

Паразиты гидробионтов

Паразиты гидробионтов, как и свободноживущие организмы, являются представителями фауны Черного моря. Их видовой состав, численность, развитие определяются теми же факторами среды: соленостью, температурой, глубиной, характером биотопа хозяина, качеством воды и др. Данные факторы влияют как опосредованно через организм хозяина, так и непосредственно на самого паразита, поскольку даже внутриклеточные простейшие имеют стадии, выходящие во внешнюю среду. Паразиты — важное экологическое звено, способное влиять на численность гидробионтов-хозяев, иногда существенно сокращая их популяции. Однако в сводках по биоразнообразию о паразитах раньше даже не упоминали. Исключение составляет монография, посвященная биоразнообразию прибрежных вод Крыма (Современное состояние..., 2003).

Большинство данных, полученных до 1970-х годов, которые касаются паразитов рыб СЗЧМ и лиманов, следует считать недостаточными, в ряде случаев — спорными и во многом устаревшими, так как гидрохимия и гидрология большинства рассматриваемых акваторий значительно изменилась.

Паразитофауну гидробионтов-беспозвоночных изучали только у моллюсков и преимущественно в последние 25 лет.

До 1970-х годов не только в северо-западной части, но и на всей акватории Черного моря были известны лишь 3 вида паразитов — сверлящая губка (Чернявский, 1889) и две трематоды (Синицын, 1911; Долгих, 1965). В связи с этим подразд. 10.1 данной главы посвящен моллюскам.

10.1. Паразиты моллюсков

10.1.1. Видовое разнообразие

Биологическое разнообразие определяют как степень разнообразия природы на трех уровнях — видовом, генетическом и экологическом (Сохранение биологического разнообразия, 1989). Видовое разнообразие представлено как таксономически, т. е. списком видов, так и численно (Лебедев, 1995).

Паразитов и комменсалов моллюсков в северо-западной части моря начали изучать в первой половине прошлого века. Длительное время это были отдельные работы, посвященные единственному виду — сверлящей губке *Cliona vastifica*. Ее обнаружили на мидиях *Mytilus galloprovincialis* и устрицах *Ostrea edulis* в Каркинитском заливе (Никитин, 1934), на устрицах — в Ягорлыцком заливе (Каминская, 1966). В начале 1960-х годов у румынских берегов был выявлен рачок *Mytilicola intestinalis* (Porumb, Andriewsku, 1963). В 1980 г. появилось сообщение о находке в мидиях из Ягорлыцкого залива трематод *Proctoeces maculatus* (Мачкевский, Парухин, 1980), *Parvatrema duboisi*, жгутиконосца *Hexamita nelsoni* и микроспоридии *Steinhausia mytilovum* (Рыбаков, 1980), что положило начало комплексному изучению фауны симбионтов черноморских мидий. Выбор объекта обуславливался его хозяйственным значением, ролью в экосистемах региона, а также доступностью материала. В. К. Мачкевский (1984) в течение ряда лет изучал биологию и экологию *P. maculatus*. Наши стационарные исследования начаты в 1980 г. Обнаружены инфузории *Ancistrum mytili*, *Peniculistoma mytili*, турбеллярия *Vrastoma cyprinae*, полихета *Polydora ciliata* (Холодковская, 1985), инфузория *Gargarius gargarius* (Холодковская, 1986а), *Raabella helensis*, *Crebricoma carinata* (Холодковская, 2002) и грегарины *Nematopsis legeri*. Последний вид был выявлен в том же районе и у устриц (Белофастова, 1997). Шесть видов — *N. legeri*, *G. gargarius*, *P. mytili*, *C. carinata*, *if. cyprinae* и *P. ciliata* — отмечены у *M. galloprovincialis* впервые, *L. mytili* и *R. helensis* — впервые в советских водах.

В начале 1990-х годов фауну симбионтов черноморских мидий изучали румынские паразитологи (Dumitrescu, Zaharia, 1993). Список, который они привели (табл. II. 10.1), отличается рядом неточностей. Обнаружение *Vorticella* sp. на жаберных нитях моллюска вызывает серьезные сомнения, поскольку к этому роду относятся только свободноживущие инфузории. Стебелек сувойки заканчивается базальной пластинкой, способной прикрепляться только к твердому субстрату. Паразитические же виды, например *Galiperia brevipes*, относящаяся к одному с *Vorticella* отряду Fibrodiscida, имеют на конце стебелька кольцо, которое обрастает филаменты жабр хозяина.

Для двух других видов инфузорий авторы привели устаревшие синонимы. Так, под *Kidderia mytili* Quenn они подразумевали, скорее всего, *Peniculistoma mytili*, которая до 1965 г. называлась *Kidderia mytili* (de Morgan, 1925), но никогда не изучалась Quennerstedt, а *Hypocomides mytili* Chatton, Lwoff с 1970 г. носит название *Raabella helensis* Chatton, Lwoff, 1950.

В жабрах и гепатопанкреасе мидий румынские исследователи обнаружили *Haplosporidium* sp., которого отнесли к Sporozoa, в то время как данный род принадлежит к Ascetospora и паразитирует в пищеварительной железе и почках, но не в жабрах. По данным этих авторов, экстенсивность инвазии в летне-осенний период составляла 80—100 %. Ранее представители данного рода встречались у берегов США, где инвазировали не более 2 % *M. edulis* и *M. californianus* (Taylor, 1966); у *M. galloprovincialis* эти паразиты не отмечались. В Средиземном море у мидий находили представителей другого близкого рода — *Minchinia* (Comps, Tige, 1997).

Рачок *M. intestinalis* — паразит кишечника, и обитание его в мантийной полости крайне сомнительно. Инфузории *Uronema marina*, *Trichodina domerguei* f. *gobii* и нематоды *Contraeaecum aduncum*, *Echinocephalus spinosissimus* и *Spintectus tamari* для мидий указаны впервые. Остальные четыре вида — обычные симбионты *M. galloprovincialis*.

