

Review articles

Trematode-host interaction by an example of *Cryptocotyle* infection in fish of the *Gobiidae* family in estuary waters and the Black Sea in Southern Ukraine

Received: 08 January 2020
Revised: 27 January 2020
Accepted: 16 February 2020

S. L. Honcharov

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Polkovnyka Potekhina Str., 16, Kyiv, 03041, Ukraine

Tel.: +38-097-90-22-685
E-mail: sergeyvet85@ukr.net

Cite this article: Honcharov, S. L. (2020). Trematode-host interaction by an example of *Cryptocotyle* infection in fish of the *Gobiidae* family in estuary waters and the Black Sea in Southern Ukraine. *Theoretical and Applied Veterinary Medicine*, 8(1), 3–8. doi: 10.32819/2020.81001

Abstract. This article presents the results of an analysis of the formation and functioning of the «parasite-host» system, as well as its constituent elements, on the example of goby fish (*Gobiidae*) and trematodes of the *Heterophyidae* family. The research work consisted of separate stages: determine the distribution of the causative agent of cryptocotylidosis among goby fish in a natural reservoir, study clinical signs during this parasitic disease; conduct an experimental invasion of research ducklings in order to determine the pathogenic effects on the bird organism and study the morphology of the mature parasite. The main stages of cryptocotylidosis pathogen life cycle were outlined. The distribution of this parasite in the Dnieper-Bug estuary water area and part of the Black Sea in the Nikolaev and Odessa regions was established. It was noted that the parasitic trematode strategy and shared co-evolution led to the appearance, during evolution, of adaptations that balance the dynamic interaction between the parasite and its host: anatomical and morphological characteristics, antigenic mimicry, physiological and trophic characteristics of the parasitic way of being, etc. We also present an analysis of the *Heterophyidae* families' trematode behavioral characteristics at different stages of development: eggs, sporocysts, miracidia, cercaria, metacercaria and daydreaming – are mature individuals. Trematode's adaptive abilities appear already in the early stages of its life cycle. According to the results of experimental invasion of research ducklings, the pathogenic effect of the cryptocotylidosis causative agent on the bird organism as the definitive host was established. While determining features of the parasites pathological effect on the organism of experimental ducklings, we recorded inflammatory processes in the intestines of birds: enteritis of varying severity, secondary lesions of the hepatobiliary system. The influence of the parasite on the host organism is not limited only to changes at the organ level. Non-specific protection is manifested mainly through the development of inflammatory reactions at the cellular and humoral levels. A retrospective literature analysis on the basic principles of the «parasite-host» interaction system was also carried out.

Keywords: goby fish; trematodes; cryptocotylidosis; life cycle; adaptation.

Взаємодія в паразито-хазяїнних відносинах на прикладі криптокотильозу риб родини *Gobiidae* в лиманних водах та акваторії Чорного моря півдня України

С. Л. Гончаров

Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ, Україна

Анотація. Наведено результати аналізу формування та функціонування системи «паразит – хазяїн», а також її складових елементів, на прикладі бичкових риб (*Gobiidae*) і трематод родини *Heterophyidae*. Подано дані щодо поширення збудника криптокотильозу серед бичкових риб природної водойми, клінічних ознак за даного паразитарного захворювання; результатів експериментального інвазування дослідних каченят із метою визначення патогенного впливу на організм птаха та з'ясування особливостей морфології статевозрілого паразита. Викладено основні моменти життєвого циклу збудника криптокотильозу. Встановлено поширення зазначеного паразита в акваторії Дніпро-Бузького лиману та частини Чорного моря Миколаївської та Одеської областей. Зазначено, що паразитична стратегія трематоди та сумісна коеволюція зумовили виникнення, в процесі еволюції, пристосувань, що збалансують динамічну взаємодію між паразитом та хазяїном: анатомо-морфологічні характеристики, антигенна мімікрія, фізіологічні та трофічні особливості паразитичного способу існування тощо. Адаптивні здатності паразитів трематод проявляють себе ще на ранніх етапах життєвого циклу. За результатами експериментального інвазування дослідних каченят встановлено патогенний вплив збудника криптокотильозу на організм дефінітивного хазяїна – птаха. Визначаючи особливості патологічного впливу паразитів на організм дослідних каченят, реєстрували запальні процеси кишкової трубки птахів: ентерити різного ступеня важкості, вторинні ураження гепатобілярної системи. Вплив паразита на організм хазяїна не обмежується змінами на органному рівні. Неспецифічний захист проявляється, в основному, шляхом розвитку запальних реакцій на клітинному і гуморальному рівнях. Проведено ретроспективний аналіз літературних джерел щодо основних принципів взаємодії у паразито-хазяїнній системі.

Ключові слова: бичкові риби; трематоди; криптокотильоз; життєвий цикл; адаптації.

Вступ

Академік К. І. Скрябін, констатує «велич» феномену паразитизму, його поширення серед багатьох груп тваринного і рослинного царства, відкрив низку закономірностей, які зумовлюють зв'язки між ступенем біорізноманіття паразитичних форм та складністю їх організації. Паразитизм – еволюційно необхідна та обов'язкова для прогресивного розвитку тваринного та рослинного світу форма життя на Землі (Astafev & Petrov, 1992; Roytman & Beer, 2008).

