

ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОБАЛЕВСКОГО

---

На правах рукописи

ЮРАХНО  
Виолетта Михайловна

УДК 576.89:597(262.5)

МИКСОСПОРИДИИ РЫБ ЧЁРНОГО МОРЯ:  
СИСТЕМАТИКА, ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ, ЗООГЕОГРАФИЯ

03.00.18 - Гидробиология

03.00.19 - Паразитология

Автореферат  
диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Севастополь  
1994 г.

ЛННБ України ім.В.Стефаника



00801703 (J)

ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А.О. КОВАЛЕВСКОГО

---

На правах рукописи

ЮРАХНО

Виолетта Михайловна

УДК 576.89:597(262.5)

МИКСОСПОРИДИИ РЫБ ЧЁРНОГО МОРЯ:  
СИСТЕМАТИКА, ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ, ЗООГЕОГРАФИЯ

03.00.18 - Гидробиология

03.00.19 - Паразитология

Автореферат  
диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Севастополь  
1994 г.

Диссертация является рукописью

Работа выполнена в Институте биологии южных морей  
им. А.О. Ковалевского АН Украины

- Научный руководитель - доктор биологических наук,  
профессор А.В. Гаевская
- Официальные оппоненты - доктор биологических наук  
**Шульман С.С.**  
доктор биологических наук  
**Маккавеева Е.Б.**
- Ведущее учреждение - Институт гидробиологии  
Академии наук Украины

Защита диссертации состоится "27" мая 1994 г.

в "14" час. на заседании специализированного совета  
Д 016.12.01 в Институте биологии южных морей АН Украины.

Адрес: 335000, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института  
биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН Украины.

Автореферат разослан "26" апреля 1994 г.

Учёный секретарь  
специализированного совета  
кандидат биологических наук

Н.Г. Сергеева

Актуальность проблемы. Миксоспоридии (Cnidospora, Muxosporaea), или слизистые споровики, — чрезвычайно своеобразная группа паразитических простейших. Поскольку эти животные являются амебодными организмами, независимо от Metazoa перешедшими к многоклеточности, их изучение представляет большой теоретический интерес. Последний усиливается ещё и тем, что многоклеточность у миксоспоридий находится в зачаточном состоянии, в результате чего они совмещают в себе признаки и одноклеточных, и многоклеточных организмов. С другой стороны, являясь паразитами почти исключительно рыб, как морских, так и пресноводных, многие миксоспоридии могут быть возбудителями их серьёзных заболеваний, нередко приводящих к гибели хозяев. Подобные случаи известны и в Чёрном, и Азовском морях. Так, здесь довольно часто наблюдается гибель кефалей в результате их сильной зараженности представителями рода *Muxobolus*. Миксоспоридии часто наносят вред хозяевам и без летального исхода. Так, у черноморских бычков в мышцах нередко паразитирует *Kudoa nova* в виде "диффузной инфильтрации", что нарушает нормальное функционирование мышечной ткани. Известно, что в ряде промысловых районов Мирового океана кудоозы приводят к выбраковке больших партий рыб, потерявших товарный вид из-за гидролиза тканей, вызванного данными паразитами (Шульман, 1966). С учётом вышеизложенного становится понятной необходимость исследования миксоспоридий вообще и в Чёрном море в частности. Тем более, что в данном водоёме их фауна изучена далеко не достаточно.

#### Цель и задачи исследования.

Основной целью исследования было разностороннее изучение миксоспоридий рыб Чёрного моря. В связи с этим перед нами стояли конкретные задачи:

- провести ревизию фауны этой группы паразитических простейших в данном водоёме;
- изучить морфологические особенности выявленных видов, характер локализации, интенсивность и экстенсивность инвазии, возможное влияние на организм хозяев;
- установить круг хозяев у разных видов слизистых споровиков и рассмотреть вопросы их специфичности;

- определить влияние физических факторов окружающей среды (температуры и солёности воды, её газового режима, глубины и типа грунта дна) на инвазированность рыб миксоспоридиями;
- выявить сезонные и межгодовые колебания зараженности миксоспоридиями различных видов хозяев;
- выяснить влияние размеров, возраста и пола отдельных видов рыб на их инвазированность слизистыми споровиками;
- исследовать зависимость зараженности черноморских рыб миксоспоридиями от их образа жизни, главным образом - способа приёма пищи;
- сравнить видовой состав миксоспоридий разных регионов черноморского бассейна и сопредельных морей, а также изучить особенности распространения по Мировому океану видов, найденных в рыбах Чёрного моря;
- проанализировать особенности и пути формирования черноморской фауны слизистых споровиков.

Научная новизна. Изучены морфологические особенности 33 видов миксоспоридий рыб Чёрного моря. Описано 8 новых для науки видов. Уточнено систематическое положение трёх видов: *Chloromyxum leydigi* Mingazzini, 1890; *Sinuolipnea markewitchi* Iskov, 1989 и *Zschokkella dogieli* Pogorelseva, 1964. Они сведены в синонимы других видов. У двух видов (*Muxobilatus medius* и *Sphaerospora elegans*) уточнено происхождение. Впервые зарегистрированы в фауне Чёрного моря 6 видов, 15 найдены в новых хозяевах. Установлена необычная локализация в хозяине для 4 видов. Получены новые данные о патогенном влиянии на черноморских рыб 3 видов полостных миксоспоридий. Впервые в Чёрном море подробно исследовано влияние на зараженность рыб слизистыми споровиками образа жизни, размеров, веса и пола хозяев, а также различных факторов окружающей среды. Выявлено своеобразие проявления специфичности у черноморских споровиков. Расширены сведения об ареалах многих видов. Исследованы ранее плохо изученные регионы Южного берега Крыма и Кавказа. Впервые проведено сравнение фаун разных районов Чёрного моря и сопредельных с ним акваторий (методом Чекановского-Сьеренсена). Приведены новые сведения о распространении по зоогеографическим зонам и областям Мирового океана видов миксоспоридий, представители которых встречаются в Чёрном море.

