



А. В. ГАЕВСКАЯ,
М. В. ЛЕБЕДОВСКАЯ

**ПАРАЗИТЫ И БОЛЕЗНИ
ГИГАНТСКОЙ УСТРИЦЫ
(*CRASSOSTREA GIGAS*)
В УСЛОВИЯХ
КУЛЬТИВИРОВАНИЯ**

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

А. В. ГАЕВСКАЯ,
М. В. ЛЕБЕДОВСКАЯ

**ПАРАЗИТЫ И БОЛЕЗНИ
ГИГАНТСКОЙ УСТРИЦЫ
(*CRASSOSTREA GIGAS*)
В УСЛОВИЯХ
КУЛЬТИВИРОВАНИЯ**

СЕВАСТОПОЛЬ

2010

УДК [576.8 +591.2]:594.121:639.4

Гаевская А. В., Лебедовская М. В. Паразиты и болезни гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в условиях культивирования. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. – 218 с.

В монографии приведены сведения об истории расселения гигантской устрицы, паразитах и болезнях, встречающихся у этого моллюска в новых для него регионах, в том числе в Чёрном море. Особое внимание уделено видам, патогенным для человека, а также домашних и полезных диких животных, значению отдельных организмов в марикультуре этих моллюсков.

Для малакологов, паразитологов, биологов, экологов, работников санитарно-ветеринарных служб, специалистов в области культивирования моллюсков, а также студентов биологических факультетов.

Гаєвська А. В., Лебедовська М. В. Паразити і хвороби гігантської устриці (*Crassostrea gigas*) в умовах культивування. – Севастополь, ЕКОСИ-Гідрофізика, 2010. – 218 с.

В монографії приведено зведення про історію розселення гігантської устриці, паразитах та захворюваннях, що зустрічаються в цьому моллюску в нових для нього регіонах, у тому числі в Чорному морі. Особлива увага надана видам, патогенним для людини, а також домашніх та диких корисних тварин, значенню окремих видів організмів у марикультури цих моллюсків.

Для малакологів, паразитологів, біологів, екологів, працівників санітарно-ветеринарних служб, фахівців у галузі культивування моллюсків, а також студентів біологічних факультетів.

Gaevskaya A. V., Lebedovskaya M. V. Parasites and diseases of the Giant oyster (*Crassostrea gigas*) in aquaculture. – Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2010. – 218 pp.

The monograph is devoted to the parasites and diseases of the Giant oyster in mariculture, including the Black Sea. The special emphasis is given on the parasite species pathogenic for humans and domestic and wild animals and significance of some species in the Giant oyster mariculture.

The book is aimed at specialists in the mussel mariculture, malacologists, parasitologists, ecologists, hydrobiologists, sanitary-epidemiological personnel, and students of biological educational institutions.

ISBN 978-966-02-5864-8

© Гаевская Альбина Витольдовна,
Лебедовская Маргарита Витальевна, 2010

Наукове видання

Гаєвська А. В., М. В. Лебедовська. Паразити і хвороби гігантської устриці (*Crassostrea gigas*) в умовах культивування. – Севастополь, ЕКОСІ-Гідрофізика, 2010. – 218 с.

Монографія

(російською мовою)

Рецензенти – О. Г. Миронов, докт. біол. наук, проф.
В. І. Холодов, канд. біол. наук

Друкується за постановою вченої ради
Інституту біології південних морів НАН України
(протокол № 17 від 24 листопада 2010 р.)

Дизайн обкладинки та фото – А. В. Гаєвської

Підп. до друку 25.12.2010 Формат 60x84¹/₁₆ Бум. офсетна № 1 Друк офсетний
Друк. арк. 12.4 Обл.-вид. арк. 13.7 Зам. № 12 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.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1 УСТРИЦЫ СЕМЕЙСТВА НАСТОЯЩИХ УСТРИЦ (OSTREIDAE) – общая характеристика.....	11
ГЛАВА 2 ГИГАНТСКАЯ УСТРИЦА CRASSOSTREA GIGAS (THUNBERG, 1793) – общая характеристика	15
ГЛАВА 3 ПАРАЗИТЫ И БОЛЕЗНИ ГИГАНТСКОЙ УСТРИЦЫ, CRASSOSTREA GIGAS (THUNBERG, 1793), В УСЛОВИЯХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ: ОБЗОР	23
3.1. Паразиты, болезни и враги <i>Crassostrea gigas</i> в условиях культивирования.....	25
3.1.1. Вирусы (Viruses).....	25
3.1.2. Бактерии (Bacteria)	29
3.1.3. Паразитические грибы (Fungi).....	35
3.1.4. Паразитические простейшие (Protozoa)	40
3.1.5. Гельминты (Helminthes).....	53
3.1.6. Ракообразные (Crustacea)	63
3.1.7. Перфораторы раковины <i>Crassostrea gigas</i>	72
3.2. Гигантская устрица <i>Crassostrea gigas</i> – переносчик патогенов человека	87
3.2.1. Вирусы (Viruses).....	88
3.2.2. Бактерии (Bacteria)	90
3.2.3. Паразитические простейшие (Protozoa)	92
3.2.4. Трематоды (Trematoda)	94
3.2.5. Нематоды (Nematoda)	97
3.3. Гигантская устрица <i>Crassostrea gigas</i> – переносчик патогенов рыб	99

ГЛАВА 4	
ПАЗАРИТЫ И ВРАГИ ГИГАНТСКОЙ УСТРИЦЫ	
В УСЛОВИЯХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НА ЧЁРНОМ МОРЕ	101
4.1. Симбиофауна <i>Crassostrea gigas</i>	
в заливе Петра Великого (Японское море)	104
4.2. Фауна полихет, ассоциированная	
с <i>Crassostrea gigas</i> , культивируемой на Чёрном море	107
4.3. Губка <i>Pione vastifica</i> – перфоратор раковины	
<i>Crassostrea gigas</i> , культивируемой на Чёрном море	123
4.4. Симбиофауна обыкновенной устрицы (<i>Ostrea edulis</i>)	
в Чёрном море	141
ГЛАВА 5,	
или ЗАКЛЮЧЕНИЕ	151
ЛИТЕРАТУРА	171
ПРИЛОЖЕНИЕ 1	
Перечень латинских названий видов вирусов, бактерий и	
беспозвоночных животных (помимо <i>Crassostrea gigas</i>),	
упоминаемых в тексте	214
ПРИЛОЖЕНИЕ 2	
Перечень латинских названий видов позвоночных животных,	
упоминаемых в тексте	218

И устрица имеет врагов.

Козьма Прутков
«Плоды раздумья» (1854)

ВВЕДЕНИЕ

Морские и океанические беспозвоночные животные, наряду с рыбой, издавна являются важным источником удовлетворения потребностей человека в белковой пище и других элементах водного происхождения, отсутствующих в продуктах животноводства. В связи с этим все развитые страны мира активно осваивают биоресурсы как внутренних, так и внешних морей Мирового океана. Однако наблюдающееся в последние годы оскудение запасов природных популяций рыб и беспозвоночных заставило правительства многих стран обратить самое серьёзное внимание на товарное выращивание различных видов морских гидробионтов. Коммерческое производство морских рыб и беспозвоночных в мире быстро растёт, и не последнее место среди выращиваемых объектов занимает гигантская устрица (*Crassostrea gigas*).

Своё победное шествие по континентам гигантская устрица начала в начале 20-го века. До того её выращивали только в пределах её естественного ареала – в Японии, Китае и Корее. В 1912 или в 1913 гг. (по другим данным, это мероприятие было осуществлено в 1903 г.) устрица была впервые завезена в Британскую Колумбию (тихоокеанское побережье Северной Америки) из префектуры Мийяги (Miyagi, Япония)¹. Попытки переселить тогда восточную устрицу (*Crassostrea virginica*) на тихоокеанское побережье не увенчались успехом. В настоящее время гигантская устрица широко распространилась вдоль тихоокеанских берегов Северной Америки, включая Аляску, Канаду и США, Мексику. На тихоокеанском побережье

¹ Lavoie R. E. Oyster culture in North America: History, Present and Future // The 1st Intern. Symp. Proc. – Oyster Research Institute News. – No. 17.

США ежегодный уровень производства гигантской устрицы достигает почти 5 тыс. т мяса (Chew, 2003). В Мексику спат завозят из США. Однако с 1997 г. здесь возникли проблемы с заболеваниями спата, молоди и взрослых устриц, сопровождающиеся их гибелью.

В 1962 г. личинок гигантской устрицы завезли из Британской Колумбии (Канада) в Великобританию, а в 1964 г. некий фермер доставил в Нидерланды опять-таки из Британской Колумбии небольшую партию спата гигантской устрицы. С 1966 г. в течение нескольких лет большие поставки спата и взрослых особей *C. gigas* в эту страну выполнялись Японией. Единственное опасение вызывало то обстоятельство, что низкие температуры воды в данном регионе могут не позволить этому виду размножаться в таких условиях. Однако опасения оказались напрасны, и с 1982 г. гигантская устрица окончательно утвердилась в Нидерландах как коммерческий объект, выращиваемый в настоящее время практически всеми фермерами страны (Drinkwaard, 1999). И всё же основным производителем гигантской устрицы в Европе остаётся Франция, тогда как в мире пальма первенства в этом плане принадлежит Китаю: на долю этого производителя приходится более 80 % всего мирового производства этих моллюсков (к примеру, из 4.6 млн. т устриц, добытых в 2004 г. во всём мире, доля Китая составила 3.75 млн.т)..

В 1950 г. мировая продукция гигантской устрицы составляла всего 156 тыс. т, через 20 лет она возросла до 437 тыс. т, а в 1990-х достигла 1.2 млн. т. В 2000 г. в мире было добыто уже 3.9 млн т гигантской устрицы, в 2003 г. – 4.4 млн т, а в 2005 г. – 4.8 млн т (FAO Fishery Statistic; Pawino, 2010).

Основными доводами в пользу того предпочтения, которое фермеры оказали и оказывают гигантской устрице, в сравнении с другими моллюсками, являются, прежде всего, их быстрый рост и крупные размеры. Например, в Новой Зеландии этот моллюск достигает рыночной массы (~ 100 г) за 15 – 18 мес., тогда как местная скалистая устрица (*Saccostrea glomerata*) на таком же субстрате – за 36 мес., при этом её масса намного меньше (~ 70 г) (Dinamani, 1992).

Мясо гигантской устрицы называют «milk of the sea» (молоком моря) из-за высокого содержания протеинов, хорошего баланса необходимых аминокислот (Watanaba, 2010). Оно является источником гликогена, а также таких элементов, как цинк и медь, железо и

селениум. В сравнении с другими промысловыми моллюсками оно содержит цинка более чем в 10 раз и меди более чем в 7 раз. Известно, что уменьшение биологической концентрации цинка, меди и селениума в органе и ткани приводит к оксидатному стрессу. Средний состав мяса устриц выглядит следующим образом: белки 11 %, жиры 2 %, углеводы 6 %, зола 3 %, вода 78 %, имеются также витамины С и группы В.

В последние годы предпринимаются попытки разработать биотехнологию выращивания гигантской устрицы в условиях Чёрного моря. Однако, усилия специалистов, занимающихся выращиванием моллюсков, могут не дать ожидаемого результата по причине возникших в хозяйствах эпизоотий, вызванных различными организмами из числа простейших, гельминтов или ракообразных. Иногда возбудителями болезней становятся вирусы, бактерии или же грибы, для которых высокая скученность моллюсков на искусственных субстратах, слабый водообмен и обилие органики в этих местах создают благоприятные условия для их развития. К примеру, в заливе Хиросима (Япония), где *C. gigas* выращивали с 1946 г., была отмечена крупномасштабная гибель выращиваемых моллюсков в результате их поражения грамположительными, подвижными бактериями, предположительно, рода *Achromobacter*. У инфицированных устриц наблюдались клеточная инфильтрация и некроз тканей на фоне высокой численности бактерий (Takeuchi et al., 1960).

Особенно часто вирусные и бактериальные болезни возникают при выращивании личинок моллюсков, поскольку условия их культивирования – непроточная вода, обогащённая метаболитами личинок и скармливаемых им водорослей, высокие плотности личинок, – исключительно благоприятны для развития патогенных микроорганизмов. Определённую роль в развитии патологий и гибели моллюсков может сыграть загрязнение окружающей среды поллютантами органической и неорганической природы. Не следует забывать и о том, что сами моллюски, в том числе устрицы, в силу присущего им свойства накапливать в своём организме патогенные вирусы или токсические вещества, попадающие в окружающую среду в результате хозяйственной деятельности человека или продуцируемые в ней, например, динофлагеллятами, выступают в роли пассивного переносчика патогенных организмов и становятся опасными

для здоровья людей. Основной путь заражения людей – употребление в пищу сырых или же слабо обработанных моллюсков.

И, наконец, не менее интересен и тот факт, что в последнее время у моллюсков регистрируют ранее неизвестных у них паразитических организмов, отдельные представители которых, как, например, криптоспоридии, хотя и не вызывают у них патологических изменений, но представляют серьёзную опасность для здоровья человека (Гаевская, 2006а).

По этой причине эффективное развитие морской аквакультуры в решающей мере зависит от результатов изучения как экологической и эпизоотологической ситуации в районах размещения хозяйства, так и паразитофауны не только выращиваемых объектов, но и обитающих в районе хозяйства массовых видов гидробионтов. Помимо истинных паразитов, следует изучать также и некоторых комменсалов и даже хищных животных, а также отдельные виды из категории вредителей, поскольку при стрессовых ситуациях, каковые могут возникать в хозяйствах, не только паразитические, но и комменсальные и даже свободноживущие виды могут становиться патогенными для выращиваемых животных. Таким образом, паразитологический контроль должен быть одной из составляющих биотехнологии выращивания любых видов организмов, в том числе и моллюсков.

Итак, основная причина, способная серьёзно тормозить развитие индустрии морских моллюсков, в том числе устриц, это – болезни, имеющие не только экономические, но и социально-экономические последствия.

И ещё одна немаловажная деталь: в последние годы наблюдается расширение ареала многих видов патогенов, обусловленное их переносом с интродуцируемыми организмами, а также случайным заносом с балластными водами судов (Гаевская, 2004). Оказавшиеся в новом для себя водоёме вселенцы могут нарушить устоявшуюся систему связей в местных экосистемах и нанести им значительный ущерб. К примеру, в 1969 – 1970 гг. вспышка численности завезённой в зал. Хиросима (Япония) полихеты *Hydroides elegans* нанесла серьёзный удар по численности культивируемых устриц *C. gigas*; тогда экономический ущерб был оценён в 3 млн. японских йен (Arakawa, 1990).

Всё сказанное выше, а также то обстоятельство, что марикультуре *S. gigas*, в том числе и в водах Украины, в последние годы уделяется всё большее внимание, и побудило нас написать данную работу. В её основу положены материалы собственных паразитологических и микробиологических исследований гигантской устрицы на Чёрном море и весь доступный массив опубликованных данных по паразитологии и патологии этого моллюска в марихозьяйствах различных стран мира. Настоящая монография является первой подобной обобщающей сводкой по паразитам, комменсалам и болезням гигантской устрицы. Совершенно очевидно, что в ней речь пойдёт не только о собственно паразитах и вызываемых ими патологиях, но и о тех комменсальных и свободноживущих организмах, которые обитают в естественных и/или искусственных поселениях устриц и при определённых условиях. ~~При обращении к материалам, моллюсков~~ возможности, были использованы все доступные литературные источники по интересующей нас проблеме. При описании симбионтов и врагов *S. gigas* учтены последние изменения в систематике тех или иных тасонов. Однако в ряде случаев точки зрения разных авторов на таксономический статус того или иного вида (рода, семейства, отряда) не совпадают, по этой причине цитируются публикации, в которых отражена та или иная позиция авторов.

