

Н 203

ПРОВ 202

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР

Ученый Совет

Н. Н. НАИДЕНОВА

ПРОВ 98

**ПАРАЗИТОФАУНА РЫБ СЕМЕЙСТВА GOBIIDAE
ЧЕРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ**

Специальность 106 — паразитология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ЛЕНИНГРАД
1970

Проб 1980

Работа выполнена в лаборатории паразитологии Института биологии южных морей АН УССР (г. Севастополь).

Научный руководитель —
доктор биологических наук, профессор С. Л. Делямуре

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, профессор О. Н. Бауер
кандидат биологических наук Е. В. Жуков

Учреждение, дающее официальный отзыв — кафедра зоологии беспозвоночных биол.-поч. ф-та Ленгосуниверситета.

Автореферат разослан 30 января 1970 г.

Защита диссертации состоится *второй половине марта* 1970 г.
на заседании Ученого совета Зоологического института АН СССР
(Ленинград, В-164, Университетская набережная, 1).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ЗИН.

УЧЕ

КОЛЬСКАЯ)

3

В лаборатории паразитологии Института биологии южных морей Академии Наук СССР, как и в некоторых других научных учреждениях страны, проводятся планомерные исследования паразитофауны рыб водоемов СССР в эколого-фаунистическом плане. Эти работы ведутся не только в целях выяснения паразитофауны рыб, но и в целях зоогеографического анализа и выявления закономерностей распространения паразитических животных в зависимости от экологических условий, в которых живет хозяин.

Настоящая работа посвящена изучению паразитофауны рыб семейства *Gobiidae*, обитающих в Черном и Азовском морях.

В Азовском море бычки служат основным объектом промысла, где их улов достигает 75% общей добычи рыбы. Одно из ведущих мест они занимают и в промысле на лиманах Северного Причерноморья.

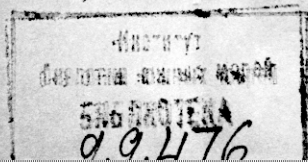
Выполненное нами фаунистическое исследование паразитофауны gobiид позволило установить распределение паразитов бычков в пределах Понтоазова по хозяевам, выяснить степень специфичности отдельных паразитов, выявить роль бычков в паразитологической ситуации водоема. Кроме того, наша работа имеет определенное значение в изучении зоогеографии Понтоазова.

Работа, объемом 391 страница машинописного текста, состоит из трех частей: систематической, фаунистической и экологической; иллюстрирована 82 оригинальными рисунками. Список использованной литературы насчитывают 302 названия, в том числе 205 русских и 97 иностранных.

Коллекция изученных паразитов хранится в лаборатории паразитологии Института биологии южных морей (г. Севастополь).

* * *

Первые сведения о паразитах рыб семейства *Gobiidae*, обитающих в Понтоазове, появились около ста лет назад в работе Ульянина (1872). Начиная с 30-х годов XX столетия в работах по изучению паразитофауны рыб Черного моря содержатся указания на некоторые виды паразитов бычков (Власенко, 1931; Ciurea, 1931; 1933; Попов, 1933; Чулкова, 1939; Османов, 1940; Florescu, 1940; Radulescu si Vasiliu, 1951; Radulescu, 1953; Маргаритов,



1960; Погорельцева, 1952; Решетникова, 1954, 1955; Коваль, 1950, 1951, 1966; Шаповал, 1954, Погорельцева, 1964, 1966; Заика, 1966; Лом, 1962. Систематическое экологофаунистическое исследование паразитов бычков впервые было предпринято А. С. Чернышенко (1949, 1955, 1956, 1957 а, 1957 б, 1960 а, 1960 б, 1962 а, 1962 б, 1964, 1966, 1967). Ее работы посвящены паразитофауне бычков, обитающих в лиманах Северного Причерноморья.

Азовское море принадлежит к числу наиболее изученных водоемов СССР. Накоплен и обобщен большой фактический материал, касающийся систематического состава его фауны и флоры. Однако сказанное не относится к животным, ведущим паразитический образ жизни. Литературные сведения о паразитах бычков Азовского моря ограничены единичными работами (Коваленко, 1960 а, 1960 б; Чаплина и Анцишкина, 1961; Шуваев, 1965, 1968 и др.).

Из анализа литературы, касающейся изучения паразитов бычков Черного и Азовского морей видно, что специальных исследований в этом направлении не было. Паразитофауна бычков в целом изучена слабо. В число исследованных рыб вошли, в основном, реликтовые виды, а районы работ были ограничены небольшими участками солоноватых вод, что не могло не отразиться на общих результатах выполненных исследований. По литературным данным список паразитов бычков, обитающих в Черном и Азовском морях, насчитывает 73 вида.

Сбор материала осуществлялся во время экспедиций по Азовскому морю на судах АзЧерНИРО и на береговых пунктах по побережью Крыма и Северного Кавказа с октября 1964 по июль 1967 гг. в весенне-осенние сезоны. В районе Севастопольских бухт бычки исследовались круглый год. Методом полных паразитологических вскрытий исследован 1361 экземпляр рыб, относящихся к 18 видам 7 родов семейства Gobiidae (табл. 1). Паразитов изучали как на живом, так и на фиксированном материале по общепринятым методикам.

Помимо лично собранного материала, в некоторых разделах экологической части мы привлекаем литературные данные о паразитофауне бычков Понтоазова.