Из прочих моллюсков в Ягорлыцком заливе были изучены *Rissoa membranacea*, *R. splendida*, *R. parva* и *Tricolia pulla* (Мачкевский, 1984), *Mytilaster Meatus* (Рыбаков, Холодковская, 1987) на наличие трематод. Выявлен *P. maculatus*. Вскрытие 136 экз. *O. edulis* из обрастания скал на м. Тарханкут выявило кроме грегарины и губки наличие сверлящей полихеты *P. ciliata* (Холодковская, 2003). У рапаны *Rapana thomasi* из обрастания скал о-ва Змеиный отмечена *C. vastifica*. После 1992 г. сборы проводили в основном у берегов Одесской области и в трех одесских лиманах: Малом Аджалыцком, Тилигульском и Сухом.

Численное разнообразие выражается обычно частотой встречаемости (табл. П. 10.2), изменение которой у большинства паразитов от года к году незначительно и обусловлено в основном температурными условиями. Однако 2 вида выпадают из этого ряда. Губку *C. vastifica* в начале прошлого ве-

ТАБЛИЦА П. 10.1. Паразиты мидии *Mytilus galloprovincialis*, обнаруженные в водах Румынии (Dumitrescu, Zaharia, 1993) в 1991 г. (сохранена систематика оригинала)

Вид	Экстенсивность инвазии, %	Пораженный орган
<i>Nematopsis legeri</i>	10—20	Жабры
<i>Haplosporidium</i> spp.	0—100	Жабры, гепатопанкреас
<i>Uronema marina</i> (Schewiskoff)	10—25	Жабры
<i>Ancistrum mytili</i> Quenn	10—50	»
<i>Hypocomides mytili</i> Chatton, Lwoff	5—10	»
<i>Kidderia mytili</i> Quenn	10—25	»
<i>Vorticella</i> sp.	25—30	»
<i>Trichodina domerguei gobii</i> Raabe, 1959	15—60	»
<i>Cliona vastifica</i>	5—20	Створка
<i>Proctoeces maculatus</i>	5—10	Гонады
<i>Spintectus tamari</i>	5—20	Мантийная полость
<i>Contraeaecum aduncum</i> (Rud., 1802)	10—25	»»
<i>Echinocephalus spinosissimus</i>	0—10	»»
<i>Polydora ciliata</i>	0—5	»»
<i>Mytilicola intestinalis</i> Steiner	0—5	»»



ТАБЛИЦА II.10.2. Встречаемость (%) симбионтов мидий в СЗЧМ в 1982—1992 гг.

Вид	Залив					Открытая часть моря ^{*2)}
	Одесский	Ягорлыцкий	Тендровский	Джарьылгачский ^{*1)}	Каркинитский	
<i>Hexamita nelsoni</i>	0—10 (0,5±0,4)	0—30 (6,7±2,0)	0—21 (6,2±2,7)	0	0—32 (4,6±4,4)	0
<i>Nematopsis legeri</i>	0	0	0	0	+ ^{*3)}	0
<i>Steinhausia mytilovum</i>	0—38 (9,9±1,6)	0—47 (14,5±1,8)	0—5 (1,9±1,8)	0—7 (2,0±1,9)	0—100 (2,4±2,4)	0
<i>Ancistrum mytili</i>	0—100 (46,3±1,8)	0—100 (34,8±2,7)	0—91 (30,9±3,8)	0—75 (19,8±2,6)	0—100 (42,9±9,9)	50—100 (74,6±3,2)
<i>Peniculistoma mytili</i>	0—100 (11,1±1,1)	0—6 (0,1±0,1)	0	0	0	0—45 (21,0±3,9)
<i>Raabella helensis</i>	0—39 (2,5±1,9)	0—6 (0,1±0,1)	0	0	0	0
<i>Crebricoma carinata</i>	0—6 (0,1±0,1)	0	0—6 (0,1±0,1)	0	0	0
<i>Gargarius gargarius</i>	0	0—7 (0,2±0,2)	0	0	0	—
<i>Cliona vastifica</i>	0	0—3 (0,2±0,2)	0	0—35 (12,9±0,8)	0—41 (1,5±0,3)	0—16 (1,7±0,7)
<i>Uratoma cyprinae</i>	0—84 (3,0±0,6)	0—100 (13,7±2,0)	0—27 (4,8±1,8)	0—61 (13,0±1,9)	0—34 (18,1±2,8)	0—72 (39,8±2,8)
<i>Parvatrema duboisi</i>	0—3 (0,3±0,2)	0—5 (0,1±0,1)	0	0	0	0
<i>Proctoeces maculatus</i>	0	0—25 (11,4±1,1)	0—19 (2,7±0,9)	0—15 (3,0±1,0)	0—15 (2,4±2,4)	0
<i>Polydora ciliata</i>	0	0—18 (0,1±0,1)	0	0—10 (1,4±0,6)	0	0

*1) Сборы 1982—1985 гг. *2) Сборы 1990 г. *3) Только в северном прибрежье м. Тарханкут.

ка отмечали в Одесском заливе (Загоровский, Рубинштейн, 1916), однако только на раковинах мертвых мидий; данные о живых моллюсках отсутствуют. Позже ее находили на живых мидиях и устрицах в Каркинитском заливе (Никитин, 1934). В 1967—1970 гг. в Каркинитском заливе она поражала 23 % устриц, в Ягорлыцком в 1967—1970 гг. — 35, а в 1975—1977 — 47,6 % устриц (Кракатица, Каминская, 1979). К началу 1980-х годов все поселения в Ягорлыцком заливе погибли. Причиной тому могла послужить либо вспышка микоза, так называемой раковинной болезни устриц (Губанов, 1989), либо ухудшение качества воды в результате рефулирования песка. У мидий клиону удалось обнаружить лишь единожды — в 1989 г. в одной пробе у одного моллюска из середины залива. У берегов Одесской обл. за более чем 20 лет выявить ее так и не удалось. Причины исчезновения клионы в данной акватории неизвестны. В Джарьылгачском заливе на Пионерской банке в 1984 г. она отмечалась у 11—35 % мидий, в 1985 г. — только

