: последствия для водных экосистем / под. ред. И. Г. Корпаковой, С. А. Агапова. – Ростов на Дону: [ФГУП «АзНИИРХ»], 2008. – Гл. 3.4. – С. 178–193.

60. Еремеев, В. Н. Океанографические условия и экологические проблемы Керченского пролива / В. Н. Еремеев, В. А. Иванов, Ю. П. Ильин // Морской экологический журнал. – 2003. – Т. 2, № 3. – С. 27–37.

61. Жуков, Е. В. Новые виды трематод и моногеней морских рыб залива Посьета (Японское море) / Е. В. Жуков // Паразитология. – 1970. – Т. 4, вып. 4. – С. 321–326.

62. Жохов, Е. А. Сезонная динамика структуры сообщества кишечных гельминтов язя (Leuciscus idus L.) в Рыбинском водохранилище / Е. В. Жуков // Экология. – 2003. – № 6. – С. 454–458.

63. Заика, В. Е. Метацеркарии трематод *Aphanuru sstossichi* (Monticelli, 1891) в рачках *Acartia clausi* G. / В. Е. Заика, А. И. Солонченко // Гельминтофауна животных южных морей. – Киев : Наукова думка, 1966. – С. 140–141.

64. Залепухин, В. В. Теоретические аспекты биоразнообразия: учебное пособие / В. В. Залепухин. – Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2003. – 192 с.

65. Зернов, С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря / С. А. Зернов // Записки Императорской академии наук. – 1913. – Т. 32, № 1. – С. 206–207.

66. Иешко, Е. П. Модель распределения численности паразитов / Е. П. Иешко, Ю. Л. Павлов // Доклады Академии Наук СССР. – 1986. – 289. – С. 746–748

67. Иешко, Е. П. Особенности динамики и распределения численности паразитов мелких млекопитающих / Е. П. Иешко, С. В. Бугмырин, В. С. Аниканова, Ю. Л. Павлов // Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Т. 313, № 3. – С. 319–328.

68. Иешко, Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб / Е. П. Иешко / отв. ред. О. Н. Пугачев; АН СССР, Карел. фил. Ин-т биологии. – Ленинград: Наука, 1988. – 118 с.

69. Иешко, Е. П. Оценка видового богатства паразитофауны рыб: экологический подход / Е. П. Иешко, А. В. Коросов // Принципы экологии. – 2012. – Т. 1., № 4. – С. 28–40.

70. Извекова, Г. И. Влияния плероцеркоидов *Ligula intestinalis* (L.) (Cestoda, Pseudophyllidea) на промежуточных хозяев – рыб / Г. И. Извекова // Успехи современной биологии. – 2010. – Т. 130, № 6. – С. 610–621.

71. Исайчиков, И. М. Восьмая Российская гельминтологическаяя экспедиция в Крым / И. М. Исайчиков // Деятельность двадцати восьми гельминтологических экспедиций в С.С.С.Р. (1919-1925) / под ред. проф. К. И. Скрябина. – Москва: [Гос. ин-т экспериментальной ветеринарии], 1927. – С. 110–125.

72. Исайчиков, И. М. Деятельность паразитологической лаборатории Азовской промысловой экспедиции в 1922 г. / И. М. Исайчиков // Труды Сибирского ветеринарного института. – 1925. – № 6. – С. 19–46.

73. Какачева-Аврамова, Д. Изследване на хелминти у риби от българския участък на реке Дунав / Д. Какачева-Аврамова // Хелминтология. – София, 1977. – С. 20–43.

74. Каменев, В. П. Об изменении паразитофауны сельди *Caspi alosa kessleri* Eichwald в связи с миграцией / В. П. Каменев // Ученые записки Краснодарского педагогического института. – 1953. – Вып. 2. – С. 16–23.

75. Каменев, В. П. Об изменении паразитофауны у сельдей *Caspi alosa brashnicovi maeotica* (Grimm) и *C. caspia tanaica* (Grimm) в связи с их миграцией / В. П. Каменев // Учёные записки Краснодарского государственного педагогического института (естественно-географический факультет). – 1957. – № 19. – С. 19–26.

76. Книпович, Н. М. Работы Азовской научно-промысловой экспедиции 1922-1924 годов (предварительный отчет) / Н. М. Книпович // Труды Азово-Черноморской научно-промысловой экспедиции. – 1926. – Вып. 1. – С. 3–51.

77. Ковалева, А. А. Паразитофауна черноморских рыб сем. Atherinidae, обитающих в районе Карадага / А. А. Ковалева // Гельминтофауна животных южных морей. – Киев: Наукова думка, 1966. – С. 32–38.

78. Ковалёва, А. А. Гельминтофауна ставрид рода *Trachurus* Средиземноморского бассейна и Атлантического побережья Африки: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. А. Ковалёва. – Москва, 1970. – 28 с.

79. Коваль, В. П. Трематоды некоторых промысловых рыб Чёрного моря в районе Евпатории / В. П. Коваль, Н. Д. Оцупок // Проблемы паразитологии:

[сборник статей] / Акад. наук Укр. ССР, Ин-т зоологии, Укр. респ. науч. об-во паразитологов; [отв. ред. А. П. Маркевич]. – Киев: Наукова думка, 1964. – С. 48–52. – (Труды Украинского республиканского научного общества паразитологов; № 3).

80. Корнийчук, Ю. М. Первая находка трематод у вселенца в Чёрное море – пиленгаса Mugil soiuy Basilewsky (Pisces: Mugilidae) / Ю. М. Корнийчук // Экология моря. – 2002. – Вып. 59. – С. 21–22.

81. Корнийчук, Ю. М. Многолетние изменения фауны гельминтов рыб Карадагского природного заповедника / Ю. М. Корнийчук, И. П. Белофастова, Е. В. Дмитриева, Н. В. Пронькина, Т. А. Полякова // Проблемы биологической океанографии XXI века: тез. докл. Междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию Института биологии южных морей (ИнБЮМ), (19–21 сентября 2006 г., г. Севастополь, Украина). – Севастополь, 2006. – С. 67.

82. Корнюшин, В. В. Большой баклан (*Phalacrocorax carbo* L.) как потенциальный источник распространения гельминтозов рыб, охотничье-промысловых и домашних птиц / В. В. Корнюшин // Бранта: сб. тр. Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2008. – Вып. 11. – С. 200–203.

83. Костина, Т. А. Паразитофауна черноморской смариды Spicara smaris (L.) / Т. А. Костина // Труды Севастопольской биологической станции. – 1961. – Т. 14. – С. 274–285.

84. Краснолобова, Т. А. К познанию жизненного цикла трематоды птиц *Mesorchis pseudoechinatus* Olsson, 1876 (Echinostomatidae Dietz, 1909) / Т. А. Краснолобова // Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. – 1971. – Т. 22. – С. 119–121.

85. Кулаковская, О. П. Паразитофауна рыб бассейна Дуная / О. П. Кулаковская, В. П. Коваль. – Киев: Наукова думка, 1973. – 210 с.

86. Курашвили, Б. Е. Новая трематода черноморской ставриды – *Aphanurus trachuri* nov. sp. / Б. Е. Курашвили // Сообщения Академии наук Грузинской ССР. – 1958. – Т. 21, № 2. – С. 209–211.

87. Курашвили, Б. Е. К фауне паразитических червей рыб Чёрного моря (в районах Поти, Сухуми и Батуми) / Б. Е. Курашвили // Ceskoslovenska Parasitologie. – 1960. – Т. 7. – С. 251–261.

88. Курашвили, Б. Е. К фауне гельминтов рыб Чёрного моря (в районах Поти, Сухуми и Батуми) / Б. Е. Курашвили // Паразитология и патология морских организмов: тез. докл. IV Всесоюз. симпоз. (Калининград, 21-23 апр. 1987 г.). – Калининград, 1987. – С. 100.

89. Курашвили, Б. Е. Материалы к изучению гельминтофаунны промысловых рыб Чёрного моря / Б. Е. Курашвили, Н. А. Табидзе // Сообщения Академии наук Грузинской ССР. – 1947. – Т. 8, № 1–2. – С. 69–76

90. Мальцев, В. Н. Некоторые паразитологические аспекты интродукции дальневосточного пиленгаса (*Mugil soiuy* Basilewsky) в Азово-Черноморский бассейн / В. Н. Мальцев // Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов: тез. докл. конф. молодых ученых (Владивосток, ТИНРО-Центр, 27–29 мая 1997 г.). – Владивосток, 1997. – С. 49–51.

91. Мальцев, В. Н. Паразитарные и инфекционные болезни дальневосточного пиленгаса в Азовском море / В. Н. Мальцев // Матеріали наук. - практ. конф. паразитологів (Київ, 3 – 5 листоп. 1999 р.). – Київ: Вид-во Нац. аграр. ун-ту, 1999. – С. 104–107.

92. Мальцев, В. Н. К фауне гиродактилюсов (Monogenea: Gyrodactylidae) промысловых рыб Азовского моря / В. Н. Мальцев // Тез. доп. XII конф. Укр. наук. тов-ва паразитологів (Севастополь, 10–12 верес. 2002 р.). – Київ, 2002. – С. 60–61.

93. Мальцев, В. Н. О паразитофауне пиленгаса *Mugil soiuy* (Basilewsky) Керченского пролива / В. Н. Мальцев, В. Н. Ждамиров // Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – 1996. – Т. 42. – С. 229–232.

94. Мальцев, В. Н. Зараженность паразитами и ихтиопатологическое состояние промысловых рыб Азовского моря / В. Н. Мальцев, В. Н. Ждамиров //

Понт Эвксинский 2000: тез. докл. конф. мол. ученых (Севастополь, Украина, 16 – 18 мая 2000 г.). – Севастополь, 2000. – С. 41.

95. Мальцев, В. Н. Особенности зараженности моногенеями тихоокеанского пиленгаса в Азовском море / В. Н. Мальцев, А. И. Мирошниченко // Проблемы систематики и филогении плоских червей: тез. докл. совещ., посвящ. 90-летию со дня рожд. акад. Б. Е. Быховского (Санкт-Петербург, 3 – 5 ноября 1998 г.). – Санкт-Петербург, 1998а. – С. 66–67.

96. Манге, С. Паразитофауна рыб алуштинской акватории Чёрного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. Манге. – Киев, 1993. – 15 с.

97. Маргаритов, Н. М. Паразити по някои наши сладководни риби / Н. М. Маргаритов // Издание на Научноизследователския институт по рибарство и рибна промишленост. – Варна, 1959. – 21 с.

98. Маргаритов, Н. М. Паразити по ниякои наши морски риби / Н. М. Маргаритов // Трудове на научноизследователския институт по рибарство и рибна промишленост – Варна. – 1960. – Т. 2. – С. 195–213.

99. Маргаритов, Н. М. Хелминти на храносмилателната система и телесната празнина на рибите от българския участък на р Дунав / Н. М. Маргаритов // Известия на Зоологическия институт с музей Българската академия на науките. – 1966. – Т. 20. – С. 157–173.

100. Маргаритов, Н. М. Изследования върху заразеността на черноморските риби от Болгарското крайбрежие с Contracoecum sp. Larvae / Н. М. Маргаритов // Годишник на Софийския университет "Св. Климент Охридски". Биологически Факултет. – 1984 (1985). – Т. 76, № 1. – С. 66–71.

101. Мирошниченко, А. И. Паразиты морских рыб Карадагского природного заповедника / А. И. Мирошниченко // Карадаг. Гидробиологические исследования: сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадаг. науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадаг. природного заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 86–101.

102. Мирошниченко, А. И. Паразиты морских рыб и беспозвоночных / А. И. Мирошниченко // Карадаг. Гидробиологические исследования: сб. научн. тр.,

посвящ. 90-летию Карадагской науч. ст. им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природ. заповедника НАН Украины. – Симферополь: Сонат, 2004б. – Кн. 2. – С. 468–498.

103. Мирошниченко, А. И. Видовой состав паразитов рыб в акватории Карадагского природного заповедника / А. И. Мирошниченко // Вопросы развития Крыма: научно-практический дискуссионно-аналитический сборник. – Симферополь, 2004в. – Вып. 15: Проблемы инвентаризации крымской биоты. – С. 138–150.

104. Мирошниченко, А. И. К фауне моногеней сингиля и лобана в Азовском море / А. И. Мирошниченко, В. Н. Мальцев // Проблемы систематики и филогении плоских червей: тез. докл. совещ., посвящ. 90-летию со дня рожд. акад. Б. Е. Быховского (Санкт-Петербург, 3–5 ноября 1998 г.). – Санкт-Петербург, 1998б. – С. 68–69.

105. Мирошниченко, А. И. Новые для Азово-Черноморского бассейна виды гиродактилюсов (Monogenea: Gyrodactylidae) от пиленгаса / А. И. Мирошниченко, В. Н. Мальцев // Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – 1998. – Т. 44. – С. 116–125.

106. Мирошниченко, А. И. *Ligophorus gussevi* sp. nov. (Monogenea: Ancyrocephalidae) – новый вид жаберного паразита пиленгаса (*Mugil soiuy*) / А. И. Мирошниченко, В. Н. Мальцев // Вопросы развития Крыма: научно-практический дискуссионно-аналитический сборник. – Симферополь, 2004. – Вып. 15: Проблемы инвентаризации крымской биоты. – С. 186–192.

107. Мосесян Г.В., Дудкин С.И., Стрижакова Т.В. Оценка зараженности хамсы *Engraulis encrasicolus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* в Азовском море в летний и осенний периоды 2015 – 2020 годов // Рыбное хозяйство. – 2021. – № 6. – С. 25 – 30.

108. Найденова, Н. Н. Паразитофауна рыб / Н. Н. Найденова, А. И. Солонченко // Флора и фауна заповедников СССР. Фауна Карадагского заповедника: Оперативно-информационный материал. – Москва, 1989. – С. 6–21.

109. Небольсина, Т. К. Заражение молоди рыб каспийского вида Alosa трематодой *Mazocraes alosa* / Т. К. Небольсина // Доклады Академии наук СССР. – 1960. – Т. 131, № 6. – С. 1478–1480.

110. Низова, Г. А. Паразиты кефали – пиленгаса *Mugil soiuy* Basiltavsky как показатель его адаптационных способностей в Азово-Черноморском бассейне / Г. А. Низова // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: сборник научных трудов 2002–2003 гг. – Ростов-на-Дону: Эверест, 2004. – С. 314–319.

111. Николаева, В. М. Паразитофауна азовской хамсы *Engraulis encrasicholus maeoticus* Pusanov и ее изменения во время миграции хозяина / В. М. Николаева // Труды Севастопольской биологической станции. – 1961. – Т. 14. – С. 269–273.

112. Николаева, В. М. Паразитофауна азовской хамсы *Engraulis encrasicholus maeoticus* Pusanov и ее изменения во время миграции хозяина / В. М. Николаева // Вопросы экологии. – 1962. – Т. 8. – С. 85–86.

113. Николаева, В. М. Паразитофауна локальных стад некоторых пелагических рыб Чёрного моря / В. М. Николаева // Труды Севастопольской биологической станции. – 1963. – Т. 16. – С. 387–438.

114. Николаева, В. М. К гельминтофауне некоторых придонных рыб Чёрного моря / В. М. Николаева, А. И. Солонченко // Биология моря. – 1970. – Вып. 20. – С. 129–166.

115. Николаева, В. М. К специфичности метацеркарий фасциолид из рыб Понтоазова / В. М. Николаева // Биология моря. – 1973. – Вып. 31. – С. 157–162.

116. Николаева, В. М. Новый вид моногенетического сосальщика из Чёрного моря – *Pseudoanthocotyle markewitschi* sp. nov. / В. М. Николаева, Т. П. Погорельцева // Паразиты и паразитозы человека и животных: сб. ст. – Киев: Наукова думка, 1965. – С. 253–255.

117. Османов, С. Материалы к паразитофауне рыб Чёрного моря / С. Османов // Ученые записки Ленинградского государственного педагогического института. – 1940. – Т. 30. – С. 189–264.

118. Одум, Ю. Экология: в 2 т. / Ю. Одум; пер. с англ. – Москва: Мир, 1986. – Т. 1. 328 с., – Т. 2. 376 с.

119. Определитель паразитов позвоночных Чёрного и Азовского морей: Паразитические беспозвоночные рыб, рыбоядных птиц и морских млекопитающих. – Киев: Наукова думка, 1975. – 529 с.

120. Павлов, П. И. Рыбы / П. И. Павлов // Фауна Украины: в 40 т. / АН УССР, Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена. – Киев: Наукова думка, 1980. – Т. 8, вып. 1. – 352 с.

121. Павловский, Е. Н. Организм как среда обитания / Е. Н. Павловский // Природа. – 1934. – № 1. – С. 80–91.

122. Паскевичуте, А. С. Моногены из нижнего течения рек северо-западной части Черноморского бассейна / А. С. Паскевичуте // Гидробиологический журнал. – 1971. – Т. 7, № 1. – С. 56–63.

123. Парухин, А. М. О Видовом составе гельминтов рыб Южной Атлантики / А. М. Парухин // Материалы к научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов. – 1966. – Ч. 3. – С. 219–222.

124. Парухин, А. М. Особенности гельминтофауны рыб Ягорлыцкого залива / А. М. Парухин, В. К. Мачкевский, С. В. Ильченко // Вестник зоологии. – 1983. – № 1. – С. 33–37.

125. Панков, П. Х. Хелминти и хелминтни съобщества на кефаловите риби по българското черноморско крайбрежие: автореф. дис. … степ. „Доктор“ / П. Х. Панков. – София, 2011. – 33 с. (на Болгарском).

126. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – Москва: Наука, 1982. – 287 с.

127. Петрушевский, Г. К. Паразитофауна сельдевых рыб Чёрного моря / Г. К. Петрушевский // Известия Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства. – 1957. – Т. 42. – С. 304–314.

128. Петрушевский, Г. К. Достоверность Количественных показателей при изучении паразитофауны рыб / Г. К. Петрушевский, М. Г. Петрушевская // Паразитологический сборник ЗИН РАН. – 1960. – Вып. 19. – С. 333–343.

129. Поггенполь, М. Ю. Донесение о поездке на Чёрное море / М. Ю. Поггенполь // Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. – 1870. – Т. 8, вып. 1. – С. 40–41.

130. Погорельцева, Т. П. Новые трематоды для рыб Чёрного моря / Т. П. Погорельцева // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 29–39.

131. Погорельцева, Т. П. Матеріали до паразитофауне риб північно-східної частини Чорного моря / Т. П. Погорельцева // Праці інституту Зоології. – 1952. – Т. 8. – С. 100–119.

132. Погорельцева, Т. П. Паразитофауна рыб северо-восточной части Чёрного моря: автореф. дис. … канд. биол. наук / Т. П. Погорельцева. – Киев, 1952. – 15 с.

133. Погорельцева, Т. П. Материалы к изучению ленточных червей – паразитов рыб Чёрного моря / Т. П. Погорельцева // Труды Карадагской биологической станции. – 1960. – Вып. 16. – С. 143–159.

134. Погорельцева, Т. П. Фауна паразитов рыб Чёрного моря (систематика, экология, зоогеография, филогения): дис. … д-ра биол. наук / Т. П. Погорельцева. – 1964. – Т. 1–3. – 391 с. (рукопись)

135. Погорельцева, Т. П. Паразитофауна хрящевых рыб Чёрного моря / Т. П. Погорельцева // Вопросы морской паразитологии: материалы 1 Всесоюз. симпозиума по паразитам и болезням морских животных. Севастополь, 1970 / [отв. ред. чл.-кор. АН УССР В. А. Водяницкий]; АН УССР, Ин-т биологии южн. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев: Наукова думка, 1970. – С. 106–107.

136. Полякова, Т. А. Фауна цестод рыб Керченского пролива (п. Набержное) / Т. А. Полякова // Экология моря. – 2009. – Вып.77. – С. 52–56.

137. Полякова, Т. А. Фауна цестод хрящевых рыб (Chondrichthyes: Elasmobranchii) Чёрного моря: состояние изученности и перспективы исследования / Т. А. Полякова, А. В. Гаевская, В. В. Корнюшин, Н. М. Бисерова // Паразитология. – 2017. – Т. 51, вып. 3. – С. 189–205.

138. Попюк, М. П. Гельминтофауна пелагических рыб прибрежных вод Крыма Чёрного моря / М. П. Попюк // Экология моря. – 2009. – Вып. 78. – С. 75–80.

139. Попюк, М. П. Паразитофауна трех массовых видов пелагических рыб во время миграции через Керченский пролив / М. П. Попюк // Морской экологический журнал. – 2011. – Т. 9, № 2. – С. 73–80.

140. Попюк, М. П. Обнаружение метацеркарий *Stephanoprora polycestus* (Trematoda: Echonostomatidae) на жабрах атерины *Atherina boyeri* в Чёрном море / М. П. Попюк // Паразитология. – 2017. – Т. 51, вып. 6. – С. 481–489.

141. Попюк, М. П. Патоморфологические изменения в печени атерины *Atherina boyeri* при инвазии *Contracaecum rudolphii* l. Hartwich, 1964 (Nematoda: Anisakidae) / М. П. Попюк // Вестник Мурманского государственного технического университета. Биологические науки. – 2017. – Т. 20, № 2. – С. 445–454. https://doi.org/10.21443/1560-9278-2017-20-2-445-454

142. Попюк, М. П. Морфологическая дифференциация однородовых видов трематод подсем. Haploporinae (Digenea: Haploporidae) из Чёрного моря / М. П. Попюк, Н. В. Пронькина // Современные проблемы эволюционной морфологии животных: [материалы] школы для молодых специалистов и студентов к 105-летию со дня рожд. акад. А. В. Иванова, 20–22 окт., 2011, Санкт-Петербург. – Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН, 2011. – С. 121–124.

143. Прокудина, Л. А. Каталог фауны и флоры Чёрного моря района Карадагской биологической станции / Л. А. Прокудина // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 116–127.

144. Пронькина, Н. В. Особенности формирования гельминтофауны мальков сингиля *Liza aurata* (Risso) в Чёрном море / Н. В. Пронькина // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 50–52.

145. Пронькина, Н. В. Новые данные о нематодах черноморского сингиля *Liza aurata* (Pisces: Mugilidae) / Н. В. Пронькина, И. П. Белофастова // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 77–82.

146. Пронькина, Н. В. Нематодофауна черноморского сингиля и особенности ее формирования / Н. В. Пронькина, И. П. Белофастова // "Понт Эвксинский: IV": тезисы IV Всеукраинской научно-практической конференции молодых ученых по проблемам Чёрного и Азовского морей (24-27 мая 2005 г.). – Севастополь, 2005. – С. 121–122.

147. Пронькина, Н. В. Новые данные о гельминтофауне молоди черноморского пиленгаса *Liza haematocheila* (Pisces: Mugilidae) / Н. В. Пронькина, И. П. Белофастова // Экология моря. – 2005. – Вып. 69. – С. 50–52.

148. Пронькина, Н. В. Распределение моногеней рода *Ligophorus* (Ancyrocephalidae) на жабрах черноморского сингиля *Liza aurata* (Mugilidae) / Н. В. Пронькина, Е. В. Дмитриева // XII конференция Украинского научного общества паразитологов, Севастополь, 10–12 сент. 2002 г.: тез. докл. – Киев, 2002. – С. 93–94.

149. Пронькина, Н. В. Распределение моногеней рода *Ligophorus* (Dactylogyridea: Ancyrophalidae) на жабрах *Mugil cephalus* (Pisces: Mugilidae) / Н. В. Пронькина, Е. В. Дмитриева // Фауна, биология морфология и систематика паразитов: материалы междунар. науч. конф., Москва, 19–21 апр. 2006 г. – Москва, 2006. – С. 84–86.

150. Пронькина, Н. В. Жабры кефалей как полигон видообразования моногеней (Monogenea) рода *Ligophorus* Euse et Suriano, 1977 (Ancyrocephalidae) / Н. В. Пронькина, Е. В. Дмитриева, П. И. Герасев // Материалы IV Всероссийской школы по теоретической и морской паразитологии, Калининград, пос. Лесное, 21-26 мая 2007. – Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2007. – С. 176–178.

151. Пронькина, Н. В. Распределение двух видов рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Plathelminthes: Monogenea) по жабрам *Liza aurata* (Risso, 1810) (Pisces: Mugilidae) в Чёрном море / Н. В. Пронькина, Е. В. Дмитриева, П. И. Герасев // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, № 1. – С. 53–62.

152. Пронькина, Н. В. Встречаемость личинок *Contracaecum rudolphii* Hartwich, 1964 (Nematoda: Anisakidae) у рыб северной части Чёрного и Азовского морей / Н. В. Пронькина, М. П. Попюк, Т. А. Полякова, О. А. Моргун // XV

конференции Украинского научного общества паразитологов, Черновцы, 15-18 октября 2013 г.: тез. докл. – Киев, 2013. – С. 87.

153. Пронькина, Н. В. Жизненныйцикл *Dichelyne minutus* (Rudolphi, 1918) (Nematoda: Cucullanidae) в эстуарном биоценозе Чёрного моря / Н. В. Пронькина, Е. В. Дмитриева, Т. А. Полякова, М. П. Попюк // Биология моря. – 2017. – Т. 43, № 2. – С. 117–124.

154. Пронина, С. В. Взаимоотношения в системах гельминты-рыбы (на тканевом, органном и организменном уровнях) / С. В. Пронина, Н. М. Пронин; отв. ред. С. С. Шульман; АН СССР, Сиб. отд-ние, Бурят. науч. центр, Ин-т биологии. – Москва: Наука, 1988. – 176 с.

155. Пугачев, О. Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinusphoxinus* L.) / О. Н. Пугачев // Паразитология. – 2000. – Т. 34, № 3. – С. 196–209.

156. Пугачев, О. Н. Сравнительный анализ паразитарных сообществ щуки и речного гольяна / О. Н. Пугачев // Экологический мониторинг паразитов. Паразитарные системы в изменяющейся среде: прогнозирование последствий глобального потепления климата и растущего антропогенного пресса: тез. докл. – Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 1997. – С. 83–85.

157. Пугачев, О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Олег Николаевич Пугачев. – Санкт-Петербург, 1999. – 50 с.

158. Пугачев, О. Н. Паразитарные сообщества и нерест рыб / О. Н. Пугачев // Паразитология. – 2002. – Т. 36, вып. 1. – С. 3–10.

159. Решетникова, А. В. Паразтитофауна некоторых промысловых рыб Чёрного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. В. Решетникова. – Ленинград, 1954. – 14 с.

160. Решетникова, А. В. К изучению паразитофауны рыб Чёрного моря / А. В. Решетникова // Труды Карадагской биологической станции. – 1955. – Вып. 13. – С. 105–124.

161. Роскин, Г. И. Микроскопическая техника / Г. И. Роскин, Л. Б. Левинсон. – Москва: Советская наука, 1957. – 469 с.

162. Ромейс, Б. Микроскопическая техника / Б. Ромейс. – Москва: Иностранная литература, 1953. – 718 с.

163. Русинек, О. Т. Сезонная динамика зараженности байкальских голомянок цестодами рода *Proteocephalus* / О. Т. Русинек, Е. В. Дзюба // Гиробиологический журнал. – 2003. – Т. 39, № 3. – С. 74–86.

164. Русинек, О. Т. Паразиты рыб озера Байкал: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / О. Т. Русинек. – Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2005. – 48 с.

165. Русинек, О. Т. Паразиты промысловых рыб озера Байкал. Методическое пособие / О. Т. Русинек. – Иркутск, 2010. – 56 с.

166. Сварчевский, Б. А. К познанию Haplosporidia / Б. А. Сварчевский. – Київ: Типолитография С. В. Кульженко, 1914. – 130 с.

167. Световидов, А. Н. Рыбы Черного моря / А. Н. Световидов. – Ленинград: Наука, 1964. – 551 с.

168. Скрябин, К. И. Симбиоз и паразитизм в природе. Введение в изучение биологических основ паразитизма / К. И. Скрябин. – Петроград, 1923. – 205 с.

169. Скрябин, К. И. Семейство Haploporidae Nicoll, 1914 / К. И. Скрябин // Скрябин К. И. Трематоды животных и человека: Основы трематодологии. – Москва: Наука, 1956. – Т. 12. – С. 5–49.

170. Скрябин, К. И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 12: Подсемейство Echinostomatidae Odhner, 1911 / К. И. Скрябин. – Москва: Академии наук СССР, 1956. – 682 с.

171. Смогоржевская, Л. А. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины / Л. А. Смогоржевская. – Киев: Наукова думка, 1976. – 416 с.

172. Солонченко, А. И. Гельминтофауна рыб Азовского моря / А. И. Солонченко. – Киев: Наукова думка, 1982. – 50 с.

173. Солонченко, А. И. Личинки нематод *Hysterothylacium aduncum* в рачках *Pseudocalanus elongatus* / А. И. Солонченко, Т. А. Ковалёва // Экология моря. – 1985. – Вып. 20. – С. 65–66.

174. Совинский, В. К. К фауне ракообразных Чёрного моря. I. О некоторых паразитных формах из группы Copepoda / В. К. Совинский // Записки Киевского общества естествоиспытателей. – 1883. – Т. 7. – С. 225–262.

175. Студеникина, Е. И. Оценка современного состояния биологических сообществ Чёрного и Азовского морей в связи с аварией судов в Керченском проливе / Е. И. Студеникина, Л. М. Сафронова, З. А. Мирзоян, М. Л. Бартынюк, Л. Н. Фроленко, Н. А. Шляхова // Керченская авария: последствия для водных экосиситем / под. ред. И. Г. Корпаковой, С. А. Агапова. – Ростов н/Д: ФГУП АзНИИРХ, 2008. – С. 133–160.

176. Ткачук, Л. П. Особенности гельминтофауны лобана и сингиля в Азово-Черноморском бассейне / Л. П. Ткачук, А. И Солонченко // Тезисы докладов областной научной конференции по итогам работы АзНИИРХа за 25 лет, 30 сент. 1983 г. – Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 1983. – С. 108–110.

177. Троценко Б. Г. Наукова еколого-експертна оцінка впливу дамби в районі острова Тузла на миграції промислових риб, їх чисельність і загальний стан популяцій : наук.-техніч. звіт. – Керчь : Изд-во ЮгНИРО, 2004. – С. 50–64.

178. Филипченко, А. А. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины / А. А Филипченко // Учёные записки Ленинградского государственного университета. Сер. Биологическая. – 1937. – Т. 3, вып. 4. – С. 4—14.

179. Чернышенко, А. С. Новые гельминты рыб Чёрного моря / А. С. Чернышенко // Праці Одеського Державного університету ім. Мечниікова. – 1949. – Т. 4 (57). – С. 79–91.

180. Чернышенко, А. С. Материалы по паразитофауне рыб Одесского залива / А. С. Чернышенко // Труды Одесского государственного университета. Сер. Биологическая. – 1955. – Т. 145, вып. 7. – С. 211–222.

181. Чернышенко, А. С. Паразиты рыб Григорьевского лимана / А. С. Чернышенко // Труды I ихтиологической конференции по изучению морских лиманов северо-западной части Чёрного моря. – Кишинев, 1960. – С. 205–211.

182. Чернышенко, А. С. Паразитофауна рыб лиманов Северного Причерноморья (эколого-фаунистический очерк) / А. С. Чернышенко // Гельминтофауна животных южных морей. – Киев: Наукова думка, 1966. – С. 105–113.

183. Чернышенко, А. С. Материалы по паразитофауне рыб сем. Gobiidae лиманов северного Причерноморья / А. С. Чернышенко, Г. А. Свенцицкая // Проблемы паразитологии: тез. докл. V научн. конф. Украинского республиканского научного общества паразитологов. – Киев: Наукова думка, 1967. – С. 507–508.

184. Чернова, Т. Н. Влияние солевого режима озера Палеостоми на паразитическую фауну рыб / Т. Н. Чернова // Труды Всероссийского научно-исследовательского институт рыбного хозяйства и океанографии. – 1975. – № 105. – С. 121–127.

185. Чугунова, Ю. К. Компонентные сообщества паразитов и взаимодействие паразитофаун непромысловых рыб реки Кача (бассейн Енисея) / Ю. К. Чугунова, Н. М. Пронин // Сибирский экологический журнал. – 2011. – № 1. – С. 77–85.

186. Чулкова, В. Н. Паразитофауна рыб окрестностей г. Батуми / В. Н. Чулкова // Ученые записки Ленинградского государственного университета. – 1939. – Вып. 2. – С. 21–32.

