

Национальная академия наук Украины
Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского

А. В. ГАЕВСКАЯ

**ПАРАЗИТЫ, БОЛЕЗНИ
И ВРЕДИТЕЛИ
МИДИЙ
(*MUTILUS*, MUTILIDAE).**

**III. ГРИБЫ (FUNGI),
ЛИШАЙНИКИ (МУСОРНУСОРНУТА),
РАСТЕНИЯ (PLANTAE)**

СЕВАСТОПОЛЬ

2007

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). III. Грибы (*Fungi*), Лишайники (*Mycophycophyta*), Растения (*Plantae*). – Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. – с. 97.

Третья монография из серии работ автора по паразитам, болезням и вредителям мидий Мирового океана посвящена представителям царств грибов и растений, а также лишайникам, встречающимся у этих моллюсков. Приведены сведения о морфологии, биологии, распространении, патогенности всех представителей перечисленных царств, зарегистрированных у мидий. Особое внимание уделено значению этих организмов в мариккультуре мидий, а также для здоровья человека. Для малакологов, паразитологов, биологов, экологов, специалистов в области культивирования моллюсков, а также студентов биологических факультетов.

Гаєвська А. В. Паразити, хвороби і шкідники мідій (*Mytilus*, *Mytilidae*). III. Гриби (*Fungi*), лишайники (*Mycophycophyta*), рослини (*Plantae*). – Севастополь, ЕКОСІ-Гідрофізика, 2007. – с. 97.

Третя монографія із серії робіт автора з паразитів, хвороб і шкідників мідій Світового океану присвячена представникам царств грибів і рослин, а також лишайникам, що зустрічаються в цих моллюсках. Приведено зведення про особливості морфології, біології, поширення, патогенності представників усіх представників вказаних царств, зареєстрованих у мідій. Особлива увага приділена значенню цих організмів у марікультурі мідій, а також для здоров'я людини. Для малакологів, паразитологів, протістологів, біологів, екологів, фахівців в області культивування моллюсків, а також студентів біологічних факультетів.

Gaevskaya A. V. Parasite, diseases and pests of mussels (*Mytilus*, *Mytilidae*). III. *Fungi*, *Mycophycophyta*, *Plantae*. – Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2007. – 97 pp.

The third monograph from author's series on parasites, diseases and pests of the World Ocean mussels is devoted to *Fungi*, *Lichens*, and *Plantae* occurring in these mollusks. The data on the morphology, biology, distribution, and pathogenicity of representatives from all groups registered in mussels are given. The special emphasis is given on the significance of these organisms both in the mussel mariculture and for people health. The book is aimed at specialists in the mussel mariculture, malacologists, parasitologists, protistologists, ecologists, hydrobiologists and students of biological educational institutions.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Глава 1	
Царство Грибов – Fungi (L., 1753) Nees, 1817	9
Отдел (тип) микроспоридий или микроспор – Microsporidia (Balbiani, 1882) Weiser, 1977	12
Класс Minisporea Cavalier-Smith, 1993	19
Семейство Chytridiopsidae Sprague et al., 1972	19
Род <i>Steinhausia</i> Sprague et al., 1972	19
<i>Steinhausia mytilovum</i> Sprague et al., 1972 – штейнгаузия мидиевая	21
Отдел аскомицет, или сумчатых грибов – Ascomycota (Berkerley, 1857) Cavalier-Smith, 1998	37
Класс Sordariomycetes Eriksson et Winka, 1997	43
Семейство Hypocreaceae De Not., 1844	43
Род <i>Trichoderma</i> Persoon, 1794	43
Другие Ascomycota в мидиях	49
Глава 2	
Лишайники – Mycophycophyta, Lichenomycota, Lichenes	57
Семейство Pyrenulaceae Rabenh., 1870	61
Род <i>Pyrenocollema</i> Reinke, 1895	61
<i>Pyrenocollema sublitorale</i> (Leighton, 1871) R. C. Harris, 1992 – пиреноколлема сублиторальная	62
Глава 3	
Царство Растений – Plantae Haeckel, 1866	65
Отдел зелёных водорослей Chlorophyta Reichenbach, 1834	67
Класс Chlorohyuceae Wille in Warming, 1884	70
Отряд Chlorococcales Pascher, 1915	70
Семейство Chlorococcaceae Blackman et Tansley, 1902	70
Род <i>Coccomyxa</i> Schmidle, 1901	70
<i>Coccomyxa parasitica</i> R. N. Stevenson et G. R. South, 1974 – коккомикса паразитическая	72

Семейство Соссомухасеае Blackman et Tansley, 1902	77
Род <i>Nannochloris</i> Naumann, 1921.....	77
<i>Nannochloris</i> sp. – наннохлорис.....	78
<i>Chlorophyta</i> gen. sp.....	78
Глава 4 или Заключение	85
Литература	88

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая монография является третьей из запланированной автором серии работ по организмам различных систематических групп, встречающимся в сообществах мидий (*Mytilus*, Mytilidae) Мирового океана и отнесённых к категории их паразитов, комменсалов и врагов.

В первую книгу вошла информация по простейшим (Protozoa), зарегистрированным у этих моллюсков (Гаевская, 2006а). Таковых у мидий к началу работы над монографией насчитывалось почти 40 видов. Подавляющее большинство простейших, встречающихся у мидий, относится к комменсалам, однако имеются и паразитические формы, способные при высокой численности негативно влиять на организм моллюсков. Особого внимания заслуживает паразитирование у мидий представителей родов *Nematopsis* (грегарины), *Pseudoklossia* (кокцидии), *Haplosporidium* и *Minchinia* (гапლოსпоридии), *Marteilia* (парамиксеи) и *Perkinsus* (перкинсида), способных вызывать заболевания и даже эпизоотии среди моллюсков. Несмотря на то, что все перечисленные простейшие могут быть патогенными для мидий, опасности для человека они не представляют. По этой причине не могут не насторожить случаи регистрации у мидий кокцидий рода *Cryptosporidium*, отдельные представители которого патогенны для теплокровных животных и человека, вызывая у них серьёзные заболевания. Заметим, что география подобных находок в последнее время постоянно расширяется.

Вторая книга посвящена моллюскам (Mollusca), в той или иной степени связанным с мидиями и так или иначе влияющим на их жизнедеятельность, численность и распределение (Гаевская, 2006б). В целом, их немного. К настоящему времени на всём протяжении Мирового океана и его морей известно всего 12 видов брюхоногих и двустворчатых моллюсков, которые или паразитируют в мидиях, или питаются ими, или же просто живут в мидийных поселениях, но от этого в ряде случаев не менее опасных для этих двустворок. Безусловно, круг моллюсков – врагов мидий, к числу которых относятся,

прежде всего, хищники, гораздо шире. Но для многих из них мидия – или случайный, наряду со многими другими, объект питания, или численность самих хищников не столь велика, чтобы представлять угрозу для этих моллюсков. Фактически истинными врагами мидий становятся только те виды, которые появляются в районах их обитания в результате, как правило, случайной интродукции из других регионов Мирового океана, т.е. являются «иностранцами» в местной фауне. В числе таковых, например, атлантическое блюдечко, оцинебрелла простая, рапана жилковатая и устричный сверлильщик.

Данная, третья, монография посвящена встречающимся у мидий представителям двух обширных царств – грибам (Fungi) и растениям (Plantae), а также лишайникам (Mycophycophyta), таксономический статус которых до сих пор точно не определён и вызывает оживлённые дискуссии среди биологов. При характеристике всех групп организмов, включённых в работу, по возможности, учтены последние таксономические перестройки среди эукариот, кстати, зачастую носящие спорный характер. Сказанное наглядно иллюстрирует пример с микроспоридиями (Microsporidia), которые в данной монографии описываются в составе царства грибов (см. стр. 9, 11, 17 – 18). Этих внешне простых паразитов долго рассматривали как наиболее примитивных древних эукариот, и относили к царству простейших в ранге отдельного типа микроспоридий, или микроспорей. В действительности они оказались высокоспециализированными грибами (Keeling, Fast, 2002), с чем, впрочем, согласны не все исследователи, также приводящие свои доводы против данной точки зрения.

Во всех подобных случаях при обосновании положения того или иного таксона на «лестнице существ» в монографии учтены доводы сторонников различных точек зрения, дабы те, кто знакомится с содержанием этой книги, могли обратиться к первоисточнику и составить собственное мнение по данному вопросу.

Как и в предыдущих монографиях, к числу тех, чьё описание включено в третью книгу, отнесены не только виды, паразитирующие в мидиях, таковых, кстати, среди рассматриваемых групп совсем немного, но и те, что поселяются на этих моллюсках или же в них, и при определённых обстоятельствах представляют угрозу для их здоровья. Сделано это с определённой целью – показать молодым ис-

следователям, начинающим познавать мир морской биологии, а также настоящим и будущим фермерам, занимающимся или предполагающим заняться выращиванием мидий и других животных, что в природе не бывает случайностей, в ней всё взаимосвязано и взаимобусловлено.

Последовательность выхода в свет монографий, посвящённых определённой группе паразитов, комменсалов и врагов мидий, может вызвать некоторое недоумение, поскольку явно не отражает последовательности положения включённых в ту или иную книгу таксонов на иерархической лестнице биоты. Если ей следовать строго, то данную серию следовало бы начать с описания вирусов и бактерий, а завершать членистоногими и мшанками. Наблюдающаяся очерёдность выпуска монографий носит достаточно субъективный характер, скорее, отражая интерес автора к той или иной группе организмов в данный момент времени. Определённую роль в этом играет также доступность информационного материала, которым по мере необходимости насыщается «Дело Паразитов, болезней и вредителей мидий Мирового океана» (не секрет, что поиск некоторых литературных источников занимает довольно продолжительное время, несмотря на прекрасные возможности современных информационных систем). Таким образом, нумерацию выпускаемых книг следует рассматривать только как порядковый номер очередной из них.

В заключение хочу поблагодарить администрацию Института биологии южных морей НАН Украины – за предоставленную возможность выполнить настоящую работу, Д-ра Л. Бала (Dr. L. O. Bala, Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Argentina) и О. А. Акимову (ИнБИОМ НАН Украины) – за информационную помощь, В. Ф. Жука (ИнБИОМ) – за техническую помощь при сканировании отдельных иллюстраций для данной монографии.

ГЛАВА 1

ЦАРСТВО ГРИБОВ – FUNGI (L., 1753) NEES, 1817

Грибы – большая, своеобразная и чрезвычайно разнородная группа бесхлорофильных организмов, занимающая особое место в системе органического мира. В своё время К. Линней (Linné, 1767) отнёс грибы к царству растений, обозначив их в нём, вместе с бактериями, отдельной группой «Низшие растения». Спустя 200 лет грибы были выделены в самостоятельное царство (Wittaker, 1969). Справедливости ради следует заметить, что и ранее многие учёные высказывали подобную идею, но для принятия такого решения, видимо, всё же недоставало необходимой аргументации. Основанием для столь радикальной таксономической перестройки послужили данные о генезисе грибов: в настоящее время широко развита и получает всё больше доказательств теория происхождения этой группы организмов от простейших животных. Это подтверждается не только их биохимическими особенностями, химическим составом и характером размножения (см. Богданова и др., 2003), но и на молекулярном уровне (см., например, Steenkamp et al., 2006).

Вместе с тем, факт сходства грибов как с животными (по наличию в обмене мочевины, в оболочках клеток хитина, запасного продукта гликогена, а не крахмала), так и с растениями [по способу питания (всасывание), характеру размножения и неограниченному росту] по-прежнему вызывает среди исследователей оживлённые дискуссии. В значительной степени они стимулируют дальнейшее углублённое исследование не только этих организмов, но и связанных с ними других групп, что иногда приводит к совершенно неожиданным результатам, как это имело место, например, в случае с микроспоридиями. Названный тип до недавнего времени относили к простейшим, а сейчас это – представитель царства грибов, с чем, впрочем, согласны не все специалисты (см. стр. 11, 17 – 18).

Тело подавляющего большинства грибов состоит из тонких нитчатых гиф, совокупность которых образует грибницу, или мицелий. У низших грибов мицелий имеет неклеточное строение.

Поскольку у грибов хлорофилл отсутствует, то они питаются только готовыми органическими веществами, т.е. принадлежат к гетеротрофным организмам, а по типу питания разделяются на сапрофитов и паразитов.

Грибы размножаются путём фрагментации гиф (вегетативное размножение) и спорами, которые образуются бесполом (простое деление клеток) и половым (слияние двух клеток с образованием зиготы) путём. У большинства грибов в жизненном цикле чередуются стадии бесполого (так называемая несовершенная стадия) и полового (совершенная стадия) размножения. У ряда грибов половое размножение отсутствует.

Грибы очень широко распространены в природе, обитая практически во всех климатических зонах; их можно обнаружить в пресной и солёной воде, в почве и на поверхности земли, а их споры встречаются в воздушной среде на высоте многих сотен метров. Грибы (примерно 14 тыс. видов) являются составной частью лишайников – своеобразной группы симбиотических организмов, чьё биоценотическое значение трудно переоценить.

Недавно было подсчитано, что в настоящее время на планете известно, по меньшей мере, 720 тыс. видов грибов, однако их действительное богатство намного выше (Schmit, Mueller, 2007).

Классификация грибов базируется, в основном, на способе их размножения. Вместе с тем, судя по проанализированным публикациям, и, прежде всего, тем, что появились в последнее время, в которых в той или иной степени затрагивается проблема таксономического состава этой группы организмов, у исследователей всё ещё отсутствует единая точка зрения по данному вопросу. Например, в «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2006) в составе этого царства числятся шесть типов: Chytridiomycota, Microsporidia, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota, Basidiomycota, а также группа так называемых «анаморфных грибов» («Anamorphic fungi»). Если судить по содержанию сайта «Биоразнообразие России», подготовленному специалистами Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, то, в соответствии с ним, царство грибов насчитывает 11 отделов, а

микроспоридии (Microsporidia) в нём вообще отсутствуют (<http://www.binran.spb.ru/biodiv/fungi/divisio.htm>).

В связи с изложенной выше информацией относительно состава царства грибов, хочу сделать небольшое отступление по поводу терминологии, используемой специалистами-биологами разных направлений, и, прежде всего, зоологами и ботаниками, в обозначении одной и той же таксономической категории, имеющей ранг типа. Если в царстве животных (Animalia) подобное объединение организмов действительно носит название «тип»¹ (phylum), то в царствах грибов (Fungi) и растений (Plantae) ему эквивалентно название «отдел» (division), и именно его обычно используют ботаники. Однако, во многих источниках, и, прежде всего, в электронных справочных изданиях, в том числе в «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2006), а также на ряде сайтов (например, <http://www.californiabiota.com/cabiota./index.htm>, http://www.natureserve.org/explorer/speciesIndex/Kingdom_Fungi_106572_1.htm или же <http://floridanature.org/>), данную таксономическую категорию в царствах грибов и растений авторы также обозначают термином «phylum» (тип).

Что касается перевода в царство грибов микроспоридий (Microsporidia), то, на мой взгляд, доводы сторонников данной таксономической перестройки (Hirt et al., 1999; Keeling, Doolittle, 1996; Keeling, Fast, 2002; Van de Peer et al., 2000 и др.), основанные на результатах молекулярно-генетического исследования этих организмов и доказывающие подобную необходимость, звучат достаточно убедительно. Эти внешне, казалось бы, совсем простые паразиты, которых долго рассматривали как наиболее примитивных древних эукариот, в действительности оказались высокоспециализированными грибами (Keeling, Fast, 2002). Однако не все исследователи согласны с подобной точкой зрения. Японские коллеги, например, приводят свои доказательства в пользу того, что Fungi и Microsporidia не являются сестринскими таксонами (Tanabe et al., 2002).

Сказанное объясняет, почему микроспоридии не были включены в первую монографию данной серии (Гаевская, 2006а), в кото-

¹ В последнее время в русскоязычных публикациях всё чаще встречается транслитерация этого термина – филум.

рой шла речь о различных представителях паразитических и комменсальных простейших, зарегистрированных у мидий Мирового океана.

ОТДЕЛ ² (ТИП) МИКРОСПОРИДИЙ, или МИКРОСПОР – MICROSPORIDIA (BALBIANI, 1882) WEISER, 1977

Впервые о микроспоридиях мир узнал в середине 19-го столетия, когда «перечная болезнь» («crepper disease») уничтожила тутового шелкопряда в южной Европе и угрожала разрушить всю европейскую шёлковую индустрию. «Возмутителем спокойствия» оказался микроскопический организм, который в 1857 г. был назван *Nosema bombycis* Nägeli, 1857. Автор (Nägeli, 1857), описавший этот вид, рассматривал нозему как представители схизомицетных грибов, хотя существовавшая в те годы классификация живых организмов никак не отражала истинного разнообразия микробной жизни, а схизомицеты объединяли как бактерий, так и дрожжи. Позже Д. Бальбиани (Balbiani, 1882) установил для *Nosema* новую таксономическую группу, которую он назвал *Microsporidia*, и уже более 100 лет это название используется специалистами всего мира.

150-летняя история изучения микроспоридий привела к познанию многих аспектов биологии этой группы паразитических организмов, особенно их уникального и высокоспециализированного способа заражения клетки хозяина, при котором паразит проникает в неё через особую трубку, выворачивающуюся из споры с огромной скоростью при давлении 30 – 50 атм.

Сейчас хорошо известно, что микроспоридии – это своеобразная группа одноклеточных облигатных внутриклеточных паразитических организмов, чей жизненный цикл полностью завершается в единственной клетке хозяина. Клетки микроспоридий обладают всеми типичными клеточными компонентами, за исключением митохондрий, лизосом и запасных питательных веществ. Однако, несмотря на отсутствие митохондрий (Vávra, 1965), микроспоридии явля-

² Скорее всего, именно так следует обозначать данную таксономическую категорию, если учесть перевод этой группы организмов в царство грибов.

ются типичными эукариотами, поскольку их геномы по своим характеристикам похожи на таковые всех эукариот.

Изучение молекулярной биологии и генома микроспоридий выявило у них много других необычных черт, включая уникальный основной углеродный метаболизм и размерный диапазон геномов как у бактерий. По сравнению с другими эукариотами, микроспоридии сильно упрощены практически на всех уровнях: от морфологии и ультраструктуры, до биохимии и метаболизма, и даже на уровне их молекулярной биологии, генов и геномов (Keeling, Fast, 2002). Здесь речь идёт о вторичном упрощении организации микроспоридий, но никак не об их примитивизме.

В целом в жизненном цикле микроспоридий различают три фазы: пролиферативную (рост и размножение вегетативных особей – меронтов), фазу спорогонии (формирование споронтов, споробластов и спор) и инвазионную фазу (стадия споры).

В ходе пролиферативной фазы внутри клетки хозяина происходит усиленное размножение спороплазмы, или мерогонией (бинарное слияние) или схизогонией (множественное слияние). Этот процесс может происходить как в цитоплазме клетки хозяина, так и внутри особой, так называемой паразитофорной, вакуоли. Кстати, наличие или отсутствие паразитофорной вакуоли – диагностический признак, обычно используемый в систематике микроспоридий. В конце данной фазы развития формируются споронты.

В фазе споруляции (спорогонии) одни микроспоридии образуют многоядерный спорогонияльный плазмодий, другие после бинарного деления превращаются в споробласты, а третьи образуют четырёхядерный плазмодий, формирующий диплоспоры. В большинстве случаев споробласты представлены округлыми клетками, внутри которых происходят процессы морфогенеза структурных элементов споры.

Споры – единственная, легко различаемая стадия микроспоридий, и единственная стадия этих паразитов, которую можно обнаружить вне клетки хозяина. Только на стадии спор, учитывая особенности их морфологии и ультраструктуры, виды микроспоридий могут быть отдифференцированы друг от друга. Размеры спор в зависимости от вида паразита варьируют от 1 до 40 мкм, какие-либо придатки у них отсутствуют, форма в большинстве случаев овальная,

хотя могут встречаться сферические, палочковидные и лунообразные споры (рис. 1, 2).

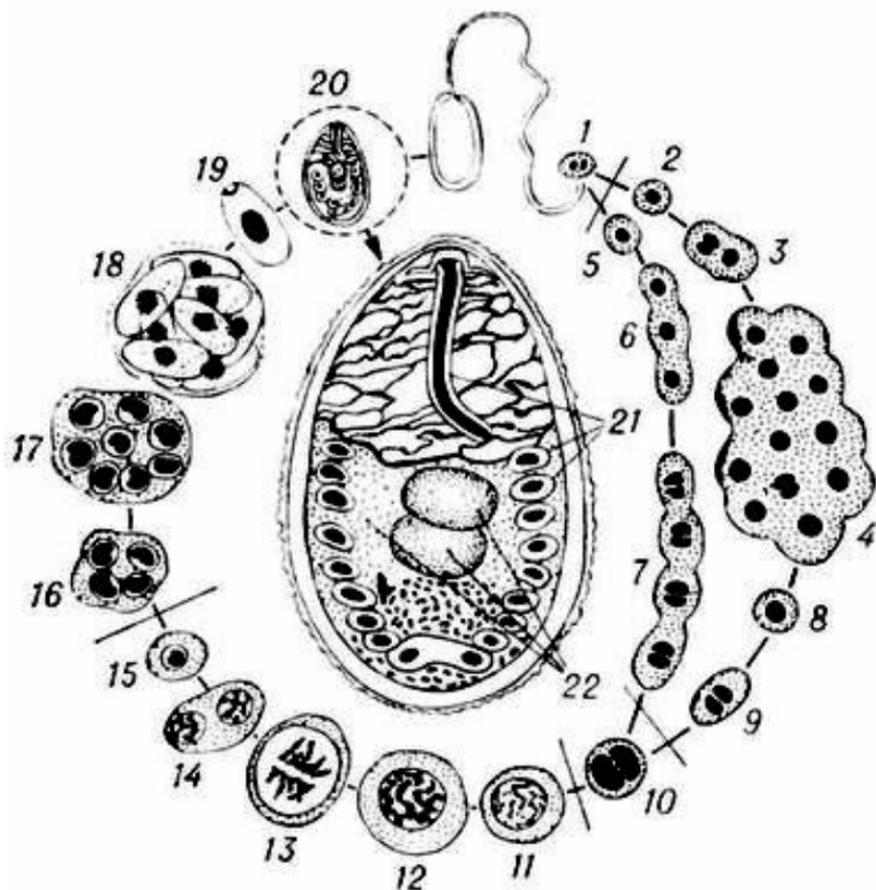


Рис. 1 Жизненный цикл микроспоридий (схема); в центре – строение споры (в разрезе): 1 – выход спороплазмы; 2 – 9 – схизогония; 10 – диплокарион; 11 – 15 – автогамия; 16 – 19 – спорогония; 20 – зрелая спора; 21 – полярная нить (видны её ветки в разрезе); 22 – спороплазма с двумя ядрами (из: <http://www.cultinfo.ru/fulltext/1/001/008/picture/001/296907845>)

Спора окружена сплошной трёхслойной оболочкой, которая состоит из плазмалеммы и двух жёстких внеклеточных стенок – эн-

доспоры и экзоспоры, толщина которых варьирует в зависимости от вида паразита. Оболочка защищает попадающую во внешнюю среду спору от неблагоприятного воздействия её факторов. Экзоспора состоит из плотного зернисто-волокнистого матрикса, на всём протяжении она обычно гладкая, хотя у некоторых водных микроспоридий может быть слегка орнаментирована. Эндоспора состоит из альфа-хитина и протеинов и имеет одинаковую толщину, за исключением верхушки споры, где стенка эндоспоры значительно тоньше, чем где-либо на другом участке.

Внутри споры содержится одно- или двуядерный (в этом случае ядра расположены как диплокарион) зародыш (спороплазма, или цитоплазма споры) и уникальный аппарат экструзии – сложный комплекс мембранных органелл, предназначенных для выведения зародыша из споры. Этот комплекс состоит из полярного якорного диска, полярного мешка, полярной трубки, или полярного филамента, поляропласта и задней вакуоли. Ядра спороплазмы окружены мембранами эндоплазматического ретикулума с большим количеством рибосом. Полярный диск и полярный мешок образуют якорный аппарат, который фиксирует основание полярной трубки в момент её экструзии. Полярная трубка пронизывает поляропласт и формирует у стенок задней части споры спиралевидную структуру, количество витков которой, в зависимости от вида микроспоридии, варьирует от 2 – 3 до нескольких десятков. Формирование спиралевидного участка полярной трубки связано с появлением у молодых споробластов бесструктурного электронноплотного вещества, не имеющего губчатого строения (Овчаренко, Вита, 1995). Задняя вакуоль отграничена от спороплазмы мембраной и может содержать включения различной структуры, которые иногда образуют постеросому. Деталям строения аппарата экструзии и размерам его отдельных составляющих придаётся очень важное диагностическое значение в систематике микроспоридий.

При попадании споры в организм хозяина полярная трубка выворачивается, зародыш с огромной скоростью проходит через неё и внедряется в цитоплазму клетки хозяина (рис. 2). Длина трубки в вывернутом состоянии достигает 50 – 500 мкм (см., например, Keoghane, Weiss, 1999) и намного превышает длину споры – в 10 и более раз.

Когда количество спор в клетке хозяина увеличивается до такой степени, что они полностью заполняют её цитоплазму, клеточная мембрана разрушается. Созревшие споры могут поражать новые клетки, увеличивая в результате процесса аутоинвазии степень поражённости животного и таким образом продолжая жизненный цикл паразита. Во внешней среде споры могут сохранять инвазионность довольно продолжительное время.