На думку Markevich (1985), «паразитизм» не є шкідливим явищем «взагалі», його не можна «вигнати із біосфери, оскільки він необхідний в природних угрупованнях, але і не можна ним не керувати в антропоценозах».

Як вважають науковці сучасності, «паразитизм» – це спосіб співіснування організмів, який базується на рухомій рівноважній системі, що складається з двох біологічних компонентів (партнерів), які належать до різних видів, один з яких володіє патогенністю, а другий організм – хазяїн. Останній виступає в ролі джерела поживних речовин та середовищем існування. Але принципів сучасних поглядів полягає саме в наявності сформованих у ході еволюції пристосувальних взаємовідносин між паразитичним організмом та хазяїном (Muñoz et al., 2005). Такі відносини являють собою багатокомпонентні рівні адаптацій паразита та хазяїна, включаючи: морфологічні зміни, генетичний поліморфізм на клітинному рівні, фізіологічні та біохімічні пристосування тощо (Hudson et al., 2006). Також важливим аспектом постає можливість переходу адаптаційної взаємодії між паразитом та його хазяїном, у ряді випадків або у визначених умовах, в антагоністичні відносини (Gibson et al., 2002; Klein et al., 2004). Тому, проводячи ретроспективний огляд наукових джерел літератури, можна чітко відслідкувати зміну поглядів щодо паразитизму – від «симбіозу» до вираженого «антагонізму».

В останні роки вкрай велике значення надається вивченню відносин у системі паразит–хазяїн. Відомо, що еволюція відносин паразита і хазяїна спричинила появу в ендopаразитах специфічних механізмів контролю фізіологічного статусу хазяїна для перебудови його організму з метою створення для себе оптимальних умов розвитку і розмноження (Bodnya et al., 2008).

Система паразит–хазяїн – це система функціонування на основі принципів подвійного зв'язку. Не всі реакції паразитів на сигнали, які надходять від хазяїна, потрібно розглядати як адаптації. Зниження плодючості або навіть загибель частини паразитів у випадку перезараження хазяїна хоча і може на деякий час стабілізувати існування паразито-хазяїнної системи, але такі випадки не можна розглядати як адаптивну систему (Prenter et al., 2004; Hudson et al., 2006).

Тривала сумісна еволюція – коеволуція системи паразит–хазяїн спонукала до певної взаємоприспосованості (Klein et al., 2004). Але паразитизм належить до антагоністичної форми міжвидових взаємовідносин, коли один вид використовує інший як джерело харчування та середовище існування. Проте враженість цього антагонізму різна і склалась вона у процесі філогенетичного розвитку. У філогенетично молодих системах паразит–хазяїн антагонізм більш виражений, а тому перебіг хвороби у хазяїна важчий. А у філогенетично старих, збалансованих системах прояв антагоністичних відносин слабший. Прийнято вважати, що згладжування антагонізму у цій системі зумовлене біохімічним «зближенням» антигенних структур обох складових системи. Тож, як правило, при гельмінтозах стійкого імунітету не виникає, тому людина або тварина може хворіти одним і тим же гельмінтозом декілька раз. У високозбалансованих системах взаємовідносини між паразитом і хазяїном частіше проявляються у формі латентної інвазії, яка

перебігає безсимптомно, але при цьому зберігається здатність бути джерелом збудника (Tokmaleva & Kozhevnikova, 2010). Антагоністичний характер відносин у системі паразит–хазяїн апріорно передбачає як один з основних критеріїв паразитизму шкідливість для організму хазяїна.

Взаємодія між паразитом та хазяїном може визначатися на рівні окремих особин. Така взаємодія може закінчуватися по-різному: викликати гострі патологічні стани та захворювання. Патогенність паразитів та хвороби, що ними викликаються, становлять важливу прикладну проблему для ветеринарної медицини (Zhavoronkova & Novak, 2015).

Нині бачаться актуальними захворювання риб, які раніше не реєструвалися на певних територіях або не мали значного поширення (Sudarikov et al., 2006). До таких паразитарних хвороб належить і криптокотильоз, викликаний метацеркаріями родини *Heterophyidae*. Збудник криптокотильозу паразитує в кишках рибоїдних птахів, морських ссавців, собак, а також у людини (Kurochkin & Biserova, 1996; Moshu, 2014) Проміжна стадія розвитку, метацеркарій, паразитує в тканинах риб, в основному, родини *Gobiidae* (Malek, 2004). В роді нараховується 8 видів: *Cryptocotyle concava* Creplin, 1825; *Cryptocotyle lingua* Creplin, 1825; *Cryptocotyle jejuna* Nicoll, 1907; *Cryptocotyle badamshini* Kurochkin, 1959; *Cryptocotyle cryptocotylodes* Issaitschikow, 1923; *Cryptocotyle delamurei* Jurachno, 1987; *Cryptocotyle quinqueangularis* Skrjabin, 1923; *Cryptocotyle thapari* McIntosh 1953 (Keys to the Trematoda, 2002, 2005, 2008).

Тому мета роботи полягала у аналізі взаємодії найпоширенішого паразитозу природних водойм півдня України – криптокотильозу і промислових риб родини *Gobiidae* в паразито-хазяїнних відносинах.

