

УДК 576.893.19 : 597 (261)

ОСОБЕННОСТИ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФАУНЫ МИКСОСПОРИДИЙ РЫБ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКИ

А. В. Гаевская

Выполнен анализ фауны микоспориций рыб Северо-Восточной Атлантики. Показан приспособительный характер морфологических, биологических и экологических особенностей микоспориций к паразитированию у рыб разных биотопов. Обсуждены особенности распределения микоспориций по различным районам.

Настоящая работа представляет первую попытку обобщения многочисленных литературных данных и собственного материала по фауне микоспориций рыб одного из наиболее важных в промысловом отношении районов Атлантического океана — его северо-восточной части. Изучение микоспориций в этом районе имеет почти вековую историю, а начало ему было положено работами Телоана (Thélohan, 1895) и Ауэрбаха (Auerbach, 1906—1917), не потерявшими своего значения и по настоящее время.

Всего у рыб Северо-Восточной Атлантики к настоящему времени известно 89 видов микоспориций 13 семейств, из них нами обнаружено 37 видов, в том числе 17 описаны в качестве новых, 14 отмечены в новых для них районах, 9 — у новых хозяев. Впервые в районе зарегистрированы роды *Pseudoalata-sporea*, *Neoparvicapsula* и *Alataspora*. Впервые изучены микоспориции Кельтского моря.

Исключив виды сомнительного определения (7), мы установили, что 53 вида микоспориций (59% от их общего числа в этом районе) найдены у одного вида хозяина, 3 вида (3%) — у рыб одного рода, 10 (11%) — у разных родов одного семейства и 16 (18%) — у рыб разных семейств. Наибольшее число хозяев — у *Myxidium incurvatum* (12), *Ceratomyxa arcuata* (8), *Myxobolus aeglefini* (7) и *Zschokkella hildae* (6).

Однако 21 вид из числа тех, что приурочен к одному хозяину, в других районах Мирового океана обнаружен у иных рыб, а число специфичных к одному хозяину микоспориций в действительности представлено всего 32 видами (36% от их общего числа в данном районе). Среди них 25 видов найдены только в Северо-Восточной Атлантике, а 7 встречены и в других районах, но в тех же хозяевах. Одновременно возрастает доля видов, приуроченных к рыбам разных родов одного семейства или разных семейств. В итоге 40% микоспориций со сравнительно узким кругом хозяев (один вид или один род) противостоят 51% видов, встречающихся у рыб разных родов, семейств и отрядов. Эти показатели близки к данным по пресноводным микоспорициям Советского Союза, 32% которых специфичны к одному роду рыб, а 43% — к рыбам разных родов (Шульман, 1966). Таким образом, среди морских микоспориций также более широко распространено проявление специфичности к семейству или группе представителей близких семейств.

Проблема специфичности микоспориций ненова, неоднократно обсуждалась в литературе, но применительно к морским видам этот вопрос разработан все еще слабо (Auerbach, 1910; Шульман, 1966).

Большие глубины и огромные просторы океана способствуют рассеиванию спор микоспоридий немедленно после их выхода в воду. Следовательно, паразит должен быть максимально приспособлен к попаданию в хозяина, что достигается или развитием специальных морфофункциональных приспособлений, или выработкой широкой специфичности к определенному экологическому комплексу рыб, или приуроченностью жизненного цикла паразита к таковому его хозяина.

У морских микоспоридий в отличие от пресноводных адаптация спор к парению в толще воды зашла чрезвычайно далеко. В монографии Шульмана (1966) вопрос функциональной морфологии спор разработан достаточно подробно и убедительно, но в то время не были известны такие роды, как *Alataspora*, *Pseudoalataspora*, *Schulmania*, *Bipteria*, *Palliatius*, *Neoparvicapsula*, гигантские формы *Ceratomyxa* и *Myxidium*, споры которых удивительно разнообразны по своим морфологическим особенностям. Различные мембраны, крыловидные отростки, кили, выступы, пучки нитей, полые створки — все подчинено одной задаче: максимально приспособиться не только к парению и замедленному опусканию, но и, что особенно важно для морской акватории, удержанию на необходимой глубине. Мы далеки от оценки гидростатических качеств отдельных функциональных приспособлений, но само их чрезвычайное разнообразие свидетельствует о многообразии путей адаптации к попаданию в нужного хозяина.