Изложение материала в монографии построено по следующей схеме: первоначально дана общая характеристика семейства настоящих устриц (*Ostreidae*) и гигантской устрицы *Crassostrea gigas*, а затем приведена характеристика паразитов и болезней, зарегистрированных у гигантской устрицы в условиях культивирования в различных регионах Мирового океана. Отдельный раздел посвящён описанию паразитов и комменсалов этого моллюска в условиях Чёрного моря. Список цитируемой литературы включает все источники, на которые сделаны ссылки в работе. Иногда ссылка на электронные издания делается непосредственно в тексте. Завершают монографию список видов паразитов, комменсалов и врагов, встречающихся в гигантской устрице, список видов беспозвоночных, помимо *Crassostrea gigas*, и позвоночных животных, которые по той или иной причине упоминаются в тексте, с указанием соответствующих номеров страниц.

В заключение считаем своим долгом выразить самую сердечную признательность администрации Института биологии южных морей НАН Украины и Научно-исследовательского центра ВС Украины «Государственный океанариум» – за моральную поддержку и предоставленную возможность выполнить настоящую работу, к. б. н. О. Ю. Вяловой – за предоставленный материал по устрицам из марихозяйства в Голубом заливе (южный берег Крыма), Dr Susan Bower (Scientist Emeritus, Pacific Biological Station, Fisheries and Oceans, Canada) – за разрешение использовать микрофотографию *Nocardia* из гигантской устрицы, Dr Keith Hiscock (Marine Biologist, Garden Cottage, Plymouth, UK) – за выполненные и предоставленные в наше распоряжение фотографии губки *Cliona celata*, Dr Geoff Read (NIWA, Веллингтон, Новая Зеландия) – за любезное разрешение использовать в монографии авторские фотографии полихет, Департаменту сельского, рыбного и лесного хозяйства Правительства Австралии – за предоставленную возможность скопировать размещённую на их сайте фотографию устрицы, поражённой *Perkinsus marinus*, Malcolm Storey (BioImages – Virtual Field-Guide, UK) – за разрешение использовать фотографию *Crepidula fornicata*, размещённую на www.bioimages.org.uk.

ГЛАВА 1

УСТРИЦЫ СЕМЕЙСТВА НАСТОЯЩИХ УСТРИЦ (OSTREIDAE) – ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Интересующие нас моллюски – устрицы рода *Crassostrea* – относятся к классу двустворчатых моллюсков, или двустворок (*Bivalvia*, или *Lamellibranchia*). Двустворки – двусторонне-симметричные животные, с раковиной, образованной двумя створками различной формы. Створки охватывают тело моллюска с боков и соединены на спинной стороне эластичной связкой – лигаментом. У спинного края створки расположена её выступающая часть – макушка. Утолщённый спинной край створки у большинства двустворок снабжён особыми выступами – зубами, образующими замок. Смыкание створок осуществляется одним или двумя мускулами (аддукторами, или замыкателями). Тело моллюска одето мантией, наружная поверхность которой выделяет раковину. Мантия состоит из правой и левой лопастей, которые срастаются по брюшному краю, образуя несколько отверстий, через которые мантийная полость общается с внешней средой. С брюшной стороны тело моллюска обычно имеет мускулистый вырост, называемый ногой. В ноге заключена биссусная железа, выделяющая шёлкоподобные нити – биссусы, при помощи которых моллюск прикрепляется к субстрату. В мантийной полости расположены жабры – по одной с каждой стороны тела. Пищеварительная система состоит из пищевода, желудка, печени, средней и задней кишки. Кровеносная система незамкнутая. Половые железы парные, располагаются вдоль спинной стороны тела. Двустворки – раздельнополые или гермафродитные животные; оплодотворение, как правило, наружное. Вышедшая из яйца пелагическая личинка претерпевает метаморфоз, распадающийся обычно на 3 фазы – трохофора, велигер, великонх. По характеру питания двустворки – фильтраторы, собиратели или же хищники.

Устрицы рода *Crassostrea* Sacco, 1897 входят в семейство Ostreidae Rafinesque, 1815¹ в составе подсемейства Ostreinae Rafinesque, 1815. Это – так называемые настоящие устрицы (true oysters). Моллюски этого семейства обладают очень характерной асимметричной толстостенной раковиной неправильной формы, варьирующей по своим очертаниям от округлой или треугольной до вытянутой клиновидной (рис. 1).



Рис. 1 Обыкновенная устрица *Ostrea edulis* из Чёрного моря (оригинал)

Более крупная выпуклая (большой частью левая) створка плотно прирастает к субстрату, а меньшая, более плоская и тонкая, образует своеобразную крышку. Верхушка створок прямая, причём на правой створке она обычно более прямая, чем на левой. Замочный край без зубцов; соединяющий обе створки лигамент располагается у замочного края с внутренней стороны. На внутренней поверхности каждой створки хорошо виден отпечаток места прикрепления замы-

¹ Создание для рода *Crassostrea* нового семейства Crassostreidae Scarlato et Starobogatov, 1979 не получило поддержки у систематиков, и данный род по-прежнему рассматривают в составе Ostreidae.

кательного мускула, при помощи которого обе створки смыкаются. Мантия открытая, сифонов не образует. Поскольку устрицы ведут прикрепленный образ жизни, нога, присутствующая у этих моллюсков на ранних стадиях развития, у взрослых особей отсутствует, нет у них также и биссусной железы. Полукруглой формы жабры окружают мощный аддуктор и состоят с каждой стороны тела из двух тонких пластинок, усаженных, как и мантия, мерцательными волосками, поддерживающими непрерывный сквозной ток воды вокруг тела животного. Благодаря действию этих волосков, моллюск постоянно получает свежую, богатую кислородом воду, а также находящиеся в морской воде пищевые частицы.

Устрицы – раздельнополые животные, плодовитость самок очень высока (у некоторых видов одна особь за сезон может дать до 500 млн яиц). Вышедшие в воду подвижные личинки плавают в течение нескольких дней, переносясь течениями в поверхностных слоях воды на значительные расстояния. Затем они оседают на дно и ползают по нему с помощью хорошо развитой ноги в поисках подходящего субстрата для прикрепления. У прикрепившейся личинки нога постепенно редуцируется и через некоторое время полностью исчезает.

Устрицы живут как поодиночке, так и колониями, предпочитая жесткие грунты – камни, скалы, песчано-каменистые грунты, поселяются также на искусственных субстратах или же на раковинах других моллюсков, на глубинах от 1 до 50 – 80 м. Как и многие прибрежные животные, живущие в приливно-отливной зоне, устрицы способны переносить некоторое опреснение; минимальная солёность, при которой они успешно выживают, составляет 12 ‰. Замечено, что уровень солёности отражается на скорости роста устриц и на их вкусовых качествах: лучшими считаются устрицы, выросшие при солёности от 20 до 30 ‰. При большей солёности (33 – 35 ‰) устрицы растут хорошо, но их мясо приобретает определённую жесткость. Во время сильных отливов колонии моллюсков могут обнажаться, поэтому многие виды устриц обладают способностью переживать длительное осушение.

Все устрицы – фильтраторы, питаются фитопланктоном, простейшими.

Большинство видов Ostreidae обитают в тропических, субтропических и умеренно-тёплых морях, а их распространение в более высокие широты лимитирует температура. Для успешного размножения этим моллюскам необходима достаточно высокая температура воды, минимум 16 – 18°C.

Семейство Ostreidae объединяет 16 родов²; типовой род *Ostrea* L., 1758.

Род *Crassostrea* имеет практически всесветное распространение, но не очень многочислен по количеству видов: по разным оценкам, он насчитывает 5 (Systema Naturae 2000), 7 («Catalogue of Life: 2008 Annual Checklist») или же 9 (Batista et al., 2005) видов. Типовой вид рода – *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1790).

Род *Crassostrea* объединяет одних из наиболее важных в промысловом отношении устриц, используемых в пищу человеком. Их употребляют в пищу сырыми (живыми), в обработанном или консервированном виде. Один из представителей данного рода – гигантская, или как её ещё называют, японская или же тихоокеанская, устрица *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) – в последние годы получил широкое распространение в мировой аквакультуре. Благодаря своей экологической пластичности, высоким темпам роста, крупным размерам (при благоприятных для жизни условиях раковина этого моллюска может вырасти до 35 и даже 40 см в длину), устойчивости ко многим заболеваниям, гигантская устрица успешно конкурирует с другими культивируемыми видами устриц, в частности, американской (*Crassostrea virginica*), листовой (*Ostrea denselamellosa* Lischke, 1868), португальской (*Crassostrea angulata* (Lamarck, 1828)), европейской плоской (*Ostrea edulis* L., 1758).

В 1980 г. гигантскую устрицу с целью акклиматизации завезли на Чёрное море.

Именно гигантская устрица и стала предметом нашего детального исследования.

² WoRMS. Ostreidae. In: Bouchet P., Gofas S., Rosenberg G. World Marine Mollusca database. 2010. – Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.eu/aphia.php?p=taxdetails&id=215>.

ГЛАВА 2

ГИГАНТСКАЯ УСТРИЦА

CRASSOSTREA GIGAS (THUNBERG, 1793) –

общая характеристика

Синонимы (по: Nehring, 2006):

Ostrea gigas Thunberg, 1793

Gryphaea angulata Lamarck, 1819 (?)

Ostrea angulata (Lamarck, 1819) (?)

Crassostrea angulata (Lamarck, 1819) (?)

Ostrea laperousii Schrenk, 1861

Ostrea talienwhanensis Crosse, 1862

Относительно синонимизации *Crassostrea angulata* и *Crassostrea gigas* существуют прямо противоположные точки зрения. Одни исследователи, основываясь на особенностях морфологии раковины личинок, экспериментальной гибридизации обоих названных видов, а также изучении энзимного полиморфизма рассматривают эти виды как синонимы (Menzel, 1974; Huvet et al., 2002). По мнению других (Batista et al., 2005), филогенетический, географический и цитогенетический анализы показывают, что *C. angulata* и *C. gigas*, хотя и близко связаны, но генетически отличаются. *C. angulata* также имеет азиатское происхождение; её родина – Тайвань, здесь даже обнаружена чистая популяция этого вида, а в северном Китае найдена смешанная популяция *C. angulata* и *C. gigas*. В Европу (Португалию) вид, скорее всего, попал в 16 – 17 веках, хотя Б. Дин (Dean, 1893) пишет, что этот вид растёт возле Лиссабона с незапамятных времён («since time immemorial»). Видимо, по причине столь давнего существования в европейском регионе эту устрицу называют португальской. И всё же в подавляющем большинстве последних таксономических и фаунистических сводок *C. angulata* указывают среди синонимов *C. gigas* (Brands, ...Systema Naturae 2000; Gofas, 2009; Hughes, 2008; Nehring, 2006).

Что касается синонимизации *Ostrea laperousii* с *Crassostrea gigas*, то в «Каталоге Жизни» («Catalogue of Life: 2008 Annual Checklist») ¹ этот вид приводят в качестве подвида *C. gigas* как *C. gigas laperousii*, вместе с двумя другими подвидами – *C. gigas gigas* и *C. gigas kumamoto*.

Видовое название *gigas* происходит от греческого γίγντας – гигант, гигантский, что связано с очень крупными размерами раковины данного вида. В русскоязычной научной и научно-популярной литературе этого моллюска чаще называют тихоокеанской устрицей, в англоязычной – giant oyster, giant Pacific oyster, Japanese oyster, immigrant oyster, Miyagi oyster, Pacific oyster, Pacific cupped oyster. Совершенно очевидно, что практически все эти названия указывают на географию происхождения вида. Поскольку истинное название данного вида связано не с географией, а с размерами моллюска, то мы считаем более правильным называть его гигантской устрицей.

Раковина гигантской устрицы удлинённо-овальная, с мелкозубренным краем, с плотными неравными по размерам и форме створками. Левая (нижняя) створка глубоко чашевидная, с концентрической скульптурой и 6 – 7 заметными рёбрами (рис. 2А); её боковые края иногда почти вертикальные. Правая (верхняя) створка плоская или слегка выпуклая, как бы лежит в чаше левой створки (рис. 2Б). Впадины правой створки соответствуют рёбрам на левой створке. Поверхность раковины неровная, с крупными клювовидными выростами, радиальными складками, концентрическими пластинами. Замечено, что форма раковины зависит от среды обитания моллюска, т.е. от типа субстрата, к которому прикрепилась личинка. В частности, мы установили, что у одиночных особей, осевших на пластмассовые пластинки с ровной поверхностью, раковины овальной формы, плоские, более или менее ровные. Моллюски, осевшие на коллекторы из мидиевых створок, образуют плотные поселения и имеют длинные, вытянутые в высоту створки с широкими радиальными рёбрами и складками (рис. 3).

¹ Accessed through: <http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2008/>.



Рис. 2 Раковина гигантской устрицы *Crassostrea gigas* (Чёрное море):
А – более крупная, нижняя, створка; Б – меньшая, верхняя, створка (оригинал)



Рис. 3 Форма раковины гигантской устрицы (Чёрное море) (оригинал)

Створки раковины образованы внешним конхиолиновым и основными карбонатными слоями, преимущественно с листоватой структурой. Раковина состоит в основном из карбоната кальция (93 – 97 %), в ней также содержатся небольшое количество воды, органические вещества, ряд микроэлементов.

Наружный цвет раковины варьирует; обычно он палево-белый или беловатый, желтоватый, голубовато-серый, на раковине часто видны пурпурные пятнышки или полосы, радиально отходящие от верхушки (рис. 2Б).

Внутренняя поверхность раковины белая; тёмное пятно указывает на место прикрепления мускула-замыкателя (аддуктора). Последний разделён на два отдела: больший (передний), состоящий из поперечно исчерченных мускульных волокон, и меньший (задний), состоящий из гладких волокон.

Гигантская устрица – протандрический гермафродит и первоначально обычно созревает как самец. У годовиков доля самцов несколько выше, чем самок, но с возрастом соотношение самцов и самок выравнивается. Однако соотношение полов в популяциях

сильно изменяется в зависимости от условий внешней среды. В зонах с обилием пищи в популяции старших по возрасту устриц доминируют самки, а в местах с ограниченной пищей возможна реверсия пола. Впервые устрицы нерестятся при длине 8 – 15 см. В зависимости от географического положения региона гаметогенез начинается при температуре 13 – 18°C (см. обзор: Dridi et al., 2006) и при солёности 15 – 32 ‰, однако очень редко завершается при более высокой солёности. Размножаются только при температуре выше 18 – 20°C, а минимальная температура, при которой возможен нерест, – 19°C (Diederich, 2005). Самки за один нерест продуцируют от 50 до 200 млн яиц диаметром 50 – 60 µm, вымётывая яйца мощным выбросом в виде белых облачков на расстояние до 30 см. Оплодотворение наружное, в столбе воды, происходит в течение 10 – 15 ч после нереста. Доля яиц, развивающихся до стадии оседания личинок, имеет тенденцию быстро уменьшаться при температуре выше оптимальной (23 – 25°C) и медленно уменьшается при температуре ниже оптимума (Cahn, 1950; Sato, 1948).

У *S. gigas*, выращиваемой в Чёрном море, выделено 6 стадий зрелости гонад (Золотницкий, Орленко, 2003). 1-я – стадия индифферентного состояния или половой инертности (в ноябре – январе); в этот период гонады практически полностью представлены соединительной тканью с «вкраплениями» очень мелких сжатых ацинусов. В середине или конце января – начале февраля число ооцитов в ацинусах и их размеры значительно увеличиваются (2-я стадия). В марте – апреле увеличивается число ацинусов с развивающимися половыми клетками, в которых интенсивно протекают процессы вителлогенеза (3-я стадия). В середине мая большинство устриц находится в преднерестовом состоянии (4-я стадия). Соединительная ткань становится тоньше, половые железы практически полностью представлены генеративными элементами. Нерестовый период (5-я стадия) обычно начинается в июне и характеризуется созреванием и эмиссией зрелых гамет. В посленерестовый период (6-я стадия), обычно начинающийся в июле, происходят некробиоз и резорбция невыметанных зрелых половых клеток. К сентябрю процесс завершается, и особи переходят в стадию половой инертности. В октябре – новая волна гаметогенеза: в половых железах появляются ооциты генеративной фазы и даже по-

ловые клетки фазы начала трофоплазматического роста. Однако начинающие развиваться половые клетки подвергаются резорбции.