Систематическая часть

В разделе «Паразиты рыб семейства Gobiidae Черного и Азовского морей» в порядке зоологической системы приводится перечень 89 видов паразитов, обнаруженных нами у бычков. В их числе — 18 видов простейших, 41 вид трематод, 2 вида моногеней, 6 — ленточных червей, 5 — скребней, 10 —

Таблица 1

Виды бычков семейства Gobiidae, исследованные автором

Виды бычков	Число исследованных рыб	
	Черное море	Азовское море
1. Пуголовка звездчатая <i>Benthophilus stellatus</i>	—	30
2. Пуголовка азовская <i>B. ctenolepidus magistri</i>	—	6
3. Сирман <i>Neogobius syрман</i>	—	74
4. Песочник <i>Neogobius fluviatilis</i>	—	84
5. Ратан <i>Neogobius ratan</i>	—	44
6. Рыжик обыкновенный <i>Neogobius cephalarges</i>	17	97
7. Рыжик плоскоголовый <i>Neogobius platyrostris</i>	52	—
8. Кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>	115	192
9. Мартовик <i>Mesogobius batrachocephalus</i>	24	47
10. Цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i>	24	—
11. Бычок Книповича <i>Knipowitschia longicaudata</i>	—	18
12. Лысун леопардовый <i>Pomatoschistus microps</i>	—	209
13. Лысун удлинённый <i>Pomatoschistus minutus</i>	2	—
14. Бубирь <i>Pomatoschistus caucasicus</i>	—	14
15. Травяник <i>Gobius ophiocephalus</i>	83	—
16. Бычок змея <i>Gobius cobitis</i>	94	—
17. Черный бычок <i>Gobius niger</i>	117	—
18. Бычок Паганеллы <i>Gobius paganellus</i>	18	—

Итого

1361

круглых червей, 5 — ракообразных, 2 — моллюсков. Помимо данных о круге хозяев, экстенсивности и интенсивности инвазии, локализации и месте обнаружения, в отдельных случаях дополнены известные описания и дан критический анализ литературного материала. В большинстве случаев приведены оригинальные рисунки. В результате анализа собранного материала впервые у бычков зарегистрировано 70 видов паразитов. Новыми для науки оказались 14 видов и 1 подвид, два из которых выделены в новые роды, для одного обосновано новое семейство.

Автором констатированы следующие виды паразитов у гобиид Понтоазова:

FLAGELLATA

1. *Cryptobia* sp.

CNIDOSPORIDIA

2. *Myxidium benthophili* sp. nov. 3. *Myxidium melanostomi* sp. nov. 4. *Sphaeromyxa sevastopoli* sp. nov. 5. *Myxobolus dogieli* I.

et B. Bychowsky, 1940. 6. *Fabespora nana* Naidjenova et Zaika, 1969 (nov. gen., nov. fam.). 7. *Ortholinea gobiusi* Naidjenova, 1968. 8. *Kudoa quadratum* (Thélohan, 1895). 9. *Glugea* sp.

CILIATA

10. *Clausophrya oblida* Naidjenova et Zaika, 1969 (nov. gen.). 11. *Trichodina fultoni* Davis, 1917. 12. *T. rectuncinata* Raabe, 1958. 13. *T. domerguei domerguei* Heider, 1964. 14. *T. domerguei f. gobii* Raabe, 1959. 15. *T. ovonucleata* Raabe, 1958. 16. *T. puytoraci* Lom, 1962. 17. *Tripartiella* sp. 18. *Dipartiella* sp.

TREMATODA

19. *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827. 20. *B. marinum* Vlassenko, 1931. 21. *Aphanurus stossichi* (Monticelli, 1891) 22. *Hemiuridae* gen. sp. 1. 23. *Lecithochirium floridensis* (Manter, 1934) 24. *L. proterorhini* sp. nov. 25. *L. ophiocephalus* sp. nov. 26. *Magnibursatus skrjabini* (Vlassenko, 1931) nov. comb. (nov. gen.). 27. *Arnola microcirrus* (Vlassenko, 1931) Strand, 1942. 28. *Lecithaster gibbosus confusus* (Odhner, 1902) nov. comb. 29. *L. maeoticus* sp. nov. 30. *Diphterostomum brusinae* (Stossich, 1889) Stossich, 1914. 31. *Bacciger melanostomum* sp. nov. 32. *B. grandispinatus* sp. nov. 33. *Proctoeces maculatus* Looss, 1901. 34. *Pentagramma symmetricum* (Stossich, 1889) Chulkova, 1939. 35. *P. petrowi* (Layman, 1930) Margolis et Ching, 1965. 36. *Fellodistomatidae* gen. sp. 1. 37. *Anisocoelium capitellatum* (Rudolphi, 1819) 1. 38. *Acanthostomum imbutiformis* (Molin, 1859). 39. *Acanthostomum* sp. 1. 40. *Acanthostomatidae* gen. sp. 1. 41. *Stephanostomum bicoronatum* (Stossich, 1883) 1. 42. *Asymphyllodora demeli* Markowski, 1935. 43. *Paratimonia gobii pontica* ssp. nov. 44. *Monorchidae* gen. sp. 1. 45. *Helicometra pulchella* (Rudolphi, 1819). 46. *H. fasciata* (Rudolphi, 1819). 47. *Plagioporus pontica* Koval, 1966. 48. *Aphalloides coelomicola* Dollfus, Chabaud et Golvan, 1957. 49. *Cryptocotyle concavum* (Creplin, 1825) 1. 50. *C. lingua* (Creplin, 1825) 1. 51. *Heterophyidae* gen. sp. 1. 52. *Achoerus pauli* Vlassenko, 1931. 53. *Galactosomum lacteum* Jägerskiöld, 1896. 1. 54. *G. phalacrocoracis* Yamaguti, 1939 1. 55. *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940) 1. 56. *Maritrema echinocirrata* Leonov, 1958. 57. *Microphallidae* gen. sp. 1. 58. *Strigeidae* gen. sp. 1. 59. *Trematoda* gen. sp. 1.

MONOGENOIDEA

60. *Ancyrocephalus cobitis* Ergens, 1963. 61. *Gyrodactylus gusse-viatus* Naidjenova, 1966.

CESTOIDEA

62. *Proteocephalus* sp. 63. *Ligula pavlovskii* Dubinina, 1959. 64. *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776) 1. 65. *Scolex pleuronectis* Müller, 1788. 66. *Grillotia* sp. 1. 67. *Caryophyllaeidae* gen. sp. 1.