Поширення криптокотильозу бичкових риб в Україні та світі

Цього збудника реєстрували в морських та лиманних водах ряду країн: Росії, Німеччини, Болівії, Великобританії, Болгарії, Франції, Молдови, Польщі тощо (Gardner, & Thew, 2006; Thieltges et al., 2006; Rolbieka, 2006; Martinenko, 2016). На території України зареєстровано паразитування *C. jejuna* в Керченській протоці у чайки *Larus cachinnans*.

Збудників цього виду раніше на території України не реєстрували (Martynenko, 2012). Проміжними хазяями є молюски *Hydrobia ulvae* (*Peringia ulvae*) у водах Атлантичного океану, що омивають Великобританію, Францію та Ірландію (Thieltges et al., 2006). В Україні зареєстровано паразитування у молюсків *Hydrobia acuta* (Martynenko & Kornuychuk, 2013).

Відповідно до результатів наукових досліджень було виявлено ураження бичкових риб природних водойм півдня України збудником криптокотильозу. Так, серед популяції бичків, які були виловлені в акваторії Дніпро-Бузького лиману та прибережної частини Чорного моря, встановлено ураження метацеркаріями трематоди *Cryptocotyle concavum* і *Cryptocotyle jejuna*. Показники екстенсивності інвазії різнилися залежно від видової належності гідробіонтів. Максимальні показники інвазії реєстрували у *N. melanostomum* – 59,2 %. Менші показники екстенсивності ураження відмічали у *N. fluviatialis* та *M. batrachocephalus* – 30,4 та 17 % відповідно. Аналізуючи показники інтенсивності інвазії досліджуваних риб, встановлювали, що найвищі показники реєстрували у *N. melanostomum* – 211 личинок паразита, а у *N. fluviatialis* та *M. batrachocephalus* – 124 та 89 метацеркарій трематод роду *Cryptocotyle* відповідно (Honcharov et al., 2017).

Акваторія Дніпро-Бузького лиману поблизу мису Аджигол – це перехідна зона змішаних вод – солоні морські води Чорного моря змішуються із прісними водами, які несуться із Бузького лиману (Південний Буг та Інгул) та дельти Дніпра. Прісні води багаті на неорганічні речовини та біогенні елементи, які

у ділянці змішування формують зону насиченого біотопу: зообентосу, фітопланктону та іхтіофауни. Саме тому найбільші показники ураження бичкових риб збудиком криптоколюзу ми зареєстрували в акваторії поблизу мису Аджигол. Середній показник екстенсивності криптокотильозної інвазії у досліджуваній акваторії склав 31,4 % (Honcharov et al., 2017).

Біологія життєвого циклу збудника криптокотильозу та його коєволюція в паразито-хазяїнній системі

У циклі розвитку трематод, личинки яких паразитують у тканинах або порожнині риб, характерна зміна середовища існування з водного (проміжний хазяїн) на наземно-повітряне (дефінітивний хазяїн). Для виконання фаз розвитку паразитів із водного середовища в наземно-повітряне еволюційно сформувався складні механізми (Zhavoronkova & Novak, 2015).

Риба, особливо лиманних та морських вод, може бути фактором небезпеки зараження людей та тварин, оскільки є носієм гельмінтів, що становлять потенційну загрозу епідеміологічному благополуччю, тож потребує ретельної систематичної уваги під час проведення ветеринарно-санітарного оцінювання та недопущення такої риби в реалізацію. Встановлено поширення збудника криптокотильозу в ділянці Дніпро-Бузького лиману та акваторії Чорного моря Миколаївської та Одеської областей.

Після виходу мірацидів із яєць останні, завдяки фото- та гетаксису, переміщуються в такі шари води, де найбільше шансів інвазувати потрібного моллюска-хазяїна. Але розподілення личинок паразитів у воді все одно відбувається не рівномірно, що забезпечує реалізацію стратегії максимальної дисперсії розподілення. За впливу низки біотичних та абіотичних факторів личинки змінюють характер своєї поведінки та можуть переміщуватися в шарах води в пошуках моллюсків. У водоймах, як правило, відбувається незначне скупчення молодих личинок, особливо в місцях найбільш імовірного перебування моллюсків (Galaktionov & Dobrovolskiy, 1998). З часом швидкість руху мірацидів значно знижується, а також і траєкторія руху. Це пов'язано зі зменшенням «рухового» глікогену (Semenov, 1991).

Хоча слід зазначити, що чіткої та закономірної поведінкової реакції руху личинок трематод у товщі води не існує. Така стратегія дає можливість збільшити шанси інвазування моллюсків-хазяїв. Із часом у мірацидів переважає негативний фототаксис. Поведінка мірацидів адаптивна, але адаптації проявляються не на рівні одного паразита, а на рівні окремої локальної геміпопуляції паразитів, що перебуває в даний момент та у даній водоймі. Саме тому досягнути рівномірного розподілення личинок по всій площі водойми не можливо. Личинки утворюють своєрідні «хмари» з досить вираженим градієнтом щільності, але самі ці «хмари» не залишаються постійними – в них повсякчас відбувається перерозподіл мірацидів у відповідності зі швидкими змінами умов навколишнього середовища (Galaktionov & Dobrovolskiy, 1998).