Этапы полового цикла *C. gigas* в Чёрном море и в нативном ареале сходны и только несколько сдвинуты во времени: у берегов Крыма нерест происходит в конце мая – июне, а на Дальнем Востоке – в июле – августе (Золотницкий, Орленко, 2003; Яковлев, 1978).

Личинки планктонотрофные, свободно плавающие; в зависимости от температуры воды, солёности и обеспеченности пищей проводят в толще воды 2 – 4 недели. Достигнув длины 300 – 340 μm , оседают на дно и прикрепляются к субстрату при помощи цементного секрета, выделяемого железой ноги. Поскольку личинки отличаются высокой чувствительностью к факторам среды, то в естественных условиях до состояния спата выживают очень немногие из них. Довольно часто личинки оседают на раковины взрослых особей своего же вида, в результате чего образуются крупные скопления растущих вместе устриц, формирующих, в свою очередь, устричные рифы. После прикрепления в результате метаморфоза личинки переходят в ювенильную стадию.

Гигантская устрица растёт очень быстро и, в зависимости от региона выращивания, достигает рыночных размеров (крупнее 75 мм) за 18 – 30 мес. Длина раковины зрелых особей от 8 до 20 см, а отдельные экземпляры могут вырастать даже до 40 см. У берегов Великобритании моллюск вырастает до 18 см в длину (Hughes, 2008), на юго-востоке Северного моря как-то обнаружили устрицу длиной 31 см. В естественной среде эти устрицы могут жить до 30 лет.

C. gigas предпочитает каменистые или скалистые поверхности в прибрежной зоне, но может встречаться и на песчано-илистых или же песчаных грунтах, когда удобных и обычно предпочитаемых для поселения мест недостаточно. И всё же на мягких илистых грунтах этот вид практически не живёт вследствие чувствительности к заиливанию и заносу песком: известно, что повышение мутности воды негативно влияет на его рост и развитие. *C. gigas* обычно встречается от приливно-отливной зоны до глубины 80 м, но чаще до 40 м. Оптимальный диапазон солёности находится в диапазоне между 20 и 25 ‰; и хотя гигантская устрица может встречаться и при 12 ‰ и выживать при 42 ‰, размножение при такой солёности маловероятно. Более того, исследователи вообще отмечают отсутствие поселе-

ний гигантской устрицы в прибрежной зоне при солёности менее 10‰ и более 30 ‰ (van Broekhoven, 2005). По этой причине, обитая в морях с высокой солёностью, *C. gigas* обычно встречается в эстуарных участках, периодически подвергающихся опреснению. Гигантская устрица выдерживает понижение содержания кислорода до 2.9 мг л⁻¹. Ещё одна характерная черта данного вида: необычайно широкий диапазон температурной толерантности – от -1.8 до 35°C. И всё же нерест гигантской устрицы, как мы уже отметили, происходит только при температуре не ниже 19°C. Следует отметить, что яйца и личинки гигантской устрицы более чувствительны к факторам среды, прежде всего, солёности и температуре, чем взрослые особи (His et al., 1999).

Как и все представители семейства настоящих устриц, гигантская устрица питается, фильтруя поступающую в мантийную полость тела воду, в которой содержатся различные микроорганизмы, а также взвешенные органические вещества. Интенсивность фильтрации этих моллюсков очень высока: поселение устриц на 1 м² за один час пропускает через свой организм 677 л воды (Kater, 2002). Вместе с тем, подобный способ питания зачастую чреват неприятными последствиями: к моллюскам попадают и могут накапливаться в их организме различные бактерии и вирусы, а также паразитические простейшие, многие из которых потенциально опасны как для самих моллюсков, так и для здоровья человека.

В настоящее время гигантская устрица – один из самых распространённых представителей рода *Crassostrea*. Её выращивают практически повсеместно, где есть для этого соответствующие условия: в Азии, Европе (от Норвегии до Португалии и Испании, в средиземноморских странах), в Африке, Северной (от Аляски до Калифорнийского залива) и Южной Америке, в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии, в островных тихоокеанских государствах. Плантации этого моллюска есть даже на Фолклендских о-вах, куда в середине 1980-х годов было завезено 500 тыс. спата гигантской устрицы; самая крупная из них – в районе Дарвина – занимает площадь около 200 га (Otley et al., 2008). При этом во многих регионах *C. gigas* начинает выступать в роли активного вселенца, успешно осваивая всё новые прибрежные акватории, в частности вдоль берегов Европы, Северной Америки, Австралии, и выступая конкурентом местным

видам моллюсков, в том числе таким важным в промышленном отношении, как мидии или местные виды устриц². В Австралии начала 1990-х годов гигантскую устрицу даже окрестили «морским кроликом» (marine rabbit) (Ayres, 1992), видимо, памятуя печальные последствия завоза кроликов на этот континент.

Основными факторами, лимитирующими распространение гигантской устрицы, являются низкие температуры воды и высокая солёность. Однако наблюдающееся в последние годы повышение температуры Мирового океана, по мнению специалистов, благоприятствует продвижению *S. gigas* вдоль берегов Европы на север (Diederich et al., 2005).

Акклиматизация *S. gigas* в Чёрном море, начатая в 1980 г., была вызвана, прежде всего, необходимостью заменить исчезающую в этом водоёме обыкновенную устрицу *Ostrea edulis*. Исследования, проведённые в последние десятилетия, показали, что устричные банки в Чёрном море практически исчезли, а её биотопы заняты другими моллюсками (мидией, модиолой) (Губанов, 1990; Переладов, 2005). Однако за прошедшие с начала акклиматизации годы гигантская устрица не сформировала в Чёрном море естественных поселений, и потому личинок и спат возможно получать лишь в лабораторных условиях питомника. Вместе с тем, хорошо известно, что при выращивании в марихозяйствах любых моллюсков, в том числе устриц, возникает угроза распространения различных бактериальных и паразитарных заболеваний, о чём свидетельствуют многочисленные публикации на эту тему. К тому же, при стрессовых ситуациях не только паразитические, но и комменсальные и даже свободноживущие виды могут приносить вред выращиваемым моллюскам. И по сей день на бассейне проводятся активные исследования, связанные с технологией культивирования *S. gigas* (Золотницкий, 2004; Ладыгина, 2007; Пиркова, 2005; и др.), тогда как планомерное изучение эпизоотической ситуации в марихозяйствах по выращиванию этого моллюска практически отсутствует.

² Global Invasive Species Database. Accessed through: <http://www.invasivespecies.net/database/species/ecology.asp?si=797>.

ПАРАЗИТЫ И БОЛЕЗНИ ГИГАНТСКОЙ УСТРИЦЫ, *CRASSOSTREA GIGAS* (THUNBERG, 1793), В УСЛОВИЯХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ: ОБЗОР

Гигантская устрица (*Crassostrea gigas*) примечательна, прежде всего, тем, что в настоящее время в мировой аквакультуре моллюсков это – один из самых распространённых представителей не только данного рода, но и среди всех устриц семейства Ostreidae. Одной из основных причин, побудившей учёных и фермеров многих стран мира обратить внимание на этого моллюска, стало исчезновение местных видов устриц (чаще всего из-за многовекового бесконтрольного промысла, а также различных заболеваний), повлекшее за собой кризис устричной индустрии (кстати, аналогичная ситуация сложилась и на Чёрном море, но об этом несколько позже). Проиллюстрируем сказанное следующим примером.

В 1966 – 1969 гг. у берегов Франции среди повсеместно выращиваемой там португальской устрицы (*Crassostrea angulata*) вспыхнула так называемая «жаберная болезнь» («gill disease»), возбудителем которой был вирус. Заболевание сопровождалось гибелью моллюсков, что значительно снизило производство устриц в регионе. В 1970 – 1973 гг. вторая вспышка вирусной болезни привела фактически к полному исчезновению португальской устрицы у французского побережья. Кризис затронул 5000 фермеров, а ежегодный экономический ущерб, по ценам тех лет, составлял по меньшей мере 90 млн долларов США (Gouletquer, Héral, 1992). Очень похожая ситуация в те же годы сложилась в Нидерландах. Здесь широкомасштабная гибель плоской европейской, или обыкновенной, устрицы (*Ostrea edulis*), случившаяся зимой 1963 г., привела к резкому уменьшению её численности – с 120 млн. до 4 млн. особей (Drinkwaard, 1999). Марикультура этого вида, по мнению специалистов, перестала быть коммерчески жизнеспособной. Таким образом, необходимо было найти моллюска, выращивание которого было бы

экономически выгодно, и который заменил бы практически исчезнувшие местные виды устриц.

Гигантская устрица, отличающаяся быстрым ростом и крупными размерами, активно добываемая в странах юго-восточной Азии и уже выращиваемая, например, на тихоокеанском побережье США, куда её завезли из Японии в 1903 г., казалось, самой природой предназначалась для решения этой проблемы. К тому же, в те годы полагали, что *C. gigas* резистентна к ряду опасных заболеваний устриц, например, к вирусной болезни, поразившей *Crassostrea angulata*, к протозойным заболеваниям, вызываемым *Martelia* и *Bonamia* у многих видов устриц, к патогенному для европейской устрицы грибу *Ostracoblabe implexa* и т.д. (Elston, 1993; Ford et al., 1993; Gouilletquer, Héral, 1992). В 1971 – 1975 гг. во Франции была проведена широкая кампания по завозу производителей гигантской устрицы из Британской Колумбии (Канада) общей массой в 562 т, а в 1971 – 1977 гг. – спата из Японии общим количеством более 5 триллионов экз. (Grizel, Héral, 1991). Успех мероприятия был очевиден, и в немалой степени ему способствовали условия среды на атлантическом побережье Франции, исключительно благоприятные для выращивания гигантской устрицы. В итоге ежегодное производство *C. gigas* в стране начало быстро расти (в 1975 г. было выращено 85 тыс. т, в 1979 г. – 100 тыс. т), а затем этого моллюска стали выращивать и в других европейских странах, – Ирландии, Великобритании, Дании, Норвегии.

Летом 1970 и в течение всего 1971 гг. исследователи с удовлетворением отмечали отсутствие потерь среди завезённых во Францию из Японии и выращиваемых здесь устриц *C. gigas*, тогда как португальская устрица в это же время гибла здесь в массовом количестве (Comps, 1988). Однако прошло несколько лет и стало очевидным, что пресловутая устойчивость ко многим патогенам у *C. gigas* довольно относительна, что этот моллюск также подвержен инфекционным болезням и что у него тоже могут встречаться болезнетворные агенты, опасные не только для моллюсков, но и для человека. Об этом же свидетельствовали и публикации, касающиеся появления у гигантской устрицы в новых для неё регионах тех или иных паразитов и комменсалов, что в ряде случаев даже служило причиной прекращения работ по выращиванию этих моллюсков (например, в ряде островных государств во Французской Полинезии; см.

стр. 76). В изложенном ниже кратком обзоре имеющейся информации по паразитам, комменсалам, врагам и болезням *C. gigas* мы попытались показать значимость тех или иных вирусов, бактерий, простейших, а также многоклеточных животных в марикультуре этого моллюска. Заметим, что литература, посвящённая рассматриваемой проблеме, настолько обширна, что детальное описание той или иной группы организмов, встречающихся у гигантской устрицы, само по себе может стать темой отдельной монографии.

3.1. Паразиты, болезни и враги *Crassostrea gigas* в условиях культивирования

3.1.1. Вирусы (Viruses)

В 1977 г. во Франции впервые появляется сообщение об обнаружении в цитоплазме клеток соединительной ткани *C. gigas* вирусных частиц, похожих на те, что в 1970 – 1973 гг. вызвали гибель португальской устрицы, а в данном случае оказались патогенными и для гигантской устрицы (Comps, Vonami, 1977).

Вирусы – облигатные внутриклеточные паразиты, живущие только в живой клетке. Вирусы не имеют клеточного строения и представляют собой автономные генетические структуры, способные размножаться в чувствительных по отношению к ним клетках микроорганизмов, грибов, растений и животных. В самых общих чертах строение вируса можно описать так: вирусы представляют собой одну молекулу нуклеиновой кислоты, окружённую специальной протеиновой оболочкой (капсидом), которая защищает хрупкую нуклеиновую кислоту от неблагоприятного воздействия факторов среды и от разрушения.

В последующие годы вновь сообщается о серьёзном вирусном заболевании личинок *C. gigas* в аквахозяйствах (Elston, 1979; Leibovitz et al., 1978). С начала 1990-х вирусы (как правило, герпес- или герпес-подобные вирусы – Herpes-like virus – из семейства Herpesviridae¹) всё чаще становятся причиной заболеваний и гибели

¹ Вирусные частицы, морфологически похожие на герпесвирусы, впервые были выделены из морских беспозвоночных – тогда это были взрослые особи восточной устрицы *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) – в 1972 г. (Farley C. A., Banfield W. G., Kasnic J. R. G., Foster W. S. Oyster herpes-like virus // Science. – 1972. – 178. – P. 759 – 760).

личинок, спата и даже взрослых особей *S. gigas* в марихозяйствах; расширяется и география регистрации подобных случаев. Теперь среди стран, в которых регулярно отмечают гибель гигантской устрицы в результате вирусного поражения, не только Франция (Barbosa-Solomieu et al., 2005; Le Deuff et al., 1994, 1996; Lipart, Renault, 2002; Nicolas et al., 1992; Renault et al., 1994a, 1994b, 1995b, 2000a, 2001; Sauvage et al., 2009), но и такие страны, как Мексика (Vásquez-Yeomans et al., 2004, 2010), Ирландия (Cheslett et al., 2009), США (Burge et al., 2006, 2007; Friedman et al., 2005), Новая Зеландия (Hine, 1997; Hine et al., 1992).

Особенно драматично развивалась ситуация во Франции, где, например, в 1993 г. в четырёх хозяйствах погибало до 80 – 90 % трёх- – семимесячных устриц (Renault et al., 1994a). В 2008 г. в отдельных хозяйствах гибель устриц достигала 100 %, причём наиболее поражёнными оказывались моллюски 6- – 18-месячного возраста². Второй пик смертности устриц наблюдался в 2009 г.; тогда в некоторых популяциях погибло до 100 % спата. Детальное исследование поражённых моллюсков выявило в 90 % проб герпесвирусную инфекцию (Ostreid herpes virus 1, OsHV-1) и почти в 50 % проб – бактерий *Vibrio splendidus* (Beijerinck, 1900) (в некоторых пробах встречались другие виды *Vibrio*).

В июне 2009 г. Морской институт Ирландии сообщил о похожей гибели устриц на 13 фермах в стране; на семи из них из моллюсков также был выделен вирус OsHV-1. Через год, в июне – июле 2010 г., на фермах Ирландии зарегистрировали 14 вспышек поражения гигантской устрицы OsHV-1, при этом гибель моллюсков колебалась от 30 до 100 %³.

Герпесвирусы – род ДНК-содержащих вирусов, от сферических до плеоморфных; содержат линейную двухцепочечную ДНК. Диаметр вирионов 120 – 200 нм. В заражённых клетках подавляют синтеза

² Цит. по: Roberts H., Voller F., Sabirovic M. Increase in mortality of Pacific oysters in coastal France // VITT 1200 Oyster mortality in France. 28/08/2009. – 3 pp.

³ Rogan P. J. Suspected ostreid herpes virus 1 (OsHV1), Ireland // Available through: http://www.oie.int/wahis/public.php?page=single_report&pop=1&reportid=9577.

ДНК, РНК и белков. Встречаются у млекопитающих, птиц, рыб, черепаха. Герпесвирусы моллюсков отнесены в составе Herpesviridae к группе так называемых неклассифицированных вирусов (Unassigned Viruses) и не связаны близко с герпесвирусами позвоночных животных (Davison et al., 2005). До сих пор не совсем ясно, один ли вид вируса поражает разные виды моллюсков, или же у каждого вида хозяина паразитирует специфичный для него вирус (Hine et al., 1998), как это характерно для герпесвирусов позвоночных. Вместе с тем, экспериментальные исследования показали возможность переноса герпесвирусов между разными видами устриц (Arzul et al., 2001). К настоящему времени OsHV1 – единственный, наиболее полно изученный и распознаваемый патоген моллюсков, у которого известна и доступна полная геномная последовательность (Renault, 2008).