ТАБЛИЦА II.10.3. Биологическое разнообразие паразитов мидий в СЗЧМ

Экологическое разнообразие в среде первого порядка		Видовое разнообразие		
Экогруппа	Эконища	таксономическое		по встречаемости
		Систематическая группа	Вид	
Мезопаразиты	Раковина	Губки	<i>Cliona vastifica</i>	Редкий
	Мантийная полость	Полихеты	<i>Polydora ciliata</i>	»
Полостные Тканевые		Кишечник Жабры Мантия Печень, гонады	Инфузории	<i>Ancistrum mytili</i>
	<i>Peniculistoma mytili</i>			Редкий
	<i>Raabella helensis</i>		Обычный	
	<i>Crebricoma carinata</i>		Случайный	
	<i>Gargarius gargarius</i>		»	
	<i>Urustoma cyprinae</i>		Обычный	
	<i>Hexamita nelsoni</i>		Редкий	
	<i>Nematopsis legeri</i>		»	
	<i>Parvatrema duboisi</i>		Случайный	
	<i>Proctoeces maculatus</i>		Редкий	
Внутриклеточные	Женские гонады	Трематоды	<i>Steinhausia mytilovum</i>	Доминант
			Микроспоридии	

у 1,2 %, затем Пионерская банка погибла. В Каркинитском заливе, на банке Тетис и в районе пгт Черноморское — с. Межводное с 1982 по 1986 г. было зарегистрировано не более 2,4 % пораженных мидий, в 1990 г. встречаемость возросла до 4—12 %, в 1991 г. — до 9—41 %; последние сборы (13,6 %) относятся к 1994 г.

Другой вид, жгутиконосец *H. nelsoni*, был обнаружен в 1980 г. в Ягорлыцком заливе (Рыбаков, 1980); там же его последний раз выявили в 1986 г. В 1983 и 1984 гг. отмечалась вспышка развития жгутиконосца, тогда он был отмечен в четырех из пяти заливов. Причины исчезновения не установлены.

В качестве коэффициента видового разнообразия паразитов мы предлагаем использовать относительную частоту их встречаемости, т. е. отноше-

ТАБЛИЦА II. 10.4. Меристические характеристики (мкм) инфузорий, выявленных в мидиях различных районов Черного моря

Вид	Длина	Ширина	Район	Литературный источник
<i>Raabella helensis</i>	f. minor	17—26	Болгария,	Raabe, 1970 Тот же Холодковская, 2003
	f. major	26—36	г. Варна	
	f. minor	11—16 (14)*	Там же,	
	f. major	30—36 (33)*	г. Несебыр	
<i>Crebricoma carinata</i>	52—72	14	Там же	Raabe, 1970 Холодковская, 2003
	70	20	Балтийское море, г. Гданьск Черное море, Одесский залив	

*Приведены средние значения.



ТАБЛИЦА II.10.5. Меристические характеристики (мкм) метацеркарий *Parvatrema duboisi*, выведенных в мидиях различных районов Черного моря

Район	Экстенсивность инвазии, %	Длина	Ширина	Ротовая присоска
Одесский залив	0,01	110—134	62—70	28—29 (длина)
Ягорлыцкий залив, с. Покровка	0,70	110—154 (130) ^{*1)}	62—95 (87)	(28—34) × (34—39) 31 × 37
Севастопольские бухты ^{*2)}	0—100	208—532	124—294	(56—126) × (44—140)
Болгария, г. Несебыр	100	205—287	150—241	68 × 88

^{*1)} В скобках приведены средние значения. ^{*2)} Данные В.К. Мачкевского (2001).

ние частоты встречаемости одного паразита к сумме частот встречаемости всех паразитов в отдельной пробе либо на отдельной акватории любого масштаба. Данная величина удобна тем, что является критерием степени доминирования вида, поэтому наглядна (табл. II. 10.3).

10.1.2. Генетическое разнообразие

У паразитов черноморских мидий выявляется и генетическое разнообразие. Так, *L. mytili*, *R. helensis* и *P. duboisi* на разных акваториях представлены разными морфами (табл. II. 10.4, II.10.5) (Рыбаков, Холодковская, 1987; Холодковская, 1987, 1989, 2003).

10.1.3. Экологическое разнообразие

Экологическое разнообразие паразитов — более сложный термин, чем таковой свободноживущих животных, поскольку они одновременно находятся в среде первого порядка — в организме хозяина и среде второго порядка — внешней среде. Поэтому понятие местообитания, или ниши паразитов, должно, на наш взгляд, рассматриваться на трех уровнях:

- экологическая ниша самого хозяина;
- круг хозяев, к которым паразит специфичен;
- ниша внутри хозяина (занимаемый паразитом орган или ткань).

Распределение паразитов мидий в среде второго порядка (морской) демонстрирует широкий спектр их экологической валентности. Наиболее эврибионтна инфузория *A. mytili*: мы обнаружили ее на всех обследованных акваториях от западных берегов Одесской обл. до м. Тарханкут. Встречается в любых биотопах прибрежья (у донных мидий, у моллюсков в обрастаниях скал и гидротехнических сооружений на различных глубинах, начиная от уреза воды, в заливах, лиманах и лагунах, в марихозьяйствах на коллекторах различных конструкций), а также в открытой части северо-западного шельфа, на глубине 43 м. Трематода *P. maculatus* географически распространена почти столь же широко — вдоль всей береговой линии от Ягорлыцкого до Каркинитского залива, но ограничена глубиной биотопа; на глубине 20—40 м не найдена (Гаевская и др., 1990).