Выработав определенную форму споры, паразит может менять размеры последней, регулируя свою приуроченность к конкретным глубинам обитания хозяина. У *Ceratomyxa maxima* из низкотелого берикса в районе Углового поднятия на глубине 990 м споры имели $16-16.5 \times 470-740$ мкм, а на Китовом хребте на глубине 545 м — $10.7-12.8 \times 292-476$ мкм (Гаевская, Ковалева, 1980).

Шульман (1966) писал, что морфологическая адаптация спор в силу их пассивного попадания в хозяина не должна сильно способствовать выработке узкого круга хозяев, поскольку приспособления к пребыванию на дне или в определенной толще воды не имеют выборочного характера и проглотить спору может любая рыба. Однако у многих морских видов, споры которых имеют специализированные приспособления к парению, круг хозяев довольно узок. Утверждать, что споры морфологически адаптированы к определенному виду хозяина, нельзя, но соответствие формы споры глубине обитания хозяина и способу приема пищи должно способствовать выработке достаточно узкой специфичности у таких микоспоридий. Например, представители родов *Alataspora*, треугольные споры которых имеют по бокам крыловидные отростки, *Pseudoalataspora*, чьи споры снабжены парашютообразными отростками, гигантские формы *Myxidium* и *Ceratomyxa* встречены у одного вида хозяина каждый (Дубина, Исаков, 1976; Гаевская, Ковалева, 1979; Шульман и др., 1979).

Не противоречит этому даже обнаружение *Ceratomyxa tenuispora* у таких таксономически и экологически разных хозяев, как батипелагический угольщик (сем. волосохвостые) и пелагическая восточная скумбрия (сем. скумбриевые). В открытых водах Юго-Восточной Пацифики, где *C. tenuispora* найдена у скумбрии, существуют мощные вертикальные подъемы вод, способные поднимать в верхние горизонты воды даже взмученную взвесь твердых частиц, благодаря чему возможен подъем в верхнюю толщу воды глубоководных спор *C. tenuispora*, которые и захватываются здесь скумбрией.

Такие микоспоридии, как *Myxidium* (исключая гигантские формы), *Zschokkella*, *Sphaeromyxa*, *Leptotheca* и другие, приспособлены, скорее, к замедленному опусканию в воде, чем к зависанию в ее толще, поэтому паразит может освоить близких в экологическом, но отдаленных в таксономическом отношении рыб. Так, *Sphaeromyxa hellandi* паразитирует у 5 видов рыб 3 семейств. Среди них мойва, обитающая на глубинах 300—400 м, менек — 200—500 м, пикша — 40—300 м, морской бекас — 100—250 м и атлантический маслюк, глубже 100 м не опускающийся. Следовательно, споры *S. hellandi* должны быть приспособлены к флотированию в пределах 100—400 м и достигается это формой спор, которая у них близка к эллипсоиду вращения, весьма выгод-

ному для замедленного опускания. Маслюк берет пищу со дна и одновременно заглатывает опустившиеся споры.

Выработке узкой специфичности у микоспориций способствует сопряженность жизненного цикла паразита и хозяина, поскольку у первого фактически отпадает необходимость адаптации к широкому кругу вторых. Однако даже подобная специфичность не препятствует возможности перехода паразита на других рыб при благоприятных условиях. В Норвегии (Берген) *Myxosoma cerebralis* — специфичный паразит лососевых была встречена у молоди атлантической сельди, содержащейся в аквариумах (Dannevig, Hansen, 1952).