Материнські спороцисти трематоди, що народили редії, локалізуються, як правило, в гемоцелі мантийного комплексу органів моллюска або в серці. В подальшому підростаючі редії мігрують до ділянки внутрішнього мішка ділянки печінки та гонад (Tihomirov, 1980). Ниткоподібні спороцисти пронизують печінку моллюска, утворюючи каналоподібні перфорації, через які паразит отримує поживні речовини з течією гемолімфи, а також кисень.

Адаптивні здатності паразитів трематод проявляють себе ще на ранніх етапах життєвого циклу, які виражені в протективних здатностях тегумента. Реалізація захисної функції тегумента проявляється в присутності надмембранного комплексу (глікокаліксу), який імітує тканини моллюска-хазяїна і тому паразити не розпізнаються його амебоцитами як чужорідними елементами (Bogitsh, 1986). Тобто мова йде про так звану антигенну мімікрію. На користь такого твердження говорить від-

сутність інкапсуляції спороцист та редій в організмі моллюска. Капсула формується лише навколо старих особин, що перестають функціонувати, тегумент яких підданий деструктивним процесам (Koei, 1986). Під час перебування в організмі моллюска та проходження певних етапів перетворення, що лежать в основі життєвого циклу трематоди родини *Heterophyidae*, відбуваються значні механічні пошкодження внутрішніх органів першого проміжного хазяїна – моллюска. Такий вплив закономірно може спричинити зниження життєздатності моллюска, втрату можливості до відтворення або навіть призвести до загибелі індивіда. Реалізація стратегії розвитку полягає в завершенні першого етапу функціонального онтогенезу – проникнення в другого проміжного хазяїна, будучи на морфологічному етапі розвитку церкарії (Helmbly, 2009).

Церкарії родини *Heterophyidae* досить добре пристосовані до пошуку та проникнення в тіло проміжного хазяїна. Для цього вони мають низку морфологічних особливостей: присутність дорсовентральної плавальної мембрани, цистогенних та інших численних залоз проникнення, які на даному етапі не диференціюються на окремі групи. Церкарії використовують окремі стимули-сигнали. Як встановлено, температурний фактор взагалі не має жодного значення. Виявлено, що первинний контакт може провокувати турбулентність, що утворюється у воді під час руху риби; хімічні сигнали – підвищення вмісту вуглекислоти у воді; присутність у покривах риб глікопротеїнів із сіаловою кислотою та глюкозамінгліканів (Kumari et al., 2009). Комбінації поведінкових реакцій, що забезпечують проникнення паразита в організм хазяїна, можуть запускатися різноманітними комбінаціями жирних кислот, протеїнів, глікопротеїнів із сіаловою кислотою. Саме глікопротеїни із сіаловою кислотою дозволяють церкаріям відрізнити слиз риб від слизу, що виділяється покривами безхребетних тварин (Yoshinaga, 2002).

Проникнення церкарія в організм риб відбувається за допомогою стилету, який занурений в окремий карман, що утворений інвагінацією тегумента. Рухливість стилету забезпечують пучки м'язових волокон, які прикріплені до донної фіброзної пластинки його кармана. На поверхні церкарія містяться численні мукоїдні залози, які є похідним тегумента церкарія та виділяють секрет, що формує складний надмембранний комплекс, який забезпечує нормальне функціонування личинки в зовнішньому середовищі.

Після проникнення церкарія в тканини хазяїна відбувається процес перетворення, так званої «трансформації», який триває близько 3 годин та супроводжується змінами покривів личинки. У личинки, котра щойно потрапила до організму хазяїна та відкинула хвіст, на поверхні тегумента формуються численні мікрворсинки, але через 40–60 хв після проникнення вони злущуються (McLaren & Hocksley, 1977). Достовірно встановлено, що в ході трансформації разом із мікрворсинками злущується вся «церкаріальна» плазматична мембрана та асоційований разом із нею глікокалікс, до складу якого входять глікопротеїни, які володіють антигенними властивостями (Caulfield et al., 1988). Ці пристосування зменшують зв'язування антитілами і фіксацію комплімента хазяїна та відповідно підвищують резистентність церкарія, який проходить певні етапи життєвого циклу. Всі зазначені вище структурні пристосування, що являють собою елементи взаємодії паразито-хазяїнних відносин, дозволяють уникати розпізнавання імунною системою хазяїна та контактувати з таким «імунним» середовищем як кров хребетних (Smithers & Doenhoff, 1982).

Клінічні ознаки криптокотильозу та адаптаційні стратегії паразита

Незважаючи на те, що церкарії трематод родини *Heterophyidae* прийнято вважати такими, що пасивно інвазують хазяїна, але пасивно вони поведуться лише до первинного кон-

такту з рибами. Після контакту вони досить активні. Зміст поведінкової програми визначається рангом проміжного хазяїна. Оскільки риби – це другі проміжні хазяї, церкарії проникають в їхні тканини та інкапсулюються.