ACANTHOCEPHALA

68. *Telosentis exiguus* (Linstow, 1901). 69. *T. molini* Van Clave, 1923. 70. *Acanthocephalloides propinguus* (Dujardin, 1845) Meyer, 1933. 71. *A. incrassatus* (Molin, 1858). 72. *Acanthocephala* gen. sp. 1.

NEMATODA

73. *Ascarophis prosper* Naidjenova, Dolgich et Nicolaeva sp. nov. 74. *Ascarophis* sp. 1. 75. *Spinitectus tamari* Naidjenova, 1966. 76. *Contracaecum aduncum* (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920. 77. *C. filiiforme* (Stossich, 1904) Baylis, 1923. 1. 78. *Contracaecum* sp. 1. 79. *Cucullanellus minutus* (Rudolphi, 1819). 80. *Spirurata* gen. sp. 1. 81. *Thominx gracilis* (Bellingham, 1844) Molin, 1858. 82. *Eustrongylides* (*excisus*?) sp. 1.

CRUSTACEA

- ~~83.~~ *Ergasilus rylovi borysthenticus* Sukhenko, 1967. 84. *E. nanus* V. Beneden, 1870. 85. *Anchistrotos gobii* (Brian, 1906) Wilson, 1911. 86. *Cymothoa punctata* Uljanin, 1872. 87. *Gnathia* sp.

MOLLUSCA

88. *Glochidium Unio pictorum*. 89. *Glochidium Unio tumides*.

Изучение большого натурального материала позволило выявить интересные морфологические особенности трематод *Aphalloides coelomicola* Dollfus, Chabaud et Golvan, 1957, на основании чего род *Aphalloides* Dollfus, Chabaud et Golvan, 1957 изъят из подсемейства *Siphoderinae* Manter, 1934 (семейство *Cryptogonimidae* Ciurea, 1933) и выделен в самостоятельное подсемейство *Aphalloidinae* fam. nov. внутри семейства *Heterophyidae* Odhner, 1914.

Анализ морфологических признаков трематоды *Derogenoides skrabini* Vlassenko, 1931 заставил изменить ее систематическое положение и выделить в самостоятельный род *Magnibursatus* gen. nov.

На основании характерного строения терминального участка выводных протоков вид *Arnola microcirrus* (Vlassenko, 1931) переименован из подотряда *Azygiata* La Rue, 1957 в подотряд *Hemiurata*

(Markewitsch, 1951). Описанное для этого вида подсемейство *Arnolinae* Skrjabin et Guschanskaja, 1958 включено в состав семейства *Halipegidae* Poche, 1925.

Сходство в строении терминальных участков выводных половых протоков позволило род *Magnibursatus* gen. nov. ввести в подсемейство *Arnolinae* Skrjabin et Guschanskaja, 1958.

Уточнено систематическое положение вида *Achoerus pauli* Vlasenko, 1931, который условно относился к семейству *Monorchidae* Odhner, 1911. На основании изучения морфологии этот вид включен в подсемейство *Siphoderinae* (семейство *Cryptogonimidae*).

Анализ морфологических признаков и географического распространения трематод *Lecithaster gibbosus* (Rudolphi, 1802) и *L. confusus* Odhner, 1905 показал, что второй вид является подвидом первого — *Lecithaster gibbosus confusus* (Odhner, 1905) nov. comb. В синонимы этого подвида сведены виды *Lecithaster tauricus* Pigulewsky, 1938; *Lecithaster musteli* Srivastava, 1966.

В результате изучения большого материала виды трематод *Helicometra markewitschi* Pogorelzeva, 1954; *Helicometra epinepheli* Yamaguti, 1934; *Helicometra hypodytis* Yamaguti, 1934; *Helicometra pulchella* в описании Османова, 1940 и *Helicometra pulchella* в описании Погорельцевой, 1952 сведены в синонимы *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819); *Diptherostomum sargus annularis* Vlasenko, 1931 в синоним *Diptherostomum brusinae* (Stossich, 1889) Stossich, 1914.

Наблюдения над живыми трематодами позволили доказать самостоятельность вида *Lecithochirium floridensis* (Manter, 1934).

Впервые описан самец рачка *Anchistrotos gobii* (Brian, 1906).

Изучение паразитов бычков позволило установить новые факты из их биологии. Моногеней *Gyrodactylus gusseviatus* Naidjenova, 1966 переползают со взрослых рыб на кладки икры во время охраны гнезд, живут на икре и инвазируют выклюнувшихся личинок бычков. Для вида *Aphalloides coelomicola* бычки являются как промежуточными, так и окончательными хозяевами: церкарии внедряются в брюшину хозяина и постепенно, не инцистируясь, продвигаются в брюшную полость, где и достигают половой зрелости.

Расшифрован цикл развития трематоды *Diptherostomum brusinae* в Черном море, паразитирующей у бычков и других рыб.

Получены материалы к изучению жизненного цикла *Anisocœlium capitellatum*, *Galactosomum phalacrocoracis*, *Bothriocephalus scorpii*, *Proteocephalus* sp.

В разделе «Уродливые формы гельминтов, найденные у бычков, описаны трематода *Helicometra fasciata* только

с ротовой присоской, личинка цестоды *Scolex pleuronectis* с расчлененной стробилой и скребень *Acanthocephalloides propinguus*, имеющий 13 продольных рядов крючьев на хоботке вместо 12.

Фаунистическая часть

В разделе «Паразитофауна отдельных видов бычков Понтоазова» приведены сведения о составе фауны паразитов бычков и распределения их в районах обитания хозяина.

Видовой состав паразитов и экстенсивность инвазии у разных видов бычков различны. Распространение паразитов в различных районах моря носит так же неодинаковый характер.