Анализ распределения микоспориций по хозяевам показал, что из 76 видов рыб, у которых найдены эти простейшие, наиболее богат их видовой состав у мерланга (11 видов), тупорылого макруруса (10), полосатой пескарки (7) и пикши (6). Следовательно, в качестве хозяев микоспориции предпочитают рыб прибрежных, а среди них донных и придонных, хотя не оставляют без внимания рыб мезо- и батипелагиали. Споры микоспориций прибрежных рыб не крупные, по форме напоминают шар, линзу, сигару или эллипсоид, иногда снабжены ребрышками (*Myxidium*, *Sphaeromyxa*) или небольшими выступами (*Myxoproteus*), полярные капсулы не крупные. Они приспособлены к замедленному опусканию в толще воды, не превышающей десятков, в редких случаях сотен метров.

Споры микоспориций рыб больших глубин имеют различные приспособления для достижения нужного горизонта воды и зависания в нем. Мы уже рассмотрели комплекс этих приспособлений, способствующих проникновению этих паразитов в открытый океан и на большие глубины. Меньшее разнообразие этой группы показывает, что не все микоспориции оказались способны к выработке подобных приспособительных качеств, а потому есть роды, приуроченные только к прибрежным водам, — *Sphaeromyxa*, *Sphaerospora*, *Coccomyxa*, *Myxosoma*, *Ortholinea*, подавляющее большинство *Ceratomyxa*, *Leptotheca* и некоторые другие.

Из 89 видов микоспориций Северо-Восточной Атлантики 35 (39%) найдены только в этом районе, но, поскольку подавляющее большинство из них или новые, описанные нами, или виды, лишь однажды зарегистрированные здесь, число «эндемичных» видов явно завышено. Это подтверждают некоторые, на первый взгляд парадоксальные, находки отдельных видов. Уже упоминавшаяся *Ceratomyxa tenuispora* впервые описана из Северного моря, затем найдена нами на Угловом поднятии и Срединно-Атлантическом хребте, а недавно обнаружена в юго-восточной части Тихого океана (Kabata, 1960; Гаевская, Ковалева, 1980; Ковалева, Гаевская, 1983). Особенно иллюстративны микоспориции глубоководных рыб. *Myxidium coryphaenoidium*, *Auerbachia anomala*, например, зарегистрированы у макрурусовых по всем океанам и практически повсеместно (Noble, 1966; Meglitsch, 1968; Yoshino, Noble, 1973; Moser e. a., 1976; Ковалева, Гаевская, 1982; собственные данные).

Среди микоспориций, найденных в Северо-Восточной Атлантике, 12 видов общих с Баренцевым морем (50% от всей фауны этих простейших в нем), 10 — с Белым морем (50%), 11 — с Северо-Западной Атлантикой (14%) и 10 — с Северо-Восточной Пацификой (11% от всей фауны сравниваемого района). Поразительно сходство фауны микоспориций на родовом уровне. В Белом и Баренцевом морях известно по 11 родов и все найдены в Северо-Восточной Атлантике. Из 17 родов этих паразитов в Северо-Западной Атлантике лишь недавно описанная *Schulmania* отсутствует в районе наших работ. Однако не исключена возможность ее обнаружения и на северо-востоке, так как описана она от глубоководных рыб (Ковалева и др., 1983), все еще недостаточно исследованных в нашем районе. В Северо-Восточной Пацифике известен 21 род микоспориций, из них лишь три — *Unicapsula*, *Schulmania* и *Bipteria* — не встречены в Северо-Восточной Атлантике. Однако *Unicapsula* недавно обнаружена у спаровых Средиземного моря (Schubert e. a., 1975) и потому вполне вероятно ее нахождение у этих рыб и вдоль атлантических берегов Европы.