Певну зацікавленість становить факт віднесення криптокотильозу до так званих «чорноплямистих» або «чорнильних» хвороб риб. Так, за цього захворювання відмічають значне відкладання пігменту меланіну навколо капсули метацеркарія криптокотильозів. Процес меланогенезу відбувається за впливу альфа-меланінстимулюючого гормону, який синтезується в середній долі гіпофізу хребетних тварин, зокрема і гідробіонтів. Вказаний гормон взаємодіє з поверхневою мембраною меланоцита та запускає каскадний процес утворення меланіну в тканинах організму (Britton, 1986). Слід відмітити цю особливість не лише для криптокотильозу, а й для деяких інших метацеркарних трематодозів, зокрема, такими властивостями володіють паразити родини *Diplostomatidae*: *Postodiplostomum cuticola* та інші.

Метацеркарії *C. concavum* і *C. jejuna* встановлювали під час клінічного огляду бичкових риб. Вони були насиченого чорного кольору, дещо опуклими та піднімалися над поверхнею тіла риби. Переважно кількість метацеркарій виявлено на лусці та шкірі дорсальної поверхні тіла риб, а також на поверхні грудних та хвостовому плавцях. Відмічали метацеркарії на внутрішній поверхні черевної стінки, де реєстрували в одиничних випадках (Honcharov et al., 2017).

Метацеркарії, які використовують другого проміжного хазяїна, морфологічно більш досконалі, ніж церкарії. Наступне поглиблення взаємовідносин в паразито-хазяїнській системі метацеркарія – другого проміжного хазяїна – дає можливість досягти значних морфофункціональних перебудов в організмі паразита (Dönges, 1969). Таким чином, взаємовідносини паразита і хазяїна – складний процес, який залежить від різних факторів генетичної, біотичної та абіотичної природи і супроводжується фізіологічними, морфологічними та імунологічними адаптаціями (Van Riet et al., 2007). Але боротьба організму хазяїна з паразитами – це важливий фактор еволюції самих паразитів (Shevchuk, 2013).

Із включенням до життєвого циклу другого проміжного хазяїна зникає необхідність наявності другої капсули, яка утворюється в організмі риб після проникнення та переходу до стадії метацеркарія. Більше того, зникає перешкода у проникненні поживних речовин, які циркулюють в організмі хазяїна, безпосередньо до паразита, що розвивається. У процесі пристосування трематод родини *Heterophyidae* до паразитування в організмі хазяїна циста стала більш тонкостінною в процесі філогенезу. Кількість шарів цисти таких трематод не перевищує двох. При цьому процес утворення цисти відбувається дещо пізніше, і лише після проникнення паразита в організм риб, його міграції і лише після цього – інцистування.

У *Heterophyidae* обидва шари цисти утворені за рахунок послідовного виведення із зовнішньої пластинки тегумента акумульованого у ній секрету субтегументальних залоз, які мають чотири типи (Day, 1976; Bock, 1988, 1989). Внутрішній шар цисти утворений із секрету цистогенних залоз. До складу цього шару входять білки та вуглеводи (Genetsinskaya, & Bhutta, 1976). Експериментально доведено, що перший шар цисти забезпечує хімічну стійкість, а внутрішній – механічну міцність (Bock, 1989).

Молекулярна мімікрія, як вид протиімунного захисту паразита, полягає в тому, що паразит укритий речовинами, що кінетичні з білками хазяїна, завдяки чому досить часто не розпізнається факторами імунної системи хазяїна (Van Riet et al., 2007). Але слід зазначити, що навіть за присутності антигенної мімікрії у паразитів, що проникають до тканин хазяїна, та відносно імунологічну толерантність, цисти такими властивостями не володіють, тому сприймаються організмом риб як ксеноген-

ний об'єкт (Shishova-Kasatochkina & Leutskaya, 1979). Саме тому відбувається перетворення захисної капсули на органоподібну структуру, яка забезпечує стабілізацію взаємовідносин у системі паразит – хазяїн. Навколо інцистованого метацеркарія формується сполучнотканинна капсула як захисна реакція хазяїна на вторгнення паразита.

Деякі паразити можуть секретувати розчинні псевдоантигени, які відсутні на поверхні цього паразита. Таким чином паразит індукує імунну відповідь організму хазяїна проти цих антигенів, «відволікаючи» увагу імунної системи від антигенів поверхні паразита (Helmbj, 2009).

Із часом на поверхні тегумента утворюються складки, які поглиблюються та утворюють систему анастомозуючих каналців. Завдяки таким адаптаціям значно збільшується площа тегумента, що необхідна для поліпшення всмоктування поживних речовин, які розчинені у плазмі крові та міжтканинній рідині хазяїна (Cheng, 1984). Такі адаптивні особливості мають глибокий фізіологічний сенс, оскільки на забезпечення первинного контакту витрачається енергія хазяїна, а не паразита. Проникнення через бар'єри (поверхневий слиз гідробіонтів та покриви) дозволяє економити енергію за рахунок спрощення пенетраційних апаратів (стилета) (Vizioli & Salzet, 2002; Radek & Gallo, 2007).

Отже, паразито-хазяїнська система метацеркарія – другий проміжний хазяїн – виконує три основні функції: забезпечення за рахунок енергетичного потенціалу хазяїна визначеного обсягу онтогенетичних перетворень та досягнення останнім інвазійного стану; збереження інвазійного паразита протягом відносно тривалого часу; передачу, за можливості, паразита дефінітивному хазяїну.