Наиболее разнообразная паразитофауна отмечена нами у бычка змеи — 31 вид паразитов, затем у черного бычка — 30 видов, у кругляка и рыжика обыкновенного по 29 видов, у травяника — 27 видов, у мартовика — 23 вида, у песочника — 19 видов, у рыжика плоскоголового и ратана по 17 видов, у цуцка — 16 видов, у сирмана и лысуна леопардового по 14 видов, у звездчатой пугловки — 10 видов, у бычка Паганелля — 9 видов, у бубыря — 8 видов, у азовской пугловки и бычка Книповича по 6 видов, у лысуна удлинённого — 2 вида.

Из 1281 рыбы (в это число не входят рыбы, исследованные в зимний период), зараженными оказались 1270 рыб (99,1%). Наибольшее распространение у бычков имеют трематоды, заражение которыми составляет 84,2% (1041 рыба). Заражение бычков представителями других групп паразитов выглядит следующим образом: простейшими заражено 32,2% рыб (414 экз.), моногенейми 5,5% (72 экз.), цестодами 30,4% рыб (394 экз.), скребнями — 13,1% рыб (169 экз.), ракообразными — 21,2% рыб (271 экз.) и моллюсками 1,4% рыб (18 экз.).

Разница в распространении простейших и трематод у бычков — обитателей Черного и Азовского морей незначительна (31,6% и 33,5%; 83,0% и 80,0% соответственно). Зараженность бычков моногенейми, цестодами и скребнями в Азовском море ниже, чем в Черном (2,2% и 25,7%; 9,9% и 11,1%; 38,2% и 18,0% соответственно). В то же время зараженность ракообразными выше в Азовском море (27,0% против 11,8%).

В двух приложениях к главе приведен перечень видов паразитов бычков и распределение их по хозяевам в Черном и Азовском морях по нашим и литературным данным.

Экологическая часть

Становление фауны паразитов гобиид Понтоазова обусловлено воздействием сложного комплекса факторов среды первого и вто-

рого порядков на всех этапах исторического развития системы «паразит—хозяин».

Адаптируясь к жизни в контактной зоне с ее разнообразными экологическими условиями, бычки выделяются многообразием форм, приспособленных к различным местам обитания. Бычки живут как в самых соленых водах, так и в пресных, в хорошо освещенных и затемненных местах, на жестких грунтах (камни, скалы) и илах, прячутся в песок, обитают среди водорослей. Поэтому большой интерес с экологопаразитологической точки зрения представляет сравнительный анализ паразитофауны бычковых рыб Понтоазова, генетически близких между собой, но различных по своей экологии. Особенности экологии разных видов бычков отразились на их паразитофауне.

По характеру питания бычков Понтоазова можно, с известной долей условности, отнести к трем трофическим группам:

- 1) мирные виды, в питании которых преобладают моллюски;
- 2) мирные рыбы, в питании которых преобладают ракообразные и
- 3) хищные рыбы, питающиеся главным образом рыбой. Рассматривая видовой состав паразитофауны бычков, различающихся характером питания, удалось установить, что наиболее богатой в количественном и качественном отношении паразитофауной обладают бычки второй группы.

Малакофауна Азовского моря составляет основную биомассу бентоса, а бычки моллюскоеды — доминирующую группу рыб. Казалось бы, у них должно быть богато представлена группа трематод, жизненный цикл которых, в большинстве случаев, связан с моллюсками. Однако высокая выборочность в питании, преобладание в пище одного-двух видов моллюсков, ограничивает заражение этих бычков теми формами паразитов, которые попадают в организм с пищей. Несмотря на то, что у типичного моллюскоеда — кругляка, мы встречаем в целом по бассейну довольно разнообразный состав паразитофауны, интенсивность инвазии во многих случаях очень низкая. Обладая высокой эвригалинностью, кругляк живет в водах с колебаниями солености от пресной до морской. Обитая в разнообразных экологических условиях, кругляк заражается преобладающими в данном районе видами паразитов.

К группе моллюскоедов относится и бычок-песочник. В целом видовой состав его паразитов близок к таковому у кругляка. Однако, наряду с моллюсками, песочник охотно поедает и ракообразных, что приводит к заражению его такими паразитами, жизненный цикл которых связан с ракообразными.

Несмотря на довольно разнообразный спектр питания пуголовок (моллюски, ракообразные, черви), паразитофауна их оказа-

тась чрезвычайно бедной. Это связано с тем, что пуголовки питаются, в основном, молодью перечисленных организмов, которая свободна от паразитов.

Паразитофауна бычков-хищников (мартовика, сирмана) довольно разнообразна и богата. Как показали наши наблюдения, эти бычки заражаются паразитами не только поедая первых промежуточных хозяев, но и аккумулируют паразитов (кишечные формы) съеденных рыб. В составе их паразитофауны мы находим виды, свойственные как бычкам питающихся моллюсками, так и ракообразными.

Большое влияние на общий состав паразитофауны бычков оказывает образ жизни хозяина. Ряд видов паразитов можно назвать «биологическими метками» некоторых сторон жизни бычка. Нами проведено сравнение паразитофауны бычков различных по экологии, выловленных в одно и то же время в одном и том же пункте. В составе паразитофауны бычков имеются виды, приуроченные с одной стороны, к донным бычкам, а с другой — к бычкам, обитающим в толще воды. К первой группе относятся нематода *Cucullanellus minutus* и метацеркарии *Cryptocotyle concavum* — обычные паразиты типично донного бычка кругляка. Ко второй следует отнести личинок цестод *Grillotia* sp., метацеркарий трематод *Acanthostomum* sp. l., а так же трематод *Magnibursatus skrjabini*.

У кругляка редко встречаются паразиты второй группы, которые обычны у бычка травяника, значительную часть времени проводящего в верхних слоях воды. В то же время, у травяника отсутствуют паразиты первой группы. Черный бычок так же как и травяник имеет плавательный пузырь, но он больше связан с дном: в его паразитофауне мы находим паразитов первой и второй групп.

В свете сказанного интересна картина паразитофауны мартовика. Типичный хищник — он аккумулирует все кишечные формы паразитов, характерные для бычков. Однако малоподвижность, жизнь хищника-засадчика уменьшает вероятность встречи с метацеркариями, активно проникающими в рыбу (в частности, *Cryptocotyle concavum* l., *Acanthostomum* sp. l.).