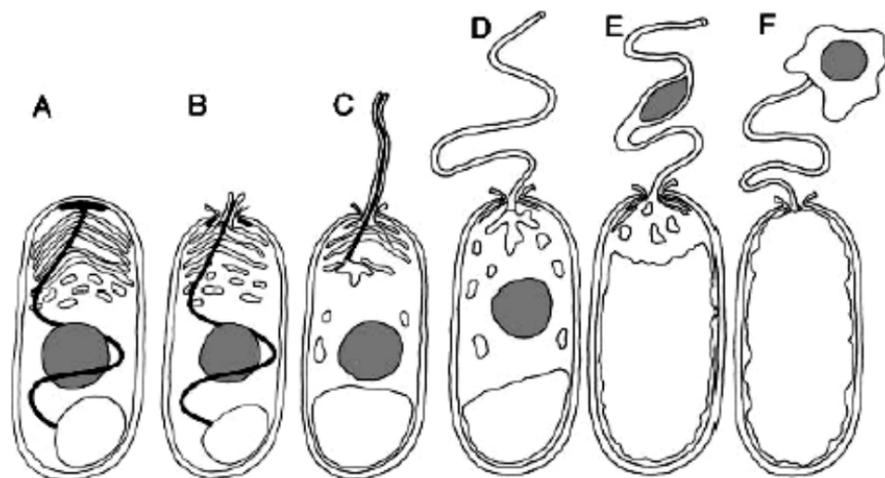


Рис. 2 Последовательность выхода спорозоида через полярную трубку: А – спора, находящаяся в состоянии покоя; видны полярный филамент (изображён чёрным), ядро (серый цвет), поляропласт и задняя вакуоль; В – поляропласт и задняя вакуоль вздуваются, якорный диск разрывается и полярный филамент начинает выворачиваться из споры; С – полярный филамент продолжает выворачиваться; D – когда полярный филамент полностью вывернут, спорозоида проникает в него и E – проходит через полярную трубку; F – спорозоида проходит через полярную трубку и окружается новой оболочкой (из: Keeling, Fast, 2002)

Развитие микроспоридий происходит без участия промежуточного хозяина (см. рис. 1).

Микроспоридии паразитируют у позвоночных практически всех классов, а также у многих беспозвоночных. Среди первых наиболее обычными хозяевами этих паразитов служат рыбы, а среди

вторых – членистоногие, как водные, так и наземные. Довольно часто микроспоридий находят в других паразитических организмах, в частности в грегаринах, инфузориях, миксоспоридиях, цестодах, трематодах, включая их партеногенетическое поколение и метацеркарий, в скребнях и паразитических копеподах. Иными словами, здесь речь идёт о присущем микроспоридиям явлении гиперпаразитизма, кстати, очень широко распространённом у этой группы. Известны подобные примеры и среди паразитов, зарегистрированных у мидий. Например, паразитирующая у мидий копепода *Mytilicola intestinalis* Steuer, 1902, в свою очередь, служит хозяином для микроспоридии *Unikaryon mytilicola*.

У моллюсков микроспоридии встречаются значительно реже. К настоящему времени у них зарегистрированы представители четырёх родов: *Nosema* Nägeli, 1857, *Pleistophora* Gurley, 1893, *Steinhausia* Sprague et al., 1972 и *Mariona*³.

В целом микроспоридии относятся к группе патогенных для их хозяев паразитов из-за присущей им способности повреждать и даже разрушать поражённые ими клетки (Larssen, 1990; Lom, Nilsen, 2003 и др.).

Обязательно следует сказать и о том, что 14 видов микроспоридий, принадлежащих к самым разным семействам [*Brachiola algerae* (Vavra et Undeen, 1970), *B. connori* (Cali et al., 1998), *B. vesicularum* Cali et al., 1998, *Encephalitozoon cuniculi* Levaditi et al., 1923, *E. hellem* Didier et al., 1991, *E. intestinalis* (Cali et al., 1993), *Enterocytozoon bieneusi* Desportes et al., 1985, *Microsporidium africanum* Canning et Lom, 1986, *M. ceylonensis* Canning et al., 1998, *M. ocularum*, *Pleistophora ronneafiei* Cali et Takvorian, 1996, *Pleistophora* sp., *Trachipleistophora hominis* Hollister et al., 1996, *T. anthropophthera* Vavra et al., 1998 и *Vittaforma corneae* (Shadduck et al., 1990)], известны как возбудители заболеваний человека (см. обзорную работу Mathis et al., 2005). Любопытная деталь: несмотря на то, что микроспоридии, как паразитические организмы, были открыты ещё в 19-м столетии, первый, документально зафиксированный случай заражения ими чело-

³ К сожалению, в доступной литературе не удалось найти ссылок на автора данного рода.

века относится только к 1959 г. (Matsubayashi et al., 1959)⁴. Обычно микроспоридиозисы проявляются у ВИЧ-инфицированных больных, у людей с ослабленной иммунной системой.

Выше была сделана оговорка, что до недавнего времени микроспоридий относили к царству простейших в его обычном понимании – Protozoa, в котором они занимали ранг типа с единственным классом Microsporidia. В настоящее время микроспоридий отнесли к царству грибов, в котором они, тем не менее, продолжают оставаться в ранге самостоятельного типа. Основанием для подобного перевода, как уже сказано, послужили молекулярно-генетические исследования этой группы и грибов, позволившие установить родство микроспоридий с представителями указанного царства (см. обзорную работу Keeling, Fast, 2002).

Несмотря на столь революционные преобразования в таксономическом статусе микроспоридий, в ряде не так уж давно опубликованных работ (см., например, Билич, Крыжановский, 2002)⁵, также как и на некоторых тематических сайтах Интернета (см., например, www.cultinfo.ru/fulltext/1/001/008/076/420.htm или же www.ence.ru/page/4801000.htm), данный тип эукариот продолжают рассматривать в составе царства простейших. Возможно, в данном случае это – просто дань традиции, но нельзя исключать и того, что, как уже отмечено на стр. 11, приводимые сторонниками данной таксономической перестройки аргументы недостаточно убедительны для других исследователей. Остаётся надеяться на то, что дальнейшие углублённые молекулярно-генетические исследования микроспоридий и представителей грибов помогут установить действительное положение этих групп в системе органического мира и пролить свет на эволюционное происхождение микроспоридий.

Тип микроспоридий представлен тремя классами⁶. В них описано около 150 родов, которые включают, по одним данным, бо-

⁴ У теплокровных животных (это были молодые кролики) микроспоридий впервые обнаружили в 1922 г. (Wright, Craighead, 1922).

⁵ В цитируемой работе тип микроспоридий (Microsporidia) отнесён к подцарству одноклеточных (Monocytozoa), или простейших (Protozoa).

⁶ Систематика микроспоридий в данной работе приведена по «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2006), которая, в свою очередь, основана на работе Е. Каннинг и Д. Вавра (Canning, Vavra, 2000).

лее 800 видов, по другим, их около 1200. Несовершенство систематики этой группы подчёркивает тот факт, что многие роды пока не включены ни в один из выделяемых классов.

Нас интересуют представители одного класса – *Minisporaea* Cavalier-Smith, 1993, поскольку именно они зарегистрированы у мидий Мирового океана.

КЛАСС MINISPOREA CAVALIER-SMITH, 1993

В состав класса входит один отряд *Minisporida* Sprague, 1972, который включает четыре семейства. Из их числа у мидий отмечены представители только одного семейства – *Chytridiopsidae* Sprague et al., 1972.

Семейство Chytridiopsidae

Sprague, Ormières et Manier, 1972

Спорогонияльные плазмодии представителей хитридиопсид развиваются в тесном контакте с ядром клетки хозяина и часто вызывают появление в нём глубокого чашеобразного углубления. Продуцируют в одном и том же хозяине или два типа цист (крепкую толстостенную и тонкую мембранную), или только мембранную цисту различной степени прочности. Форма спор варьирует от сферической до эллипсоидной. Эндоспора и поляропласт или рудиментарные, или же отсутствуют. Полярный филамент короткий или средней длины.

Типовой род – *Chytridiopsis* Schneider, 1884.

Из трёх родов, входящих в состав данного семейства, у моллюсков, в том числе у мидий, встречаются представители одного рода – *Steinhausia* Sprague et al., 1972.

Род Steinhausia Sprague, Ormières et Manier, 1972

Микроспоридии данного рода характеризуются спорогонией цист мембранного типа. В настоящее время в составе рода насчитывается три вида.

Типовой вид – *S. ovicola* (Léger et Hollande, 1917). Первоначально (Léger, Hollande, 1917) этот вид, обнаруженный в устрицах, был описан как представитель рода *Chytridiopsis*, но после обоснования нового рода *Steinhausia* переведён в него в статусе типового вида (Sprague et al., 1972).

Единственный вид *Steinhausia*, зарегистрированный у мидий, это – *S. mytilovum* (Field, 1924). Заметим, что в ряде случаев исследователи, найдя у мидий подобных микроспоридий, не доводят их определение до вида, предпочитая описывать под названием *Steinhausia* sp. Так поступил, например, Д. Джонс в своей работе 1997-го года (Jones, 1997). Однако уже через несколько лет в другой публикации этого же автора (Jones, Creeper, 2006) указана конкретная видовая принадлежность данного паразита – *S. mytilovum*, – зарегистрированного у средиземноморской мидии на западном побережье Австралии.

Иногда исследователи, обнаружив у мидий хитридиопсидных микроспоридий, доводят их определение только до рода, обозначая как *Steinhausia* spp. (см., например, <http://www.aquaculturecouncilwa.com/species/mussels/health>), т.е. как группу видов рода *Steinhausia* (только так можно расшифровать латинское spp., поскольку под такой аббревиатурой подразумевается, по меньшей мере, два вида).

Точно так же поступают и некоторые другие авторы, сообщая о регистрации неопределённых представителей рода *Steinhausia* в моллюсках, принадлежащих к другим родам и семействам (Anderson et al., 1995; Comtet et al., 2003; Olivares, 2005). Кстати, Т. Комте с соавторами (Comtet et al., 2003), нашедшие хитридиопсидных микроспоридий в двустворке семейства кардиид – *Cerastoderma edule* (L., 1758) у берегов Франции и описавшие их как *Steinhausia* sp., предположили, что это может быть новый представитель рода *Steinhausia*.

Что касается двух других видов *Steinhausia*, – *S. brachynema* (Richards et Shetfield, 1971)⁷ и *S. ovicola*, то они также зарегистрированы у моллюсков. Первый из них описан из кишечного эпителия пресноводной гастроподы *Biomphalaria glabrata* Say, 1818 (сем. Planorbidae), а второй – из яйцеклеток обыкновенной устрицы *Ostrea edulis* L., 1758 (сем. Ostreidae) от берегов Франции.

Если говорить о русскоязычном написании (произношении) названия данного рода, то, на мой взгляд, существуют два варианта – стейнгаузия (русская транслитерация латинского названия рода) и/или штейнгаузия. Полагаю, что последнее название является более

⁷ В «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2006) принадлежность данного вида к роду *Steinhausia* поставлена под сомнение.

правильным. В своё время род был назван в честь Е. А. Штейнгауза (E. A. Steinhaus), известного специалиста в области патологии беспозвоночных («illustrious invertebrate pathologist» – Sprague et al., 1972; стр. 231). Поскольку данная фамилия – Steinhaus – имеет немецкое происхождение, то её русскоязычный перевод и должен звучать как Штейнгауз, а названный в его честь род – штейнгаузия.

Steinhausia mytilovum (Field, 1924) Sprague, Ormières et Manier, 1972 – штейнгаузия мидиевая (рис. 3 – 9)

Синонимы: *Haplosporidium mytilovum* Field, 1924

Chytridiopsis mytilovum (Field, 1924) Sprague, 1965

Хозяева: калифорнийская, обыкновенная (голубая) и средиземноморская мидии, гибрид обыкновенной и средиземноморской мидий.

Локализация: обычно цитоплазма ооцитов, но могут также встречаться в ядре яйцеклетки моллюска; иногда споры обнаруживаются в половых протоках мидий.

Районы обнаружения: Чёрное (побережье Украины), Эгейское (воды Греции), Адриатическое (побережье Италии), Ионическое (Италия – северо-восточное побережье Сицилии), Средиземное (прибрежные воды Италии, Франции, Испании) и Северное (побережье Великобритании) моря, атлантическое побережье Испании, Франции и Северной Америки, тихоокеанское побережье США (район Калифорнии) и Мексики, воды Японии и Кореи, побережье Западной Австралии.

Историческая справка. В 1924 г. Я. Филд (Field, 1924) обнаружил в половых протоках обыкновенной мидии, обитающей у атлантического побережья Северной Америки, свободно передвигающийся амeboидный организм, который активно внедрялся в ооциты. Помимо того, в ооците моллюска располагались амeboидная стадия, молодые «цисты» (панспоробласты) с одним крупным ядром, а также зрелые «цисты» с оболочкой и спорами. В цитируемой работе на рисунках Я. Филда отчётливо видны инвагинация ядра клетки моллюска в месте контакта с «цистой», а также строение зрелых спор, содержащих светлую зону с включениями и тёмную серповидную область. Паразит был описан как представитель паразитических про-

стейших из типа гаплоспоридий⁸ – *Haplosporidium mytilovum* Field, 1924.

Спустя 40 лет В. Спрэгю (Sprague, 1965), определив по наличию PAS-положительной гранулы в спорах истинное положение паразитов из моллюсков, поместил их в микроспоридий и включил в состав рода *Chytridiopsis* Schneider, 1884. Основанием для придания им этого таксономического статуса послужили наличие у мидийного паразита внутриклеточного панспоробласта, ограниченного мембраной, а также величина и внутреннее строение спор (их двуядерность). Вместе с тем, в результате подобного перевода в одном и том же роде оказались паразиты морских моллюсков и наземных членистоногих, от которых в своё время и был описан род *Chytridiopsis*.

В 1972 г. для трёх видов хитридиопсидных микроспоридий – *Chytridiopsis mytilovum* (Field, 1924), а также *Chytridiopsis ovicola* Léger et Hollande, 1917 и *Coccospora brachynema* Richards et Shetfield, 1971 – был обоснован новый род *Steinhausia* (Sprague et al., 1972). При этом авторы описываемого нового рода предположили, что панспоробласты паразита локализируются в перинуклеарном пространстве клетки хозяина, а наблюдающаяся инвагинация ядерной мембраны инвазированных ооцитов вызвана тем, что внутренняя ядерная мембрана у них более растяжима, чем наружная.

Описание. В ооцитах мидий можно встретить все стадии развития паразита. Самая ранняя стадия, которую удалось наблюдать у черноморских мидий, – это внедрившийся в яйцеклетку моллюска двуядерный амебод (Гаевская и др., 1990а). В ооцитах со стороны стенки ацинуса были обнаружены каналы длиной 7 – 10 мкм и диаметром 2 – 3 мкм. В ооплазме одного ооцита в области, прилегающей к вершине канала, была найдена клетка паразита с двумя ядрами; скорее всего, это была спороплазма в полярной трубке.

Для обнаружения вегетативных стадий паразита срезы гонад мидий окрашивали по Маллори в модификации Пальмиери-Салливана (Palmieri, Sullivan, 1977). Эта методика предложена для выявления микроспоридий в тканях хозяина. Непосредственно в цитоплазме ооцитов были выявлены округлые или овальные образова-

⁸ Характеристику паразитирующих у мидий гаплоспоридий см. в монографии А. В. Гаевской (2006а) на стр. 37 – 41.

ния золотисто-жёлтого цвета, диаметром 6 – 7 мкм, в количестве от 1 до 10.

Следующая стадия развития паразита – образование молодой одноядерной «цисты» с плотной оболочкой, толщиной 2.5 мкм. По мере развития цисты её содержимое оформляется первоначально в двуядерные споробласты, а затем споры. При этом оболочка цисты утончается до 1 мкм (0.5 – 1.5).

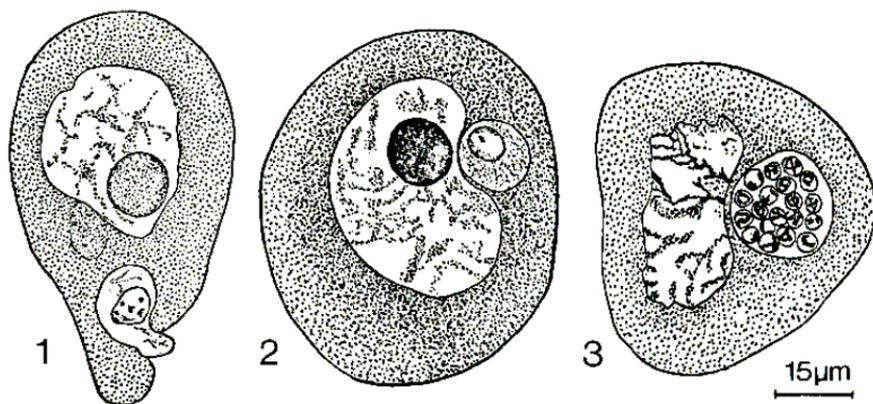


Рис. 3 *Steinhausia mytilorum*: 1 – амeboидный зародыш проникает в яйцеклетку мидии; 2 – плазмодий микроспоридии в цитоплазме яйцеклетки; 3 – зрелая «циста» паразита, содержащая споры (из: Lauckner, 1983).

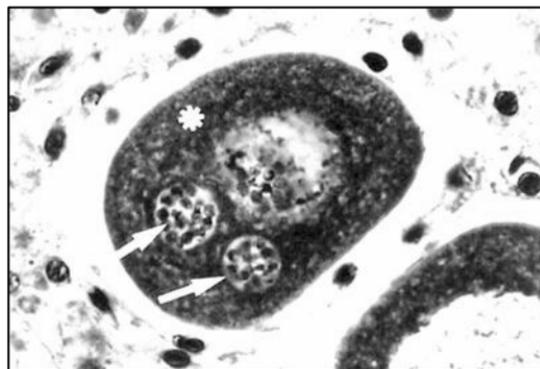


Рис. 4 *Steinhausia mytilorum*: циста (показана стрелкой) со зрелыми спорами в цитоплазме ооцита (отмечен белой звёздочкой) мидии (из: Villalba et al., 1997)

Цисты обычно сферические (некоторые авторы описывают их как полусферические), 9 – 18 мкм в диаметре (по другим данным, 10 – 15 или же 18 – 20 мкм). По нашим наблюдениям, диаметр живых зрелых цист паразита из мидий Чёрного моря составляет 19 – 28 (в среднем 24) мкм.

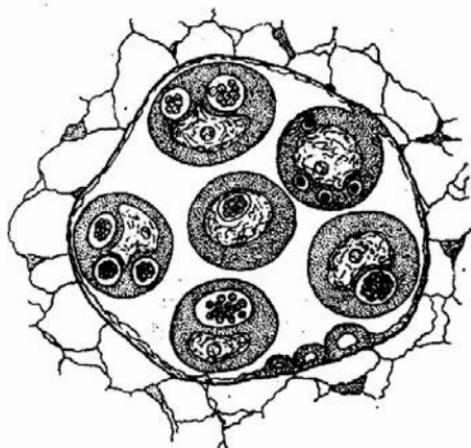


Рис. 5 *Steinhausia mytilovum* в ацинусе мидии (из: Рыбаков, Холодковская, 1987)

В цистах находятся многочисленные сферические споры различной степени зрелости. Следует заметить, что имеющаяся информация о количестве спор, содержащихся в одной цисте, очень противоречива. Так, в цистах *S. mytilovum*, обнаруженных в калифорнийской и средиземноморской мидиях в водах Мексики, содержалось от 40 до 60 спор (Cacères-Martinez, Vásques-Yeomans, 2001). В нашем материале от черноморских мидий в одном панспоробласте насчитывалось до 49 спор. По другим данным, одна циста может содержать не более 14 спор (Matos et al., 2005), или же 10 – 15 и т.д.

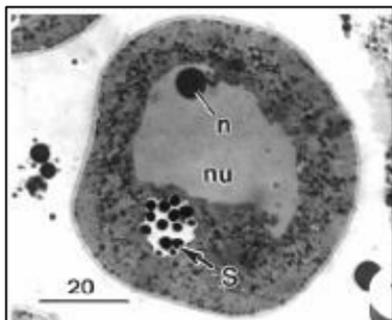
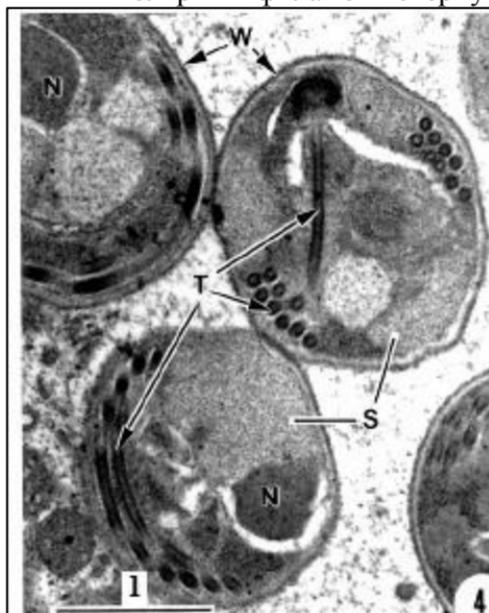


Рис. 6 Срез через ооцит моллюска *Mytella guyanensis*, поражённый *Steinhausia mytilovum*: центральное ядро (nu), ядрышко (n), интрацитоплазматическая вакуоль, содержащая несколько спор *S. mytilovum* (S) (из: Matos et al., 2005)

Столь же различаются имеющиеся в литературе сведения о размерах спор. По одним данным, диаметр спор составляет 2.5 или же 4 мкм, по другим – 1 – 2 мкм⁹ (см., например, Robledo et al., 1994), 2.3 мкм (Cacères-Martinez, Vásques-Yeomans, 2001) или же $2.3 \pm 0.3 \times 1.7 \pm 0.3$ (Matos et al., 2005). Диаметр зрелых спор *Steinhausia* из мидии Чёрного моря на мазках, фиксированных метанолом, составлял 2.0 – 4.0 (в среднем 2.8) мкм, на срезах – 1.5 – 2.6 (в среднем 2.2) мкм.

Окрасив споры гематоксилином Эрлиха с подкраской эозином, мы смогли отчётливо увидеть внутреннее строение споры, полностью соответствующее имеющимся в литературе описаниям (Sprague, 1965). Хорошо были заметны светлая «передняя вакуоль» диаметром до 1 мкм и более тёмная серповидная спороплазма; на их границе располагаются две тёмные гранулы – ядра спороплазмы.

Полярный филамент свёрнут в 9 – 10 колец, расположенных



в двух, реже трёх, слоях (рис. 7) (Matos et al., 2005). Передняя часть полярного филамента полностью окружена поляропластом.

Рис. 7 Незрелые споры *Steinhausia mytilovum* (S) из моллюска *Mytella guyanensis*: стенка споры (W), полярный филамент (T) и его кольца, диплоидное ядро (N) (из: Matos et al., 2005)

⁹ Для столь микроскопически мелких организмов – это очень существенная разница.

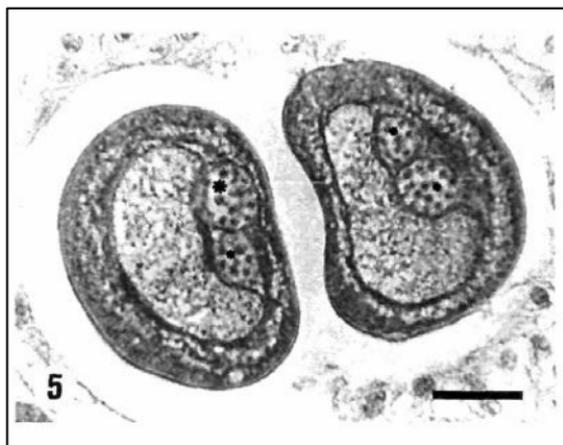


Рис. 8 Спорозиты (отмечены звёздочкой) со спорами *Steinhausia mytilovum* в ооците средиземноморской мидии (из: Robledo et al., 1994)



Рис. 9 Срез через гонаду мидии со зрелыми ооцитами, поражёнными *Steinhausia mytilovum* в ядре (отмечены стрелкой) (из: Bigas et al., 2000)

В своё время Е. В. Холодковской выделила споры паразита из гонады черноморской мидии (см. Гаевская и др., 1990а) и впервые получить экструзию у этого вида. При этом наблюдались споры в самом начале девагинации и споры с выброшенной нитью. В первом случае спора имеет грушевидную форму, в её узкой части располагается «передняя вакуоль», по всей видимости, поляропласт, а в широкой части – ещё одна светлая зона («задняя вакуоль») и тёмная спороплазма, вытянутая вдоль оси споры. Каких-либо включений в передней вакуоли обнаружить не удалось.

Количество цист, находящихся в одном ооците, обычно невелико – 1 – 3, значительно реже их может быть 4 или 5. Видимо, по-

добная особенность в целом присуща представителям рода *Steinhausia*. Так, например, К. Оливарес (Olivares, 2005), нашедший микроспоридий данного рода (описаны им как *Steinhausia* sp.) у двустворчатого моллюска *Eurhomalea lenticularis* (Sowerby, 1835) (семейство Veneridae), сообщает, что из общего числа поражённых паразитом ооцитов 88 % содержали в цитоплазме только одну цисту.

У черноморской мидии мы обычно наблюдали 1 – 3 цисты в одном ооците, однако при сильной инвазии их насчитывалось до 5. В отличие от вегетативных стадий, цисты не контактируют с цитоплазмой, а локализуются либо в перинуклеарном пространстве ооцита, либо в ядре. В первом случае у цисты видна оболочка, состоящая из трёх слоёв – мембраны, содержимого перинуклеарной цистерны и внутренней ядерной оболочки ооцита со стороны ооцита либо наружной ядерной оболочки на всей остальной поверхности цисты. В случае локализации в ядре оболочка у цисты не видна.

В процессе развития циста увеличивается в размерах и сдавливает ядро ооцита. При этом ядерная мембрана в месте контакта с паразитом прогибается в сторону ядра, иногда более чем на половину диаметра последнего. Характерная полулунная форма зародышевого пузырька служит первым признаком заражения клетки моллюска-хозяина.