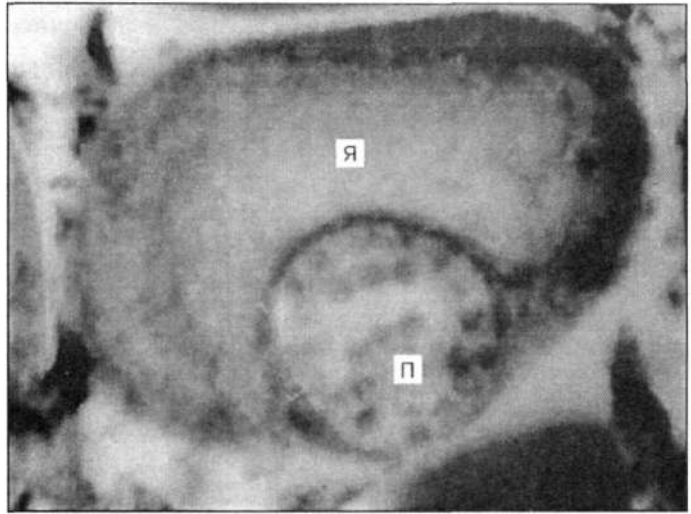


РИС. П. 10.1. Инвагинация ядра ооцита мидии, вызванная микроспоридией *Steinhausia mytilorum*:

Я — ядро клетки хозяина;
П — панспоробласт паразита, содержащий зрелые споры

Грегарина *N. legeri*, широко распространенная от г. Анапа на востоке до Бакальской косы на западе, в СЗЧМ обнаружена только на северном побережье м. Тарханкут. Трематода *P. duboisi* выявлена только в Ягорлыцком (трижды) и Одесском (единожды) заливах. На этих акваториях паразит обнаружен в неактивном инцистированном состоянии. Скорее всего, развитию этих видов в северо-западной части препятствует пониженная соленость, поскольку оба они имеют средиземноморское происхождение и предпочитают полигалинную область. Инфузории *P. mytili*, *R. helensis*, *S. cahnata* и *G. gargarius* встречаются очагами — в одном или двух заливах.

Определяющими экологическими факторами среды являются соленость, температура, глубина, геоморфологические условия акваторий, сезонность, возраст хозяина (Холодковская, 1989).

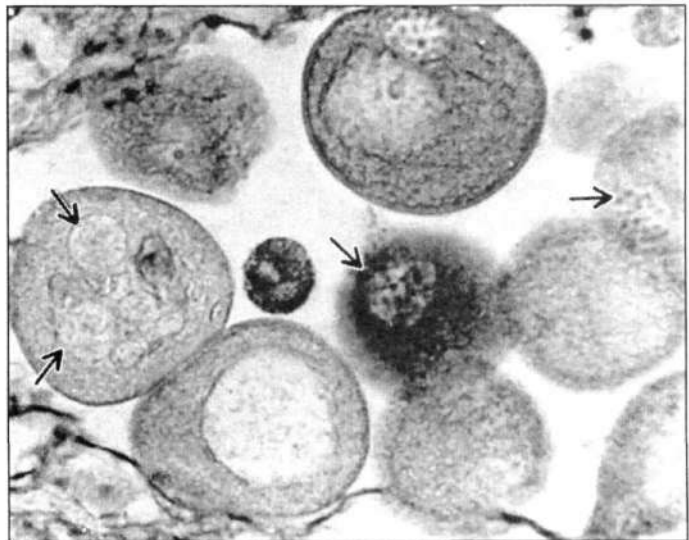


РИС. П. 10.2. Ацинус гонады мидии, пораженной микроспоридиозом. Стрелками указаны панспоробласты паразита

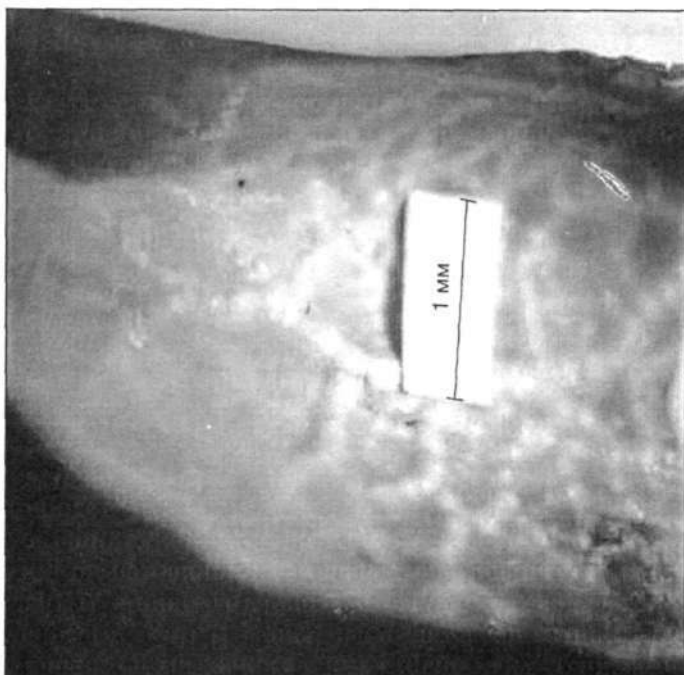


РИС. II.10.3. Внутренняя поверхность створки мидии, пораженной сверлящей губкой *Cliona vastifica*

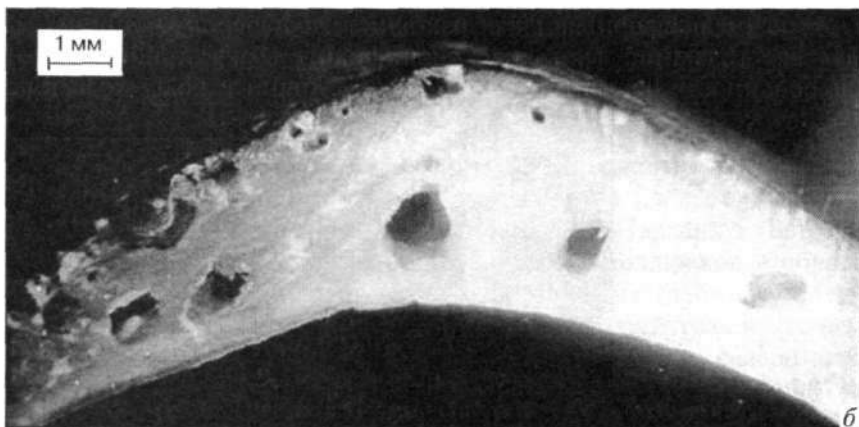
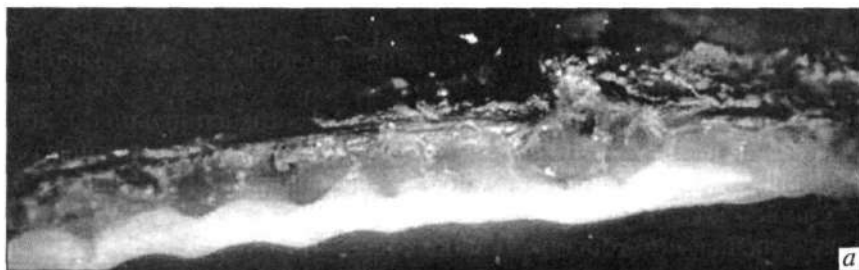