Рыжик обыкновенный обитает в Черном море обычно совместно с рыжком плоскоголовым и двумя представителями средиземноморских вселенцев — бычком-змеей и бычком Паганелля. Все эти виды, несмотря на их различное происхождение, ведут сходный образ жизни и имеют сходную паразитофауну.

Даже незначительные, на первый взгляд, различия в поведении бычков разных видов отражаются на составе их паразитофауны. Так, подвижность и постоянная связь с грунтом способствует заражению кругляка метацеркариями птичьих трематод *Cryptocotyle concavum*. Другой бычок — сирман, также тесно связан с дном, од-

нако, заражается этими метацеркариями гораздо реже. Кругляк питается организмами, лежащими на грунте; в поисках пищи он спокойно плавает у дна и, сталкиваясь с церкариями, как бы «собирает» их на поверхности тела. В то время как сирман предпочитает питаться закапывающимися организмами, роется в иле, поднимает взвесь и, вероятно, этим губит церкарий.

Нами вскрыта зависимость состава паразитофауны бычков от места их обитания. Наиболее богатая паразитофауна характерна для бычков прибрежной зоны с богатыми зарослевыми биоценозами, по мере удаления от берега качественное разнообразие паразитов падает. В зонах илистых грунтов констатирована высокая зараженность микроспоридиями.

Колебания интенсивности и экстенсивности инвазии у бычков разных видов на всем их ареале обусловлены степенью концентрации промежуточных и окончательных хозяев паразитов в данном участке водоема. В зонах распространения окончательных хозяев — морских птиц, у бычков встречаются метацеркарии рода *Cryptocotyle* и *Galactosomum*. Окончательными хозяевами *Cryptocotyle concavum* и *C. lingua* являются чайки, колонии которых находятся на побережьях бухт и заливов с песчаными отмелями (Арабатский залив и побережье Арабатской стрелки в Азовском море). Именно здесь мы зарегистрировали максимальную зараженность бычков метацеркариями криптогонимид.

Окончательными хозяевами трематод *Galactosomum lacteum* являются бакланы, гнездящиеся на скалистых обрывистых берегах (бухты мыса Тарханкут, Кара-Мруна — западное побережье Крыма, бухты Карадага и Керченского пролива — восточное побережье). В этих районах и зарегистрирована наибольшая инвазия бычков метацеркариями галактосоматид.

Трематода *Helicometra fasciata* поражает бычков, обитающих в местах с пышными обрастаниями, где распространены промежуточные хозяева трематод — креветки рода *Leander*.

Ведущим фактором в формировании паразитофауны бычков является состав пищи. Однако недостаточно знать только спектр питания того или иного бычка; для того, чтобы судить о характере его паразитофауны, необходимо учитывать конкретную обстановку, в которой живет хозяин. Биотические и абиотические факторы тесно связаны, поэтому трудно разграничить степень их воздействия на паразитофауну бычков.

Интересная картина зависимости паразитофауны бычков от пола отмечена нами на нерестилищах. На протяжении всей жизни самцы и самки ведут сходный образ жизни, поэтому мы не обнаружили различий в их паразитофауне. После нереста самки покидают нерестилища и концентрируются в районах,

богатых кормовыми организмами, где происходит интенсивный посленерестовый нагул. Самцы же в это время охраняют гнезда. Интенсивность питания у них, в связи с этим, снижается. В свете сказанного можно предположить более богатую паразитофауну у самок, но в действительности мы наблюдаем обратную картину. Самец, хотя и не разыскивает пищу активно, расширяет свой спектр питания, пожирая многочисленных врагов икры. Ухудшение физиологического состояния при охране гнезд значительно понижает их резистентность, что, в свою очередь, способствует заражению паразитами с прямым циклом развития: миксоспоридиями и моногенейми.

Состав паразитофауны самок намного беднее: выборочность в питании значительно снижает их зараженность кишечными формами паразитов. У них зарегистрированы так же единичные находки моногеней, низкая интенсивность инвазии миксоспоридиями.

Для трех видов бычков — мартовика, черного бычка и кругляка, прослежена зависимость паразитофауны от сезона года.

Сезонные изменения паразитофауны бычков можно разделить на два типа: 1) обусловленные сезонными изменениями поведения хозяина и 2) обусловленные влиянием температурного фактора на жизненный цикл паразита.

Для каждого вида бычков, в зависимости от особенностей его биологии, сезонные изменения выражены более или менее ярко. Самая богатая паразитофауна, как в качественном, так и в количественном отношении констатирована у мирных видов в летний период. Зимой интенсивность питания их значительно снижается, поэтому в это время года доминируют те формы, для которых бычки являются либо промежуточными, либо резервуарными хозяевами.

У бычков-хищников в зимний период активность питания не снижается, поэтому нет существенных изменений в паразитофауне по сравнению с летом.

Обратившись ко второму типу сезонных изменений, мы нашли цикличность в заражении бычков-хищников нематодой *Cucullanellus minutus*. Так, в течение года заметно несколько пиков в процентном соотношении взрослых и личиночных форм нематод в кишечнике бычков.

Общая тенденция сезонной динамики паразитофауны бычков проявляется в значительном заражении их в летний период моногенейми и ракообразными. Наиболее ярко это выражено в период нереста, когда резко увеличивается зараженность, чему способствует скученность бычков и прогрев воды. В остальное время года находки этих паразитов единичны.

Интересно, что более высокий процент заражения бычков трематодами отмечен зимой, а не летом, и это сопровождается значительным сдвигом в видовом и возрастном составе трематод. К зиме бычки накапливают большое количество метацеркарий. Летом появляются кишечные формы трематод, но при этом заметно не повышение, а понижение экстенсивности инвазии. Дело в том, что бычки старших возрастных групп, в значительной мере инвазированные метацеркариями, после нереста гибнут, а зараженность бычков младших возрастных групп невелика.