Биология. Как и все микроспоридии, *S. mytilovum* обладает прямым жизненным циклом, что подтверждается обнаружением в одной и той же особи моллюска всех онтогенетических стадий паразита. Попавший в ооцит мидии двуядерный амeboид развивается в нём в молодую цисту (панспоробласт), в которой в конечном итоге формируются многочисленные споры. Спорогония паразита приурочена к определённым стадиям полового цикла хозяина. Панспоробласты обычно обнаруживаются у мидий в половых продуктах, которые либо готовы к вымету, либо находятся в процессе вымета, реже их можно встретить в остаточных ооцитах.

Поскольку паразит, как уже сказано, обладает прямым жизненным циклом, то мидия является единственным хозяином *S. mytilovum*, а её заражение происходит через пищеварительный тракт находящимися во внешней среде спорами в процессе фильтрации моллюском воды. Существует также предположение о вероятности

трансвариального переноса спор, что вполне резонно, если учесть, что в воду попадают не только здоровые, но и заражённые ооциты.

Поскольку *Steinhausia* локализуется только в зрелых ооцитах моллюсков, то паразит впервые обнаруживается у мидий, уже достигших половой зрелости. Первоначально его встречаемость у моллюсков растёт по мере увеличения их возраста, поскольку с возрастом хозяина у спор паразита увеличивается вероятность попадания к нему. К тому же, по мере увеличения размеров моллюска растут и объёмы прокачиваемой им воды, что также делает более вероятным попадание находящихся в воде спор в организм хозяина. В Чёрном море пик экстенсивности инвазии отмечен у мидий, достигших 60 – 70 мм длины (табл. 1). Однако у более крупных особей встречаемость паразита падает ниже уровня таковой молодых, только достигших зрелости моллюсков (Гаевская и др., 1990а). Вполне вероятно, что сильно заражённые крупные мидии погибают. К тому же, у моллюсков в климактерический период их жизни диагностировать микроспоридиозис довольно трудно.

Таблица 1 Размерная динамика встречаемости *Steinhausia mytilovum* у средиземноморской мидии в Чёрном море (из: Гаевская и др., 1990а)

Длина створки мидии, мм	Экстенсивность инвазии, %
20.0 – 59.9	4.99 ± 0.90
60.0 – 69.9	14.10 ± 3.16
70.0 и более	2.60 ± 1.15

Массовое созревание спор *S. mytilovum* в Чёрном море начинается после прогрева воды выше 14°C и приурочено к наиболее тёплому периоду года. Пик численности популяции паразита практически совпадает с пиком температур. В подтверждение этого приведу опубликованную нами ранее информацию (Гаевская и др., 1990а) по динамике спорогонии у *S. mytilovum* в годы с различным температурным режимом (рис. 10).

Из трёх лет, которые были выбраны для данного исследования (1980 – 1982 гг.), самая высокая температура февраля (+2.8°C) и июля (+22.1°C) была зарегистрирована в 1981 г. В тот год спорогония паразита наблюдалась раньше обычного – в мае и достигла максимума в июле. В 1982 г. среднемесячная температура февраля

(+0.2°C) и июля (+19.6°C) была значительно ниже показателей соответствующих месяцев 1981 г., а в августе она превысила июльские показатели. Сроки спорогонии в тот год сдвинулись на осень: средняя заражённость мидий летом составила 1.7 % (статистически достоверно выше, чем в соответствующий период 1981 г.), осенью – 8.0 % (достоверно выше).

Встречаемость, %

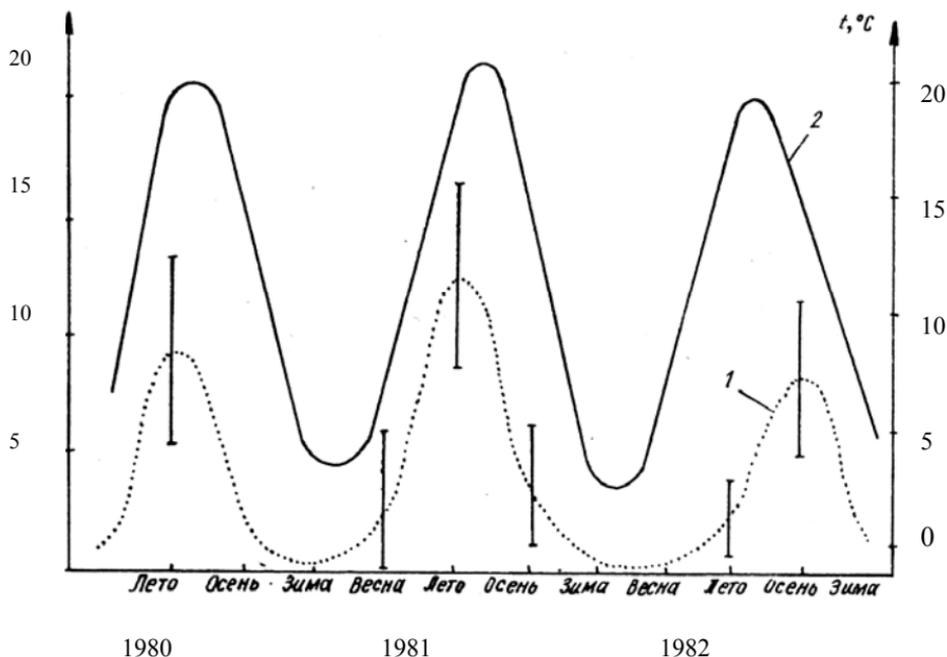


Рис. 10 Сезонная динамика спорогонии *Steinhausia mytilovum* (1) и изменение среднесезонной температуры воды в Одесском заливе Чёрного моря (2) (из: Гаевская и др., 1990а)

Кстати, осенью степень заражённости черноморских мидий *S. mytilovum* всегда выше, чем весной следующего года, что можно объяснить несколькими причинами, в том числе продолжительностью периода вымета половых продуктов моллюска, который про-

должается до самой зимы, атрезией поражённых ооцитов, а также возможной гибелью больных особей в зимний период.

Созвучны с нашими результатами данные К. Оливареса (Olivares, 2005), который отметил наибольшую заражённость микроспоридиями *Steinhausia* sp. двустворчатого моллюска *Eurhormalea lenticularis* в водах Чили именно в летние месяцы. С декабря 1995 по август 1996 гг. средняя заражённость обследованных автором моллюсков составила 10.6 %, тогда как в летние месяцы она поднималась до 20.6 %.

Однако имеется и другая информация, согласно которой наибольшая заражённость мидий, включая и наличие в одном поражённом моллюске наибольшего числа спор *S. mytilovum*, наблюдается при более низких температурах воды (замечу, что авторы никак не комментируют выявленную закономерность) (Comtet et al., 2004; Hillman, 1991; Matos et al., 2005; Sargistà et al., 1998). Специалисты ветеринарной службы Мессины (Сицилия, Италия) сообщают, что при обследовании весной 114 экз. мидий, поступивших на местный рынок, в 9 из них (более 8 %) была обнаружена *S. mytilovum*; в остальное время года ими было исследовано 369 моллюсков, но паразита в них они не встретили (Ziino, Giuffrida, 2000).

Распространение. Первоначально *S. mytilovum* регистрировали у мидий, обитающих у атлантического побережья Северной Америки (Field, 1924) и южных и юго-западных берегов Европы (Гаевская и др., 1990а; Рыбаков, 1980; Рыбаков, Холодковская, 1987; González et al., 1987; Vincentiis, Ranzoni, 1963 и др.). Затем её нашли у мидий уже на тихоокеанском побережье США (Hillman, 1991), а спустя несколько лет – в водах Западной Австралии (Jones, 1997), Японии и Кореи (АРЕС..., 2001). В эти же годы – вторая половина 90-х прошлого столетия – начало 2000-х годов – *S. mytilovum* отмечают в новых районах европейского побережья: в Адриатическом море у берегов Италии (Ceschia, 1998 – цит. по Ceschia, 1999), в Эгейском море в водах Греции (Rayyan, Chintiroglou, 2003), в Ионическом море в районе Мессины (Ziino, Giuffrida, 2000) и т.д.

По мнению ряда исследователей, в настоящее время происходит постепенное продвижение паразита на север вдоль берегов Франции, где его уже отмечают у мидий как естественных, так и искусственных поселений (Comtet et al., 2004). Подтверждается это и

недавним обнаружением *S. mytilovum* у мидий у берегов Великобритании: в устье реки Тис (Tees) этим паразитом было заражено 2 % обследованных мидий, а на морском участке у Брэнкастора (Brancaster) – 6 % (Feist et al., 2005). Таким образом, с учётом изложенных выше фактов напрашивается невольный вывод о том, что в последние годы наблюдается явное расширение границ ареала *S. mytilovum*, в результате чего вид приобретает статус космополита.

Вместе с тем, нельзя исключать и тот факт, что в мидиях разных регионов, а тем более в разных видах моллюсков (см. стр. 33), может паразитировать не один вид штейнгаузии, а, по меньшей мере, два или три. В пользу этого предположения свидетельствуют наблюдаемые у цист и спор этого паразита значительные колебания мерных признаков, на что уже указывалось выше. Об этом же пишут в своей работе Т. Комте с соавторами (Comtet et al., 2003) (см. стр. 20).

Встречаемость *S. mytilovum* у мидий варьирует в зависимости от района исследования. Несколько тому примеров.

У мидий, выращиваемых в северной части Эгейского моря в заливе Термайкос (Греция), экстенсивность инвазии данным паразитом колеблется от 7.5 до 35.5 %, причём более высокая заражённость отмечена у моллюсков, обитающих в загрязнённых участках залива (Rayuan, Chintiroglou, 2003). У средиземноморских берегов Испании в районе Барселоны в июне – ноябре 1992 г. самки мидий из естественных поселений оказались заражены *S. mytilovum* на 18 – 53 % (Bigas et al., 2000). У северо-западных берегов Испании встречаемость данного вида микроспоридий у мидий, обследованных на пяти фермах, в среднем колебалась от 1.3 до 8.2 %, а наивысший среднемесячный показатель заражённости моллюсков изменялся от 10.7 до 28.3 % (Villalba et al., 1997). В Неаполитанском заливе (Италия) паразит отмечен у 10 % мидий (Vincentiis, Ranzoni, 1963).

В Чёрном море *S. mytilovum* обнаружена в среднем у 0.8 – 13.1 % мидий естественных поселений на обширной акватории от побережья Одессы до Карадага (Гаевская и др., 1990а), а в некоторых районах экстенсивность инвазии достигала 76 % (Рыбаков, Холодковская, 1987).

Наблюдающиеся вариации в показателях заражённости моллюсков данным паразитом во многом зависят от ряда абиотических факторов, прежде всего, от температуры воды, т. е. сезона года, а

также от гидрологического режима и глубины акватории. Возможно, именно этими обстоятельствами объясняется тот факт, что у берегов Западной Австралии штейнгаузию отмечают у мидий не постоянно, (<http://www.aquaculturecouncilwa.com/species/mussels/health>), а периодически, но каждые несколько лет.

Поскольку споры *S. mytilovum*, в силу гравитации, концентрируются в придонных слоях, и если при этом учесть выявленную нами положительную корреляцию между степенью заражённости мидий и температурой воды, то наиболее благоприятный для развития данного паразита комплекс абиотических факторов должен складываться в мелководных, хорошо прогреваемых заливах и бухточках с развитыми мидийными поселениями. Действительно, максимальная экстенсивность инвазии у мидий естественных поселений (13.1 %) наблюдалась нами в хорошо прогреваемом мелководном Егорлыцком заливе на северо-западном побережье Крыма.

В 1988 и 1989 гг. на северо-западе Испании были исследованы мидии, выращиваемые в двух участках, несколько отличающихся по солёности и температурному режиму (одна из станций располагалась ближе к устью реки) (Robledo et al., 1994). И в одной, и в другой точке исследования моллюски, общая средняя длина которых составляла 41.4 мм, были помещены в устричные корзины, выставленные на глубине 2 и 5 м. При обследовании этих проб выяснилось, что в зависимости от района и месяца взятия пробы заражённость моллюсков штейнгаузией различается (табл. 2).

При этом и в одной, и в другой точке заражённость моллюсков, помещённых на глубину 2 м, была всегда выше таковой тех особей, которые располагались на 5-метровой глубине. Результаты статистической обработки материала по так называемому «*G*-test of independence» показали, что присутствие *S. mytilovum* не зависит от района или глубины. В то же время тест Краскэл-Уоллиса (Kruskal-Wallis test) выявил наличие достоверных различий в экстенсивности инвазии мидий ($P = 0.041$, $n = 71$). Достоверные различия выявлены также в заражённости моллюсков, помещённых на глубину 5 м, между обоими сравниваемыми районами исследования.

Таблица 2 Встречаемость *Steinhausia mytilovum* у средиземноморской мидии у северо-западных берегов Испании (по: Robledo et al., 1994)

Район	Солёность, температура	Годы	Глубина, м	Встречаемость, %
Meira	29 – 35 ‰ 12.3 – 20.3°C	1988	2	19.47
			5	16.18
		1989	2	17.11
			5	9.52
Liméns	32 – 35 ‰ 13.2 – 19.5°C	1988	2	17.87
			5	7.99
		1989	2	5.98
			5	3.33

Судя по находкам *S. mytilovum* в географических регионах, значительно отличающихся по гидрохимическому режиму, солёность не лимитирует распространение этого вида. Паразит обнаружен в районах как с типично океанической солёностью (атлантическое и тихоокеанское побережье Северной Америки, атлантическое побережье Европы, побережье Западной Австралии), так и в опреснённых участках морей, например, в Одесском заливе Чёрного моря, где среднемесячная солёность иногда может составлять всего 5.4 ‰ (см.: Гаевская и др., 1990а).

Помимо мидий, *S. mytilovum* зарегистрирована также у другого представителя семейства митилид – *Mytella guyanensis* Lamarck, 1819, исследованного в водах Бразилии в эстуарии реки Амазонка (Matos et al., 2005).

Таким образом, в настоящее время ареал *S. mytilovum* включает Чёрное, Эгейское, Адриатическое, Ионическое, Средиземное и Северное моря, атлантическое побережье Испании, Франции, Северной (воды США) и Южной (воды Бразилии) Америки, тихоокеанское побережье Северной Америки (воды США и Мексики), воды Японии и Кореи, побережье Западной Австралии.

Патология. Миксоспоридии рода *Steinhausia*, локализующиеся в гонаде самок двустворчатых моллюсков, при высокой степени заражения последних могут представлять серьёзную проблему в хозяйствах по выращиванию моллюсков (Anderson et al., 1995; Matos et

al., 2005). Безусловно, это обстоятельство не может не затрагивать интересы фермеров стран Европы, Америки и Австралии, т.е. тех регионов, где широко развито промышленное выращивание моллюсков, в том числе разных видов мидий. Сказанное относится и к *S. mytilovum* (Гаевская и др., 1989; Рыбаков, 1980; Рыбаков, Холодковская, 1987; González et al., 1987; Cacéres-Martinez, Vásquez-Yeomans, 2001; Rayyan, Chintiroglou, 2003; Villalba et al., 1997 и др.). Скорее всего, именно серьёзное экономическое значение данного паразита объясняет резко возросший в последние годы интерес к его изучению. Действительно, трудно предположить, что до конца 90-х годов прошлого столетия – а именно в те годы начал наблюдаться рост числа публикаций, посвящённых *Steinhausia*, – этот паразит встречался у мидий только на атлантическом побережье Северной Америки, откуда впервые был описан.

Характер патологического процесса, наблюдаемый у больных моллюсков, обуславливается как локализацией паразита, так и особенностями его жизненного цикла (Sargistà et al., 1998). У заражённых мидий наблюдается сильная инфильтрация гемоцитов внутри поражённых гонадных фолликулов, а также в соединительной ткани, окружающей эти фолликулы (Bigas et al., 2000; Bower, 2001; Bower, Figueras, 1989; Feist et al., 2005; Figueras et al., 1991; González et al., 1987; Rayyan, Chintiroglou, 2003 и др.). Подобную картину наблюдали и у другой митилиды – *Mytella guyanensis*, в которой была обнаружена *S. mytilovum* (Matos et al., 2005).

Несмотря на патологические отклонения, явно выраженные в гонаде поражённых мидий и отмечаемые многими исследователями, Т. Комте (Comtet, 2004) считает, что убедительные доказательства, свидетельствующие о воздействии паразита на весь организм моллюска, отсутствуют. Цитируемый автор даже вступил в полемику по этому поводу с авторами статьи (Rayyan, Chintiroglou, 2003), сообщившими о влиянии *S. mytilovum* на физиологическое состояние мидий, обследованных ими в северной части Эгейского моря. При этом Т. Комте заметил, что авторы ничего не говорят о заражении исследованных ими моллюсков другими видами паразитов, которые могут повлиять на полученные ими результаты. В ответ на высказанные в их адрес замечания, один из подвергшихся критике авторов (Chintiroglou, 2004) сообщил, что ими были исследованы две категории ми-

дий: не содержащие никаких паразитов, и содержащие только *S. mytilovum*. Причём, как это обычно принято в исследованиях подобного рода, возможное поражение мидий вирусами или бактериями игнорировалось в обоих случаях.

Об отсутствии повреждающего действия штейнгаузии на ооциты моллюсков сообщает также Х. Оливарес (Olivares, 2005), который нашёл этого паразита у двустворчатого моллюска *Eurhormalea lenticularis* в водах Чили.

В этой связи уместно привести результаты исследований Н. А. Овчаренко и И. Вита (1995), изучавших на примере пяти видов микроспоридий, паразитирующих в мышечной ткани водных беспозвоночных, особенности их паразито-хозяйинных отношений на фазе спорогенеза с клеткой хозяина. Во всех случаях в поражённых микроспоридиями клетках ими были зафиксированы гипертрофия ядер и лизис цитоплазмы, а также большинства органелл в сильно инвазированных мышечных клетках. Одновременно вокруг гипертрофированного ядра больной клетки сохранялась узкая зона цитоплазмы с расположенными в ней митохондриями и рибосомами. «Это означает, что поражённая клетка сохраняет жизнеспособность, но функционирует уже не как структурный элемент мышечной ткани, а как инкубационная камера для паразита» (Овчаренко, Вита, 1995; стр. 63).

Развитие *S. mytilovum*, полностью происходящее в заражённом ооците, завершается образованием спор. В одной яйцеклетке образуется несколько особей паразита на спорогонияльных стадиях, при этом ядро клетки дегенерирует. Ооцит, выполнив функцию обеспечения развивающегося паразита питательными веществами и выведения его во внешнюю среду, становится нежизнеспособным и погибает; наблюдается массовая резорбция ооцитов (Гаевская и др., 1990a; Bigas et al., 2000). Клеточный детрит закупоривает половые протоки, в которых, кстати, также могут наблюдаться споры паразита, и веточки гонады дегенерируют. Некоторые авторы сообщают о значительном снижении числа ооцитов в гонаде мидий, инвазированных *S. mytilovum* (Рыбаков, 1980; Bower, 1992; Field, 1924). Таким образом, паразит приводит к сокращению репродуктивного потенциала моллюсков, что, кстати, подчёркивают многие исследователи (см., например, Caceres-Martinez, Vásques-Yeomans, 2001). По нашим

наблюдениям, у отдельных особей мидий, выращиваемых на коллекторах, до трети ооцитов может быть поражено *S. mytilovum*. Совершенно очевидно, что данное обстоятельство имеет особое значение при культивировании моллюсков в хозяйствах полуциклического типа.

Хорошо известно, что некоторые виды микроспоридий могут вызывать инверсию пола у хозяев (Исси, 1986). Во всяком случае, данный факт был установлен применительно к насекомым. Анализ материала из Егорлыцкого залива Чёрного моря, где наблюдалась максимальная заражённость мидий штейнгаузией (здесь было поражено 71.9 % самок), показал, что соотношение полов в подобной ситуации не отличалось от теоретически ожидаемого – 1 : 1.

Что касается влияния паразитов на общее состояние моллюсков, то больные мидии проявляют выраженные признаки физического истощения (Гаевская и др., 1990а; Кудинский, Холодковская, 1990; Холодковская, 2003; Холодковская, Кудинский, 1986; Rayuan, Chintiroglou, 2003). Так, среди черноморских мидий, заражённых *S. mytilovum*, 82.3 ± 4.9 % моллюсков были сильно истощены, 72.6 ± 5.7 % мидий имели визуально аномальную гонаду (поверхность гонады пятнистого цвета, неровная, с многочисленными узелками и бугорками), а у 16.1 ± 4.7 % особей наблюдалась кастрация.

Австралийские коллеги сообщают, что на западном побережье Австралии регулярно каждые несколько лет наблюдается поражение мидий *S. mytilovum*, и что гонада заражённых моллюсков в процессе приготовления из них пищевого продукта, хотя и не меняет вкусовых качеств, но приобретает неприглядный сморщенный вид (см. www.aquaculturecouncilwa.com/species/mussels/health).

Заболевание, вызываемое у мидий *S. mytilovum*, называют по-разному: микроспоридиозис, стейнхаузоzis (steinhausosis), штейнгаузоzis, болезнь яиц мидии (Mussel egg disease).

Случаев гибели мидий, причиной которой достоверно был бы установлен рассматриваемый возбудитель, пока не выявлено, хотя такие и предполагаются (см. выше). Возможно, они и имели место, но документально не зафиксированы.

Несмотря на то, что штейнгаузии относятся к той группе паразитов, отдельные представители которых могут встречаться у человека (см. стр. 17), по мнению всех исследователей, изучавших данную группу микроспоридий, опасности для здоровья людей они всё

же не представляют. Что касается товарного вида заражённых микроспоридиями мидий, то он, безусловно, ухудшается, однако на вкусовые качества моллюсков эти паразиты не влияют.

Паразиты и враги *S. mytilovum*. Единственная работа, в которой сообщается о «врагах» этих паразитов, – это тезисы доклада В. А. Захалёвой (1989), представленного на международной конференции по проблемам марикультуры. При электронно-микроскопическом обследовании препаратов со спорами штейнгаузии, выделенными из яйцеклеток мидий, собранных у западного побережья Крыма (Чёрное море), В. А. Захалёва обнаружила на них разрушенные споры *S. mytilovum*, внутри и вокруг которых локализовались грамположительные бактерии. Некоторые бактериальные клетки были лизированы, на основании чего автор делает предположение, что проникшие в микроспоридий бактерии не только разрушают их, но и сами подвергаются определённому негативному воздействию со стороны этих паразитов. Других публикаций по данному вопросу обнаружить не удалось.

ОТДЕЛ АСКОМИЦЕТ, или СУМЧАТЫХ ГРИБОВ – ASCOMYCOTA (BERKERLEY, 1857) CAVALIER-SMITH, 1998

Название этой группы организмов происходит от греческого *askos* – мешок, сумка, бурдюк и *mykes* – гриб; то же, что сумчатые грибы. В англоязычной литературе эту группу организмов называют «ascos», «ascomycetes» или «sac fungi».

Аскомицеты представляют собой самую большую таксономическую монофилетическую группу в царстве грибов. По мнению многих исследователей, к ним относится почти 75 % из всех, известных в настоящее время видов грибов. Некоторые ботаники относят к этой группе грибов также и лишайники. Но в любом случае, аскомицеты – самый многочисленный отдел грибов. Аскомицеты характеризуются хорошо развитым, многоклеточным, септированным, т. е. разделённым перегородками, мицелием и наличием особых органов спороношения, – упомянутых выше микроскопических сумок, или асков, в которых развиваются аскоспоры – половые споры. Сумки варьируют по форме – от цилиндрической до сферической (рис. 11).

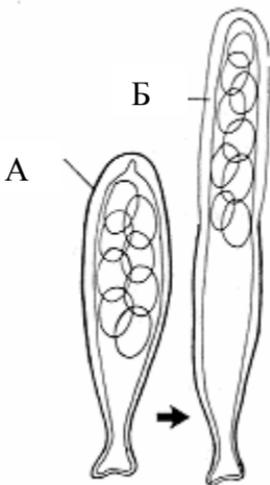


Рис. 11 Схематическое изображение сумки аскомицетных грибов с двухслойной оболочкой: А – тонкая наружная стенка; Б – толстая внутренняя стенка

(по: www.mycol.com/CHAP4a.htm)

Кстати, эти образования – аски – отличают аскомицеты от всех прочих грибов. Обычно в сумке развивается по 4 – 8 спор, однако в зависимости от вида гриба их может быть от одной до нескольких сот. Сумки появляются в результате полового процесса (рис. 12, 13) который у разных групп сумчатых грибов протекает по-разному.

Схему жизненного цикла аскомицет в тексте проиллюстрируем рисунками из двух обзорных работ. Одна из них посвящена обзору всей группы сумчатых грибов (Taylor et al., 2006), а вторая – розовой хлебной плесени [*Neurospora crassa* Shear et B. O. Dodge, 1927 (сем. Sordariacea G. Winter, 1885)], широко распространённому виду плесневых грибов и одному из наиболее популярных модельных объектов в генетических исследованиях (Потапова, 2004).

У большинства представителей сумчатых грибов сумки развиваются внутри или на поверхности своеобразных плодовых тел, а у голосумчатых грибов (их ещё называют первичносумчатыми) – непосредственно на мицелии или на почкующихся клетках (плодовое тело при этом не образуется). На особенностях строения плодовых тел и сумок аскомицет основана их классификация.

У многих сумчатых грибов распространено также бесполое размножение (рис. 12 – 13) посредством так называемых конидий¹⁰ – клеток (апланоспор), образующихся бесполом путём и прикрепляющихся к конидиеносцам – специализированным гифам-подставкам.

¹⁰ От греческого *konis* – пыль и *idion* – уменьшительный суффикс, т. е. «крохотная пылинка».

Конидии могут также созревать на обычных, составляющих тело гриба, т.е. соматических, гифах. Оно предшествует сумчатому спороношению, образуемому в конце цикла развития. У многих грибов сумки развиваются редко, и размножаются эти грибы почти исключительно конидиями. Конидиальные спороношения (их ещё называют анаморфные стадии) часто описываются как самостоятельные виды грибов (так называемые несовершенные грибы), зачастую встречающиеся без соответствующих им телеоморф, т.е. без стадии полового размножения. Довольно часто их называют «плесенью» или «плесневыми грибами». Пример, иллюстрирующий сказанное, будет приведён ниже, при описании одного из представителей несовершенных грибов, зарегистрированных у мидий (стр. 46). Нередко один и тот же сумчатый гриб при одних условиях образует конидии, а при других этот процесс отсутствует.