**Практическое значение работы.** Данные по особенностям зараженности миксоспоридиями рыб в разных районах Чёрного моря могут быть использованы ихтиологами при изучении локальных стад рыб. Сведения о возможном патогенном воздействии миксоспоридий на организм хозяина могут быть полезны работникам перерабатывающей промышленности при оценке товарного вида рыбной продукции и возможности её использования в пищевых целях и на корм скоту, а также при искусственном разведении рыб. Данные по жизненным циклам, биологии и экологии миксоспоридий могут быть использованы при чтении курсов лекций по зоологии беспозвоночных и паразитологии в вузах и средних специальных учебных заведениях.

**Апробация работы.** Материалы диссертации частично доложены и обсуждены на: Всесоюзной конференции молодых учёных "Вклад молодых учёных в освоение и охрану природных ресурсов морей СССР и Мирового океана" (Севастополь, 1987 г.); третьей Всесоюзной конференции по морской биологии (Севастополь, 1988 г.); итоговых научных конференциях аспирантского совета Института биологии южных морей АН Украины (Севастополь, 1987-1989 гг.); пятом симпозиуме по паразитологии и патологии морских организмов (Севастополь, 1992 г.); одиннадцатой конференции Украинского общества паразитологов (Киев, 1993 г.).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 7 работ, содержащих основные положения и выводы настоящего исследования.

**Объём и структура диссертации.** Работа изложена на 297 страницах машинописного текста и состоит из введения, шести глав, выводов и списка литературы, включающего 145 наименований, из них 127 отечественных и 18 зарубежных авторов. Иллюстрирована 29 таблицами, 66 оригинальными рисунками.

На защиту выносятся следующие основные положения: своеобразие черноморской фауны миксоспоридий; зависимость её от биологии и экологии хозяев, а также от физических факторов окружающей среды; проблемы её специфичности и особенности зоогеографии.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

## ГЛАВА I

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКСОСПОРИДИЙ РЫБ ЧЁРНОГО МОРЯ

На основе анализа 55 работ отечественных и зарубежных авторов изложена история исследования и показана недостаточность изученности фауны миксоспоридий черноморских рыб.

## ГЛАВА 2

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирался в 1987-1991 гг. преимущественно в районе Севастополя и прилегающих акваториях. Помимо того, выполнен ряд сухопутных (на Кинбурнскую косу, оз. Донузлав, мыс Ая и в бухту Ласпи-Батилиман, на Карадаг, Керченский полуостров) и морских (два рейса вдоль берегов Кавказа и в северо-западную часть моря) экспедиций.

Вскрыто 4353 экз. рыб 66 видов, принадлежащих к 34-м семействам, миксоспоридии найдены у 755 экз. рыб 34 видов. Определение рыб производилось по А.Н. Световидову (1964) с учётом изменений в их таксономии, предложенных Т.С. Рассом (1987). У каждой рыбы измерялась длина тела (до окончания позвоночного столба) и в ряде случаев устанавливался вес тушки, определялся пол. Возраст вычислялся по размерно-возрастным таблицам (Световидов, 1964).

Все виды хозяев исследованы методом полных вскрытий на миксоспоридий с подробным изучением органов и тканей по И.Е. Быховской-Павловской (1985). Мышцы, жабры, серозная оболочка кишечника исследовались с помощью бинокулярных стереоскопических микроскопов МБС-1 и МБС-9. На них же измерялись цисты миксоспоридий. Свежие мазки из цист паразитов, содержимого пузырей и других внутренних органов хозяев, а также препараты, изготовленные путём заключения их в глицерин-желатин по методике З.С. Донец и С.С. Шульмана (1973), изучались с использованием фазово-контрастного устройства на МБИ-1. Рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата РА-4. В диссертации приведены иллюстрации только тех видов, которые исследованы на оригинальном материале. Исключение составляет лишь *Neoparvicapsula* sp.. Определение паразитов производилось с учётом последних представлений о макросистеме мик -

соспоридий (Шульман, Ковалёва, 1987).

Статистическая обработка полученных данных произведена методами вариационной статистики (Рокицкий, 1967; Плохинский, 1970; Песенко, 1982; Лакин, 1990). С помощью программ, любезно предоставленных доцентом кафедры зоологии Симферопольского госуниверситета В.Н. Поповым, на микрокалькуляторе "Электроника МК-54" нами вычислены значения выборочной доли (в паразитологии - экстенсивности инвазии) и статистической ошибки выборочной доли для альтернативно варьирующих признаков ( $P$  и  $S_p$  соответственно). В одном случае определены коэффициент достоверности разных средних ( $t$  - критерий Стьюдента) и индексы общности фаун Чекановского-Сьеренсена. На основе последних составлены дендрограммы сходства сравниваемых фаун. Результат экстенсивности инвазии считался достоверным, если  $\frac{P}{S_p} > 2$ . Различия между двумя значениями считались достоверными с вероятностью 95 %, если  $t > 2$ , 99,9 % - при  $t > 3,03$ . Графики, диаграммы и дендрограммы строились согласно существующим правилам.