Инфицирование моллюсков OsHV-1 происходит на очень ранних стадиях их развития, что подтверждается его обнаружением уже у 2-дневных личинок (Barbosa-Solomieu et al., 2005). По этой причине гибель поражённых личинок носит прогрессирующий характер. Так, в одном из хозяйств на Северном о-ве в Новой Зеландии на 3 – 4-й день после нереста личинки *C. gigas* росли медленно или вообще переставали расти, на 7-й день гибель заражённых герпесвирусами особей превысила 60 %, а на 11-й достигла 100 % (Hine, 1997). Попадая в организм хозяина, вирусы поражают клетки соединительной ткани мантии, вельюма, жабр, интерстициальные и эпителиальные клетки, нервную систему, миоциты, гемоциты; на последнем этапе развития болезни тело личинок может быть полностью поражено вирусами. В иные годы гибель моллюсков в хозяйствах может достигать 80 – 90 % (Burge et al., 2007; Huerta, 2004; Renault et al., 1994a, 1994b) и, как мы видели, даже 100 % (см. ссылку 3 на стр. 26; Hine, 1997; Hine et al., 1992; Rogan, 2010). Смертность обычно связана с повышенными температурами воды (25 – 26°C) (Le Deuff et al., 1996; Nicolas et al., 1992).

И всё же некоторые исследователи (Vásquez-Yeomans et al., 2010) предполагают, что этиологическая роль герпесвирусов в гибели устриц не совсем ясна: то ли вирус вызывает у моллюсков эрозию жабр со всеми вытекающими отсюда последствиями, то ли какие-то условия провоцируют эту патологию и таким образом благоприятствуют развитию вирусов.

Столь же стопроцентно смертельным исходом может закончиться инфицирование иридовirusами велюма личинок *C. gigas* (длиной более 150 μm) (Elston, Wilkinson, 1985). Болезнь была зарегистрирована в штате Вашингтон (США) и получила условное название «Oyster Velar Virus Disease, OVVD», т.е. вирусная болезнь велюма устриц. Поражённые личинки не питаются, слабеют и гибнут.

На этом фоне явно не столь драматичными выглядят сообщения о регистрации вирусов в гаметоцитах *C. gigas*, хотя их авторы и предполагают возможное снижение плодовитости моллюсков при сильном инфицировании. Во всяком случае, именно так рассуждают исследователи (Choi et al., 2004), обнаружившие вирусы из семейства Parovaviridae у 3.3 – 7.1 % особей *C. gigas* на южном побережье Кореи. У инфицированных моллюсков вирусная пролиферация вызывала значительную гипертрофию и сжатие просвета полового протока, доступного для гаметогенеза, поэтому, по мнению исследователей, интенсивное поражение устриц может негативно повлиять на их плодовитость. Однако количественно оценить последствия этого влияния очень трудно, поскольку воспроизводство *C. gigas* в Корею, кстати, как и в Китае, зависит главным образом от сбора естественного спата.

Не так давно вышла ещё одна публикация (Garcia et al., 2006), авторы которой описали гаметоцитную гипертрофию у *C. gigas*, вызываемую вирусными частицами, обладающими особенностями представителей сразу двух семейств – Papillomaviridae и Polyomaviridae. И, наконец, от *C. gigas* из центрально-южного побережья Аляски описаны икосаэдрические вирусоподобные частицы размерами 38 – 40 нм (Meyers et al., 2009), похожие на те, что были обнаружены у гигантской устрицы в Корею (Choi et al., 2004) и Франции (Garcia et al., 2006).

В целом к настоящему времени у *C. gigas* зарегистрированы вирусы, принадлежащие к Herpesviridae, Iridoviridae, Papillomaviridae/Polyomaviridae, Parovaviridae и Reoviridae. Учитывая тот факт, что у морских моллюсков известны и другие вирусы, например, из Togaviridae, Paramyxoviridae, Picornaviridae, не исключено, что в будущем список регистрируемых у гигантской устрицы вирусов

расширится. В немалой степени этому способствует постоянное совершенствование методов обнаружения и диагностики вирусов.

Итак, вирусное поражение гигантской устрицы в условиях марихозяйств, особенно на стадии выращивания личинок, может оказать серьёзное негативное влияние на эффективность хозяйства, сведя на нет все усилия фермеров и приведя к экономическим потерям. Мер борьбы с вирусными инфекциями пока не разработано. В качестве превентивных мер в хозяйствах следует осуществлять регулярный отбор проб для контроля вирусологической ситуации, а также запретить вывоз моллюсков из заражённых акваторий в регионы, свободные от инфекции.

3.1.2. Бактерии (Bacteria)

В последнее время в аквакультуре *C. gigas*, особенно на ранних стадиях развития моллюсков, не меньше, чем вирусы, если не большее значение приобретают бактерии (Estes et al., 2004).

Бактерии – микроскопические организмы, относящиеся к прокариотам, т.е. доядерным организмам (Prokaryotae). У них имеется примитивное ядро без оболочки, ядрышка и гистонов, а в цитоплазме отсутствуют высокоорганизованные органеллы (митохондрии, аппарат Гольджи, лизосомы и др.). Клетка бактерий обычно окружена проникаемой клеточной стенкой, которая определяет её форму и выполняет механические и физиологические функции.

Уже в начале 1980-х годов в ряде хозяйств, занимающихся выращиванием *C. gigas*, была зарегистрирована гибель личинок и спата, вызванная бактериями рода *Vibrio* Pacini, 1854, входящими в состав семейства Vibrionaceae в класс **Gammaproteobacteria** (Garland et al., 1983; Jeffries, 1982; Nottage, Birkbeck, 1986).

Vibrio – грамтрицательные бактерии размерами 2 – 3 x 0.5 – 0.8 µm, в форме короткой, изогнутой в виде запятой палочки с одним полярным жгутиком. Обычно подвижные, но встречаются и неподвижные виды. Спор и капсул не образуют, но у большинства видов клетка покрыта оболочкой, образованной выростом наружного слоя клеточной стенки. Мезофильные и хемоорганотрофные, в большинстве случаев оксидазоположительные, с факультативным ферментативным метаболизмом. Включают виды, патогенные для беспозвоночных и позвоночных животных.

Начиная с середины 1980-х, вдоль побережья Франции в летнее время по мере повышения температуры воды регулярно наблюдается гибель *C. gigas* (60 – 100 %), вызываемая *Vibrio splendidus*, причём не только в устричных хозяйствах, но и в естественных поселениях этих моллюсков (Lacoste et al., 2001; Le Roux et al., 2002). Болезнь поражает только 6 – 12-месячных устриц размерами 5 – 40 мм и массой 100 – 800 мг, при этом потери колеблются от 10 до 80 %. И всё же до начала 1990-х полагали, что эти бактерии не обладают патогенными свойствами, следовательно, не имеют хозяйственного значения. Однако в последующем различные штаммы, фенотипически связанные с *V. splendidus*, стали ассоциировать с заболеваниями и гибелью личинок и/или молоди моллюсков, креветок, иглокожих, а также рыб (Gouilletquer et al., 1998; Lacoste et al., 2001; Le Roux, Austin, 2006; Sugumar et al., 1998). Эпидемиологическое изучение штаммов *V. splendidus*, вызывающих летнюю гибель *C. gigas*, продемонстрировало серьёзные генетические различия внутри этой группы (Le Roux et al., 2002).

Заметим, что летняя смертность *C. gigas* является серьёзной проблемой индустрии этих моллюсков во всём мире. В Японии, например, в хозяйствах, расположенных на западном побережье, бактериальный некроз, вызываемый *V. splendidus* biovar II, регулярно приводил к массовой гибели 2 – 8-дневных личинок гигантской устрицы, которая иногда достигала 100 % (Sugumar et al., 1998). Во время гибели личинок этих же бактерий обнаружили в гонадах некоторых производителей устриц, которые, скорее всего, и были носителями патогена и источником его распространения в период нереста.

С 2000-х годов подобные сообщения становятся практически регулярными (Elston et al., 2008; Estes et al., 2004; Garnier et al., 2007, 2008; Gay et al., 2003, 2004; Hasegawa et al., 2008, 2009; Labreuche et al., 2006; Lacoste et al., 2001; Le Roux et al., 2002, 2005; Waechter et al., 2002 и т.д.). Детально исследуются молекулярные и фенотипические характеристики, патогенные свойства и распространение *Vibrio*, изолируемых из *C. gigas*, влияние факторов среды на заболеваемость моллюсков. К примеру, показано, что патогенное воздействие *Vibrio aestuarianus* (штамм 01/32) на ювенильных устриц связано с подавлением функционирования гемоцитов (Labreuche et al., 2006), что основным вирулентным фактором у ряда видов *Vibrio* для личинок *C.*

gigas является продуцируемая этими бактериями металлопротеаза (Hasegawa et al., 2009). Из инфицированных устриц даже описывают новые виды и подвиды *Vibrio* (*Vibrio aestuarianus* subsp. *francensis* Garnier et al., 2008; *V. crassostreae* Faury et al., 2004; *V. gigantis* Le Roux et al., 2005).

Иногда личинок устриц поражают смешанные инфекции 2 – 3 родов бактерий, как, например, в 1980 г. в Тасмании, когда в одном из хозяйств наблюдалась высокая смертность личинок и спата *C. gigas* из-за поражения *Vibrio* и *Alteromonas* spp. (Garland et al., 1983). В более поздней работе (Garland, 1988) исследователи уточнили видовое название *Vibrio* – *V. tubiashii* Hada et al., 1984 – и высказали предположение, что патогены попали к личинкам с пищей, т. к. оплодотворённые яйца не были инфицированы. Тогда в хозяйстве погибло от 15 до 100 % личинок *C. gigas*. В то же время, вполне вероятно, что в описываемом случае интенсивное развитие *Alteromonas* в устрицах носило вторичный характер; эти бактерии являются обычными обитателями водных масс и грунта и не опасны ни для моллюсков, ни для человека, ни для рыб. В частности, *Alteromonas*-подобные бактерии были выделены в Чёрном море из морской воды, моллюсков (мидий, рапан, митилястеров) и актиний (Онищенко, 2001, 2003). Гибель устриц вызывается сочетанным поражением вирусами и бактериями. Описанная выше гибель гигантской устрицы во Франции летом 2009 г., когда в большинстве районов наблюдалась 10 – 100 % гибель спата (моложе 12 мес.), была связана с инфицированием моллюсков герпесвирусом (OsHV-1) и двумя видами *Vibrio* (*V. aestuarianus* и *V. splendidus*)⁴. Пытаясь предотвратить распространение болезни, Министерство сельского хозяйства и рыболовства Франции запретило вывоз спата и ювенильных устриц из заражённых мест в регионы, свободные от инфекции. Распоряжение должно было оставаться в силе до тех пор, пока смертность среди моллюсков не опустится ниже 15 %.

Ещё одна группа бактерий, регистрируемых у *C. gigas*, это – *Rickettsia* da Rocha-Lima, 1916 из семейства Rickettsiaceae (**класс Alphaproteobacteria**) (Azevedo, Villalba, 1991; Comps, 1983; Comps et al., 1977, 1979; Renault, Cochenec, 1994).

⁴ Цит. по: Ifremer website 2009 – www.ifremer.fr/crlmollusc/page_lab0/News.htm.

Rickettsia – мелкие грамтрицательные, не образующие спор, высоко плеоморфные бактерии: кокки (0.1 μm в диаметре), палочки (1 – 4 μm длиной) или нити (до 10 μm). Не растут на средах. Облигатные внутриклеточные паразиты, поселяющиеся в цитоплазме или ядре клетки беспозвоночных и позвоночных животных и размножающиеся только внутри неё. В последние 20 лет риккетсии стали привлекать внимание всё большего числа исследователей, поскольку выяснилось, что они имеют серьёзное эпидемиологическое и медицинское значение.

В моллюсках риккетсии локализуются, как правило, в эпителиальных клетках жабр, пищеварительной железы, мантии, реже сифона и почек, внутри клеток соединительной ткани мантии, пищеварительной железы, гонады и её протоков, в эндотелиальных клетках мелких кровеносных сосудов пищеварительной железы (Wu, Pan, 1999). У *C. gigas* их находили в цитоплазме жаберного эпителия; в местах поражения наблюдались лизис эпителия, исчезновение апикальных микроворсинок и ресничек с последующим разрушением и дезинтеграцией клеток жаберного эпителия (Azevedo, Villalba, 1991; Renault, Cochenne, 1994). К слову, при высокой интенсивности поражения *C. gigas* можно ожидать более серьёзного негативного влияния риккетсий на её организм. Известно, например, что у *Crassostrea virginica* заражённость риккетсиями сопровождалась физическим искривлением и разрывом структур клеток, изменением количества и качества клеточных органелл (меньшее количество митохондрий и сжатие или отсутствие ядер), а также влиянием продуцируемых бактериями токсинов на функционирование клеток моллюска (Couch, 1985). В марихозаиствах Китая в 2001 – 2003 гг. из погибающих устриц (*Crassostrea ariakensis*) были выделены *Rickettsia*-подобные организмы (*Rickettsia*-like organisms), локализовавшиеся в цитоплазме эпителиальных клеток и клеток соединительной ткани жабр, мантии и пищеварительной железы (Sun, Wu, 2004). Мексиканские исследователи также выражают озабоченность по поводу возможного негативного влияния риккетсий на здоровье устрицы *Crassostrea corteziensis*, выращиваемой в этой стране (Cáceres-Martínez et al., 2010). Следующая группа бактерий, на которой мы остановимся, это – *Nocardia* Trevisan, 1889 (семейство Nocardiaceae, тип **Actinobacteria**).

Nocardia – аэробные, грамположительные, кислотоустойчивые, неподвижные палочкообразные бактерии, формирующие ветвящиеся филаменты. Каталазоположительные. В роде около 90 видов, часть из них относится к группе патогенных для различных животных.

Впервые заболевание *S. gigas*, в качестве возбудителя которого конкретно названы бактерии рода *Nocardia*, описано в конце 1980-х (Friedman et al., 1988). Болезнь, которую называли тогда «фатальной воспалительной бактериемией, фокальным некрозом и множественными абсцессами» («fatal inflammatory bacteremia, focal necrosis, multiple abscesses») (Elston, 1989), охватила тогда моллюсков вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки – в штате Вашингтон (США) и в Британской Колумбии (Канада). Было высказано предположение, что возбудителя когда-то завезли в эти воды вместе с посадочным материалом из Японии, где эта болезнь известна давно (Imai et al., 1968; Numachi et al., 1965) и, безотносительно к таксономическому статусу её возбудителя, именно там получила название «множественные абсцессы». Впоследствии на материале от устриц из Северной Америки был описан новый вид *Nocardia* – *N. crassostreae* Friedman et al., 1998. У моллюсков, поражённых нокардиозисом, наблюдаются коричневые пятна на мантии, или же выступающие округлые жёлтые или зелёные узелки на мускулезамыкателе, жабрах, сердце и мантии. Их диаметр обычно доходит до 2 мм, иногда до 1 см. Узелки состоят из гемоцитов хозяина, окружённых филаментозными бактериями (Bower, 2006; Friedman, Hedrick, 1991; Friedman et al., 1991a, 1998). При обсуждении с известным специалистом в области патологии моллюсков Д-ром Сюзан Боуэр (Susan Bower) проблемы обнаружения нокардий в организме устриц она рекомендовала нам подчеркнуть то обстоятельство, что выявить этих бактерий в тканях устриц легче всего после окраски тканей красителями по Грамму (рис. 4), поскольку грамположительные *Nocardia* легко обнаруживаются под микроскопом в образцах тканей, окрашенных таким способом: ««...» you should indicate in your book that it is much easier to detect *Nocardia* sp. in the tissues of oysters after the tissues are stained with Gram stain. Because these bacteria are strongly Gram positive, they are easy to see (microscopically) in Gram stained tissue samples.» (из письма С. Боуэр).