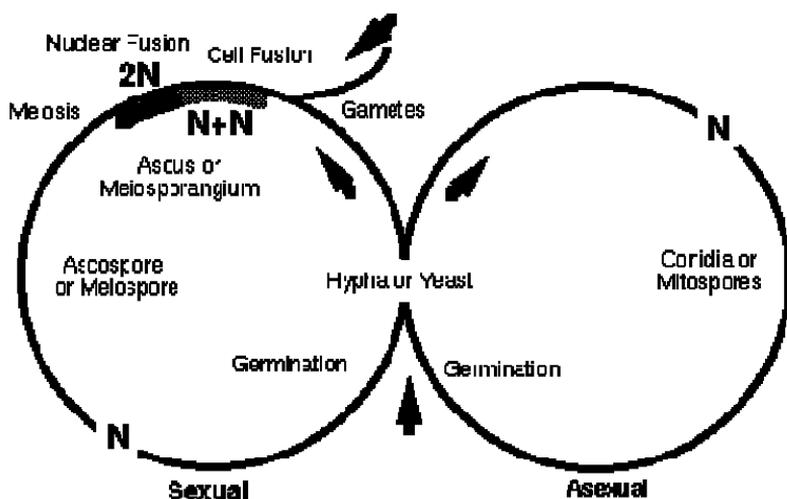


Рис. 12 Схема жизненного цикла сумчатых грибов: Sexual – половое размножение (Nuclear fusion – слияние ядер; Cell fusion – слияние клетки; Meiosis – мейоз; Gametes – гаметы; Ascus or Meiosporangium, – сумка, или мейоспорангий; Ascospore or Meiospore – аскоспора, или мейоспора; Germination – начало развития); Hyphae or Yeast – гифа или дрожжи; Asexual – бесполое размножение (Conidia or Mitospores – конидия, или митоспора; Germination – начало развития) (из: Taylor et al., 2006)

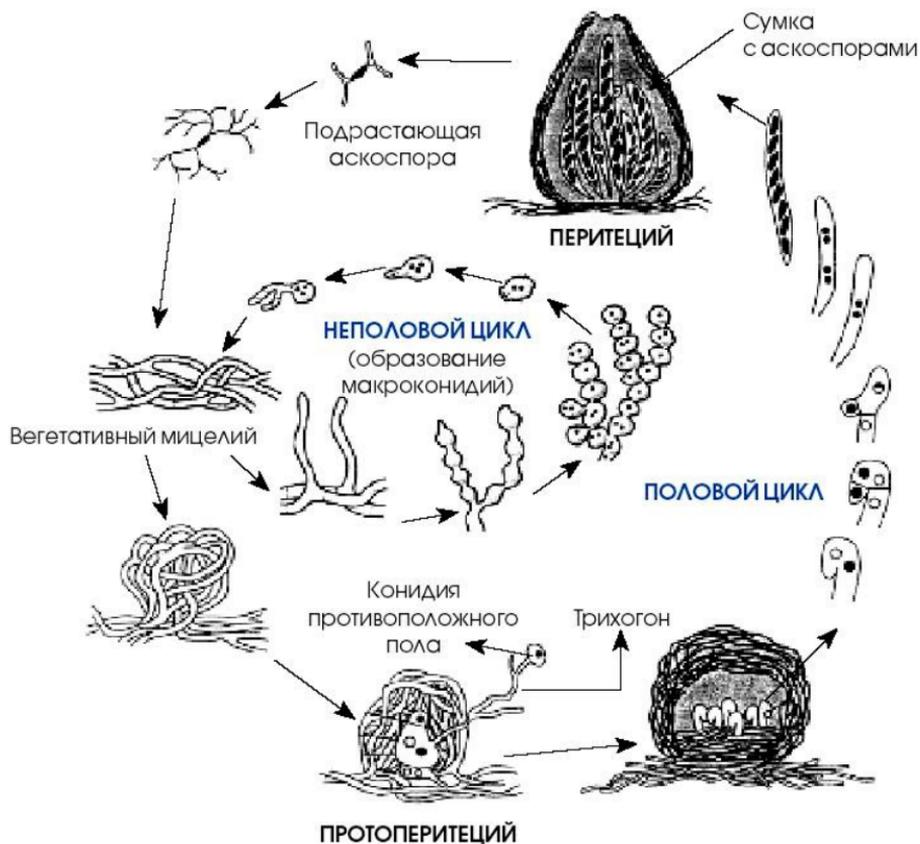


Рис. 13 Жизненный цикл розовой хлебной плесени – *Neurospora crassa* Shear et B. O. Dodge, 1927. На внутренней части рисунка изображена схема неполового цикла, включающего рост мицелия, образование макроконидий на воздушных гифах и их прорастание. Наружная цепочка отображает схему полового цикла с образованием протоперитеция, его оплодотворение через трихогон конидией противоположного пола и формирование сумок с аскоспорами. В правой части рисунка показаны деление ядер и мейоз для одной из сумок. Иллюстрация из работы Т. Потаповой (2004).

Количество классов сумчатых грибов до сих пор точно не определено (чаще всего встречается упоминание о пяти классах), поскольку классификация данной группы в настоящее время претерпевает серьёзные изменения, что, в первую очередь, связано с исполь-

зованием для этих целей молекулярно-генетической информации. Некоторые исследователи полагают, что сама группа насчитывает более 39 тыс. видов, по другим данным, их количество не превышает 30 тыс. Из этих 30 – 39 тысяч только примерно у 5 тыс. видов известны анаморфные стадии. Последние, как уже сказано, очень часто существуют отдельно от телеоморфных (стадия полового развития) и потому описываются как самостоятельные виды по той же биномиальной системе. Например, вид со стадией полового развития *Hypocrea lixii* Patouillard имеет анаморфную форму, названную *Trichoderma harzianum* Rifai (см. рис. 15 – 16), анаморфной формой у *Hypocrea schweinitzii* (Fr.) Saccardo является *Trichoderma citrinoviride* Bissett и т. д. (для более подробной информации по данному вопросу см. Samuels et al., on-line).

Аскомицеты необычайно широко распространены в природе и найдены практически на всех континентах, к тому же многие виды являются космополитами. Большинство этих грибов живут как сапрофиты в почве, на отмерших тканях растений, субстратах органического происхождения, на пищевых продуктах, в бродящих жидкостях. Среди них известны паразиты грибов и высших растений, часто приводящие к серьёзным экономическим потерям в сельском хозяйстве, возбудители заболеваний животных, в том числе беспозвоночных, и человека. К сумчатым относятся также почти все грибы (98 %), входящие в состав лишайников, то есть их микобионты (скорее всего, руководствуясь именно данным фактом, ряд специалистов относит лишайники к аскомицетам – см. Главу 2).

Случаи поселения сумчатых грибов на или же в двустворчатых моллюсках, в том числе выращиваемых в марихуаизмах, нередки (рис. 14). Зачастую подобные инфекции приводят к массовым потерям урожая.

Не являются в этом отношении исключением и мидии, у которых грибы поражают не только раковину, но и биссусовую железу, а также биссусовые нити. Довольно часто такое поражение приводит к тяжёлым заболеваниям моллюсков, вследствие чего данную группу возбудителей относят к числу их наиболее серьёзных патогенов.

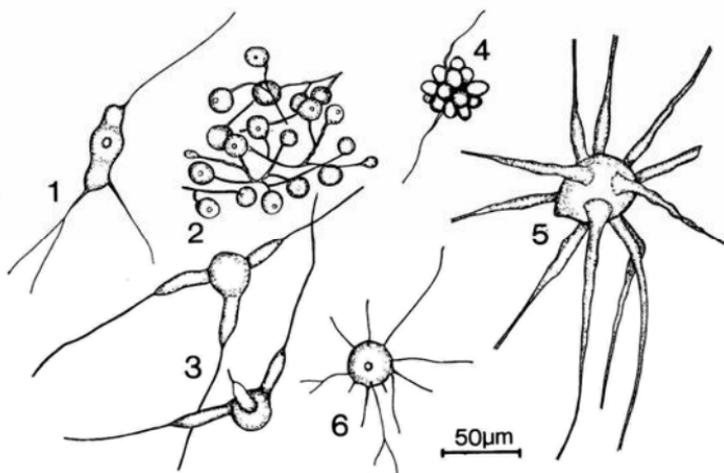


Рис. 14 Грибы из фрагментов раковин моллюсков: 1 – плодовое тело с центральной порой и гифами; 2 – *Endogone*-подобное плодовое тело с порами и направленными в противоположные стороны гифами; 3 – спорангии с удлинёнными выростами; 4 – комок спорангиев; 5 – крупный спорангий с заострёнными гифами; 6 – сферическое плодовое тело с порой и гифами (по: Cavaliere, Alberte, 1970 – из: Lauckner, 1983).

К сожалению, практически во всех публикациях, в которых сообщается о поражении мидий грибами, таксономический статус последних, как правило, остаётся невыясненным. По этой причине выделить какой-либо конкретный вид, род и даже семейство, а иногда и класс грибов, зарегистрированных у мидий, практически невозможно. Исключение составляют сообщения, в которых описываются случаи обнаружения в мидиях представителей аскомицет из рода *Trichoderma* Pers., 1794 класса Sordariomycetes. Объяснение этому следует искать в медицинском и хозяйственном значении данных грибов, вернее, выделяемых ими токсичных метаболитов. Ещё в 1987 г. на атлантическом побережье Канады были зарегистрированы случаи (108) отравления людей в результате употребления в пищу мидий, выращенных в хозяйствах на о-ве Принц Эдуард (Prince Edward Island) (Bates et al., 1989 – цит. по Brewer et al., 1993). Чтобы выяснить причину столь неприятного инцидента, была обследована грибковая флора мидий из зоны поражения, и хотя никакой корреля-

ции между токсичностью и грибковой флорой обнаружить не удалось, в мидиях были выявлены разнообразные грибы, среди которых доминировали представители упомянутого рода *Trichoderma*. При этом состав флоры грибов во всех пробах имел разительное сходство с почвенной микрофлорой мест постоянного выпаса скота на побережье. В пробах моллюсков из наиболее загрязнённых мест численность грибов была наибольшей. Дальнейшие исследования позволили установить, что в мидиях этого региона встречается 5 видов триходерм (видовая принадлежность шестого представителя не была установлена) (Brewer et al., 1993) (см. далее на стр. 47 – 48).

Остановимся первоначально на этой группе аскомицет.

КЛАСС SORDARIOMYCETES ERIKSSON et WINKA, 1997

В составе класса выделяют 3 подкласса. Интересующий нас род *Trichoderma* относится к подклассу Нурocreomycetidae О. Е. Eriksson et Winka, 1997, а в нём к отряду Нурocreales Lindau, 1897. Указанный отряд насчитывает 6 семейств, в том числе семейство Нурocreaceae De Not., 1844, включающее род *Trichoderma*.

Семейство Нурocreaceae De Not., 1844

Род *Trichoderma*¹¹ Persoon, 1794 (рис. 15 – 17)

Синонимы: *Aleurisma* Link, 1809

Sporoderma Mont., 1856

Pachybasium Sacc., 1885

Pyreniopsis O. Kuntze, 1898

Анаэробные факультативные грибы, широко распространённые по всему земному шару.

Представители данного рода характеризуются сильно ветвящимися гифами, так называемыми конидиофорами, или конидиенос-

¹¹ Что касается названия данного рода, то здесь необходимо сделать небольшое отступление, поскольку среди насекомых в семействе странствующих жуков (Staphylinidae – rove beetles) также имеется род *Trichoderma* Stephens. Оба названия – и *Trichoderma* Stephens и *Trichoderma* Pers., 1794 – являются разрешёнными гомонимами. Мы ещё столкнёмся с такой же ситуацией при описании зелёных водорослей, паразитирующих в мидиях.

цами. Из-за сильной ветвистости гифы очень трудно определить или промерить. Располагаются они широкими или компактными пучками, часто в чётких концентрических кругах вдоль воздушных гиф. На боковых сторонах главных ветвей конидиофор образуются ветви, которые могут быть как парными, так и непарными. Наиболее длинная ветвь отходит от верхушки, а фиалиды – конидиопroduцирующие клетки, по форме напоминающие вазу, – часто отходят прямо от основной оси возле верхушки. Ветви могут разветвляться, вторичные ветви часто парные, самая длинная вторичная ветвь ближе всего к основной оси. Все первичные и вторичные ветви располагаются под углом в 90° к главной оси. Как правило, конидиофоры заканчиваются одной или несколькими фиалидами. У некоторых видов триходерм главные ветви заканчиваются длинными, простыми или ветвящимися, прямыми или изогнутыми, крючковатыми, разделёнными перегородками, тонкостенными, стерильными или плодоносящими удлинениями. Основная ось или такой же ширины как основание фиалиды, или намного шире.



Рис. 15 *Trichoderma harzianum* Rifai: видны ветвящиеся, асимметрично мутовчатые конидиофоры, несущие пучки часто беспорядочно изогнутых, колбовидных фиалид, расходящихся в разные стороны, (из: <http://www.mycology.adelaide.edu.au/gallery/photos/trichoderma1.html>)

Фиалиды обычно расширены в средней части, но могут быть цилиндрической или почти шарообразной формы. Они располагаются в мутовках под углом в 90° по отношению к другим членам пучка, или же в виде отдельных кисточек.

Конидии, продуцируемые конидиофорами, обычно зелёного цвета, у большинства видов эллипсоидные, $3 - 5 \times 2 - 4$ мкм (отношение длины к ширине – более 1.3), шарообразные конидии (отношение длины к ширине – менее 1.3) довольно редки. Конидии обычно гладкие, но у некоторых видов они бывают бугорчатыми.



Рис. 16 *Trichoderma harzianum* Rifai – конидиофоры (из: Samuels et al., on-line)

Большинство штаммов *Trichoderma* характеризуются отсутствием определённой половой стадии или, во всяком случае, не проявляют её наличия, а размножаются бесполом путём, формируя споры. Хламидоспоры – обычно одноклеточные, толстостенные, почти шарообразной формы, заканчиваются короткой гифой. Они могут быть также сформированы внутри гифальных клеток. У некоторых видов триходерм хламидоспоры многоклеточные.

Культуры *Trichoderma*, как правило, быстро растут при 25 – 30°C, но при 35°C их рост прекращается. Колонии первоначально прозрачные или же белые, что зависит от характера среды; конидии формируются в течение одной недели.

Род *Trichoderma* относится к числу космополитов. Его представители широко распространены по всему миру, их регистрируют в различных географических зонах и при разнообразных экологических условиях. Обычно они встречаются в гниющих растительных остатках, а также в почве, на других грибах, в том числе фитопатогенных. Последнее обстоятельство, кстати, служит основанием для использования некоторых видов триходерм для борьбы с паразитическими грибами полезных сельскохозяйственных растений. Некоторые виды *Trichoderma* известны как возбудители заболеваний человека, проявляющихся, как правило, у ослабленных и иммунодепрессивных больных, особенно после трансплантации органов, а также у страдающих амилоидной дистрофией, хроническими лёгочными заболеваниями или же хронической почечной недостаточностью.

Trichoderma довольно часто ошибочно принимают за *Aspergillus* Link, 1809 или *Penicillium* Link, 1809, и наоборот, за *Trichoderma* принимают названные роды. Эти ошибочные определения вызваны тем, что все три группы внешне очень похожи, и различить их, не прибегая к помощи микроскопа, практически невозможно. Теломорфой, т.е. стадией полового размножения в жизненном цикле некоторых видов *Trichoderma*, являются виды рода *Hypocrea* Fr., типового в семействе Нуросеасеае. По разным оценкам, в составе рода *Trichoderma* насчитывается от 30 до 35 видов, а в составе *Hypocrea* описано более 200 видов. Несколько примеров взаимного соответствия названных родов приведены выше, на стр. 41; см. также сноску на стр. 47.

Важную роль в систематике *Trichoderma*, вызывающей в настоящее время довольно оживлённую дискуссию, играют морфологические особенности конидий и фиалид – их форма, размеры, строение и расположение. В последние годы к ним добавились молекулярные методы, которые получают всё большее распространение. Одновременно продолжают поиски оптимальных вариантов классификации *Trichoderma*, одним из которых является метод объектно-ориентированной классификации, позволяющий, по мнению его ав-

торов (Тарасов и др., 2006), более точно отразить взаимоотношения между организмами. Цитируемые авторы утверждают, что информация об организме (в данном случае речь идёт о *Trichoderma*) для целей его идентификации, классификации и систематики может быть представлена не в форме словесных портретов, а в виде программ онтогенетического развития, записанных на объектно-ориентированных языках программирования. С помощью таких механизмов программирования, как классы, наследование и полиморфизм, могут быть представлены описания таксонов и связи между ними, а также отношения между отдельными организмами.

Однако вернёмся к работе Д. Брюэра с соавторами (Brewer et al., 1993), уже упомянутой на стр. 42. В ней описаны результаты изучения изолятов *Trichoderma* от обыкновенной мидии, собранной у атлантического побережья Канады, в частности у юго-восточных берегов о-ва Принц Эдуард и южного побережья о-ва Кэйп Бретон (Cape Breton Island). Исследователи выполнили серию экспериментов по культивированию тканей мидий, и нашли в моллюсках пять видов *Trichoderma*¹²: *T. hamatum* (Bon.) Bain (рис. 17), *T. harzianum* Rifai (рис. 15 – 16), *T. koningii* Oudem., *T. polysporum* (Link: Fr.) Rifai и *T. viride* Persoon (в трёх случаях видовая принадлежность изолятов не была установлена, и они были определены только до рода).

Авторы цитируемой работы выяснили, что флора грибов, зарегистрированных ими у мидий, фактически не отличалась от таковой мест постоянного выпаса животных. При этом популяции грибов, выращенных от мидий, собранных в районе о-ва Кэйп Бретон, были больше, чем у моллюсков из района о-ва Принц Эдуард. В связи с этим, исследователи предположили, что последнее обстоятельство может быть связано с меньшим сухим весом моллюсков из первого района и, в целом, их менее здоровым внешним видом. Это предположение подкрепляется тем фактом, что пробы с самой большой популяцией грибов были получены в наиболее загрязнённых (визуально) местах.

¹² Половая стадия *T. hamatum* неизвестна; у остальных перечисленных видов половые стадии описаны под следующими названиями: соответственно *Hypocrea lixii* Patouillard, *H. koningii* Lieckfeldt, Samules et W. Gams, *H. pachybasioides* Doi и *H. rufa* (Rers.: Fr.) Fries.

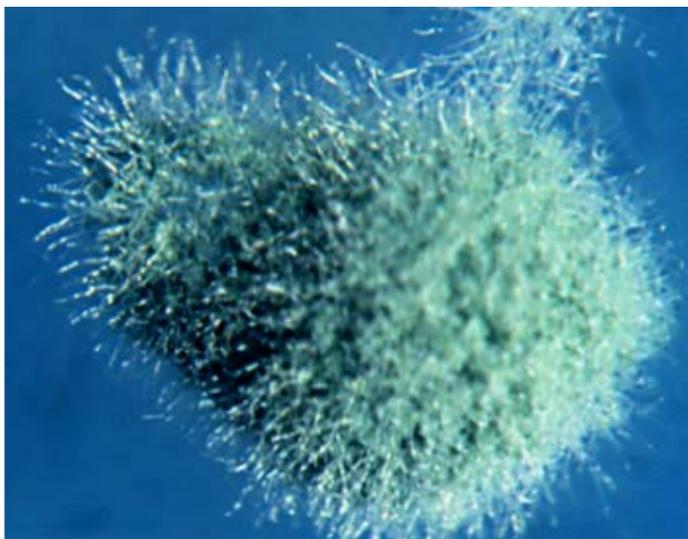


Рис. 17 *Trichoderma hamatum* (Bon.) – пустулы, или подушечка гриба (из: Samuels et al., on-line)

По мнению цитируемых авторов, наличие грибов в мидиях заставляет предположить – но никак не доказывает, считают они – возможную токсичность моллюсков для людей в случае употребления таких мидий в пищу. Они установили, что 60 % изолятов всех *Trichoderma* и 100 % изолятов *T. hamatum* продуцировали токсичные метаболиты, в частности изоцианиды. Эти показатели были выше таковых изолятов грибов, выделенных из почвы.

Чтобы установить, могут ли токсичные метаболиты, вырабатываемые *Trichoderma*, привести к токсичности моллюсков, которые в результате этого становятся опасными для человека, в лабораторных условиях мидии (*Mytilus edulis*) были контаминированы жидкой культурой штамма гриба *Trichoderma koningii*, предварительно изолированного из двустворчатого моллюска *Cerastoderma edule* (Sallénave et al., 1999). Мидии содержались в аэрируемой естественной морской воде, их кормили культурой микроводоросли *Isochrysis galbana*, к которой был добавлен фильтрат жидкой грибковой культуры названного вида. Опыт длился в течение 7 дней при температуре

16 – 20°C. Затем экстракт моллюсков был протестирован на личинках мясной мухи. Выяснилось, что и фильтрат гриба, и мидии обладали одним и тем же уровнем токсичности, что указывало на биоаккумуляцию грибкового токсина моллюсками. Наиболее токсичной частью мидий оказалась пищеварительная железа, что подтверждало факт заражения моллюсков в процессе фильтрации ими воды. Одновременно авторы цитируемой работы установили, что участвующие в эксперименте мидии вырабатывали слизь, которая, видимо, участвовала в элиминации токсичных метаболитов.

Итак, результаты работ, о которых шла речь выше, имеют не только большое практическое значение, но и наводят на определённые размышления. Становится очевидным, что при выборе мест размещения хозяйств по выращиванию мидий, предназначенных на пищевые цели, обязательно следует учитывать такие факторы, как удалённость этих участков от мест сброса бытовых и хозяйственных сточных вод, от дорог, а также земель, нарушенных сельскохозяйственным использованием и т.п. К такому выводу пришли и Д. Брюэр с соавторами (Brewer et al., 1993), чья работа была проанализирована на стр. 47 – 48.

Другие Ascomycota в мидиях

Переходя к описанию остальных случаев регистрации грибов у мидий, прежде всего, остановлюсь на обзорной монографии 1983-го года по болезням морских животных («Diseases of marine Animals»). Данная монография является второй в серии аналогичных работ, посвящённых анализу основной опубликованной информации по паразитологии и патологии морских животных. Редактором всей серии является профессор Отто Кинне (O. Kinne), видный учёный, широко известный во всём мире организатор науки, отметивший своё 80-летие в 2003 г. (см.: «Морской экологический журнал», 2003. – Том 2, ном. 2, стр. 106 – 107). В цитируемой монографии подведены итоги изученности болезней трёх групп моллюсков, в том числе двустворчатых, по состоянию на 1982 г. Эти разделы написаны Г. Лаукнером (Lauckner, 1983). В монографии, в частности, содержится информация о поражении грибами средиземноморской мидии в водах Италии (район Триеста и Генуи) и обыкновенной мидии в

водах Голландии (рис. 18). В обоих случаях речь шла о поражении биссуса моллюсков.

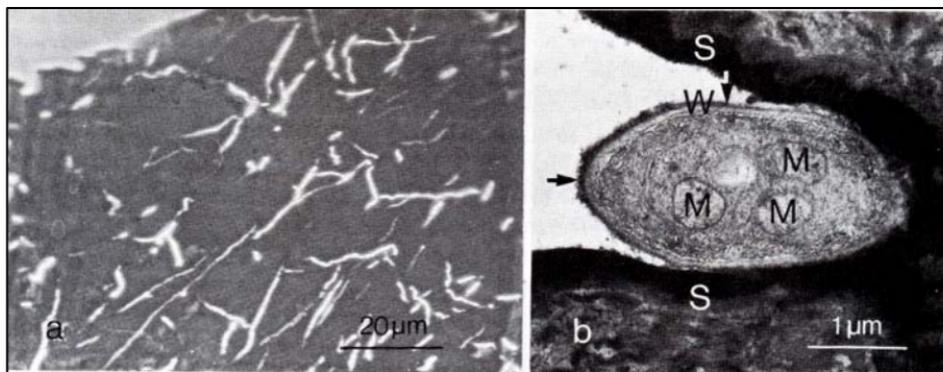


Рис. 18 Гифы гриба из биссусовых нитей средиземноморской мидии: а – гифы выглядят как светопреломляющие ветвящиеся филаменты внутри тёмного материала биссуса; b – гиф, прикрепившийся к поверхности биссуса (S). W – стенка клетки; M – митохондрии (по: Vitellaro-Zuccarello, 1973 – из: Lauckner, 1983).

Микроскопическое обследование срезов биссусного материала средиземноморской мидии позволило выявить гифы гриба, в избытке пронизывающие биссусные нити (Vitellaro-Zuccarello, 1973). Гифы выглядели как типичные светопреломляющие ветвящиеся филаменты, развивающиеся внутри гомогенного непрозрачного межклеточного вещества биссуса. Их диаметр не превышал 2 – 4 мкм, а особенности строения стенки клетки соответствовали таковым аскомицетных грибов.

Резкая деформация дистального участка биссуса, сопровождаемая мощным внедрением ветвящихся гиф и сильно увеличенной пористостью биссусных нитей с их последующим поражением водорослями и простейшими, свидетельствует о том, что грибы являются основной причиной деградации биссусного материала. В результате подобного поражения прикрепление мидий к субстрату ослабевает, и они опадают с коллекторов, что приводит к экономическим потерям хозяйств, выращивающих моллюсков.

Учитывая тот факт, что гриб был зафиксирован в биссусе всех обследованных мидий, которые, к тому же, добывались не толь-

ко в разное время, но и на разных станциях, напрашивается очевидный вывод, что данное поражение моллюсков не является случайным и носит системный характер.