187. Шакурова, Н. В. Цитоморфологические изменения печени беломорской трески (*Gadus morhuamaris*-albi Derjugin, 1920) при паразитарных инвазиях / Н. В. Шакурова, Е. В. Кудрявцев // Ученые записки Казанского университета. Сер. Естественные науки. – 2015. – Т. 157, кн. 2. – С. 49–57.

188. Шитиков, В. К. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели / В. К. Шитиков, Т. Д. Зинченко, Г. С. Розенберг // Российская акад. наук, Ин-т экологии Волжского бассейна. – Тольятти: Кассандра, 2012. – 256 с.

189. Ульянин, В. Н. Материалы для фауны Чёрного моря / В. Н. Ульянин // Известия общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. – 1872. – Т. 9, вып. 1. – С. 79–132.

190. Юрахно, В. М. Новые виды миксоспоридий черноморских рыб / В. М. Юрахно // Паразитология. – 1991. – Т. 25, вып. 2. – С. 104–109.

191. Юрахно, В. М. Новые сведения о фауне миксоспоридий рыб Чёрного моря / В. М. Юрахно // Паразитология. – 1993. – Т. 27, вып. 4. – С. 320–326.

192. Юрахно, В. М. Миксоспоридии рыб Чёрного моря: систематика, фауна, экология, зоогеография: автореф. дис. … канд. биол. наук / В. М. Юрахно. – Севастополь, 1994. – 22 с.

193. Юрахно, В. М. Некоторые изменения в таксономии миксоспоридий рода *Sinuolinea* Davis, 1917 (Protozoa: Myxosporea) / В. М. Юрахно // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 89–90.

194. Юрахно, В. М. Новые сведения о миксоспоридиях кефалевых рыб в бассейне Атлантического океана / В. М. Юрахно, В. Н. Мальцев // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 39–42.

195. Юрахно, В. М. О влиянии антропогенных факторов на численность *Alataspora solomoni* (Myxozoa: Myxosporea) – паразита черноморской ставриды Trachurus mediterraneus ponticus / В. М. Юрахно // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. Спец. Вип.: Гідроекологія. – 2005. – № 4 (27). – С. 282–285.

196. Юрахно, В. М. Болезни черноморских и азовских рыб, вызываемые миксоспоридиями (Myxozoa: mixosporea) / В. М. Юрахно // Экология моря. – 2009. – Т. 77. – С. 33–37.

197. Юрахно, В. М. Паразиты пиленгаса *Planiliza haematocheila* (Temminck & Schlegel, 1845) (Actinopterygii: Mugilidae) в нативном ареале и местах вселения / В. М. Юрахно // Российский журнал биологических инвазий. – 2020. – Т. 13, № 2. – С. 120–130.

198. Aho, J. M. Community richness in parasites of some freshwater fishes from North America / J. M. Aho, A. O. Bush // Species Diversity in Ecological Communities

/ Eds: R. E. Ricklefs, D. Schluter. – Chicago: University of Chicago Press, 1993. – P. 185–193.

199. Almeida-Neto, M. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement / M. Almeida-Neto, P. Guimaraes, P. R. Guimaraes Jr, R. D. Loyola, W. Ulrich // Oikos. – 2008. – Vol. 117, iss. 8. – P. 1227–1239. – https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x

200. Anderson, R. M. Regulation and stability of host–parasite population interactions. I. Regulatory processes / R. M. Anderson, R. M. May // Journal of Animal Ecology. – 1978. – Vol. 47, no. 1. – P. 219–247. – https://doi.org/10.2307/3933

201. Anderson, R. M. Variability in the abundance of animal and plant species / R. M. Anderson, D. M. Gordon, M. J. Crawley, M. P. Hassell // Nature. – 1982. – No. 296. – P. 245–248. – https://doi.org/10.1038/296245a0

202. Aprahamian, M. W. The effect of the migration of *Alosa fallax fallax* (Lacépède) into fresh water, on branchial and gut parasites / M. W. Aprahamian // Journal of Fish Biology. – 1985. – Vol. 27, iss. 5. – P. 521–532. – https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1985.tb03199.x

203. Atmar, W. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat / W. Atmar, B. D. Patterson // Oecologia. – 1993. – Vol. 96. – P. 373–382. – https://doi.org/10.1007/BF00317508

204. Avşar, D. Parasitic fauna of sprat (*Sprattus sprattus phalericus* Risso, 1826) from the Turkish Black Sea coast / D. Avşar // Acta Adriatica. – 1997. – Vol. 38, no. 1. – P. 71–76.

205. Bao, M. Macroparasites of allis shad *(Alosa alosa*) and twaite shad *(Alosa fallax*) of the Western Iberian Peninsula rivers: ecological, phylogenetic and zoonotic insights / M. Bao, A. Roura, M. Mota, D. J. Nachón, C. Antunes, F. Cobo, K. MacKenzie, S. Pascual // Parasitology Research. – 2015. – Vol. 114. – P. 3721–3739. – https://doi.org/10.1007/s00436-015-4601-1

206. Barzegar, M. Determination of *Alosa caspia persica* parasites in fresh and brine water of Caspian Sea / M. Barzegar, A. Bozorgnia, M. R. Youssefi, S. M.

Hosseinifard // World Journal of Fish and Marine Sciences. – 2012. – Vol. 4, no. 2. – P. 175–178.

207. Bell, G. The comparative biology of parasite species diversity: internal helminths of freshwater fish / G. Bell, A. Burt // Journal of Animal Ecology. – 1991. – Vol. 60, no. 3. – P. 1047–1064. – https://doi.org/10.2307/5430

208. Benhamou, F. Parasite communities in two sparid fishes from the western Mediterranean: a comparative analysis based on samples from three localities off the Algerian coast / F. Benhamou, D. Marzoug, Z. Boutiba, A. Kostadinova, A. Pérez-del-Olmo // Helminthologia. – 2017. – V.54. – P. 26 – 35.

209. Besprozvannykh, V. V. Restoration of the genus *Parasaccocoelium* Zhukov, 1971 (Digenea: Haploporidae) and a description of two new species from mugilid fish in the Far East of Russia / V. V. Besprozvannykh, D. M. Atopkin, A. V. Ermolenko, A. Yu. Nikitenko // Journal of Helminthology. – 2015. – Vol. 89, iss. 5. – P. 565–576. – https://doi.org/10.1017/S0022149X14000443

210. Besprozvannykh, V. V. Morphometric and molecular analyses of *Skrjabinolecithum pyriforme* n. sp. (Digenea: Haploporidae) in mullet fish from the Primorsky Region, Russia / V. V. Besprozvannykh, D. M. Atopkin, A. V. Ermolenko, A. Beloded // Journal of Helminthology. – 2017a. – Vol. 91, iss. 5. – P. 625–632. – https://doi.org/10.1017/S0022149X16000626

211. Besprozvannykh, V. V. Morphometric and molecular analyses of two digenean species from the mullet: *Haplosplanchnus pachysomus* (Eysenhardt, 1892) from Vietnam and *Provitellotrema crenimugilis*Pan, 1984 from the Russian Southern Far East / V. V. Besprozvannykh, D. M. Atopkin, H. D. Ngo, A. V. Ermolenko, N. V. Ha, N. V. Tang, A. Yu. Beloded // Journal of Helminthology. – 2016б. – Vol. 90, iss. 2. – P. 238–244. – https://doi.org/10.1017/S0022149X15000280

212. Black Sea Marine Environment: The Turkish shelf / Eds: M. Sezgin, L. Bat, D. Ürkmez, B. Öztürk. – Istanbul: Turkish Marine Research Foundation, 2017. – P. 289–309. – (Turkish Marine Research Foundation; publ. 46).

213. Blasco-Costa, I. A revision of the Haploporinae Nicoll, 1914 (Digenea: Haploporidae) from mullets (Mugilidae): *Saccocoelium* Looss, 1902 / I. Blasco-Costa,

F. E. Montero, D. I. Gibson, J. A. Balbuena, J. A. Raga, A. Kostadinova // Systematic Parasitology. – 2009. – Vol. 72. – Art. no. 159 (28 p.). – https://doi.org/10.1007/s11230-008-9163-5

214. Blasco-Costa, I. A revision of the Haploporinae Nicoll, 1914 (Digenea: Haploporidae) from mullets (Mugilidae): *Dicrogaster* Looss, 1902 and *Forticulcita* Overstreet, 1982 / I. Blasco-Costa, F. E. Montero, D. I. Gibson, J. A. Balbuena, J. A. Raga, A. Kostadinova // Systematic Parasitology. – 2009b. – Vol. 72. – P. 187–206. – https://doi.org/10.1007/s11230-008-9165-3

215. Blasco-Costa, I. A revision of the Haploporinae Nicoll, 1914 (Digenea: Haploporidae) from mullets (Mugilidae): two new haploporine genera and a key to the genera of the subfamily / I. Blasco-Costa, F. E. Montero, D. I. Gibson, J. A. Balbuena, J. A. Raga, A. Kostadinova // Systematic Parasitology. – 2009c. – Vol. 72. – P. 207–215. – https://doi.org/10.1007/s11230-008-9164-4

216. Blasco-Costa, I. A revision of the Haploporinae Nicoll, 1914 (Digenea: Haploporidae) from mullets (Mugilidae): *Haploporus* Looss, 1902 and *Lecithobotrys* Looss, 1902 / I. Blasco-Costa, D. I. Gibson, J. A. Balbuena, J. A. Raga, A. Kostadinova // Systematic Parasitology. – 2009d. – Vol. 73. – Art. no. 107 (27 p.). – https://doi.org/10.1007/s11230-009-9175-9

217. Blasco-Costa, I. Molecules and morphology reveal cryptic variation among digeneans infecting sympatric mullets in the Mediterranean / I. Blasco-Costa, J. A. Balbuena, J. A. Raga, A. Kostadinova // Parasitology. – 2010. – Vol. 137, iss. 2. – P. 287–302. – https://doi.org/10.1017/S0031182009991375

218. Blasco-Costa, I. *Saturnius minutus* n. sp. And *S. dimitrovi* n. sp. (Digenea: Hemiuridae) from *Mugil cephalus* L. (Teleostei: Mugilidae), with a multivariate morphological analysis of the Mediterranean species of *Saturnius* Manter, 1969 / I. Blasco-Costa, P. Pankov, D. I. Gibson, J. A. Balbuena, J. A. Raga, V. L. Sarabeev, A. Kostadinova // Systematic Parasitology. – 2006. – Vol. 65. – P. 77–91. – https://doi.org/10.1007/s11230-006-9043-9

219. Bray, R. A. The Lepocreadiidae (Digenea) of fishes of the north-east Atlantic: review of the genera Opechona Looss, 1907 and Prodistomum Linton, 1910 /

Bray R. A., D. I. Gibson // Systematic Parasitology. – 1990. – Vol. 15, no. 3. – P. 159–202. – https://doi.org/10.1007/BF00010135

220. Brown, J. H. On the relationship between abundance and distribution of species / J. H. Brown // American Naturalist. – 1984. – Vol. 124, no. 2. – P. 255–279.

221. Bush, A. O. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: Patterns of association / A. O. Bush, J. C. Holmes // Canadian Journal of Zoology. – 1986. – Vol. 64, no. 1. – P. 132–141. – https://doi.org/10.1139/z86-022

222. Bush, A. O. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited / A. O. Bush, K. D. Lafferty, J. M. Lotz, A. W. Shostak // The Journal of Parasitology. – 1997. – Vol. 83, no. 4. – P. 575–583. – https://doi.org/10.2307/3284227

223. Bush, A. O. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness / A. O. Bush, O. M. Aho, C. R. Kennedy // Evolutionary Ecology. – 1990. – Vol. 4, iss. 1. – P. 1–20. – https://doi.org/10.1007/BF02270711

224. Bush, A. O. Parasitism: the Diversity and Ecology of Animal Parasites / A. O. Bush, J. C. Fernandez, G. W. Esch, J. R. Seed. – Cambridge University Press, 2001. – 566 p.

225. Calvete, C. Spatial variation in helminth community structure in the redlegged partridge (Alectoris rufa L): effects of definitive host density / C. Calvete, J. A. Blanco-Aguiar, E. Virgo´s, S. Cabeza-Dı´az, R. Villafuerte // Parasitology. – 2004. – Vol. 129, iss. 1. – P. 101–113. – https://doi.org/10.1017/S0031182004005165

226. Campbebell, R. A. Order Trypanorhyncha Diesing / R. A. Campbebell, K. Beveridge // Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates / Eds: L. F. Khalil, A. Jones, R. A. Bray. – Wallingford: CAB international, 1994. – P. 51–147.

227. Carney, J. P. Helminth communities of yellow perch (*Perca flavescens* (Mitchill)): determinants of pattern / J. P. Carney, T. A. Dick // Canadian Journal of Zoology. – 2000. – Vol. 78, no. 4. – P. 538–555. – https://doi.org/10.1139/z99-222

228. Ciriac, E. Certari asupra parasitofaunei parasilor ihtiophage din Delta Dunarii / E. Ciriac // Analele Universitatti Bucuresti. Seria Stiintele naturii, Biologie. – 1965. – Vol. 14. – P. 137–153.

229. Ciriac, E. Parasites des maladies parasitaires des poissons de la Mer Noire / E. Ciriac // Biologie des eaux saumatres de la Mer Noire. – Constanta, 1977. – P. 165–172.

230. Ciurea, I. Les vers parasiter de l'homme, de mammiferes et de oiseaux provenant de poissons du Danube et de la Mer Noire. I Trematodes fam. Heterophyidae Odhner, ave un escsai de classification de Trematodes de la 131 superfamilie Heterophyidea Faust / I. Ciurea // Archives Roumaines de Pathologie Experimentale et de Microbiologie. – 1933. – Vol. 6, no. 1-2. – P. 5-134.

231. Ciurea, I. Les poisons de la Mer Noire comme source d'infestation par les Trematodes de la famille des Heterophyidae et des Eshinostomides / I. Ciurea // Archives Roumaines de Pathologie Experimentale et de Microbiologie. – 1931. – Vol. 4, no. 3-4. – P. 289–299.

232. Dmitrieva, E. *Ligophorus llewellyni* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalidae) from the redlip mullet *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel) introduced into the Black Sea from the Far East / E. Dmitrieva, P. Gerasev, N. Pron'kina // Systematic Parasitology. – 2007. – Vol. 67. – P. 51–64. – https://doi.org/10.1007/s11230-006-9072-4

233. Dmitrieva, E. Morphometric differentiation of Ligophorus spp. (Monogenea) diolical indicators of mugilid stocks (Pisces: Mugilidae) / E. Dmitrieva, N. Pron'kina, P. Gerasev // Abstr. 5th Intern. Symp. on Monogenea (Guangzhou, China, Aug. 8-12 2005). – Guangzhou, 2005. – P. 79.

234. Dobson, A. The population dynamics of parasitic helminth communities / A. Dobson, M. Roberts // Parasitilogy. – 1994. – Vol. 109, suppl. S1: Parasites and behaviour. – P. S97–S108. – https://doi.org/10.1017/S0031182000085115

235. Dollfus, R. Ph. De quelques Cestodes tėtrarhynques (Hėtėracantes et Pėcilacanthes) rėcoltės chez des Poisons de la Mėditerranėe / R. Ph. Dollfus // Vie et Milieu. – 1969. – Vol. 20, fasc. 3-A. – P. 491–542

236. Dumitriu, M. Certari de paraziti la pestii din apele rominesti / M. Dumitriu. – Bucuresti : S.n., 1937. – 16 p.

237. Elarifi, A. E. The histopathology of larval anisakid nematode infections in the liver of whiting, *Merlangius merlangus* (L.), with some observations on blood leucocytes of the fish / A. E. Elarifi // Journal of Fish Diseases. – 1982. – Vol. 5, iss. 5. – P. 411–419. – https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1982.tb00497.x

238. Esch, G. W. Pattern in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies / G. W. Esch, C. R. Kennedy, A. O. Bush // Parasitology. – 1988. – Vol. 96, iss. 3. – P. 519–532. – https://doi.org/10.1017/S003118200008015X

239. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References / Eds: R. Fricke, W. N. Eschmeyer, R. van der Laan. – URL: http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp) (accessed on: 10.02.2022).

240. Euzet, L. *Ligophorus* n. g. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite des Mugilidae (Téléostéens) en Méditerranée / L. Euzet, D. M. Suriano // Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série 3, Zoologie. – 1977. – Vol. 472. – P. 799–821.

241. Ergens, R. New species of the genus *Gyrodactylus* (Monogenoidea) from the Danube basin / R. Ergens // Folia Parasitologica. – 1967. – Vol. 14, no. 4. – P. 377–379.

242. Fellis, K. J. Patterns of association, nestedness, and species co-occurrence of helminth parasites in the Greater Kudu, Tragelaphus strepsiceros, in the Kruger National Park, South Africa, and the Etosha National Park. Namibia / K. J. Fellis, N. J. Negovetich, G. W. Esch, I. G. Horak, J. Boomker // Journal of Parasitology. – 2003. – Vol. 89, iss. 5. – P. 899–907. – https://doi.org/10.1645/GE-3189

243. Finlayson, J. E. The biology of the mazocraeid gill parasites of mackerel, sprat and shad: PhD Thesis / J. E. Finlayson; University of Birmingham, UK. – Birmingham, 1981. – (cited in Aprahamian, 1985).

244. FishBase. World Wide Web electronic publication: official site. – URL: www.fishbase.org (accessed on: (20.06.2021).

245. Gérard, C. Spatial distribution and impact of the gill-parasitic *Mazocraes alosae* (Monogenea, Polyopisthocotylea) on *Alosa alosa* and *A. fallax* (Actinopterygii,

Clupeidae) / C. Gérard, M. Hervé, E. Réveillac, A. Acou // Hydrobiologia. – 2016. – Vol. 763, iss. 1. – P. 371–379. – https://doi.org/10.1007/s10750-015-2391-1

246. Gérard, C. Metazoan parasite communities in *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758) and *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) (Clupeidae) from North-East Atlantic coastal waters and connected rivers / C. Gérard, M. Hervé, M. Gay, O. Bourgau, E. Feunteun, A. Acou, E. Réveillac // Parasitology Research. – 2017. – Vol. 116. – P. 2211–2230. – https://doi.org/10.1007/s00436-017-5525-8

247. Gotelli, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns / N. J. Gotelli // Ecology. – 2000. – Vol. 81, iss. 9. – P. 2606–2621. – https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2

248. Goüy de Belloc, J. A comparison of the structure of *Apodemus sylvaticus* on islands of the western Mediterranean and continental Europe / J. Goüy de Belloc, M. Sará, J. C. Casanova, C. Feliu, S. Morand // Parasitology Research. – 2003. – Vol. 90, iss. 1. – P. 64–70. – https://doi.org/10.1007/s00436-002-0806-1

249. Grabba, J. Studies on the life cycle and morphogenesis of *Anisakis simplex* (Rud., 1809) (Nematoda, Anisakidae) cultured in vitro / J. Grabba // Acta Ichthyologica et Piscatoria. – 1976. – Vol. 6, fasc. 1. – P. 119–140.

250. Grupcheva, G. Protozoan parasites on fishes in southwest Bulgaria / G. Grupcheva, V. Golemansky // Fauna of southwest Bulgaria. – 1986. – Part 1. – P. 130–134. (In Bulgarian).

251. Grupcheva, G. Trichodinids (Ciliata: Urceolariidae) from gills of some marine fishes with the description of Trichodina zaikai sp. n. / G. Grupcheva, J. Lom, I. Dykova // Folia Parasitologica. – 1989. – Vol. 36. – P. 193–207.

252. Grupcheva, G. Catalogus faunae Bulgaricae 6. Protozoan Parasites of Fishes / G. Grupcheva, V. Golemansky, N. Margaritov. – Sofia: Professor Marin Drinov Academic Publishing House, 2006. – 80 p.

253. Guégan, J.-F. A nested parasite species subset pattern in tropical fish: host as major determinant of parasite infracommunity structure / J.-F. Guégan, B. Hugueny // Oecologia. – 1994. – Vol. 100, iss. 1-2. – P. 184–189. – https://doi.org/10.1007/BF00317145

254. Guégan, J.-F. Parasite richness/sampling effort/host range: the fancy three-piece jigsaw puzzle / J.-F. Guégan, C. R. Kennedy // Parasitology Today. – 1996. – Vol. 12, iss. 9. – P. 367–369. – https://doi.org/10.1016/0169-4758(96)10054-5

255. Guégan, J.-F. Maximum local helminth parasite community richness in British freshwater fish: a test of the colonization time hypothesis / J.-F. Guégan, C. R. Kennedy // Parasitology. – 1993. – Vol. 106, iss. 1. – P. 91–100. – https://doi.org/10.1017/S0031182000074862

256. Guégan, J.-F. Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? / J.-F. Guégan, A. Lambert, C. Leveque, C. Combes, L. Euzet // Oecologia. – 1992. – Vol. 90. – P. 197–204. – https://doi.org/10.1007/BF00317176

257. Guégan, J.-F. Polyploid Hosts: Strange attractors for parasites? / J.-F. Guégan, S. Morand // Oikos. – 1996. – Vol. 77, no. 2. – P. 366–370. – https://doi.org/10.2307/3546079

258. Hammer, Ø. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol 4, iss. 1. – Art. 4 (9 p.). – URL: https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf

259. Hanski, I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis / I. Hanski // Oikos. – 1982. – Vol. 38, no. 2. – P. 210–221. – https://doi.org/10.2307/3544021

260. Hauck, A. K. Histopathological alterations associated with *Anisakis* larvae in Pacific herring from Oregon / A. K. Hauck, E. B. May // Journal of Wildlife Diseases. – 1977. – Vol. 18, no. 3. – P. 290–293. – https://doi.org/10.7589/0090-3558-13.3.290

261. Holmes, J. C. Helminth communities in marine fishes / J. C. Holmes // Parasite communities: Pattern and Processes / Eds: G. W. Esch, A. O. Bush, J. M. Aho. – London; New York : Chapman and Hall, 1990. – P. 101–130.

262. Holmes, J. C. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach / J. C. Holmes, R. E. Bonney, S. W. Pacala // Ecology. – 1979. – Vol. 60, no. 3. – P. 512–520. – https://doi.org/10.2307/1936071

263. Holmes, J. C. Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology / J. C. Holmes, P. W. Price // Systematic Zoology. – 1980. – Vol. 29. – P. 203–213. – https://doi.org/10.2307/2412650

264. Holmes, J. C. Communities of parasites / J. C. Holmes, P. W. Price // Community Ecology: Patterns and Processes / Eds: J. Kikkawa, D. J. Anderson. – Oxford, England : Blackwell Scientific, 1986. – P. 186–213.

265. Hugueny, B. Community nestedness and the proper way to assess statistical significance by Monte-CarloTests: Some Comments on Worthen and Rohde's (1996) Paper / B. Hugueny, J.-F. Guégan // Oikos. – 1997. – Vol. 80, no. 3. – P. 572–574. – https://doi.org/10.2307/3546631

266. Inkscape 0.48.2. – 1. Scalable Vector Graphics: [site]. – URL: http://www.inkscape.org (accessed on: 10.02.2022).

267. Janovy, J. Jr. The role of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assamblages / J. Janovy Jr., R. E. Clopton, T. J. Percival // Journal of Parasitology. – 1992. – Vol. 78b, no. 4. – P. 630–640. – https://doi.org/10.2307/3283537

268. Kennedy, C. R. Helminth communities in freshwater fishe: structured communities or stochastic assemblages? / C. R. Kennedy // Parasite communities: Pattern and Processes / Eds: G. W. Esch, A. O. Bush, J. M. Aho. – London; New York: Chapman and Hall, 1990. – P. 131–156.

269. Kennedy, C. R. The relationship between pattern and scale in parasite communities: stranger in a strange land / C. R. Kennedy, A. O. Bush // Parasitology. – 1994. – Vol. 109, iss. 2. – P. 187–196. – https://doi.org/10.1017/S0031182000076290

270. Kennedy, C. R. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? / C. R. Kennedy, A. O. Bush, J. M. Aho // Parasitology. – 1986. – Vol. 93, iss. 1. – P. 205–215. – https://doi.org/10.1017/S0031182000049945

271. Kennedy, C. R. Regional versus local helminth parasite richness in British freshwater fish: saturated or unsaturated psrasite communities? / C. R. Kennedy, J.-F. Guegan // Parasitology. – 1994. – Vol. 109, iss. 2. – P. 175–185. – https://doi.org/10.1017/S0031182000076289

272. Kilpatrick, A. M. Species interactions can explain Taylor's power law for ecological time series / A. M. Kilpatrick, A. R. Ives // Nature. – 2003. – Vol. 422. – P. 65–68. – https://doi.org/10.1038/nature01471

273. Kostadinova, A. Family Echinostomatidae Looss, 1899 / A. Kostadinova // Keys to the Trematoda / Eds: A. Jones, R. A. Bray, D. I. Gibson. – London: CABI, 2005. – Vol. 2. – P. 9–64.

274. Kostadinova, A. A checklist of macroparasites of *Liza haematocheila* (Temminck & Schlegel) (Teleostei: Mugilidae) / A. Kostadinova // Parasites Vectors. – 2008. – Vol. 1. – Art. 48 (8 p.). – https://doi.org/10.1186/1756-3305-1-48

275. Kostadinova, A. *Dicrogaster perpusilla* Looss, 1902 sensu Sarabeev & Balbuena (Digenea: Haploporidae): a note of caution / A. Kostadinova // Systematic Parasitology. – 2009. – Vol. 73. – P. 141–150. – https://doi.org/10.1007/s11230-009-9173-y

276. Koskivaara, M. Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* (Monogenea) on the gills of roach / M. Koskivaara, E. T. Valtonen, K. M. Vuori // Parasitology. – 1992. – Vol. 104, iss. 2. – P. 273–281. – https://doi.org/10.1017/S0031182000061710

277. Køie, M. The life-cycle of *Dichelyne* (*Cucullanellus*) *minutus* (Nematoda: Cucullanidae) / M. Køie // Folia Parasitology. – 2001. – Vol. 48, iss. 4. – P. 304–310. – https://doi.org/10.14411/fp.2001.048

278. Kritsky, D. C. *Gyrodactylus* aff. *mugili* Zhukov, 1970 (Monogenoidea: Gyrodactylidae) from the gills of mullets (Mugiliformes: Mugilidae) collected from the inland waters of southern Iraq, with an evalutation of previous records of *Gyrodactylus* spp. on mullets in Iraq / D. C. Kritsky, A. H. Ali, N. R. Khamees // Folia Parasitologica. – 2013. – Vol. 60, iss. 5. – P. 441–447. – https://doi.org/10.14411/fp.2013.047

279. Kritsky, D. C. *Solostamenides paucitesticulatus* n. sp. (Monogenoidea: Mazocraeidea: Microcotylidae) from the freshwater mullet Liza abu (Heckel) (Mugiliformes: Mugilidae) from Atatürk Reservoir on the Euphrates River in southern Turkey / D. C. Kritsky, A. Öktener // Systematic Parasitology. – 2015. – Vol. 91, iss. 2. – P. 139–145. – https://doi.org/10.1007/s11230-015-9562-3

280. Lia, R. P. Mass mortality in wild greater amberjack (*Seriola dumerili*) infected by *Zeuxapta seriolae* (Monogenea: Heteraxinidae) in the Jonian Sea / R. P. Lia, N. Zizzo, A. Tinelli, A. Lionetti, C. Cantacessi, D. Otranto // Bulletin of the European Association of Fish Pathologists. – 2007. – Vol. 27. – P. 108–111.

281. Lenhardt, M. Model of the Pontic shad *Alosa immaculata* (Bennet, 1835) and anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) catch in the Danube River and Black Sea for the period 1920-2008 / M. Lenhardt, I. Navodaru, M. Vassilev, A. Kalauzi, S. Regner, Ž. Višnjić-Jeftić, K. Tošić, M. Smederevac-Lalić // Acta Zoologica Bulgarica. – 2016. – Vol. 68, no. 4. – P. 557–561.

282. Lom, J. Trichodinid ciliates from fishes of the Rumanian Black Sea coast // Parasitology. – 1962. – Vol. 52, iss. 1-2. – P. 49–61. – https://doi.org/10.1017/S0031182000023982

283. Ma, Z. Power law analysis of the human microbiome / Ma Z. // Molecular Ecology. – 2015. – Vol. 24, iss. 21. – P. 5428–5445. – https://doi.org/10.1111/mec.13394

284. Machkevsky, V. K. *Lamellodiscus* aff. *euzeti* Diamanka, Boudaya, Toguebaye & Pariselle, 2011 (Monogenea: Diplectanidae) from the gills of *Cheimerius nufar* (Valenciennes) (Pisces: Sparidae) collected in the Arabian Sea, with comments on the distribution, specificity and historical biogeography of *Lamellodiscus* spp. / V. K. Machkevsky, E. V. Dmitrieva, D. I. Gibson, S. Al-Jufaili // Systematic Parasitology. – 2014. – Vol. 89. – P. 215–236. – https://doi.org/10.1007/s11230-014-9522-3

285. Madhavi, R. Family Monorchiidae Odhner, 1911. / R. Madhavi // Keys to the Trematoda / Eds: R. A. Bray, D. I. Gibson, A. Jones. – Wallingford: CAB International : Natural History Museum, 2008. – Vol. 3. – P. 145–175.

286. Matejusova, I. Nestedness in assemblages of gyrodactylids (Monogenea: Gyrodactylidea) parasitising two species of cyprinid – with reference to generalists and specialists / I. Matejusova, S. Morand, M. Gelnar // International Journal for Parasitology. – 2000. – Vol. 30, iss. 11. – P. 1153–1158. – https://doi.org/10.1016/S0020-7519(00)00097-7

287. Magurran, A. E. Ecological diversity and its measurement / A. E. Magurran. – London : Croom Helm, 1983. – 170 p.

288. Merella, P. Metazoan parasites of grey mullets (Teleostea: Mugilidae) from Mistras Lagoon (Sardinia, western Mediterranean) / P. Merella, G. Garippa // Scientia Marina. – 2001. – Vol. 65. – P. 201–206. – https://doi.org/10.3989/SCIMAR.2001.65N3201

289. Morand, S. Distribution and abundance of parasite nematodes: ecological specialisation, phylogenetic constraint or simply epidemiology? / S. Morand, J.-F. Guégan // Oikos. – 2000. – Vol. 88, iss. 3. – P. 563–573. – https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880313.x

290. Morand, S. Aggregation and species coexistence of ectoparasites of marine fishes / S. Morand, R. Poulin, K. Rohde, C. Hayward // International Journal for Parasitology. – 1999. – Vol. 29, iss. 5. – P. 663–672. – https://doi.org/10.1016/S0020-7519(99)00029-6

291. Morand, S. Order in ectoparasite communities of marine fish is explained by epidemiological processes / S. Morand, K. Rohde, C. Hayward // Parasitology. – 2002. – Vol. 124, iss. 7 – P. 57–63. – https://doi.org/10.1017/s0031182002001464

292. Moravec, F. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe / F. Moravec. – Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1994. – 473 p.

293. Moravec, F. *Philometra spicarae* sp. n. (Nematoda: Philometridae) from the abdominal cavity of the marine fish (picarel) Spicara smaris (Centracanthidae) off Sicily, Italy / F. Moravec, G. Gaglio, S. Giannetto, F. Marino // Parasitology Research. – 2010. – Vol. 107, iss. 2. – P. 399–402. – https://doi.org/10.1007/s00436-010-1877-z

294. Öktener, A. A parasitological study of fish from the Ataturk Dam Lake, Turkey / A. Öktener, A. Alaş // Bulletin of the European Association Fish Pathologists. –2009. – Vol. 29, no. 6. – P. 193–197.

295. Overstreet, R. M. Family Haploporidae Nicoll, 1914 / R. M. Overstreet, S. S. Curran // Keys to the Trematoda / Eds: R. A. Bray, D. I. Gibson, & A. Jones. – Wallingford: CAB International, 2005. – Vol. 2. – P. 129–165.

296. Özer, A. Two novel myxosporean parasites in Black Sea fishes: *Kudoa niluferi* sp. nov. and *Kudoa anatolica* sp. nov. (Cnidaria: Myxosporea) / A. Özer, S. Okkay, C. T. Gürkanlı, Y. Çiftçi, V. Yurakhno // Diseases of Aquatic Organisms. – 2018. – Vol. 128, no. 3. – P. 225–233. – https://doi.org/10.3354/dao03227

297. Özer, A. Myxosporean parasites of *Ceratomyxa merlangi* and *Myxidium gadi* in whiting *Merlangius merlangus*: a comparative epizootiological analysis based on samples from two localities off southern and northern coasts of the Black Sea / A. Özer, V. Yurakhno, T. Öztürk, Y. M. Kornyychuk // Parasitology Research. – 2017. – Vol. 116, iss. 9. – P. 2463–2469. – https://doi.org/10.1007/s00436-017-5550-7

298. Özer, A. First report of *Mazocraes alosae* (Herman, 1782), *Pronoprymna ventricosa* (Rudolphi, 1891) and *Lecithaster confusus* Odhner, 1905 in Pontic shad *Alosa immaculata* Bennet, 1835 near Turkish coasts of the Black Sea / A. Özer, T. Öztürk, Y. M. Kornyychuk // *Lucrări Ştiinţifice, Seria Zootehnie.* – 2013. – Vol. 59. – P. 311–314.