### ГЛАВА 3

#### ОБЗОР МИКСОСПОРИДИЙ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

У морских рыб из полносолёных районов Чёрного моря нами найдено 33 вида миксоспоридий, принадлежащих к 14 родам, 10 семействам, 4 подотрядам и 2 отрядам. В главе приведены сведения о систематическом положении каждого вида миксоспоридий, его современное название, синонимы, хозяева, локализация, место и время обнаружения, основная литература, встречаемость в других акваториях, патогенное значение (если таковое имеется). Даны описания новых для науки видов. Для всех известных ранее и обнаруженных нами в Чёрном море миксоспоридий приведены дополнения, уточнения или изменения к первоначальному их описанию. С учётом литературных данных (включая и фауну черноморских лиманов) в настоящее время в Чёрном море насчитывается 93 вида слизистых споровиков. Они относятся к 20 родам, 12 семействам, 4 подотрядам и 2 отрядам. Из них 51 являются исключительно морскими и встречаются, главным образом, в морских рыбах в районах с солёностью воды 18,0-18,5 ‰. 3 вида (*Muxobilatus medius* и *Sphaerospora elegans* из колюшек, *S. caspialosae*

из сельдевых рыб) - солонатоводные, остальные 39 - пресноводного происхождения. Среди пресноводных видов 5 представителей рода *Mуховолус* и I - рода *Мухосома* широко встречаются в море как в эвригалинных хозяевах, так и у чисто морских видов рыб. Один вид (*Zschokkella nova* от кефалей) распространён как в полносолёных, так и в опреснённых районах моря. Два вида найдены в эвригалинных хозяевах в лиманах. И, наконец, 29 видов - типичные паразиты пресноводных рыб Днепровского и Днепровско-Бугского лиманов.

#### ГЛАВА 4

### ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЗАРАЖЕННОСТЬ РЫБ ЧЁРНОГО МОРЯ СЛИЗИСТЫМИ СПОРОВИКАМИ

#### 4.1. Зависимость зараженности рыб от их образа жизни

Зараженность рыб теми или иными видами миксоспоридий во многом зависит от образа жизни хозяев (главным образом, от особенностей их местообитания и способа приёма пищи). Это связано с отличиями в плавучести спор миксоспоридий (Шульман, 1966; Донец, Подлипаев, 1976; Донец, 1980 и др.). Из 56 видов миксоспоридий, встреченных в морских участках черноморского бассейна, у 35 (62,5 %) споры обладают медленной скоростью опускания, у 4 (7,1 %) - быстрой, у 17 (30,4 %) - промежуточной. Доминирование видов с медленной и промежуточной скоростью погружения спор свидетельствует о большом диапазоне их приспособлений к парению, что значительно увеличивает вероятность их попадания в организм хозяина в условиях огромных морских пространств.

Всех хозяев по особенностям их местообитания мы разделили на три группы: I - пелагические рыбы; II - придонно-пелагические; III - донные. Оказалось, что у пелагических рыб 9 видов паразитирует 15 видов миксоспоридий (в среднем 1,7 вида паразита на одного хозяина), у 17 видов придонно-пелагических рыб - 20 видов (1,2 вида паразита на одного хозяина) и у 29 донных видов рыб - 30 (в среднем 1,0 вид паразита на одного хозяина). Видовое разнообразие миксоспоридий убывает от первой группы к третьей. Однако в последних двух группах один вид паразита нередко встречается у трёх - четырёх (и даже 10)

хозяев, тогда как в первой группе только два вида встречены у двух хозяев каждый. Вероятно, в пелагиали миксоспоридиям труднее найти себе нового хозяина среди других видов рыб из-за большой миграционной активности последних, несовпадения их мест обитания, больших глубин и незначительности видового разнообразия пелагических рыб. Рыбы, обитающие в мелководной литоральной зоне, в той или иной степени связаны с дном, имеющие сходный пищевой рацион и часто живущие в тесном соседстве друг с другом, обычно имеют общие виды миксоспоридий (например, *Kudoa nova* из рыб семейства Gobiidae, *Sphaeroglyphax sabrazesi* из Syngnathidae, *Ortholinea divergens* из рыб различных семейств и т.д.).

У рыб всех трёх групп доминируют паразиты с медленной скоростью погружения спор (во II группе они составляют 70,0%, в III - 60,0 %, в I - 53,3 %). Виды с промежуточной скоростью опускания спор наиболее многочисленны в I группе (33,3 %), несколько меньше их в III группе (30 %), а у рыб II группы - всего 20 %. Виды с быстрой скоростью погружения спор в I-й группе составляют 13,4 %, а в остальных - по 10 %.

Из всех миксоспоридий пелагических рыб только у них встречаются II видов (73,3 %), I вид является общим для всех групп рыб, I связывает её со II группой и два - с III.

Пелагических рыб в зависимости от характера питания мы разделили на две подгруппы: А - планктонофаги (3 вида); Б - хищники (6). У планктонофагов найдено 6 видов миксоспоридий, из них два с медленно опускающимися спорами и четыре - с промежуточной скоростью погружения. У хищников констатировано 10 видов (7 - с медленной скоростью опускания спор, I - с промежуточной и 2 - с быстрой). Лишь один вид миксоспоридий является общим для обеих подгрупп хозяев. Преобладание в I-й подгруппе миксоспоридий с промежуточной скоростью опускания спор обусловлено, видимо, обитанием их хозяев большую часть времени над небольшими глубинами у берега, нередко - в зарослях подводной растительности. Так, *Atherina boyeri* постоянно живёт в прибрежной зоне, *A. hepsetus* значительный период нереста проводит в ней, а хамса скапливается там перед весенними миграциями. В противоположность им хищники - более активные рыбы, обитающие над большими глубинами, совершающие значительные горизонтальные и вертикальные

миграции. У них доминируют миксоспоридии с медленной скоростью погружения спор.