Что касается заражённости грибом (вид также не определён) мидий из Голландии, то здесь, помимо деградации биссусных нитей, наблюдалось ослабление лигамента раковины, а также черноватые пятна в мягких тканях. Кстати, грибковое поражение мидий в водах Голландии стало причиной массовой, периодически повторявшейся гибели этих моллюсков, впервые отмеченной здесь в 1901 г.

Два года назад, в 2005 г., появилась статья итальянских исследователей, в которой сообщалось о заселённости биссуса средиземноморской мидии, выращиваемой на фермах в Адриатическом море, неизвестным видом гриба (Franchini et al., 2005). Патоген провоцирует прогрессирующее разрушение мышц ноги, повреждая при этом связанные структуры, такие как внутриорганизменная часть биссусового аппарата, что приводит к потере биссуса у моллюсков. У поражённых мидий наблюдаются изменения структуры пищеварительной железы, вплоть до гибели клеток в канальцах. Заболевание имеет серьёзные негативные последствия для выращиваемых моллюсков и вызывает резкое снижение урожайности мидийных плантаций.

Все перечисленные выше случаи касаются поражения биссусной нити мидий. Однако грибы поселяются и в других частях тела моллюсков, в том числе на раковине или же в ней.

Для иллюстрации сказанного вернёмся к упомянутой выше монографии по болезням морских моллюсков (Lauckner, 1983). В ней приведены очень краткие сведения о поражении неопределённым видом сумчатых грибов (предполагается, что это может быть *Lithophthium gangliiforme* Bornet et Flahault, 1889 – рис. 19) обыкновенной мидии, обитающей в водах Англии.

На поверхности заселённой грибом раковины наблюдались маленькие сферические отверстия, соединённые с поверхностью и соседними отверстиями очень тонкими, толщиной 1.75 – 3.5 мкм, переплетающимися филаментами. Иногда филаменты сильно ветвились. Многочисленные тонкие ходы образовывали под внутренней поверхностью раковины целую сеть. Заболевание сопровождалось

уродством раковин и ухудшением товарной кондиции моллюсков (Cole, 1956 – цит. по Lauckner, 1983).



Рис. 19 *Lithopythium gangliiforme* (из: Perry, 1998)

В последние годы в печати довольно регулярно стала появляться информация о поражении новым грибковым заболеванием раковины у трёх видов мидий (обыкновенной, средиземноморской и тихоокеанской), выращиваемой вдоль атлантического побережья Канады. Суть заболевания проявляется в том, что у моллюсков товарного размера на раковине наблюдаются коричневые пятна, связанные с шелушением periostracума. При гистопатологическом и электронно-микроскопическом обследовании таких раковин выяснилось, что причиной подобного заболевания стал морской гриб, систематическая принадлежность которого пока не установлена. Заболевание получило название «грибковое шелушение periostracума мидий – ГШП» (Mycotic periostracal sloughing of mussel, MPS) или «грибковое поражение раковины» (Fungal shell infections – FSI) (Davidson et al., 1999; Moret et al., 1999 a, 1999 b; Parsons et al., 2001).

Первоначально на раковине появляется единственное пятно; далее повреждение распространяется горизонтально, приводя к слиянию пятен, и вертикально, вызывая разрушение и шелушение periostracума и в меньшей степени – призматического слоя. Влияет ли заражение грибом на ростовые характеристики моллюсков или качество их мяса, пока не установлено. Вместе с тем, фермеры выражают озабоченность, что аномальное состояние раковин всё-таки может повлиять на товарные качества выращиваемых мидий.

Мидии, заселённые грибом, обнаружены практически во всех районах вокруг Ньюфаундленда, но заселённость моллюсков значительно варьирует по районам. Так, при обследовании в 1997 г. мидий, выращиваемых на 13 фермах, только на двух из них выявили заболевание, причём с низкими показателями (Moret et al., 1999 a). В 1998 г. исследования проводили уже на 21 ферме, а ещё через год, в 1999 г. – на 22 (Parsons et al., 2001). Размеры мидий колебались от 35 до 85 мм. Полученные результаты несколько отличались от тех, что были получены в 1997 г. Доля моллюсков, заселённых грибом, и площадь поражённой им раковины суммарно в оба года колебались в зависимости от района соответственно от 0 до 100 % и от 1 до 99 % (Parsons et al., 2001). На участках, где был отмечен этот грибок, моллюски были заражены на 1 – 93 % в 1998 г. и на 1 – 99 % в 1999 г. При этом наименьшие показатели встречаемости гриба наблюдались на самых северных фермах, а самые высокие параметры – на южных участках побережья. Следует оговорить, что мидии, заселённые грибом (fungal shell infection, FSI), встречались практически по всему побережью Ньюфаундленда, однако состояние, известное как грибковое шелушение периостракума (MPS), редко наблюдалось даже у самых крупных, старших моллюсков (Parsons et al., 2001).

Грибок никогда не наблюдается у спата или у мидий первого сезона роста вплоть до октября (Davidson et al., 1999), а впервые визуально регистрируется на раковине мидий поздним летом – ранней осенью у особей старше одного года (Parsons et al., 2001). Однако от момента попадания спор гриба в мидию и до появления на раковине пятна, по наличию которого судят о заражении моллюска, должно пройти определённое время. Поскольку данные о скорости роста гриба в мидии отсутствуют, судить о времени их инфицирования мы не можем.

Исследователи отмечают, что подобное грибковое поражение раковины – довольно обычное явление у выращиваемых мидий по всему миру (Parsons et al., 2001).

Что касается средиземноморской мидии, обитающей в Чёрном море, то здесь у неё грибковое поражение раковины впервые зарегистрировано в конце 80-х годов 20-го столетия (Захалёва, 1989; Найдёнова, Захалёва, 1992). В первой из цитируемых работ – тезисы доклада, представленного на конференцию, – её автор

кратко сообщала об обнаружении грибов в раковине мидии. Авторы второй работы более подробно описали это явление, проиллюстрировав его несколькими микрофотографиями. Они рассматривали появление гриба у моллюсков как вторичную инфекцию, полагая, что первопричиной заселения ими мидий являются повреждения раковин, вызываемые сверлильщиками – полихетами рода полидор (*Polydora*) и/или губками рода клион (*Cliona*). Кстати, на возможную связь заселения моллюсков грибами с их поражением различными сверлильщиками указывают многие исследователи.

Электронно-микроскопическое исследование сколов раковины мидий, выполненное названными авторами, показало, что на фоне относительно гладкой поверхности ходов поселенцев-сверлильщиков видны округлые изъязвления, заполненные мицелием гриба (рис. 20 а). Микроструктура раковины на этих участках разрушена. От основной лакуны в разные стороны отходят боковые ходы (авторы публикации называют их «дочерними») (рис. 20 б, в).



Рис. 20 Разрушение микроструктуры раковины мидий грибами: а – изъязвления на поверхности ходов полидоры+клионы в толще раковины; б – образование «дочерних» лакун; в – край лакуны (из: Найдёнова, Захалёва, 1992)

По мере своего роста, гриб уже сам образует в толще раковины всё новые и новые ходы и постепенно проникает даже в самые тонкие участки створок моллюска. Колонии гриба представляют собой скопления колонообразных гиф, преимущественно с гладкой поверхностью клеточной стенки. Иногда наблюдаются яйцевидные утолщения, охватывающие весь ствол (рис. 21).

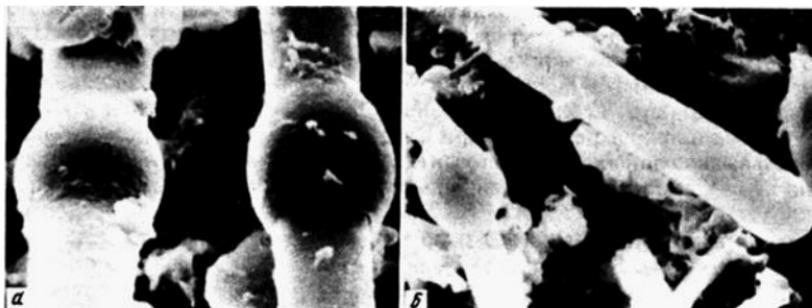


Рис. 21 Яйцевидные утолщения гифов (слева) и колонообразные гифы гриба (справа) на сколе раковины мидии (из: Найдёнова, Захалёва, 1992)

В исследованных моллюсках был обнаружен только вегетативный мицелий; спор, к сожалению, выявить не удалось.

Проникая в ходы поселенцев – полидор или клионы, грибы получают питание из белковой части матрикса раковины, но постепенно сами становятся причиной разрушения створок и тем самым усугубляют патологический процесс.

Надо полагать, что подобная паразитарная система – «гриб – мидия» – давно существует в Чёрном море, но до работ В. А. Захалёвой и Н. Н. Найдёновой почему-то не привлекала внимания исследователей. Не ставя специальной задачи обнаружения у мидий данного патогена, мы, вместе с тем, нашли его в наших последующих исследованиях этих моллюсков у побережья в районе Севастополя.

В указанной выше совместной работе цитируемых авторов (Найдёнова, Захалёва, 1992) ничего не сказано о систематической принадлежности гриба из мидии. Однако ранее, в работе 1989-го года, В. А. Захалёва определила его как *Cladosporium* sp. Заметим, что представители данного, довольно многочисленного рода сумчатых

грибов широко распространены по всему земному шару и принадлежат к числу наиболее обычных воздушных грибов. Вместе с тем, их отмечают также в гниющих органических остатках, а некоторые виды были изолированы от рыб, у которых вызывали заболевание (Bocklisch, Otto, 2000).

В связи с упоминанием рода *Cladosporium*, следует обратить внимание на следующую информацию. В прибрежных водах Франции в районе размещения хозяйств по выращиванию моллюсков из морской воды, осадков и моллюсков были выделены представители не только рода *Cladosporium*, но и упоминавшихся выше (стр. 46) родов *Aspergillus*, *Penicillium* и *Trichoderma* (Sallenave-Namont et al., 2000). Всего в 456 штаммах было идентифицировано 12 родов токсигенных сапрофитных грибов, среди которых доминировали перечисленные выше роды (68 %). Проведение соответствующих тестов на рачке артемии *Artemia salina*, высокочувствительной к токсинам грибов, показало, что 35 % штаммов были активны в отношении этого рачка. На основании выполненной работы авторы сделали вывод о том, что моллюски-фильтраторы способны аккумулировать токсичные метаболиты грибкового происхождения, а наличие грибов в морской среде представляет реальную опасность отравления людей в результате употребления ими в пищу контаминированных моллюсков.

ЛИШАЙНИКИ – МУСОРНУСОРНУТА, LYCHENOMYCOTA, LICHENES

Специализированная группа организмов, тело которых состоит из двух компонентов: гриба (так называемого микобионта) и водоросли (фикобионта) – жёлто-зелёной или зелёной; иногда в состав лишайника входят фотосинтезирующие бактерии (так называемые сине-зелёные водоросли, или, как в настоящее время принято их называть, цианобактерии). Это так называемые двухкомпонентные лишайники. В состав некоторых видов, помимо гриба, одновременно входят и водоросли, и цианобактерии, формируя трёхкомпонентные лишайники. Микобионт, обычно это – сумчатые грибы (их доля от общего количества видов грибов, входящих в состав лишайников, составляет 98 %), отличается узкой специфичностью, по этой причине каждый вид лишайника включает только один, определённый вид гриба.

Как организмы лишайники известны давно. Ещё в четвёртом веке до нашей эры их использовали для получения красящих и ароматических веществ. И в наши дни лишайники находят применение в медицине (в качестве источника лишайниковых кислот), парфюмерии (для получения ароматических веществ и эфирных масел), химической промышленности (для получения красителей), а также для контроля качества окружающей среды (в качестве биоиндикаторов). Однако до открытия симбиотической природы этих организмов их относили либо ко мхам, либо к водорослям, иногда даже называли «убогой нищетой растительности». В настоящее время подавляющее большинство специалистов рассматривают лишайники не самостоятельным таксоном, а признают за ними статус симбиотического организма, не похожего на составляющие его компоненты.

В неоднократно упоминающейся в данной серии работ «Systema Naturae 2000», а также в других таксономических справочниках (например, USDA PLANTS Classification или же

<http://www.binran.spb.ru/biodiv/fungi/divisio.htm>) лишайники включены в царство грибов (Fungi), а в нём в составе класса аскомицет (Ascomycetes) в отдел аскомикот (Ascomycota). Некоторые ботаники рассматривают лишайники как самостоятельную группу низших растений.

Слоевище лишайников обычно имеет светлый, серый, серовато-голубоватый, тёмно-бурый и даже чёрный цвет. Это определяется характером пигментов, которые содержатся в оболочке гиф. По внешнему виду таллома различают лишайники накипные, или корковые, листоватые и кустистые. Наиболее распространены первые из них – до 80 % от общего числа видов. Их таллом в виде тонкой корочки прочно срастается с субстратом и практически неотделим от него. Листоватые лишайники более высокоорганизованные, имеют вид чешуек или пластинок, которые прикрепляются к субстрату при помощи пучков гиф, так называемых ризин. Кустистые лишайники прикрепляются к субстрату основанием кустика, образованного тонкими ветвящимися нитями или стволиками.

По анатомическому строению лишайники делятся на гомео- и гетеромерные. У лишайников первого типа слоевище представлено рыхлым сплетением гиф гриба, среди которых более или менее равномерно располагаются клетки или нити фикобionта. У второго типа в слоевище выражены дифференцированные слои, каждый из которых выполняет определённую функцию. Подобный тип строения характерен для большинства листоватых и кустистых лишайников.

Размножаются лишайники половым, бесполом и вегетативным способом. В первом случае образуются споры гриба в сумках или, что бывает очень редко, на базидиях. Сумки со спорами развиваются в закрытых плодовых телах – перитециях (рис. 24), имеющих узкое выводное отверстие вверху, или же в апотециях, широко открытых вверху. При бесполом размножении образуются конидии и пикноспоры. При вегетативном размножении происходит регенерация слоевища из его небольших кусочков или при помощи специальных образований – соредий или изидий. Водоросли в лишайниках размножаются делением, зелёным водорослям часто присуще образование спор.

Отношения гриба и водоросли в лишайнике очень сложны. До недавнего времени была распространена концепция, согласно ко-

торой эти взаимоотношения рассматривали как наиболее удачный пример мутуализма¹³, существующий в природе.

Действительно, партнёры в данном случае активно помогают друг другу: гриб обеспечивает доставку воды и минеральных солей, защищает от воздействия неблагоприятных факторов среды, а водоросль «снабжает» гриб готовыми органическими веществами. Однако в слоевище лишайника гриб ведёт себя как паразитический организм: его гифы, проходящие возле клеток водорослей (рис. 22, 23), образуют различные абсорбционные органы типа микроприсосок, так называемые гаустории¹⁴, импрессории, апрессории и т.п. Поскольку гифы охватывают только небольшую часть клеток водоросли, то они в течение длительного времени используют только их запасные питательные вещества, и лишь впоследствии медленно приводят их к гибели.

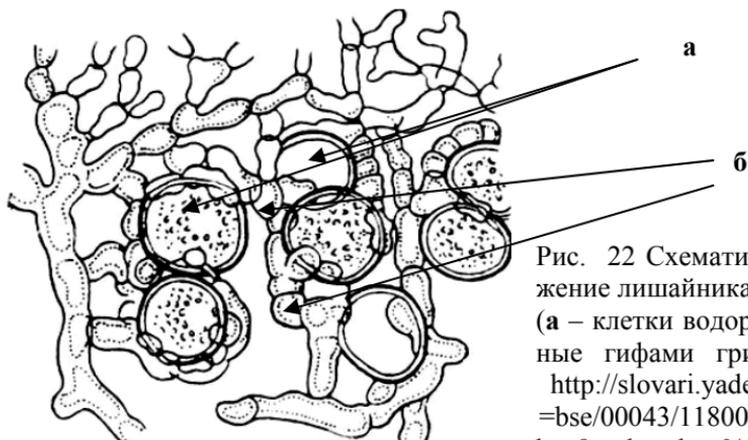


Рис. 22 Схематическое изображение лишайника (а – клетки водоросли, охваченные гифами гриба – б) (из: <http://slovari.yadex.ru/art.xml?art=bse/00043/11800.htm&encpage=bse&mrkp=http%3...>)

Вместе с тем, при тесном совместном существовании гриб использует также отмершие клетки водорослей, т.е. на этой стадии он становится сапротифом. А. А. Еленкин (1902) (цит. по:

¹³ Напомню, что мутуализмом (от лат. *mutuus* – взаимный) называют форму симбиоза, при которой либо каждый из сожителей получает относительно равную пользу, либо оба партнёра или один из партнёров не могут существовать без сожителя.

¹⁴ Гаустории – расширения на концах гиф для более активного всасывания питательных веществ, что характерно для паразитических грибов.

<http://slovari.yandex.ru/art.xml?art=bse/00043/11800...>) охарактеризовал отношения между грибом и водорослей в лишайнике как эндопаразитосапрофитизм.

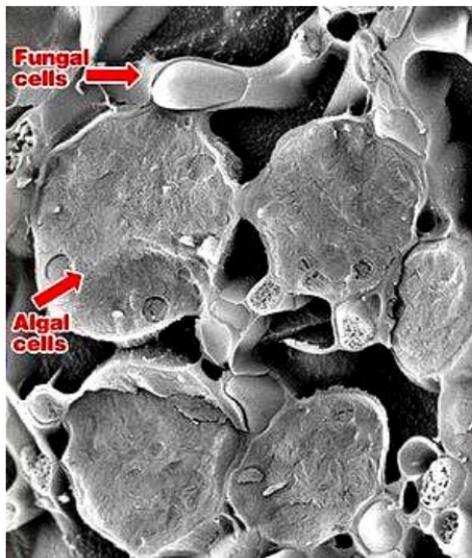


Рис. 23 Срез через лишайник: fungal cells – клетки гриба; algal cells – клетки водоросли (фото L. Sancho; из: <http://space.newscientist.com/data/images/ns/cms/dn8297..>)

В настоящее время известно 25 – 26 тыс. видов лишайников, входящих в состав более 400 родов. Их систематика, впрочем, равно как и многих других крупных таксонов животных и растений, что неоднократно подчёркивалось в данной монографии, находится в состоянии перманентной ревизии. Это наглядно иллюстрирует и изложенная ниже информация, касающаяся одного из их представителей – рода *Pyrenocollema* Reinke, 1895.

Лишайники необычайно широко распространены на земном шаре и выполняют в биогеоценозах фотосинтетическую и почвообразующую функции, входят в спектр питания многих животных. К тому же, они являются убежищем для значительного числа беспозвоночных и мелких позвоночных животных. Довольно обычны лишайники, и в частности виды родов *Pyrenocollema* и *Verrucaria* Schrad., 1794, в приливно-отливной зоне морей. Здесь они поселяются как на каменистых грунтах, скалах и валунах, так и на раковинах многих морских животных, например, на белянусах, морском блю-

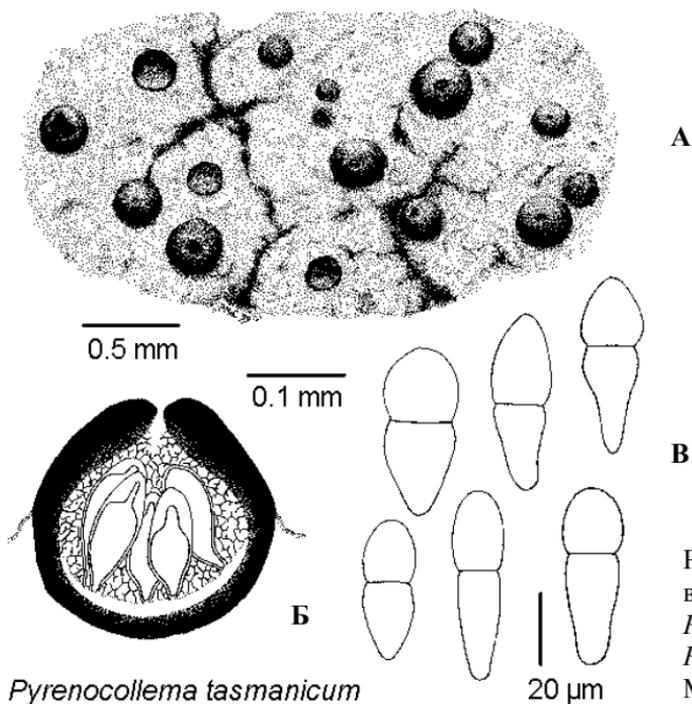
дечке, литоринах, различных видах двустворчатых моллюсков и т. д. (Colman, 1940; Fletcher, 1973).

Среди всего многообразия лишайников остановимся только на одном виде – *Pyrenocollema sublitorale* (Leighton, 1871), которого часто отмечают на створках мидий, в частности в водах Дании.

Семейство *Pyrenulaceae* Rabenh., 1870

В состав семейства входит 8 родов, из числа которых нас интересует, как это видно из предыдущего абзаца, один – *Pyrenocollema*¹⁵.

Род *Pyrenocollema* Reinke, 1895 (рис. 24)



Pyrenocollema tasmanicum

Рис. 24 Представитель рода *Pyrenocollema* – *P. tasmanicum* McCarthy et Kantvilas, 2000

(А – таллом и перитеции; Б – срез через перитеций; В – аскоспоры) (по: McCarthy, Kantvilas, 2000)

¹⁵ По мнению некоторых исследователей (McCarthy, Kantvilas, 2000), данный род относится к семейству *Xanthopyreniaceae* Zahlb., 1926.

В англоязычной литературе этот род получил название пиреноколлемных лишайников («*pyrenocollema lichen*»).

В составе рода насчитывается 8 видов. Приведём описание только одного из представителей *Pyrenocollema* – *P. sublitorale*, поскольку именно этот вид обычно упоминают, говоря о поселениях пиреноколлем на обитателях прибрежной зоны моря.

***Pyrenocollema sublitorale* (Leighton, 1871)**

R. C. Harris, 1992 – пиреноколлема сублиторальная (рис. 25)

Синонимы: *Verrucaria sublitoralis* Leighton, 1871

Arthopyrenia sublitoralis (Leighton, 1871) Arnold, 1891

Arthopyrenia balanophila Zahlbr., 1941

Arthopyrenia litoralis (Leighton, 1871) Arnold, 1891 – из

Herre, 1942 (ошибочное написание)

Thelidium sublitorale (Leighton, 1871) Erichsen, 1942

Collemopsidium sublitorale (Leighton, 1871) Grube et B. D.

Ryan, 2002

Историческая справка. Данный вид первоначально описали под названием *Verrucaria sublitoralis* Leighton, 1871. Спустя 20 лет его перевели в род *Arthopyrenia* Massal., 1852. Но на этом «путешествии» вида по таксономическому лабиринту лишайников не закончились, и его попеременно переводили то в род *Thelidium* Massal., 1855, то в *Pyrenocollema* и, совсем недавно, в *Collemopsidium* Nyl. (Grube et Ryan, 2002; Tucker, Ryan, 2006). Любопытная деталь: в «Systema Naturae 2000 – 2006» он всё ещё значится в составе рода *Arthopyrenia* (семейство Arthopyreniaceae Watson, 1929), а многие исследователи по-прежнему относят его к роду *Pyrenocollema* (см., например, Kugokawa, 2003 или же www.thebls.org.uk/content/listmp.html).

Не берусь комментировать точку зрения тех или иных исследователей по данному вопросу. В монографии вид описывается в составе рода *Pyrenocollema*.

Что касается видового статуса *P. sublitorale*, то подавляющее большинство исследователей признают его самостоятельность, хотя иногда всё же встречаются упоминания об этом виде в качестве синонима другого вида, например, *Pyrenocollema halodytes* (Nyl.) R. C. Harris, 1987 (см. <http://nzflora.landcareresearch.co.nz>).

Описание. Слоевище от зелёно-коричневого до коричнево-чёрного цвета, в тонкой плёнке, которая может отсутствовать, иногда она как бы надтреснутая, сморщенная. Фотобионт – сине-зелёная водоросль. Перитеции очень мелкие, 0.15 – 0.25 мм в диаметре, известковые, они или разбросаны или лежат близко друг к другу. Их форма меняется от округлой до неправильной, от плоской до полувыпуклой. Аскоспоры двурядные, с одной перегородкой, одна овально-эллипсоидальная клетка более крупная, размером 12 – 25 x 5 – 9 мкм.

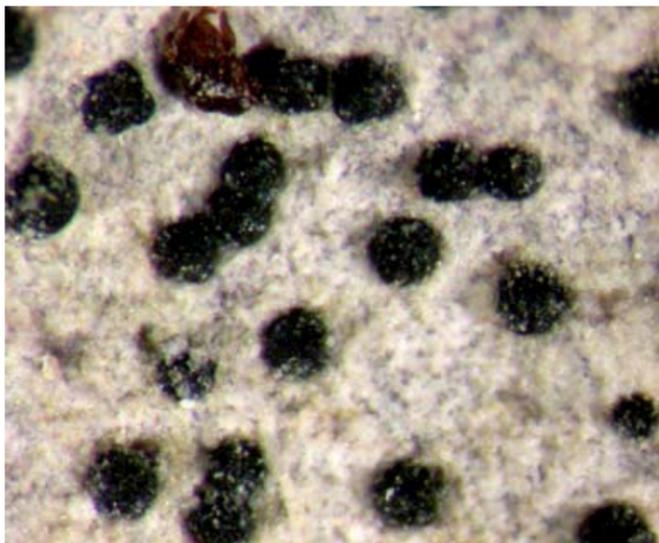


Рис. 25 *Pyrenocollema sublitorale*, Па-де-Кале, Франция, Булонь-сюр-Мер (фото Поля Дедериха – Paul Diederich, 2005; из: http://www.lichenology.info/cgi-bin/baseportal.pl?htx=atlas_frm...)¹⁶

Биология. Какие-либо сведения об особенностях биологии данного вида в доступной литературе найти не удалось.