299. Pal, P. Applying an aggregative dispersive dichotomy (ADD) model to parasitic infections in host populations / P. Pal, M.A. Abu-Madi, Lewis J.W. // Journal of Helminthology. – 2008. – 82. – P. 187–192. – doi:10.1017/S0022149X0897200X

300. Pankov, P. The translocated *Liza haematocheila* (Teleostei: Mugilidae) as a new host of four species of Saturnius Manter, 1969 (Digenea: Hemiuridae) within its invasive range in the Black Sea / P. Pankov, D. I. Gibson, A. Kostadinova // Systematic Parasitololy. – 2009. – Vol. 74. – P. 29–39. – https://doi.org/10.1007/s11230-009-9186-6

301. Parasite Communities: Patterns and Processes / Eds: G. W. Esch, A. O. Bush, J. M. Aho. – London; New York: Chapman and Hall, 1990. – P. 197–232.

302. Patterson, B. D. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos / B. D. Patterson, W. Atmar // Biological Journal of the Linnean Society. – 1986. – Vol. 28, iss. 1-2. – P. 65–82. – https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x

303. Patterson, D. J. Selective retention of chloroplasts by algivorous heliozoa: fortuitous chloroplast symbiosis? / D. J. Patterson, M. Dürrschmidt // European Journal

of Protistology. – 1987. – Vol. 23, iss. 1. – P. 51–55. – https://doi.org/10.1016/S0932-4739(87)80007-X

304. Patterson, B. D. Analyzing species composition in fragments / B. D. Patterson, W. Atmar // Isolated Vertebrate Communities in the Tropics. Proceedings 4th International Symposium / Ed. G. Rheinwald. – Bonn, Germany: Zoologishes Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, 2000. – P. 9–24. – (Bonner Zoologishe Monographien; Nr. 46).

305. Petrov, A. A. Musculoskeletal and nervous systems of the attachment organ in three species of Diplectanum (Monogenea, Dactylogyroidea) / A. A. Petrov, E. V. Dmitrieva, M. P. Popyuk, P. I. Gerasev, S. A. Petrov // Folia Parasitologica. – 2017. – Vol. 64, art. no. 022 (14 p.). – https://doi.org/10.14411/fp.2017.022

306. Poole, B. C. *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) in Northern Pike, Esox lucius / B. Poole C., T. A. Dick // Journal of Wildlife Disease. – 1986. – Vol. 22, iss. 3. – P. 435–436. – https://doi.org/10.7589/0090-3558-22.3.435

307. Poulin, R. Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates / R. Poulin // Ecological Monographs. – 1995. – Vol. 65, no. 3. – P. 283–302. – https://doi.org/10.2307/2937061

308. Poulin, R. Richness, nestedness, and randomness in parasite infracommunity structure / R. Poulin // Oecologia. – 1996. – Vol. 105, iss. 4. – P. 545–551. – https://doi.org/10.1007/BF00330018

309. Poulin, R. Parasite faunas of freshwater fish: the relationship between richness and the specificity of parasites / R. Poulin // International Journal for Parasitology. – 1997. – Vol. 27, iss. 9. – P. 1091–1098. – https://doi.org/10.1016/S0020-7519(97)00070-2

310. Poulin, R. Species Richness of Parasite Assemblages: Evolution and Patterns / R. Poulin // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1997. – Vol. 28. – P. 341–358. – https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.341

311. Poulin, R. Large-scale patterns of host use by parasites of freshwater fishes / R. Poulin // Ecology Letters. – 1998. – Vol. 1, iss. 2. – P. 118–128. – https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1998.00022.x

312. Poulin, R. Evolutionary Ecology of Parasites. From individuals to communities / R. Poulin. – London; New York: Chapman & Hall, 1998. – 212 p.

313. Poulin, R. The intra- and interspecific relationships between abundance and distribution in helminth parasites of birds / R. Poulin // Journal of Animal Ecology. – 1999. – Vol. 68. – P. 719–725. – https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00319.x

314. Poulin, R. Interactions between species and the structure of helminth communities / R. Poulin // Parasitology – 2001. – Vol. 122, suppl. 1. – P. S3–S11. – https://doi.org/10.1017/S0031182000016991

315. Poulin, R. The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts / R. Poulin // Journal of Biogeography. – 2003. – Vol. 30, iss. 10. – P. 1609–1615. – https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00949.x

316. Poulin, R. Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages / R. Poulin // Basic and Applied Ecology. – 2004. – Vol. 5, iss. 5. – P. 423–434. – https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.08.003

317. Poulin, R. Evolutionary Ecology of Parasite. 2nd edition / R. Poulin. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2007. – 332 p.

318. Poulin, R. Character combinations, convergence and diversification in ectoparasitic arthropods / R. Poulin // International Journal for Parasitology. – 2009. – Vol. 39, iss. 10. – P. 1165–1171. – https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2009.02.008

319. Poulin, R. Decay of similarity with host phylogenetic distance in parasite faunas / R. Poulin // Parasitology. – 2010. – Vol. 137, iss. 4. – P. 733–741. – https://doi.org/10.1017/S0031182009991491

320. Poulin, R. The scaling of total parasite biomass with host body mass / R. Poulin, M. George-Nascimento // International Journal for Parasitology. – 2007. – Vol. 37, iss. 3-4. – P. 359–364. – https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2006.11.009

321. Poulin, R. Nestedness, anti-nestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence / R. Poulin, J.-F. Guégan // International Journal for Parasitology. – 2000. – Vol. 30, iss. 11. – P. 1147–1152. – https://doi.org/10.1016/S0020-7519(00)00102-8

322. Poulin, R. Comparing the richness of metazoan ectoparasite communities of marine fishes: controlling for host phylogeny / R. Poulin, K. Rohde // Oecologia. – 1997. – Vol. 110. – P. 278–283. – https://doi.org/10.1007/s004420050160

323. Poulin, R. Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts / R. Poulin, E. T. Valtonen // International Journal for Parasitology. – 2001. – Vol. 31, iss. 11. – P. 1194–1204. – https://doi.org/10.1016/S0020-7519(01)00262-4

324. Poulin, R. The predictability of helminth community structure in space: a comparison of fish populations from adjacent lakes / R. Poulin, E. T. Valtonen // International Journal for Parasitology. – 2002. – Vol. 32, iss 10. – P. 1235–1243. – https://doi.org/10.1016/S0020-7519(02)00109-1

325. Pronkina, N. V. Morphological and molecular characterisation of anisakid juveniles from the golden grey mullet of the Black Sea / N. V. Pronkina, S. E. Spiridonov // Russian Journal of Nematology. – 2018. – Vol. 26, no. 1. – P. 87–92. – https://doi.org/10.24411/0869-6918-2018-10008

326. Pugachev, O. N. Infracommunities: structure and composition / O. N. Pugachev // Ecological Parasitology on the turn of millenium: [abstracts] of the International Symposium, St. Petersburg, Russia, 1-7 July 2000. – St. Petersburg, 2000. – P. 26–27.

327. Pugachev, O. N. Infracommunities: structure and composition / O. N. Pugachev // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. – 2000. – Vol. 10, no. 2. – P. 49–54.

328. Pugachev, O. N. Parasite communities of lenok (*Brachymystax lenok*: Salmonidae) / O. N. Pugachev // Proceedings of the Zoological Institute. – 2001. – Vol. 287. – P. 207–219.

329. Rădulescu, I. I. Contributioni la cuanoasterea parazitilor pestilor din Marea Neagra, tarmuk rominesc / I. I. Rădulescu // Analele Institutului de Cercetări Piscicole, Romanesc. – 1947. – Vol. 3. – P. 282–309.

330. Rădulescu, I. I. Parazitii staridului din M. N. / I. I. Rădulescu // Buletinul Institutului de Cercetări Piscicole. – 1952. – Vol. 4, nr. 11. – P. 71–81.

331. Rădulescu, I. I. Contributiuni la cuanoastrea parazitilor guvidulini Gobius microps Kröyer din Marea Neagră / I. I. Rădulescu // Buletinul Institutului de Cercetări Piscicole. – 1953. – Vol. 12, nr. 4. – P. 49–54.

332. Rădulescu, I. I. La parasitifaune de chunchard / I. I. Rădulescu // Le chinchard de la Mer Noire (Trachurus mediterraneus ponticus) / Ed. E. Pora. – Constanta : Romania: Institut Roumain de Recherches Marines, 1979. – P. 613–642.

333. Rădulescu I. Nota asupra presentei Acantocefalului Telosentis exiguus Kost. ca parasit la stavrid (Trachurus trachurus) / I. Rădulescu, N. Ionescu // Notat. Biol. (Bucureşti) – 1947. – Vol. 5. – P. 323–325.

334. Rădulescu, I. I. Un caz de papillomatoza la Anguilla anguilla (L.) capturata in Marea Neagra / I. I. Rădulescu, N. Angelescu // Buletinul Institutului de Cercetări Piscicole. – 1972. – Vol. 31, nr. 1–2. – P. 133–136.

335. Radulescu, I. Analyses parasitologiques sur le poisson dans le secteur roumain du Delta du Danube / I. Rădulescu, N. Angelescu // Cercetari Marine – Recherches Marine / Institute Roman de Cercetari Marine. – Constanta, 1973. – Nr. 5-6. – P. 291–326.

336. Rădulescu, I. Infestatie totala a gingricii (*Clupeonella delicatula)* din lacul Mangalia cu trematodul Bucephalus polymorphus Baer / I. Rădulescu, A. Nicolau // Buletinul Institutului de Cercetări Piscicole. – 1951. – Vol. 10, nr. 3. – P. 47–50.

337. Rădulescu, I. Infestaire masiva cu monogenul Diplectanum aculeatum Porona et Pegugia 1889, la milocopul (Sciaena cirrosa L.) din acvariu / I. Rădulescu, G. Plotoaga, M. Iacob // Buletinul Institutului de Cercetări Piscicole. – 1969. – Vol. 28, nr. 2. – P. 91–94.

338. Rădulescu, I. Infestatie masivă cu ectoparasiti la stronghil (Gobius melanostomus Pall.) / I. Rădulescu, N. Vasiliu // Buletinul Institutului de Cercetări Piscicole. – 1951. – Vol. 10, nr. 4. – P. 59–66.

339. Rădulescu, I. Contributiuni la cunoasterea infestarii paetilor din R.P.R. cu Acanthocephulul pestilor Pomphorhynchus laevis Mull / I. Rădulescu, N. Vasiliu // Buletinul Institutului de Cercetări Piscicole. – 1952. – Vol. 9, nr. 4. – P. 71–81.

340. Rădulesku, I. Contributiuni la cunoasterea parasitilor pestilor din complexul lagunar Razelm-Sinoe / I. Rădulescu, N. Vasiliu-Suceveanu // Analele Institutului de Cercetări Piscicole, Romanesc. – 1956. – Vol. 15, nr. 1. – P. 309–333.

341. Rohde, K. Aspects of the ecology of metazoan ectoparasites of marine fishes / Rohde K., Hayward C., Heap M. // International Journal for Parasitology. – 1995. – Vol. 25, iss. 8. – P. 945–970. – https://doi.org/10.1016/0020-7519(95)00015-T

342. Rohde, K. Nestedness in assemblages of metazoan ecto- and endoparasites of marine fish / K Rohde, W. Worthen, M. Heap, B. Hugueny J. F., GueÂgan // International Journal for Parasitology. – 1998. – Vol. 28, iss. 4. – P. 543–549. – https://doi.org/10.1016/S0020-7519(98)00013-7

343. Roman, E. Noi contributii la Cunoasterea fauneli de Monogenee din R.P.R. / E. Roman // Comunicările – Academia Republicii Populare Romîne. – 1956. – Vol. 6. – P. 133–144. (in Romanian).

344. Roman-Chiriac, E. Fauna Republicii Populare Romîne. Plathelminthes. Vol. II, fasc. 1: Clasa Monogenoidea / E. Roman-Chiriac. – Bucureşti : Academia Republicii Populare Romîne, 1960. – 150 p.

345. Rudolphi, K. A. Entozoorum synopsis, cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi / K. A. Rudolphi. – Berolini: Sumtibus A. Rücker, 1819. – 811 p. – https://doi.org/10.5962/bhl.title.9157

346. Rubio-Godoy, M. Fish host-monogenean parasite interactions, with special reference to Polyopisthocotylea / M. Rubio-Godoy // Advances in the Immunobiology of Parasitic Diseases / Ed. L. I. Terrazas. – Thiruvandrum, Kerala, India: Research Signpost, 2007. – P. 91–109.

347. Sarabeev, V. L. First record of *Saccocoelium gohari* (Digenea, Haploporidae) in the Black Sea / V. L. Sarabeev, J. A. Balbuena // Vestnik Zoologii. – 2004. – Vol. 18 (Suppl.). – P. 188–191.

348. Sarabeev, V. L. Taxonomic status of *Ligophorus mugilinus* (Hargis, 1955) (Monogenea: Ancyrocephalidae), with a description of a new species of *Ligophorus* from *Mugil cephalus* (Teleostei: Mugilidae) in the Mediterranean basin / V. L.

Sarabeev, J. A. Balbuena, L. Euzet // Journal of Parasitology. – 2005. – Vol. 91, no. 6. – P.1449–1451. – https://doi.org/10.1645/GE-418R.1

349. Sarabeev, V. Helminth species richness of introduced and native grey mullets (Teleostei: Mugilidae) / V. L. Sarabeev // Parasitology International. – 2015. – Vol. 64, iss. 4. – P. 6–17. – https://doi.org/10.1016/j.parint.2015.01.001

350. Sarabeev, V. Taxonomic revision of the Atlantic and Pacific species of *Ligophorus* Euzet and Suriano, 1977 (Monogenea: Dactylogyridae) from mullets (Teleostei: Mugilidae) with proposal of a new genus and description of four new species / V. L. Sarabeev, N. Rubtsova, T. Yang, J. A. Balbuena // Vestnik Zoologii. – 2013. – Suppl. 28. – P. 1–112.

351. Sarabeev, V. Helminth species richness of introduced and native grey mullets (Teleostei: Mugilidae) / V. Sarabeev // Parasitology International. – Vol. 64, is. 4. – P. 6-17. – https://doi.org/10.1016/j.parint.2015.01.001

352. Sarabeev, V. Testing the enemy release hypothesis: abundance and distribution patterns of helminth communities in grey mullets (Teleostei: Mugilidae) reveal the success of invasive species / V. L. Sarabeev, J. A. Balbuena, S. Morand // International Journal for Parasitology. – 2017. – Vol. 47, iss. 10-11. – P. 687–696. – https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2017.05.006

353. Sasal, P. Host-specialization and species diversity in fish parasites: phylogenetic conservatism? / P. Sasal, Y. Desdevises, S. Morand // Ecography. – 1998. – Vol. 21, iss. 6. – P. 639–643. – https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1998.tb00557.x

354. Sasal, P. Determinants of parasite species richness in Mediterranean marine fishes / P. Sasal, S. Morand, J.-F. Guégan // Marine Ecology Progress Series. – 1997. – Vol. 149. – P. 61–71. – https://doi.org/10.3354/meps149061

355. Šimková, A. Order and disorder in ectoparasite communities: The case of congeneric gill monogeneans (Dactylogyrus spp.) / A. Šimková, M. Gelnar, S. Morand // International Journal for Parasitology. – 2001. – Vol. 31, iss. 11. – P. 1205–1210. – https://doi.org/10.1016/S0020-7519(01)00245-4

356. Šimková, A. Abundance-prevalence relationship of gill congeneric ectoparasites: testing the core-satellite hypothesis and ecological specialization / A.

Šimková, D. Kadlec, M. Gelnar, S. Morand // Parasitological Research. – 2002. – Vol. 88. – P. 682–686. – https://doi.org/10.1007/s00436-002-0650-3

357. Šimková, A. Specificity and specialisation of congeneric monogeneans parasitizing cyprinid fish / A. Šimková, O. Verneau, M. Gelnar, S. Morand // Evolution. – 2006. – Vol. 60, no. 5. – P. 1023–1037.

358. Sogandares-Bernal, F. Studies on helminth parasites of the coast of Florida. I. Digenetic trematodes of marine fishes from Tampa and Boca Ciega bays with descriptions of two new species. 1. / F. Sogandares-Bernal, R. F. Hutton // Bulletin of Marine Science. – 1959b. – Vol. 9, no. 1. – P. 53–68.

359. Sousa, W. P. Patterns and processes in communities of helminth parasites / W. P. Sousa // Trends in Ecology & Evolution. – 1994. – Vol. 9, iss. 2. – P. 52–57. – https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90268-2

360. Shih, H. Acanthocephalan Fauna of Marine Fish in Taiwan and the Differentiation of Three Species by Ribosomal DNA Sequences / H. Shih, H. Chen, C. Lee // Taiwania : International Journal of Biodiversity. – 2010. – Vol. 55, no. 2. – P. 123–127. – https://doi.org/10.6165/tai.2010.55(2).123

361. Strona, G. Nestedness for dummies (NeD): A user-friendly web interface for exploratory nestedness analysis / G. Strona, P. Galli, D. Seveso, S. Montano, S. Fattorini // Journal of Statistical Software. – 2014. – Vol. 59. – P. 1–9. – https://doi.org/10.18637/jss.v059.c03

362. Taylor, L. R. Aggregation, variance and the mean / L. R. Taylor // Nature. – 1961. – Vol. 189. – P. 732–735. – https://doi.org/10.1038/189732a0

363. Tolgay, Z. Occurrence of *Contracaecum* larvae in anchovies (*Engraulis encrasicholus*) from the Black Sea and experimental feeding of the laboratory animals in Turkey/ Z. Tolgay, W. Tolgay // Bulletin de l'Office International des Epizooties. – 1966. – Vol. 65, nos. 7–8. – P. 1061–1068.

364. Thoney, D. A. Monogenea (Platyhelminthes) as hazards for fish in confinement / D. A. Thoney, W. J. Hargis // Annual Review of Fish Diseases. – 1991. – Vol. 1. – P. 133–153. – https://doi.org/10.1016/0959-8030(91)90027-H

365. Timi, J. T. Parasite community structure within and across host populations

of a marine pelagic fish: how repeatable is it? / J. T. Timi, R. Poulin // International Journal for Parasitology. – 2003. – Vol. 33, iss. 12. – P. 1353–1362. – https://doi.org/10.1016/S0020-7519(03)00203-0

366. Tkach, I. V. Taxonomic status of *Neoechinorhynchus agilis* (Acanthocephala, Neoechinorhynchidae), with a description of two new species of the genus from the Atlantic and Pacific mullets (Teleostei, Mugilidae) / I. V. Tkach, V. L. Sarabeev, L. S. Shvetsova // Vestnik Zoologii. – 2014. – Vol. 48, iss. 4. – P. 291–306. – https://doi.org/10.2478/vzoo-2014-0035

367. Vasuliu-Seceveanu, N. Nota asupra endoparasitului Bunocotyle cingulata Odhner, 1928 la pestii din Marea Negra / N. Vasuliu-Seceveanu, I. Radulescu // Buletinul Institutului de Cercetări Piscicole. – 1957. – Vol. 16, nr. 2. – C. 87–88.

368. Vidal-Martínez, V. Spatial and temporal repeatability in parasite community structure of tropical fish hosts / V. Vidal-Martínez, R. Poulin // Parasitology. – 2003. – Vol. 127, iss. 4. – P. 387–398. – https://doi.org/10.1017/S0031182003003792

369. Worthen, W. B. Nested subset analyses of colonization-dominated communities: metazoan ectoparasites of marine fishes / W. B. Worthen, K. Rohde // Oikos. – 1996. – Vol. 75, no. 3. – P. 471–478. – https://doi.org/10.2307/3545888

370. Yamaguti, S. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 8. Acanthocephala I / S. Yamaguti // Japanese Journal of Zoology. – 1935. – Vol. 6, no. 2. – P. 245–277.

371. Yurakhno, V. M. Dynamics of the infestation by *Myxidium gadi* and *Ceratomyxa merlangi* (Cnidospora, Myxosporea) in *Merlangius merlangus euxinus* population near Sevastopol (Black Sea) / V. M. Yurakhno // Ecological Parasitology on the turn of Millennium: Abstr. Intern. Symp. (S.-Petersburg, Russia, 1–7 July, 2000). – Saint Petersburg, 2000. – P. 113–114.

372. Zander, C. D. Parasite communities of the Salzhaff (Northwest Mecklenburg, Baltic Sea). II. Guild communities, with special regard to snails, benthic crustaceans, and small-sized fish / C. D. Zander, L. W. Reimer, K. Barz, G. Dietel, U.

Strohbach // Parasitology Research. – 2000. – Vol. 86, iss. 5. – P. 359–372. – https://doi.org/10.1007/s004360050681

373. Zelmer, D. A. Development of nestedness: host biology as a Community process in parasite infracommunities of yellow perch (*Perca flavescens* (Mitchill)) From Garner Lake, Alberta / D. A. Zelmer, H. P. Arai // Journal of Parasitolology. – 2004. – Vol. 90, iss. 2. – P. 435–436. – https://doi.org/10.1645/GE-3291RN

374. Zlateff, I. Über einige Krankheiten unserer Fische / Zlateff I. // Arbeiten aus der biologischen Meersstation am chwarzen Meer in Varna, Bulgarien. – 1936. – Vol. 5. – P. 67–79.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Гаевская А.В. Корнийчук Ю.М. Мачкевский В.К., Пронькина Н.В, Полякова Т.А., Мордвинова Т.Н., **Попюк М.П.** Особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda Anisakdae) в Черном море // МЭЖ – 2010. – Отд. вып., №2. – С. 37 – 50.

2. **Попюк М.П.** Паразитофауна трех массовых видов пелагических рыб во время миграции через Керченский пролив // МЭЖ – 2011. – IX, № 2. – С. 73 – 80.

3. **Попюк М. П.** Обнаружение метацеркарий *Stephanoprora polycestus* (TREMATODA: ECHONOSTOMATIDAE) на жабрах атерины *Atherina boyeri* в Черном море // Паразитология – 2017, том 51, № 6, с. 481 – 489.

4. Petrov A. A., Dmitrieva E. V., **Popyuk M. P.**, Gerasev P. I., Petrov S. A. Musculoskeletal and nervous systems of the attachment organ in three species of Diplectanum (Monogenea, Dactylogyroidea). // Folia Parasitologica. – 2017. – 64.

5. **Plaksina M. P.,** Gibson D. I., Dmitriva E. V. Life-history studies on infrapopulations of *Mazocraes alosae* (Monogenea) parasitising *Alosa immaculata* (Actinopterygii) in the northern Black and Azov seas // Folia Parasitologica. – 2021. – Vol. 68. Article no. 009.

6. Petrov A. A., **Popyuk M. P**., Dmitrieva E. V., Gerasev P. I. Architecture of haptoral musculature in three species of *Ligophorus* (Monogenea, Ancyrocephalidae) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2015. – Vol. 319, No. 2. – P. 244 – 256.

7. Pronkina N. V., Dmitrieva E. V., Polyakova T. A., **Popyuk M. P.** The lifecycle of *Dichelyne minutus* (Rudolphi, 1819) (Nematoda: Cucullanidae) in the estuarine biocenosis of the Black Sea // Russian Journal of Marine Biology. – 2017. – Vol. 43, no. 2. – P. 148 – 155.

8. Lyakh A., Dmitrieva E., **Popyuk M.**, Shikhat O., Melnik A. A geometric morphometric approach to the analysis of the shape variability of the haptoral

attachment structures of Ligophorus species (Platyhelminthes: Monogenea) // Ecologica Montenegrina. – 2017. – Т. 14. – С. 92 – 101

Статьи в других изданиях:

9. Попюк М. П. Гельминтофауна пелагических рыб прибрежных вод Крыма Черного моря // Экология моря – 2009. – 78. – С. 75 – 80.

10. Попюк М. П. Паразитарная характеристика пелагических рыб прибрежных вод Крыма. // Тез. VI междунар. науч.-практич. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем "ПОНТ ЭВКСИНСКИЙ – 2009" (21–24 сентября 2009 г., Севастополь). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 95 – 96.

11. Попюк М. П. Паразитофаун некоторых массовых видов черноморских рыб во время миграции через Керченский пролив // Тез. VII Международной научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем "ПОНТ ЭВКСИНСКИЙ - 2011" посвящ. 140-летию ИнБЮМ НАН Украины (24 – 27 мая 2011 г., г. Севастополь). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 195 – 196.

12. Попюк М.П., Пронькина Н.В. Морфологическая дифференциация однородовых видов трематод подсем. Haploporinae (Digenea: Haploporidae) из Черного моря // Матер. школы для молодых специалистов и студентов к 105-летию со дня рожд. акад. А.В. Иванова: «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (20–22 октября, Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2011. – С. 121 – 124.

13. Popjuk M.P. A parasite fauna of herring fishes (Pisces: Clupeidae) of the Black Sea and the Sea of Azov // Матер. V междунар. конф. молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция», посвящ. 160-летию со дня рожд. проф. Ф.М. Каменского (13–17 июня 2011 г., Одесса). – Одесса: Печатный дом, 2011. – С. 102 – 103.

14. Попюк М.П., Дмитриева Е.В. Особенности жизненного цикла *Mazocraes alosae* (Hermann, 1782) (Monogenea, Plathelminthes), паразитирующей у *Alosa pontica* (Eichwald) (Clupeidae, Pisces) в Черном и Азовском морях // Матер.

V всерос. школы с междунар. уч. по теоретической и морской паразитологии (23–27 апреля 2012 г., Светлогорск). – Калининград, 2012. – С. 169 – 172.

15. Гаевская А.В., Дмитриева Е.В., Полякова Т.А., Пронькина Н.В., **Попюк М.П.** Влияние нефтяного загрязнения (ноябрь 2007 г.) на видовую структуру сообществ и параметры популяции некоторых гельминтов рыб Керченского пролива // Матер. VII междунар. науч. конф. «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона». – Керчь, 2012. – С. 256 – 262.

16. **Попюк М.П.** Особенности жизненных циклов двух видов трематод сем. Lepocreadiidae Odner (Plathelminthes), паразитирующих у *Trachurus mediterraneus* (Steindachner) в Черном и Азовском морях// Тез. XV конф. укринского науч. общ-ва паразитологов (15–18 октября 2013 г., Черновцы) – Киев, 2013. – С. 85.

17. Пронькина Н.В., **Попюк М.П.,** Полякова Т.А., Моргун О.А. Встречаемость личинок *Contracaecum rudolphii* Hartwich, 1964 (Nematoda: Anisakidae) у рыб северной части Черного и Азовского морей // Тез. XV конф. украинского науч. общ-ва паразитологов – 2013" (15–18 октября 2013 г., Черновцы). – Киев, 2013. – С. 87.

18. **Попюк М.П.** Изменения гельминтофауны черноморской атерины *Atherina boyeri* (Pisces, Atherinidae) в зависимости от ее сезонных миграций // Матер. междунар. науч. конфер. «Систематика и экология паразитов» (21–23 октября, г. Москва). – Москва, 2014. – С. 245 – 247.

19. Пронькина Н.В., **Попюк М.П.,** Полякова Т.А., Дмитриева Е.В. Особенности экологии *Dichelyne* (*Cucullanellus*) *minutes* (Rudolphi, 1819) (Nematoda: Cucullanidae) эстуарном биоценозе // Матер. междунар. науч. конфер. «Систематика и экология паразитов» (21–23 октября, г. Москва). – Москва, 2014. – С. 253 – 255.

20. Корнийчук Ю.М., Дмитриева Е.В., Полякова Т.А., Пронькина Н.В., **Попюк М.П**. Новые сведения о биоразнобразии паразитов рыб у Кавказского побережья Черного моря – В сб.: Матер. XVII межд. научн. конф. «Биологическое

разнообразие Кавказа и Юга России» (г. Нальчик, 5-6 ноября 2015г.) — Махачкала: Типография ИПЭ РД 2015. – 517с. – С. 473 – 476.

21. Полякова Т.А., Пронькина Н.В., **Попюк М.П.,** Корнийчук Ю.М., Дмитриева Е.В. Новые и малоизученные виды гельминтов от рыб из акваторий Новороссийска и Геленджика – В сб.: Матер. XVII межд. научн. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (г. Нальчик, 5-6 ноября 2015г.) — Махачкала: Типография ИПЭ РД 2015. – 517с. – С. 490 – 492.

22. Попюк М.П., Дмитриева Е.В. Структура сообществ гельминтов, паразитирующих у рыб в черноморской акватории Крыма // VI Всероссийская конференция с международным участием «Школа по теоретической и морской паразитологии» (5-10 сентября 2016 г., г. Севастополь) – С.116.

23. Петров А.А., Зайцева О.В., Петров С.А., **Попюк М.П.,** Дмитриева Е.В. RFамид-и катехоламинэргическая нервная система моногенеи *Solostamenides mugilis* (Monogenea) // VI Всероссийская конференция с международным участием «Школа по теоретической и морской паразитологии» (5–10 сентября 2016г., г. Севастополь) – С.190.

24. Дмитриева Е.В., Лях А.М., **Попюк М.П.** Применение геометрической морфометрии для изучения вариабельности формы прикрепительных структур моногеней рода *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977. // III Всероссийская конференция с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (26–28 сентября 2016., Санкт-Петербург) – С. 34

25. Попюк М.П., Петров А.А., Дмитриева Е.В., Герасев П.И. Реконструкция объемной формы склеритов прикрепительного диска *Ligophorus cephali* (Monogenea) с применением лазерной конфокальной микроскопии // Школа для молодых специалистов и студентов «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А.В. Иванова **(**29 сентября – 1 октября 2016 г Санкт-Петербург) – С.61.

26. Корнийчук Ю.М., Дмитриева Е.В., Юрахно В.М., Полякова Т.А., Пронькина Н.В., **Попюк М.П.,** Тарина Н.А., Руденко М.И. Фауна паразитов рыб в

биоценозах заповедной акватории у Лебяжьих островов // VIII Международная научно-практическая конференция: Заповедники Крыма. Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление (28–30 апреля, Симферополь, 2016). – Симферополь, 2016. – С. 305 – 307.

27. Petrov A. A., Dmitrieva E. V., **Plaksina M. P.** Muscle architecture of the haptor of *Lamellodiscus* (Monogenea: Diplectanidae) // Школа по теоретической и морской паразитологии : тез. докл. VII Всерос. конф. с междунар. участием, 9–14 сентября 2019, г. Севастополь / ред.: К. В. Галактионов. Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2019. С. 77.