Патогенний вплив паразита на організм дефінітивного хазяїна

Після потрапляння метацеркарія до організму дефінітивного хазяїна паразит завершує останній етап онтогенетичного перетворення особин гермафродитного покоління і настає нова фаза – марити.

Руйнування капсул метацеркаріїв родини *Heterophyidae* відбувається за рахунок дії шлункових і кишкових ферментів організму хазяїна – рибеїдного птаха, або навіть людини.

Паразитуючи у шлунково-кишковому каналі, збудники криптокотильозу, як правило, локалізуються в передніх відділах кишкової трубки. Досліджуючи вплив паразита на організм дефінітивного хазяїна – каченят, реєстрували ентерити різного ступеня важкості. Як результат токсичного впливу продуктів життєдіяльності паразита відмічали вторинні ураження печінки (Honcharov, 2017).

Неспецифічний захист проявляється в основному шляхом розвитку запальних реакцій на клітинному і тканинному рівнях. У відповідь на пошкодження тканин і клітин, спричинені паразитами і продуктами його життєдіяльності, в організмі хазяїна виділяються біологічно активні речовини: серотонін, гістамін, простагландини – медіатори запалення. Вони спричинюють підвищення проникності судин, внаслідок чого виникає інфільтрація тканин лейкоцитами, стаз і тромбоз у судинах, накопичення в запальному ексудаті специфічних клітин білої крові. Паразит сенсibiliзує організм хазяїна, викликаючи його алергізацію та інші імунологічні реакції різних типів. У місцях проникнення паразитів або їх локалізації формуються сполучнотканинні капсули, які певною мірою ізолюють паразитів від організму хазяїна. Також завдяки таким механізмам знижується потрапляння метаболітів та продуктів метаболізму до організму хазяїна (Baryshnikov, 2005). Паразити індукують запальні реакції у тканинах, активуючи макрофаги з утворенням цитокінів, включаючи фактор некрозу пухлин (TNF), інтерлейкіни (IL-1, IL-6, IL-8), лізоцим, антимікробні білки та пептиди, ферменти, що провокують утворення оксиду азоту та інші окисню-

вальні процеси (Jones, 2001; Alvarez-Pellitero, 2008).

Слід зазначити, що в нормативно-правових документах та методиках, які використовуються в рутинних дослідженнях, цей гельмінт не відмічено як такий, що становить загрозу здоров'ю людини. Це захворювання має епідеміологічне значення, а тому потребує великої уваги як ветеринарних фахівців – у забезпеченні населення безпечною рибною продукцією, так гельмінтологів для вивчення біології розвитку та особливостей поширення збудника криптокотильозу.

Висновки

Таким чином, паразити адаптуються та швидко вдосконалюються у процесі еволюції. В результаті такого природного відбору виживають найприспособаніші особини. Саме тому протистояння двох елементів паразитарної системи – паразита та хазяїна – забезпечує функціонування такої системи; розширення та збереження умовних меж такої взаємодії. Зокрема, на прикладі криптокотильозної інвазії серед бичкових риб вивчено клінічні прояви вказаного паразитарного захворювання, а проведення експериментального інвазування дослідних каченят дозволило оцінити патогенний вплив на організм птаха. Окрім цього, паразити у процесі коєволюції пристосовуються до «нових» хазяїв, що стимулює до збільшення переліку потенційних хазяїв (полігостальність), а, відповідно, й ареалу свого існування (рибоїдні птахи, коти, собаки, а також людина). Слід зазначити, що криптокотильоз має також епідеміологічне значення. При цьому і хазяїн (риби) розвиває нові шляхи та способи захисту та боротьби з паразитом, які проявляються не лише в утворенні сполучнотканинної капсули навколо метацеркаря, а й у меланізації ділянок ураження.

Ці явища мають циклічно-безперервний характер, коли вдосконалення паразита, його паразитарної стратегії, морфологічних характеристик та іншого, з метою протистояння організму хазяїна, логічно індукує вдосконалення способів захисту й у хазяїна (риби).