Распространение. *P. sublitorale* довольно часто отмечают на раковинах живых мидий, в частности в водах Дании (цит. по: Lauck-

¹⁶ На цитируемом сайте вид указан под названием *Collempsidium sublitorale*. По поводу синонимии этого вида см. выше

per, 1983). На присутствие лишайника указывают многочисленные, крошечные, диаметром примерно 150 мкм, отверстия, густо расположенные в раковине моллюска. Из этих отверстий иногда может выступать желтоватая ткань. На первый взгляд, это похоже на поражение мидий губками рода *Cliona*).

Помимо мидии, пиреноколлема сублиторальная поселяется также на других моллюсках, например, морском блюдечке, а также на усоногих раках (всего более 60 видов), на скалах приливной зоны.

Вид относится к космополитам – его отмечают на всех континентах, за исключением Антарктиды.

Хозяйственное значение. Какая-либо информация о негативном влиянии *P. sublitorale* на заселённую мидию в литературе отсутствует. Однако на одном из сайтов (http://www-sul.stanford.edu/depts/miller/student_paper/1980_13.html) мне встретилась краткая аннотация одной студенческой работы (Mertes, 1980), автор которой сообщала о результатах изучения возможного воздействия *P. sublitorale* (вид описан под названием *Arthopyrenia sublitoralis*) на раковину ребристого морского блюдечка *Lottia* (= *Collisella*) *digitalis* (Rathke, 1833). И хотя внешне создавалось впечатление, что заселение раковины моллюсков лишайником должно отразиться на их прочности, в результате выполненных исследований выяснилось отсутствие подобного негативного влияния.

ГЛАВА 3

ЦАРСТВО РАСТЕНИЙ – PLANTAE HAECKEL, 1866¹⁷

Царство растений включает в основном автотрофные организмы, клетки которых обладают жёсткой стенкой из целлюлозы. Внутри клеток содержится хлорофилл, необходимый для фотосинтеза. Углеводы, как правило, запасаются в виде крахмала. Растения размножаются спорами или семенами. Большинство растений не способны к активному движению, это – преимущественно прикрепленные организмы, чаще всего с «неограниченным» ростом. Одно из главных отличий растений от животных и грибов заключается в их способности создавать органические вещества из неорганического с помощью солнечного света в ходе процесса фотосинтеза.

Традиционно мир растений разделяют на две основные группы – «низшие», или нецветковые, растения и «высшие», или цветковые, растения. Однако это деление носит произвольный характер и не отражает действительного положения отдельных типов в таксономической структуре биоты. В «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2006) царство растений разделено на два подцарства – Biliphyta Cavalier-Smith, 1981 и Viridaeplantae Cavalier-Smith, 1981, каждое из которых, в свою очередь, включает несколько отделов (типов).

Поскольку у мидий зарегистрированы только представители второго подцарства, а именно из отдела зелёных водорослей (Chlorophyta), то об остальных группах растений говорить здесь мы не будем.

Однако прежде чем привести характеристику зелёных водорослей, остановлюсь на следующем обстоятельстве. Уже давно нас перестал удивлять тот факт, что в настоящее время система биоты

¹⁷ *Haeckel G. Generale Morphologie der Organismen. – Berlin: Verlag von G. Reimer, 1866. – V. 1. – 574 p.; V. 2. – 462 p.*

претерпевает серьёзные таксономические изменения. Это – вполне закономерный процесс, обусловленный совершенствованием и совершенством методических и методологических подходов к изучению животного и растительного мира. Наглядным тому свидетельством является Информационный проект «Биоразнообразии России», выполняемый российскими учёными из четырёх ведущих академических учреждений страны (<http://www.zin.ru/BIODIV>, <http://www.binran.spb.ru/biodiv>), работа над которым, судя по содержанию перечисленных сайтов, продолжается и в 2007-м году. В рамках данного проекта его авторы подготовили оригинальную систему царств живых организмов, в соответствии с которой из состава растений убраны и переведены к Протистам все водоросли. При этом авторы проекта делают оговорку, что сами Протисты представляют собой явно сборную группу, в связи с чем в проекте она рассматривается условно как набор типов, взаимоотношения между которыми до конца не изучены (<http://www.zin.ru/BIODIV/protist.htm>). И в этой «сборной» группе, среди включённых в неё 30 типов, оказались и красные водоросли, и динофитовые, и зелёные водоросли, о которых мы упомянули выше, как о той группе растений, чьи представители встречены у мидий и т.д. Поскольку предлагаемая авторами проекта система носит рабочий характер, оставим пока зелёные водоросли в том царстве, в котором они пребывают, судя по «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2006) и работе Д. Джона и П. М. Царенко (John, Tsarenko, 2002), в настоящее время, т. е. среди растений.

Если же говорить о водорослях в целом, то эти низшие растения не являются таксономической группой, а представляют собой совокупность обособленных крупных отделов, или, как их иногда называют, филумов (<http://www.binran.spb.ru/biodiv/fungi/divisio.htm>). Каждый из них имеет самостоятельное происхождение и эволюцию. Основным критерием распределения водорослей по крупным таксонам – отделам – является набор пигментов (хлорофиллов и каротиноидов), что, в свою очередь, связано с особенностями их строения. По этой причине название многих отделов водорослей отражает их окраску, – зелёные водоросли, красные водоросли и т.п. Однако, помимо окраски, водоросли существенно различаются морфологией, тонким строением и особенностями размножения. Количество отделов постоянно меняется по мере получения новых данных по ультра-

структуре и генетике водорослей, что приводит к серьёзным таксономическим перестройкам. Достаточно привести один, но очень характерный пример сказанному. Ещё несколько лет назад альгологи рассматривали сине-зелёные водоросли (Cyanophyta) как объект своего исследования, несмотря на упорное нежелание микробиологов признавать этот факт. В настоящее время практически никто не возражает против того, что сине-зелёные заняли своё место в домене бактерий [Bacteria (Haeckel, 1894) Woese, Kandler et Wheelis, 1990] в типе цианобактерий (Cyanobacteria Stanier, 1974 ex Cavalier-Smith, 2002). Замечу, что многие из них, не являясь ни паразитами, ни комменсалами, тем не менее, могут встречаться у мидий и быть токсичными не только для них, но и для людей, употребляющих в пищу этих моллюсков. По этой причине информация по данной группе вынесена в отдельную книгу данной серии, посвящённую различным представителям домена бактерий, зарегистрированным у мидий.

ОТДЕЛ ЗЕЛЁНЫХ ВОДРОСЛЕЙ – CHLOROPHYTA Reichenbach, 1834¹⁸

Самый многочисленный отдел водорослей. Среди его представителей имеются не только одноклеточные и колониальные, но и многоклеточные формы. За исключением ризоподияльных одноклеточных и крупных многоклеточных форм со сложным строением, среди зелёных водорослей известны все морфологические типы слоевища, встречающиеся у этих организмов. Многие нитчатые зелёные водоросли бывают прикреплены к субстрату только на ранних стадиях развития, а затем они становятся неприкрепленными и живут свободно, формируя в тоще воды и на её поверхности скопления в виде матов или шаров. Их размеры колеблются от 1 – 2 мкм до десятков сантиметров.

Своё название эти водоросли получили из-за присущего им чисто зелёного цвета, обусловленного содержащимся в их клетках зелёным хлоропластом; имеются хлорофилл *a* и *b*. Кстати, подобным

¹⁸ В работе (Cavalier-Smith, Womersley, 1984, стр. 123) авторство данного типа водорослей отдано А. Пашеру (Pascher).

набором хлорофиллов обладают эвгленовые и высшие растения. Помимо них, зелёные водоросли имеют целый набор добавочных пигментов, включая ксантофиллы – антраксантин, виолаксантин, зеаксантин, лютеин, неоксантин и другие, но эти добавочные пигменты, как правило, не маскируют хлорофилл. У некоторых видов, а также на отдельных стадиях развития зелёная окраска всё же может маскироваться красным пигментом. Хлоропласт имеет двойную мембрану, и в этом отношении зелёные водоросли напоминают красные водоросли и высшие растения. Наиболее важным запасным полисахаридом является крахмал, который встречается в виде гранул вокруг пиреноида или разбросан в строме хлоропласта. Пиреноид – клеточная органелла, имеющая округлые или угловатые очертания, расположена внутри хлоропласта или на нём, всегда тесно с ним связана и служит местом образования крахмала. Пиреноид состоит из центрального тела белковой природы – матрикса, или стромы, и крахмальной обкладки (у так называемых голых пиреноидов она отсутствует). Размеры и число пиреноидов с возрастом клетки могут меняться. Строма пиреноида, как и у хлоропласта, мелкозернистая, но более плотной консистенции. Новые пиреноиды образуются в результате деления надвое, фрагментации или новообразования. Наличие или отсутствие пиреноидов – один из систематических признаков водорослей.

Пиреноиды, в том случае, когда они есть, погружены в хлоропласт и пронизаны тилакоидами, – основнымместилищем фотосинтетических элементов в хлоропласте. Тилакоиды располагаются группами, по 2 – 6 в каждой, в виде пластин, как у высших растений.

Жгутиковые клетки зелёных водорослей являются изоконтами, т.е. имеют сходную структуру, хотя и могут различаться по длине. Обычно имеется два жгутика, но может быть четыре или же много. Мастигонемы у жгутиков отсутствуют, но те могут иметь тончайшие волоски или чешуйки.

Жизненные циклы зелёных водорослей очень разнообразны. Наиболее простым типом размножения является вегетативное; оно происходит за счёт простого деления таллома. Бесполое размножение осуществляется посредством спор. Иногда из одной клетки таллома формируется только одна спора. Однако обычно содержимое клетки делится на 2, 4, 8 частей, и из каждой образуется спора. У ря-

да зелёных водорослей бесполое размножение отсутствует. При бесполом размножении, как и при вегетативном, рекомбинации и слияния наследственного материала не происходит, а дочерние особи несут тот же набор генов, что и родители. При половом размножении сливаются две гаплоидные клетки – гаметы и возникает диплоидная зигота; в этом случае происходит рекомбинация генов. В дальнейшем на той или иной стадии диплоидное ядро испытывает редукционное деление (мейоз), в результате чего вновь возникают гаплоидные клетки.

Основные группы зелёных водорослей различаются на основании количества и расположения жгутиков, которыми обладают их клетки, способе деления клеток и условиям обитания. Заметим, что эти водоросли широко распространены на земном шаре и населяют самые разнообразные биотопы. Среди них встречаются эпифиты, паразиты и комменсалы.

Одноклеточные зелёные водоросли неоднократно описывались с поверхности тела и из внутренних органов различных видов морских и пресноводных беспозвоночных, в том числе иглокожих, актиний, губок, двустворчатых моллюсков. Их обычно называли, и до сих пор называют, зоохлореллами и зооксантеллами (см., например, Lauckner, 1983; Lewis, Muller-Parker, 2004; Verde, McCloskey, 2001). Термин «зоохлорелла» был введён в 1881 г. Брандтом (Brandt) для обозначения всех зелёных одноклеточных водорослей, которые населяют животных, однако таксономического значения этот термин не имеет.

Характер взаимоотношений зелёных водорослей с моллюсками варьирует от типичного мутуализма до настоящего паразитизма, результатом которого становится медленная дегенерация поражённых органов. Известно, что отдельные виды зелёных водорослей могут перфорировать раковину, как мёртвых, так и живых двустворок. Непосредственная опасность для моллюска в результате проникновения в его створки водоросли незначительна, но на раковине появляются мелкие каверны, разрушается её наружная поверхность, тем самым создаются благоприятные условия для заселения моллюска другими организмами, в том числе обрастателями, сверлильщиками. Более того, в отдельных случаях раковина поражённых моллюсков приобретает уродливые формы. Иногда зелёные водоросли на-

капливаются в мантийной ткани, мускулах-замыкателях и даже гонаде моллюсков, от чего те приобретают зеленоватый оттенок, резко ухудшающий товарный вид моллюсков. В ряде случаев подобное заселение может привести к ухудшению физиологического состояния моллюска, о чём будет сказано ниже.

Информация об обнаружении водорослей у мидий не столь уж и многочисленна (Рыбаков, 1986; Gray et al., 1999; James et al., 2003; Raloff, 2005; Widdows et al., 1979 и ряд других). Однако, учитывая практическую значимость этих находок, остановимся на них более подробно. И начнём с *Coccomyxa parasitica* R. H. Stevenson et G. R. South, 1974, которая, в соответствии с современными взглядами на систематику зелёных водорослей (John, Tsarenko, 2002), входит в состав семейства хлорококковых (Chlorococcaseae) отряда Chlorococcales класса Chlorophyceae.

Класс Chlorophyceae Wille in Warming, 1884

Отряд Chlorococcales Pascher, 1915

К порядку хлорококковых относится большинство представителей класса Chlorophyceae (761 вид из 1993 соответственно). Преимущественно это одноклеточные формы, хотя среди них хорошо представлены колонии и особенно ценобии, отличающиеся большим разнообразием сложения. Они могут быть 2-, 4- и 8-клеточными, иногда состоят из большего числа клеток одной и той же генерации. Хлорококковые характеризуются чрезвычайным разнообразием формы клеток и наиболее полно выраженной коккоидной структурой тела, т.е. наличием плотных оболочек и отсутствием пульсирующих вакуолей у вегетативных клеток. Отсутствуют у них также глазки и псевдоцилии. Клетки обычно одноядерные, реже бывает несколько или множество ядер.

Порядок хлорококковых включает более 20 семейств.

Семейство Chlorococcaseae Blackman et Tansley, 1902

Род Coccomyxa Schmidle, 1901

Род помещён нами в названное семейство в соответствии с последними таксономическими перестройками [John, Tsarenko, 2002; «Sys-

tema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2006)]. В публикациях ряда авторов, исследовавших *Coccomyxa*, которые были обнаружены в моллюсках (Gray et al., 1999; Stevenson, South, 1974), род отнесён к семейству Coccomyxaceae.

Coccomyxa – очень мелкие одноклеточные водоросли с чрезвычайно изменчивой формой клетки, сужающейся к одному или обоим концам, причём длина клетки всегда больше ширины. Удлиненные стороны несколько неравномерно изогнуты. Хлоропласт парietальный. Пиреноиды отсутствуют. Встречаются обычно в виде плоской бесструктурной слизи.

Обосновывая род *Coccomyxa*, В. Шмидль (Schmidle, 1901) назвал типовым видом *C. dispar* Schmidle, 1901 (рис. 26). Однако в дальнейшем было показано, что типовым видом данного рода должен быть *C. confluens* (Kützing) Fott., первоначально описанный как представитель другого рода – *Gloeocapsa confluens* Kützing.

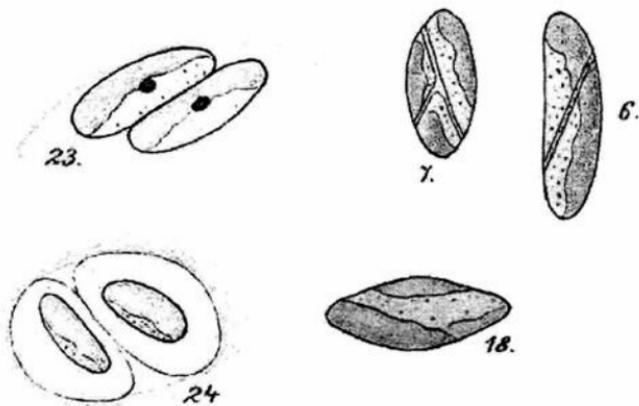


Рис. 26 *Coccomyxa dispar* Schmidle, 1901 (из: Schmidle, 1901)

В составе *Coccomyxa* в настоящее время насчитывается 23 вида. Было время, когда таковых числилось 35, но после тщательного анализа и ревизии данного рода часть видов была переведена в синонимы (см. John, Tsarenko, 2002).

Несколько отступим от основного повествования и вернёмся к ситуации с дублированием названий родов организмов, о которой

мы говорили на стр. 43. Тогда было отмечено, что среди аскомицет у рода *Trichoderma* Pers., 1794 есть разрешённый гомоним *Trichoderma* Stephens (название одного из родов в семействе странствующих жуков). Вообще, следует сказать, что таковых в систематике животных и растений насчитываются сотни, особенно на уровне видов и родов, в чём легко можно убедиться, ознакомившись с соответствующей страницей в «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2006). У зелёных водорослей рода *Coccomyxa* также имеется разрешённый гомоним – это род *Coccomyxa* Léger et Hesse, 1907 в классе микроспоридий. Подобное дублирование названий таксонов организмов иногда может привести к ляпсусу, что наглядно иллюстрирует следующий пример. Й. Мядликовска и Ф. Лутцони (Miadlikowska, Lutzoni, 2004) в статье, посвящённой филогенетической классификации пельтигеральных грибов, среди прочих родов зелёных водорослей, участвующих в симбиозе с названными грибами, указывают также род *Coccomyxa*, авторами которого они называют не В. Шмидле – специалист-альголог (Schmidle), а упомянутых выше протозоологов Л. Леже и Эссэ (Léger et Hesse).

Коккомицсы широко распространены в природе; этот род относится к числу космополитов. Они встречаются не только как свободноживущие организмы, но и, как только что было отмечено, входят в состав лишайников, например, родов *Baeomyces* Pers., *Icmadophila* Trewis, *Multiclavula* Petersen, *Nephroma* Ach., *Omphalina* Quel., *Peltigera* Willd., *Solorina* Ach. в качестве фитобионта (Peveling, Galun, 1976). Один из представителей коккомицс – *Coccomyxa parasitica* известен как факультативный паразит морских двустворчатых моллюсков – гигантского гребешка и мидий.

***Coccomyxa parasitica* R. N. Stevenson et G. R. South, 1974**
– коккомицса паразитическая (рис. 27, 28)

Хозяева: обыкновенная (голубая), аргентинская, чилийская¹⁹ мидии.

Локализация: внутренние органы, чаще всего в той части тела моллюска, которая наиболее направлена к свету.

¹⁹ Обе мидии – и аргентинская, и чилийская – являются подвидами обыкновенной мидии (см. Гаевская, 2006а).

Район обнаружения: Балтийское море, воды Аргентины, Фолклендские о-ва.

Историческая справка. Эту водоросль впервые нашли в ткани мантии гигантского морского гребешка (*Placopecten magellanicus* Gmelin) (семейство морских гребешков Pectinidae Rafinesque, 1815), исследованного в районе Ньюфаундленда (атлантическое побережье Канады) (Naidu, 1971; Naidu, South, 1970). В результате подобного заселения мантия инфицированных моллюсков приобрела зелёный цвет. Первоначально цитируемые авторы (Naidu, South, 1970) не определили паразита, а описали его как эндозоическую, т.е. живущую внутри животного, водоросль (endozoic alga), которую они отнесли к симбиотическим зоохлореллам. В публикации следующего года (Naidu, 1971) за ней уже признали паразитический статус, но точное систематическое положение водоросли установлено не было. Спустя три года появляется статья, в которой сообщается об обнаружении этой водоросли у того же хозяина и в тех же водах (Stevenson, South, 1974). Паразита описывают в качестве нового члена семейства Cocomyxaceae под названием *Cocomyxa parasitica*. Клетки водоросли встречались в моллюсках колониями, диаметр которых колебался от 10 до более 300 мкм; поражены были все органы гребешка, но наиболее обычными водоросли были в мантийной складке. Авторы исследования отметили значительную вариабельность морфологии клеток, характеризующихся наличием чёткой гиалиновой верхушки, которая редуцировала или отсутствовала в культуре. Паразиты встречались только у гребешков старше 3-летнего возраста, а максимальная заражённость (44.5 – 56.4 %) была отмечена у 8-10-летних моллюсков. У особей более старшего возраста заражённость постепенно уменьшалась.

В 1979 г. аргентинские исследователи (Boraso, Zaixso, 1979) сообщают об обнаружении ими *C. parasitica* у обыкновенной мидии в водах Аргентины. Эти находки подтверждались в последующие годы не только названными авторами [Boraso de Zaixso, 2004; Boraso de Zaixso, Zaixso, 1996 (1998)], но и другими исследователями (Bala, 1995).

В 1984 г. появилась публикация Р. Мейксера (Meixner, 1984) о регистрации колоний зелёных водорослей размерами 3 x 4 мкм в мидиях из природных поселений в одном из фьордов Балтийского

моря. Водоросли были определены автором как представители цианобактерий рода *Microcystis* Kützing ex Lemmermann, 1907. Однако более этот организм никем не описывался, а в 1995 г. был опубликован список морских бентических микроводорослей Балтийского моря (Nielsen et al., 1995), в котором, среди прочих видов, значится и упомянутая выше *Coccomyxa parasitica*.

В дальнейшем *C. parasitica* зарегистрировали у чилийской мидии в водах Фолклендских о-вов (Gray et al., 1999).

Описание. Очень мелкие одноклеточные водоросли, длина клеток которых колеблется от 1 до 11 мкм; среднее значение по 50 измеренным клеткам составило 5.5 x 3.0 мкм (Stevenson, South, 1974). По данным аргентинских исследователей (Boraso de Zaixso, 2004), минимальные размеры клеток 1.5 мкм, а максимальные – 2 – 4.5 мкм. Заметим, что в первом случае речь идёт о водорослях из морского гребешка, а во втором – из мидии.

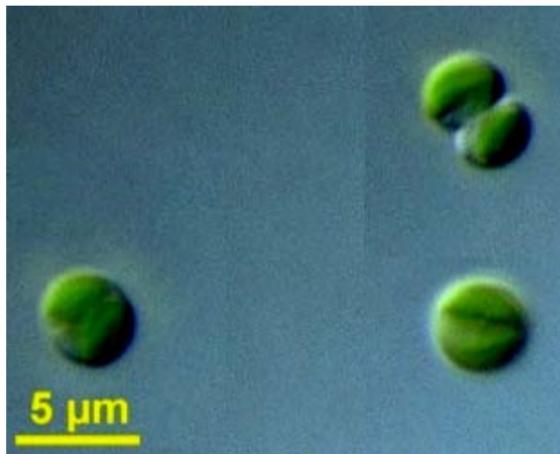


Рис. 27 *Coccomyxa parasitica* из коллекции культур Роскова, Франция (серийный номер 894)

(http://planktonnet.sbroscoff.fr/portal.php?page_title=assetfactsheet&asset_id=15631). Размер клеток 5 мкм. Фото F. Jouenne.

Форма тела очень изменчива и варьирует от сферической до эллиптической, вытянутой или серповидной. Хлоропласты обычно встречаются поодиночке, но иногда сгруппированы по три. Пиреноиды (белковые тела) отсутствуют. Стенка тела лишена целлюлозы. Размножаются формированием 2, 4 или 8 автоспор, в культуре – 2, 4, 8 или 16. Аргентинские исследователи (Boraso, Zaixso, 1979; Boraso de Zaixso, 2004) пишут о формировании 2 – 16 автоспор. Водоросли легко

культивируются на жидких и полужидких средах. Половое размножение отсутствует. В результате пигментного анализа установлено доминирование хлорофилла *a*, а также наличие хлорофилла *b*, α - и β -каротина и неоксантина.

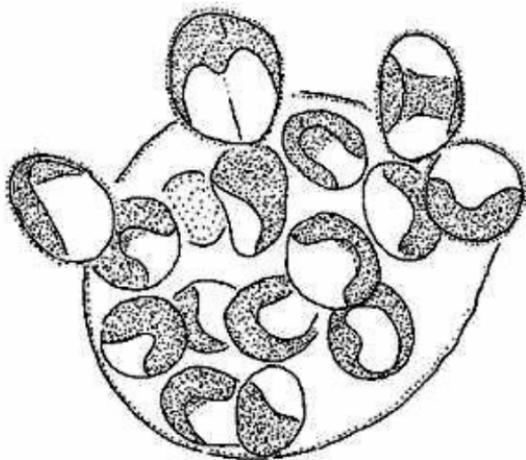


Рис. 28 Схематическое изображение *Coccomyxa parasitica* (из: Boraso de Zaixso, 2004)

Биология. Водоросли проникают в моллюсков при обычном процессе питания и пищеварения и устойчивы к перевариванию их хозяином.

Найти какую-либо информацию, касающуюся взаимоотношений мидий и *Coccomyxa parasitica* на организменном уровне, не удалось, за исключением того, что водоросли негативно влияют на своих хозяев, о чём будет сказано несколько позже (стр. 76). Однако применительно к гигантскому гребешку установлено, что в течение всего инфекционного процесса в моллюсках наблюдается фагоцитоз клеток коккомиксы зернистыми и незернистыми гемоцитами различного типа (Stevenson, South, 1975), которые скапливались вокруг колоний водорослей. Причём это явление было подтверждено и в экспериментальных условиях при культивировании водорослей. Авторы считают, что процесс фагоцитоза способствует распространению клеток водоросли, наибольшие концентрации которых встречаются в области мантии, указывая на возможную связь с системой циркуляции. Несмотря на фагоцитоз, водоросли оказались высоко устойчивы к перевариванию хозяином.

Распространение. *C. parasitica* зарегистрирована у мидий в Балтийском море, в районе Фолклендских о-вов, в водах Аргентины на север до залива Сан Хосе (San José Bay, штат Чубут) [Bala, 1995; Boraso, Zaixso, 1979; Boraso de Zaixso, 2004; Boraso de Zaixso, Zaixso, 1996 (1998); Gray et al., 1999; Nielsen et al., 1995].

Изучая в 1983 – 1984 гг. распространение *C. parasitica* у четырёх видов митилид [*Aulacomya atra atra* (Molina, 1782), *Brachidontes rodriguezii* (d'Orb., 1846), *Mytilus edulis platensis* d'Orb., 1846, *Perumytilus purpuratus* Lamarck, 1819] в заливе Сан Хосе (64° 36' ю.ш. – 42° 24' з.д.), Л. Бала (Bala, 1995) установил, что этот паразит встречается здесь только у аргентинской мидии. Всего им было обследовано 18596 моллюсков, в том числе 4504 мидии, из числа которых заражёнными оказались 368 особей (8.17 %). Подобный результат дал автору основание предположить, что *C. parasitica* обладает высокой степенью специфичности по отношению к своему хозяину (напомню, что данный вид водорослей впервые описан от гигантского морского гребешка – представителя семейства Pectinidae). В большинстве случаев водоросли локализовались в той части тела, где располагались задний аддуктор и соответствующий участок мантии, т.е. в задней части мантийной полости.