РИС. II.10.4. Продольный (а) и поперечный (б) спилы через галереи сверлящей губки *Cliona vastifica*

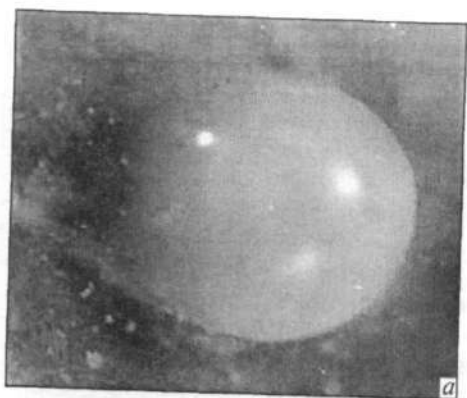
Приуроченность паразитов черноморских мидий к кругу хозяев демонстрирует все градации. Наименее специфичны губка и полихета: они с равным успехом перфорируют как раковины моллюсков — мидий, устриц, рапан, так и мертвый известковый субстрат. Грегарины *N. legeri* — паразиты многих средиземноморских моллюсков — в прибрежье Крыма встречаются у 8 видов хозяев, принадлежащих к 7 родам (Белофастова, 1997). Узкоспецифичные виды — инфузории и микроспоридия — встречаются только у 2 близкородственных видов мидий. До наших исследований три из них — *P. mytili*, *G. gargarius* и *C. carinata* — считались строгоспецифичными для *Mytilus edulis*. Мы впервые обнаружили их у *M. galloprovincialis* (Холодковская, 1985, 1986, 2003), но единственным специфичным для нее паразитом остается пока *P. duboisi*.

Экологическое разнообразие паразитов черноморских мидий в среде первого порядка довольно велико. Мы обнаружили мезопаразитов, полостных, тканевых и внутриклеточных представителей (табл. II. 10.3). Мезопаразиты, в свою очередь, разделяются на деструкторов раковины (губка, полихета) и паразитов мантийной полости. Последние различаются по степени специализированности. Так, 5 видов — турбеллярия и 4 вида инфузорий — плавают в мантийной жидкости и питаются бактериями подобно свобод ножи вущим животным, тогда как инфузория *G. gargarius* является сидячей формой. Трофозоиты прирастают хоботком к клеткам жаберного эпителия мидии и питаются за счет хозяина.

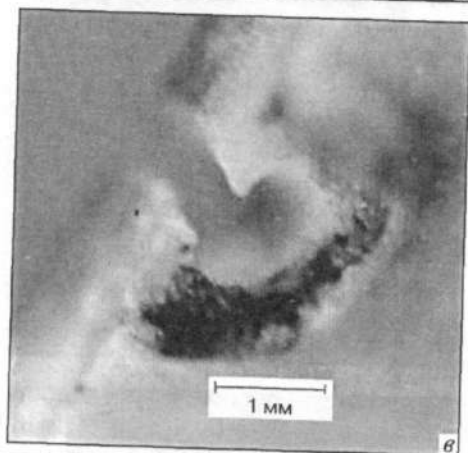
Полостные паразиты представлены 2 видами, нарушающими целостность желудочно-кишечного тракта, — жгутиконосцами и членистоногими. Тканевые паразиты — грегарины и 2 вида трематод — инвазируют гонады, печень, эпителий жабр и желудка. В свою очередь, трематоды различаются тем, какое место занимает мидия в их жизненном цикле. Так, *P. maculatus* использует мидию как первого промежуточного хозяина: в данном моллюске развивается его партеногенетическое поколение. Для *P. duboisi* мидия — дополнительный хозяин. Крайняя степень специализации наблюдается у внутриклеточного паразита *S. mytilovum*, инвазирующего ооциты мидий. Не имея даже собственных митохондрий, микроспоридии живут полностью за счет энергосистем клетки хозяина.

Еще один вид экологического многообразия, которое следует рассмотреть, характерен только для паразитов. Это разнообразие по степени патогенности. Из 13 видов симбионтов, отмеченных в украинских водах северо-западной части моря, 10 являются патогенными и условно-патогенными. Шесть из них — *H. nelsoni*, *A. mytili*, *P. mytili*, *G. gargarius*, *C. carinata* и *P. duboisi* — не наносят популяциям мидий в данном регионе реальный ущерб, причем последние три — ввиду крайне небольшой численности.

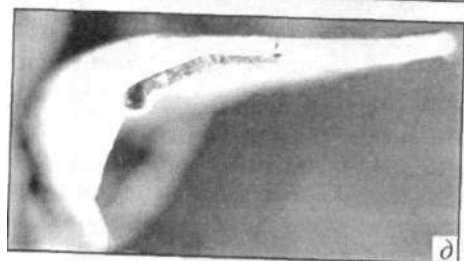
Наибольший вред мидиям СЗЧМ причиняют партениты трематоды *P. maculatus*. Проктэкоз влияет на энергетический обмен хозяина, снижая содержание гликогена и липидов (Мачкевский, Щепкина, 1985). При летальной интенсивности инвазии (в наших условиях 45—47 тыс. спороцист на моллюска) паразиты заполняют практически все органы хозяина, как мы это наблюдали у коллекторных мидий Джарылгачского залива (Холодковская, 1986).