References

- Alvarez-Pellitero, P. (2008). Fish immunity and parasite infections: from innate immunity to immunoprophylactic prospects. *Veterinary Immunology and Immunopathology*, 126(3-4), 171–198.
- Astafev, B. A., & Petrov, O. E. (1992). Evolyutsionno-geneticheskaya teoriya parazitizma [Evolutionary genetic theory of parasitism]. *Uspehi Sovremennoy Biologii*, 109(2), 163–175 (in Russian).
- Baryshnikov, E. N. (2005) *Meditsinskaya parazitologiya: uchebnoe posobie* [Medical Parasitology: A Training Manual]. Moskva: Vldos-Press. 144 (in Russian).
- Bikhovskaya-Pavlovskaya, I. E. (1985). Parasites of fish: Study Guide. Nauka, Leningrad, 121 (in Russian).
- Bodnya, E. I., Garyuk, G. I., Filatova, I. V., & Golovko, A. N. (2008). Allergicheskie rinity i parazitarnye invazii cheloveka [Allergic rhinitis and parasitic infestations of humans]. *Mezhdunarodnyy Meditsinskiy Zhurnal*, 2, 57–60 (in Russian).
- Bogitsh, B. J. (1986). An overview of surface specializations in the digenetic trematodes. *Hydrobiologia*, 132(1), 305–310.
- Bock, D. (1988). Formation, histochemistry and ultrastructure of the metacercarial cyst wall of plagiorchis species 1 (trematoda, plagiorchidae). *International Journal for Parasitology*, 18(3), 379–388.
- Bock, D. (1989). Hatching mechanism of the metacercaria of Plagiorchis species 1 (Trematoda: Plagiorchidae). *Journal of Helminthology*, 63(2), 153–171.
- Britton, G. (1986). Biochemistry of natural pigments. Moscow. Mir, (in Russian).
- Bray, R. A., Gibson, D. I., & Jones, A. (Eds.). (2008). Keys to the Trematoda, Volume 3. Wallingford : CABI Publ.
- Caulfield, J. P., Yuan, H., Cianci, C. M. L., & Hein, A. (1988). Schistosoma mansoni: Development of the cercarial glycocalyx. *Experimental Parasitology*, 65(1), 10–19.
- Cheng, T. G. (1984). The physiology of trematodes. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 33(6), 1285–1285.
- Day, M. F. (1976). Changes in the epidermis of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) during metamorphosis of cercaria to metacercarian the second intermediate (fish) host. *Parasitology*, 73, 24.
- Dönges, J. (1969). Entwicklungs- und Lebensdauer von Metacercarien. *Z. F. Parasitenkunde* 31, 340–366.
- Galaktionov, K. V., & Dobrovolskiy, A. A. (1998). Proishozhdenie i evolyutsiya zhiznennykh tsiklov trematodi [The origin and evolution of the life cycles of trematodes]. SPb. Nauka (in Russian).
- Gardner, S. L., & Thew, P. T. (2006). Redescription of *Cryptocotyle thapari* McIntosh, 1953 (Trematoda: Heterophyidae), in the River Otter *Lutra longicaudis* from Bolivia. *Comparative Parasitology*, 73(1), 20–23.
- Genetsinskaya, T. A., & Bhutta, M. Sh. (1976). Zhelezistyie obrazovaniya tserkariy i osnovnyie napravleniya ih evolyutsii [Ferruginous formations of cercariae and the main directions of their evolution]. *Parazitologiya*, 10, 338–345 (in Russian).
- Gibson, D. I., Jones, A., & Bray, R. A. (Eds.). (2002). Keys to the Trematoda: Volume 1. Wallingford : CABI Publ.
- Helmy, H. (2009). Helminths and our immune system: Friend or foe? *Parasitology International*, 58(2), 121–127.
- Honcharov, S. L. (2017). Experimental infection of ducks with metacercariae trematodes *Cryptocotyle* Lühe, 1899 (Trematoda: Heterophyidae) [Eksperimentalne zarazhennya kachenyat metatserkariyami trematod *Cryptocotyle* Lühe, 1899 (Trematoda: Heterophyidae)]. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary Sciences*, 19(78), 112–117 (in Ukrainian).
- Honcharov, S. L., Soroka, N. M., Mazur, T. V. (2017). Distribution of trematodes of the Heterophyidae family in goby fishes (*Gobiidae*) in estuary waters and the Black Sea. *Ukrainian Journal of Veterinary Sciences*, 265, 66–75 (in Ukrainian).
- Hudson, P. J., Dobson, A. P., & Lafferty, K. D. (2006). Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology & Evolution*, 21(7), 381–385.
- Jones, S. R. (2001). The occurrence and mechanisms of innate immunity against parasites in fish. *Developmental & Comparative Immunology*, 25(8-9), 841–852.
- Klein, S. L., Zink, M. C., & Glass, G. E. (2004). Seoul virus infection increases aggressive behaviour in male Norway rats. *Animal Behaviour*, 67(3), 421–429.
- Kurochkin, Y. V., & Biserova, L. I. (1996). On the etiology and diagnosis of «black-and-spotted diseases» fish. *Parasitology*, 30(2), 117–125.
- Køie, M. (1986). Ultrastructural study of the host-parasite relationship, including encapsulation, of *Buccinum undatum* (Gastropoda, Prosobranchia) infected with daughter sporocysts of *Zoogonoides viviparus* (Trematoda, Zoogonidae). *Diseases of Aquatic Organisms*, 2, 117–125.
- Kumari, U., Yashpal, M., Mittal, S., & Mittal, A. K. (2009). Histochemical analysis of glycoproteins in the secretory cells in the gill epithelium of a catfish, *Rita rita* (Siluriformes, Bagridae). *Tissue and Cell*, 41(4), 271–280.
- Lenoir, A., D'Etterre, P., Errard, C., & Hefetz, A. (2001). Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 573–599.
- Maluyutina, T. A. (2008). Vzaimootnosheniya v sisteme parazit – hozyain: biokhimicheskie i fiziologicheskie aspekty adaptatsii (retrospektivnyy obzor) [Relationships in the parasite-host system: biochemical and physiological aspects of adaptation