В последние годы оживились прекратившиеся было исследования микоспориций Средиземного моря (Schubert e. a., 1975; Paperna, 1982, и др.), где из 43 видов этих простейших 16 (35%) общих с Северо-Восточной Атлантикой.

И, наконец, в Черном море 41% видов и 90% родов общих с районом наших работ.

Сходный характер фауны миксоспоридий на родовом уровне связан с широкой радиацией данных паразитов, происходившей в период освоения морских акваторий Perciformes — их основными хозяевами. Оно получило наибольшее развитие в туроне-датском веке при значительной регрессии моря и углублении морских водоемов и продолжалось в течение всего палеогена (Донец, 1982).

Из всех районов Северо-Восточной Атлантики наиболее обеднена и в то же время гетерогенна фауна миксоспоридий Балтийского моря. В ее основе лежат пресноводные виды (36), приуроченные к опресненным районам моря и заливам. Некоторы из них можно встретить в море при миграциях их хозяев. Например, 6 видов миксоспоридий, найденных у пресноводного рыба в Куршском заливе, сохраняются у него и в море в районе Паланги. У возвратившегося в залив рыба видовой состав миксоспоридий не изменяется (Рауцкис, 1982). Однако, поскольку для морских рыб пресноводные миксоспоридии не характерны, мы не включили их в состав фауны морей Северо-Восточной Атлантики.

Типично морских видов миксоспоридий в Балтике 5: *Myxidium gadi*, *M. ovi-forme*, *Myxobolus aeglefini*, *Sphaerospora caudata*, *Ortholinea divergens*. Первые четыре восточнее о. Борнхольм не заходят и лишь изредка заносятся в прибрежные воды Литвы мигрирующими хозяевами — треской и финтой. И только *O. divergens* найдена в открытом море и в Куршском заливе.

Из 4 солоноватоводных видов этого моря — *Sphaerospora elegans*, *Myxobilatus gasterostei*, *M. medius*, *M. platessae* — первые три обнаружены только в Куршском и Рижском заливах. Что касается указанных видов *Myxobilatus*, то Шульман (1966) считает их морскими, сохранившимися в восточной Балтике у эвригалинных хозяев. Однако этот род широко распространен в пресных водах, а в морях представлен только перечисленными видами. Из них *M. platessae* отмечен в пресноводных заливах Балтийского моря, солоноватоводных Белом и Черном морях, в Баренцевом море, а другие два вида, помимо Балтийского и Белого морей, широко распространены в пресных водоемах Евразии. *M. medius*, к тому же, отмечен в Азовском и Каспийском морях. Морские миксоспоридии плохо переносят пребывание в пресной воде (Шульман, 1966), поэтому представители «морского» рода *Myxobilatus* не могли бы получить такого распространения в пресных водах. Если же учесть, что для многих пресноводных миксоспоридий соленость воды не имеет большого значения, становится понятной встречаемость этих видов в пресных, солоноватых и морских водах. В пользу пресноводного происхождения *Myxobilatus* свидетельствует наличие у спор йодофильной вакуоли, отсутствующей у морских миксоспоридий (за исключением *Myxobolus aeglefini*, вторично освоившего морских рыб). Следовательно, род *Myxobilatus* имеет пресноводное происхождение, а его отдельные представители проникли в море через эвригалинных рыб. При этом *M. platessae* стал, подобно *Myxobolus aeglefini*, настоящим морским видом.

Иллюстрацией первых шагов подобного освоения пресноводными миксоспоридиями морских водоемов служит нахождение *Zschokkella nova* и *Myxobilatus mülleri* в прибрежных водах Балтики, *Myxidium macrocapsulare* — у бельдюги Рижского залива, *M. giardi* — у угря в Па-де-Кале, *Myxobolus exiguus* — у кефали в прибрежных водах Англии и т. д. (Pulsford, Matthews, 1982; Висманис и др., 1980; Рауцкис, 1982).