Исключительно у придонно-пелагических рыб встречаются 13 видов слизистых споровиков (65,0% от общего числа видов в группе). Общими с III группой (донных рыб) являются 5 видов.

Всех рыб II группы по объектам питания мы разделили на 4 подгруппы: А - планктофаги (4 вида); Б - бентофаги (7); В - бентоихтиофаги (2); Г - детритофаги (4 вида). Заражение общими для этих подгрупп видами миксоспоридий происходит, вероятно, в прибрежной зоне, в зарослях подводной растительности, постоянными обитателями которой являются все виды хозяев, кроме мерланга и сингиля, заплывающих туда периодически. По числу видов паразитов, приходящихся в среднем на один вид хозяина, выделяются подгруппы бентоихтиофагов (2,5) и детритофагов (2,3). У планктофагов этот показатель составляет 1,3, у бентофагов - 0,6. Свообразна и богата паразитофауна кефалей - эвригалинных хозяев, совершающих длительные горизонтальные миграции. Относясь по образу жизни к придонно-пелагическим рыбам, кефали пищу берут исключительно со дна, питаясь преимущественно детритом. У них обнаружено 5 видов миксоспоридий пресноводного происхождения и 4 - морского.

Во всех подгруппах придонно-пелагических рыб преобладают миксоспоридии с медленной скоростью опускания спор, а наименьшую долю составляют виды с быстро погружающимися спорами.

Только у донных рыб паразитирует 22 вида миксоспоридий (73,3% от общего числа видов в группе). Многие из них (например, 4 вида *Ceratomyxa*, 3 - *Muxobilatus*, 3 - *Muxidium*, 1 - *Fabespora* и 1 вид *Leptotheca*) обладают различными адаптациями к длительному парению в толще воды, однако не встречаются у рыб других экологических группировок, менее привязанных ко дну.

Донные рыбы по объектам питания были разделены на 4 подгруппы: А - зообентофаги (7 видов); Б - зоофитобентофаги (4); В - зообентоихтиофаги (17); Г - планктоихтиофаги (1). Только у рыб подгруппы Б встречаются 5 видов миксоспоридий, только в подгруппах А и Г - по одному виду, а в подгруппе В - 17 видов. В то же время ряд видов миксоспоридий являются общими для этих подгрупп. Более активные рыбы, питающие-

ся как бентосом, так и рыбой, поражены слизистыми споровиками с медленной скоростью погружения спор на 71,4 %, тогда как менее активные хозяева других подгрупп - лишь на 41,7 %. Доля видов с промежуточной скоростью погружения спор выше в подгруппе менее активных хозяев (33,3 % против 23,8 % соответственно), а доля видов с быстро погружающимися спорами у менее активных хозяев составляет 25 %, тогда как у более активных - лишь 4,8 %. В среднем по числу видов микоспоридий на одного хозяина в группе донных рыб выделяется подгруппа зоофитофагов (2,3). Значительно меньше этот показатель у бентоихтиофагов (1,3) и минимален он у зообентофагов (0,9).

В целом среди всех морских рыб Чёрного моря среднее число видов паразитов на одного хозяина максимально у детритофагов (2,3), несколько меньше оно у некто- и планктофагов (1,7 и 1,6 соответственно) и минимально у бентосоядных рыб (1,0).

#### 4.2. Зараженность микоспоридиями рыб в зависимости от их размеров, возраста и пола

В качестве объектов исследования выбрано 5 видов микоспоридий от 4 видов хозяев: черноморского мерланга, черноморской ставриды, сингиля и остроноса. В зараженности микоспоридиями их разных размерных групп наблюдается следующая закономерность. У рыб меньших размеров показатели инвазии, как правило, невелики, они растут по мере увеличения длины тела рыбы и достигают максимального значения в какой-нибудь одной определённой размерной группе. Далее зараженность начинает падать и у самых крупных хозяев она невысока. Вероятно, это объясняется выработкой у рыб возрастного иммунитета. Возможно, играет роль и сужение спектра питания рыб с возрастом, а также их естественная смертность. В графическом изображении установленная нами закономерность близка к параболе. Она характерна для *Muxidium gadi* и *Ceratomyxa merlangi* из мерланга, *Alataspora solomoni* из ставриды, *Muxobolus muelleri* из остроноса и *M. parvus* из сингиля. Исключение составляет зараженность сингиля *M. muelleri*, неуклонно растущая на протяжении всей жизни хозяина.

Выявлены различия в зараженности разными видами паразитов - *Ceratomyxa merlangi* и *Muxidium gadi* - одних и тех же размерных группировок мерланга. Эти виды нередко встреча-

ются вместе в одном пузыре хозяина. В результате паразиты настолько приспособили свои жизненные циклы друг к другу, что вспышка зараженности одним видом соответствует понижению встречаемости другого, и наоборот. Однако это наблюдается лишь в первые годы жизни рыб, затем происходит сглаживание и, наконец, у рыб старших возрастов оба вида встречаются синхронно.

Возможно, наличие почти правильных колебаний зараженности мерланга по годам объясняется выработкой у хозяина лишь временного иммунитета после каждого из заражений. Не исключено, что это зависит также и от разнородности косяка рыб в разные годы, в разных условиях и разных местах обитания.