Глава в книге, монографии:

28. Дмитриева Е. В., Полякова Т. А., Корнийчук Ю. М., Пронькина Н. В., **Плаксина М. П.,** Юрахно В. М., Лебедовская М. В., Лозовский В. Л., Белоусова Ю. В. Паразиты морских гидробионтов // Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / под ред. Н. С. Костенко. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. Гл. 3.1.4. С. 96 – 130.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОБ РЫБ, ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И ЧИСЛЕННОСТЬ НАЙДЕННЫХ ГЕЛЬМИНТОВ

Таблица 1 – Характеристика исследованного материала

Виды рыб	Район исследования	Дата	Кол-во рыб	Размер рыб, см (min – max)
1	2	3	4	5
Squalus acanthias (L., 1758) – акула катран	пгт. Черноморское	15.12.11	5	60 – 120
всего			**5**	
Engraulis encrasicolus (L., 1758) – европейский анчоус, хамса	п. Набережное	03.11.09	34	9,5 – 14
		07.05.10	16	11 – 13
		31.05.10	18	11,5 – 15
		29.06.10	15	12 – 13,5
		23.10.10	19	9 – 12,5
		23.12.10	20	8,5 – 11,5
		07.04.11	31	9,5 – 13
		13.04.11	33	9 – 13
		01.05.11	12	12 – 14
		04.06.11	13	10 – 13
		03.07.11	15	8,5 – 13
		04.08.11	13	8,5 – 12
		31.10.11	12	8 – 11,5
		18.11.11	25	9,5 – 11,5
		20.04.12	30	9 – 13,5
		30.10.11	60	8 – 13
		15.11.11	125	10 – 14
		16.12.11	60	8,5 – 13,5
		17.02.13	105	7 – 11,5
		20.03.13	60	9,5–13
		11.04.13	60	9 – 11

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
		17.12.13	90	8 – 14
	б. Карантинная	18.02.12	165	7 – 13
		10.03.12	85	8 – 11,5
	м. Тарханкут	26.11.11	164	9 – 13
		25.12.11	90	9 – 12,5
		14.01.12	125	10 – 13
		30.01.12	90	6,8 – 12,5
	КаПриЗ	13.10.10	26	9 – 12,5
всего			**1611**	
Alosa immaculata (Eichwald, 1838) – черноморско-азовская проходная сельдь	п. Набережное	22.02.10	16	11 – 30
		18.05.10	27	16 – 39
		20.06.10	17	15 – 23
		05.07.10	19	12 – 18,5
		20.09.10	15	22 – 26,5
		15.11.10	25	13 – 31,5
		24.12.10	13	27,5 – 30,5
		22.03.12	19	13 – 27
		01.05.12	28	15,5 – 33
		10.06.12	12	18 – 21
		15.07.12	18	15 – 23,5
		18.11.12	30	18 – 28,5
	Мыс. Казантип, Азовское море	02.11.11	25	22 – 30,5
	Таганрогский залив, Азовское море	29.06.12	10	20,5 – 23,5
		19.05.16	10	24 – 30,5
	Низовье Дон	17.05.16	15	15 – 20,2
	Мыс Тарханкут, Черное море	26.02.09	15	14–18,5
		15.04.09	12	12–13,5
	б. Карантинная	25.01.09	15	13,5 –17
		02.03.09	21	11,5 – 18
		07.06.09	12	12 – 15,5
		07.11.09	12	13 – 18

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
		29.04.12	28	12 – 27
		09.12.12	14	11 – 22
всего			**428**	
Clupeonella cultriventris (Nordmann, 1840) – килька, тюлька	п. Набережное	12.06.10	28	7,5 – 8,5
		10.03.11	20	7,5 – 8,5
		19.04.12	15	7,5 – 9
		03.06.12	25	7 – 9
всего			**88**	
Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) – сардина	п. Набережное	13.11.09	15	15 – 18
		30.05.11	16	10 – 16
	б. Карантинная	29.03.12	15	16 – 17,5
всего			**46**	
Sprattus sprattus (L., 1758) – шпрот, черноморская килька	п. Набережное	10.05.09	40	6,5 – 9
	ЮБК	11.04.12	90	5,8 – 8,5
		02.05.12	30	6 – 9
		05.07.12	45	6 – 9,5
	Судак	07.07.13	46	6,3 – 8,5
		23.08.13	45	6,4 – 9,5
	м. Тарханкут	20.04.12	60	6 – 10,5
всего			**356**	
Chelon auratus (Risso, 1810) – сингиль	п. Набережное	06.09.10	11	27 – 30
		21.05.10	10	19 – 35,5
		5.06.10	11	26 – 32
		25.07.12	19	23 – 31,5
		18.08.10	19	14 – 28
		10.10.10	35	20 – 24,5
		17.08.11	35	12 – 28
		20.11.11	22	14 – 18
		01.03.12	12	16 – 38
		27.04.12	21	16 – 33
		19.11.10	10	15 – 41,5

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
		10.12.10	10	27,5 – 30
	устье р. Черная	20.07.11	14	5,6 – 7
		05.10.11	56	3,5 – 14,5
		23.04.12	15	4 – 30
		28.05.13	15	4,2 – 14
		18.09.13	15	8 – 11
	б. Карантинная	23.01.03	17	12 – 32
		04.02.02	14	10,5 – 29
		01.03.03	9	17 – 35
		10.04.03	17	11,5 – 24
		08.07.03	7	15 – 23
		13.09.01	13	15 – 21,5
		02.10.03	9	11 – 22,5
		22.11.02	9	12 – 26,5
		05.12.02	18	12 – 26
	Каркинитский залив	11.09.2014	35	1,9 – 19
	КаПриЗ	12.10.10	4	4,2 – 5,5
		11.06.12	4	17,5 – 21
всего			**486**	
Planiliza haematocheilus (Temminck et Schlegel, 1845) – пиленгас	п. Набережное	28.02.10	10	35 – 52
		15.05.10	6	30 – 52
		04.06.10	5	35,5 – 36
		22.03.11	12	32 – 40
		12.04.11	16	31 – 32
		24.11.11	15	37,5 – 50
	б. Карантинная	28.06.04	8	13 – 60
всего			**72**	
Chelon saliens (Risso, 1810) – остронос	устье р. Черная	19.09.12	20	2,8 – 6
	б. Карантинная	08.02.04	2	25,5
		07.12.04	18	23 – 28
		05.01.06	10	26 – 27,5

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
		20.11.09	4	29 – 30
всего			**54**	
Mugil cephalus (L., 1758) – лобан	п. Набережное	28.05.10	10	30,5 – 32
		04.12.10	10	30,5 – 33
		08.06.11	4	31 – 34
		31.07.11	12	32,5 – 42
		25.11.11	10	26,5 – 38
	б. Карантинная	18.06.02	4	24 – 44,5
		28.02.03	5	29 – 37
		21.03.03	10	34 – 37
		12.01.06	10	26,5 – 49
		04.12.03	8	26 – 39
		25.11.10	5	34 – 42
	КаПриЗ	11.06.12	1	39
всего			**89**	
Atherina boyeri (Risso, 1810) – атерина, черноморский снеток	п. Набережное	30.05.09	17	7 – 9,5
		05.07.09	30	7 – 10,5
		14.11.09	29	7 – 10,5
		26.12.09	10	12 – 13,5
		11.05.10	11	7,5 – 10,5
		06.07.10	30	7,2 – 10,3
		05.10.10	20	8 – 11
		15.11.11	15	9 – 11
		15.03.11	6	9,5 – 11,5
		15.04.11	60	8 – 11,5
		26.11.11	50	8 – 11
		23.12.11	15	9 – 11
		30.03.12	25	11 – 15
		18.04.12	35	8 – 10
	б. Карантинная	16.10.09	6	12 – 13
		24.12.09	6	13 – 17
		30.04.10	6	12 – 13

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
		22.12.11	15	9 – 11
		29.03.12	25	11 – 15
		02.10.12	25	7,5 – 10
	устье р. Черная	20.07.11	22	5,5 – 8
		05.10.11	30	4,5 – 9
		23.04.12	51	6,5 – 11
		16.07.12	27	7 – 10
		19.09.12	30	7 – 10,5
		28.05.13	15	6,5 – 10,5
всего			**611**	
Atherina hepsetus (L., 1758) – атлантическая атерина	п. Набережное	01.07.09	13	7,8 – 9,2
		28.11.09	40	7 – 10,6
	б. Карантинная	21.03.13	40	12 – 15
		04.04.13	33	12 – 14,5
всего			**126**	
Belone belone (L., 1761) – обыкновенный сарган	п. Набережное	13.11.09	9	29 – 38,5
		24.05.10	23	18,5 – 38
		18.06.10	10	32 – 34
		30.07.10	34	13 – 36
		18.09.10	45	27 – 40
		04.10.10	9	41 – 42,3
		09.12.10	7	38,5 – 42
		19.03.11	10	23 – 42
		13.05.11	30	25 – 46,5
		29.07.11	11	29,5 – 38
		05.08.11	18	28 – 34
		02.11.11	5	40 – 50
		17.12.11	15	40 – 44
		20.04.12	31	26 – 38
	б. Карантинная	19.12.10	17	38,5 – 42
		15.12.11	15	39 – 44

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
всего			**289**	
Pomatomus saltatrix (L., 1766) – луфарь	б. Карантинная	12.11.11	15	15,5 – 19
		17.10.12	19	14 – 17
	КаПриЗ	13.10.10	20	14 – 22
всего			**54**	
Trachurus mediterraneus (Steidachner, 1868) – средиземноморская (черноморская) ставрида	п. Набережное	13.11.09	12	14 – 21,5
		10.05.10	21	15 – 19
		06.06.10	16	14,5 – 17
		02.07.10	29	12 – 18
		26.09.10	27	12 – 15,4
		02.10.10	15	12,5 – 16
		06.03.11	12	14 – 16
		05.06.11	16	12,3 – 18
		07.07.11	27	11,5 – 16
		23.03.12	17	12 – 14,5
		06.11.13	30	10,5 – 21
	б. Карантинная	15.10.09	12	10,5 – 17
		11.12.09	6	15 – 16
		21.04.10	12	13,5 – 19
		12.05.10	7	12 – 17,5
		16.07.10	10	17
		28.10.10	21	10,5 – 16
		18.11.10	23	10,5 – 16
		02.12.10	16	10,5 – 14
		30.06.11	10	13 – 18,5
		22.09.11	10	10 – 11,5
		31.05.12	17	12 – 14,5
	КаПриЗ	13.10.10	17	12 – 20,5
		21.06.13	30	11,5 – 16
всего			**413**	
Diplodus annularis (L., 1758) – морской карась,	б. Карантинная	09.09.10	18	8 – 12
		05.11.10	21	6,5 – 8

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
ласкирь		22.10.11	18	8 – 11,5
	КаПриЗ	13.10.10	15	11,5 – 15
всего			**72**	
Spicara smaris (L., 1758) – смарида	б. Карантинная	16.10.09	26	10 – 13
		11.12.09	30	13,5 – 17
		09.06.10	17	11 – 13,5
		04.11.12	15	11 – 17,5
		03.12.10	18	12 – 14,5
		29.03.12	12	12 – 17
		05.04.12	16	11,5 – 19
		17.05.12	22	12 – 15,5
	КаПриЗ	13.10.10	25	14,5 – 19
всего			**181**	
Sarda sarda (Bloch, 1793) – пеламида.	б. Карантинная	29.09.11	5	78 – 80
всего			**5**	
Sciaena umbra (Linnaeus, 1758) – темный горбыль	б. Карантинная	12.06.09	5	13 – 23
	б. Балаклавская	10.04.14	5	15 – 18
	акв. Геленджика, Кавказское побережье	02.06.16	2	18 – 28,5
всего			**12**	

Таблица 2 – Список гельминтов, зарегистрированных у 19 исследованных видов рыб Черного и Азовского морей по литературным данным*

Squalus acanthias
MONOGENEA (1): *Squalonchocotyle squali* MacCallum, 1931; CESTODA** (5): *Grillotia minuta* van Beneden, 1849, *Trilocularia gracilis* Olsson, 1867, *Trilocularia* sp.***, *Phyllobothrium squali* Yamaguti, 1952, *Phyllobothrium* sp.; TREMATODA (2): *Probolitrema californiense* Stunkard, 1935, *Nematobothrium* sp. mtc.; NEMATODA (2): *Hysterothylacium aduncum* Rudolphi, 1802, *Metanisakis tricupola* Gibson, 1973
Alosa immaculata
MONOGENEA (3): *Mazocraes alosae* Hermann, 1782, *Gyrodactylus flesi* Malmberg, 1957, *G. alviga* Dmitrieva & Gerasev, 2000; CESTODA (1): *Scolex pleuronectis* Müller, 1788; TREMATODA (11): *Aphanurus stossichi* Monticelli, 1891, *Hemiurus appendiculatus* Rudolphi, 1802, *Brachyphallus crenatus* Rudolphi, 1802, *Lecithaster confuses* Odhner, 1905, *Bunocotyle cingulata* Odhner, 1928, *Pronoprymna ventricosa* Rudolphi, 1819, *Bacciger bacciger* (Rudolphi, 1819), *Paracoenogonimus ovatus* mtc. Katsurada, 1914, Didymozoidae gen. sp. mtc., Diplostomidae gen. sp. mtc., Diplostomum sp.; ACANTOCEPHALA (1): *Telosentis exiguus* von Linstow, 1901; NEMATODA (5): *Hysterothylacium aduncum, Goezia tricirrata* Osmanov, 1940, *Contracaecum* sp., *Streptocara crassicauda* Creplin, 1829, *Tetrameres fissispina* Diesing, 1861.
Clupeonella cultriventris
MONOGENEA (1): *Mazocraes alosae*; CESTODA (1): *Proteocephalus* sp. TREMATODA (5): *Aphanurus stossichi, Hemiurus appendiculatus, Lecithaster confuses, Pronoprymna ventricosa, Bucephalus polymorphus* mtc. von Baer, 1827, *Clinostomum complanatum* mtc. (Rudolphi, 1814); ACANTOCEPHALA (2): *Telosentis exiguus, Acanthocephaloides propinquus* Dujardin, 1845; NEMATODA (1): *Hysterothylacium aduncum*;
Sprattus sprattus
MONOGENEA (1): *Gyrodactylus harengi* Malmberg, 1957; TREMATODA (3): *Pseudobacciger harengulae* (Yamaguti, 1938), *Nematobothrium* sp. mtc., *Stephanostomum* sp. mtc.;

NEMATODA (2): *Hysterothylacium aduncum* l., *Dichelyne minutus* Rudolphi, 1819 l.
Engraulis encrasicolus
MONOGENEA (3): *Mazocraes alosae*, *Taurimazocraes markewitschii* (Nicolaeva & Pogoreltzeva, 1965), *Gyrodactylus alviga*; CESTODA (1): *Bothriocephalus atherinae* Chernyshenko, 1949; TREMATODA (13): *Aphanurus stossichi*, *A. virgula* Looss, 1907, *Hemiurus communis* Odhner, 1905, *Lecithaster tauricus* Pigulewsky, 1938, *Opechona pyriforme* Linton, 1900, *Pronoprymna ventricosa*, *Bacciger minutus* Gaevskaja & Naidenova, 1996, *Pseudobacciger harengulae*, Hemiuridae gen. sp., *Stephanostomum pristis* mtc. (Deslongchamps, 1824), *S. bicoronatum* mtc. (Stossich, 1883), *S. cesticillum* mtc. Molin, 1858, Lecithochiriidae gen. sp. mtc. ACANTOCEPHALA (1): *Telosentis exiguus* von Linstow, 1901; NEMATODA (1): *Hysterothylacium aduncum.*
Belone belone
MONOGENEA (1): *Axine belones* Abildgaard, 1794; TREMATODA (5): *Aponurus lagunculus* Looss, 1907, *Lecithaster confusus* Odhner, 1905, *Steganoderma retroflexum* Molin, 1859, *Galactosomum nicolai* (Issaitchikow, 1927) mtc., *Prosorgynchoides gracilescens* mtc. Rudolphi, 1819; CESTODA (3): *Eutetrarhynchus* sp. l., *Progrillotia louiseuzeti* l., *Scolex pleuronectis*; NEMATODA (5): *Hysterothylacium aduncum, Contracaecum microcephalum* l., *C. spiculigerum* (Rudolphi,1809) l., *Contracaecum* sp. l., *Cosmocephalus obvelatus;* ACANTOCEPHALA (1): *Telosentis exiguus.*
Chelon auratus****
MONOGENEA (6): *Gyrodactylus alviga, Ligophorus vanbenedenii* Parona & Perugia, 1890, *L. szidati* Euzet & Suriano, 1977, *L. macrocolpos* Euzet & Suriano, 1977, *L. kaohsianghsieni* (Gussev, 1962), *Solostamenides mugilis* Vogt, 1879; TREMATODA (17): *Dicrogaster contracta* Looss, 1902, *D. perpusilla* Looss, 1902, *Haploporus benedenii* (Stossich, 1887), *Lecithobotrys putrescens* Looss, 1902, *Saturnius papernae* Overstreet, 1977, *Saccocoelium obesum* Looss, 1902, *S. tensum* Looss, 1902, *Haplosplanchnus pachysomus* (Eysenhardt, 1829), *Schikhobalotrema sparisomae* Manter, 1937, *Aponurus galeatus* Looss, 1902, *Lecithaster confusus, Galactosomum lacteum* Jägerskiöld, 1896 mtc., *Cardiosephalus* sp. mtc., *Ascocotyle sinoecum* Ciurea, 1933 mtc., *Ascocotyle* sp. mtc., *Diplostomum* sp. mtc., Bucephallidae gen sp. mtc.; ACANTOCEPHALA (4): *Telosentis exiguus, Acanthogyrus adriaticus* Amin, 2005, *Southwellina hispida* Van Cleave, 1925 l., *Neoechinorhynchus personatus* Tkach, Sarabeev et

Shvetsova, 2014 [syn. *N. agilis* Rudolphi, 1918 ex. *Chelon aurata* sensu (Tkach et al., 2014)]; NEMATODA (10): *Philometra tauridica* Ivashkin, Naidenova, Kovaleva & Khromova, 1971, *Philometra* sp., *Pseudocapillaria* sp., *Hysterothylacium aduncum* l., *Contracaecum multipapillatum* (Drasche, 1882) Lucker, 1941 l., *Contracaecum rudolphi* Hartwich, 1964 l., *Contracaecum* sp. l., *Cosmocephalus obvelatus* Creplin, 1825 l., *Paracuaria adunca* (Creplin, 1846) l.
Chelon saliens****
MONOGENEA (9): *Ligophorus acuminatus* Euzet & Suriano, 1977, *L. heteronchus* Euzet & Suriano, 1977, *L. imitans* Euzet & Suriano, 1977, *L. minimus* Euzet & Suriano, 1977, *L. macrocolpos, L. szidati, L. euzeti* Dmitrieva & Gerasev, 1996, *L. vanbenedenii*, *Solostamenides mugilis*; TREMATODA (14): *Dicrogaster contracta, D. perpusilla, Haploporus benedenii, Saturnius papernae, Saccocoelium obesum, S. tensum, Haplosplanchnus pachysomus, Schikhobalotrema sparisomae, Aponurus galeatus, Timoniella imbutiforme* mtc. (Molin, 1859), *Ascocotyle* sp. mtc., *Diplostomum* sp. mtc., Acantostomidae gen sp. mtc., Bucephallidae gen sp. mtc.; NEMATODA (1): *Contracaecum* sp. l.; ACANTOCEPHALA (2): *Floridosentis mugilis* Machado Filho, 1951, *Neoechinorhynchus agilis.*
Mugil cephalus****
MONOGENEA (9): *Ligophorus cephali* Rubtsova, Balbuena, Sarabeev, Blasco-Costa & Euzet, 2006, *L. mediterraneus* Sarabeev, Balbuena & Euzet, 2005, *L. vanbenedenii, L. szidati*, *Gyrodactylus mugili* Zhukov, 1970, *G. zhukovi* Ling, 1962, *Polyclithrum mugilini* Rogers, 1967, *P. ponticum* Gerasev, Dmitrieva & Gaevskaya, 2002, *Solostamenides mugilis*; TREMATODA (22): *Saturnius papernae, S. minutus* Blasco-Costa, Pankov, Gibson, Balbuena, Raga, Sarabeev & Kostadinova, 2006, *S. dimitrovi* Blasco-Costa, Pankov, Gibson, Balbuena, Raga, Sarabeev & Kostadinova, 2006, *Dicrogaster contracta, D. perpusilla, Haploporus benedenii, Lecithobotrys putrescens, Saccocoelium obesum, S. tensum, S. cephali, S. gohari* Ramadan, Saoud, Ashour & Mansour, 1989, *Haplosplanchnus pachysomus, Schikhobalotrema sparisomae, Aponurus galeatus, Lecithaster confusus, Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819), *Ascocotyle sinoecum* mtc., *A. witenbergi* Ciurea, 1933 mtc., *Ascocotyle* sp. mtc., *Diplostomum* sp. mtc., *Cardiocephalus longicollis* Rudolphi, 1819 mtc., Bucephallidae gen sp. mtc.; NEMATODA (1): *Contracaecum* sp. l. ACANTOCEPHALA (1): *Neoechinorhynchus personatus* [syn. *N. agilis* ex. *Mugil cephalus* sensu (Tkach et al., 2014)].

Planiliza haematocheilus****
MONOGENEA (8): *Gyrodactylus mugili, G. zhukovi, Gyrodactylus* sp., *Ligophorus kaohsianghsieni, L. pilengas* Sarabeev & Balbuena, 2004, *L. llewellyni* Dmitrieva, Gerasev & Pronkina, 2007, *L. vanbenedenii, Solostamenides mugilis*; TREMATODA (33): *Saturnius minutus, S. papernae, S. dimitrovi, Saturnius* sp., *Haploporus benedenii, Dicrogaster contracta, D. perpusilla, Saccocoelium tensum, S. obesum, S. cephali* Blasco-Costa, Montero, Gibson, Balbuena, Raga & Kostadinova, 2009, *Lecithobotrys putrescens, Haplosplanchnus pachysomus, Schikobalotrema sparisomae, Aponurus galeatus, Lecithaster confusus, Bunocotyle cingulata, Timoniella imbutiforme* mtc., *Cryptocotyle concavum* Creplin, 1825 mtc., *Pygidiopsis genata* Looss, 1907 mtc., *Stephanoprora* sp. mtc., *Ascocotyle coleostoma* Looss, 1896 mtc., *A. sinoecum* mtc., *A. longa* Ransom, 1920 mtc., *Ascocotyle* sp. mtc., *Posthodiplostomum brevicaudatum* von Nordmann, 1832 mtc., *Tylodelphys clavata* von Nordmann, 1832 mtc., *Diplostomum spathaceum* Rudolphi, 1819 mtc., *Diplostomum rutili* Razmashkin, 1969 mtc., *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadomska, 1984 mtc., *Diplostomum* sp. mtc., *Cardiocephalus longicollis* mtc., Heterophyidae gen. sp. mtc., Bucephallidae gen sp. mtc.; CESTODA (1): *Ligula* sp. l. NEMATODA (7): *Pseudocapillaria tomentosa, Pseudocapillaria* sp., *Cosmocephalus obvelatus* l., *Dichelyne minutus* l., *Hysterothylacium aduncum* l., *Contracaecum microcephalum* l.; *Contracaecum* sp. l.; ACANTOCEPHALA (2): *Telosentis exiguus, Neoechinorhynchus personatus* [syn. *N. agilis* ex. *Planiliza haematocheilus* sensu (Tkach et al., 2014)].
Atherina boyeri, Atherina hepsetus
MONOGENEA (4): *Gyrodactylus atherinae* Bychowsky, 1933, *G. alviga, Taurimazocraes markewitschii, Ancyrocephalus* sp.*;* TREMATODA (11): *Lecithaster confusus, Bacciger bacciger, Bunocotyle cingulata, Pronoprymna ventricosa, Podocotyle atherinae* Nicoll,1914, *Timoniella imbutiforme* mtc., *Cryptocotyle concavum* mtc., *Pygidiopsis genata* mtc., *Diplostomum commutatum* mtc. Diesing, 1850, *Stephanoprora denticulatus* mtc. Rudolphi, 1802, *Echinochasmus liliputans* mtc. Looss,1896; CESTODA (4): *Bothriocephalus atherinae, Progrillotia louiseuzeti* l. Dollfus, 1969, *Tentaculariidae* gen sp. l., *Scolex pleuronectis* l.*;* NEMATODA (3): *Philometra tauridica, Philometra* sp., *Hysterothylacium aduncum* l.; ACANTOCEPHALA (2): *Telosentis exiguus, Acanthocephaloides propinquus.*

Pomatomus saltatrix
MONOGENEA: (3) *Gyrodactylus flesi, G. alviga, Microcotyle pomatomi* Goto, 1899; TREMATODA: (5) *Tergestia laticollis* Rudolphi, 1819, *Lecithochirium musculus* (Looss, 1907), *Ectenurus lepidus* Looss,1907, *Hemiurus appendiculatus, H. luhei* Odhner, 1905; NEMATODA: (5) *Philometra globiceps* Rudolphi, 1819, *P. scomberesoxis* Nikolaeva & Naidenova, 1964, *Eustrongylides excisus* l. Jägerskiöld, 1909, *Eustrongylides* sp. l., *Contacaecum* sp. l.; ACANTOCEPHALA: (1) *Telosentis exiguus.*
Trachurus mediterraneus
MONOGENEA: (1) *Gyrodactylus flesi;* TREMATODA: (26) *Prodistomum polonii* (Molin, 1859), *P. orientalis* (Layman, 1930), *Chrisomon tropicus* Manter, 1940, *Ancylocoelium typicum* Nicoll, 1912, *Monascus filiformis* Rudolphi, 1819, *Tergestia laticollis, Neolepidapedon magnatestis* Gaevskaya & Kovaleva, 1976, *Lepocreadium floridanus* Sogandares-Bernal & Hutton, 1959, *Anahemiurus trachuri* Kurashvili, 1958, *Aphanurus stossichi, Aponurus tschugunovi, Ectenurus lepides, E. virgulus* Looss, 1910, *Opechona pyriforme, Plagioporus trachuri* Pogorel'tseva, 1954, *Lecithochirium musculus, Lecithaster confusus, Lecithocladium excisum* (Rudolphi, 1819), *Synaptobothrium caudiporum, Helicometra fasciata, Asymphylodora kubanica* Issaitschikov, 1923, *Stephanostomum cesticillum* mtc., *Acanthostomum* sp. mtc., Hemiuridae gen. sp. mtc., *Galactosomum lacteum* mtc., *Nematobothrium* sp. mtc.; CESTODA: (2) *Scolex pleuronectis, Bothriocephalus scorpii* l. (Müller, 1776); NEMATODA: (5) *Hysterothylacium aduncum, Dichelyne minutus, Philometra tauridica, Contacaecum microcephalum* l., *Agamonema* sp. l.; ACANTOCEPHALA: (2) *Acanthocephaloides propinquus, Telosentis exiguus.*
Sciaena umbra
MONOGENEA: (3) *Diplectanum similis* Bychowsky, 1957, *D. aculeatum* Parona & Perugia, 1889*, Calceostomella inermis* Parona & Perugia, 1889; TREMATODA: (9) *Metadena pauli* Vlasenko, 1931, *Stephanostomum bicoronatum* mtc., *Helicometra fasciata, H. pulchella* (Rudolphi, 1819), *Lecithochirium musculus, Hemiurus appendiculatus, Pronoprymna ventricosa, Aponurus tschugunovi, Stephanostomum* sp.; NEMATODA: (5) *Goezia annulata* (Molin, 1859), *Hysterothylacium aduncum, Contacaecum* sp. l., *Contracaecum filiforme* Stossich, 1904, *Ascarophis pontica* Nikolaeva, 1970. CESTODA: (1) *Scolex pleuronectis* ACANTOCEPHALA: (2) *Paracanthocephaloides incrassatus* Molin, 1858, *Golvanacanthus*

blennii Paggi & Orecchia, 1972.
Diplodus annularis
MONOGENEA: (3) *Lamellodiscus elegans* Bychowsky, 1957, *L. fraternus* Bychowsky, 1957, *Gyrodactylus alviga;* TREMATODA: (15) *Diphterostomum brusinae* Stossich, 1889, *Arnola microcirrus* Vlasenko, 1931, *Monorchis monorchis* (Stossich, 1890), *Lepidapedon cambrensis* Srivastava, 1966, *Magnibursatus skrjabini* Vlasenko, 1931, *Plagioporus dogieli* Pogorelzeva in Solonchenko, 1975, *Cardiocephallus longicollis* mtc. Rudolphi, 1819, *Bucephalus marinum* mtc. Vlasenko, 1931, *Galactosomum lacteum* mtc., *G. phalacrocoracis* mtc. Yamaguti, 1939, *Nematobothrium* sp. mtc., *Stephanostomum* sp. mtc., *Acanthostomum* sp. mtc., Opecoelidae gen. sp. mtc., *Caryophyllaeides fennica* G. Schneider, 1902; CESTODA: (1) *Scolex pleuronectis;* NEMATODA: (1) *Hysterothylacium aduncum;* ACANTOCEPHALA: (1) *Acanthocephaloides propinquus.*
Spicara smaris
MONOGENEA: (1) *Gyrodactylus flesi;* TREMATODA: (10) *Hemiurus appendiculatus, Aponurus tschugunovi* Issatschikov, 1928, *Monorchis monorchis, Lepocreadium floridanus, Opechona pyriforme* (Linnton, 1900), *Cardiocephalus longicolis* mtc., *Stephanostomum bicoronatum* mtc., *Galactosomum lacteum* mtc., *Tetracotyle* sp. mtc., *Nematobothrium* sp. mtc.; CESTODA: (3) *Scolex pleuronectis, Tentacularia* sp. l., Trypanorhyncha gen. sp. l.; NEMATODA: (3) *Hysterothylacium aduncum* l., *Contacaecum* sp. l., *Philometra filiformis* (Stossich, 1896) ; ACANTOCEPHALA: (1) *Acanthocephaloides propinquus.*
Sarda sarda
MONOGENEA: (1) *Capsala pelamydis* (Taschenberg, 1878); TREMATODA: (6) *Prosorhynchoides arcuatus* (Linton, 1900), *Lecithocladium excisum* Rudolphi, 1819, *Synaptobothrium caudiporum* Rudolphi, 1819, *Lecithochirium microstomum* Chandler, 1935, *Aponurus tschugunovi*, *Unitubulotestis pelamydis* (Taschenburg, 1879)*;* CESTODA: (1) *Nybelinia lingualis* l. (Cuvier, 1817); NEMATODA: (1) *Hysterothylacium aduncum;* ACANTOCEPHALA: (1) *Solearhynchus rhytidotes* (Monticelli, 1905).

* Везде, где не указано другое, информация взята из обзорной монографии А.В. Гаевской (2012), обобщившей данные из предыдущих публикаций многих авторов.

** Фауна цестод катрана приводится по работе Т.А. Поляковой с соавторами (2017).

*** Гельминты, определенные до рода как “sp.”, а также до семейства как “gen. sp.” в данном синопсисе рассматриваются как самостоятельные таксономические единицы, принимая во внимание то, что указавшие их авторы, очевидно, не нашли оснований до сведения этих находок к уже известным от этих хозяев представителям данных родов или семейств.

**** Данные по гельминтам, зарегистрированным у кефалевых рыб приведены также с использованием нескольких публикаций, не учтенных в монографии А. В. Гаевской (Blasco-Costa et al., 2009a-c, 2010; Sarabeev, 2013, 2015; Tkach et al., 2014; Pronkina, Spiridonov, 2018).