Для большинства видов паразитов, зарегистрированных у бычков, характерна обычная картина повышения инвазии в летний период и падения в зимний.

Автором отмечены годовичные изменения инвазии бычков одних и тех же географических районов, вызываемые воздействием гидрометеорологических факторов. Так, например, сильные зимние штормы 1967 года привели к нарушению сбалансированного равновесия в биоценозе близ с. Оленевка (западный Крым), который мы наблюдали в 1965—1966 годах. Значительные изменения в рельефе дна привели к изменению фауны и флоры этого участка, в том числе и паразитофауны бычков.

Анализируя паразитофауну бычков, обитающих в разных районах Черного и Азовского морей, автор установил значительные различия как в видовом составе паразитов, так и в степени заражения ими бычков. Это хорошо видно на примере инвазии бычков, обитающих у берегов Крыма и Кавказа, где исключается влияние колебаний солености. Так, у бычков в Каркинитском заливе, у Карадага и Кавказа отмечается значительная инвазия скребнями, тогда как в бухтах Севастополя они встречаются крайне редко (53,6%; 36,8%; 23,6% против 1,8% соответственно). Слабо заражены бычки Каркинитского залива простейшими (9,1%), тогда как в Севастопольских бухтах инвазия, как правило, высокая (40,6%).

Вид состоит из многих местных популяций или локальных стад, характеризующихся своими особенностями экологии и занимающими определенные ареалы внутри ареала вида (Завадский, 1968; Наумов, 1966). Различия в видовом составе паразитов, как и различия в интенсивности инвазии у бычков в пределах вида, свидетельствуют о сложной экологической структуре его организации.

Различия в зараженности представителей разных популяций бычков, даже обитающих в смежных районах, убедительно говорят об ограниченных миграциях отдельных популяций. Бычки приурочены к своим локальным биотопам, с определенным гидрологическим и гидробиологическим режимами, что особенно подчеркивает зависимость их паразитофауны от экологических условий существования хозяина.

Гидрологический режим Понтоазова и особенно соленость в значительной степени обуславливают распространение как свободно живущих, так и паразитических организмов. Непосредственное воздействие солености на состав паразитофауны интересно проследить на примере бычков. Обладая определенной степенью эвригалинности, одни и те же виды могут обитать в двух или даже трех зонах моря с разной соленостью.

В составе паразитофауны бычков Понтоазова встречаются разнородные элементы, а именно: пресноводные паразиты (44 вида), солоноватоводные или эстуарные (27 видов) и морские (72 вида).

Паразитофауна гобиид в Черном море имеет ясно выраженный морской характер (68 видов или 56,2%), что связано с преобладанием в этом водоеме полигалинной зоны. Значительная эстуарная система северо-западной части определяет богатство пресноводных видов паразитов (35 видов или 29,0%). В то же время, переходная зона мезогалинных вод невелика. Непостоянный солевой состав здесь ведет к выпадению многих видов паразитов (18 видов или 14,8%). Подавляющее большинство морских видов, встречающихся у берегов Крыма и Кавказа исчезает в северо-западной части Черного моря. Характер паразитофауны бычков в опресненных участках, но находящихся под влиянием моря, складывается из обедненных морских и солоноватоводных паразитов, постепенно замещаясь смешанной солоноватоводной и пресноводной и, наконец, чисто пресноводной паразитофауной. Эти изменения отчетливо прослеживаются на бычках — обитателях лиманов Северного Причерноморья. Лиманы представляют группу переходных водоемов от пресных через все последующие стадии до закрытых соленых, осаждающих соль. Следует подчеркнуть, что в отдельных участках бассейна, характеризующихся разной степенью опреснения, удельный вес экологических групп паразитов (по отношению к солености) весьма различен.

У бычков Азовского моря наблюдается резкое сокращение количества морских видов паразитов (24 вида или 43,6%), в то же время число солоноватоводных остается тем же, что и в Черном море. Однако в процентном отношении их удельный вес в составе паразитофауны значительно выше, чем в Черном море (19 видов или 34,6%). Несмотря на довольно значительную эстуарную систему восточной части Азовского моря, здесь зарегистрировано небольшое число пресноводных паразитов (12 видов или 21,8%). В одних случаях — большое количество взвеси, в других — неблагоприятный гидрологический режим, — значительно уменьшают численность свободно живущего населения эстуариев. Это влечет за собой, не только сокращение круга промежуточных хозяев, но, вероятно, отрицательно сказывается на некоторых стадиях развития паразитов, тесно связанных с внешней средой. Сравнительно

благоприятный режим мелких рек северного Приазовья способствует обогащению паразитофауны обитающих здесь бычков.

Характер распределения паразитов бычков в целом по Азовскому морю полностью соответствует закономерностям географического распределения свободно живущего населения этого водоема: его восточная часть носит солоноватоводный характер, западная — морской. Интересны находки трематод *Magnibursatus skrabini* у бычков обитателей северной части Сиваша. Эта трематода обычна в Черном море и отсутствует в Азовском. Разорванность ареала ее отражает историю становления Понтоазова. Трематоду следует отнести к так называемым «эвксинским реликтам» Азовского моря, остаткам фауны в прошлом более соленого водоема. В результате опреснения они покинули собственно Азовское море, но сохранились в некоторых районах с повышенной соленостью, в частности, в Сиваше.

Рассматривая вопрос о специфичности паразитов бычков в пределах Понтоазова, мы находим мало узкоспецифичных паразитов. Для этих рыб наиболее характерно наличие паразитов специфичных не отдельным видам рыб, а какой-то определенной группе бычков, близких по своей экологии. Сюда относятся виды паразитов, специфичные видам одного рода бычков или только рыбам семейства *Gobiidae*.

Паразиты, зарегистрированные у бычков, обнаруживают разную степень специфичности по отношению к своим хозяевам. По этому признаку их можно разделить на несколько групп:

1. Паразиты, специфичные одному виду хозяина (8 видов или 5,6%).