Максимальные показатели встречаемости разных паразитов приурочены к разным возрастным группам хозяина. Так, *Mухоболус муеллера* наиболее часто инвазирует двухлетних остронос (55,6 %) и семилетних сингилей (66,7 %); *M. parvus* - четырёхлетних сингилей (70,0 %); *Alataspora solomoni* - четырёхлетних ставрид (75,0 %); *Mухидиум гад* - двухлетних самцов (55,0 %) и однолетних самок (56,3 %) мерланга (у Севастополя), трёхлетних самцов (66,7 %) и пятилетних самок (66,7 %) (у Кавказа).

Изучена зависимость зараженности рыб миксоспоридиями от пола. Выявленные различия объясняются особенностями биологии и экологии хозяев разных полов. Так, самцы сингиля достигают половозрелости на год раньше самок, раньше вступают в контакт с половозрелыми партнёрами и их паразитами и, в результате, более сильно заражены миксоспоридиями. Например, самцы сингиля поражены *Mухоболус муеллера* на 65,0 %, а самки - на 38,5 %. Молодь держится обособленно и, в отличие от бентосодетритоядных взрослых кефалей, питается планктоном, поэтому у неё гораздо меньше шансов на заражение. В итоге *M. muelleri* найден только у 5,4 % ювенильных сингилей.

Самцы ставриды также заражены несколько сильнее самок (27,7 % против 22,6 %), что опять-таки объясняется особенностями поведения этих рыб. Во время нереста (с мая по август) косяк распадается на две части. В верхней располагаются самцы, в нижней - самки. Вымётываемая икра, поднимаясь к поверхности и проходя слои воды с молоками, легко может увлекать за собой парящие споры *Alataspora solomoni* и созда -

вать условия для большего заражения самцов, располагающихся в верхних слоях воды.

#### 4.3. Сезонные и межгодовые изменения зараженности миксоспоридиями черноморских рыб

Во внешней среде миксоспоридии представлены пассивными формами - спорами, исключительно приспособленными к длительному, иногда даже многолетнему переживанию неблагоприятных условий, поэтому можно предположить, что климатические факторы действуют на слизистых споровиков чаще всего опосредованно, влияя в первую очередь на биологию их хозяев.

Сезонная динамика зараженности черноморских рыб миксоспоридиями рассмотрена на примере 30 видов. 14 из них активно развиваются в своих хозяевах именно в период нереста последних. Вероятно, жизненный цикл таких паразитов короток и реализуется на протяжении года лишь единожды. 3 вида встречаются в своих хозяевах лишь во время их массовых скоплений при подходе к берегам. Жизненный цикл таких паразитов ориентировочно также можно отнести к реализующимся один раз в году. 8 видов констатированы у хозяев как во время нереста, так и при образовании ими массовых скоплений в другие периоды жизни. Этим миксоспоридиям свойствен, видимо, жизненный цикл, дважды повторяющийся в течение года. Для трёх видов паразитов от рыб с растянутым нерестом установлено растянутое спорообразование на протяжении года, вспышки которого приходятся на период непосредственного икророметания. Поскольку хозяева этих паразитов выметывают икру несколькими порциями, зараженность рыб на протяжении года характеризуется несколькими пиками.

И, наконец, у двух пресноводных видов миксоспоридий от кефалевых рыб не наблюдалось четкой приуроченности их жизненного цикла к таковому хозяина.

В целом наибольшее число видов слизистых споровиков выявлено в весенний и, особенно, летний периоды, то есть в те сезоны, на которые приходится нерест большинства хозяев. В летний период 25 видов миксоспоридий найдено у 29 видов рыб, весной 19 у 14, зимой 12 у 9, осенью 11 у 11. Однако среднее количество видов паразитов на один вид хозяина наиболее велико весной - 1,4 и зимой - 1,3; осенью этот показатель равен 1,0, летом - 0,8.

Межгодовые изменения зараженности рыб миксоспоридиями вызваны, главным образом, изменениями климатических условий, воздействующих на биологию хозяев.

#### 4.4. Воздействие различных физических факторов окружающей среды на зараженность черноморских рыб миксоспоридиями

Сезонные изменения температуры и её межгодовые колебания влияют на жизненный цикл миксоспоридий, скорее всего, опосредованно, воздействуя в первую очередь на биологию хозяев. Так, например, у ставриды наиболее интенсивное икротетание происходит в летнее время и максимальные значения её зараженности *Alataspora solomoni* также приходятся на тёплые месяцы. У мерланга, наоборот, нерест более интенсивен зимой, поэтому зараженность его паразитами *Muxidium gadi* и *Ceratomyxa merlangi* максимальна в холодное время года. Пониженное значение температуры воды в мае 1987 г. по сравнению с таковым 1988 и 1989 гг. вызвало сдвиг массового икротетания у ставриды с июня на июль 1987 года, что повлекло за собой и задержку массового спорообразования у *Alataspora solomoni*.

Для изучения влияния солёности воды на распределение миксоспоридий в Чёрном море помимо собственных данных были проанализированы все доступные литературные источники по данному вопросу. В результате установлено, что в полигалинных участках моря встречено 56 видов миксоспоридий, в мезогалинной зоне - 6, в опреснённой - 36. Как в полносолёных, так и в опреснённых участках моря найдено 3 вида миксоспоридий - паразитов эвригалинных хозяев. Один пресноводный вид найден у чисто морских видов рыб в районах с незначительным опреснением морской воды.