Летом 2006 г. этих бактерий зарегистрировали уже в Европе: в тот год в Нидерландах наблюдалась высокая смертность *C. gigas*, при выяснении причин которой из моллюсков выделили *Nocardia crassostreae*, а также *Nocardia* sp. и *Vibrio aestuarianus* (Engelsma et al., 2008). При клиническом обследовании у моллюсков были выявлены жёлто-зелёные повреждения, характерные для нокардиозиса.

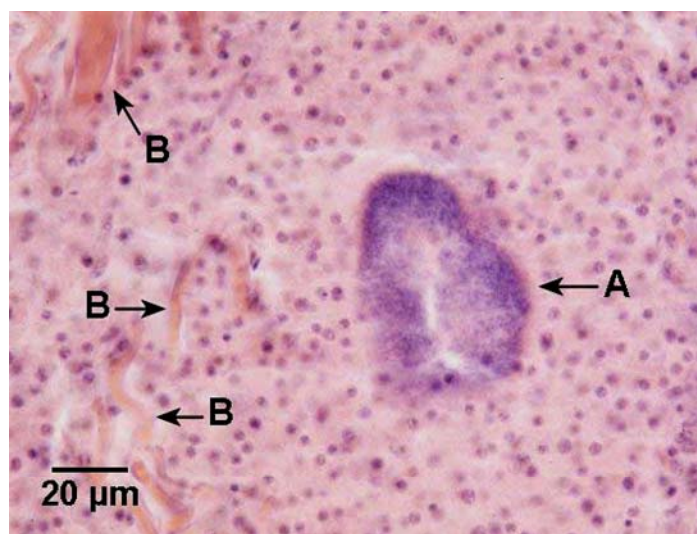


Рис. 4 Срез через крупное повреждение аддуктора гигантской устрицы, поражённой нокардиозисом. Мощная аккумуляция гемоцитов вокруг колонии *Nocardia* sp. (A) разорвала мышечные волокна (B) (из: Bower, 2006; публикуется с любезного разрешения автора).

И, наконец, несколько слов о бактериях рода *Chlamydia* Jones et al., 1945 (тип **Chlamydiae**), которых редко регистрируют у *C. gigas*, но которые, тем не менее, также могут быть патогенными для неё и даже стать причиной гибели.

Chlamydia – облигатные неподвижные внутриклеточные паразиты округлой формы, диаметром 250 – 350 нм. Обладают гемагглютинирующей и токсической активностью. Относительно устойчивы во внешней среде. Хламидий регулярно отмечают у различных видов устриц, мидий, гребешков, клэмов, мерценарий и т.д. (Cajaraville, Angulo, 1991; Morrison, Shum, 2006; Renault, 1995; и др.).

В 1992 – 1993 гг. на атлантическом побережье Франции отмечались случаи гибели *C. gigas*, вызванные хламидия-подобным организмом (*Chlamydia-like organism*); на отдельных участках смертность среди двухлетних моллюсков достигала 30 % (Renault, Cochennec, 1995). Доля заражённых устриц в различных пробах колебалась от 30 до 66.6 % (в среднем 53.2 %). Паразиты локализовались в ктенидиях и мантии, вызывая образование макроскопических, хорошо заметных повреждений. В поражённых гипертрофированных клетках наблюдались лизис и гемоцитная инфильтрация. Уражающая патогенность отдельных представителей *Chlamydia* для человека, изучению систематической принадлежности выявленных в моллюсках хламидий (видовой состав патогенных для человека хламидий хорошо известен), их биохимических и физиологических особенностей следует уделить более серьёзное внимание.

Итак, совершенно очевидно, что поражение гигантской устрицы, особенно на ранних стадиях развития, бактериями, причём не только представителями *Vibrionaceae*, но и ряда других семейств, может представлять серьёзную угрозу для марихозяйств, занимающихся выращиванием этих моллюсков (Garland et al., 1983; Griscowsky, Liston, 1974; Nottage, Birkbeck, 1986; Sun, Wu, 2004; Takeuchi et al., 1960; и многие др.). В природных условиях меры борьбы с бактериальными болезнями моллюсков пока не разработаны, а потому речь может идти только о превентивных мерах, направленных на создание в хозяйстве оптимальных условий для выращивания моллюсков и предотвращение возможных контактов с неблагополучными по бактериальным заболеваниям хозяйствам. Мы ещё вернёмся к встречаемости у *C. gigas* различных бактерий (см. раздел 3.2), но уже в связи с ролью этих моллюсков в качестве переносчиков микроорганизмов, опасных для здоровья человека.

3.1.3. Паразитические грибы (Fungi)

Грибы (Fungi) – своеобразная и чрезвычайно разнородная группа бесхлорофильных организмов. Тело подавляющего большинства грибов состоит из тонких нитчатых гиф, в совокупности образующих грибницу, или мицелий. Размножаются путём фрагментации гиф (вегетативное размножение) и спорами, которые образуются бесполом (простое деление клеток) и половым (слияние двух клеток с образо-

ванием зиготы) путём. У ряда грибов половое размножение отсутствует. Питаются только готовыми органическими веществами, т.е. принадлежат к гетеротрофным организмам, а по типу питания разделяются на сапрофитов и паразитов.

Среди всех грибов, регистрируемых у морских моллюсков, наибольшую известность в силу своей высокой патогенности для заселяемых им хозяев приобрёл *Ostracoblabe implexa* Bornet et Flahault, 1889.

Ostracoblabe implexa – гриб неясного таксономического положения⁵. Стеногалинный теплолюбивый вид, с интраматриальным бесцветным мицелием. Гифы прямые, диаметром около 2 μm , поверхность клеточной стенки гладкая. Молодые гифы не септированы, но по мере старения гриба наблюдаются грануляция и возникновение септ. Наряду с апикальным типом прорастания гиф встречается латеральный, с чем связано наличие многочисленных ответвлений. На гифах встречаются также интеркалярно расположенные овоидной формы утолщения размером 4 x 6 μm . Рост гриба ограничен водами, в которых температура выше 20 – 22°C держится более 2 недель. Оптимальный рост в лабораторных условиях наблюдается при 30°C, при 35°C рост отсутствует. Хорошо растёт в естественной и искусственной морской воде с добавлением экстракта дрожжей (1 г л⁻¹) и пептона (1 г л⁻¹), при понижении их концентрации до 0.02 г л⁻¹ не растёт (Alderman, Jones, 1971a). Свет ингибирует рост гриба.

O. implexa широко распространён в тропических и умеренно-тёплых водах Мирового океана. Этот гриб обладает способностью растворять известковый субстрат, а потому поселяется не только в раковинах моллюсков, но и в кораллах, на известковом субстрате. К примеру, на севере Ямайки или же на Таити его обычно находят в кораллах, в которых он просверливает очень тонкие, диаметром 1 – 2 μm , ветвящиеся ходы с маленькими узелковыми расширениями (Heindel et al., 2009; Perry, 1998). Однако чаще всего информация об *O. implexa* связана с вызываемыми этим грибом эпизоотиями среди

⁵ В одной из последних сводок по морским грибам Европы (Landy E. T., Jones G. M. What is the fungal diversity of marine ecosystems in Europe? // Mycologist. – 2006. – 20. – P. 15 – 21.) против каждой таксономической позиции *Ostracoblabe implexa* – тип, класс, подкласс, отряд, семейство – авторы поставили только два слова «Insertae sedis», т.е. положение неясно.

моллюсков (Губанов, 1990; Alderman, Jones, 1971b; Diggles et al., 2007; Lee et al., 1982 и др.). В частности, в различные периоды конца 19-го и в 20-м столетиях в Европе *O. implexa* нередко становился причиной эпизоотий среди устриц, прежде всего, *O. edulis*. Впервые его обнаружили у плоской устрицы во Франции, в Аркашоне, в 1870-х годах; позже А. Жиар (Giard, 1894) описал его природу и отнёс к схиномицетам под названием *Myotomus ostrearum* Giard. Однако несколькими годами раньше этот вид уже был описан как *Ostracoblabe implexa* Bornet et Flahault, 1889. В научной, научно-популярной и справочной литературе можно встретить разные названия заболевания, вызываемого *O. implexa*: «disease of the foot (англ.), maladie du pied (франц.)» («болезнь ноги», хотя известно, что взрослые устрицы не имеют ноги), «disease of the hinge ligament (англ.), maladie de la charnière (франц.)» («болезнь замка лигамента»), «shell disease, Dutch shell disease» (англ.) («раковинная болезнь»). Встречается этот грибок и в Чёрном море, где он стал одной из основных причин исчезновения в этом водоёме *O. edulis* (Губанов, 1990).

На начальной стадии поражения у годовалых устриц болезнь проявляется наличием маленьких ярко-белых пятнышек в растущем крае раковины. Эту раннюю стадию, по мнению специалистов, ещё можно вылечить химическими препаратами, но позднее, когда появляются наросты, подобные меры становятся абсолютно бесполезными. При прогрессировании болезни белые пятна, чей диаметр варьирует от 0.5 до 3.0 мм, встречаются уже на внутренней поверхности раковины, где первоначально образуют маленькую, слегка выступающую округлую зону. Затем в центре зоны возникает тёмное пятно, которое указывает на проникновение гриба в мантийную полость. Пятна постепенно срастаются, формируя типичное пятно, также с характерной округлой поверхностью (рис. 5).

Дальнейшее развитие гриба вызывает у поражённого моллюска нарушение процесса кальцификации раковины: мантийные клетки секретируют огромное количество конхиолина, откладывающегося на поражённых участках створок в виде крупных наростов от зелёного до коричневого цвета. Если грибом поражена зона вокруг места прикрепления аддуктора, то прикрепление мускула ослабевает. При сильном развитии гриба наросты встречаются и в области замка, который в результате ненормально развивается и на дорсальном уча-

стке приобретает клювовидный вид, вследствие чего раковина уже неспособна нормально закрываться. В конечном итоге замок ломается, створки не могут плотно закрыться и моллюск погибает.

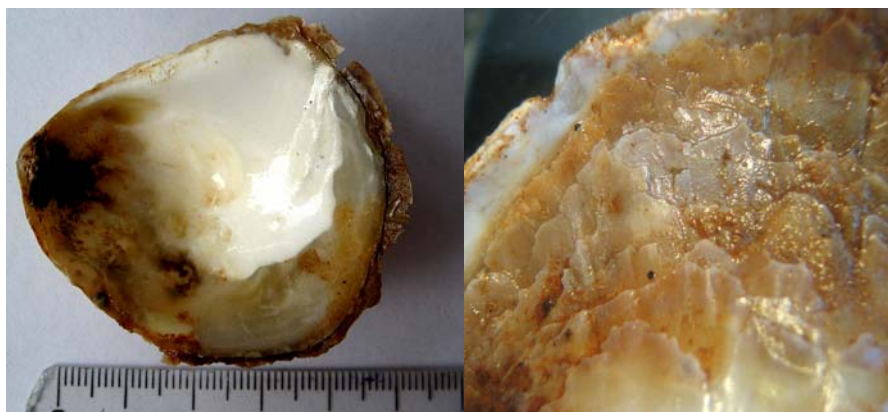


Рис. 5 Раковина плоской устрицы *Ostrea edulis*, поражённая *Ostracoblabe implexa* (слева – внутренняя поверхность, справа – наружная поверхность) (Чёрное море, Севастополь) (оригинал)

В столь тяжёлой форме заболевание обычно встречается у *O. edulis* в Нидерландах, Франции, Великобритании, в Новой Шотландии (Северная Америка), на Чёрном море. В Нидерландах и Франции заболевание несколько раз приводило к массовой смертности обыкновенной устрицы, при этом молодые моллюски более восприимчивы к инфицированию, чем старые. Известны эпизоотии среди устриц, вызванные их поражением грибом, и в других регионах. В частности, в конце 1972 г. на Гавайях в зал. Перл Харбор в результате грибковой инфекции погибло 99 % устриц (Lee et al., 1982).

Что касается регистрации *O. implexa* у *C. gigas*, то информация по данному вопросу очень скудна. Здесь, прежде всего, следует отметить публикацию А. В. Пирковой (2002) и её же с соавтором (Пиркова, Дёменко, 2008) об обнаружении *O. implexa* у гигантской устрицы в Чёрном море в районе Севастополя. Цитируемые авторы обнаружили раковинную болезнь у 3.5-летних особей гигантской устрицы, содержащихся на глубине 4 – 6 м в садках. Описывая этот случай, авторы (Пиркова, Дёменко, 2008) подчёркивают одно нема-

ловажное обстоятельство: в течение года здесь не производилась чистка устричных садков, в результате чего у многих устриц край мантии и жабры были покрыты слоем ила, внутри садков накопились ил и биоотложения, а сами садки обросли гидроидами, что серьёзно затруднило водообмен, а, следовательно, и поступление кормовых объектов к моллюскам. Испытывающиеся недостаток пищи устрицы были сильно истощены, что в немалой степени благоприятствовало их заражению грибом, чьи споры, по мнению авторов, находятся в иле.

Заметим, что В. В. Губанов (1990), исследовавший в своё время *S. gigas*, выращиваемую в двух черноморских хозяйствах совместно с поражённой раковинной болезнью местной устрицей, не обнаружил у гигантской устрицы симптомов этой болезни.

В настоящее время *O. implexa* зарегистрирован у моллюсков в водах Индии, Европы (Португалия, Франция, Нидерланды, Великобритания), Канады (оба берега), на о-вах Кука (Diggles et al., 2007), во Французской Полинезии (Мао Ше et al., 1996), в Чёрном море (Губанов, 1988, 1990; Пиркова, 2002; собств. данные). Надо полагать, что в действительности ареал вида намного шире, а обнаружение *O. implexa* в других регионах Мирового океана – только вопрос времени. В пользу этого говорит и тот факт, что помимо моллюсков гриб живёт в кораллах и в скалах. Более того, возраст *Ostracoblabe* насчитывает, по меньшей мере, 20 – 25 млн. лет: многочисленные следы эндолитической деятельности *O. implexa* (или, скорее, родственного ему вида *Ostracoblabe*) найдены у устриц, в частности у *Crassostrea? hatcheri* из отложений позднего олигоцена – раннего миоцена на Патагонии (Parras, Casadio, 2006).

В. В. Губанов (1990) предполагает два основных способа заражения моллюсков: контактный, который связан с прорастанием мицелия от больного моллюска к здоровому, и с помощью зооспор или фрагментов мицелия, переносимых водными массами. Довольно часто заражению молодых устриц благоприятствует наличие на дне раковин мёртвых устриц, поражённых грибом. Учитывая это, в Нидерландах в целях предупреждения заражения грибом молодых моллюсков с устричных банок убирают старые раковины, чтобы уничтожить источник распространения *O. implexa*, а спат рекомендуется помещать в зоны, где нет раковин погибших устриц. В качестве пре-

вентивных мер, безусловно, следует запретить перевозку раковин или живых устриц в те регионы, где болезнь не встречается.

И, наконец, среди публикаций, касающихся регистрации тех или иных организмов, в том числе грибов, у *C. gigas*, встретилась любопытная информация (Sawyer, Meyer, 1977) об обнаружении в мантийной жидкости этого моллюска гриба *Sterigmatomyces halophilus* Fell, 1966. Гриб интересен тем, что не образует гиф и половых клеток, а некрупные, сферической или овальной формы вегетативные клетки продуцируют от 1 до 10 коротких ножек, заканчивающихся терминально только одной почкой (конидием). Поскольку *S. halophilus* относится к числу обычных обитателей донных осадков и морской воды и очень редко встречается в обитателях моря, то нет оснований рассматривать его потенциально патогенным для устриц.