2. Паразиты, специфичные видам одного рода хозяев (5 видов или 3,5%).

3. Паразиты, специфичные представителям одного семейства хозяев (11 видов или 7,7%).

4. Паразиты, специфичные хозяевам из разных семейств, но преимущественно к одному из них (22 вида или 15,4%).

5. Паразиты малоспецифичные (45 видов или 31,4%).

6. Паразиты с невыясненной степенью специализации (52 вида или 36,4%).

Исследуя роль бычков как промежуточных и окончательных хозяев в паразитологической ситуации Черного и Азовского морей, мы нашли, что из 101 гельминта — 46 (45,5%) избрали бычков в качестве окончательных хозяев, а в 58 (57,3%) в качестве промежуточных, 3 вида трематод паразитируют у бычков как в стадии метацеркария, так и в половозрелом состоянии. В систематических группах паразитов соотношение личиночных и половозрелых стадий различно. Следует отметить большое разнообразие личиночных стадий трематод и цестод. В первом

случае бычки являются промежуточными хозяевами в основном птичьих трематод, во втором — цестод хищных рыб: камбал, акул, скатов. Это обстоятельство представляет значительный интерес для изучения пищевых цепей в море. Показана отрицательная роль бычков, как переносчиков ряда заболеваний, наносящих большой вред с точки зрения хозяйственного использования водоема (тетрамероз, стрептокороз, ботриоцефалез).

Формирование фауны паразитов гобиид Понтоазова тесно связано с историей становления фауны хозяев, с историческим прошлым этого водоема.

Наиболее многочисленную группу бычков Понтоазова составляют эндемики, реликты древних водоемов, ведущие свое происхождение от обитателей третичного моря Тетис. Бычки реликты хотя и населяют весь Понтоазов, в основном обитают в олиго- и мезогалинных зонах моря. Заселение Понтоазова средиземноморскими видами бычков произошло в современную эпоху. Бычки-вселенцы обитают, как правило, в полигалинных зонах водоема.

Отражая тесную взаимосвязь с внешней средой, паразитофауна бычков прекрасно иллюстрирует историю жизни хозяина.

Средиземноморские вселенцы являются носителями морской паразитофауны (47 морских видов из 67 зарегистрированных). Судя по другим ее компонентам, можно говорить о значительном проникновении вселенцев вглубь бассейна — большое количество солоноватоводных видов паразитов (15) и даже появление пресноводных (5 видов). И действительно, среди бычков-вселенцев есть ряд видов, проникающих в районы моря со значительным опреснением.

Паразитофауну реликтовых бычков можно назвать «эвригалинной». Столь необычное употребление этого термина, как нам кажется, может показать почти равную роль морских (52 вида) и пресноводных (41 вид) элементов в ее составе. Большой удельный вес морских паразитов является следствием того, что многие реликты, обладая высокой эвригалинностью, заселили полигалинные зоны Понтоазова и приобрели здесь морских паразитов.

Паразитофауна бычков по своему происхождению более гетерогенна, чем сама фауна хозяев. Она отражает тройственный генезис фауны Понтоазова (табл. 2).

Паразитофауна реликтов насчитывает 112 видов, среди них 27 видов — эндемики Понтоазова, из которых 15 непосредственно связаны с бычками. Остальные 12 — характерные для других рыб этого водоема. Бычковые эндемики имеют разное происхождение. Интересна небольшая группа палеоэндемиков — остатки древней морской паразитофауны реликтовых бычков. Вторую группу составляют неэндемики. Эти паразиты перешли на бычков с других черноморских рыб и приобрели видовую самостоятельность.

Среди них есть эндемики пресноводного и морского происхождения. Анализ паразитофауны бычков реликтов привел автора к следующему выводу: переход первоначально морских бычков к жизни в опресненных водоемах (Сарматском море и водоемах сменивших его) под влиянием многократных глубоких изменений ознаменовался всплеском видообразования хозяев и резким изменением их паразитофауны. Древняя морская паразитофауна в значительной части вымерла и ее заменила новая, первоначально не свойственная бычкам. Таким образом, реликтовый характер gobiid Понтоазова обнаруживает общую для реликтовых животных закономерность — обеднение их первоначальной паразитофауны. Но в отличие от некоторых других реликтов бычки Понтоазова обогатились новыми паразитами, часто сильно изменившимися и образовавшими группу эндемиков специфичных бычкам. Эта особенность бычков Понтоазова связана с тем, что они представляют собой не вымирающую, сохранившуюся в небольших районах группу рыб, а процветающую.

Таблица 2

Состав фауны паразитов бычков Понтоазова

Водоем	Общее число видов	Эндемики	Средизем. (атлант.) виды	Пресно- водные	Невыясн. происх.
Черное море	121 (100%)	25 (20,6%)	41 (34%)	35 (29%)	20 (16,4%)
Азовское море	55 (100%)	12 (21,8%)	21 (38,2%)	10 (18,2%)	12 (21,8%)
Итого:	143 (100%)	30 (21,0%)	47 (32,8%)	43 (30,0%)	23 (16,2%)

У бычков — средиземноморских вселенцев отмечен обедненный состав паразитофауны (67 видов), что можно объяснить гетерогенными условиями их существования. Ядро здесь составляют морские виды, проникшие в Понтоазов вместе с хозяевами: 10 видов относятся к эндемикам Понтоазова, из которых только три — неэндемики, ведущие свое происхождение от средиземноморских видов; остальные связаны в своем происхождении либо с бычками-реликтами, либо с другими рыбами Понтоазова.

Все сказанное еще раз подтверждает зависимость паразитофауны от сложного комплекса факторов исторического и экологического порядков. Паразитофауна является «чувствительным индикатором» изменений условий существования хозяина.