Таблица 3 – Встречаемость и численность гельминтов у исследованных рыб в разных районах крымского прибрежья Черного моря

Хозяин	Район	Дата	ЭИ, %	ИИ, экз./особь mean±SE (Min-max)	ИО, экз./особь mean±SE
1	2	3	4	5	6
Ligophorus vanbenedenii Euzet et Suriano, 1977					
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	73	32±6,4 (10 – 63)	23 ± 6,4
		21.05.10	57	109,7±94 (5 – 394)	62 ± 55,3
		5.06.10	57	28 ± 15 (5 – 73)	16 ± 9
		25.07.10	68	22 ± 8,3 (2 – 90)	15 ± 6
		18.08.10	89	14 ± 4,3 (4 – 80)	13 ± 3,9
		10.10.10	88	58,6±8,3 (15 – 122)	51,7±8,7
		17.08.11	67	11 ± 3,2 (1 – 49)	7,3 ± 2,4
		20.11.11	18	3 ± 1,1 (1 – 6)	0,5 ± 0,3
		01.03.12	71	44 ± 36(3 – 190)	31,5 ± 26
		27.04.12	43	14 ± 4,5 (1 – 35)	5,8 ± 2,4
		19.11.10	60	10,6 ± 4(4 – 34)	7,4 ±3,2
		10.12.10	50	6,3 ± 4,3 (2 – 15)	3,2 ± 2,4
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	4	1	0,04±0,02
		23.04.12	6	7	0,4
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	б. Карантинная	23.01.03	100	18 ± 5,5 (2 – 69)	18,4 ± 5,5
		04.02.02	93	51 ± 10 (4 – 115)	47,5 ± 10
		01.03.03	100	27,4 ± 6 (4 – 62)	27,4 ± 6,2
		10.04.03	88	28,3 ± 8 (1 – 107)	25 ± 7,1
		08.07.03	71	3,4 ± 1 (1 – 7)	2,4 ± 0,94
		13.09.01	100	57,3±9,5 (11–143)	57,3±9,5
		02.10.03	100	56 ± 9,2 (1 – 92)	56 ± 9,2
		22.11.02	100	47 ± 13 (5 – 108)	47 ± 13

1	2	3	4	5	6
		05.12.02	100	35 ± 11 (2 – 170)	35 ± 11
	Каркинитский з-в	11.09.14	46	14 ± 3,1 (2 – 50)	6 ± 1,8
	КаПРИЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Ligophorus szidati Euzet et Suriano, 1977					
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	73	18 ± 5,8 (2 – 44)	13 ± 4,8
		21.05.10	43	8,6 ± 3,7 (4 – 16)	3,7 ±2,2
		5.06.10	43	10 ± 5,5 (4 – 21)	4,3 ± 2,9
		25.07.10	32	22 ±14 (3 – 90)	7 ± 4,7
		18.08.10	53	8,7 ± 3,4 (2 – 38)	4,5 ± 2
		10.10.10	71	26±11,4 (2 – 148)	18,2 ± 8,5
		17.08.11	43	9 ± 3 (1 – 28)	3,8 ± 1,5
		20.11.11	14	3 ± 1,5 (1 – 6)	0,41 ± 0,3
		01.03.12	71	8,8 ± 4 (2 – 23)	6,2 ± 3,2
		27.04.12	48	17 ± 10 (1 – 107)	8,2 ± 5,1
		19.11.10	40	3,5 ± 1 (1 – 6)	1,4 ± 0,7
		10.12.10	50	11 ± 4,2 (6 – 19)	5,3 ± 3
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	4	2,5 ± 0,5 (2 – 3)	0,1 ± 0,06
		23.04.12	6	13	0,8
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	б. Карантинная	23.01.03	82	11 ± 3,8 (1 – 49)	9 ± 3,2
		04.02.02	93	49 ± 12 (3 – 129)	45 ± 11,6
		01.03.03	78	51 ± 29 (1 – 219)	40 ± 23,6
		10.04.03	94	45 ± 14 (2 – 175)	42,4 ± 14
		08.07.03	71	6,2 ± 3,3 (1 – 19)	4,4 ± 2,5
		13.09.01	100	59,5 ± 7 (2 – 96)	59,5 ± 7
		02.10.03	100	137±37 (3 – 323)	137 ± 37
		22.11.02	89	26,3 ± 10 (1 – 94)	23,4 ± 9,5
		05.12.02	83	8,06 ± 3 (1 – 37)	6,7 ± 2,5
	Каркинитский з-в	11.09.14	46	14 ± 3,3 (1 – 50)	6,3 ± 1,3

1	2	3	4	5	6
	КаПРИЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Chelon saliens	устье р. Черная	19.09.12	0	0	0
	б. Карантинная	08.02.04	1из2	1	-
		07.12.04	67	3,5 ± 0,45 (1 – 6)	2,3 ± 0,5
		05.01.06	67	20	13,3 ± 4,2
		20.11.09	100	12 ± 5,7(2 – 22)	12 ± 5,7
Ligophorus acuminatus Euzet et Suriano, 1977					
Chelon saliens	устье р. Черная	19.09.12	0	0	0
	б. Карантинная	08.02.04	1из2	101	-
		07.12.04	100	77 ± 15 (1 – 204)	77 ± 15
		05.01.06	100	144 ± 61,5 (34–338)	144± 61,5
		20.11.09	100	31 ± 7,7(17 – 44)	31 ± 7,7
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	0	0	0
		21.05.10	0	0	0
		5.06.10	0	0	0
		25.07.10	0	0	0
		18.08.10	0	0	0
		10.10.10	0	0	0
		17.08.11	0	0	0
		20.11.11	0	0	0
		01.03.12	29	6,5 ± 2,5 (4 – 9)	1,85 ± 1,3
		27.04.12	0	0	0
		19.11.10	0	0	0
		10.12.10	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	б. Карантинная	23.01.03	0	0	0
		04.02.02	0	0	0
		01.03.03	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		10.04.03	0	0	0
		08.07.03	0	0	0
		13.09.01	0	0	0
		02.10.03	0	0	0
		22.11.02	0	0	0
		05.12.02	0	0	0
	КаПРИЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Ligophorus pilengas Sarabeev, Balbuena, 2004					
Planiliza haematocheilus	п. Набережное	28.02.10	80	83,5 ± 22 (10 – 184)	67 ± 20,5
		15.05.10	100	29,6 ± 7 (17 – 41)	29,6 ± 7
		04.06.10	100	39 ± 7 (32 – 46)	39 ± 7
		22.03.11	75	40 ± 13 (5 – 124)	30 ± 11
		12.04.11	50	16 ± 2(14 – 18)	8 ± 4,6
		24.11.11	50	30,4 ± 10,4(3 – 73)	15,2 ± 6,5
	б. Карантинная	28.06.04	88	26 ± 14(1 – 104)	22 ± 12,6
Ligophorus llewellyni Dmitrieva, Gerasev, Pron'kina, 2007					
Planiliza haematocheilus	п. Набережное	28.02.10	70	47 ± 12 (2 – 108)	33 ± 11
		15.05.10	100	24,5 ± 8 (16 – 41)	24,6 ± 8,2
		04.06.10	100	15 ± 1 (14 – 16)	15 ± 1
		22.03.11	75	17,1 ± 6 (2 – 57)	12,8 ± 4,9
		12.04.11	50	6 ± 2 (4 – 8)	3 ± 1,9
		24.11.11	50	20 ± 7,2 (4 – 57)	9,7 – 4,4
	б. Карантинная	28.06.04	63	28,6 ± 12(3 – 63)	17,8 ± 8,7
Ligophorus cephali Rubtsova Balbuena, Sarabeev, Blasco-Costa & Euzet, 2006					
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	75	3,6 ± 2,2 (1 – 8)	2,75 ± 1,7
		04.12.10	80	12 ± 2,3 (6 – 17)	9,4 ± 2,9
		08.06.11	100	52 ± 17,2 (3 – 85)	52 ± 17,2
		31.07.11	100	90 ± 33 (3 – 307)	90 ± 33
		25.11.11	70	13,2 ± 4 (1 – 33)	9,3 ± 3,5
	б. Карантинная	18.06.02	100	114 ± 112 (2 – 449)	114 ± 112
		28.02.03	60	21 ± 5,4 (11 – 30)	12,4 ± 5,8
		21.03.03	100	338±256 (12–1091)	338 ±256

1	2	3	4	5	6
		12.01.06	83	149 ± 95,2 (1 – 472)	124 ± 82
		04.12.03	100	56 ± 29 (7 – 147)	56 ± 29
		25.11.10	40	40 ± 20 (20 – 60)	16 ± 11,6
	КаПРИЗ	11.06.12	1 из1	49	-
Ligophorus mediterraneus Sarabeev, Euzet,2005					
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	50	3 ± 1 (2 – 4)	1,5 ± 0,95
		04.12.10	60	5,6 ± 1,2 (4 – 8)	3,4 ± 1,5
		08.06.11	100	19,5 ± 6 (3 – 27)	19,5 ± 6
		31.07.11	100	31,2 ± 9 (3 – 108)	31,2 ± 9
		25.11.11	70	8,8 ± 4 (2 – 31)	6,2 ± 3
	б. Карантинная	18.06.02	75	24 ± 22,5 (1 – 69)	18 ±17
		28.02.03	60	11 ± 4,9 (3 – 20)	6,4 ± 3,7
		21.03.03	75	27,3 ± 13 (4 – 47)	21 ± 11,2
		12.01.06	50	53 ± 26,6 (2 – 92)	27 ± 17
		04.12.03	100	22 ± 9,2 (6 – 49)	22 ± 9,2
		25.11.10	20	10 ± 4 (6 – 14)	4,1 ± 2,7
	КаПРИЗ	11.06.12	-	-	-
Solostomenides mugilis Vogt, 1878					
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	18	1	0,2 ± 0,12
		17-21.05.10	0	0	0
		5.06.10	14	1	0,14 0,07
		25.07.12	21	1,75 ± 0,2 (1 – 2)	0,36 ±0,2
		18.08.10	0	0	0
		10.10.10	35	2 ± 0,4 (1 – 3)	0,76 ± 0,3
		17.08.11	14	1	0,14±0,07
		20.11.11	18	1,5 ± 0,5 (1 – 3)	0,3 ± 0,15
		01.03.12	29	1,5 ± 0,5 (1 – 2)	0,42 ± 0,3
		27.04.12	14	2,6 ± 1,2 (1 – 5)	0,4 ± 0,2
		19.11.10	10	1	0,1
		10.12.10	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		28.05.13	29	3,2 ± 1,9 (1 – 9)	0,9±0,6
		18.09.13	0	0	0
		23.01.03	0	0	0
		04.02.02	0	0	0
		01.03.03	0	0	0
		10.04.03	0	0	0
	б. Карантинная	08.07.03	0	0	0
		13.09.01	0	0	0
		02.10.03	0	0	0
		22.11.02	0	0	0
		05.12.02	0	0	0
	Каркинитский з-в	11.09.14	11	1,7 ± 0,5 (1 – 3)	0,2 ± 0,1
	КаПРИЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Planiliza haematocheilus	п. Набережное	28.02.10	0	0	0
		15.05.10	33	2	0,66
		04.06.10	0	0	0
		22.03.11	0	0	0
		12.04.11	0	0	0
		24.11.11	0	0	0
		20.12.12	0	0	0
	б. Карантинная	28.06.04	0	0	0
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	25	9	2,25
		04.12.10	0	0	0
		08.06.11	0	0	0
		31.07.11	8	3	0,25
		25.11.11	20	7 ± 4 (3 – 11)	1,4 ± 1
		18.06.02	0	0	0
		28.02.03	0	0	0
		21.03.03	0	0	0
	б. Карантинная	12.01.06	0	0	0
		04.12.03	0	0	0
		25.11.10	0	0	0

1	2	3	4	5	6
	КаПРИЗ	11.06.12	0	0	0
Polyclithrum ponticum Gerasev, Dmitrieva et Gaevskaya, 2002					
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	29	4±1 (3 – 5)	1,14±0,7
		04.12.10	0	0	0
		08.06.11	0	0	0
		31.07.11	0	0	0
		25.11.11	0	0	0
	б. Карантинная	18.06.02	0	0	0
		28.02.03	0	0	0
		21.03.03	0	0	0
		12.01.06	0	0	0
		04.12.03	0	0	0
		25.11.10	0	0	0
	КаПРИЗ	11.06.12	1из1	30	-
Gyrodactylus mugili Zhukov, 1970					
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	0	0	0
		04.12.10	0	0	0
		08.06.11	0	0	0
		31.07.11	0	0	0
		25.11.11	0	0	0
	б. Карантинная	18.06.02	0	0	0
		28.02.03	0	0	0
		21.03.03	0	0	0
		12.01.06	0	0	0
		04.12.03	0	0	0
		25.11.10	0	0	0
	КаПРИЗ	11.06.12	1из1	7	-
Lamellodiscus elegans Bychowsky, 1957					
Diplodus annularis	б. Карантинная	09.09.10	33	14,2±1,9 (10 – 22)	4,7±1,7
		05.11.10	0	0	0
		22.10.11	67	3,2 ± 0,4 (1 – 6)	2,1 ± 0,4
	КаПРИЗ	13.10.10	0	0	0
Lamellodiscus fraternus Bychowsky, 1957					

1	2	3	4	5	6
Diplodus annularis	б. Карантинная	09.09.10	33	9±2,2 (3 – 18)	3±1,2
		05.11.10	0	0	0
		22.10.11	0	0	0
	КаПРИЗ	13.10.10	0	0	0
Mazocraes alosa Hermann, 1782					
Alosa immaculata	п. Набережное	22.02.10	19	3, 6,7	1,0 ±2,3
		18.05.10	74	4,3 ± 5,9 (1 – 28)	3,2 ± 5,4
		20.06.10	53	3,1 ± 1,9 (1 – 7)	1,6 ±2,1
		05.07.10	47	27,2 ± 24,8 (1 – 73)	13 ± 21,7
		20.09.10	33	3,0 ± 1,0 (1 – 6)	1,0 ± 1,8
		24.12.10	0	0	0
		15.11.10	39	5,0 ± 1,3 (1 – 25)	3,5 ± 0,9
		22.03.12	37	3,0 ± 1,9 (1 – 7)	1,1 ±1,85
		01.05.12	71	3,9 ± 6,1 (1 – 22)	2,8±5,4
		10.06.12	42	4,0 ± 4,5 (1 – 12)	1,7 ± 3,4
		15.07.12	50	29,7 ± 7,2 (2 – 102)	15 ± 25,7
		18.11.12	55	4,9 ± 1,3 (1 – 18)	2,6 ± 3,9
	б. Карантинная	25.01.09	30	1	0,3±0,5
		02.03.09	57	1,75± 1 (1 – 4)	1,0±0,9
		07.06.09	25	3,12,5	1,7±3,6
		07.11.09	0	0	0
		29.04.12	64	12±3,9 (2 – 44)	7,7±1,8
		09.12.12	7	1	0,1±0,3
	Мыс Казантип	02.11.11	64	4,7 ± 3,7 (1 – 17)	3,0 ± 3,7
	Таганрогский залив	29.06.12	100	12 ± 3,6 (4 – 43)	12 ± 3,6
		19.05.16	100	19,3 ± 6,8 (6 – 78)	19,3 ± 6,8
	Низовье р. Дон	17.05.16	100	13,1 ± 2,4 (1 – 32)	13,1 ± 2,4
	Мыс Тарханкут	15.04.09	17	1, 3	0,3±0,9
	Таганрогский залив	29.06.12	100	12 ± 3,6 (4 – 43)	12 ± 3,6
Axine belones Abildgaard, 1794					
Belone belone	п. Набережное	13.11.09	-	-	-
		24.05.10	43	2,6 ± 0,9 (1 – 10)	1,14 ± 0,5
		18.06.10	40	3 ± 0,7 (1 – 3)	1,2 ± 0,7
		30.07.10	44	9,2 ± 2,5 (1 – 32)	4,05 ± 1,3

1	2	3	4	5	6
		18.09.10	41	2,6 ± 0,8 (1 – 16)	1,06 ± 0,4
		04.10.10	0	0	0
		09.12.10	0	0	0
		19.03.11	30	2 ± 0,5 (1 – 3)	0,6 ± 0,3
		13.05.11	73	2,3 ± 0,4 (1 – 7)	1,7 ± 0,34
		29.07.11	27	5 ± 1,5 (3 – 8)	1,36 ± 0,8
		05.08.11	33	2,3 ± 0,2 (2 – 3)	0,77 ± 0,3
		02.11.11	0	0	0
		17.12.11	50	2,5 ± 0,4 (1 – 4)	1,3 ± 0,4
		20.04.12	45	2,1 ± 0,4 (1 – 5)	0,96 ± 0,3
	б. Карантинная	19.12.10	0	0	0
		15.12.11	50	3,8 ± 0,8 (1 – 7)	1,9 ± 0,7
Diplectanum similis Bychowsky, 1957					
Sciaena umbra	б. Карантинная	12.06.09	0	0	0
	Акватория Геленджика (Кавказское побережье)	2.06.16	2	6; 7	
Diplectanum aculeatum Parona & Perugia, 1889					
Sciaena umbra	б. Карантинная	12.06.09	0	0	0
	Акватория Геленджика (Кавказское побережье)	2.06.16	2	45;60	
Calceostomella inermis (Parona & Perugia, 1889) Palombi, 1943					
Sciaena umbra	б. Карантинная	12.06.09	0	0	0
	Акватория Геленджика (Кавказское побережье)	2.06.16	2	4;7	
Bacciger bacciger (Rudolphi, 1819) Nicoll, 1914					
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		14.11.09	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		26.12.09	50	9,6 ± 3,7 (1 – 21)	4,8 ± 2,3
		11.05.10	27	3 ± 0,6 (2 – 4)	0,8 ± 0,4
		06.07.10	53	5,8 ± 0,7 (2 – 12)	3,13 ± 0,7
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	47	27 ± 5,5 (12 – 45)	12,7 ± 4,3
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	15	8 ± 2,6 (2 – 24)	1,3 ± 0,6
		23.12.11	20	3,3 ± 0,6 (2 – 4)	0,6 ± 0,4
		30.03.12	84	20 ± 4,2 (1 – 80)	16,7 ± 3,8
		18.04.12	14	2 ± 0,6 (1 – 4)	0,3 ± 0,14
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	63	9,9±2,5 (1 – 67)	6,2±1,6
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	3	1	0,03
		28.05.13	86	50,2±12,6 (7 – 123)	43±11,8
Atherina hepsetus	п. Набережное	01.07.09	0	0	0
		28.11.09	0	0	0
	б. Карантинная	21.03.13	60	10 ± 1,8 (1 – 36)	6 ± 1,3
		04.04.13	70	16 ± 2,3 (4 – 42)	11 ± 2,07
*Stephanoprora polycestus (*Dietz, 1909) Beaver, 1937					
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		14.11.09	0	0	0
		26.12.09	0	0	0
		11.05.10	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		06.07.10	0	0	0
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	0	0	0
		18.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	100	18 ± 1,08 (7 – 36)	18,1±1,08
		28.05.13	93	17 ± 4,9 (3 – 64)	16 ± 4,7
Podocotyle atherinae mtc. Nicoll, 1914					
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		014.11.09	0	0	0
		26.12.09	0	0	0
		11.05.10	27	1,3 ± 0,3 (1 – 2)	0,36 ± 0,2
		06.07.10	0	0	0
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	0	0	0
		18.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
Pygidiopsis genata mtc. Looss, 1907					
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		14.11.09	0	0	0
		26.12.09	0	0	0
		11.05.10	0	0	0
		06.07.10	0	0	0
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	0	0	0
		18.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	9	4 ± 1 (3 – 5)	0,4± 0,25
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
Ascocotyle sinoecum (Ciurea, 1933) Sogandares-Bernal & Lumsden, 1963					
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	0	0	0
		121.05.10	14	14	2
		5.06.10	0	0	0
		25.07.12	0	0	0
		18.08.10	0	0	0
		10.10.10	0	0	0
		17.08.11	0	0	0
		20.11.11	0	0	0
		01.03.12	43	1,3 ± 0,3 (1 – 2)	0,6 ± 0,3
		27.04.12	14	5,6 ± 1,2 (4 – 8)	0,8 ± 0,5
		19.11.10	0	0	0
		10.12.10	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	79	27 ± 11 (3 – 107)	21 ± 9,2
		05.10.11	33	7,5 ± 3,8 (1 – 75)	2,5 ± 1,3
		23.04.12	0	0	0
		28.05.13	21	7,3 ± 5,3 (1 – 18)	1,6 ± 1,3
		18.09.13	0	0	0
	Каркинитский з-в	11.09.14	9	11 ± 2,8(5 – 14)	0,9 ± 0,5
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Chelon saliens	устье р. Черная	19.09.12	75	9,7 ± 3,1 (1 – 39)	7,3 ± 2,5
Planiliza	п. Набережное	28.02.10	0	0	0

1	2	3	4	5	6
haematocheilus		15.05.10	33	15	5 ± 3,2
		04.06.10	50	21	10,5 ± 4,6
		22.03.11	25	9 ± 2 (7 – 11)	2,25 ± 1,5
		12.04.11	0	0	0
		24.11.11	0	0	0
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		14.11.09	0	0	0
		26.12.09	0	0	0
		11.05.10	0	0	0
		06.07.10	0	0	0
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	7	12	0,8
		30.03.12	8	6,5 ± 1,5 (5 – 8)	0,5 ± 0,4
		18.04.12	20	36 ± 8,6 (9 – 73)	7,2 ± 2,9
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	10	6,2 ± 0,8 (4 – 8)	0,6 ± 0,3
		16.07.12	7	1	0,07±0,05
		19.09.12	47	33,2 ±7,1 (2 – 88)	15,5 ± 4,5
		28.05.13	0	0	0
Galactosomum lacteum mtc. (Jägerskiöld, 1896) Looss, 1899					
Spicara smaris	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		11.12.09	0	0	0
		09.06.10	0	0	0
		04.11.12	0	0	0
		03.12.10	0	0	0
		05.04.12	92	29 ± 10 (1 – 100)	26,5 ± 9,5
		17.05.12	60	10,1 ±1,9 (3 – 21)	6,05 ± 1,6
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
Stephanostomum bicoronatum mtc. (Stossich, 1883) Fuhrmann, 1928					
Spicara smaris		16.10.09	0	0	0
		11.12.09	0	0	0
		09.06.10	0	0	0
	б. Карантинная	04.11.12	0	0	0
		03.12.10	0	0	0
		05.04.12	0	0	0
		17.05.12	35	3,4 ± 0,5 (1 – 5)	1,2 ± 0,4
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
Stephanostomum cesticillus mtc. (Molin, 1858) Looss, 1899					
Trachurus mediterraneus		13.11.09	0	0	0
		10.05.10	71	3,6 ± 0,6 (1 – 10)	2,6 ± 0,6
		06.06.10	100	2,5 ± 0,4 (1 – 7)	2,5 ± 0,4
		02.07.10	14	1,8 ± 0,25 (1 – 2)	0,24 ± 0,1
		26.09.10	7	2 ± 1 (1 – 3)	0,15 ± 0,1
	п. Набережное	02.10.10	0	0	0
		06.03.11	0	0	0
		05.06.11	69	1,7 ± 0,35 (1 – 5)	1,2 ± 0,3
		07.07.11	44	4,2 ± 0,9 (1 – 13)	1,85 ± 0,6
		23.03.12	0	0	0
		06.11.13	0	0	0
		15.10.09	0	0	0
		11.12.09	0	0	0
	б. Карантинная	21.04.10	0	0	0
		12.05.10	14	7	7
		16.07.10	67	3 ± 0,6 (2 – 4)	2 ± 0,7

1	2	3	4	5	6
		28.10.10	0	0	0
		18.11.10	0	0	0
		02.12.10	0	0	0
		30.06.11	0	0	0
		22.09.11	30	1,6 ± 0,33 (1 – 2)	0,5 ± 0,26
		31.05.12	0	0	0
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
		21.06.13	17	4,2 ± 0,37 (3 – 5)	0,7 ± 0,3
Engraulis encrasicolus	п. Набережное	03.11.09	53	1,8 ± 0,34 (1 – 6)	1 ± 0,24
		07.05.10	81	4,4 ± 0,9 (1 – 14)	3,5 ± 0,86
		31.05.10	89	3,8 ± 0,6 (2 – 9)	3,4 ± 0,57
		29.06.10	62	2,8 ± 0,5 (1 – 6)	1,76 ± 0,5
		23.10.10	79	2,3 ± 0,34 (1 – 5)	1,8 ± 0,34
		23.12.10	35	1,3 ± 0,18 (1 – 2)	0,5 ± 0,15
		07.04.11	100	4,1 ± 0,5 (1 – 12)	4,1 ± 0,54
		13.04.11	82	3,4 ± 0,4 (1 – 9)	2,8 ± 0,4
		01.05.11	33	1,5 ± 0,3 (1 – 2)	0,5 ± 0,23
		04.06.11	69	2,7 ± 0,89(1 – 9)	1,9 ± 0,7
		03.07.11	80	2,75 ± 0,5 (1 – 6)	2,2 ± 0,47
		04.08.11	50	2 ± 0,4 (1 – 3)	1 ± 0,4
		31.10.11	-	-	-
		18.11.11	44	1,9 ± 0,4 (1 – 5)	0,84 ± 0,3
		20.04.12	77	3,5 ± 0,4 (1 – 8)	2,7 ± 0,42
		30.10.11	20	2,2 ± 0,27 (1 – 4)	0,43±0,12
		15.11.11	2	4,6 ± 3,6 (1 – 12)	0,11±0,09
		16.12.11	7	1,5 ± 0,3 (1 – 2)	0,1 ± 0,05
		17.02.13	0	0	0
		20.03.13	0	0	0
		11.04.13	13	1,75 ± 0,4 (1 – 4)	0,23±0,09
		17.12.13	0	0	0
	б. Карантинная	18.02.12	12	1,9 ± 0,3 (1 – 4)	0,2 ± 0,07
		10.03.12	11	1,6 ± 0,3 (1 – 4)	0,2 ± 0,06
	м. Тарханкут	26.11.11	1	1	0,006

1	2	3	4	5	6
		25.12.11	17	1,4 ± 0,13 (1 – 2)	0,23±0,06
		14.01.12	6	1,6 ± 0,3 (1 – 4)	0,1 ± 0,03
		30.01.12	3	1,5 ± 0,5 (1 – 2)	0,05±0,03
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
Galactosomum nicolai (Isaichikov, 1927) Beuret, Scott & Pearson, 2000					
Belone belone		13.11.09	0	0	0
		24.05.10	0	0	0
		18.06.10	0	0	0
		30.07.10	0	0	0
		18.09.10	0	0	0
		04.10.10	0	0	0
		09.12.10	0	0	0
	п. Набережное	19.03.11	0	0	0
		13.05.11	0	0	0
		29.07.11	0	0	0
		05.08.11	0	0	0
		02.11.11	0	0	0
		17.12.11	0	0	0
		20.04.12	39	71±13,3 (32–200)	27,3 ± 8
	б. Карантинная	19.12.10	0	0	0
		15.12.11	0	0	0
Prodistomum polonii (Molin, 1859) Bray & Gibson, 1990					
Trachurus mediterraneus		13.11.09	25	9 ± 2,6 (5 – 14)	2,25 ± 1,3
		10.05.10	27	4 ± 1,3 (2 – 10)	1,14 ± 0,5
	п. Набережное	06.06.10	63	4,7 ± 0,9 (1 – 12)	2,9 ± 0,8
		02.07.10	35	1,8 ± 0,4 (1 – 5)	0,62 ± 0,2
		26.09.10	48	7,4 ± 2,3 (1 – 33)	3,5 ± 1,3
		02.10.10	73	3,4 ± 0,8 (2 – 11)	2,5 ± 0,7
		06.03.11	75	2 ± 0,3 (1 – 4)	1,5 ± 0,35
		05.06.11	25	2,75 ± 0,6 (1 – 4)	0,68±0,34
		07.07.11	30	2,3 ± 0,56 (1 – 5)	0,7 ± 0,26
		23.03.12	47	6,8±1,04 (4 – 11)	3,23±0,97
		06.11.13	60	14 ± 3,5 (3 – 68)	8,43±2,43

1	2	3	4	5	6
	б. Карантинная	15.10.09	83	14,1±3,8 (1 – 41)	11,7±3,5
		11.12.09	50	2	1 ± 0,44
		21.04.10	67	6 ± 1,3 (3 – 14)	4 ± 1,2
		12.05.10	100	12 ± 3,5 (2 – 24)	12 ± 3,5
		16.07.10	100	29 ± 8 (13 – 54)	29 ± 8
		28.10.10	76	7,2 ± 1,7 (1 – 24)	5,4 ± 1,4
		18.11.10	83	15,6±3,3 (3 – 68)	13 ± 3
		02.12.10	75	11,2 ± 3 (2 – 36)	8,4 ± 2,5
		30.06.11	60	7 ± 4,5 (2 – 16)	4,2 ± 3
		22.09.11	80	12,7±3,2 (3 – 26)	10,2 ± 3
		31.05.12	82	3,7 ± 0,4 (2 – 6)	3,05 ± 0,5
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
		21.06.13	30	2,5 ± 0,7 (1 – 7)	0,76 ± 0,3
Lepocreadium floridanum ogandares-Bernalet Hutton, 1959					
Trachurus mediterraneus	п. Набережное	13.11.09	0	0	0
		10.05.10	24	3,6±1,2 (1 – 7)	0,85±0,43
		06.06.10	19	3,3±0,8 (2 – 5)	0,62±0,36
		02.07.10	14	1	0,14±0,06
		26.09.10	7	2	0,15 ± 0,1
		02.10.10	7	6	0,4 ± 0,4
		06.03.11	17	7 ± 1 (6 – 8)	1,16±0,8
		05.06.11	6	3	0,18±0,18
		07.07.11	7	1,5±0,5 (1 – 2)	0,11±0,08
		23.03.12	24	4,75±1,1 (2 – 7)	1,1±0,5
		06.11.13	10	9,6±5,5 (1 – 20)	0,96±0,7
	б. Карантинная	15.10.09	0	0	0
		11.12.09	-	-	-
		21.04.10	42	8 ± 3,2 (2 – 20)	3,3 ± 1,7
		12.05.10	29	5 ± 1 (4 – 6)	1,4 ± 0,9
		16.07.10	0	0	0
		28.10.10	52	26,3±4,7 (6 – 67)	13,7±3,8
		18.11.10	13	11 ± 4,6 (5 – 20)	1,4 ± 0,93
		02.12.10	25	4,5 ± 1,2 (2 – 7)	1,1 ± 0,5

1	2	3	4	5	6
		30.06.11	0	0	0
		22.09.11	10	6	0,6
		31.05.12	29	3 ± 1,04 (1 – 7)	0,8 ± 0,4
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
		21.06.13	27	2 ± 0,5 (1 – 5)	0,53 ± 0,2
Pronoprymna ventricosa (Rudolphi, 1819) Poche, 1926					
Alosa immaculata	п. Набережное	22.02.10	80	123±69 (3 – 280)	98,6 ± 59
		18.05.10	45	30,4± 12 (6 – 76)	13,8 ± 7,1
		20.06.10	36	7,8±2,5 (1 – 26)	2,8±1,15
		05.07.10	73	12,1±3,4 (1 – 36)	8,8 ± 2,8
		20.09.10	50	26,4±22 (3 – 115)	13,2±11,3
		15.11.10	50	92,6±56 (4 – 300)	46,3±30
		24.12.10	92	123±18 (28 – 216)	113,3±19
		22.03.12	87	78,4±18 (5 – 200)	68±16,7
		01.05.12	71	32,4±12 (4 – 64)	23±10,4
		10.06.12	35	14,6 ± 4 (1 – 47)	5,03±1,9
		15.07.12	67	74,3±23 (3 – 268)	49,5±17,6
		18.11.12	56	63±15,4 (2 – 300)	35,2±10,1
	б. Карантинная	25.01.09	0	0	0
		02.03.09	90	129±24 (2 – 300)	115±23,1
		07.06.09	0	0	0
		07.11.09	33	18±7 (11 – 25)	6±4,2
		29.04.12	0	0	0
		09.12.12	0	0	0
	Азовское море	02.11.11	64	212±30 (16– 300)	136±34
Aphanurus stossichii (Monticelli, 1891) Looss, 1907					
Alosa immaculata	п. Набережное	22.02.10	0	0	0
		18.05.10	0	0	0
		20.06.10	0	0	0
		05.07.10	0	0	0
		20.09.10	0	0	0
		15.11.10	0	0	0
		24.12.10	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		22.03.12	0	0	0
		01.05.12	9	12	1,1
		10.06.12	7	3 ± 1 (2 – 4)	0,2 ± 0,15
		15.07.12	17	4,6±1,45 (2 – 7)	0,7±0,5
		18.11.12	0	0	0
	б. Карантинная	25.01.09	0	0	0
		02.03.09	0	0	0
		07.06.09	0	0	0
		07.11.09	0	0	0
		25.01.09	0	0	0
		29.04.12	0	0	0
		09.12.12	0	0	0
	Азовское море	02.11.11	0	0	0
Monorchis monorchis (Stossich, 1890) Looss, 1902					
Spicara smaris		16.10.09	0	0	0
		11.12.09	40	20,5±7,4 (4 – 52)	8,2±3,6
		09.06.10	0	0	0
	б. Карантинная	04.11.12	67	5,8±1,3 (2 – 16)	3,8±1,1
		03.12.10	13	8	1,3±0,7
		05.04.12	18	1,5±0,3 (1 – 2)	0,3±0,13
		17.05.12	0	0	0
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
Diplodus annularis		09.09.10	50	29±6,2 (9 – 52)	14,4±4,6
	б. Карантинная	05.11.10	71	10,8±2,4 (2 – 31)	7,7±2
		22.10.11	72	33±2,4 (20 – 47)	24±3,9
	КаПриЗ	13.10.10	33	5,8±0,7 (4 – 7)	1,9±0,7
Helicometra fasciata (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902					
Diplodus annularis		09.09.10	0	0	0
	б. Карантинная	05.11.10	0	0	0
		22.10.11	0	0	0
	КаПриЗ	13.10.10	7	3	0,2
Sciaena umbra	б. Карантинная	12.06.09	25	1	0,25
	Акватория	2.06.16	0	0	0