3.1.4. Паразитические простейшие (Protozoa)

Когда во Франции принимали решение об акклиматизации *C. gigas*, то одним из аргументов в его пользу была предполагаемая резистентность этого моллюска к паразитическим простейшим, прежде всего, *Perkinsus*, *Marteilia* и *Bonamia*. Известно, что представители этих родов высоко патогенны для многих видов промысловых моллюсков (Berthe et al., 2004; Meyers et al., 1991), в связи с чем их даже включили в список заболеваний, информация о которых обязательно поступает во Всемирную организацию здоровья животных (ОИЕ)⁶. Возможно, косвенными аргументами в пользу подобной точки зрения служили отдельные публикации, в которых сообщалось об отсутствии в том или ином регионе у *C. gigas* этих опасных паразитов при одновременном их обнаружении там же у других видов моллюсков. Например, у *C. gigas*, выращиваемой в Новой Зеландии, в 1979 – 1991 гг. исследователи встречали только непатогенных эктокомменсалов и не находили болезнетворных паразитов (Hine, 1997). В южно-австралийских водах у двух видов морского ушка *Haliotis* обнаружили *Perkinsus*, но не нашли его у выращиваемой здесь же ги-

⁶ Всемирная организация здоровья животных создана в 1924 г. как Office International des Epizooties – ОИЕ. В 2003 г. стала World Organization for Animal Health, но сохранила историческую аббревиатуру ОИЕ. Штаб-квартира ОИЕ находится в Париже.

гантской устрицы (тогда было исследовано 240 моллюсков) (O'Donoghue et al., 1991).

Perkinsus Levine, 1978 – очень мелкие одноклеточные организмы, входящие в составе семейства Perkinsidae в тип **Perkinsozoa**. Паразиты моллюсков. Их самой заметной чертой является строение зооспоры. Подвижные зооспоры, продуцируемые зооспорангием, имеют два жгутика: передний орнаментирован волосовидными, похожими на шпоры образованиями, задний – гладкий. В составе рода 7 – 8 видов.

До 2010 г. информация о регистрации *Perkinsus* у гигантской устрицы, действительно, отсутствовала; к тому же, отдельные исследователи утверждали, что, несмотря на выявленную в опытах восприимчивость *C. gigas* к данному паразиту, болезнь у неё не развивается (Calvo et al., 1999). Однако недавно появилось сообщение (Enriquez-Espinoza et al., 2010) о гибели *C. gigas* в 2006 г. на северо-западе Мексики в Калифорнийском заливе в результате поражения *Perkinsus marinus* (Maskin et al., 1950). Заметим, что этого паразита впервые обнаружили на тихоокеанском побережье Северной Америки в начале 2000-х годов. Тогда его нашли у устрицы *Crassostrea corteziensis* в двух эстуариях на побережье Мексики (Cáceres-Martínez et al., 2008). Возможно, что он попал в этот регион вместе с *Crassostrea virginica* (рис. 6), завезённой или с восточного побережья США, или из Мексиканского залива.



Рис. 6 Устрица (*Crassostrea virginica*): справа – поражённая *Perkinsus marinus*, слева – здоровый моллюск (фото Е. Burreson:

из: http://www.daff.gov.au/_data/assets/pdf_file/0004/976225/infection-with-perkinsus-marinus.pdf)

P. marinus, впервые описанный 60 лет назад от *C. virginica* из Мексиканского залива (Maskin et al., 1950)⁷, в настоящее время распространился по всему восточному побережью США до залива Мэн, а в 1973 г. его случайно завезли на Гавайи.

К слову, недавно от *Crassostrea ariakensis* и *C. hongkongensis* из прибрежных вод юга Китая описан новый вид *Perkinsus beihaiensis* (Moss et al., 2008).

Perkinsus вызывает у моллюсков протеолитическую деградацию тканей, которая сопровождается их массовой смертностью и приводит к серьёзным коммерческим потерям в хозяйствах. Заболевание называют перкинсозисом (perkinsosis), а также «пролиферативной болезнью» (Proliferative disease), болезнью «Дермо» («Dermo» disease).

В странах Европы (Франция, Португалия, Испания, Италия) у нескольких видов выращиваемых там клэмов паразитирует другой представитель *Perkinsus* – *P. olseni* Lester et Davis, 1981, живущий в соединительно-тканых и эпителиальных клетках моллюсков и зачастую вызывающий эпизоотии в хозяйствах.

Что касается резистентности *C. gigas* к другим, упомянутым выше патогенам, – представителям рода *Marteilia* Grizel et al., 1974 (семейство Marteiliidae в типе **Paramyxia**), то однозначно ответить на него невозможно.

Marteilia – уникальная особенность этих мелких простейших – внутреннее деление клетки, приводящее к образованию в процессе споруляции клеток внутри клеток. В итоге, будучи функционально одноклеточными, они имеют многоклеточную спору («клетка внутри клетки» – «Cell within a cell»), состоящую из париетальной (пристеночной) клетки и одного спороплазма. Стенка споры цельная, спороплазм покидает капсулу после разрыва оболочки. Полярная капсула и полярные филаменты отсутствуют, имеются центральные тельца.

⁷ В статье, посвящённой одному из представителей *Perkinsus* – *P. olseni*, её авторы (Choi, Park, 2010; стр. 270) в качестве хозяина *P. marinus* по непонятным причинам указывают не *Crassostrea virginica*, как это следует из цитируемой в данном случае работы, а *C. gigas*.

В доступной нам литературе мы нашли только одну ссылку на работу, датированную 1979-м годом, в которой сообщалось о находке *Marteilia refringens* Grizel et al., 1974 в эпителиальных клетках желудка молодых особей *C. gigas*, собранных в мае 1977 г. в Бретани, Франция (Cahoug, 1979). Никаких патологических отклонений на организменном или тканевом уровнях у заражённых моллюсков не наблюдалось. Более никто не сообщал о регистрации *Marteilia* у гигантской устрицы.

И всё же опасные для *C. gigas* мартейлиида давно известны у этого хозяина. Речь идёт о *Marteilioides chungmuensis* Comps et al., 1986⁸, поселяющемся в цитоплазме зрелых ооцитов устриц и известном к настоящему времени в Корее и Японии. Паразит внедряется в моллюска через эпителиальные ткани жабр, мантии и пальп (Itoh et al., 2004). Заражённые им яйца или высвобождаются, или же остаются внутри фолликул, что приводит к заметному расширению мантийной поверхности моллюска. Заболевание легко обнаруживается наличием многочисленных, подобных узелкам образований на гонаде самок. Характерно, что больные особи постоянно продуцируют ооциты, даже осенью и зимой, когда здоровые устрицы репродуктивно неактивны (Tun et al., 2007, 2008a, 2008b). Эта пролонгированная нерестовая активность истощает моллюсков и приводит их к гибели; скорее всего, именно этим объясняется весеннее снижение встречаемости паразита в популяции устриц. И хотя высокой смертности среди заражённых устриц не наблюдается, ненормально увеличенные, с узелковыми образованиями гонады портят внешний вид моллюсков и ухудшают их рыночную привлекательность.

И, наконец, упомянутый выше род *Bonamia* Pichot et al., 1980, недавно отнесённый к типу **Haplosporidia**. Тип объединяет паразитических простейших, одноядерные споры которых лишены полярных капсул и полярных филаментов, внутри споры заключён спороплазм, а на одном из полюсов в стенке споры имеется отверстие. В

⁸ В Корее вид впервые описан как амёба (Chun, 1979), а затем определён как новый вид нового рода *Marteilioides* – *M. chungmuensis* (Comps et al., 1986). В Японии об этом паразите известно с 1934 г. (Seki, 1934), но только в начале нынешнего столетия появились публикации (Itoh et al., 2002, 2003), авторы которых отождествили его с видом, описанным из Кореи.

качестве хозяев гаплоспоридий известны морские и пресноводные беспозвоночные животные.

Bonamia – очень мелкие простейшие («microcells»); ширина клеток не более 2 – 3 μm . Характеризуются базофильной цитоплазмой и эозинофильным ядром; иногда встречаются многоядерные формы. Поселяются в гемоцитах устриц, что предполагает наличие у паразита соответствующих адаптаций к противостоянию основной функции этих клеток: распознаванию и уничтожению посторонних организмов.⁹

Широко известна *Bonamia ostreae* Pichot et al., 1980, которая, наряду с *Marteilia refringens*, вызвала падение производства *O. edulis* во Франции, куда она попала, как полагают, из Северной Америки (Elston et al., 1986; Pichot et al., 1980). Этот паразит встречается у ювенильных и взрослых моллюсков, но погибают обычно устрицы 2-летнего возраста и старше. Болезнь иногда сопровождается наличием жёлтых пятен и повреждений на жабрах и мантии, однако в большинстве случаев больные устрицы выглядят нормальными. Повреждения встречаются в соединительной ткани жабр, мантии, пищеварительной железы, где клетки *Bonamia*, часто сопровождаемые интенсивной воспалительной реакцией, располагаются или внутри гемоцитов, или свободно в соединительной ткани или синусах жабр, кишечного и мантийного эпителия. В настоящее время *B. ostreae* отмечают у *O. edulis* в естественных и искусственных поселениях не только во Франции, но и в Нидерландах, Дании, Испании, Великобритании и Ирландии.

Недавно у обыкновенной устрицы, выращиваемой в Испании, зарегистрировали другой вид *Bonamia* – *B. exitiosa* Hine et al., 2001, распространённый в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии (Abollo et al., 2008). Гибель моллюсков в результате поражения этим патогеном может превысить 80 %.

Учитывая высокую патогенность *B. ostreae* и *B. exitiosa* для устриц семейства Ostreidae, возможная резистентность *C. gigas* к этим паразитам постоянно находится в центре внимания специали-

⁹ Гемоциты устриц по своей морфологии и функциям эквивалентны фагоцитам позвоночных животных. Игрют защитную роль в организме моллюска, распознавая чужеродный фактор, изолируя и уничтожая его фагоцитозом и инкапсуляцией (Fisher, 1986).

стов (Chagot et al., 1992; Culloty et al., 1999; Hine, 1996; Le Bec et al., 1991; Lynch et al., 2010; Mourton et al., 1992; Renault et al., 1995a). В ряде экспериментов выявлено, что *B. ostreae* проникает в гемоциты и *Ostrea edulis*, и *C. gigas* (Chagot et al., 1992; Mourton et al., 1992), однако у последнего из названных хозяев паразит не вызывает смертности, а сами гемоциты этого моллюска обладают способностью лизировать клетки бонамий. По этой причине гигантскую устрицу нельзя рассматривать видом, восприимчивым к бонамии, а также возможным разносчиком этих паразитов (Culloty et al., 1999; Renault et al., 1995a). В экспериментальных условиях при совместном выращивании обоих названных видов устриц (доля последнего вида в садках составляла соответственно 0, 25, 50 и 75 %) выживаемость *O. edulis* в течение 15 мес. увеличивалась с 20 % без *C. gigas* до 35 % в случае 75 % присутствия *C. gigas* (Le Bec et al., 1991).

Обсудив проблему возможной или реальной встречаемости у *C. gigas* простейших из родов *Perkinsus*, *Marteilia* и *Bonamia*, нельзя не сказать и о других протозоа, регистрируемых у этого хозяина в разных регионах, тем более что в ряде случаев они могут вызывать у него заболевания той или иной степени тяжести.

Начнём с *Hexamita nelsoni* Schlicht et Mackin, 1968 (семейство Hexamitidae в типе **Metamonada**). Первоначально этого паразита описали под названием *Hexamita inflata* Dujardin, 1841, затем как нового представителя этого же рода – *Hexamita nelsoni*. Среди его хозяев – трёх видов *Crassostrea* и двух видов *Ostrea* – была и *C. gigas* (Schlicht et Mackin, 1968).

Hexamita nelsoni – высоко подвижные, очень мелкие паразиты размерами 8 – 16 x 3 – 8 μm (в среднем 12.1 x 5.4). Тело овальное или слегка грушевидное, прозрачное (рис. 7). В переднем конце тела – два ядра диаметром 2 – 3 μm . Имеется аксостиль, задние концы которого выдаются за задний край тела. Латерально расположены две группы ризопластов, по три в каждой, между ядрами – одна группа из двух ризопластов. Из каждого латерального ризопласта, расположенного латерально, вырастает жгутик; в итоге передний конец снабжён 3 парами жгутиков, которые плохо различимы у живых особей. Поселяется в крови моллюсков и внутри кровяных телец. Холодолобивый вид.

H. nelsoni известна, прежде всего, как возбудитель заболевания у *Ostrea edulis*, приведшего в своё время к массовой смертности

этих устриц на фермах Нидерландов и восточного побережья США (цит. по Lauckner, 1983), а также *Ostrea conchaphila* (= *O. lurida*) на тихоокеанском побережье США (Stein et al., 1959).

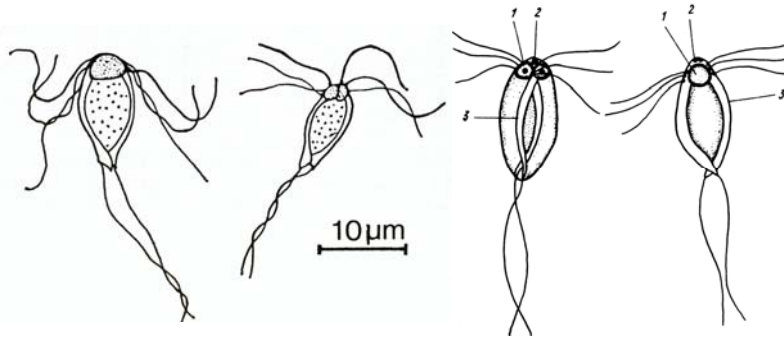


Рис. 7 *Hexamita nelsoni*: А – из пищеварительной железы устрицы (из: Lauckner, 1983); Б – из мидии: слева – вид сбоку; справа – вид спереди (1 – ядро; 2 – блефаропласт; 3 – аксостиль) (из: Гаевская и др., 1990а)

Одной из основных причин, провоцирующих возникновение болезнетворного процесса у моллюсков, считается ухудшение условий их жизни. Причиной гибели устриц, по-видимому, становится нарушение у них пищеварительной функции, вызываемое массовым размножением паразита, оказывающего, к тому же, токсический эффект на гемоциты хозяина (Vivares et al., 1987). У *C. gigas* паразит зарегистрирован на северо-западе тихоокеанского побережья США и в Средиземном море. Случаев гибели гигантской устрицы в результате поражения *H. nelsoni* не отмечено.

Следующая группа паразитических простейших, регистрируемых у *C. gigas*, представлена родом *Nematopsis* Schneider, 1892 (семейство Porosporidae, класс Conoidasida, тип **Apicomplexa**).

Nematopsis – характеризуется ооцистами овальной, эллипсоидной или грушевидной формы (рис. 8), размерами от 14 x 7 до 22 x 16 µm. Апикальный участок стенки с округлым микропиле, прикрытым крышечкой. Заключённый в ооцисту червеобразный спорозонт окружён тонкой внутренней эндоспорой и толстой стекловидной внешней эписпорой. Паразиты устриц, мидий, гребешков и других двустворчатых моллюсков, некоторых гастропод и даже хитона, которые играют роль промежуточного хозяина в жизненном цикле *Nematopsis* (с ними

связан процесс спорогонии паразита), а окончательными хозяевами служат ракообразные (в них происходит его половое размножение). В роде более 30 видов.

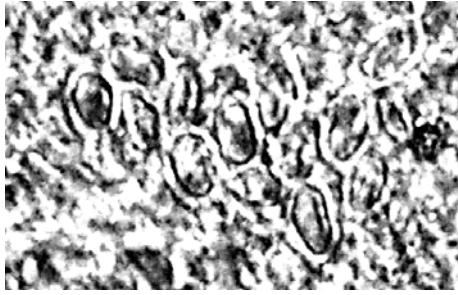


Рис. 8 *Nematopsis legeri* De Beauchamp, 1910 в жабрах обыкновенной устрицы (Чёрное море, Севастополь) (оригинал)

При невысокой интенсивности инвазии внешние симптомы поражения у моллюсков обычно не выражены, но при высокой численности паразита болезнь переходит в острую форму. Жабры становятся белесыми, с отдельными тёмными пятнами, некоторые участки атрофируются. В лакунах и кровеносных сосудах скапливаются ооцисты, образуется очаг воспаления, снижается интенсивность дыхания. Всё это ведёт к гипоксии, к частичному или полному анаэробному дыханию. Как следствие, нарушается углеводный обмен, истощаются запасы гликогена, ослабляется общее физиологическое состояние моллюска. В тяжёлых случаях наблюдается несмыкание створок, паралич мускула-замыкателя.