Нами сделана попытка проанализировать влияние газового режима вод на зараженность рыб миксоспоридиями. В июле 1989 г. в Тендровском заливе наблюдалась сильная насыщенность воды сероводородом, вызвавшая массовую гибель рыб. В этот период многие виды рыб в заливе оказались свободны от паразитов. У других зараженность резко снизилась. Так, экстенсивность инвазии атерины бойери миксоспоридией *Sphaeromyxa sevastopoli* составляла 3,8 %, тогда как в находящемся по соседству Егорлыцком заливе с нормальным

газовым режимом - 7,7 %.

При изучении влияния глубины на распространение микоспоридий оказалось, что эти паразиты встречаются практически на любой глубине, где может обитать их хозяин. Большинство видов найдено в рыбах, выловленных на глубинах меньше 18 м. На самой мелкой глубине (0,2 - 0,5 м) констатирована *Ortholinea divergens* из павлиньей собачки, на самой большой (115 м) - *Chloromyxum ovatum* из катрана.

Тип грунта дна также является одним из факторов, влияющих на зараженность рыб слизистыми споровиками. Наиболее инвазированы обитатели илистых грунтов - 81,8 % видов являются хозяевами микоспоридий. В среднем на каждого из них приходится 1,3 вида паразитов. Среди рыб, обитающих над каменистыми грунтами, слизистыми споровиками поражено 47,4 % видов. На каждого из них приходится по 0,9 вида паразитов. 38,1 % видов рыб, живущих над песчаными грунтами, оказались хозяевами микоспоридий. На каждого приходится по 1,2 вида паразитов. Таким образом, чаще всего хозяевами слизистых споровиков становятся рыбы, обитающие на илистых грунтах, реже - на каменистых, и ещё реже - на песчаных. Ил, по-видимому, является наилучшим накопителем спор, опускающихся на дно. Они заглатываются рыбами с грунтом при приёме пищи. Кроме того, во время шторма ил легко взмучивается, споры снова попадают в воду и могут инвазировать хозяев, менее связанных с дном.

## ГЛАВА 5

### О СПЕЦИФИЧНОСТИ МИКОСПОРИДИЙ РЫБ ЧЁРНОГО МОРЯ

Анализируя проявление специфичности у черноморских микоспоридий, мы придерживались точки зрения С.С. Шульмана (1966) и Б.Е. Быховского (1957) относительно определения этого явления. По нашим данным, в пределах Чёрного моря больше всего моноксенных (приуроченных к одному хозяину) паразитов - 52 вида (59,1 %), олигоксенные (приуроченные к нескольким хозяевам) составляют 28 видов (31,8 %), а поликсенные (приуроченные ко многим хозяевам) - всего лишь 8 (9,1 %). Из них пресноводных моноксенных 24 вида, олигоксенных - 13, поликсенных - 3 вида. Полученные данные отличаются от литературных по микоспоридиям прес-

новодных рыб (Донец, 1964; Шульман, 1966). Так, З.С. Донец отмечает, что в пределах Украины всего 10 видов слизистых споровиков встречаются у одного хозяина. По данным С.С. Шульмана (1966), моноксенные миксоспоридии в пределах территории бывшего СССР составили 43 вида, или 22 % от их общего числа. На наш взгляд, это расхождение можно объяснить недостаточной изученностью черноморских миксоспоридий, особенно в опреснённых участках моря. Однако не исключено, что черноморская фауна миксоспоридий характеризуется большим своеобразием по сравнению с пресноводной фауной в пределах территории бывшего СССР, что связано с его уникальным гидрологическим режимом. К тому же, сужение возможного круга хозяев в данном водоёме также могло повлечь за собой сужение встречаемости паразитов. Из 52 миксоспоридий, известных в Чёрном море как моноксенных, 36 встречаются в других водоёмах, причём только 10 из них в иных регионах являются моноксенными. В Чёрном море моноксенность нередко проявляется как сужение встречаемости, поэтому вполне возможно, что не все миксоспоридии черноморских рыб, известные сейчас как моноксенные, окажутся таковыми при их дальнейшем исследовании.

У многих других паразитов в природе наблюдается чёткая приуроченность к определённым видам хозяев, то есть проявляется их узкая специфичность. Этого нельзя сказать о миксоспоридиях, являющихся чаще всего видами с широкой и нестрогой специфичностью. Нами установлено, что в Чёрном море даже рыбы - эндемики не имеют узкоспецифичных миксоспоридий. Например, *Sphaerospora caudata* - паразит эндемичной хамсы - в данном водоёме встречается также у средиземноморской финты, в Азовском море - у азовской хамсы, в Балтийском, Средиземном морях и в оз. Комо (Италия) - у атлантической финты.

Мы проанализировали круг хозяев у общих видов паразитов для Чёрного и Средиземного морей. Оказалось, что в большинстве случаев в разных морях наблюдается приуроченность их к одним и тем же видам, родам или семействам хозяев. Так, 6 видов миксоспоридий встречаются в обоих регионах у одних и тех же хозяев. Наряду с этим в Чёрном море у миксоспоридий довольно часто имеет место гостальная ра -

диация, то есть завоевание ими в качестве хозяев других в систематическом отношении рыб. Подобное явление отмечено нами у 15 видов миксоспоридий. И только два вида миксоспоридий из общих для Чёрного и Средиземного морей не имеют родственных хозяев. Изложенные факты помогают понять происхождение фауны миксоспоридий черноморских рыб. Скорее всего, большинство из них проникли в Чёрное море из Средиземного вместе со своими основными хозяевами. В новых условиях они во многих случаях перешли к паразитированию и у других видов рыб.