- (retrospective review)]. Rossiyskiy Parazitologicheskii Zhurnal, 1, 1 – 17 (in Russian).
- Malek, M. (2004). Parasites as discrimination Keys in two sympatric species of gobies. European Assotiatin of fish Pathologist, 173–179.
- Markevich, A. P. (1985). Parazitotsenologiya. Teoreticheskie i prikladnyie problemy [Parasitocenology. Theoretical and applied problems]. Moscow (in Russian).
- Muñoz, G., Grutter, A. S., & Cribb, T. H. (2005). Endoparasite communities of five fish species (Labridae: Cheilinae) from Lizard Island: how important is the ecology and phylogeny of the hosts? *Parasitology*, 132(3), 363–374.
- Martynenko, I. M. (2012). On the finding *Cryptocotyle jejuna* (Nicoll, 1907) Ransom, 1920 in the Kerch Strait. Reports of the conference of young researchers zoologists. Institute of Zoology NAS of Ukraine. Kiev (in Ukrainian).
- Martynenko, I. M., & Kornyychuk, Y. M. (2013). Trematodes *Cryptocotyle jejuna* in mollusks *Hydrobia acuta* in the Kerch Strait. XV conference of Ukrainian Scientific Society of Parasitologists. Chernivtsi (in Ukrainian).
- Martynenko, I. M. (2016). About morphology differentiation of species of the genus *Cryptocotyle*. *Modern Problems in Theory and Marine Parasitology*. Sevastopol (in Ukrainian).
- Moshu, A. (2014). Helminths of fish ponds between the rivers Dniester and Prut, potentially dangerous to human health. Kishineu, Eco-Tiras (in Russian).
- McLaren, D. J., & Hocksley, D. J. (1977). Blood flukes have a double outer membrane. *Nature*, 269(5624), 147–149.
- Prenter, J., MacNeil, C., Dick, J. T., & Dunn, A. M. (2004). Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 385–390.
- Radek, K., & Gallo, R. (2007). Antimicrobial peptides: natural effectors of the innate immune system. *Seminars in Immunopathology*, 29(1), 27–43.
- Rolbieka, L. (2006). Parasites of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), an invasive species in the Polish fauna of the Vistula Lagoon ecosystem. *Oceanologia*, 48(4), 545–561.
- Roytman, V. A., & Beer, S. A. (2008). Parazitizm kak forma simbioticheskikh otoshneniy [Parasitism as a form of symbiotic relationship]. Moskwa: T-vo nauch. Izdaniy. KMK (in Russian).
- Semenov, O. Yu. (1991). Miratsidii [Miracidia]. Tr. Leningr. o-va estestvoispytaley, 83(4), 1–204 (in Russian).
- Shevchuk, T. I. (2013). Printsipi vzaemovidnosin v sistemi parazit-hazyayin [Principles of relationships in the parasite-host system]. *Bulletin of Problems of Biology of Medicine*, 2(100), 39–43 (in Ukrainian).
- Shishova-Kasatochkina, O. A., & Leutskaya, Z. K. (1979). Biohimicheskie aspekty vzaimootnosheniy gelmintov i hozyaina [Biochemical aspects of the relationship of helminth and host]. Moscow: Nauka (in Russian).
- Smithers, S. R., & Doenhoff, M. J. (1982). *Shistosomiasis*. Immunology of parasitic infection. London.
- Sudarikov, V. J., Lomakin, V. V., Atajev, A. M., & Semenova, N. N. (2006). Metacercaria of trematodaes, parasites of fish in the Caspian Sea and the Volga River Delta. Nauka, Moscow.
- Tokmaleva, A. K., & Kozhevnikova, G. M. (2010). Klinicheskaya parazitologiya: protozoozyi i gelmintozyi [Clinical parasitology: protozoa and helminthiasis]. Moscow: OOO «Meditsinskoe informatsionnoe agestvo» (in Russian).
- Thieltges, D. W., Krakau, M., Andresen, H., Fottner, S., & Reise, K. (2006). Macroparasite community in molluscs of a tidal basin in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*, 60(4), 307–316.
- Tihomirov, I. A. (1980). Zhiznennyiy tsikl *Philophthalmus rhionica* sp. nov. (Trematoda, Philophthalmidae) [Life Cycle of *Philophthalmus rhionica* sp. nov. (Trematoda, Philophthalmidae)]. Leningrad (in Russian).
- Van Riet, E., Hartgers, F. C., & Yazdanbakhsh, M. (2007). Chronic helminth infections induce immunomodulation: Consequences and mechanisms. *Immunobiology*, 212(6), 475–490.
- Vizioli, J., & Salzet, M. (2002). Antimicrobial peptides versus parasitic infections? *Trends in Parasitology*, 18(11), 475–476.
- Yoshinaga, T. (2002). Attachment-inducing capacities of fish skin epithelial extracts on oncomiracidia of *Benedenia seriola* (Monogenea: Capsalidae). *International Journal for Parasitology*, 32(3), 381–384.
- Zhavoronkova, N. V., & Novak, A. I. (2015). Adaptatsii parazitov k realizatsii biologicheskogo tsikla v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh [Adaptation of parasites to the implementation of the biological cycle in various environmental conditions]. *Biologicheskie Nauki*, 3, 162–164 (in Russian).