Наиболее высокая заражённость была характерна для моллюсков из нижней части средней литорали, причём на всех обследованных горизонтах наблюдалась одна и та же тенденция приуроченности заражения к наиболее крупным особям мидий. Одновременно автор представил данные, свидетельствующие о том, что в течение года встречаемость *C. parasitica* у мидий подвержена колебаниям. Так, на уже упомянутом горизонте литорали в разные месяцы она изменялась от 1.0 до 18.1 %. При этом в течение 6 из 13 месяцев наблюдений доля заселённых мидий не превышала 7 – 8 %. К сожалению, в статье не указан размерный состав моллюсков, обследованных в те или иные месяцы, а эти данные помогли бы понять причину выявленных колебаний (как уже отмечено выше, автор обнаружил факт приуроченности заражения к более крупным моллюскам).

Что касается встречаемости *C. parasitica* у мидий на Фолклендских о-вах, то было установлено, что в этом районе коккомиксу содержали в среднем 16 % моллюсков. При этом самый высокий уровень заражённости (23 %) отмечен у моллюсков из средней части

мидийных поселений. В верхних и нижних участках заселённость мидий была значительно меньше – менее 1 % и 5 % соответственно (Gray et al., 1999). Никаких заметных сезонных колебаний во встречаемости водоросли у мидий выявлено не было, несмотря на достаточно продолжительный период исследования – с сентября 1993 по февраль 1996 гг.

К настоящему времени *C. parasitica* известна у моллюсков двух родов: у типового хозяина – гигантского гребешка (*Placopecten*) и у мидий (*Mytilus*). В целом ареал паразита включает Балтийское море, атлантическое побережье Канады (район о. Ньюфаундленд), юго-западную Атлантику (Фолклендские о-ва), побережье Аргентины. Учитывая столь обширный, но пока разорванный, ареал вида, не исключено, что в последующем *C. parasitica* может быть найдена и в других районах, во всяком случае, Атлантического океана.

В Чёрном море этот вид пока не известен.

Патология. Наиболее обычно водоросли локализируются в той части тела моллюска, которая более всего подвержена воздействию света. Ткани моллюска, поражённые водорослями, становятся водянистыми и полупрозрачными, аддуктор выглядит хрупким и натянутым (Gray et al., 1999). Сухой вес мяса заражённых мидий в период пика репродуктивного состояния оказался существенно ниже в сравнении с таковым незаражённых моллюсков того же размера. Видимо, коккомикса может снижать репродуктивный потенциал мидий. Однако неясно, плохое состояние мидий является следствием их заселения водорослями, или же водоросли поселяются уже в ослабленных по тем или иным причинам моллюсках.

Семейство Cocomyxaceae Blackman et Tansley, 1902

Род *Nannochloris* Naumann, 1921

Род помещён в названное семейство в соответствии с последними таксономическими перестройками (John, Tsarenko, 2002). В «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2006) данный род вообще выведен из состава хлорококковых и включён в царство хромист – Chromista Cavalier-Smith, 1981.

Наннохлорисы – это очень мелкие одноклеточные водоросли изумрудно-зелёного цвета, длиной 1.5 мкм и шириной 1 мкм.

***Nannochloris* sp. – наннохлорис**

Единственная информация о встречаемости наннохлориса в мидиях содержится в небольшой брошюре А. В. Рыбакова (1986), посвящённой паразитам и комменсалам двустворчатых моллюсков, обитающих на Дальнем Востоке в заливе Петра Великого. Обнаружив здесь во внутренних органах 48 % обследованных модиолюсов (*Modiolus difficilis*) зелёные водоросли и комментируя свою находку, автор пишет, что сходные водоросли были найдены во внутренних органах обыкновенной мидии на Белом море В. Л. Константиновой (поскольку отсутствует ссылка на публикацию, видимо, речь идёт о неопубликованных данных). Впоследствии эти водоросли были определены В. М. Андреевой как *Nannochloris* sp. По информации А. В. Рыбакова (1986), ткани модиолюсов, содержащие водоросли, приобрели интенсивно зелёный цвет.

***Chlorophyta* gen. sp. (рис. 30 – 32)**

Под таким названием – *Chlorophyta* – описаны мелкие зелёные водоросли, обнаруженные в тканях обыкновенной мидии, собранных на мелководье в прибрежной зоне залива Бохус, в южной Норвегии (Mortensen et al., 2005).

Хозяин: обыкновенная (съедобная) мидия.

Локализация: ткани мантии, замыкательный мускул, иногда фолликулы гонады.

Район обнаружения: прибрежные воды южной Норвегии, зал. Бохус (район Крагерё – Kragerø).

Историческая справка. Летом 2001 г. среди мидий, собираемых в районе Крагерё (западный берег зал. Бохус, южная Норвегия), стали встречаться особи с ненормальной раковиной (рис. 30), деформированной мантией и зелёными пятнами в мантии и замыкательном мускуле (рис. 31). Для выявления причин, вызвавших подобные аномалии, в июне 2002 и апреле 2003 гг. были обследованы мидии в четырёх точках указанного района (58°50' с.ш. – 9°35' в.д.).

При гистологическом исследовании инфицированных моллюсков в них были выявлены одноклеточные зелёные водоросли. На основании изучения формы, размеров и сложности строения обнаруженных водорослей, авторы отнесли их к группе пикоэукариотных (Chlorophyta) зелёных водорослей, заметив при этом, что они отличаются от всех водорослей, ранее описанных из мягких тканей двустворчатых моллюсков (Mortensen et al., 2005). Изложенная далее информация отражает результаты исследования цитируемых авторов.

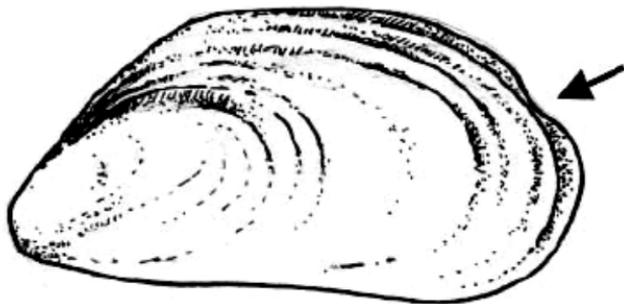


Рис. 30 Трёхлетняя мидия, инфицированная зелёной водорослью; обнаруженные на заднем крае мантии зелёные пятна соответствовали лёгкой деформации края раковины (указана стрелкой) (из: Mortensen et al., 2005)

Описание. На свежих мазках зелёных пятен, растворённых в среде Келлера (Keller et al., 1987), были обнаружены клетки, с характерным хлорофиллом. Клетки располагались поодиночке или в небольших скоплениях. Их форма варьировала от округлой до овальной, а размер колебался от 2 – 2.5 до 4.5 мкм. Клетки были определены как водоросли.

При электронно-микроскопическом обследовании соединительной ткани мантии поражённых моллюсков в ней выявлены свободные одноклеточные организмы, обладающие очень простой клеточной организацией: относительно крупное ядро, единственный хлоропласт, одна митохондрия, тельце Гольджи и сильно редуцированная цитоплазма (рис. 32).

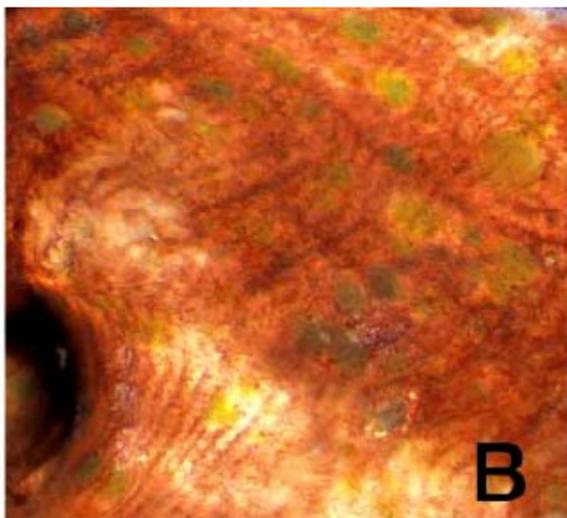


Рис. 31 А и В – мидии с зелёными пятнами в мантии, гонаде, замыкательном мускуле (из: Mortensen et al., 2005)

Форма этих клеток варьировала от округлой до овальной, а их размеры колебались от 0.9 до 1.5 мкм в диаметре (промерено 10 экз.) и от 1.2 до 2.4 мкм в длину (по 10 промерам). Такие же клетки были обнаружены также внутри гемоцитов. Помимо того, иногда

встречались вырождающиеся одноклеточные организмы с пикнотическим ядром и разрушенными мембранами плазмы.

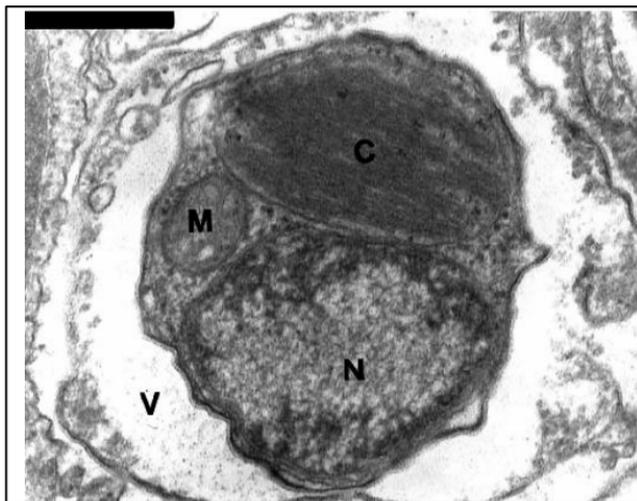


Рис. 32 Одноклеточные организмы, выявленные внутри клеток в пузырьках (V), разделённых трёхслойной мембраной, в соединительной ткани мантии мидии. В клетках видны относительно крупное ядро (N), хлоропласт (C), митохондрия (M) и редуцированная цитоплазма с рибосомами (из: Mortensen et al., 2005)

Биология. Наверное, никто не станет отрицать, что для успешного развития зелёных водорослей, в том числе и тех, что обнаружены в мидиях, решающую роль играет фактор освещённости. Учитывая это обстоятельство, двустворчатые моллюски никак нельзя назвать оптимальной средой для жизни данных растений. Тем не менее, лёгкое проникновение света в раковину или к водорослям меняет тип метаболизма проникших в моллюсков водорослей на гетеротрофный или паразитический. В процессе фильтрации воды край мантии и часть задней стороны замыкательного мускула моллюска оказываются в зоне воздействия лёгкой освещённости. Именно по этой причине у всех заражённых двустворок, в том числе и у мидий из прибрежных вод южной Норвегии, в которых были обнаружены зелёные пятна, последние располагались в задней части мантии. На это обстоятельство обращали внимание все исследователи, регистрировавшие водоросли у двустворчатых моллюсков (Bala, 1995; Gray et al., 1999; Meixner, 1984; Mortensen et al., 2005; Stevenson, South, 1974; Wiborg, 1946).

Казалось бы, всё указывает на непосредственную связь между освещённостью моллюсков и их заселённостью водорослями. Однако исследование заражённости мидий в норвежских водах дало несколько неожиданные результаты.

Мидии с деформированной раковиной, равно как и содержащие зелёные пятна в тканях, были обнаружены во всех пробах, собранных на четырёх участках в районе Крагерё. Заметим, что мидий собирали в районе архипелага, которыми изобилуют эти места, в узких проливах между островками, на глубинах от 30 – 60 см до 1 – 2 м. Солёность воды и её температура на этих участках подвержены сильным колебаниям; некоторые участки дна, где брались пробы, во время отлива полностью освобождались от воды (приливная разница в этих местах около 30 см, приливное течение слабое). Несмотря на то, что инфицированные и с деформированной раковиной мидии встречались практически во всех пробах, доля моллюсков с подобными аномалиями варьировала по районам. Так, доля мидий, содержащих зелёные пятна в тканях, в так называемой 2-й точке составляла 2 %, в 3-й точке – 4 %, в 4-й точке – 30 % и в 1-й точке – 71 %.

Характерно, что участки, где у мидий были выявлены 71%-ная (1-я точка) и 2%-ная (2-я точка) заражённость, располагались на значительном мелководье: глубина в первой из них колебалась от 30 до 60 см, а второй участок находился в узком проливе, осушаемом во время отлива. Иными словами, чёткая корреляция между глубиной, т.е. солнечной экспозицией, и степенью заражения моллюсков отсутствовала.

Одновременно в обследованных пробах встречались двухлетние моллюски с тонкими прозрачными створками, которые не были инфицированы. Более того, мидии, собранные на одном из участков (4-м), были покрыты коркой из нескольких видов красных водорослей рода *Phymatolithon* Foslie, 1898. Через такое обрастание свет в мидий не проникал, однако моллюски в этой пробе были заражены на 30 %. Одновременно выяснилось, что наиболее серьёзные деформации и наиболее высокую степень заражения имели мидии с наиболее эродированными раковинами.

Таким образом, авторы исследования делают вывод, что свет не является единственным фактором, способствующим заражению моллюсков водорослями и росту последних. Более того, по их мне-

нию, водоросли предпочитали низкую интенсивность освещения (поскольку полученные ими результаты, которые подтвердили бы высказанное предположение, носят предварительный характер, авторы пока не приводят их). В целом, водоросли могли адаптироваться к росту в условиях низкой освещённости и перейти к оппортунистическим, т.е. паразитическим, отношениям с мидией (вспомним зелёную водоросль *Coccomyxa parasitica*, паразитирующую у гребешков и мидий).

Распространение. Как уже было отмечено, инфицированные водорослями моллюски обнаружены в 2001 – 2003 гг. на южном побережье Норвегии в районе Крагерё. Заражённые моллюски обитали на незначительных глубинах – от 30 – 60 см до 1 – 2 м.

Первоначально водоросли обнаруживаются на сифоне моллюсков, почти достигших трёхлетнего возраста, формируя в них колонии, которые в конечном итоге образуют зелёные гнойнички. В целом в исследованных пробах заражены были мидии, начиная с трёхлетнего возраста, и ни разу таковые не были обнаружены среди более молодых моллюсков. И вновь обратимся к *Coccomyxa parasitica* (стр. 73): эта водоросль также встречается у моллюсков, достигших трёх лет, и у особей старшего возраста.

Патология. Макроскопические исследования инфицированных мидий показали, что водоросли вызывают патологические изменения в тканях моллюсков. Очагам инфекции, располагающимся вдоль края мантии, соответствуют сжатые участки мантии и деформации, которые со временем ведут к серьёзной деформации створок (рис. 30). Заселение водорослями заднего аддуктора, деформация и эрозия раковины в месте прикрепления замыкательного мускула приводят к тому, что моллюск не может плотно сомкнуть створки. В результате мидии с сильно деформированными створками не в состоянии закрыть их должным образом, и через образовавшееся пространство в уже инфицированные участки проникает всё больше света, что способствует вторичной инфекции.

Заселение мидий водорослями вызывает у моллюсков ответную воспалительную реакцию, которая выражается в образовании зон с некротическим содержимым (рис. 31). Зелёные пятна по существу являются гнойничками, что вкупе с соответствующими им де-

формациями раковины свидетельствует о патологическом характере протекающего процесса.

Несмотря на явно выраженные признаки патологии, исследователи считают, что паразитирование водорослей не приводит к росту смертности мидий. Однако ослабленные моллюски становятся более восприимчивыми к вторичным инфекциям и к неблагоприятным факторам среды.

ГЛАВА 4, или ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ материалов, изложенных в главах 1 – 3, позволяет сделать следующие краткие выводы.

Прежде всего, невольно обращает на себя внимание небогатый видовой состав грибов, растений и лишайников, зарегистрированных у мидий Мирового океана: 1 вид микроспоридий, 5 – 6 видов сумчатых грибов, 1 вид лишайников и 3 вида зелёных водорослей. Полагаю, что определённую роль в этом играет тот факт, что представители данных групп организмов, как правило, всё ещё остаются вне поля зрения исследователей, за исключением, может быть, микроспоридий. То внимание, которое в последние годы уделяется данной группе паразитов, во многом объясняется их патогенностью, которая проявляется в отношении не только позвоночных, но и беспозвоночных животных, в том числе мидий.

Несмотря на то, что тип микроспоридий насчитывает 800 (1200)¹ видов, у мидий известен всего один вид – *Steinhausia mytilovum*. Возможно, в дальнейшем количество видов микроспоридий, паразитирующих в мидиях, увеличится, но, скорее всего, незначительно. Во всяком случае, к настоящему времени у морских двустворчатых моллюсков известно не более 5 – 6 видов этой группы паразитов. Тем не менее, необходимость углублённого изучения микроспоридий, в том числе и паразитирующих в мидиях, устрицах и других промысловых моллюсках, на мой взгляд, не вызывает сомнения. Подобный вывод вытекает из приведённых на стр. 33 – 36 данных о патогенном влиянии этих паразитов на организм мидий и

¹ На одном из сайтов (<http://www.zoology.spb.ru/protist.htm>) встретилась информация о том, что количество видов микроспоридий со временем превысит миллион. Трудно сказать, на чём основана эта цифра. Возможно, автор предположил, что при расширении исследований этой группы и совершенствовании методик и методологических подходов может быть получен подобный результат.

их негативном влиянии на товарные качества заражённых моллюсков.

Что касается сумчатых грибов, то описываемые в работе 5 – 6 видов явно не соответствуют действительному количеству этих грибов, которые могут быть обнаружены в мидиях. Вспомним хотя бы тот факт, что практически ни у одного вида аскомицет, зарегистрированного в мидиях, не установлено точное систематическое положение. Практически во всех случаях обнаружения в мидиях грибов, исследователи предпочитают обозначать их как *Ascomycota*. Вместе с тем, даже те немногие виды, упоминание о которых удалось найти в литературе, способны нанести серьёзный урон хозяйствам по выращиванию этих моллюсков. И дело не только в том, что заселение мидий грибами вызывает ослабление бицусовой нити, влекущее за собой опадание моллюсков с коллекторов, появление тёмных пятен в тканях, ухудшающее товарную кондицию пищевого продукта, разрушение раковины, способствующее заселению мидий различными сверлильщиками. Относительно недавно было установлено (см. стр. 48, 49, 56), что мягкие ткани мидий способны аккумулировать токсичные метаболиты грибкового происхождения. В связи с этим, вполне реально предположить, что подобные моллюски могут стать источником отравления людей в результате употребления их в пищу.

Единственный вид лишайников, о котором известно, что он поселяется на раковинах мидий – и не только мидий, но и ещё почти 60 видов беспозвоночных, это – *Pyrenocollema sublitorale*. Учитывая, сколь богата флора морских лишайников, таких поселенцев может насчитываться гораздо больше.

И, наконец, *Chlorophyta* (зелёные водоросли), по поводу таксономического статуса которых всё ещё нет единого мнения у специалистов. Несмотря на то, что некоторые систематики относят их к Протистам, в данной монографии, следуя «*Systema Naturae 2000*» (Brands, 1989 – 2006) и работе Д. Джона и П. М. Царенко (John, Tsarenko, 2002), они рассматриваются как представители растений.

В настоящее время практически все исследователи, регистрирующие зелёные водоросли в двустворчатых моллюсках, в том числе в устрицах, мидиях, клэмах и т.д., отмечают патологические изменения, вызываемые ими в тканях заселённых моллюсков (см. стр. 77, 83). Помимо нарушений роста раковин, деформации их формы,

ухудшения качества мяса, мягкие ткани моллюсков приобретают несвойственную им яркую пятнисто-зелёную окраску. В англоязычной литературе подобное состояние моллюсков называют по-разному: «Green oysters» («зелёные устрицы»), «green-gilled oysters» («зелёножаберные устрицы»), «green-gilled clams» («зелёножаберные клэмы») и т.д. Справедливости ради следует заметить, что случаи заселения зелёными водорослями выращиваемых на фермах моллюсков пока не зарегистрированы, во всяком случае, мне неизвестны публикации на эту тему. Однако в продажу могут поступать и моллюски, собранные с естественных поселений, и при обнаружении в них неестественного зелёного цвета вполне возможны рекламации со стороны покупателей.

Вместе с тем, не стоит забывать о том, что наличие зелёного цвета, например, в устрицах, иногда связано с поступлением в организм моллюска пигментов при его питании диатомовыми водорослями, или же с отложением в гемоцитах меди, избыточное количество которой находится во внешней среде (см. Lauckner, 1983; стр. 615). И в том, и в другом случае такие моллюски могут представлять реальную опасность для здоровья человека. Следовательно, всякий раз, обнаружив на ферме или же в естественных поселениях моллюсков с той или иной патологией, с теми или иными отклонениями от нормы, следует провести самое тщательное исследование таких особей, дабы установить причины, вызвавшие их, и предупредить возможные негативные последствия выявленного заболевания.

Из всего перечня обнаруженных в мидиях Мирового океана грибов, лишайников и растений, в Чёрном море у этих моллюсков пока известны два: микроспоридия *Steinhausia mytilovum* и неопределённый вид сумчатого гриба, предположительно, из рода *Cladosporium*. Что будет дальше, покажут время и будущие исследования.

Литература

- Билич Г. Л., Крыжановский В. А. Биология. Полный курс: Зоология. Т. 3. – М.: Оникс 21 век, 2002. – 554 с.
- Богданова Т. Л., Брайон О. В., Данилова О. А. та ін. Довідник з біології // За ред. акад. К. М. Ситника. – Київ: Наук. думка, 2003. – 794 с.
- Вальтер Е. Д., Цимбалюк Е. М., Рыбаков А. В. Исследования по паразитам мидий *Mytilus edulis* L. Японского моря // Проблемы рацион. использования пром. беспозвоночных: Тез. докл. III Всесоюзн. конф. (Калининград, 12 – 16 октября 1982 г.). – Калининград, 1982. – С. 215 – 216.
- Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). I. Простейшие (Protozoa). – Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006а. – 101 с.
- Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). II. Моллюски (Mollusca). – Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006а. – 100 с.
- Гаевская А. В., Губанов В. В., Мачкевский В. К. и др. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии. – Киев: Наук. думка, 1990а. – 132 с.
- Гаевская А. В., Мачкевский В. К., Найдёнова Н. Н., Солонченко А. И., Ткачук Л. П. Паразиты и комменсалы мидии *Mytilus galloprovincialis* в Чёрном море // Тез. докл. Международного симпозиума по современным проблемам марикультуры в социалистических странах (25 сентября – 1 октября 1989 г., Большой Утриш). – М., 1989. – С. 215 – 217.
- Гаевская А. В., Солонченко А. И., Лобанова Т. М. Симбионты, обрастатели и вредители черноморских мидий. – Симферополь: Редотдел Крымского облполиграфиздата, 1990б. – 20 с.
- Губанов В. В., Анцупова Л. В., Головенко В. К., Ковальчук Н. А. Влияние некоторых паразитов на масс-размерные и биохимические показатели черноморских мидий // III Всесоюзн. конф. по морской биологии (Севастополь, октябрь 1988 г.): Тез. докл. – Киев, 1988. – Ч. 2. – С. 59 – 60.
- Захалёва В. А. Электронно-микроскопическое исследование симбионтов мидий *Mytilus galloprovincialis* // Тез. докл. Международного симпозиума по современным проблемам марикультуры в социалистических странах (25 сентября – 1 октября 1989 г., Большой Утриш). – М., 1989. – С. 221 – 222.
- Исси И. В. Микроспоридии как тип паразитических простейших // Микроспоридии. Протистология. – Л.: Наука, 1986. – 10. – 136 с.
- Кудинский О. Ю., Холодковская Е. В. Влияние паразитов на половые железы мидий Чёрного моря // Экология моря. – 1990. – Вып. 36. – С. 83 – 86.

- Найдёнова Н. Н., Захалёва В. А. Грибковые заболевания раковин черноморских моллюсков // Гидробиол. журн. – 1992. – **28**, № 5. – С. 78 – 81.
- Овчаренко Н. А., Вита И. Изучение ультраструктуры микроспоридий водных беспозвоночных Украины и Польши // Паразитология в Україні: Мат. ювіл. конф. УНТІ, 16 – 17 травня 1995 р., Київ. – 1996. – С. 62 – 63.
- Потапова Т. Тайны нейроспоры // В мире науки. Биология. – 2004. – № 9. – С. 44 – 53.
- Рыбаков А. В. К вопросу о паразитофауне черноморских мидий // Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. – Вильнюс: Минтис, 1980. – С. 89 – 90.
- Рыбаков А. В. Паразиты и комменсалы промысловых моллюсков в заливе Петра Великого Японского моря. – Владивосток: Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, 1986. – Препринт № 15. – 36 с.
- Рыбаков А. В., Холодковская Е. В. Паразиты и комменсалы мидии *Mytilus galloprovincialis* в северо-западной части Чёрного моря // Биол. моря (Владивосток). – 1987. - № 2. – С. 22 – 29.
- Тарасов Д. С., Тухбатова Р. И., Акберова Н. И., Алимова Ф. К. Применение принципов объектно-ориентированного программирования к описанию и классификации биологических объектов на примере грибов рода *Trichoderma* // Уч. зап. Казанского гос. унив-та. – 2006. – **148**. – Естественные науки. Кн.3. – С. 133 – 154.
- Холодковская Е. В. Итоги изучения фауны симбионтов промысловых черноморских двустворчатых моллюсков // Экология моря. – 2003. – Вып. 63. – С. 66 – 72.
- Холодковская Е. В., Кудинский О. Ю. Патолого-морфологические изменения в тканях мидий в зависимости от инвазионного поражения // Лечебно-профилактические меры против незаразных и заразных заболеваний сельскохозяйственных животных: Сб. научн. тр. – Одесса: Изд-во ОСХИ, 1986. – С. 113 – 116.
- Anderson T. J., Hine P. M., Lester R. J. G.A *Steinhausia*-like infection in the ovocytes of Sydney rock oysters *Saccostrea commercialis* // Dis. aquat. Org. – 1995. – **22**, no. 2. – P. 143 – 146.
- APEC/FAO/NACA/SEMARNAP. Trans-boundary aquatic animal pathogen transfer and the development of harmonized standards on aquaculture health management (FWG/03/2000). – Report of the Joint APEC/FAO/NACA/SEMARNAP Workshop. – Puerto Vallarta, Jalisco, Mexico, 24 – 28 July 2000. – 2001. – 200 p.
- Bala L. O. Especificidad y prevalencia de la endobiosis de *Coccomyxa parvita* (Chlorophyta: Chlorococcales) en *Mytilus edulis platensis* (Mollusca: Bivalvia) // Naturalia patagónica, Ciencias Biológicas. – 1995. – **3**, 1 – 2. – P. 1 – 9.