Несмотря на широкую встречаемость нематопсиса у разных видов устриц, в доступной литературе мы нашли только одно сообщение о регистрации *Nematopsis* sp. у *C. gigas*. Паразит был найден у гигантской устрицы, выращиваемой в Бразилии (Sabry, Magalhães, 2005). Максимальная встречаемость паразита у *C. gigas* наблюдалась в августе – 70 %. О каких-либо патологических отклонениях в организме заражённых моллюсков авторы не сообщают.

Ещё на одном представителе типа Apicomplexa, которого регистрируют у гигантской устрицы, – *Cryptosporidium* Tyzzer, 1907 – остановимся в специальном разделе (3.2), посвящённом роли *C. gigas* в заражении человека патогенными для него паразитами.

Здесь же охарактеризуем встречаемость у *C. gigas* протозоа из типа **Haplosporidia**. Выше была приведена информация по поводу возможной резистентности этого моллюска к одному из предста-

вителей данного типа – *Bonamia*. Однако среди гаплоспоридий есть действительно опасные для *S. gigas* виды, в частности в роде *Haplosporidium* (Caulley et Mesnil, 1899).

Haplosporidium – характеризуется овальными спорами с крышечкой (рис. 9). Спора окружена параллельными полосами, образованными филаментами, формирующимися в цитоплазме эписпоры. Спороплазма ограничена одинарной стенкой, содержит округлое ядро и типичные сферулы на переднем полюсе. Внутри цитоплазмы крупные сферические митохондрии и палочкообразные электронно-плотные тела (гаплоспорозомы). Паразиты морских моллюсков, прежде всего, устриц, а также морских ракообразных, иглокожих, оболочников, полихет, пресноводных моллюсков и олигохет. В составе рода около 15 видов.

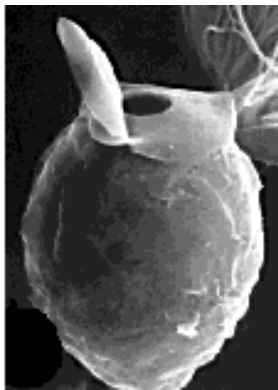


Рис. 9 Спора *Haplosporidium* sp. с открытой крышечкой (из: <http://research.amnh.org/~siddall/haplosporidia/morph/>)

У гигантской устрицы зарегистрированы два вида *Haplosporidium* – *H. costale* (Wood et Andrews, 1962) и *H. nelsoni* (Haskin et al., 1966).

Первоначально эти паразиты, известные как возбудители заболеваний устриц, фигурировали в литературе под названиями «seaside organism, seaside disease, SSO, high salinity disease» – для *H. costale* и «multinucleated sphere X, multi-nucleated unknown, MSX» – для *H. nelsoni*. Затем их описали как виды в роде *Minchinia* (Lankester, 1895), а в последующем перевели в *Haplosporidium*. Однако ещё и сейчас многие авторы используют в своих публикациях условные сокращения этих простейших – SSO и MSX (см., напр., Burreson et al., 2000; Ford et al., 1993; Matson et al., 2006; Sunila et al., 2000; Wang et al., 2010).

Впервые о MSX заговорили в 1957 г. в связи с массовой гибелью *Crassostrea virginica* в зал. Делававар (Delaware Bay) в Южной Каролине, США. В апреле – мае того года за 6 нед. в заливе погибло от 35 до 85 % выращиваемых устриц, что почти полностью разрушило

устричную индустрию штата. Весной 1959 г. MSX появился в Чесапикском заливе, где за 3 года им оказались поражены более 90 % устриц. И по сей день MSX, вместе с *Perkinsus marinus*, рассматривают основной причиной упадка устричной индустрии в этих заливах (Dougherty et al., 1993). Скорее всего, на восточное побережье США *H. nelsoni* попал вместе с *C. gigas*, завезённой с тихоокеанского побережья (Andrews, 1980; Barber, 1997; Bureson et al., 2000). В новом районе паразит встретил нового хозяина – восточную устрицу, которая не обладала иммунитетом к нему, и для которой он стал смертельным, в полном смысле этого слова, врагом. В свою очередь, на западном побережье США *H. nelsoni* оказался вместе с устрицами, завезёнными в начале 20-го столетия из Японии.

Несмотря на встречаемость обоих видов гаплоспоридий у разных видов устриц (*Crassostrea gigas*, *C. virginica*, *Ostrea edulis*, *O. lurida*, *Pinctada maxima*), ни у одного из них не зарегистрировано столь высоких показателей вызываемой ими смертности, как это характерно для *C. virginica*.

Первое сообщение о паразитировании гаплоспоридий у *C. gigas* появилось в 1964 г. Его автор (Pereyга, 1964) описал гибель гигантской устрицы в штате Вашингтон в результате её поражения гаплоспоридиями. Позже этих простейших нашли у *C. gigas* на Тайване (Rosenfield et al., 1966), а затем в зал. Гумбольдта (Калифорния, США) обнаружили устрицу, сильно заражённую спорами *Minchinia* (Katkansky, Warner, 1970). Несмотря на массовую гибель гигантской устрицы, наблюдающуюся в этом заливе в течение ряда лет, авторы цитируемой публикации не связывают этот факт с данным паразитом («Histological examination of live and dead oysters during the period of mortality did not implicate haplosporidans as the cause» – стр. 1320). В середине 1970-х описали несколько случаев заражения гаплоспоридиями *C. gigas* в Корее (Kern, 1976). В последующие годы гаплоспоридий регистрируют у *C. gigas* практически по всем странам, где выращивают этого моллюска. В июне 2007 г. *H. nelsoni* выявлен у нескольких устриц из хозяйства в Британской Колумбии (Канада) (Bower, 2007), и, наконец, в 2010 г. гаплоспоридий нашли у устриц в Китае (Wang et al., 2010a).

В итоге в то или иное время гаплоспоридий находили у *C. gigas* в Японии, Китае, Корее, на Тайване, на тихоокеанском побере-

жье США и Канады, на атлантическом побережье Франции (Bower, 2007a; Comps, Pichot, 1991; Friedman, 1996; Friedman et al., 1991b; Kamaishi, Yoshinaga, 2002; Renault et al., 2000b; Rosenfield et al., 1966; Wang et al., 2010a). Практически во всех публикациях речь идёт о *H. nelsoni* или похожем на него виде, а в двух работах сообщается о регистрации у этого хозяина *H. costale* (Comps, Pichot, 1991) или же одновременно *H. costale* и *H. nelsoni* (Wang et al., 2010b). Спороцисты *H. costale* локализуются в соединительной ткани, имеют 10 – 25 μm в диаметре и содержат овальные споры размером 3 μm , а спороцисты *H. nelsoni* поражают эпителий пищеварительных трубочек, их диаметр достигает 20 – 50 μm , а размер спор 4 – 6 x 5 – 8 μm .

Экстенсивность инвазии *C. gigas* обычно невысока, а столь высокой смертности, как это характерно для *C. virginica*, у данного хозяина не наблюдается. В частности, на севере Жёлтого моря в Китае *H. nelsoni* обнаружен в среднем у 11 % моллюсков, а пик его встречаемости наблюдался в августе – 25 % (Wang et al., 2010a). Заражение не носило системного характера, а было представлено отдельными очагами. В Корее гаплоспориций нашли у 0.28 % устриц (у 4 из 1438) (Kern, 1976). В Японии в зал. Мацусима гаплоспоридиями оказались поражены 10 % обследованного спата *C. gigas* и 0.6 % взрослых особей (Friedman et al., 1991b). У всех заражённых устриц наблюдался инфильтрат гемоцитов вокруг многоядерных плазмодиев паразита. В Калифорнии (США) гаплоспоридии обнаружены у 7 % *C. gigas* (Friedman, 1996). В 1993 г. в результате 10-месячного обследования гигантской устрицы из различных участков вдоль атлантического побережья Франции *H. nelsoni* выявлен всего у двух моллюсков из 791 (0.27 %) (Renault et al., 2000b). При этом в соединительной ткани жабр и пищеварительной железы встречались только ранние плазмодийные стадии диаметром 8 – 15 μm (известно, что споры этого вида локализуются исключительно в эпителии пищеварительных трубочек). Нормальное строение поражённых участков жабр оказалось нарушенным, наблюдались некроз и лизис клеток тканей, окружающих паразита.

Столь низкие показатели встречаемости *Haplosporidium* у *C. gigas* явно свидетельствуют о её меньшей, особенно в сравнении с *C. virginica*, восприимчивости к заражению данными паразитами. Определённую роль в этом могут играть условия обитания гигант-

ской устрицы, живущей в эстуарной и прибрежной зоне, периодически подвергающейся опреснению, что негативно сказывается на жизнедеятельности гаплоспоридий. Некоторые авторы всё же считают, что *Haplosporidium* может быть патогенным для молодых особей гигантской устрицы.

Среди Harposporidia, регистрируемых у *C. gigas*, есть весьма примечательный род – *Mikrocytos*, относительно таксономического статуса которого у специалистов и по сей день отсутствует единая точка зрения. В начале 2000-х годов на основании молекулярно-генетического анализа было показано, что статус *Mikrocytos*, скорее всего, в основе эукариот, и он не связан близко с другими известными таксонами протист (Carnegie et al., 2003).

Mikrocytos – очень мелкие амитохондриальные паразитические протисты, размером не более 3 μm . Таксономический статус неясен. Известно 2 вида *Mikrocytos*; один из них – *M. mackini* Farley et al., 1988 паразитирует у *C. gigas*. Второй вид – *M. roughleyi* Farley et al., 1988 – недавно переведён в род *Bonamia* как *B. roughleyi* (Cochennec et al., 2003).

M. mackini встречается у гигантской устрицы только в водах Британской Колумбии (Канада) и прилегающей акватории штата Вашингтон (США) (Hervio et al., 1996). Каждой весной, в апреле – мае, пока температура воды ещё не поднялась выше 12°C, на мантии, пальпах и мышцах поражённых устриц обнаруживаются зелёные повреждения, где формируются абсцессы и пустулы и развивается очаговый гемоцитный инфильтрат. Паразит локализуется в виде включений в цитоплазме гемоцитов, миоцитов мускула-замыкателя, клеток соединительной ткани, сердца моллюсков, иногда свободно внутри вызываемых им повреждений. Смертность среди поражённых моллюсков может достигать 35 – 40 %. Около 10 % заболевших устриц всё-таки выздоравливают (Bower, 2007b). В водах штата Вашингтон случаев смертности среди устриц пока не отмечено. Восприимчивость ювенильных особей *C. gigas* к заражению этими протистами подтверждена в лабораторных экспериментах (Bower, 2007b).

И, наконец, последняя группа паразитических простейших, на которых мы остановимся, это – **инфузории (тип Ciliata)**.

Ciliata – своё название получили от ресничек (латинское *cilium* – ресница, ресничка), покрывающих поверхность их тела. Свободноживущие, комменсальные и паразитические формы. Для многих инфузорий, паразитирующих у двусторчатых моллюсков, характерна узкая специфичность. Если же какой-либо вид встречается у нескольких видов хозяев, то те близки или систематически, или экологически.

Сообщения о случаях паразитирования инфузорий у *C. gigas* редки, но всё же имеются, и в некоторых из них даже описана гибель моллюсков, вызванная этими протистами. В частности, паразитирование инфузорий из семейства *Orchitophryidae* (отряд *Scuticociliatida*) у спата гигантской устрицы, выращиваемой в штате Вашингтон (США), стало причиной гибели 50 % особей (Elston et al., 1999). Инфузории локализовались в экстрапаллиальном пространстве и целомической полости моллюсков с высотой раковины от 0.5 до 2.0 мм. Особи крупнее 3 мм были свободны от паразитов. Заражение начинается с того, что инфузории, чья длина достигает 32 μm при ширине 18 μm , проходят наружную мантийную долю и таким образом проникают в экстрапаллиальное пространство. Впоследствии тонкая мантийная ткань, отделяющая его от целомической полости, оказывается как бы пробитой. И если экстрапаллиальное пространство в столь маленьких моллюсках оказалось заселено этими протистами, то заражение становится необратимым. Паразитирование орхитофриид у молоди гигантской устрицы, по мнению исследователей, представляет серьёзную, хотя и спорадически возникающую проблему для хозяйств, занимающихся выращиванием устриц, особенно на ранних стадиях развития моллюсков.

В 1978 г. в одном из марихозяйств в заливе Петра Великого массовое развитие паразитических инфузорий из рода *Trichodina* sp. (сем. *Urceolariidae*) стало причиной высокой смертности (80 %) молоди устриц (Рыбаков, 1986; Цимбалюк, 1987). Известно, что эти инфузории могут вызывать гиперплазию клеток ктенидиев и дегенерацию жаберных филламентов у устриц; подобное явление отмечено, в частности, у *Crassostrea angulata* (Besse, 1968).

В отличие от приведённых выше примеров, паразитирование у *C. gigas* инфузорий *Stegotricha enterikos* Bower et al., 1993, входящих в составе семейства *Ancistrocomidae* в отряд *Rhynchodida*, не вызывает у моллюсков патологии, хотя они и живут в просвете кана-

лов пищеварительной железы устриц и питаются эпителиальными клетками (Bower, 1998). Экстенсивность инвазии может достигать 50 %, но интенсивность обычно низкая. Заметим, что случаи регистрации стеготрих у устриц нередки. К примеру, восточная устрица (*Crassostrea virginica*) заражена *Stegotricha* sp. на 7 – 33 % (Sunila et al., 2000).

На севере Новой Зеландии на поверхности жабр гигантской устрицы довольно часто, особенно зимой и весной, встречаются очень мелкие (диаметр 10 – 20 μm), от овальной до грушеобразной формы инфузории, отнесённые к Thigmotrichida (Dinamani, 1986). О каких-либо повреждениях жабр, вызванных этими простейшими, ничего не сообщается.

Итак, мы закончили обзор паразитических простейших, которые встречаются или же могут быть обнаружены в *C. gigas* в том или ином регионе Мирового океана. Справедливости ради надо сказать, что, в сравнении с другими промысловыми видами семейства настоящих устриц (например, *C. virginica*), гигантская устрица менее подвержена заражению протистами, хотя отрицать факт такой возможности никак нельзя. При этом следует иметь в виду одно немаловажное обстоятельство: в подавляющем большинстве районов *C. gigas* фактически является вселенцем, а потому можно предположить, что местные виды паразитов только начинают осваивать нового хозяина. Подтверждает это предположение недавняя информация о гибели *C. gigas* в Калифорнийском заливе на северо-западе Мексики в результате её поражения *Perkinsus marinus* (Enriquez-Espinoza et al., 2010); до этого случая данного паразита у гигантской устрицы не находили.

3.1.5. Гельминты (Helminthes)

Следующая группа паразитов, регистрируемых у *C. gigas*, – гельминты, куда мы включили турбеллярий (Turbellaria), трематод (Trematoda), цестод (Cestoda) и нематод (Nematoda). Начнём с характеристики турбеллярий.

Turbellaria – двустороннесимметричные животные, размерами от долей миллиметра до 60 см. Тело покрыто однослойным ресничным эпителием (отсюда русскоязычное название группы – ресничные черви). Рот на переднем или заднем конце тела, или же на брюшной сто-

роне. Имеется глотка. Кишечник мешковидный или с боковыми ветвями. Анальное отверстие, органы дыхания и кровеносная система отсутствуют. Гермафродиты. Свободноживущие, комменсальные или паразитические формы. Известно около 200 видов турбеллярий, чья жизнедеятельность связана с другими животными, обычно беспозвоночными, в том числе моллюсками.

Среди всех турбеллярий наиболее опасными врагами моллюсков, в том числе устриц, называют представителей отряда Polycladida, поскольку те зачастую вызывают серьёзные опустошения, как на естественных банках, так и на плантациях моллюсков.