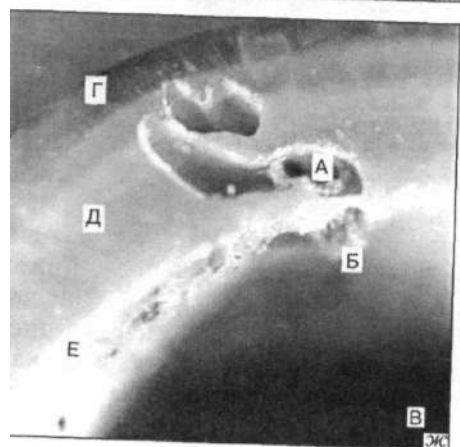
а



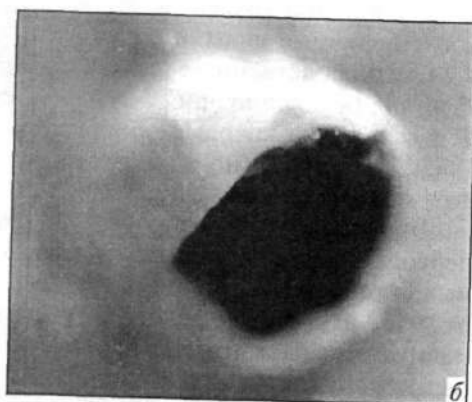
б



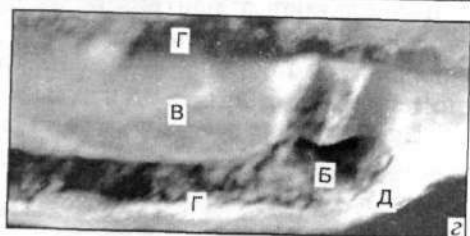
в



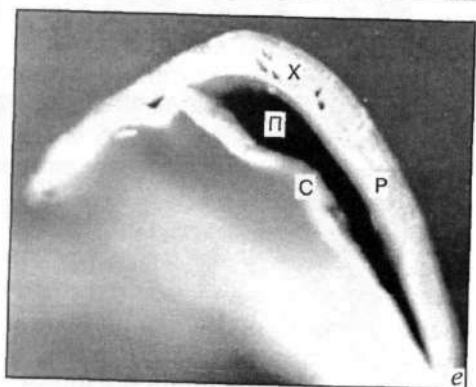
г



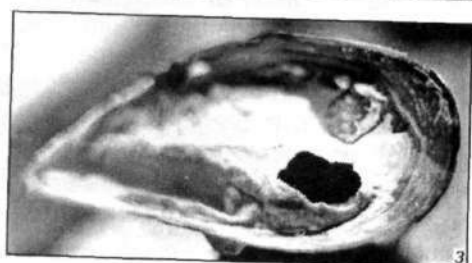
д



е



ж



з

4 РИС. П.10.5. Патологические изменения раковины мидии, перфорированной полихетой *Polydora ciliata*:

a — галл на внутренней поверхности раковины, окружающий первичную камеру ювенильного червя; *b* — галл с разрушенной вершиной, видна полость первичной камеры; *в* — спил раковины через вход в первичную камеру; *г* — устья хода полихеты: Б — полость первичной камеры, В — призматический слой раковины мидии, Г — конхиалиновый слой, Д — перламутровый слой; *д* — продольный спил через ход полихеты в раковине мидии; *e* — спил через блистер: П — полость блистера, С — блистерная стенка, Р — раковина мидии, Х — ходы полихеты; *ж* — поперечный спил через ходы полихеты: А — остатки домика (трубки) червя, Б — выход трубки полидоры в полость блистера, В — полость блистера, Г — периостровком, Д — призматический слой, Е — перламутровый слой раковины мидии; *з* — блистер на внутренней поверхности створки мидии (вершина разрушена)

При микроспориidioзе *S. mytilovum* может поражать до $\frac{1}{3}$ всех ооцитов в гонаде (рис. П. 10.1, П. 10.2). Этот факт мы зафиксировали у коллекторных мидий в Одесском заливе (Холодковская, Кудинский, 1988). Микроспоридии уменьшают плодовитость самок мидий (Холодковская, Кудинский, 1985; Кудинский, Холодковская, 1990). Турбеллярии способствуют снижению сырой и сухой массы мягких тканей хозяина (Холодковская, 1989).

Перфораторы протачивают в створках моллюсков галереи (рис. П. 10.3, П. 10.4), уменьшая тем самым их прочность. У мидий, раковина которых перфорирована губкой клионой, выявлено снижение темпов роста (Холодковская, Шурова, 1988; Холодковская, 1989).

В процессе изучения сверлящей деятельности полихеты нам удалось проследить и сфотографировать последовательность патологических изменений раковины, приводящих к образованию блистера — обширного разрастания внутренней поверхности створки, которое сокращает объем мантийной полости на $\frac{1}{3}$ и травмирует органы мантийного комплекса. Ювенильный червь протачивает в раковине первичную полость. Моллюск наращивает вокруг нее дополнительные слои перламутра, и на внутренней поверхности створки образуется так называемый галл (рис. П. 10.5, *a—в*). По мере роста червя полость увеличивается в горизонтальном направлении, образуя длинный ход, связанный с внешней средой двумя устьями. В нем располагается U-образный домик полихеты (рис. П. 10.5, *г, д*). Паразитирование в одной мидии нескольких (больше 10) червей приводит к образованию общего блистера (рис. П. 10.5, *e—з*). Патогенное влияние инфузорий на *M. galloprovincialis* не выявлено.

Результаты исследований географического распространения, морфологии, биологии, экологии, патогенности паразитов мидий из природных популяций и плантаций различных типов обобщены в ряде работ (Холодковская, 1989; Гаевская и др., 1990). Паразитофауна большинства моллюсков и других гидробионтов-беспозвоночных северо-западной части моря остается пока совершенно неизученной.