- Balbani G.* Sur les microsporidies ou sporospermies des articles // C. R. Acad. Sci. – 1882. – **95**. – P. 1168 – 1171.
- Bates Bigas M., Sagristà E., Bozzo M. G., Durfort M., Poquet M.* Occurrence of heavy metals and protozoan parasites in the mussel, *Mytilus galloprovincialis*, collected in the western Mediterranean // *Ecotoxicol. Environ. Restor.* – 2000. – **3**, no. 1. – P. 16 – 21.
- Bocklisch H., Otto B.* Mycotic diseases in fish. – *Mycosis.* – 2000. – **43**. – P. 76 – 78.
- Boraso A. L., Zaixso H. E.* *Coccomyxa parasitica* Stevensen & South endózoica en *Mytilus edulis* // *Physis.* – 1979. – **38** (94). – P. 131 – 136.
- Boraso de Zaixso A. L.* Chlorophyta marinas de la Argentina // *Hist. nat.* (2nd Ser.). – 2004. – **3** (11). – P. 95 – 119.
- Boraso de Zaixso A. L., Zaixso H. E.* Asociaciones de algas bentónicas submareales en el golfo San José (Chubut, Argentina) // *Physis. Sec. A.* – 1996 (1998). – **57** (132 – 133). – P. 17 – 27.
- Bower S. M.* Disease and parasites of mussels / Gosling E. (ed.). *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture. Developments in aquaculture and fisheries science.* – Elsevier, Amsterdam, 1992. – **25**. – P. 543 – 563.
- Bower S. M.* Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish. 2001. [Online: <http://www-sci.pac.dfo-mpo.gc.ca/shelldis/pages>].
- Bower S. M., Figueras A. J.* Infectious diseases of mussels, especially pertaining to mussel transplantation // *World Aquac.* – 1989. – **20**, 1. – P. 89 – 93.
- Brands S. L.* (comp.) *Systema Naturae 2000. Universal Taxonomic Services.* – Amsterdam, The Netherlands, 1989 – 2006. [Online: <http://sn2000.taxonomy.nl/>]
- Brewer D., Greenwell M., Taylor A.* Studies of *Trichoderma* isolates from *Mytilus edulis* collected on the shores of Cape Breton and Prince Edward islands // *Proc. Nova Scotian Inst. Sci.* – 1993. – **40**, 1. – P. 29 – 40.
- Cacères-Martinez J., Vásques-Yeomans R.* Manual de Enfermedades Molluscos // *Boletín del PRONALSA.* – 2001. – **4**, 16. – 10 p.
- Canestri-Trotti G. C., Baccarani E. M., Paesanti F., Turolla E.* Infezioni parassitarie in mitili (*Mytilus galloprovincialis*) provienti da Goro (Ferrara – Nord Adriatico – Italia) // *Boll. Soc. Ital. Patol. Ittica.* – 1999. – **11**, no. 28. – P. 40 – 48.
- Canning E. U., Vavra J.* Phylum Microsporida. – Lee J. J., Leedale G. F., Bradbury P. *An Illustrated Guide to the Protozoa, Second Edition, vol. 1. Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas, U.S.A., 2000.* – P. 39 – 126.
- Carballa M. J., Villalba A., Lopez C.* Seasonal variation and effect of age, food availability, size, gonadal development, and parasitism on the hemogram of *Mytilus galloprovincialis* // *J. Invert. Path.* – 1998. – **72**, no. 3. – P. 304 – 312.

Ceschia G. State of application of community directives regarding the health of shellfish culture products with reference to the market perspectives. – 194.177.100.51/acquacoltura/atti99/conf_04.htm

Chintiroglou Ch. C. Impact of *Steinhausia mytilovum* on its host: reply to Comtet (2004) // Dis. aquat. Org. – 2004. – **59**, no. 2. – P. 135 – 139.

Colman J. S. On the faunas inhabiting intertidal seaweeds // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1940. – **24**, 1. – P. 129 – 183.

Comtet Th. Impact of *Steinhausia mytilovum* on its host: a comment on Rayyan & Chintiroglou (2003) // Dis. aquat. Org. – 2004. – **59**, no. 3. – P. 175 – 176.

Comtet Th., Garcia C., Le Coguic Y., Joly J.-P. Infection of the cockle *Cerastoderma edule* in the Baie des Veys (France) by the microsporidian parasite *Steinhausia* sp. // Dis. aquat. Org. – 2003. – **57**, no. 1 – 2. – P. 177 – 178.

Comtet Th., Garcia C., Le Coguic Y., Joly J.-P. First record of the microsporidian parasite *Steinhausia mytilovum* in *Mytilus* sp. (Bivalvia: Mytilidae) from France // Dis. aquat. Org. – 2004. – **58**, no. 2 – 3. – P. 261 – 264.

Da Ros L. Indagine parasitologica su *Mytilus galloprovincialis* Lmk. allevato in Laguna di Venezia // Oebalia. – 1985. – **11**, no. 3. – P. 809 – 811.

Davidson T. J., Morris C., Groman D. Mycotic periostracal sloughing // J. Shellfish Research. – 1999. – **18**, no.1. – P. 297.

Dethlefsen V. Zur Parasitologie der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.) // Ber. deutsch. wiss. Komm. Meeresforsch. – 1972. – **22**. – P. 344 – 371.

Dumitrescu E., Telembici A. Données préliminaires sur l'aire de distribution des maladies chez le mollusque *Mytilus galloprovincialis* Lamarck de la zone sud du littoral roumain // Cercetări marine. – 1996 – 1997. – Nr. 29 – 30. – P. 201 – 206.

Dumitrescu E., Zaharia T. Maladies signalées chez *Mytilus galloprovincialis* Lmk. de la Baie de Mamaia – littoral roumain de la Mer Noire // Cercetări marine. – 1993. – Nr. 26. – P. 143 – 150.

Feist S. W., Bateman K. B., Bignell J., Longshaw M., Lyons B., Stentiford G. D. Biological effects of contaminants on estuarine organisms. – Final report for Defra, Martine and Waterways Division (CDEP 84/5/31 ME 3016). – 2005. – 141 p.

Field I. A. Biology and economic value of the mussel *Mytilus edulis* // Bull. U.S. Bur. Fish. – 1924. – **2**, N. 38. – P. 127 – 259.

Figueras A. J., Jardón C. F., Caldas J. R. Diseases and parasites of rafted mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk): preliminary results // Aquaculture. – 1991. – **99**, no. 1 – 2. – P. 17 – 33.

Franchini A., Malagoli D., Ottaviani E. Investigation of the loss of byssus in *Mytilus galloprovincialis* from mussel farms in the Adriatic Sea // Cell. Biol..Int. – 2005. – **29**, 10. – P. 857 – 860.

- Fletcher A. The ecology of marine (littoral) lichens on some rocky shores of Anglesey // *Lichenologist*. – 1973. – 5. – P. 368 – 422.
- Fuentes J., Lopez J., Mosquera E. et al. Growth, mortality, pathological conditions and protein expression of *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis* crosses cultured in the Ria de Arousa (NW of Spain) // *Aquaculture*. – 2002. – **213**, no. 1 – 4. – P. 233 – 251.
- González P., Pascual C., Quintana R., Morales J. Parásitos del mejillón gallego cultivado: Protozoos con especial referencia a *Marteilia maurini* y *Steinhausia mytilovum* // *Alimentaria*. – 1987. – **24** (182). – P. 37 – 44.
- Gray A. P., Lucas I. A. N., Seed R., Richardson C. A. *Mytilus edulis chilensis* infested with *Coccomyxa parasitica* (Chlorococcales, Coccomyxaceae) // *J. Moluscan Stud.* – 1999. – 65, no. 3. – P. 289 – 294.
- Grube M., Ryan B. D. *Collemopsisidum*. // Nash T. H., Ryan B. D., Gries C., Bungartz F. (eds.). Lichen flora of the Greater Sonoran Desert region. Vol. 1. – 2002. – Lichens Unlimited, Arizona State Univ., Temple. – P. 162 – 164.
- Hansen A., Daugbjerg N., Henriksen P. Comparative study of *Gymnodinium mikikotoi* and *Gymnodinium aureolum* comb. nov. (= *Gyrodinium aureolum*) based on morphology, pigment composition and molecular data // *J. Phycology*. – 2000. – **36**. – P. 394 – 410.
- Hillman R. E. *Steinhausia mytilovum* (Minisporida, Chitridiopsidae) in *Mytilus* sp. in California – a new geographic record // *J. Invert. Pathol.* – 1991. – **57**, 1. – P. 144 – 145.
- Hirt R. P., Logsdon J. M. Jr., Healy B., Dorey M. W., Doolittle W. F., Embley T. M. Microsporidia are related to Fungi: evidence from the largest subunit of RNA polymerase II and other proteins // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1999. – **96**, 2. – P. 580 – 585.
- Hulburt E. M. The taxonomy of unarmored Dinophyceae of shallow embayments on Cape Cod, Massachusetts // *Biol. Bull.* – 1957. – **112**, no. 2. – P. 196 – 219.
- James K. L., Moroney C., Roden C. et al. Ubiquitous ‘benign’ alga emerges as the cause of shellfish contamination responsible for the human toxic syndrome, azasparacid poisoning // *Toxicon*. – 2003. – **41**, no. 2. – P. 145 – 151.
- James K. L., Fidalgo Sáez M. J., Furey A., Lehane M. Azasparacid poisoning, the food-borne illness associated with shellfish consumption // *Food Additives & Contaminants*. – 2004. – **21**, no. 9. – P. 879 – 892.
- John D. M., Tsarenko P. M. Order Chlorococcales / The Freshwater Algal Flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae (John D. M., Whitton B. A. & Brook A. J. Eds). – Cambridge: Cambridge University Press. – P. 327 – 409.
- Jones J. B. *Steinhausia* sp. (Microspora: Chytridiopsidae) infecting ova of *Mytilus galloprovincialis* in western Australia // M. Pascoe (ed.). 10th Intern.

Congr. Protozool. – Univ. Sydney, Australia, 21 – 25 July 1997: Programms & Abstracts. – P. 112.

Jones J. B., Creeper J. Diseases of pearl oysters and other mollusks: a Western Australian perspective // J. Shellfish Res. – 2006. – **25**, 1. – P. 233 – 238.

Doolittle W. F. Alpha-tubulin from early-diverging eukaryotic lineages and the evolution of the tubulin family // Molec. Biol. Evol. – 1996. – **13**, N 10. – P. 1297 – 1305.

Keeling P. J., Fast N. M. MICROSPORIDIA: Biology and evolution of highly reduced intracellular parasites // Annual Review of Microbiology. – 2002. – **56**. – P. 93 – 116.

Keller M. D., Selvin R. C., Claus W., Guillard R. R. L. Media for the culture of oceanic ultraphytoplankton // J. Phycol. – 1987. – **23**. – P. 633 – 638.

Keohane E. M., Weiss L. M. The structure, function, and composition of the microsporidian polar tube // Wittner M., Weiss L. M. The Microsporidia and Microsporidiosis. – Washington, DC: ASM, 1999. – P. 196 – 224.

Kurokawa S. (ed.) Checklist of Japanese Lichens. – Nat. Sci. Mus., Tokyo, 2003. – 128 p. (<http://home.hiroshima-u.ac.jp/lichen/cklist-j.htm>).

Larsson G. Identification of Microsporidia // Acta Protozopl. – 1999. – **38**, 1. – P. 161 – 197.

Lauckner G. Diseases of Mollusca: Bivalvia. – Diseases of Marine Animals. Vol. 2. Kinne O., ed. – 1983. – 477 – 862.

Léger L., Hollande A. C. Sur un nouveau protiste à facies de *Chytridiopsis*, parasite des ovules de l’Huître // Compt. Rend. Soc. Biol. – 1917. – **80**. – P. 61 – 64.

Lewis L. A., Muller-Parker G. Phylogenetic placement of “Zoochlorellae” (Chlorophyta), algal symbiont of the temperate sea anemone, *Anthopleura elegantissima* // Biol. Bull. – 2004. – **207**. – P. 87 – 92.

Linné K. Systema Naturae. – 1767.

Lom J., Nilsen F. Fish microsporidia: fine structural diversity and phylogeny // Int. J. Parasitol. – 2003. – **33**, 1. – P. 107 – 127.

Mathis A., Weber R., Deplazes P. Zoonotic potential of Microsporidia // Clin. Microbiol. Rev. – 2005. – **18**, 3. – P. 423 – 445.

Matos E., Matos P., Azevedo C. Observations on the intracytoplasmic microsporidian *Steinhausia mytilovum*, a parasite of mussel (*Mytella gualanensis*) oocytes from the Amazon river estuary // Braz. J. morphol. Sci. – 2005. – **22**, 4. – P. 183 – 186.

Matsubayashi H., Koike T., Mikata T., Hagiwara S. A case of *Encephalitozoon*-like body infection in man // Arch. Pathol. – **67**. – P. 181 – 187.

McCarthy P.M., Kantvilas G. A new terricolous *Pyrenocollema* (lichenized Ascomycotina, Xanthopyreniaceae) from Tasmania // Herzogia. – 2000. – **14**. – P. 39 – 42.

- Meixner R.* On a microalgal infection of *Mytilus edulis* // Int. Counc. Explor. Sea Comm. Meet. – 1984. – K:30.
- Mertes L. A. K.* The distribution and effects of the lichen *Arthopyrenia sublitoralis* on the shell of the limpet *Collisella digitalis* / Final Papers Biology 175H. – 1980. – 18 p.
- Miadlikowska J., Lutzoni F.* Phylogenetic classification of peltigeralean fungi (Peltigerales, Ascomycota) based on ribosomal RNA small and large subunits // Amer. J. Botany. – 2004. – **91**. – P. 449 – 464.
- Moret K., Couturier C., Parsons G. J., Williams K.* Monitoring shellfish health in Newfoundland: A preventive approach // J. Shellfish Research. – 1999a. – **18**, no. 1. – P. 297 – 298.
- Moret K., Williams K., Couturier C., Parsons G. J.* Newfoundland cultured mussel (*Mytilus edulis*) industry 1997 health survey // Proc. Workshop on Mussel Production Capacity (part 2). – Aquaculture Canada'98. – 1999b. – No.99-3. – P. 35 – 37.
- Mortensen S., Harketstad L. S., Stene R.-O., Renault T.* Picoeucaryot alga infecting blue mussel *Mytilus edulis* in southern Norway // Dis. Aquat. Org. – 2005. – **63**. – P. 23 – 32.
- Myers P., Espinosa R., Parr C. S., Jones T., Hammond G. S., Dewey T. A.* The Animal Diversity Web (online) // <http://animaldiversity.org>
- Nägeli K.* Über die neue Krankheit der Seidengrape und verwandte Organismen // Bot. Ztg. – 1857. – 15. – P. 760 – 761. (цит. по: Keeling, Fast, 2002)
- Naidu K. S.* Infection of the giant scallop *Placopecten magellanicus* from Newfoundland with an endozoic alga // J. Invertebr. Pathol. – 1971. – **17**. – P. 145 – 157.
- Naidu K. S., South G. R.* Occurrence of an endozoic alga in the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) // Can. J. Zool. – 1970. – **48**. – P. 183 – 185.
- Nielsen R., Kristiansen A., Mathiesen L., Mathiesen H.* Distribution index of the benthic macroalgae of the Baltic Sea area // Acta Botan. Fennica. – 1995. – **155**. – P. 1 – 70.
- Olivares C. A.* Evidence of a parasite protest in *Eurhomalea lenticularis* (Sowerby, 1835) (Mollusca: Bivalvia): A case of intraoocytarian parasitism // J. Nat. Hist. – 2005. – **39**, 23. – P. 2073 – 2082.
- Palmieri J. R., Sullivan J. T.* A technique for the location of microsporidia in host tissues // J. Invertebr. Pathol. – 1977. – **30**, 2. – P. 276.
- Parsons G. J., Moret K., Couturier C., Pryor M.* Spatial and inter-annual occurrence of a brown shell condition in Newfoundland farmed blue mussels *Mytilus* spp. // Aquaculture 2001: Book of Abstracts. – 2001. – P. 517.
- Perry C. T.* Grain susceptibility to the effects of microboring: implications for the preservation of skeletal carbonates. – Sedimentology. – 1998. – 45, 1. – P. 39 – 51.

- Peveling E., Galun M. Electron-microscopical studies on the phycobiont *Coccomyxa* Schmidle // *New Phytol.* – 1976. – **77**, 3. – P. 713 – 718.
- Pollard D., Petherbridge R. Report on Port of Botany Bay introduced marine pest species survey // *ew South Wales Fish. Final Rep. Ser. No. 40* 30KB – 2002.
- Raloff J. “Harmless” alga indicted for mussel poisoning // *Science News.* – 2005. **167**, no. 6 (<http://www.sciencenews.org/articles/20050205/food.asp>)
- Rayyan A., Chintiroglou Ch. S. *Steinhausia mytilovum* in cultured mussel *Mytilus galloprovincialis* in the Thermaikos Gulf (north Aegean Sea, Greece) // *Dis. aquat. Org.* – 2003. – **57**, no. 3. – P. 271 – 273.
- Rayyan A., Photis G., Chintiroglou Ch. C. Metazoan parasite species in cultured mussel *Mytilus galloprovincialis* in the Thermaikos Gulf (North Aegean Sea, Greece) // *Dis. aquat. Org.* – 2004. – **58**, no. 1. – P. 55 – 62.
- Rayyan A., Photis G., Zenetos A., Chintiroglou Ch. C. Parasitic organisms of the cultivated mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) in Thermaikos Gulf // 7th Hellenic Symp. on Oceanography and Fisheries, Chersonissos, Greece, 6 – 9 May 2003: Abstr. – 2003. – P. 229.
- Robledo J. A. P., Santarém M. M., Figueras A. Parasite loads of rafted blue mussel (*Mytilus galloprovincialis*) in Spain with special reference to the copepod, *Mytilicola intestinalis* // *Aquaculture.* – 2004. – **127**, 4. – P. 287 – 302.
- Sallenave C., Pouchus Y. F., Bardouil M., Lassus P., Roquebert M. F., Verbist J. F. Bioaccumulation of mycotoxins by shellfish: contamination of mussels by metabolites of a *Trichoderma koningii* strain isolated in the marine environment // *Toxicon.* – 1999. – **37**, 1. – P. 77 – 83.
- Sallenave C., Pouchus Y. F., Robiou du Pont T., Lassus P., Verbist J. F. Toxigenic saprophytic fungi in marine shellfish farming areas // *Mycopathologia.* – 2000. – **149**, 1. – P. 21 – 25.
- Samuels G.J., Chaverri P., Farr D.F., McCray E.B. (n.d.) *Trichoderma* Online, Systematic Botany & Mycology Laboratory, ARS, USDA. <http://nt.ars-grin.gov/taxadescriptions/keys/TrichodermaIndex.cfm>
- Sargistà E., Bozzo M. G., Bigas M., Poquet M., Durfort M. Developmental cycle and ultrastructure of *Steinhausia mytilovum*, a microsporidian parasite of oocytes of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Mollusca, Bivalvia) // *Europ. J. Protistol.* – 1998. – **34**, 1. – P. 58 – 68.
- Schmidle W. Ueber drei Algelgenera // *Berichte d. Deutsch. Bot. Ges.* – 1901. – **19**.
- Schmit J. P., Mueller G. M. An estimate of the lower limit of global fungal diversity // *Biodiversity and Conservation.* – 2007. – **16**, 1. – P. 99 – 11.
- Sprague V. Observation on *Chytridiopsis mytilovum* (Field), for merely *Haplosporodium mytilovum* Field (Microsporida?) // *J. Protozool.* – 1965. – **12**. – P. 385 – 389.

- Sprague V.*, Ormières R., Manier J. F. Creation of a new genus and a new family in the Microsporida // *J. Invert. Pathol.* – 1972. – **20**. – P. 228 – 231.
- Steenkamp E. T.*, Wright J., Baldauf S. L. The protistan origins of animals and fungi // *Mol. Biol. Evol.* – 2006. – **23**, 1. – P. 93 – 106.
- Stevenson R. N.*, South G. R. *Coccomyxa parasitica* sp. nov. (Coccomyxaceae, Chlorococcales), a parasite of giant scallops in Newfoundland // *Brit. Phycolog. J.* – 1974. – **9**, 3. – P. 319 – 329.
- Stevenson R. N.*, South G. R. Observations on phagocytosis of *Coccomyxa parasitica* (Coccomyxaceae, Chlorococcales) in *Placopecten magellanicus* // *J. Invertebr. Pathol.* – 1975. – **25**. – P. 307 – 311.
- Tanabe Y.*, Watanabe M. M., Sugiyama J. Are *Microsporidia* really related to *Fungi*?: a reappraisal based on additional gene sequences from basal fungi // *Mycol. Research.* – 2002. – **106**. – P. 1380 – 1391.
- Taylor J. W.*, Spatafora J., Berbee M. Ascomycota. Sac Fungi. – <http://tolweb.org/Ascomycota/20521/2006.10.09> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Teia dos Santos A. M.*, Coimbra J. Growth and production of raft-cultured *Mytilus edulis* L., in Ria de Aveiro: gonad symbiotic infestations // *Aquaculture.* – 1995. – **132**. – P. 195 – 211.
- Tucker S. C.*, Ryan B. D. Revised Catalog of Lichens, Lichenicoles, and allied Fungi in California // *Constancea.* – 2006. – **84** (<http://ucjeps.berkeley.edu/constancea/84.6>)
- Van de Peer Y.*, Ben Ali A., Meyer A. Microsporidia: accumulating molecular evidence that a group of amitochondriate and suspectedly primitive eukaryotes are just curious fungi. – *Gene.* – 2000. – **246**, 1. – P. 1 – 8.
- Van Soest R. W. M.* Porifera / Costello M. J., Emblow C. S., White R. (eds.). European register of marine species. A check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. – 2001. – Patrimoines naturels 50.
- Vávra J.* Étude au microscope électronique de la morphologie et du développement de quelques microsporidies // *C. A. Acad. Sci.* – 1965. – **261**. – P. 3467 – 3470.
- Verde E. A.*, McCloskey L. R. A comparative analysis of the photobiology of zooxanthellae and zoochlorellae symbiotic with the temperate clonal anemone *Anthopleura elegantissima* (Brandt). I. Effect of temperature. // *Biol. Bull.* – 2001. – **138**. – P. 477 – 489.
- Villalba A.*, Mourelle S. G., Carballal M. J., López C. Symbionts and diseases of farmed mussels *Mytilus galloprovincialis* throughout the culture process in the Rías of Galicia (NW Spain) // *Dis. aquat. Org.* – 1997. – **31**, no. 2. – P. 127 – 139.

Vincentiis de M., Ranzoni A. Sulla presenza di uno Sporozoo in oviciti di *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Archo. Zool. – 1963. – **47**, 1. – P. 21 – 26.

Vitellaro-Zuccarello L. Ultrastructure of the byssal apparatus of *Mytilus galloprovincialis*. I. Associated fungal hyphae // Mar. Biol. – 1973. – **22**. – P. 225 – 230

Wiborg K. F. Undersøkelser over oskjellet (*Modiola modiolus* (L.)). I. Alminnelig biologi, vekst og økonomisk betydning // Fiskeridir Skri Ser Havunders. – 1946. – 8. – P. 1 – 85 (на норвежском) – цит. по Mortensen et al., 2005.

Wittaker R. H. New concepts of Kingdoms of organisms // Science. – 1969. – **63**. – P. 150 – 160.

Wright J. H., Craighead E. M. Infectious motor paralysis in young rabbits // J. Exp. Med. – 1922. – **36**, 1. – P. 135 – 149.

Ziino G., Giuffrida A. Presence of protozoon *Steinhausia mytilovum* (Minisporida, Chitridiopsidae) in rafted mussels, *Mytilus galloprovincialis*, sold in Messina, Italy // Obiettivi e Documenti Veterinari. – 2000. – **21** (10). – P. 59 – 61.

Наукове видання

Гаєвська А. В.

**Паразити, хвороби і шкідники мідій (*Mytilus*, *Mytilidae*).
III. Гриби (*Fungi*), Лишайники (*Mycophycophyta*),
Рослини (*Plantae*)**

Монографія

(російською мовою)

Рецензенти – В. І. Рябушко, докт. біол. наук
Н. О. Мільчакова, канд. біол. наук

Друкується за постановою вченої ради
Інституту біології південних морів НАН України
(протокол № 06 від 01 червня 2007 р.)

Дизайн обкладинці та фото – А. В. Гаєвської

Підп. до друку 06.06.2007 Формат 60x84^{1/16} Бум. офсетна № 1 Друк офсетний
Друк. арк. 6.375 Обл.-вид. арк. 6.816 Зам. № 45 Наклад 300 прим.
Ціна договірна

НВЦ "ЕКОСІ-Гідрофізика", 99011 Севастополь, вул. Леніна, 28
Свідоцтво про державну реєстрацію № 914 Серія ДК від 16.02.02 р.