## ГЛАВА 6 ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ МИКСОСПОРИДИЙ РЫБ ЧЁРНОГО МОРЯ

Сравнение видового состава миксоспоридий рыб из разных акваторий Чёрного моря и сопредельных бассейнов - Азовского, Каспийского, Адриатического и Средиземного морей - позволило выделить среди черноморских миксоспоридий различные по происхождению группы. Морские формы представлены понтическими (17 видов), понто-азовскими (3) и понто-каспийскими (2) эндемиками, а также средиземноморскими вселенцами (27 видов). Среди пресноводных миксоспоридий только два вида эндемичны для Чёрного моря, остальные 37 широко представлены в пресных водоёмах. Следует отметить, что из западных вселенцев 9 видов пока не встречены в Средиземном море. Однако обнаружение восьми из них в близлежащих регионах Мирового океана позволяет предположить, что они могли проникнуть в черноморский бассейн только через средиземноморскую акваторию.

В Чёрном море миксоспоридии распределены неравномерно. Только 23 вида широко распространены по всему морю, а среди остальных 65 каждый вид встречается только в каком-либо одном районе из семи, выделенных нами в этом море. Возможно, дальнейшие исследования расширят сведения об ареале многих из этих видов. Для тех же, которые действительно встречаются локально, это явление объяснимо, вероятно, путями распространения паразитов по акватории и гидрологическими особенностями отдельных её участков, а также в ряде случаев - отсутствием у хозяев значительных миграций или же незначитель-

ной встречаемостью самих миксоспоридий. При выделении сходства фаун миксоспоридий из различных районов Чёрного моря и сопредельных бассейнов в дендрограмме явно выделились три кластера. Первый представлен пресноводно-солонатоводными регионами (Днепровский и Днепровско-Бугский лиманы, оз. Палеостоми, Азовское и Каспийское моря), второй и третий - морскими, причём связь между последними практически равна связи внутри них. Один из кластеров объединяет северо-западную часть моря, Севастополь, Южный берег Крыма, Керченский пролив (последний - солонатоводный) и Кавказ. В другой входит, как ни странно, наряду со Средиземным и Адриатическим морями юго-восточное побережье Крыма.

При сравнении южных морей в целом в дендрограмме выделились два кластера - черноморско-азово-каспийский и средиземноморско-адриатический. Это объясняется сложным геологическим прошлым данных морей и происхождением их фаун. При продвижении с запада на восток от Средиземного моря к Аральскому наблюдается постепенное обеднение фауны морских миксоспоридий и замещение её пресноводными элементами с полным вытеснением морских форм в Аральском море.

Большой теоретический интерес представляет анализ места черноморских миксоспоридий в фауне слизистых споровиков Мирового океана. Сведения о пресноводном комплексе паразитов взяты из работы З.С. Донец (1979). Из 39 видов пресноводных слизистых споровиков 36 принадлежат к бореальному равнинному комплексу, 2 - бореальному подгорному и 1 - передне-азиатскому комплексу. Бореальный равнинный комплекс в свою очередь представлен тремя группировками: 1 - бореальной равнинной (23 вида); 2 - верхнетретичной (2); 3 - понто-каспийской (II). Оба понтических эндемика пресноводного происхождения принадлежат к понто-каспийской группировке.

Из числа найденных в Чёрном море морских видов миксоспоридий в Арктической зоне встречено 6 видов, в Бореальной - 49, из них в Атлантической бореальной области - 42, в Тихоокеанской - 7. В Средиземноморской провинции, в которую входит Чёрное море, 29 видов эндемичны для неё. В Северной субтропической зоне констатировано 7 видов, в Южной субтропической - 10. В Тропической зоне найдено 7 видов, из них в Восточно-Атлантической области - 5, в Индо-Вест-Пацифической и Восточно-Тихоокеанской - по одному виду. В Запад-

но-Атлантической области общие с Чёрным морем миксоспоридии не найдены. Магелланова и Кергелленская области Нотальной зоны имеют 3 и 2 общих с Чёрным морем вида соответственно.

Все виды морских миксоспоридий черноморского бассейна можно подразделить на следующие зоогеографические группы:

- 1 - эндемики средиземноморской провинции (29 видов);
- 2 - эндемики понто-каспийского региона (2);
- 3 - бореальные виды (3);
- 4 - арктическо-бореальные (4);
- 5 - биполярные (2);
- 6 - полизональные (9).

## ВЫВОДЫ

1. У черноморских рыб зарегистрировано 88 видов миксоспоридий, не считая определённых лишь до рода (49 морских и 39 пресноводных). Они относятся к 20 родам, 12 семействам и 2 отрядам. Описано 8 новых для науки видов. 21 вид исследован на оригинальном материале. Осуществлена ревизия 3 видов. Впервые в фауне Чёрного моря зарегистрированы 6 видов, 15 найдены в новых хозяевах. Установлена необычная локализация в хозяине для 4 видов миксоспоридий, для 3 приведены новые сведения об их патогенном влиянии. Доказано морское происхождение двух видов слизистых спориков.

2. Впервые изучено распределение миксоспоридий с различной скоростью опускания спор среди черноморских рыб. В целом преобладают миксоспоридии с медленной (62,5%) и промежуточной (30,4%) скоростью погружения спор. Виды с быстрой скоростью погружения спор составляют лишь 7,1%. Видовое разнообразие миксоспоридий наиболее велико у пелагических рыб (в среднем 1,7 вида паразита на одного хозяина), минимально - у донных (1,0). Однако у рыб, связанных с дном, один вид паразита часто встречается в 3 - 4 (и даже 10) хозяевах, тогда как у пелагических рыб только два вида встречены в двух хозяевах каждый. Более активные рыбы, как пелагические, так и донные, являются хозяевами паразитов преимущественно с медленной скоростью погружения спор. У менее активных хозяев среди миксоспоридий доминируют виды с боль-

шей скоростью погружения спор. Среднее число видов паразитов на одного хозяина максимально у детритофагов (2,3), несколько меньше у некто- и планктофагов (1,7 и 1,6 соответственно) и минимально у бентосоядных рыб (1,0).