10.2. Паразиты рыб

Первые данные по паразитам рыб СЗЧМ приведены в работах румынских авторов (Ciurea, 1931, 1933a, б; Florescu, 1942; Florescu, Ienicta, 1984). Дальнейшие исследования охватили Одесский залив (Чернышенко, 1947,

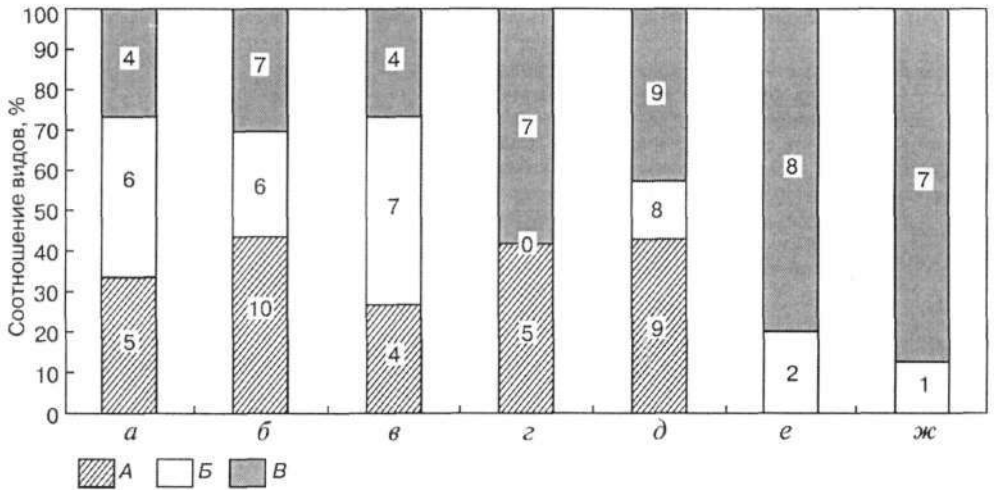


РИС. 11.10.6. Виды гельминтофауны бычков отдельных акваторий (согласно литературным данным и собственным исследованиям):

А — не найдены нами; Б — подтверждены нами; В — найдены нами в акватории впервые; акватория: а — Одесский залив; б—ж — лиманы (б — Тилигульский, в — Малый Аджалыкский, г — Хаджибейский, д — Днестровский, е — Будаковский, ж — Тузовские). Цифрами обозначено количество видов гельминтов

1949; Чернышенко, Свенцицкая, 1970), предустье Дуная (Буцкая, 1952) и румынское побережье (Radulescu, Vasiliu, 1951, 1954; Radulescu, 1953), а также лиманы: Днепроовский (Османов, 1940; Коваль, 1961), Березанский, Тилигульский, Малый Аджалыкский, Хаджибейский, Днестровский, Будаковский (Чернышенко, 1956а, 1957, 1960а, б, 1962а, б, 1966; Чернышенко, 1957, 1962, 1964; Гаврилица, 1962; Чернышенко, Свенцицкая, 1967, 1970). Сотрудники ИнБЮМ проанализировали данные по паразитофауне рыб Каркинитского (Найденова, 1974) и Ягорлыцкого заливов (Парухин и др., 1983; Мачкевский и др., 1990).

Современные исследования паразитов рыб охватывают Одесский залив и лиманы — Тилигульский, Малый Аджалыкский, Хаджибейский, Днестровский, Будаковский, Тузовские (Бурнас, Алибей). Также обследованы отдельные экземпляры рыб из Бугского и Сухого лиманов.

Одними из самых массовых видов рыб прибрежных биоценозов СЗЧМ и лиманов Причерноморья являются бычковые (Gobiidae), гельминтофауне которых уделено особое внимание. Наибольшим богатством характеризуется гельминтофауна бычков Днестровского (17 видов), наименьшим — Хаджибейского и Тузовских лиманов (7 и 8 видов соответственно) (Квач, 2000б, 2001а, б, 2002а, б; Квач и др., 2000; Kvach, 2001). В результате проведенных исследований списки гельминтов рыб этого региона были существенно расширены (рис. II. 10.6).

В результате сильного опреснения гельминтофауна бычков Хаджибейского лимана полностью изменилась по сравнению с данными предыдущих исследований (Квач, Заморов, 1999; Квач, 2001б, 2002а) и характеризуется нестабильностью. За период 1996—2001 гг. из фауны лимана исчезли соло-

новатоводная нематода *Dichelyne minutus* и морской скребень *Telosentis exiguus*, появились пресноводные виды — нематода *Eustrongylides excisus* и скребень *Acanthocephalus lucii*. Изменение гельминтофауны бычков Тилигульского лимана, наоборот, было связано с увеличением солености (Квач, 2003, 2004): исчезли такие пресноводные паразиты бычков, как *Diplostomum spathaceum* и *Tylodelphys clavata*.

Также значительно отличается от результатов предыдущих исследований гельминтофауна бычков Днестровского лимана (Квач, 2004). Однако в связи с недостатком данных по гидрохимии, гидрологии и малой выборкой изученной рыбы установить причину происшедших изменений не представляется возможным.

Наиболее стабильной оказалась гельминтофауна бычков Одесского залива и Малого Аджалыкского лимана (Квач, 2000а, 2001б; Квач, 2002а, б). Исходя из вышесказанного, исследованные акватории СЗЧМ можно разделить на следующие группы:

- акватории, где гельминтофауна бычков полностью изменилась по сравнению с данными предыдущих исследований (Хаджибейский лиман);
- акватории, где гельминтофауна бычков значительно отличается от данных предыдущих исследований (Тилигульский, Днестровский лиманы);
- акватории, где гельминтофауна бычков относительно стабильна (Одесский залив, Малый Аджалыкский лиман).

Также отдельно следует выделить Будаковский, Тузловские лиманы (Бурнас, Алибей), для которых данные по гельминтофауне бычков приведены впервые (Квач, 2001, 2002в). Впервые исследована и гельминтофауна морских собачек Одесского залива (Квач, 2003).

За все время изучения ихтиопаразитов СЗЧМ, включая лиманы Причерноморья, было исследовано 83 вида рыб, паразитофауна которых составила 207 видов.

В районе исследований преобладают солоноватоводные виды паразитов (*Glugea* spp., *Cryptocotyle concavum*, *Asymphylogora* spp., *Ligula pavlovskii*, *Proteocephalus* spp., *D. minutus*, *Thersitina gasterostei* и др.), которые присутствуют во всех изученных акваториях.