В остальных районах Северо-Восточной Атлантики фауна миксоспоридий носит морской характер. Лишь в прибрежных участках иногда можно встретить эвригалинные пресноводные или солоноватоводные виды. Например, пресноводный *Myxidium giardi* зарегистрирован у европейского угря в Па-де-Кале, *Myxobolus exiguus* — у эвригалинной кефали у Девона (Англия), и солоноватоводная *Sphaerospora elegans* — у колюшек в Ла-Манше (побережье Бретани). Распространение последних двух видов связано с их хозяевами, которых они сопровождают по всему ареалу, проникая вместе с ними в солоноватые и даже морские водоемы.

Таким образом, подводя итоги сказанному, мы должны отметить довольно богатый видовой состав миксоспоридий у рыб Северо-Восточной Атлантики (89 видов); определенное доминирование видов, встречающихся у рыб разных

родов и семейств (51 против 40% узкоспецифичных видов); многообразие адаптаций морфологического, биологического и экологического характера к паразитированию у рыб различных биотопов; довольно высокий процент видов (39%), встречающихся только в данном районе, и одновременно большое сходство с фауной этих простейших близлежащих районов Атлантики; почти полное отсутствие эндемичных родов; обедненный и одновременно гетерогенный характер фауны миксоспориций Балтийского моря и ее морской облик в остальных районах.