1	2	3	4	5	6
	Геленджика (Кавказское побережье)				
Arnola microcirrus (Vlasenko, 1931) Yamaguti, 1958					
Diplodus annularis	б. Карантинная	09.09.10	28	5,2±0,6 (3 – 7)	1,4±0,6
		05.11.10	19	3,7±0,8 (2 – 6)	0,7±0,3
		22.10.11	33	8,3±0,7 (7 – 11)	2,3±0,8
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
Pseudobacciger harengulae (Yamaguti, 1938) Nahhas & Cable, 1964					
Engraulis encrasicolus	п. Набережное	03.11.09	0	0	0
		07.05.10	0	0	0
		31.05.10	6	2	1
		29.06.10	0	0	0
		23.10.10	0	0	0
		23.12.10	0	0	0
		07.04.11	0	0	0
		13.04.11	6	1	0,06±0,04
		01.05.11	0	0	0
		04.06.11	0	0	0
		03.07.11	0	0	0
		04.08.11	0	0	0
		31.10.11	0	0	0
		18.11.11	0	0	0
		20.04.12	10	1,3±0,3 (1 – 2)	0,13±0,08
		30.10.11	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		16.12.11	0	0	0
		17.02.13	0	0	0
		20.03.13	0	0	0
		11.04.13	0	0	0
		17.12.13	0	0	0
	б. Карантинная	18.02.12	0	0	0
		10.03.12	0	0	0

1	2	3	4	5	6
	м. Тарханкут	26.11.11	0	0	0
		25.12.11	0	0	0
		14.01.12	0	0	0
		30.01.12	0	0	0
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
Saccocoelium tensum Looss, 1902					
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	75	35±17,2 (16 – 70)	26,7±15,1
		04.12.10	60	31,6±12 (8 – 46)	19±10,1
		08.06.11	50	5,5±1,5 (4 – 7)	2,75±1,7
		31.07.11	25	5±1,15 (3 – 7)	1±0,53
		25.11.11	40	30±14 (6 – 68)	12±7,1
	КаПРИЗ	11.06.12	1из1	1	-
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	9	20	1,8
		21.05.10	43	34,6±16 (6 – 62)	15±9,2
		5.06.10	25	38±20 (18 – 58)	9,5±7,3
		25.07.12	16	12,3±8,8 (3 – 30)	1,9±1,6
		18.08.10	11	21±3 (18 – 24)	2,2±1,5
		10.10.10	65	33,7±8,3 (2 – 86)	22±6,6
		17.08.11	19	6,7±1,6 (2 – 9)	1,3±0,6
		20.11.11	82	14,6±2,7 (2 – 33)	12±2,5
		01.03.12	100	27,4±7,5 (6 – 64)	27,4±7,5
		27.04.12	76	23,3±5,7 (4 – 78)	17,6±4,8
		19.11.10	82	14,6±2,7 (2 – 33)	12±2,5
		10.12.10	50	39±21,7 (6 – 80)	19,5±13
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	33	5,9±3,2 (1 – 64)	1,9±1,12
		23.04.12	63	9,7±4 (2 – 45)	6±2,8
		28.05.13	7	16	1,14
		18.09.13	7	3	0,2
	Каркинитский з-в	11.09.14	54	17,5±2,8 (2 – 45)	9,5±2
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Planiliza	п. Набережное	28.02.10	25	8,5±3,5 (5 – 12)	2,1±1,5

1	2	3	4	5	6
haematocheilus		15.05.10	33	11	3,6±2,3
		04.06.10	60	9	5,4±2,2
		22.03.11	20	4±2 (2 – 6)	0,8±0,61
		12.04.11	0	0	0
		24.11.11	10	3	0,3
Chelon saliens	устье р. Черная	19.09.12	20	5,2±2,3 (2 – 12)	1,05±0,6
Saccocoelium obesum Looss, 1902					
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	50	16±10 (6 – 26)	8±6,2
		04.12.10	40	20,5±3 (18 – 23)	8,2±5,1
		08.06.11	0	0	0
		31.07.11	8	2	0,16
		25.11.11	40	10,3±5 (2 – 24)	4,1±2,5
	КаПриЗ	11.06.12	0	0	0
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	9	9	0,8
		21.05.10	43	11±4,9 (3 – 20)	4,7±2,9
		5.06.10	38	10,3±6,4 (2 – 23)	3,8±2,8
		25.07.12	5	15	0,8
		18.08.10	11	9±6 (3 – 15)	0,9±0,8
		10.10.10	53	16,3±3,3 (2 – 30)	8,6±2,6
		17.08.11	10	2,5±0,5 (2 – 3)	0,2±0,16
		20.11.11	73	7±1,4 (2 – 22)	5,1±1,2
		01.03.12	100	8,3±2,4 (2 – 21)	8,3±2,4
		27.04.12	62	9,8±2,4 (2 – 28)	6,1±1,8
		19.11.10	73	7±1,4 (2 – 22)	5,1±1,2
		10.12.10	33	18±6,5 (11 – 24)	5,8±4,1
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	16	5,5±3,8 (1 – 36)	0,9±0,6
		23.04.12	44	4,3±1,4 (1 – 12)	1,8±0,8
		28.05.13	7	4	0,3
		18.09.13	13	2±1 (1 – 3)	0,3±0,2
	Каркинитский з-в	11.09.14	26	5,5±1,2 (2 – 12)	1,4±0,5
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0

1	2	3	4	5	6
Saccocoelium sp.					
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	75	81±33 (41 – 147)	60,5±31
		04.12.10	80	92±48 (28 – 235)	73,6±41,6
		08.06.11	50	16±2 (4 – 18)	8±4,7
		31.07.11	42	14±6,6 (1 – 31)	5,8±3,3
		25.11.11	70	72,4±31 (7 – 214)	50,7±23,7
	КаПриЗ	11.06.12	1из1	14	-
Dicrogaster contracta Looss 1902					
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	9	13	1,2
		21.05.10	43	6,3±2,4 (3 – 11)	2,7±1,5
		5.06.10	13	9	1,12
		25.07.12	16	11,3±2,2 (7 – 14)	1,8±1
		18.08.10	16	12±4,7 (6 – 21)	1,8±1,2
		10.10.10	53	11±2,1 (3 – 20)	5,8±1,7
		17.08.11	5	1	0,05
		20.11.11	59	6,9±1,1 (2 – 17)	4±0,9
		01.03.12	100	6±0,6 (4 – 9)	6±0,6
		27.04.12	81	11,5±3,1 (2 – 57)	9,3±2,7
		19.11.10	59	6,9±1,1 (2 – 17)	4,1±0,9
		10.12.10	67	14,7±4 (7 – 26)	9,8±4
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	Каркинитский з-в	11.09.14	34	14,8±2,5 (3 – 29)	5,1±2,5
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Dicrogaster perpusilla Looss 1902					
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	0	0	0
		21.05.10	14	1	0,14
		5.06.10	0	0	0
		25.07.12	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		18.08.10	0	0	0
		10.10.10	6	1	0,06
		17.08.11	5	1	0,05
		20.11.11	9	2,5±1,5 (1 – 4)	0,22±0,18
		01.03.12	29	1	0,28±0,18
		27.04.12	19	4,25±1,4 (1 – 7)	0,8±0,4
		19.11.10	9	2,5±1,5 (1 – 4)	0,2±0,18
		10.12.10	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Haplosplanchnus pachysomus (Eysenhardt, 1829) Looss 1902					
Chelon auratus		06.09.10	18	4,5±2,5 (2 – 7)	0,8±0,6
		21.05.10	29	4,5±0,5 (4 – 5)	1,3±0,8
		5.06.10	38	5,6±1,4 (3 – 8)	2±1,1
		25.07.12	21	7,7±2,2 (3 – 12)	1,6±0,8
		18.08.10	0	0	0
	п. Набережное	10.10.10	59	15,1±5,1 (2 – 46)	9±3,5
		17.08.11	14	3±0,6 (2 – 4)	0,4±0,2
		20.11.11	59	9,2±4,3 (2 – 46)	5,4±2,7
		01.03.12	57	4,7±1,6 (1 – 8)	2,7±1,3
		27.04.12	38	7,25±2,2 (2 – 20)	2,7±1,11
		19.11.10	59	9,2±4,3 (2 – 46)	5,4±2,7
		10.12.10	17	34	5,6
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	31	13,2±12 (1 – 61)	4,1±3,7
		28.05.13	7	3	0,21

1	2	3	4	5	6
		18.09.13	6	3	0,2
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Chelon saliens	устье р. Черная	19.09.12	15	1	0,15±0,08
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	75	93±25 (54 – 141)	70±29,5
		04.12.10	60	66±26 (14 – 94)	39,6±21,5
		08.06.11	50	20±15 (5 – 35)	10±8,4
		31.07.11	42	10,8±2,3 (2 – 16)	4,5±1,8
		25.11.11	90	44±15,6 (2 – 144)	39,5±14,6
	КаПриЗ	11.06.12	1из1	5	-
Schikhobalotrema sparisomae (Manter, 1938) Skrjabin & Guschanskaja, 1955					
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	9	1	0,09
		21.05.10	14	6	0,85
		5.06.10	25	4±2 (2 – 6)	1±0,7
		25.07.12	16	3,6±1,6 (2 – 7)	0,6±0,4
		18.08.10	0	0	0
		10.10.10	35	5,3±1,6 (2 – 12)	1,8±0,8
		17.08.11	5	4	0,19
		20.11.11	5	15	0,68
		01.03.12	57	2,25±0,25 (2 – 3)	1,3±0,47
		27.04.12	29	10±3,2 (5 – 26)	2,8±1,3
		19.11.10	5	15	0,68
		10.12.10	17	8	1,3
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	Каркинитский з-в	11.09.14	6	5,5±2,5 (3 – 8)	0,3±0,2
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Lecithobotrys putrescens Looss, 1902					
Chelon saliens	устье р. Черная	19.09.12	9	5±1 (4 – 6)	0,45±0,32

1	2	3	4	5	6
Progrillotia dasyatidis Beveridge, Neifar & Euzet, 2004 l.					
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	13	1,5±0,3 (1 – 2)	0,2±0,1
		14.11.09	0	0	0
		26.12.09	0	0	0
		11.05.10	0	0	0
		06.07.10	13	1,5±0,5 (1 – 2)	0,3±0,2
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	0	0	0
		18.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	4	1,5±0,5 (1 – 2)	0,06±0,04
		16.07.12	4	1	0,04
		19.09.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
Atherina hepsetus	п. Набережное	01.07.09	29	1,5±0,5 (1 – 2)	0,4±0,3
		28.11.09	0	0	0
	б. Карантинная	21.03.13	8	1	0,07±0,04
		04.04.13	3	1	0,03
Scolex pleuronectis l. Müller, 1788					
Belone belone	п. Набережное	13.11.09	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		24.05.10	0	0	0
		18.06.10	0	0	0
		30.07.10	3	2	0,06
		18.09.10	0	0	0
		04.10.10	0	0	0
		09.12.10	0	0	0
		19.03.11	0	0	0
		13.05.11	0	0	0
		29.07.11	9	1	0,09
		05.08.11	0	0	0
		02.11.11	0	0	0
		17.12.11	0	0	0
		20.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	19.12.10	0	0	0
		15.12.11	0	0	0
Spicara smaris		16.10.09	0	0	0
		11.12.09	0	0	0
		09.06.10	0	0	0
	б. Карантинная	04.11.12	0	0	0
		03.12.10	0	0	0
		05.04.12	18	5±2,3 (1 – 9)	0,9±0,5
		17.05.12	0	0	0
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
Trachurus mediterraneus		13.11.09	0	0	0
		10.05.10	0	0	0
		06.06.10	19	1,3±0,3 (1 – 2)	0,25±0,14
		02.07.10	0	0	0
		26.09.10	0	0	0
	п. Набережное	02.10.10	0	0	0
		06.03.11	17	1	0,16±0,11
		05.06.11	0	0	0
		07.07.11	0	0	0
		23.03.12	12	1	0,11±0,08

1	2	3	4	5	6
		06.11.13	0	0	0
	б. Карантинная	15.10.09	0	0	0
		11.12.09	0	0	0
		21.04.10	17	1,5±0,5 (1 – 2)	0,25±0,18
		12.05.10	0	0	0
		16.07.10	0	0	0
		28.10.10	0	0	0
		18.11.10	0	0	0
		02.12.10	0	0	0
		30.06.11	0	0	0
		22.09.11	0	0	0
		31.05.12	0	0	0
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
		21.06.13	0	0	0
Trilocularia sp.					
Squalus acanthias	пгт. Черноморское	15.12.11	20	4	0,8
Neoechinorhynchus personatus Tkach, Sarabeev & Shvetsova, 2014					
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	0	0	0
		04.12.10	60	11,6±9,6 (1 – 31)	7±6,02
		08.06.11	75	23±6,7 (13 – 36)	17,5±7,5
		04-31.07.11	42	14±7,3 (1 – 36)	5,8±3,5
		04-25.11.11	70	14±7,8 (1 – 56)	9,8±5,7
	КаПриЗ	11.06.12	0	0	0
Acanthogyrus adriaticus Amin, 2005					
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	0	0	0
		21.05.10	0	0	0
		5.06.10	25	1,5±0,5 (1 – 2)	0,4±0,2
		25.07.12	0	0	0
		18.08.10	0	0	0
		10.10.10	6	1	0,05
		17.08.11	5	1	0,04
		20.11.11	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		01.03.12	0	0	0
		27.04.12	14	7,3±0,6 (6 – 8)	1,04±0,5
		19.11.10	40	1,75±0,4 (1 – 3)	0,7±0,3
		10.12.10	50	5±4 (1 – 13)	2,5±2,1
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	6	4	0,25
		28.05.13	7	1	0,07
		18.09.13	0	0	0
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Telosentis exiguus (von Linstow, 1901) Van Cleave, 1923					
Atherina boyeri		30.05.09	83	5±1,8 (1 – 28)	4,1±1,6
		05.07.09	80	4,3±2 (1 – 50)	3,5±1,6
		14.11.09	17	1,6±0,4 (1 – 3)	0,27±0,13
		26.12.09	0	0	0
		11.05.10	0	0	0
		06.07.10	70	4,3±1,5 (1 – 37)	3,3±1,2
	п. Набережное	05.10.10	0	0	0
		15.11.11	7	1	0,06
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	54	9,2±2,7 (1 – 76)	5±1,6
		23.12.11	40	2,2±0,8 (1 – 6)	0,8±0,4
		30.03.12	-	-	-
		18.04.12	9	1,6±0,6 (1 – 3)	0,14±0,09
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	7	1	0,06
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	64	4,5±1,1 (1 – 16)	2,8±0,8
	устье р. Черная	20.07.11	5	1	0,04

1	2	3	4	5	6
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	4	1	0,04±0,02
		16.07.12	15	1,25±0,25 (1 – 2)	0,18±0,09
		19.09.12	13	1,25±0,25 (1 – 2)	0,16±0,08
		28.05.13	0	0	0
Atherina hepsetus	п. Набережное	01.07.09	55	2,8±0,8 (1 – 6)	1,5±0,6
		28.11.09	13	2,6±1,2 (1 – 7)	0,32±0,2
	б. Карантинная	21.03.13	20	1,8±0,4 (1 – 4)	0,37±0,14
		04.04.13	30	1,9±0,5 (1 – 6)	0,6±0,21
Belone belone		13.11.09	0	0	0
		24.05.10	48	11,4±2,2 (2 – 22)	5,4±1,6
		18.06.10	100	4,4±1,7 (1 – 9)	4,4±1,7
		30.07.10	35	11,2±4,6 (1 – 50)	3,9±1,8
		18.09.10	2	1	0,02
		04.10.10	0	0	0
	п. Набережное	09.12.10	14	2	0,28
		19.03.11	0	0	0
		13.05.11	43	6,5±1,2 (2 – 19)	2,8±0,8
		29.07.11	82	2,3±0,4 (1 – 4)	1,9±0,4
		05.08.11	0	0	0
		02.11.11	60	2,6±1,6 (1 – 6)	1,6±1,1
		17.12.11	7	1	0,06
		20.04.12	55	3,9±0,9 (1 – 17)	2,2±0,6
	б. Карантинная	19.12.10	18	2	0,35±0,2
		15.12.11	7	1	0,07
Trachurus mediterraneus	п. Набережное	13.11.09	0	0	0
		10.05.10	0	0	0
		06.06.10	0	0	0
		02.07.10	17	2,2±0,4 (1 – 3)	0,37±0,16
		26.09.10	0	0	0
		02.10.10	0	0	0
		06.03.11	0	0	0
		05.06.11	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		07.07.11	15	1,25±0,25 (1 – 2)	0,2±0,09
		23.03.12	0	0	0
		06.11.13	0	0	0
		15.10.09	0	0	0
		11.12.09	0	0	0
		21.04.10	0	0	0
		12.05.10	0	0	0
		16.07.10	100	12±2,9 (6 – 21)	12±2,9
	б. Карантинная	28.10.10	0	0	0
		18.11.10	0	0	0
		02.12.10	0	0	0
		30.06.11	0	0	0
		22.09.11	0	0	0
		31.05.12	0	0	0
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
		21.06.13	0	0	0
Southwellina hispida (Van Cleave, 1925) Witenberg, 1932					
Atherina boyeri		30.05.09	12	1	0,11±0,08
		05.07.09	0	0	0
		14.11.09	0	0	0
		26.12.09	0	0	0
	п. Набережное	11.05.10	18	1,5±0,5 (1 – 2)	0,3±0,2
		06.07.10	0	0	0
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	0	0	0
		18.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	8	2	0,16±0,11
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	2	1	0,02
		16.07.12	4	2	0,07
		19.09.12	17	1,8±0,4 (1 – 3)	0,3±0,13
		28.05.13	0	0	0
Dichelyne minutus Rudolphi, 1819					
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		07-14.11.09	0	0	0
		26.12.09	0	0	0
		11.05.10	0	0	0
		06.07.10	0	0	0
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	5	1,3±0,3 (1 – 2)	0,06±0,04
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	0	0	0
		18.04.12	9	2,6±0,6 (2 – 4)	0,23±0,13
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	5	1,3±0,3 (1 – 2)	0,06±0,04
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	0	0	0
		18.04.12	9	2,6±0,6 (2 – 4)	0,23±0,13
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	5	1	0,04
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
Hysterothlacium aduncum Rudolphi, 1802					
Squalus acanthias	пгт. Черноморское	15.12.11	60	12,6±4 (6 – 20)	7,6±3,8
Alosa immaculata	п. Набережное	22.02.10	0	0	0
		18.05.10	90	61±22 (22 – 229)	55,1±20,4
		20.06.10	72	14,2±2,9 (2 – 56)	10,3±2,4
		05.07.10	0	0	0
		20.09.10	33	13,3±2,6 (8 – 16)	4,4±2,3
		15.11.10	20	22±20 (2 – 42)	4,4±4,2
		24.12.10	0	0	0
		22.03.12	29	5,7±2,2 (1 – 10)	1,6±0,9
		1.05.12	100	58±13 (20 – 118)	58±13,4
		10.06.11	100	29,3±4 (2 – 84)	29,3±4
		15.07.12	6	16	0,8
		18.11.12	9	5±4 (1 – 13)	0,4±0,3
	б. Карантинная	25.01.09	0	0	0
		02.03.09	20	11,2±6 (3 – 29)	2,2±1,5
		07.06.09	60	6±1,2 (4 – 8)	3,6±1,6
		07.11.09	33	28	9,3±5,9
		29.04.12	25	28±7 (20 – 42)	7±3,9
		09.12.12	0	0	0
	Азовское море	02.11.11	14	31±25,5 (5 – 56)	4,3±3,9
Belone belone	п. Набережное	13.11.09	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		24.05.10	14	4,3±1,6 (1 – 6)	0,6±0,4
		18.06.10	0	0	0
		30.07.10	0	0	0
		18.09.10	0	0	0
		04.10.10	0	0	0
		09.12.10	14	1	0,14
		19.03.11	30	2±0,6 (1 – 3)	0,6±0,3
		13.05.11	30	2,8±1,2 (1 – 12)	0,8±0,4
		29.07.11	0	0	0
		05.08.11	0	0	0
		02.11.11	0	0	0
		17.12.11	0	0	0
		20.04.12	3	2	0,06
	б. Карантинная	19.12.10	12	1	0,11±0,08
		15.12.11	0	0	0
Trachurus mediterraneus		13.11.09	0	0	0
		10.05.10	29	1,8±0,6 (1 – 5)	0,5±0,2
		06.06.10	13	2	0,25±0,17
		02.07.10	10	1	0,1±0,05
		26.09.10	4	2	0,07
	п. Набережное	02.10.10	0	0	0
		06.03.11	25	1,3±0,3 (1 – 2)	0,33±0,18
		05.06.11	31	1	0,3±0,1
		07.07.11	22	1,8±0,4 (1 – 3)	0,4±0,17
		23.03.12	29	1	0,29±0,11
		06.11.13	3	1	0,03
		15.10.09	0	0	0
		11.12.09	0	0	0
		21.04.10	42	1,6±0,4 (1 – 3)	0,6±0,3
	б. Карантинная	12.05.10	14	1	0,14
		16.07.10	67	1	0,6±0,2
		28.10.10	14	1,6±0,6 (1 – 3)	0,24±0,1
		18.11.10	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		02.12.10	6	1	0,06
		30.06.11	0	0	0
		22.09.11	0	0	0
		31.05.12	82	3±0,6 (1 – 10)	2,5±0,6
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
		21.06.13	0	0	0
Hysterothlacium aduncum Rudolphi, 1802 larvae					
Engraulis encrasicolus	п. Набережное	03.11.09	0	0	0
		07.05.10	56	6,1±2,4 (1 – 24)	3,4±1,5
		31.05.10	80	28,6±7,8 (1 – 90)	23±6,7
		29.06.10	85	18±4,4 (2 – 40)	15,3±4,2
		23.10.10	0	0	0
		23.12.10	60	2,2±0,2 (1 – 3)	1,3±0,3
		07.04.11	61	2,6±0,8 (1 – 17)	1,6±0,5
		13.04.11	52	16±6,3 (1 – 107)	8,2±3,5
		01.05.11	100	47±11 (16 – 153)	47,2±11,1
		04.06.11	69	6,3±1,9 (2 – 21)	4,4±1,6
		03.07.11	20	7±4,6 (1 – 16)	1,4±1,1
		04.08.11	0	0	0
		31.10.11	0	0	0
		18.11.11	0	0	0
		20.04.12	37	10,3±4,7 (1 – 54)	3,7±1,9
		30.10.11	0	0	0
		15.11.11	35	16,2±5 (1 – 200)	5,7±1,9
		16.12.11	10	12,2±7 (1 – 46)	1,2±0,8
		17.02.13	20	1,8±0,4 (1 – 3)	0,4±0,15
		20.03.13	12	2±0,6 (1 – 5)	0,23±0,1
		11.04.13	18	2,2±0,8 (1 – 10)	0,4±0,18
		17.12.13	0	0	0
	б. Карантинная	18.02.12	24	5,1±1,7 (1 – 57)	1,2±0,4
		10.03.12	26	1,5±0,2 (1 – 4)	0,4±0,08
	м. Тарханкут	26.11.11	41	7,4±1,9 (1 – 127)	3,1±0,8
		25.12.11	18	10,7±4,2 (1 – 46)	1,9±0,9

1	2	3	4	5	6
		14.01.12	22	7,9±2,8 (1 – 65)	1,7±0,7
		30.01.12	27	3,2±0,7 (1 – 18)	0,8±0,2
	КаПриЗ	13.10.10	8	3,5±0,5 (3 – 11)	0,26±0,2
Alosa immaculata	п. Набережное	22.02.10	20	1	0,2
		18.05.10	90	101±28 (11– 286)	90,6±27,3
		20.06.10	62	13,1±3,3 (1 – 50)	8,1±2,3
		05.07.10	33	1,4±0,2 (1 – 2)	0,5±0,2
		20.09.10	44	2,5±0,8 (1 – 4)	1,1±0,5
		15.11.10	10	48	4,8
		24.12.10	0	0	0
		22.03.12	43	6,8±1 (4 – 11)	2,9±1
		01.05.11	93	62±16 (13 – 209)	57,3±15,6
		10.06.12	100	30,5±5 (6 – 118)	30,5±4,8
		15.07.12	44	1,2±0,25 (1 – 3)	0,5±0,2
		18.11.12	9	1,6±0,6 (1 – 3)	0,14±0,09
	б. Карантинная	25.01.09	0	0	0
		02.03.09	35	9±2,5 (4 – 23)	3,2±1,3
		07.06.09	20	1	0,2
		07.11.09	67	13,5±6,6 (2 – 25)	9±5
		29.04.12	25	15,6±6,3 (7 – 28)	3,9±2,4
		09.12.12	0	0	0
	Азовское море	02.11.11	7	41	2,9
Sardina pilchardus	п. Набережное	13.11.09	47	7,3±3,2 (1 – 26)	3,4±1,7
		30.05.11	94	9,2±1,6 (1 – 25)	8,6±1,6
	б. Карантинная	29.03.12	80	19,4±7,1 (3 – 94)	15,5±6
Sprattus sprattus	п. Набережное	10.05.09	90	7,9±1,3 (1 – 44)	7,1±1,2
	ЮБК	11.04.12	92	6,6±0,7 (1 – 44)	6,1±0,6
		02.05.12	90	9,8±1,8 (1 – 47)	8,9±1,7
		05.07.12	96	16,5±2,5 (3 – 73)	15,8±2,5
	Судак	07.07.13	80	5,5±0,7 (1 – 14)	4,4±0,6
		23.08.13	87	4,4±0,6 (1 – 19)	3,8±0,6
	м. Тарханкут	20.04.12	100	7,5±0,8 (1 – 27)	7,5±0,8
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		21.05.10	0	0	0
		5.06.10	0	0	0
		25.07.12	0	0	0
		18.08.10	0	0	0
		10.10.10	0	0	0
		17.08.11	0	0	0
		20.11.11	0	0	0
		01.03.12	0	0	0
		27.04.12	10	1,5±0,5 (1 – 2)	0,14±0,1
		19.11.10	0	0	0
		10.12.10	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	6	1	0,06
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		14.11.09	3	1	0,03
		26.12.09	20	2	0,4±0,3
		11.05.10	21	4±1,5 (2 – 7)	0,8±0,5
		06.07.10	13	2,7±0,8 (1 – 5)	0,4±0,2
		05.10.10	35	3,7±1,3 (1 – 11)	1,3±0,6
		15.11.11	27	1,25±0,2 (1 – 2)	0,3±0,16
		15.03.11	33	1,5±0,5 (1 – 2)	0,5±0,3
		15.04.11	17	1,9±0,3 (1 – 4)	0,3±0,1
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	13	1	0,13±0,09
		30.03.12	32	4,3±1,9 (1 – 17)	1,4±0,7
		18.04.12	23	3,1±1,8 (1 – 16)	0,7±0,4
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		24.12.09	17	2	0,33
		30.04.10	67	4,5±1,1 (2 – 7)	3±1
		22.12.11	12	1	0,04
		29.03.12	30	4,5±2 (1 – 12)	1,5±0,6
		02.10.12	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	3	1	0,03
		23.04.12	8	3,2±2,2 (1 – 10)	0,3±0,2
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
Atherina hepsetus	п. Набережное	01.07.09	0	0	0
		28.11.09	13	1,2±0,2 (1 – 2)	0,15±0,06
	б. Карантинная	21.03.13	23	2,4±0,4 (1 – 4)	0,5±0,2
		04.04.13	27	2,3±1,2 (1 – 12)	0,6±0,3
Belone belone	п. Набережное	13.11.09	22	1	0,2±0,14
		24.05.10	43	11,7±3,1 (1 – 26)	5±1,8
		18.06.10	20	2	0,4
		30.07.10	12	2±0,4 (1 – 3)	0,23±0,11
		18.09.10	0	0	0
		04.10.10	0	0	0
		09.12.10	43	1,6±0,6 (1 – 3)	0,7±0,4
		19.03.11	80	6,1±1,5 (2 – 12)	4,9±1,4
		13.05.11	93	7,2±1,7 (1 – 47)	6,7±1,6
		29.07.11	0	0	0
		05.08.11	0	0	0
		02.11.11	0	0	0
		17.12.11	14	1	0,14±0,09
		20.04.12	48	3,3±0,8 (1 – 14)	1,6±0,5
	б. Карантинная	19.12.10	65	2,1±0,2 (1 – 3)	1,3±0,3
		15.12.11	13	1	0,13±0,09
Pomatomus saltatrix	б. Карантинная	12.11.11	0	0	0
		17.10.12	0	0	0

1	2	3	4	5	6
	КаПриЗ	13.10.10	10	1	0,1±0,06
Trachurus mediterraneus	п. Набережное	13.11.09	75	5,3±1,6 (1 – 14)	4±1,4
		10.05.10	81	15±2,9 (2 – 47)	12,2±2,7
		06.06.10	75	7,2±2,4 (2 – 30)	5,4±1,9
		02.07.10	93	4,3±0,5 (1 – 11)	3,9±0,5
		26.09.10	26	4,7±2,2 (1 – 17)	1,2±0,6
		02.10.10	27	2±0,7 (1 – 4)	0,5±0,3
		06.03.11	100	9,8±2,7 (3 – 35)	9,8±2,7
		05.06.11	81	8,2±1,8 (1 – 20)	6,6±1,6
		07.07.11	78	8,1±1,3 (2 – 24)	6,3±1,2
		23.03.12	94	5,2±1 (1 – 14)	4,9±0,9
		06.11.13	63	4,6±0,8 (1 – 14)	2,9±0,7
	б. Карантинная	15.10.09	75	2,5±0,7 (1 – 8)	1,9±0,6
		11.12.09	67	6,2±2 (1 – 11)	4,2±1,8
		21.04.10	83	6,9±1,7 (1 – 15)	5,7±1,6
		12.05.10	71	6,4±1,5 (3 – 11)	4,5±1,6
		16.07.10	100	5±1,3 (3 – 9)	5±1,3
		28.10.10	100	5±0,9 (1 – 14)	5±0,9
		18.11.10	65	4,1±0,6 (1 – 9)	2,6±0,6
		02.12.10	69	6,4±1,8 (1 – 21)	4,4±1,4
		30.06.11	80	7,7±3,1 (2 – 14)	6,2±2,8
		22.09.11	100	3,8±0,8 (1 – 8)	3,8±0,8
		31.05.12	100	18,4±3,4 (2 – 45)	18,4±3,4
	КаПриЗ	13.10.10	41	5,4±1,9 (1 – 15)	2,2±1
		21.06.13	33	5,3±1,1 (1 – 10)	1,7±0,6
Diplodus annularis	б. Карантинная	09.09.10	0	0	0
		05.11.10	19	1	0,2±0,08
		22.10.11	0	0	0
	КаПриЗ	13.10.10	0	0	0
Spicara smaris	б. Карантинная	16.10.09	80	5,5±1,8 (1 – 14)	4,4±1,6
		11.12.09	90	14,2±2,1 (4 – 31)	12,7±2,2
		09.06.10	100	16,8±1,6 (6 – 26)	16,8±1,6
		04.11.12	67	3,3±0,8 (1 – 10)	2,2±0,6

1	2	3	4	5	6
		03.12.10	94	13±2,2 (2 – 31)	12,2±2,2
		05.04.12	100	11,5±1,7 (1 – 28)	11,5±1,7
		17.05.12	100	17,7±1,4 (6 – 26)	17,7±1,4
	КаПриЗ	13.10.10	76	12±2,4 (1 – 34)	9,2±2
Sarda sarda	б. Карантинная	29.09.11	60	23±21 (1 – 65)	13,8±12,8
Sciaena umbra	б. Карантинная	12.06.09	60	1,5(1-3)	0,8
	Акватория Геленджика (Кавказское побережье)	2.06.16	0	0	0
Contracaecum rudolphii Hartwich, 1964 larvae					
Planiliza haematocheilus	п. Набережное	28.02.10	20	1,5±0,5 (1 – 2)	0,3±0,2
		15.05.10	33	2	0,6±0,4
		04.06.10	0	0	0
		22.03.11	0	0	0
		12.04.11	13	2	0,25
		24.11.11	0	0	0
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	0	0	0
		04.12.10	40	2,5±0,5 (2 – 3)	1±0,6
		08.06.11	0	0	0
		31.07.11	17	1	0,2±0,1
		25.11.11	0	0	0
	КаПриЗ	11.06.12	0	0	0
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	12	1	0,1±0,08
		05.07.09	53	2±0,3 (1 – 5)	1,1±0,2
		14.11.09	45	1,7±0,3 (1 – 4)	0,7±0,2
		26.12.09	70	2±0,5 (1 – 4)	1,4±0,5
		11.05.10	91	3,4±1,4 (1 – 16)	3,1±1,3
		06.07.10	63	2,4±0,3 (1 – 5)	1,5±0,3
		05.10.10	75	3,2±0,6 (1 – 11)	2,4±0,5
		15.11.11	27	1,7±0,2 (1 – 2)	0,5±0,2
		15.03.11	67	1,7±0,5 (1 – 3)	1,2±0,4
		15.04.11	63	2,8±0,5 (1 – 18)	1,8±0,3
		26.11.11	46	1,6±0,2 (1 – 4)	0,7±0,1