Пресноводные виды (*Muxobolus carassii*, *M. bramae*, *Bucephalus polymorphus*, *Nicolla skrjabini*, *Ligula intestinalis*, *E. excisus*, *Ac. lucii*, многие моногенеи, пиявки, глохидии моллюсков и др.) распространены в основном в опресненных районах, таких как Днепровский, Днестровский лиманы, предустье Дуная. Многие пресноводные виды присутствуют благодаря наличию здесь их хозяев — пресноводных рыб. Так, пресноводная цестода *L. intestinalis* отмечена у плотвы, леща, судака в распресненных Днепровском и Днестровском лиманах (Чернищенко, 1960б; Коваль, 1961), а также у леща в Одесском заливе (Чернышенко, 1947, 1955). Однако вследствие заражения солоноватоводных хозяев пресноводные виды отмечаются в достаточно осолоненных акваториях, например нематода *E. excisus* у бычка кругляка в Будаковском лимане (Квач, 2002б).

Морские виды {*Lecithochirium floridensis*, *Helicometra* spp., *Microcotyle pomatomi*, *Christianella minuta*, *Hysterothylacium aduncum*, *Acanthocephaloides propin-*

quius и др.) наименее распространены в СЗЧМ и вообще отсутствуют в опресненных лиманах. Наиболее часто морские виды встречаются в районе Каркинитского залива в водах относительно высокой солености, где отмечены отсутствующие в других районах трематоды *Galactosomum phalocrocoracis*, *L. floridensis*, *Magnibursatus skrjabini*, *Helicometra fasciata*, *H. pulchella* и скребень *Paracanthocephaloides incrassatus*. Однако морские виды встречаются также в достаточно опресненных участках. Так, метацеркарию *Cryptocotyle lingua* мы отмечали у бычков сирмана и мартовика в Днестровском лимане (Kvach, 2004).

Таким образом, неоднородность солености водных масс формирует смешанную ихтиопаразитофауну, в которой присутствуют как солоноватоводные и морские, так и пресноводные виды.

Экзотические водные организмы

Процесс намеренного и случайного переселения экзотических организмов непосредственно связан с хозяйственной деятельностью человека, поэтому на начальных этапах определялся уровнем технического прогресса. Так, одним из первых толчков к интенсивному переселению гидробионтов явилось изобретение в 1897 г. двигателя внутреннего сгорания — основы создания быстроходного флота. Некоторые из переносимых на корпусах кораблей и с балластными водами вселенцев успешно адаптировались к новым условиям, начали вытеснять аборигенную флору и фауну, становясь доминантными видами донных и пелагических сообществ. Следует отметить, что часто на первых этапах вселения экзотические виды в условиях неконтролируемого (хищниками, пищевыми конкурентами, паразитами и др.) развития могут оказывать ощутимое губительное воздействие на водную экосистему в целом. Например, обнаруженные в 1987 г. в открытых районах западной половины Черного моря единичные представители гребневика мнемнопсиса (Зайцев и др., 1988) стали причиной резкого снижения запасов кормового планктона, а также численности хамсы — самой массовой рыбы Черного моря. В период максимума своего развития (1990—1991) общая биомасса гребневика оценивалась в 1 млрд т (Gesamp, 1997).

По мере роста научного интереса к проблеме переселения гидробионтов, а также с повышением количества систематиков различных таксономических групп организмов увеличивается и объем информации. В частности, только за последнее десятилетие список видов-вселенцев Черного моря вырос примерно в 6 раз (табл. III 1.1).

В СЗЧМ зарегистрировано 68 видов, т. е. 48 % известного их количества в Черном море (Прил. II).



ТАБЛИЦА II.11.1. Динамика численности видов-вселенцев, зарегистрированных в Черном море

Год	Систематическая группа							Литературный источник
	МГ	ПВ	МФ	БП	Р	М	Всего	
1995			1	15	10		26	Zaitsev, Mamaev, 1997
1999		3	2	29	5		39	Шадрин, 2000
2000		7	3	30	13	5	58	Zaitsev, Öztürk, 2001
2001		7	4	40	9	5	65	Gomoiu et al., 2002
2002	2	29	38	53	15	5	142	Болтачев, Юрахно, 2002; Загородняя, Колесникова, 2003; Мильчакова, 2002; Сеничева, 2002; Alexandrov, 2004

Примечание: МГ — морские грибы, ПВ — планктонные водоросли, МФ — макрофиты, БП — беспозвоночные, Р — рыбы, М — млекопитающие.

Анализируя появление экзотических организмов в СЗЧМ на протяжении XX в., можно выделить три периода их интродукции, связанные с деятельностью человека и имеющие непосредственное отношение к прибрежной зоне моря. Первый (1920—1950-е годы) — период интенсивного развития судоходства, строительство портов. В этот период зарегистрировано 10 вселенцев со средней интенсивностью появления: 1 вид — каждые 3 года. Если не считать рыб и устрицу, которые были переселены в море преднамеренно, практически все остальные организмы проникли с обрастанием судов. Второй период (1950—1980-е годы) характеризовался усилением этого процесса. В общем за 30 лет был обнаружен 21 вид. Если не учитывать попытки искусственной интродукции рыб и ракообразных (всего 8 видов), скорость вселения чужеродных организмов в этот период составляла 1 вид — каждые 2,3 года. Наконец, третий период (1980-е годы — по настоящее время) отличался интенсивным проникновением новых видов, что было связано с нарушением устойчивости экосистемы СЗЧМ из-за антропогенного эвтрофирования, а также с появлением крупнотоннажных судов, использующих в качестве балласта морскую воду. Интенсивность вселения на протяжении третьего периода составила в среднем более 1 вида в год (Прил. II). На преимущественное проникновение вселенцев с балластными водами указывает преобладание случаев обнаружения одноклеточных водорослей, а также 2 видов гребневиков — *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*, которые являются планктонными организмами на всех этапах развития.

Резюмируя сказанное, можно констатировать, что около 60 % вселенцев (36 видов), не считая преднамеренно вселенных (8 видов), попали в СЗЧМ с помощью судов. Подтверждением факта завоза новых видов растений и животных водным транспортом служат места их первых обнаружений. Как правило, это районы крупных портов, в частности Варны, Констанцы, Ильичевска, Одессы и Южного (Прил. II).