Фауна паразитов gobiid Понтоазова формировалась как под влиянием опреснения, так и осолонения этого бассейна. В свете

этих данных интересно проанализировать ее с зоогеографических позиций. В число 143 видов паразитов, зарегистрированных у бычков, входят 63 вида пресноводно-эстуарных, элементы озерно-речной фауны. Это формы материкового происхождения, приспособившиеся к жизни в морской воде, хотя и малосоленой.

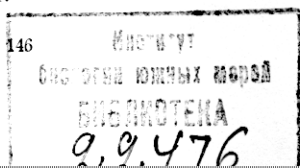
Бассейн Черного и Азовского морей выделен с зоогеографических позиций в самостоятельный Черноморский округ внутри Понто-Каспийско-Аральской провинции. На первом месте в этой провинции у паразитов пресноводных рыб, в том числе и у бычков, стоит палеарктическая группа паразитов. Кроме этой группы широко распространенных паразитов, имеются виды с более или менее ограниченным ареалом: характерные только для Понто-Каспийско-Аральской провинции и эндемики Черноморского округа. Количественное соотношение разных зоогеографических групп пресноводно-эстуарных паразитов дано в таблице 3.

Таблица 3

**Зоогеографические группировки пресноводно-эстуарных паразитов бычков
Понтоазова**

Зоогеографическая характеристика	Количество видов	
	абсолютное	в % к общему числу видов
1. Палеарктические	19	30,1
2. Ледовитоморские	1	1,6
3. Средиземноморские	2	3,2
4. Понто-Каспийско-Аральские	7	11,2
5. Черноморские эндемики	13	20,6
6. Черноморские, общие с амурскими	1	1,6
7. С невыясненным ареалом	20	31,7
ИТОГО:	63	100

В географическом распространении паразитов бычков опресненных районов Понтоазова мы наблюдаем те же закономерности, что и в фауне свободно живущего населения (Берг, 1949). Во-первых, южный характер фауны пресноводно-эстуарных паразитов, слабым вкраплением северных форм; во-вторых, ее оригинальность — большое количество эндемичных паразитов; в-третьих, наличие ряда видов, общих с Амурской областью. Такие формы Берг считает третичными реликтами, широко обитавшими на всем протяжении европейско-азиатского материка до наступления ледниковой эпохи.



Основу морских (80 видов) паразитов бычков составляют бореальные виды. Среди них интересна большая группа форм, которые встречаются только в Черном и Средиземном морях, а также виды — эндемики Понтоазова. Количественное соотношение зарегистрированных зоогеографических группировок морских видов паразитов гобиид представлено в таблице 4.

Таблица 4

Зоогеографические группировки морских паразитов бычков Понтоазова

Зоогеографическая характеристика	Количество видов	
	абсолютное	в % к общему числу видов
1. Арктическо-бореальные	3	3,7
2. Атлантическо-бореальные	14	17,5
3. Амфибореальные	6	7,5
4. Тропическо-бореальные	3	3,7
5. Средиземноморские	15	18,8
6. Понтоазовские эндемики	17	21,3
7. Всесветные	3	3,7
8. С невыясненным ареалом	19	23,8
ИТОГО:	80	100,0

Зоогеографическая характеристика морских паразитов хорошо согласуется с зоогеографией свободно живущего морского населения Понтоазова. Фауна морских паразитов гобиид представлена в основном бореальными формами, средиземноморскими переселенцами. Одна часть этих форм со времени переселения из Средиземного моря не успела измениться — колонисты в тесном смысле слова, другая — подвергалась значительному изменению, став новыми видами — эндемиками Понтоазова.

Подводя итог, можно сказать, что формирование фауны паразитов рыб водоема точно так же, как и формирование фауны свободно живущего населения, тесно связано с геологической судьбой водоема, историей его становления.

О результатах работы докладывалось на научных конференциях ВОГ в 1965, 1966 и 1968 гг., Украинского общества паразитологов в 1967, на V Всесоюзном совещании по болезням рыб и водных беспозвоночных в 1968 г. и III Международном конгрессе протозоологов в 1969 г.

Материалы диссертации опубликованы в следующих статьях:

Найденова Н. Н. Сравнительно-экологический анализ гельминтофауны некоторых бычков рода *Gobius*. Мат. науч. конф. ВОГ, ч. II, 1965.

Найденова Н. Н. *Spinitectus tamari* sp. nov. — новая нематода от рыб Черного моря. Сб. «Гельминт. живот. южн. морей». Серия биологии моря. К., 1966.

Найденова Н. Н. *Gyrodactylus gussevi* sp. nov. от рыб (Gobiidae). Мат. науч. конф. ВОГ, ч. III, 1966.

Долгих А. В. и Найденова Н. Н. О биологии *Diphtherostomum brusinae* (Stossich, 1889) Stossich, 1914. Зоол. ж., т. 46, вып. 7, 1967.

Найденова Н. Н. К изучению гельминтофауны *Gobius niger* в Черном море. Проблемы паразитологии, 1967, К.

Найденова Н. Н. Споровик *Ortholinea gobiusi* sp. nov. из черноморского бычка травяника. Сб. «Паразиты морских живот.» Серия «Биология моря», 1967, К.

Найденова Н. Н. Особенности паразитофауны основных промысловых бычков Азовского моря. Реф. докладов V Всесоюзн. сов. по болезн. рыб и вод. беспоз., 1968.

Найденова Н. Н. и Долгих А. В. К ревизии некоторых видов трематод рода *Helicometra* Odhner, 1902 (Trematoda Opascoelidae). Биол. науки № 7, 1969.

Найденова Н. Н. и Заика В. Е. Морские виды миксоспоридий оригинального строения и некоторые вопросы эволюции миксоспоридий. Тез. докл. III Межд. конгр. протозоологов, 1969.

Найденова Н. Н. и Заика В. Е. Два новых вида простейших из рыб Черного моря. Паразитология, т. 3, вып. 1, 1969.

Найденова Н. Н., Долгих А. В. и Николаева В. М. Новый вид нематоды *Ascarophis prosper* sp. nov. від рыб Чорного моря. Допов. АН УССР № 4, сер. Б. 1969.