1	2	3	4	5	6
		23.12.11	7	2	0,13
		30.03.12	68	1,6±0,2 (1 – 4)	1,12±0,2
		18.04.12	46	2,1±0,4 (1 – 7)	0,9±0,2
	б. Карантинная	16.10.09	83	1,8±0,6 (1 – 4)	1,5±0,5
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	33	1	0,3±0,2
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	67	1,5±0,1 (1 – 3)	1±0,2
		02.10.12	36	1,4±0,2 (1 – 2)	0,5±0,1
	устье р. Черная	20.07.11	5	1	0,04
		05.10.11	10	1	0,1±0,05
		23.04.12	24	2,2±0,6 (1 – 8)	0,5±0,2
		16.07.12	11	1	0,11±0,06
		19.09.12	30	1,6±0,2 (1 – 3)	0,5±0,15
		28.05.13	0	0	0
Atherina hepsetus	п. Набережное	01.07.09	33	2,2±0,6 (1 – 4)	0,75±0,4
		28.11.09	8	1,3±0,3 (1 – 2)	0,1±0,06
	б. Карантинная	21.03.13	63	1,7±0,3 (1 – 7)	1,1±0,2
		04.04.13	52	3,3±0,7 (1 – 10)	1,7±0,4
Belone belone	п. Набережное	13.11.09	11	1	0,11
		24.05.10	15	2	0,3±0,15
		18.06.10	20	1	0,2
		30.07.10	15	1,4±0,4 (1 – 3)	0,2±0,1
		18.09.10	2	2	0,04
		04.10.10	0	0	0
		09.12.10	29	1	0,28±0,18
		19.03.11	10	2	0,2
		13.05.11	7	1	0,06±0,04
		29.07.11	45	1,8±0,6 (1 – 4)	0,8±0,4
		05.08.11	0	0	0
		02.11.11	0	0	0
		17.12.11	21	2±0,6 (1 – 3)	0,4±0,2
		20.04.12	0	0	0

1	2	3	4	5	6
	б. Карантинная	19.12.10	12	1	0,14±0,09
		15.12.11	14	1,5±0,5 (1 – 2)	0,2±0,15
Trachurus mediterraneus	п. Набережное	13.11.09	0	0	0
		10.05.10	10	1,5±0,5 (1 – 2)	0,14±0,1
		06.06.10	19	3,3±0,3 (3 – 4)	0,6±0,3
		02.07.10	3	1	0,03
		26.09.10	4	1	0,04
		02.10.10	7	4	0,26
		06.03.11	0	0	0
		05.06.11	0	0	0
		07.07.11	4	3	0,11
		23.03.12	29	1,4±0,2 (1 – 2)	0,4±0,17
		06.11.13	13	1,75±0,5 (1 – 3)	0,23±0,12
	б. Карантинная	15.10.09	0	0	0
		11.12.09	0	0	0
		21.04.10	8	2	0,16
		12.05.10	14	3	0,42
		16.07.10	33	4±2 (2 – 6)	1,3±0,9
		28.10.10	0	0	0
		18.11.10	22	1,8±0,4 (1 – 3)	0,4±0,2
		02.12.10	0	0	0
		30.06.11	60	37,3±23 (12 – 84)	22,4±15,7
		22.09.11	40	3±0,4 (2 – 4)	1,2±0,5
		31.05.12	0	0	0
	КаПриЗ	13.10.10	6	1	0,06
		21.06.13	7	1,5±0,5 (1 – 2)	0,1±0,07
Contracaecum multipapillatum (Drasche,1882) Lucker, 1941larvae					
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		14.11.09	10	1,3±0,3 (1 – 2)	0,14±0,08
		26.12.09	0	0	0
		11.05.10	9	1	0,09
		06.07.10	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	17	1	0,16±0,05
		26.11.11	28	6,1±1,9 (1 – 25)	1,7±0,6
		23.12.11	13	1	0,13±0,09
		30.03.12	0	0	0
		18.04.12	11	2±0,7 (1 – 4)	0,2±0,1
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	20	1,3±0,3 (1 – 2)	0,3±0,15
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	44	1,5±0,2 (1 – 3)	0,7±0,2
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
Atherina hepsetus	п. Набережное	01.07.09	0	0	0
		28.11.09	5	1	0,05±0,03
	б. Карантинная	21.03.13	3	1	0,03
		04.04.13	0	0	0
Belone belone	п. Набережное	13.11.09	0	0	0
		24.05.10	0	0	0
		18.06.10	40	1,5±0,5 (1 – 2)	0,6±0,4
		30.07.10	0	0	0
		18.09.10	0	0	0
		04.10.10	0	0	0
		09.12.10	0	0	0
		19.03.11	0	0	0
		13.05.11	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		29.07.11	0	0	0
		05.08.11	0	0	0
		02.11.11	0	0	0
		17.12.11	0	0	0
		20.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	19.12.10	0	0	0
		15.12.11	0	0	0
Chelon auratus		06.09.10	9	1	0,09
		21.05.10	0	0	0
		5.06.10	14	1	0,14
		25.07.12	5	1	0,05
		18.08.10	0	0	0
	п. Набережное	10.10.10	6	3	0,17
		17.08.11	5	1	0,05
		20.11.11	0	0	0
		01.03.12	0	0	0
		27.04.12	19	1	0,19±0,08
		19.11.10	10	1	0,1
		10.12.10	0	0	0
		20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
	устье р. Черная	23.04.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	Каркинитский з-в	11.09.14	6	1,5±0,5 (1 – 2)	0,08±0,06
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Cosmocephalus obvelatus Creplin, 1825 larvae					
Atherina boyeri		30.05.09	0	0	0
	п. Набережное	05.07.09	0	0	0
		14.11.09	0	0	0
		26.12.09	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		11.05.10	0	0	0
		06.07.10	0	0	0
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	12	1,3±0,3 (1 – 2)	0,16±0,09
		18.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	12	1,6±0,6 (1 – 3)	0,2±0,13
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
Belone belone	п. Набережное	13.11.09	0	0	0
		24.05.10	0	0	0
		18.06.10	0	0	0
		30.07.10	9	2,5±0,5 (2 – 3)	0,15±0,1
		18.09.10	0	0	0
		04.10.10	0	0	0
		09.12.10	0	0	0
		19.03.11	0	0	0
		13.05.11	0	0	0
		29.07.11	18	1,5±0,5 (1 – 2)	0,3±0,2
		05.08.11	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		02.11.11	0	0	0
		17.12.11	0	0	0
		20.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	19.12.10	0	0	0
		15.12.11	0	0	0
Chelon auratus		06.09.10	0	0	0
		21.05.10	0	0	0
		5.06.10	0	0	0
		25.07.12	0	0	0
		18.08.10	0	0	0
	п. Набережное	10.10.10	0	0	0
		17.08.11	14	1,3±0,3 (1 – 2)	0,2±0,1
		20.11.11	0	0	0
		01.03.12	0	0	0
		27.04.12	0	0	0
		19.11.10	0	0	0
		10.12.10	0	0	0
		20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
	устье р. Черная	23.04.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	25	2	0,5
Paracuaria adunca Creplin, 1846 larvae					
Atherina boyeri		30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		07-14.11.09	0	0	0
	п. Набережное	26.12.09	0	0	0
		11.05.10	0	0	0
		06.07.10	0	0	0
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	0	0	0
		18.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	40	1	0,08±0,05
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	3	1	0,03
		23.04.12	0	0	0
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	7	1	0,06
		28.05.13	0	0	0
Belone belone	п. Набережное	13.11.09	0	0	0
		24.05.10	0	0	0
		18.06.10	0	0	0
		30.07.10	12	1,7±0,5 (1 – 3)	0,2±0,1
		18.09.10	0	0	0
		04.10.10	0	0	0
		09.12.10	0	0	0
		19.03.11	0	0	0
		13.05.11	0	0	0
		29.07.11	27	2±0,6 (1 – 3)	0,5±0,3
		05.08.11	0	0	0
		02.11.11	0	0	0
		17.12.11	0	0	0
		20.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	19.12.10	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		15.12.11	0	0	0
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	0	0	0
		21.05.10	0	0	0
		5.06.10	0	0	0
		25.07.12	0	0	0
		18.08.10	0	0	0
		10.10.10	12	2	0,23±0,16
		17.08.11	0	0	0
		20.11.11	0	0	0
		01.03.12	0	0	0
		27.04.12	0	0	0
		19.11.10	0	0	0
		10.12.10	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Planiliza haematocheilus	п. Набережное	28.02.10	0	0	0
		15.05.10	0	0	0
		04.06.10	40	2	0,8±0,5
		22.03.11	33	1,5±0,3 (1 – 2)	0,5±0,2
		12.04.11	0	0	0
		24.11.11	0	0	0
Mugil cephalus	п. Набережное	28.05.10	0	0	0
		04.12.10	0	0	0
		08.06.11	25	1	0,25
		31.07.11	8	2	0,16
		25.11.11	0	0	0
	КаПриЗ	11.06.12	0	0	0
Philometra sp.					

1	2	3	4	5	6
Chelon auratus	п. Набережное	06.09.10	0	0	0
		21.05.10	0	0	0
		5.06.10	14	4	0,57
		25.07.12	0	0	0
		18.08.10	0	0	0
		10.10.10	0	0	0
		17.08.11	0	0	0
		20.11.11	0	0	0
		01.03.12	0	0	0
		27.04.12	14	2,6±1,2 (1 – 5)	0,4±0,2
		19.11.10	0	0	0
		10.12.10	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
		18.09.13	0	0	0
	КаПриЗ	12.10.10	0	0	0
		11.06.12	0	0	0
Eustrongylides excisus Jägerskiöld, 1909 larvae					
Atherina boyeri	п. Набережное	30.05.09	0	0	0
		05.07.09	0	0	0
		14.11.09	3	3	0,1
		26.12.09	0	0	0
		11.05.10	0	0	0
		06.07.10	0	0	0
		05.10.10	0	0	0
		15.11.11	7	1	0,06
		15.03.11	0	0	0
		15.04.11	0	0	0
		26.11.11	0	0	0
		23.12.11	0	0	0
		30.03.12	0	0	0

1	2	3	4	5	6
		18.04.12	0	0	0
	б. Карантинная	16.10.09	0	0	0
		24.12.09	0	0	0
		30.04.10	0	0	0
		22.12.11	0	0	0
		29.03.12	0	0	0
		02.10.12	0	0	0
	устье р. Черная	20.07.11	0	0	0
		05.10.11	0	0	0
		23.04.12	0	0	0
		16.07.12	0	0	0
		19.09.12	0	0	0
		28.05.13	0	0	0
Alosa immaculata	п. Набережное	22.02.10	0	0	0
		18.05.10	0	0	0
		20.06.10	0	0	0
		05.07.10	13	2	0,26±0,18
		20.09.10	22	1	0,22±0,14
		15.11.10	0	0	0
		24.12.10	0	0	0
		22.03.12	0	0	0
		01.05.12	0	0	0
		10.06.12	0	0	0
		15.07.12	22	3,2±1,3 (1 – 6)	0,7±0,4
		18.11.12	6	2±1 (1 – 3)	0,12±0,09
	б. Карантинная	25.01.09	0	0	0
		02.03.09	0	0	0
		07.06.09	0	0	0
		07.11.09	0	0	0
		29.04.12	0	0	0
		09.12.12	0	0	0
	Азовское море	02.11.11	0	0	0

Таблица 4 – Встречаемость гельминтов у пиленгаса *Planiliza haematocheilus* в Азовском, Черном и Японском морях

Район	Азовское море	Черное море	Японское море
Источник данных	Мирошниченко, Мальцев, 1998а; Kostadinova, 2008; Sarabeev, 2015	Дмитриева, Гаевская, 2001; Пронькина, 2003; Пронькина, Белофастова, 2005; Панков, 2011; Sarabeev, 2015; наши данные	Kostadinova, 2008; Sarabeev et al., 2013; Tkach et al., 2014; Sarabeev, 2015; Besprozvannykh et al., 2014, 2016а, б
1	2	3	4
MONOGENEA			
Gyrodactylus mugili	+	+	+
Gyrodactylus zhukovi	+	+	+
Gyrodactylus sp.	+		
Ligophorus kaohsianghsieni	+	+	+
Ligophorus pilengas	+	+	+
Ligophorus llewellyni	+	+	+
Ligophorus vanbenedenii		+	
Ligophorus triangularis			+
Ligophorus miroshnichenki			+
Solostamenides mugilis sensu lato	+	+	+
TREMATODA			
Haploporus benedenii	+		
Dicrogaster contracta	+	+	
D. perpusilla		+	
Saccocoelium tensum	+	+	
S. obesum	+		
S. cephali	+		
Parasaccocoelium mugili			+
Parasaccocoelium haematocheilum			+
Parasaccocoelium polyovum			+

1	2	3	4
Platydidyms flectertestis			+
Skrjabinolecithum spasskii			+
Skrjabinolecithum pyriforme			+
Provitellotrema crenimugilis			+
Lecithobotrys putrescens	+		
Haplosplanchnus pachysomus	+		
Haplosplanchnus bivitellosus			+
Schikhobalotrema sparisomae	+	+	
Saturnius minutus	+	+	
S. papernae	+	+	
S. dimitrovi	+	+	
S. overstreeti			+
Saturnius sp. sensu Панков (2011)		+	
Bunocotyle cingulata		+	
Aponurus galeatus	+	+	
Lecithaster confusus		+	
Podocotyle reflexa			+
Timoniella imbutiforme mtc.	+		
Cryptocotyle concavum mtc.	+		
Pygidiopsis genata mtc.	+		
Stephanoprora sp. mtc.	+		
Ascocotyle coleostoma mtc.	+		
A. sinoecum mtc.	+	+	
A. longa mtc.	+		
Posthodiplostomum brevicaudatum mtc.	+		
Tylodelphys clavata mtc.	+	+	
Diplostomum spathaceum mtc.	+		
Diplostomum rutili mtc.	+		
Diplostomum pseudospathaceum mtc.	+		
Diplostomum sp. mtc.	+	+	
Cardiocephalus longicollis mtc.	+		
Stephanostomum sp. mtc.			+

1	2	3	4
Bucephallidae gen sp. mtc.		+	
Heterophyidae gen. sp. mtc.	+	+	
Heterophyidae gen. sp. 1 mtc.			+
Heterophyidae gen. sp. 2 mtc.			+
CESTODA			
Ligula sp. l.	+		
NEMATODA			
Paracuaria adunca l.		+	
Pseudocapillaria tomentosa		+	
Pseudocapillaria sp.		+	
Cosmocephalus obvelatus l.	+		
Cucullanus mugili			+
Dichelyne minutus l.		+	
Hysterothylacium aduncum l.		+	
Contracaecum microcephalum l.	+		
C. rudolphii l.		+	
Contracaecum sp.	+	+	
Philometra biglobocerca			+
ACANTOCEPHALA			
Telosentis exiguus		+	
Neoechinorhynchus personatus	+	+	
Neoechinorhynchus yamagutii			+
Neoechinorhynchus tylosuri			+

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПАРАЗИТОВ, НАЙДЕННЫХ У ИССЛЕДОВАННЫХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ И ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ, ОБИТАЮЩИХ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

Класс MONOGENEA

Подкласс Monopisthocotylea Bychowsky, Korotajeva & Nagibina, 1970
Отряд Dactylogyridea Bychowsky, 1937
Семейство Ancyrocephalidae Bychowsky, 1937
Род *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977

1-7. Виды: *Ligophorus vanbenedenii* Euzet et Suriano, 1977; *Ligophorus szidati* Euzet et Suriano, 1977; *Ligophorus acuminatus* Euzet et Suriano, 1977; *Ligophorus pilengas* Sarabeev, Balbuena, 2004; *Ligophorus llewellyni* Dmitrieva, Gerasev, Pron'kina, 2007; *Ligophorus cephali* Rubtsova Rubtsova, Balbuena, Sarabeev, Blasco-Costa & Euzet, 2006; *Ligophorus mediterraneus* Sarabeev, Balbuena & Euzet, 2005

Семейство Diplectanidae Monticelli, 1903
Род *Diplectanum* Diesing, 1858

8-10. Виды: *Diplectanum simile* Bychowsky, 1957; *Diplectanum sciaenae* van Beneden et Hesse, 1863; *Diplectanum aculeatum* Parona & Perugia, 1889

Род *Lamellodiscus* Johnston & Tiegs, 1922

11-12. Виды: *Lamellodiscus elegans* Bychowsky, 1957; *Lamellodiscus fraternus* Bychowsky, 1957

Семейство Fridericianellidae Gupta & Sachdeva, 1990
Род *Calceostomella* Palombi, 1943

13. *Calceostomella inermis* Parona & Perugia, 1889

Отряд Gyrodactylidea Cobbold, 1864
Семейство Gyrodactylidae Cobbold, 1864
Род *Gyrodactylus* von Nordmann 1832

14. *Gyrodactylus mugili* Zhukov, 1970

Род *Polyclithrum* Rogers, 1967

15. *Polyclithrum ponticum* Gerasev, Dmitrieva et Gaevskaya, 2002

Подкласс Polyopisthocotylea Odhner, 1912
Отряд Mazocraeidea Bykhovsky, 1957
Семейство Mazocraeidae Price, 1936
Род *Mazocraes* Hermann, 1782

16. *Mazocraes alosa* Hermann, 1782

Семейство Microcotylidae Taschenberg, 1879
Род *Solostamenides* Unnithan, 1971

17. *Solostamenides mugilis* Vogt, 1878

Семейство Axinidae Monticelli, 1903
Род *Axine* Abildgaard, 1794

18. *Axine belones* Abildgaard, 1794

Класс TREMATODA

Подкласс Digenea C.Agardh, 1822
Отряд Plagiorchiida La Rue, 1957
Семейство Echinochasmidae Odhner, 1910
Род *Stephanoprora* Odhner, 1902

19. *Stephanoprora polycestus* Dietz, 1909

Описание и видовая диагностика метацеркарий трематоды *Stephanoprora polycestus*, найденных на жабрах *Atherina boyeri* в Черном море

Для определения видовой принадлежности найденных у атерин метацеркарий в экспериментальных условиях были получены взрослые особи трематоды. Поскольку окончательными хозяевами эхиностоматидных трематод являются птицы цыплятам были скормлены жабры атерин, инвазированных метацеркариями. Один цыпленок вскрыт на 4 день, и в его кишечнике обнаружены многочисленные молодые мариты трематод. Остальные цыплята были обследованы на 10 день после заражения, в их кишечниках обнаружены половозрелые мариты эхиностоматид (Попюк, 2017).

Для описания метацеркарий и марит использованы общепринятые морфометрические признаки, а также величины, предложенные Бласко-Коста с соавт. (Blasco-Costa et al., 2009). Кроме этого, измерены длина и ширина адорального диска, а также длина двух «передних» шипов, расположенных ближе к переднему концу тела, и двух «задних» шипов, расположенных ближе к фаринкс (Таблица 5).

Округлые цисты имели диаметр 0.125 мм. Сквозь стенку цисты видны ротовая и брюшная присоски, фаринкс, воротник с шипами и элементы содержимого выделительной системы в виде пузыреобразных скоплений, симметрично расположенных по обеим сторонам тела (Приложение 2 рис. 1А). Брюшная присоска располагается у заднего края цисты. Извлеченная из цисты метацеркария (рис. 1 Б) имела продолговатое тело, длина которого превышала ширину примерно в 3 раза (Таблица 5). Тело до уровня брюшной присоски покрыто шипиками. Треугольный адоральный диск, длина которого практически равна ширине, вооружен 22 шипами, длина «передних» шипов, расположенных ближе к ротовой присоске, несколько больше, чем «задних», расположенных на уровне фаринкса (Приложение 2 Таблица 5). Шипы располагаются по 11 шт. с каждой стороны диска с перерывом на дорзальной стороне. Ротовая и брюшная присоски практически одного размера. Передний край брюшной присоски располагается на уровне 2/3 тела (Приложение 2 Таблица 5). Фаринкс крупный. Ни кишечных ветвей, ни зачатков половых органов у метацеркарии не наблюдалось.

Молодые мариты (рис. 1В), полученные в результате экспериментального заражения цыплят, имели вытянутое тело, длина которого превышала ширину примерно в 5 раз (Таблица 5). Кутикулярные шипы покрывают тело до уровня брюшной присоски. Хорошо развит головной воротник (адоральный диск), имеющий разрыв на брюшной стороне тела. Он вооружен 22 шипами конусовидной формы с округлым основанием. Шипы расположены так же, как и у метацеркарии. «Передние» шипы имеют большую длину, чем пара «задних» шипов. Брюшная присоска более чем в 2 раза крупнее ротовой (Таблица 5). Префаринкс короткий, переходит в хорошо выраженный округлый фаринкс, длина которого незначительно превышает ширину. Пищевод длинный, бифуркация кишечника расположена над брюшной присоской, кишечные ветви достигают заднего конца тела. Зачатки семенников расположены во второй трети тела, равны по размерам и имеют одинаковую овальную форму. Зачаток яичника находится кпереди и на некотором расстоянии от переднего семенника. Желточники начинаются на уровне переднего края заднего семенника и простираются до конца тела. Половая бурса располагалась между бифуркацией кишечника и брюшной присоской и была до конца не сформирована.

Половозрелые трематоды (рис. 1Г) имели вытянутое тело, длина которого примерно в 7 раз больше ширины (Таблица 5). Зрелые семенники располагаются посредине тела, один за другим, и имеют продолговато-овальную форму, отношение их длины к ширине составляет около 1,3. Половая бурса занимает все пространство между бифуркацией кишечника и брюшной присоской, иногда заходя за передней край последней. Внутренний семенной пузырек состоит из двух частей, цирус не вооружен. Яичник не перекрывает передний семенник, расположен на некотором расстоянии кпереди от него, округлый, иногда неправильной формы, его длина примерно в три раз меньше длины семенников. Матка расположена между передним семенником и передним краем брюшной присоски, содержит несколько овальных яиц. Желточные поля тянутся от средины переднего семенника и до заднего конца тела, в задней его трети занимая все пространство.

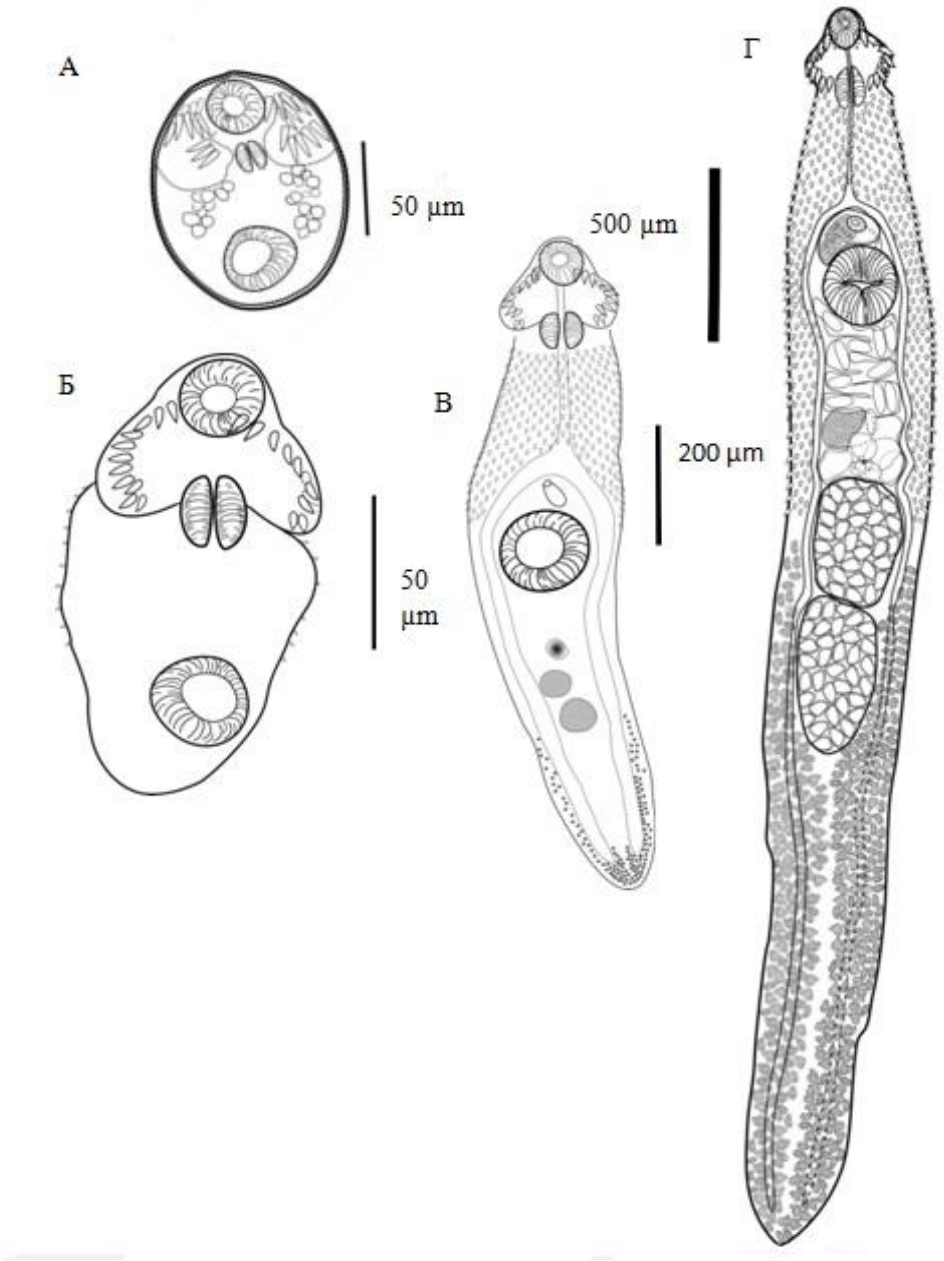

Рисунок 1 – *Stephanoprora polycestus* (Dietz, 1909): А – метацеркария в цисте с жабр *Atherina boyeri* из Черного моря; Б – метацеркария, извлеченная из цисты; В – молодая марита из кишечника цыпленка через 3 суток после заражения; Г – зрелая марита из кишечника цыпленка через 10 суток после заражения.

Таблица 5 – Морфометрические признаки метацеркарий и марит *Stephanoprora polycestus*

Признаки	метацеркария (n = 5 экз.)		молодая марита (n = 20 экз.)		марита (n = 30 экз.)	
	min-max	mean ± SE	min-max	mean ± SE	min-max	mean ± SE
1	2	3	4	5	6	7
Длина тела	0.175 – 0.26	0.22 ± 0.015	1 – 1.477	1.21 ± 0.032	2.5 – 4,1	3.2 ± 0.075
Ширина тела	0.05 – 0.07	0.06 ± 0.003	0.15 – 0.305	0.24 ± 0.009	0.35 – 0.55	0.44 ± 0.01
Ширина / длина тела, %	24.4 – 35.7	27.4 ± 2.09	15 – 23.47	19.8 ± 0.643	10.7 – 18.3	13.8 ± 0.35
Длина адорального диска	0.067 – 0.11	0.094 ± 0.007	0.135 – 0.2	0.18 ± 0.005	0.18 – 0.25	0.2 ± 0.003
Ширина адорального диска	0.08 – 0.13	0.114 ± 0.007	0.16 – 0.25	0.21 ± 0.006	0.2 – 0.31	0.27 ± 0.004
Длина 2х первых «передних» шипов	0.0125 – 0.015	0.014 ± 0.0006	0.0275 – 0.035	0.03 ± 0.001	0.04 – 0.055	0.05 ± 0.001
Длина 2х крайних «задних» шипов	0.01 – 0.015	0.011 ± 0.001	0.015 – 0.023	0.02 ± 0.001	0.035–0.045	0.04 ± 0.0003
Длина ротовой присоски	0.04 – 0.05	0.045 ± 0.003	0.04 – 0.09	0.064 ± 0.003	0.075 – 0.125	0.1 ± 0.002
Ширина ротовой присоски	0.045 – 0.067	0.052 ± 0.004	0.055 – 0.115	0.088 ± 0.004	0.09 – 0.135	0.11 ± 0.002
Длина фаринкса	0.03 – 0.04	0.037±0.002	0.04 – 0.085	0.069 ± 0.002	0.1 – 0.135	0.11 ± 0.002
Ширина фаринкса	0.025 – 0.03	0.028 ± 0.001	0.03 – 0.085	0.059 ± 0.003	0.07 – 0.11	0.09 ± 0.002
Длина пищевода	—	—	0.13 – 0.35	0.217 ± 0.01	0.23 – 0.37	0.3 ± 0.006
Расстояние от конца пищевода до брюшной присоски	—	—	0.35 – 0.06	0.0495 ± 0.003	0.055 – 0.135	0.095 ± 0.004
Длина кишечных ветвей	—	—	0.675 – 0.975	0.796 ± 0.028	2 – 3.35	2.6 – 0.07
Расстояние от заднего конца тела до конца кишечных ветвей	—	—	0.015 – 0.05	0.03 ± 0.002	0.04 – 0.16	0.08 ± 0.004
и % его отношение к длине тела	—	—	1.25 – 3.94	2.2 ± 0.173	1.6 – 4.4	2.7 ± 0.11
Расстояние от переднего конца тела до брюшной присоски	0.125 – 0.177	0.15 ± 0.01	0.3 – 0.57	0.44 ± 0.02	0.54 – 0.75	0.63 ± 0.01
и его % отношение к длине тела	62.5 – 75.7	68.6 ± 2.54	28.2 – 41.6	36.2 ± 0.64	15 – 23.4	19.7 ± 0.4
Длина брюшной присоски	0.035 – 0.037	0.036 ± 0.0006	0.125 – 0.19	0.159 ± 0.0003	0.2 – 0.26	0.22 ± 0.003
Ширина брюшной присоски	0.045 – 0.052	0.05 ± 0.001	0.08 – 0.19	0.147 ± 0.005	0.2 – 0.27	0.23 ± 0.003
Отношения длин присосок	1 – 1.43	1.26 ± 0.09	2.1 – 3.1	2.5 ± 0.1	2 – 2.6	2.2 ± 0.9
Отношение ширины присосок	0.86 – 1.5	1.07 ± 0.11	1.45 – 1.65	1.6 ± 0.02	2 – 2.2	2.1 ± 0.6
Длина половой бурсы	—	—	0.04 – 0.1	0.07 ± 0.0004	0.095 – 0.18	0.14 ± 0.004
Ширина половой бурсы	—	—	0.02 – 0.06	0.04 ± 0.002	0.05 – 0.17	0.09 ± 0.004
Длина переднего семенника	—	—	0.04 – 0.07	0.057 ± 0.002	0.23 – 0.42	0.33 ± 0.009
Ширина переднего семенника	—	—	0.025 – 0.075	0.054 ± 0.003	0.2 – 0.32	0.25 ± 0.005
Расстояние от заднего конца тела до переднего семенника	—	—	0.27 – 0.47	0.38 ± 0.013	1.12 – 2.2	1.6 ± 0.06
и его % отношение к длине тела	—	—	25.7 – 36.2	31.3 ± 0.7	41.8 – 55.5	49 ± 0.7
Длина заднего семенника	—	—	0.04 – 0.08	0.057 ± 0.002	0.32 – 0.55	0.4 ± 0.01
Ширина заднего семенника	—	—	0.03 – 0.075	0.054 ± 0.003	0.19 – 0.27	0.23 ± 0.004
Расстояние от заднего конца тела до заднего семенника	—	—	0.22 – 0.38	0.31 ± 0.01	0.75 – 1.65	1.2 ± 0.05
и его % отношение к длине тела	—	—	20 – 31.6	25.38 ± 0.648	21 – 45	36.6 ± 0.92

1	2	3	4	5	6	7
Длина яичника	—	—	0.05 – 0.08	0.06 ± 0.002	0.11 – 0.25	0.13 ± 0.005
Ширина яичника	—	—	0.03 – 0.08	0.056 ± 0.003	0.11 – 0.21	0.15 ± 0.004
Расстояние от заднего конца тела до яичника	—	—	0.35 – 0.56	0.46 ± 0.015	14 – 2.65	1.97 ± 0.06
и его % отношение к длине тела	—	—	30.8 – 45.8	37.8 ± 0.9	54.5 – 68	61 ± 0.6
Длина желточных полей	—	—	0.21 – 0.35	0.285± 0.014	1.1 – 2.2	1.6 ± 0.06
Длина яиц	—	—	—	—	0.075 – 0.09	0.084 ± 0.001
Ширина яиц	—	—	—	—	0.035 – 0.055	0.043 ± 0.001

Таблица 6 – Морфометрические признаки марит разных видов рода *Stephanoprora*

Признаки	*Stephanoprora* sp., полученные в данной работе	*S. polycestus**	*S. denticulata*	*S. pseudoechinata*	*S.pendula*
Длина тела	2.5 – 4.1	2.44 – 3.48	1.7 – 2,13	4.4 – 5.92	2.35 – 4.05
Ширина тела	0.35 – 0.55	0.363 – 0.572	0.27 – 0.285	0.319 – 0.473	0.21 – 0.34
Ширина тела / длина тела (%)	10.7 – 18.3	14.8 – 16.4	15.8 – 13.3	7.25 – 7.98	8.9 – 8.39
Ширина адорального диска	0.2 – 0.31	0.264 – 0.308	0.18 – 0.21	0.308 – 0.363	0.18 – 0.25
Длина 2х первых «передних» шипов	0.04 – 0.055	0.034 – 0.047	0.028 – 0.03	0.047 – 0.06 (равные размеры)	0.033 – 0.036
Длина 2х крайних «задних» шипов	0.035 – 0.045	—	0.031 – 0.037		0.033–0.032
Длина ротовой присоски	0.075 – 0.125	0.088 – 0.110 (диаметр)	0.074 (диаметр)	0.077 – 0.11 (диаметр)	0.09 – 0.11
Ширина ротовой присоски	0.09 – 0.135				
Длина префаринкса	0.015 – 0.09	0.066	0.034 – 0.064	0.11	0.06 – 0.105
Длина фаринкса	0.1 – 0.135	0.099	0.099 – 0.102	0.088 – 0.11	0.09 – 0.111
Ширина фаринкса	0.07 – 0.11	0.044	0.074 – 0.088	0.033 – 0.044	0.09 – 0.105
Длина пищевода	0.23 – 0.37	0.209 – 0.220	0.17 – 0.18	0.418 – 0.628	0.15 – 0.31
Длина брюшной присоски	0.2 – 0.26	0.231 –0.352	0.16 – 0.17 (диаметр)	0.253 – 0.352	0.15 – 0.21 (диаметр)
Ширина брюшной присоски	0.2 – 0.27	0.209 – 0.352		0.22 – 0.33	
Длина половой бурсы	0.095 – 0.18	0.165 – 0.253	—	0.176 – 0.198	0.11 - 0.18
Ширина половой бурсы	0.05 – 0.17	0,121 – 0.198	—	0.11 – 0.132	0.08 – 0.1
Длина переднего семенника	0.23 – 0.42	0.231 – 0.352	0.13 – 0.2	0.341 – 0.539	0.12 – 0.33
Ширина переднего семенника	0.2 – 0.32	0.209 – 0.352	0.096 – 0.136	0.143 – 0.286	0.1 – 0.21
Длина заднего семенника	0.32 – 0.55	0.242 – 0.396	—	0.319 – 0.539	0.12 – 0.33
Ширина заднего семенника	0.19 – 0.27	0.198 – 0.352	—	0.165 – 0.275	0.1 – 0.21
Расстояние от заднего конца тела до заднего семенника	0.75 – 1.65	0.88 – 1.32	—	1.68 – 2.56	—
Длина яичника	0.11 – 0.25	0.099 – 0.121	0.088 – 0.108	0.11 – 0.154	0.06 – 0.105
Ширина яичника	0.11 – 0.21	0.110 – 0.143	0.088	0.11 – 0.154	0.05 – 0.09
Длина яйца	0.075 – 0.09	0.073 – 0.081	0.074	0.088 – 0.11	0.081 – 0.09
Ширина яйца	0.035 – 0.055	0.047 – 0.060	0.05	0.033 – 0.044	0.054 – 0.064

* данные по сравниваемым видам из Скрябин (1956)

В соответствии с работой А. Костадиновой (Kostadinova, 2005) описание мариты соответсвует роду *Stephanoprora*. В водоемах Европы зарегистрировано 8 видов этого рода: *S. gracilis* (Mendheim, 1940), *S. graciosa* (Sudarikov, 1950), *S. pseudodenticulata* (Mendheim, 1940), *S. spinosa* (Odhner, 1910), *S. pseudoechinata* (Olsson, 1876), *S. denticulata* (Rudolphi 1802), *S. pendula* (Looss, 1899) и *S. polycestus* (Dietz, 1909). Найденные нами у атерины в Черном море трематоды по своим морфологическим признакам оказались наиболее сходными с четырьмя последними видами. Из них наш вид наиболее близок к *S. polycestus*, который ранее описывался в литературе под названием *Mesorhis reynoldi* (Bhalerao, 1926) (Скрябин, 1956). Промеры полученных нами половозрелых трематод соответствуют данным, приведенным для этого вида Скрябиным (1956), за исключением ширины фаринкса (Приложение 2 Талица 6). Однако этот признак может зависеть от влияния разных фиксаторов и степени сжатия трематоды при изготовлении препарата.