3. Впервые изучены возрастные изменения зараженности черноморских рыб миксоспоридиями. В качестве объектов исследования выбрано пять наиболее массовых видов паразитов от четырёх хозяев. В целом до определённого возраста у рыб происходит рост инвазии миксоспоридиями, затем она понижается и у самых крупных рыб её показатели вновь невелики. Проанализированы возможные причины этого явления. Зараженность сингиля *Muxobolus muelleri* неуклонно растёт на протяжении всей жизни хозяина и является исключением из общего правила.

4. На примере *Muxidium gadi* и *Ceratomyxa merlangi* из мерланга изучен характер взаимоотношений между двумя видами, локализующимися в одном органе хозяина на протяжении жизни последнего.

5. Зависимость зараженности черноморских рыб миксоспоридиями от пола изучена на примере четырёх видов паразитов от трёх хозяев. Установлено, что особенности зараженности рыб разных полов прежде всего зависят от биологии и экологии самцов и самок хозяев. Наиболее разительны различия в зараженности самцов и самок кефалей.

6. Впервые установлена приуроченность жизненных циклов изученных миксоспоридий к периодам массовых скоплений рыб (преимущественно во время нереста). У 17 видов жизненный цикл реализуется, вероятно, один раз в году, у 8 - дважды, у 3 видов установлено растянутое спорообразование, соответствующее растянутому нересту рыб, с ростом инвазии в периоды непосредственного икрометания. У двух паразитов кефалей не наблюдалось приуроченности жизненного цикла к нересту хозяев.

7. Изучена зависимость зараженности черноморских рыб миксоспоридиями от сезонов года, глубин, солёности воды, концентрации в ней сероводорода и от характера грунтов морского дна.

8. В пределах Чёрного моря выявлено 52 вида моноксенных паразитов (59,1 %), 28 - олигоксенных (31,8 %) и 8 поликсенных (9,1 %). В фауне слизистых споровиков Чёрного и Средиземного морей в большинстве случаев наблюдается приуроченность общих видов паразитов к одним и тем же видам, родам или семействам хозяев. Наряду с этим в Чёрном море имеет место гостальная радиация, то есть завоевание микроспоридиями в качестве хозяев других в систематическом отношении рыб. Скорее всего, большинство видов микроспоридий проникло в Чёрное море из Средиземного со своими основными хозяевами, и лишь позднее в новых условиях во многих случаях они перешли к паразитированию и у других видов рыб.

9. По своему происхождению черноморские микроспоридии подразделяются на: понтических (17 видов), понто-азовских (3) и понто-каспийских (2 вида) эндемиков, а также среди - земноморских вселенцев (27 видов). Среди пресноводных видов, проникающих в Чёрное море, только два эндемичны для него, остальные 37 широко распространены в пресных водоёмах.

По мере продвижения с запада на восток от Средиземного моря к Аральскому наблюдается постепенное обеднение фауны морских микроспоридий и замещение её пресноводными элементами с полным вытеснением морских форм в Аральском море.

В зоогеографическом отношении все виды морских микроспоридий черноморского бассейна подразделяются на эндемиков средиземноморской провинции (29 видов), эндемиков понто-каспийского региона (2), бореальные виды (3), арктическо-бореальные (4), биполярные (2) и полизональные (9) виды.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Юражно В.М. Фауна микроспоридий рыб севавтопольских бухт // Вклад молодых учёных в освоение и охрану природных ресурсов морей СССР и Мирового океана: Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых учёных. - Севастополь, 1987. - С. 55.

2. Драшно В.М. О микроспоридиях рыб сева­стопольских бухт // Тез. докл. 3 Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь). - Киев, 1988 а. - Ч. 2. - С. 91-92.
  3. Драшно В.М. Новое о микроспоридиях рыб Чёрного моря // Паразитология. - 1988 б.- Т. 22, вып. 6.- 521-524.
  4. Драшно В.М. Новые виды микроспори­дий черноморских рыб // Паразитология.- 1991.-Т. 25, вып. 2.- С.104-109.
  5. Драшно В.М. Влияние биологии неко­рых видов черноморских рыб на зара­женность их микроспоридиями // Паразитология и патология морских организмов: Тез. докл. 5 симпозиума.- Севастополь, 1992. - С. 54-56.
  6. Драшно В.М. Новые сведения о фауне микроспори­дий рыб Чёрного моря // Паразитология. - 1993 а. - Т. 27, вып. 4. - С. 320-326.
  7. Драшно В.М. Некоторые аспекты парази­то-хозяйинных отношений у микроспори­дий рыб Чёрного моря // Тез. докл. II конф. Украинск. об-ва паразитологов. - Киев, 1993 б. - С. 183, 184.
-

UNIVERSITY OF MICHIGAN LIBRARY  
400 TAPSCOTT DRIVE  
ANN ARBOR, MICHIGAN 48106

Отпечатано на ротационной машине Морского гидрофизического  
института АН Украины. Заказ 12. Тираж 100 экз.  
335005, Севастополь-5, ул. Ленина, 28.

462958

AB 29.777