Л и т е р а т у р а

- В и с м а н и с К., П е т р и н я Э., Э г л и т е Р., В о л к о в а А., Ш а б л е Б. Материалы по паразитофауне некоторых промысловых объектов Рижского залива. — В кн.: Фауна и экология беспозвоночных Латвийской ССР. Рига, 1980, с. 5—13.
- Г а е в с к а я А. В., К о в а л е в а А. А. Новые и редко встречающиеся виды миксоспориций рыб Кельтского моря. — *Паразитология*, 1979, т. 13, вып. 2, с. 159—165.
- Г а е в с к а я А. В., К о в а л е в а А. А. Новые виды гигантских миксоспориций от батипелагических рыб Атлантики. — *Зоол. журн.*, 1980, т. 59, вып. 6, с. 942—944.
- Д о н е ц Э. С. Миксоспориции бассейнов южных рек СССР (фауна, экология, эволюция и зоогеография). — Автореф. докт. дис. Л., 1982. 28 с.
- Д у б и н а В. Р., И с а к о в Л. С. Новые виды миксоспориций из желчного пузыря глубоководных рыб. — *Паразитология*, 1976, т. 10, вып. 6, с. 556—560.
- К о в а л е в а А. А., Г а е в с к а я А. В. Новые виды миксоспориций рыб юго-западной Атлантики. — *Паразитология*, 1982, т. 16, вып. 5, с. 353—359.
- К о в а л е в а А. А., Г а е в с к а я А. В. Первые сведения о миксоспорициях рыб открытых вод юго-восточной части Тихого океана. — *Вести. зоол.*, 1983, № 1, с. 6—10.
- К о в а л е в а А. А., З у б ч е н к о А. В., К р а с и н В. К. Обоснование нового семейства миксоспориций (Protozoa, Myxosporidia) с описанием двух новых родов. — *Паразитология*, 1983, т. 17, вып. 3, с. 195—202.
- Р а у ц к и с Э. И. Паразитические простейшие рыба в период нерестовой миграции. — В кн.: Современные проблемы протозоологии (Матер. по 3-му съезду Всес. о-ва протозологов). Вильнюс, 1982, с. 306.
- Ш у л ь м а н С. С. Миксоспориции фауны СССР. М.—Л., Наука, 1966. 507 с.
- Ш у л ь м а н С. С., К о в а л е в а А. А., Д у б и н а В. Р. Новые миксоспориции рыб шельфов Атлантического океана у побережья Африки. — *Паразитология*, 1979, т. 13, вып. 1, с. 71—79.
- A u e r b a c h M. Ein Myxobolus im Kopfe von *Gadus aeglefinus* L. — *Zool. Anz.*, 1906, Bd 30, p. 568—570.
- A u e r b a c h M. Die Cnidosporidien (Myxosporidien, Actinomyxidien, Microsporidien). Eine monographische Studie. Leipzig, 1910. 261 S.
- A u e r b a c h M. Bemerkungen über Myxosporidien. — *Zool. Anz.*, 1917, Bd 49, H. 6, S. 145—157.
- D a n n e v i g A., H a n s e n S. Faktorer av betydning for fiskeegenes og fiskeyngelens oppvekst. — *Fiskeridir. Skr.*, ser. Havundersk., 1952, vol. 10, N 1, p. 5—36.
- K a b a t a Z. On two myxosporidian parasites of marine fishes, including one new species (*Ceratomyxa tenuispora*). — *Ann. Mag. Natur. History*, 1960, Ser. 13, N 3, p. 305—308.
- M e g l i t s c h P. A. Some coelozoic myxosporida from New Zealand fishes. II. On a new genus of Myxosporida, *Auerbachia*. — *Iowa Acad. Sci.*, 1968, N 75, p. 397—401.
- M o s e r M., N o b l e E. R., L e e R. S. The genus *Myxidium* (Protozoa: Myxosporida) in macrourid fishes. — *J. Parasitol.*, 1976, vol. 62, N 5, p. 685—689.
- N o b l e E. R. Myxosporida in deepwater fishes. — *J. Parasitol.*, 1966, vol. 52, p. 685—690.
- P a p e r n a I. Kudoa infection in the glomeruli, mesentery and peritoneum of cultured *Sparus aurata* L. — *J. Fish Diseases*, 1982, vol. 5, N 6, p. 539—543.
- P u l s f o r d A., M a t t h e w s R. A. An ultrastructural study of *Myxobolus exiguus* Thélohan, 1895 (Myxosporida) from grey mullet, *Crenimugil labrosus* (Risso). — *J. Fish Diseases*, 1982, vol. 5, N 6, p. 509—526.
- S c h u b e r t G., S p r a g u e V., R e i n b o t h R. Observations on a new species of *Unicapsula* (Myxosporida) in the fish *Maena sparis* (L.) by conventional and electron microscopy. — *Zeitschr. f. Parasitenk.*, 1975, Bd 46, N 4, p. 245—252.
- T h é l o h a n P. Recherches sur les myxosporidies. — *Bull. Sci. Fr. Belg.*, 1895, t. 26, p. 100—394.
- Y o s h i n o T. P., N o b l e E. R. Myxosporida in macrourid fishes of the North Atlantic. — *Can. J. Zool.*, 1973, vol. 51, N 7, p. 745—752.

PECULIARITIES AND ORIGIN OF THE FAUNA OF MYXOSPORIDIANS
OF NORTH-EASTERN ATLANTIC

A. V. Gaevskaya

S U M M A R Y

On the basis of the author's and literary data it was established that fishes of north-eastern Atlantic are parasitized by 89 myxosporidians of 13 families. Of these species the author found 37 of which 17 were described as new ones, 14 were found in new regions and 9 in new hosts. The genera *Pseudoalataspora*, *Neoparvicapsula* and *Alataspora* were first recorded in the region. Myxosporidians from the Celtic sea were studied for the first time. The number of species of myxosporidians occurring in fishes of different genera and families dominate over narrow specific species (51% against 40%). Adaptation of myxosporidians to parasitism in fishes of different biotopes is achieved by means of adaptations of morphological, biological and ecological character. 39% of myxosporidian species occur only in this region. At the same time there is a great similarity with the fauna of the neighbouring regions of Atlantic and nearly complete absence of endemic genera. The fauna of myxosporidians of the Baltic Sea is poor and at the same time heterogenous in its nature, in other regions it is typically marine.