От остальных трех видов обнаруженные трематоды отличаются рядом существенных признаков. По сравнению с *S. denticulata* длина тела исследованных нами червей больше в 1,5 раза, а ширина в 2 раза. Длина тела найденных трематод в 1,7 раз превышает таковую для S. *pendula*. Наблюдаются отличия и в размере 2-х "передних" шипов: у изучаемого вида их длина в 1,5 раза превышает таковую у видов *S. denticulata* и *S. pendula*. При этом у изученных трематод длина пищевода в 1,3 раза больше, чем у *S. denticulata* и *S. pendula*, но в 2 раза меньше по сравнению с *S. pseudoechinata* (Приложение 2 Талица 6).

Отряд Plagiorchiida La Rue, 1957
Семейство Faustulidae Poche, 1926
Род *Bacciger* Nicoll, 1914

20. *Bacciger bacciger* (Rudolphi, 1819) Nicoll, 1914

Род *Pronoprymna* Poche, 1926

21. *Pronoprymna ventricosa* (Rudolphi, 1819) Poche, 1926

Род *Pseudobacciger* Nahhas & Cable, 1964

22. *Pseudobacciger harengulae* (Yamaguti, 1938) Nahhas & Cable, 1964

Семейство Opecoelidae Ozaki, 1925
Род *Podocotyle* Dujardin, 1845

23. *Podocotyle atherinae* Nicoll, 1914

Род *Helicometra* Odhner, 1902

24. *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902

Семейство Heterophyidae Leiper, 1909
Род *Pygidiopsis* Looss, 1907

25. *Pygidiopsis genata* Looss, 1907

Род *Ascocotyle* Looss, 1899

26. *Ascocotyle sinoecum* (Ciurea, 1933) Sogandares-Bernal & Lumsden, 1963

Род *Galactosomum* Looss, 1899

27-28. Виды: *Galactosomum lacteum* Jagerskiold, 1896; *Galactosomum nicolai* Issaitschikov, 1927

Семейство Acanthocolpidae Lühe, 1906
Род *Stephanostomum* Looss, 1899

29-30. Виды: *Stephanostomum bicoronatum* Stosssich, 1883; *Stephanostomum cesticillum* Molin, 1858

Семейство Lepocreadiidae Odhner, 1905
Род *Lepocreadium* Stossich, 1904
31. *Lepocreadium floridanus* Sogandares-Bernal et Hutton, 1959

Род *Prodistomum* Linton, 1910
32. *Prodistomum polonii* (Molin, 1859) Bray & Gibson, 1990

Семейство Hemiuridae Looss, 1899
Род *Aphanurus* Looss, 1907
33. *Aphanurus stossichii* (Monticelli, 1891) Looss, 1907

Семейство Derogenidae Nicoll, 1910
Род *Arnola* Strand, 1942
34. *Arnola microcirrus* (Vlasenko, 1931) Yamaguti, 1958

Семейство Monorchiidae Odhner, 1911
Род *Monorchis* Monticelli, 1893
35. *Monorchis monorchis* (Stossich, 1890) Looss, 1902

Семейство Haplosplanchnidae Poche, 1926
Род *Haplosplanchnus* Looss, 1902
36. *Haplosplanchnus pachysoma* (Eysenhardt, 1829) Looss 1902

Род *Schikhobalotrema* Skrjabin & Guschanskaja, 1955
37. *Schikhobalotrema sparisoma* (Manter, 1938) Skrjabin & Guschanskaja, 1955

Семейство Haploporidae Nicoll, 1914
Род *Dicrogaster* Looss 1902
38-39. Виды: *Dicrogaster contracta* Looss 1902; *Dicrogaster perpusilla* Looss 1902

Род *Lecithobotrys* Looss, 1902
40. *Lecithobotrys putrescens* Looss, 1902

Род *Saccocoelium* Looss, 1902
41-43. Виды: *Saccocoelium tensum* Looss, 1902, *Saccocoelium obesum* Looss, 1902, *Saccocoelium* sp.

Рисунок 2 – Схема расположения внутренних органов *Saccocelium* sp. от *Mugil cephalus* из Черного моря (побережье Крыма). Масштабная линейка – 50 μm.

Таблица 7 – Сравнение морфометрических признаков видов рода *Saccocoelium*

Вид	*S. cephali*	*S. brayi*	*S. currani*	*S. gohari*		*S.* sp.	*S. obesum*	*S. tensum*
Район	дельта р. Эбро, Средиземное море (Испания)			Озеро Карун (Египет)	Азовское море	Керченский пролив, Черное море		
Источник данных	Blasco-Costa et al., 2009			Ramadan et al.,1989	Sarabeev & Balbuena, 2004	Наши данные		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
длина тела	496-664	810-997	1075-1570	1020-1210	826-1534	745-1315	890-1550	1150-1450
ширина тела	173-230	387 488	352-574	260 - 390	212-543	275-500	360-500	460-520
длина ротовой присоски	64-83	101-142	124-162	70 - 120	98-157	75-113	75-175	95-135
ширина ротовой присоски	78-104	99-157	124-195	70 - 130	-	113-150	105-200	125-157
длина пищевода	0-14	0-76	0-53	10 - 50	4-17	15	67-218	8-50
длина фаринкс	46-58	132-187	89-104	40 - 60	48-76	63-90	100-162	100-125
ширина фаринкса	42-51	85-159	77-106	50 - 70	45-64	38-65	62-113	38-112
длина брюшной присоски,	53-66	99-132	104-134	70 - 80	56-98	75 - 98	123-182	37-155
ширина брюшной присоски	60-69	116-170	104-144	70 - 90	67-101	50-88	137-175	113-162
длина половой бурса	142-166	187-299	207-291	**160 - 190**	270-274	**193-288**	250-500	275-350
ширина половой бурса	94-104	144-177	144-202	**110 - 130**	126-188	**138-205**	157-362	162-263
длина атриума,	32-48	40-83	51-76	63	-	43-63	50-125	35-75
ширина атриума	42-56	58-96	61-73	40	-	38-55	63-130	38-63
внутренняя ширина семенного пузыря	32-54	63-94	66-152	-	64-126	75-138	58-163	87-150
длина внешнего семенного пузырька	48-99	46-114	58-228	40 - 120	39-76	63-100	60-138	75-125
ширина внешнего семенного пузырька	32-37	43-53	46-137	-	42-140	38-75	38-63	50-75
длина семенников	77-136	114-210	76-259	270 - 370	266-336	250-450	150-325	225-413
ширина семенников	61-99	94-172	81-147	110 - 170	160-213	113-225	98-278	150-225
длина яичника	51-96	53-99	61-139	90 - 140	59-140	78-185	100-212	150-200
ширина яичника	38-61	81-109	56-139	70 - 100	56-134	43-108	62-163	80-150
длина желточного поля	58-93	71-123	56-171	60 - 150	70-126	75-113	100-175	100-200
ширина желточного поля	26-56	54-68	32-93	30 - 50	31-70	30-50	52-87	50-100
длина яйца	42-43	43-55	37-51	**33 - 36**	38-67	**45-50**	18-23	18-20
ширина яйца	22-23	26-29	21-29	**17 - 19**	17-25	**20-25**	9-12	9-11
расстояние от начала тела до конца кишечных ветвей	171-200	314-374	324-476	-	-	198-400	237-525	325-413
расстояние от конца кишечника до конца тела	48-91	76-157	190-724	-	-	25-330	62-387	25-167
расстояние от начала тела до конца семенников	99-272	230-326	486-850	-	-	275-600	162-487	387-720
расстояние от конца семенников до конца тела	66-154	73-225	503-929	-	-	25-250	25-190	87-300
отношение расстояние от начала тела до конца кишечных ветвей к длине тела (%)	28-37	35-41	23-32	30	32	20-30	23-37	24-32
отношение длины ротовой присоски к длине брюшной присоски	1:0,64-0,82	1:0,87-1,09	1:0,69-1,00	-	-	1: 0,7-1,3	1:0,57-1,12	1:0,69-0,11
отношение ширины ротовой присоски к ширине брюшной присок	1:0,63-0,84	1:1,00-1,28	1:0,65-0,84	**1:0,67– 1,15**	1:0,60-0,90 (1:0,64*)	**1: 1,6-2,8**	1:0,71-1,14	1:0,92-1,21

Продолжение Таблицы 7

1	2	3	4	**5**	6	**7**	8	9
отношение длины половой бурсы к длине брюшной присоски (%)	228-313	189-227	160-254	210	306	220-350	180-240	200-800
отношение расстояние от конца семенников до конца тела к длине тела (%)	13-27	9-23	44-61	22	36	2-20	3-17	7-23
отношение расстояние от начала тела до конца семенников к длине тела (%)	20-44	26-33	44-55	55	63	40-50	18-35	34-56

Класс Cestoda

Подкласс Eucestoda
Отряд Trypanorhyncha Diesng, 1863
Семейство Progrillotiidae Palm, 2004
Род *Progrillotia* Dollfus, 1946

44. *Progrillotia dasyatidis* Beveridge, Neifar & Euzet, 2004

Отряд Tetraphyllidea
Семейство Tetraphyllidea incertae sedis
Род *Trilocularia* Olsson, 1867

45. *Trilocularia* sp. sensu (Полякова и др., 2017)

Род *Scolex* Müller, 1787

46. *Scolex pleuronectis* Müller, 1788 – комплекс личинок видов семейства Tetraphyllidea

Тип Acanthocephala

Класс Eoacanthocephala Van Cleve, 1936
Отряд Neoechinorhynchida Ward, 1917
Семейство Neoechinorhynchidae Ward, 1917
Род *Neoechinorhynchus* Van Cleave, 1928

47. *Neoechinorhynchus personatus* Tkach, Sarabeev & Shvetsova, 2014

Отряд Gyracanthocephala Van Cleve, 1936
Семейство Quadrigyridae Van Cleve, 1920
Род *Acanthogyrus* Thapar, 1927

48. *Acanthogyrus (Acanthosentis*) *adriaticus* Amin, 2005

Класс Palaeacanthocephala Meyer, 1931
Отряд Echinorhynchida Southwell & Macfie, 1925
Семейство Illiosentidae Golvan, 1960
Род *Telosentis* Van Cleve, 1923

49. *Telosentis exiguus* (von Linstow, 1901) Van Cleave, 1923.

Отряд Polymorphida Petrochenko, 1956
Семейство Polymorphidae Meyer, 1931
Род *Southwellina* Witenberg, 1932

50. *Southwellina hispida* (Van Cleave, 1925) Witenberg, 1932

Тип Nematoda

Класс Enoplea
Отряд Dioctophymatida Baylis & Daubney, 1926
Семейство Dioctophymidae Railliet, 1915
Род Eustrongylides Jägerskiöld, 1909

51. *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909

Класс Chromadorea Inglis, 1983
Отряд Rhabditida Chitwood, 1933
Семейство Acuariidae Railliet, Henry & Sisoff, 1912
Род *Cosmocephalus* Molin, 1858

52. *Cosmocephalus obvelatus* Creplin, 1825

Род *Paracuaria* Krishna Rao, 1951

53. *Paracuaria adunca* Creplin, 1846

Семейство Philometridae Baylis & Daubney, 1926
Род *Philometra* Costa, 1845

54. *Philometra* sp.

Семейство Cucullanidae Cobbold, 1864
Род *Dichelyne* Jägerskiöld, 1902

55. *Dichelyne minutus* Rudolphi, 1819

Семейство Raphidascarididae Hartwich, 1954
Род *Hysterothylacium* Ward & Magath, 1917

56. *Hysterothylacium aduncum* Rudolphi, 1802

Семейство Anisakidae Railliet & Henry, 1912
Род *Contracaecum* Railliet & Henry, 1912

57-58. Виды: *Contracaecum rudolphii* Hartwich, 1964; *Contracaecum multipapillatum* (Drasche, 1882) Lucker, 1941

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 ХАРАКТЕРИСТИКИ КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ГЕЛЬМИНТОВ ИССЛЕДОВАННЫХ РЫБ

Таблица 8 – Общая характеристика встречаемости и численности гельминтов рыб в проанализированных компонентных сообществах (КС) в Черном море у побережья Крыма

Вид гелминта	Виды рыб, в которых встречен гельминт	Доля (%) КСп*	Индекс обилия (экз./особь)	
			min–max (m±SE) – в КСп*	m±SE – для всех КС
1	2	3	4	5
Ligophorus szidati	*C. auratus, C. saliens*	78	0,15±0,1 – 16±6	6,4±1,12
L. vanbenedenii	*C. auratus*	80	0,06±0,04 – 72±64	15,5±1,9
L. acuminatus	*C. auratus, C. saliens*	17	1,8±1–133±46	6,7±1,25
L. cephali	*M. cephalus*	100	2,8±2,6 –144±107	64,8±20,7
L. mediterraneus	*M. cephalus*	100	1,4±0,7 – 30±7	15,4±2,9
L. llewellyni	*P. haematocheilus*	100	15±2,8 – 20,4±6,8	17,6±3
L. pilengas	*P. haematocheilus*	100	27±3,4 – 31±9	28,5±4
Lamellodiscus elegans	*D. annularis*	50	2,4±0,5 – 6±2	2,4±0,7
L. fraternus	*D. annularis*	25	3,8±1,5	1,1±0,5
Gyrodactylus mugili	*M. cephalus*	43	1,3±0,9 – 8±3,5	2,1±0,7
Polyclithrum ponticum	*M. cephalus*	14	1,1±0,8	0,13±0,09
Masocraes alosae	*A. immaculata*	90	0,6±0,6 –17±4,5	4,4±0,6
Solostamenides mugilis	*P. haematocheilus, C. auratus, M. cephalus*	56	0,07±0,07– 2,6±1,7	0,33±0,07
Axine belones	*B. belone*	100	0,5±0,3 – 4,4±1,5	2±0,3
Progrillotia dasyatidis l.	*A. boyeri, A. hepsetus*	33	0,03±0,03 –0,2±0,1	0,04±0,01
Scolex pleuronectis l.	*T. mediterraneus, B. belone, S. smaris*	17	0,08±0,06 –1,1±0,8	0,05±0,02
Haplosplanchnus pachysomus	*C. auratus, M. cephalus*	83	0,2±0,1 – 80±19	6,9±1,2
Dicrogaster contracta	*C. auratus*	73	1±0,6 – 9,8±4	2,9±0,4

Продолжение Табл. 8

1	2	3	4	5
D. perpusilla	*C. auratus*	40	0,03±0,03–0,4±0,2	0,12±0,05
Saccocoelium obesum	*C. auratus, M. cephalus*	86	0,13±0,13 – 9,1±4,5	3,3±0,4
S. tensum	*M. cephalus, C. auratus, P. haematocheilus, C. saliens*	89	1,1±0,5 – 30,6±11	8,4±0,9
Saccocoelium sp.	*M. cephalus*	100	5,6±2,7 – 100±70	44±10,3
Lecithobotrys putrescens	*C. saliens*	33	0,9±0,6	0,3±0,2
Schikhobalotrema sparisomae	*C. auratus*	67	0,11±0,11 – 3±1,4	0,8±0,2
Arnola microcirrus	*D. annularis*	75	1±0,5 – 2,6±0,9	1,6±0,4
Bacciger bacciger	*A. boyeri, A. hepsetus*	61	0,4±0,3 – 49±13	4,5±0,6
Monorchis monorchis	*D. annularis, S. smaris*	67	0,1±0,08 – 27±3,8	6,5±0,9
Helicometra fasciata	*D. annularis*	25	0,5±0,5	0,06±0,06
Lepocreadium floridanus	*T. mediterraneus*	88	0,13±0,05 – 9±2,7	1,5±0,3
Prodistomum polonii	*T. mediterraneus*	94	0,7±0,2 – 29±8	5,4±0,5
Pronoprymna ventricosa	*A. immaculata*	90	5,6±2,2 – 123±17	49,3±4,8
Pseudobacciger harengulae	*E. encrasicholus*	22	0,06±0,06 – 0,07±0,03	0,03±0,01
Galactosomum nicolai mtc.	*B. belone*	10	29,2±8,5	4,1±1,4
Stephanostomum cesticillum mtc.	*E. encrasicholus, T. mediterraneus*	62	0,25±0,2 – 3,5±0,3	1,4±0,09
S. bicoronatum mtc.	*Spicara smaris*	13	1,2±0,4	0,2±0,07
Ascocotyle sinoecum mtc.	*A. boyeri, L. saliens, C. auratus, M. cephalus, P. haematocheilus*	49	0,3±0,3 – 26,6±11	2,1±0,4
Stephanoprora polycestus mtc.	*A. boyeri*	14	13,3±3,3 – 19,6±1,8	1,7±0,3
Pygidiopsis genata mtc.	*A. boyeri*	7	0,6± 0,4	0,02±0,01
Podocotyle atherinae mtc.	*A. boyeri*	7	0,14±0,08	0,02±0,01
Galactosomum lacteum mtc.	*Spicara smaris*	38	6±1,6 – 37,6±8,5	6,1±1,5
Neochinorhynchus personatus	*M. cephalus*	83	1±0,6 – 9,8±5,7	6,5±1,9
Acanthogyrus adriaticus	*C. auratus*	53	0,03±0,03 – 2,5±2	0,24±0,08

Продолжение Табл. 8

1	2	3	4	5
Telosentis exiguus	*A. boyeri, A. hepsetus, B. belone, T. mediterraneus*	58	0,04±0,03 – 12±3	1,2±0,13
Southwellina hispida l.	*A. boyeri*	36	0,02±0,02 – 0,3±0,1	0,05±0,01
Dichelyne minutus	*A. boyeri*	14	0,1±0,07 – 0,2±0,1	0,03±0,01
Hysterothylacium aduncum	*A. immaculata, T. mediterraneus, B. belone,*	96	0,57±0,14 – 87±11	6,3±0,4
H. aduncum l.	*E. encrasicholus, C. auratus, A. boyeri, A. hepsetus, D. annularis, S. smaris*	62	0,04±0,04 – 30±6	2,8±0,25
Contracaecum rudolphii l.	*A. boyeri, A. hepsetus, B. belone, T. mediterraneus, M. cephalus, S. smaris*	66	0,05±0,04 – 19±13	0,6±0,07
Contracaecum multipapillatum l.	*A. boyeri, A. hepsetus, B. belone*	37	0,03±0,03 – 1,6±0,5	0,2±0,04
Cosmocephalus obvelatus l.	*A. boyeri, C. auratus, P. haematocheilus*	10	0,11±0,07 – 0,23±0,11	0,02±0,07
Paracuaria adunca l.	*A. boyeri, C. auratus, P. haematocheilus, M. cephalus, B. belone*	15	0,06±0,04 – 0,6±0,3	0,04± 0,008
Eustrongylides excisus l.	*A. boyeri, A. immaculata*	16	0,06±0,04 – 0,6±0,3	0,04±0,01
Philometra sp.	*P. aurata*	20	0,4±0,3 – 1,4±0,7	0,13±0,05

*КСп – компонентные сообщества, в которых встречен паразит; КС – Компонентные сообщества, в которых может быть встречен паразит.

Таблица 9 – Характеристика средних значений ЭИ и ИО видов в компонентных сообществах гельминтов, паразитирующих у 12 рыб в Черном море у побережья Крыма

Вид рыбы	Вид гельминта	Ср. ЭИ ± SE	Ср. ИО ± SE
1	2	3	4
Trachurus mediterraneus	*Scolex pleuronectis* l.	2,4 ± 1,3	0,03 ± 0,02
	Telosentis exiguus	7±5,9	0,7±0,7
	Contracaecum rudolphii l.	15±3,6	1,4±1,1
	Lepocreadium floridanus	15±2,8	1,2±0,5
	Stephanostomum cesticillum mtc.	19±6,9	0,5±0,2
	Prodistomum polonii*	58±6,4	6±1,7
	Hysterothylacium aduncum	67±7,1	5,1±0,9
Atherina boyeri	*Eustrongylides excisus* l.	0,14±0,14	0,003±0,003
	Dichelyne minutus l.	0,6±0,4	0,01±0,008
	Pygidiopsis genata mtc.	0,6±0,6	0,01±0,01
	Paracuaria adunca l.	0,9±0,6	0,01±0,005
	Progrillotia dasyatidis l.	1,2±0,9	0,02±0,01
	Cosmocephalus obvelatus l.	1,6±1,1	0,02±0,01
	Podocotyle atherinae	2,1±1,9	0,02±0,01
	Southwellina hispida	3,5±1,7	0,04±0,02
	Contracaecum multipapillatum l.	6,5±2,2	0,14±0,08
	Ascocotyle sinoecum mtc.	11,6±5,2	1,5±1,03
	Stephanoprora polycestus mtc.	13,8±9,4	2,3±1,6
	Hysterothylacium aduncum l.	15,2±3,6	0,39±0,1
	Telosentis exiguus	18,6±5,8	0,79±0,3
	Bacciger bacciger	27,1±8,4	9,6±5,4
	***Contracaecum rudolphii* l.**	41,2±6	1,2±0,1
Atherina hepsetus	*Contracaecum multipapillatum* l.	2±1,2	0,02±0,01
	Progrillotia dasyatidis l.	10±6,5	0,08±0,05
	Hysterothylacium aduncum l.	19,5±3,3	0,36±0,1
	Telosentis exiguus	30±8,9	0,63±0,2
	Bacciger bacciger	32,5±18,9	3,93±2,6
	***Contracaecum rudolphii* l.**	39±12	1,05±0,3

Продолжение Табл. 9

1	2	3	4
Diplodus annularis	*Helicometra fasciata*	1,75±1,75	0,05±0,05
	Hysterothylacium aduncum l.	4,75±4,75	0,05±0,05
	Arnola microcirrus	20±7	1,11±0,5
	Lamellodiscus fraternus	20,75±7,9	1,04±0,7
	Lamellodiscus elegans	42,5±13,1	3,07±0,7
	Monorchis monorchis	56,5±9,3	12,02±4,7
Mugil cephalus	*Paracuaria adunca* l.	2±2	0,03±0,03
	Polyclithrum ponticum	4±4	0,47±0,47
	Solostamenides mugilis	8±4,5	0,6±0,4
	Contracaecum rudolphii l.	11±6,4	0,28±0,19
	Gyrodactylus mugili	19±9,2	2,10±1,2
	Saccocoelium obesum	24±10,1	3,6±1,7
	Neochinorhynchus personatus	38±11,1	4,49±1,9
	Saccocoelium tensum	41±9,5	12,82±4,4
	Saccocoelium sp.	52±12,8	42±11,4
	Haplosplanchnus pachysomus	57±11	32,4±11,3
	Ligophorus mediterraneus	69±8,9	21,2±7,2
	Ligophorus cephali	81±5,4	57±20,2
Chelon saliens	*Haplosplanchnus pachysomus*	5±5	0,07±0,07
	Lecithobotrys putrescens	6±6	0,3±0,3
	Saccocoelium tensum	7±6,7	1,2±1,1
	Ascocotyle sinoecum mtc.	25±25	3,2±3,2
	Ligophorus szidati	50±25,6	5,4±2,9
	Ligophorus acuminatus	66,7±33,4	61,5±38,8
Planiliza haematocheilus	*Solostamenides mugilis*	4±4	0,07±0,07
	Contracaecum rudolphii l.	7±7	0,14±0,14
	Paracuaria adunca l.	14,7±9,7	0,24±0,14
	Ascocotyle sinoecum mtc.	17,7±8,87	2,26±1,15

Продолжение Табл. 9

1	2	3	4
	Saccocoelium tensum	20,3±6,1	1,22±0,5
	Ligophorus llewellyni	69,7±10,2	13,5±1,8
	Ligophorus pilengas	69,7±10,2	21,6±2,7
Belone belone	*Scolex pleuronectis* l.	0,7±0,7	0,01±0,01
	Cosmocephalus obvelatus l.	0,9±0,9	0,02±0,02
	Paracuaria adunca l.	2,7±2,7	0,03±0,03
	Galactosomum nicolai	3,9±3,9	2,6±2,6
	Contracaecum multipapillatum l.	4±4	0,06±0,06
	Contracaecum rudolphii l.	12,2±3	0,18±0,04
	Telosentis exiguus	29,9±10	1,47±0,6
	Hysterothylacium aduncum	30,1±9	1,36±0,6
	Axine belones	37,6±2,4	1,19±0,3
Alosa immaculata	*Eustrongylides excisus l.*	3±1,9	0,06±0,04
	Aphanurus stossichii	6±3,7	0,17±0,04
	Mazocraes alosae	39,3±6,1	3,34±1,4
	Hysterothylacium aduncum	44±8,1	13,9±7,3
	Pronoprymna ventricosa	52±8,9	48,6±13,2
Chelon auratus	*Paracuaria adunca* l.	0,7±0,7	0,01±0,01
	Contracaecum rudolphii l.	0,9±0,6	0,01±0,01
	Hysterothylacium aduncum l.	0,9±0,7	0,01±0,009
	Cosmocephalus obvelatus l.	0,9±1	0,01±0,01
	Ligophorus acuminatus	1,4±1,4	0,12±0,1
	Philometra sp.	2,4±1,4	0,1±0,05
	Contracaecum multipapillatum l.	4±1,6	0,04±0,01
	Acanthogyrus adriaticus	9±3,9	0,5±0,22
	Dicrogaster perpusilla	10±2,9	0,2±0,06
	Solostamenides mugilis	13,7±2,7	0,2±0,06
	Ascocotyle sinoecum mtc.	13,9±5,8	1,4±0,9
	Schikhobalotrema sparisomae	15±4,2	0,8±0,2
	Haplosplanchnus pachysomus	26±5,2	2,0±0,6

Продолжение Табл. 9

1	2	3	4
	Dicrogaster contracta	32±8,4	3±0,8
	Saccocoelium obesum	33,8±7,5	3±0,8
	Saccocoelium tensum	39,4±8,2	8,8±2,4
	Ligophorus szidati	40,2±6,1	6,8±1,7
	Ligophorus vanbenedenii	46,9±6,9	15,9±4,7
Spicara smaris	*Scolex pleuronectis* l.	4,6±2,9	0,2±0,16
	Stephanostomum bicoronatum mtc.	5±5	0,2±0,15
	Contracaecum rudolphii l.	17,4±5,9	0,5±0,3
	Monorchis monorchis	18±9	1,9±1,1
	Galactosomum lacteum mtc.	31,8±15,4	7,1±5,2
	***Hysterothylacium aduncum* l.**	87,8±5,1	9,13±1,8
Engraulis encrasicolus	*Pseudobacciger harengulae*	0,9±0,6	0,01±0,008
	***Hysterothylacium aduncum* l.**	36±10,7	5,0±2,9
	***Stephanostomum cesticillum* mtc.**	52,6±8,8	1,5±0,4

***** жирным шрифтом выделены виды гельминтов, входящие в группу доминирующих видов в соответствующих компонентных сообществах

Таблица 10 – Сравнение характеристик структуры исследованных сообществ гельминтов 12 видов рыб

Вид рыбы	r-Пирсона logИО vs. ЭИ	Среднее кол-во видов в		NODF	z-оценка NODF, p-значение
		инфра-сообществе	компонентном сообществе		
C. auratus	0,72	3	7	37	19; p<0,01
A. boyeri	0,80	2	6	28	26; p<0,01
M. cephalus	0,73	4	5	57	6,3; p<0,01
B. belone	0,80	2	4	37	20,6; p<0,01
P. haematocheilus	0,89	2,5	3	49	1,8; p<0,05
C. saliens	0,90	2	3	61	4; p<0,01
D. annularis	0,78	2	3	44	5,7; p<0,01
T. mediterraneus	0,84	2	4,5	53	23; p<0,01
A. hepsetus	0,91	2	5	42	7,3; p<0,01
S. smaris	0,84	2	3	57	19; p<0,01
A. immaculata	0,74	2	4	31	11; p<0,01
E. encrasicolus	0,87	1,5	2	48	18; p<0,01