Polycladida – одни из самых крупных турбеллярий. Своё название получили из-за особенностей строения пищеварительной системы: у Polycladida выступающая глотка (фаринкс), которая может выворачиваться, ведёт в многоветвистый кишечник (*poly* – много и *clade* – ветвь). Гермафродиты, но с перекрёстным оплодотворением. Плодовитость колеблется в очень широких пределах. Например, *Pseudostylochus ostreophagus* Human, 1955 откладывает за сезон от 3373 до 88332 яиц (Woelke, 1957). Развитие или прямое, или включает личиночную стадию, так называемую мюллеровскую личинку или же личинку Гётте.

Ещё в начале 20-го столетия исследователи обратили внимание на отдельных представителей поликлад, вызывающих широко-масштабную гибель устриц на банках (Danglade, 1919; Stead, 1907). Этот факт подтвердили полевые наблюдения, выполненные в Европе и Америке (Bytinski-Salz, 1935; Pearse, Wharton, 1938). Впоследствии выяснилось, что некоторые поликлады, в частности из родов *Stylochus* Ehrenberg, 1831, *Pseudostylochus* Yeri et Kaburaki, 1918 и *Imogine* Girard, 1853, опасны не только для моллюсков естественных поселений, но и для выращиваемых устриц, а также мидий, клэмов, гребешков и т.д. (Brick, 1970; Espinosa, 1981; Galleni et al., 1980; Gómez-Aguirre, 1981; Jennings, Newman, 1996b; Littlewood, Marsbe, 1990; Nell, 2007; Newman et al., 1993; Provenzano, 1961; Tanaka, Fujiwara, 2000; Woelke, 1957, 1961). Р. Брик (Brick, 1970), например, сообщил о 100 % гибели гигантской и восточной устриц на Гавайях, вызванной нападением на них хищного *Stylochus* sp., а К. Аракава (Arakawa, 1970) описал случай гибели в зал. Хиросима (Япония) от 40 до 85 % устриц в результате необычайно высокой вспышки чис-

ленности *Stylochus (Imogine) ijimai* Yeri et Kaburaki, 1918. Кстати, именно из-за того экономического ущерба, который отдельные виды поликлад наносят устричным плантациям, в англоязычной научно-популярной и научной литературе (см., напр., Handley, Jeffs, 2003; Sluys et al., 2005) эти черви получили название «oyster leech» – устричная пиявка, хотя никакого отношения к пиявкам (одной из групп кольчатых червей) они не имеют.

Проиллюстрируем, сколь серьёзно значение поликлад в фермерском устричном хозяйстве, на примере только одного вида – *Pseudostylochus oestrophagus* Human, 1955 (семейство Pseudostylochidae), завезённого в начале 20-го века на тихоокеанское побережье США из Японии вместе с гигантской устрицей. То, что турбеллярии были завезены из Японии, подтвердилось во время посещения С. Е. Woelke в этой стране трёх устричных хозяйств, где он нашёл идентичных червей. В 1950-е годы эти крупные листоподобные турбеллярии, чьи размеры достигают 5 x 3 см (Yeri, Kaburaki, 1918), уничтожили спат и ювенильные особи *Ostrea lurida* в штате Вашингтон. В настоящее время *P. oestrophagus* встречается от Калифорнии (США) на юге до Ванкувера (Канада) на севере. Явно этот же вид, но отмеченный как *Pseudostylochus* sp., был завезён вместе с *S. gigas* и на о-ва Новые Гебриды (Вануату), где в результате резкой вспышки численности вызвал массовую гибель среди устриц в хозяйстве на о. Малакула в 1975 и в начале 1976 гг. (Hallier, 1977). Примечательно, что спат гигантской устрицы завозился в Вануату в 1972 – 1973 гг. из Калифорнии (Eldredge, 1994).

P. oestrophagus проникает в раковину моллюска и, вывернув край своих фарингиальных складок, отделяет мускул-замыкатель от правой створки. Затем червь вползает между раскрытыми створками и полностью съедает живую устрицу (Woelke, 1957). За месяц один червь может съесть 50 молодых устриц сантиметрового размера. Проникновение червя в моллюска угрожает тому ещё и удушью, поскольку турбеллярии обильно выделяют слизь, покрывающую жабры моллюска и сильно затрудняющую его дыхание (Littlewood, Marsbe, 1990).

Убытки в марихозяйствах в результате нападения поликлад на моллюсков могут достигать значительных размеров, о чём свидетельствуют публикации авторов, изучавших эту проблему (Gómez-

Aguirre, 1981; Hallier, 1977; Littlewood, Marsbe, 1990; Pearse, Wharton, 1938). Скорее всего, именно негативные последствия вселения *P. oestrophagus* на тихоокеанское побережье США послужили основанием для проведения соответствующих мер по уничтожению обрастателей и хищных турбеллярий у спата гигантской устрицы перед его отправкой из Японии во Францию (напомним, что эти события происходили в 1971 – 1977 гг.) (Grizel, Héral, 1991). С этой целью спат, осевший на коллекторы с пустыми створками устриц, предварительно выдерживали в пресной воде в течение 1 ч, а уже затем отправляли в соответствующей упаковке во Францию транспортным самолётом¹⁰.

В целом, список видов турбеллярий, регистрируемых у *C. gigas*, невелик. Помимо отмеченных выше хищных поликлад, высокая численность которых может представлять реальную угрозу для устриц естественных и искусственных поселений, следует упомянуть *Urastoma cyprinae* v. Graff, 1882 (семейство Urastomidae) и *Paravortex* sp. (семейство Graffillidae), найденных у *C. gigas* у берегов Англии (Aguirre-Macedo, Kennedy, 1999a, 1999b), а также мелких (1 – 3 мм), не определённых даже до семейства турбеллярий (группы *Alloescoela-Cumulata*), в течение двух лет регулярно отмечаемых у *C. gigas* на севере Новой Зеландии (Dinamani, 1986). Некоторые исследователи (Холодковская, Кудинский, 1987; Cáceres-Martínez et al., 1998b; Robledo et al., 1994 и др.) приводят доказательства того, что *U. cyprinae* вызывает определённые патологические нарушения в организме моллюсков (в цитируемых работах – мидий). Однако о возможном патогенном влиянии турбеллярий на организм гигантской устрицы ничего не известно.

*Urastoma cyprinae*¹¹ – некрупные черви размерами 0.3 – 0.85 x 0.35 – 0.45 мм (рис. 10). Тело слегка расширено сзади и несколько вытянуто впереди. В передней части тела два пигментных глазка. При взгляде на турбеллярий без микроскопа те имеют белый цвет, однако под микроскопом становятся заметными характерные жёлтые пятна же-

¹⁰ Shaw W. N. Shellfish culture in Japan. – <http://www.lib.noaa.gov/retiredsites/japan/aquaculture/report1/shaw2.html>.

¹¹ Подробное описание морфологии, биологии, экологии и распространения *Urastoma cyprinae* и *Paravortex* spp. можно найти в монографии А. В. Гаевской (2009а).

лез. Ротовое отверстие на заднем конце тела. Здесь же располагается генитальный атриум, открывающийся терминальной порой. Клетки стенки кишечника крупные.

Черви плотно прикрепляются к жабрам моллюска передним концом, изгибаясь телом вперед и назад и раскачивая задний конец тела. Молодые особи могут быть встречены свободно плавающими в мантийной полости моллюска.

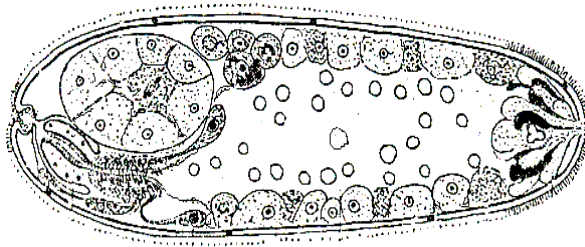


Рис. 10 Общий вид турбеллярии *Urostoma cyprinae* (из: Гаевская и др., 1990)

Paravortex – некрупные черви. Рот в передней части тела. Фаринкс маленький и сферический, лежит у переднего конца кишечника. Характеризуются протандрическим гермафродитизмом. Жизненный цикл прямой. Яйца развиваются в тонкостенных капсулах, которые погружены в мезенхиму материнской особи. Эмбрионы проходят сквозь ткани и выходят во внешнюю среду. После кратковременного периода свободного плавания они проникают в того же или другого моллюска.

Paravortex sp. обнаружен в кишечнике *C. gigas* на южном побережье Англии в устье реки Ехе (Aguirre-Macedo, Kennedy, 1999b). В ходе ежемесячного обследования устриц, выполнявшегося в течение года, турбеллярии были найдены всего 4 раза (вскрыто 326 моллюсков).

Следующая группа гельминтов, паразитирующих у *C. gigas*, – **трематоды** (Trematoda).

Trematoda – класс плоских червей (**Platyhelminthes**). На переднем конце тела обычно имеется ротовая присоска (иногда с шипами, выростами, щупальцами), на брюшной стороне – брюшная присоска (может отсутствовать). Пищеварительная система представлена глот-

кой (фаринксом), пищеводом и кишечными стволами. Гермафродиты, за немногим исключением. Жизненные циклы сложные, связаны с чередованием поколений и сменой хозяев. Из яйца выходит реснитчатая личинка – мирацидия, которая проникает в 1-го промежуточного хозяина – обычно моллюска, где превращается в спороцисту. Последняя даёт поколение спороцист или редий, в которых развиваются церкарии. Покинув моллюска, церкарии проникают во 2-го промежуточного хозяина (моллюски, ракообразные, рыбы и др.), где превращаются в метацеркарий (у некоторых форм эта стадия отсутствует). Иногда церкарии инцистируются во внешней среде, образуя адолескарий. Заражение дефинитивных хозяев происходит обычно с пищей.

Фауна трематод, регистрируемых у *C. gigas*, небогата. В основном сообщается о встречаемости у этого хозяина личинок трематод (церкарий или метацеркарий) из семейств Fellodistomidae, Gymnophallidae, Lepocreadiidae, Rencolidae.

В нативном ареале у *C. gigas* зарегистрированы метацеркарии трематод из двух семейств – Fellodistomidae (окончательные хозяева – рыбы) и Gymnophallidae (окончательные хозяева – птицы).

Метацеркарии Fellodistomidae, впервые найденные у *C. gigas* из оз. Хамана в Японии в 1925 г., были описаны как *Proctoeces ostreae* Fujita, 1925 (Fujita, Dollfus, 1925). Метацеркарии, обнаруженные у 10 % обследованных устриц, локализовались в ткани их гонады. Этот вид, равно как и других представителей рода *Proctoeces* Odhner, 1911, в настоящее время рассматривают синонимом *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901), широко распространенного паразита морских рыб (Bray, 1983). Однако материал, по которому в своё время описали *P. ostreae*, никем не был переисследован, также как не исследован новый дополнительный материал от типового хозяина – *C. gigas* – из типового водоёма; по этой причине *P. ostreae* пока остаётся как *species inquirenda* (Shimazu, 1984). Кстати, в коллекции С. Ямагути среди препаратов трематод обнаружено 4 стекла с метацеркариями *Proctoeces*, собранными от устрицы [*C. gigas?*] из префектуры Мияги (Shimazu, 1984). Метацеркарий *Proctoeces*, как прогенетических, так и непрогенетических, регистрируют у многих двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а также морских ежей и полихет в самых разных регионах Мирового океана [найлены они и у черноморских гастропод родов *Rissoa* и *Tricolia* (рис. 11) (Долгих, 1965, 1967)]. Метацеркарии обычно локализуются свободно в тканях пече-

ни или почек моллюсков, реже в сердце, гонаде и даже кишечнике; встречаются единично. Имеют относительно крупные размеры, иногда до 2 – 3 мм, но об их патогенном влиянии на организм гигантской устрицы ничего не сообщается, хотя оно, скорее всего, должно быть. При наблюдении за живыми червями, поселившимися в риссоях, неоднократно удавалось обнаружить в их фаринксе кусочки печени моллюска (Долгих, 1967).

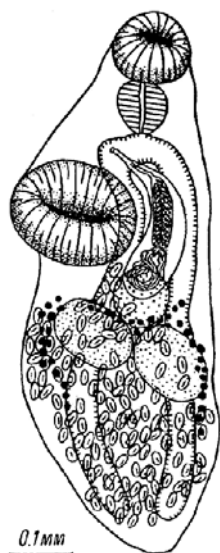


Рис. 11 Прогенетическая метацеркария *Proctoeces maculatus* из черноморского моллюска *Rissoa splendida* (из: Долгих, 1967)

Регистрируемые у гигантской устрицы *Gymnophallidae* представлены двумя видами рода *Gymnophalloides* Fujita, 1925, чье описание будет приведено ниже в специальном разделе (3.2), посвященном характеристике опасных для человека паразитов, встречающихся в устрицах.

В других регионах Мирового океана у *S. gigas* отмечены церкарии сем. *Lepocreadiidae* и метацеркарии семейства *Renicolidae*. Первые из них обнаружены в устрице (в одной особи из 326 обследованных) на южном побережье Англии в эстуарии Экси (Ехе) (Acquirre-Macedo, Kennedy, 1999b). Лепокреиды завершают свой жизненный цикл в рыбах, а их первыми промежуточными хозяевами обычно служат двустворчатые моллюски. Паразитирование в моллюсках партеногенетического поколения трематод, локализующегося в их гонаде, как правило, сопровождается паразитарной кастрацией хозяина.

В этом же районе на южном побережье Англии у *S. gigas* обнаружены цисты с метацеркариями *Renicola roscovita* Stunkard, 1932 (семейство *Renicolidae*), в большинстве случаев локализирующиеся в пальпах моллюсков. Заражены были устрицы всех возрастных групп

и во все сезоны, но встречаемость трематод в разные месяцы колебалась от 10 до 40 %, составив в среднем за год 21 % (Acquiritte-Macedo, Kennedy, 1999b). Средняя интенсивность инвазии по месяцам колебалась от 0.13 ± 0.07 до 2.5 ± 1.43 цисты в одном моллюске. В этом же районе данный вид трематод обнаружен у 90 – 100 % мидий (*Mytilus edulis*) при интенсивности инвазии от 1 до 855 цист на хозяина и у 100 % сердцевидок (*Cerastoderma edule*) при интенсивности инвазии 70 – 2000 цист (Goater, 1989). Жизненный цикл *R. roscovita* в европейских водах протекает с участием литорин (*Littorina*) в качестве первого промежуточного хозяина, сердцевидок (*Cerastoderma*) и мидий (*Mytilus*) – вторых промежуточных, и чаек (*Larus*) и гаг (*Somateria*) – окончательных хозяев. Заражённость *C. gigas* метацеркариями *R. roscovita* намного ниже, чем местных видов моллюсков, однако, судя по регулярной регистрации у неё этого паразита, её также можно отнести к числу вторых промежуточных хозяев данной трематоды в водах Европы. Об активном освоении паразитами, в частности трематодой *R. roscovita*, гигантской устрицы в Северном море пишут и другие исследователи (Kraak et al., 2006). По поводу возможного влияния *R. roscovita* на устриц информация отсутствует, но известно, что при высокой численности этих метацеркарий в обыкновенной мидии те могут негативно повлиять на рост моллюсков (Theltges, 2006).

Ещё одна группа плоских червей, чьих личинок иногда встречают в устрицах, это – **цестоды** (Cestoda).

Cestoda – класс плоских червей (**Platyhelminthes**). Лентовидное телом (отсюда второе русское название группы – ленточные черви) состоит из головки (сколекса), снабжённой органами прикрепления, шейки и стробилы, как правило, состоящей из члеников (проглоттид). Тело покрыто погружённым эпителием с выростами – микротрихиями. Кишечника нет, питание осуществляется через покровы. В каждом членике обычно 1, реже 2 гермафродитных половых комплекса. Стробила продуцирует огромное количество яиц. В яйцах развивается личинка – онкосфера, с 3 парами крючьев на заднем полюсе. Цикл развития со сменой хозяев.

Сразу же оговорим, что к настоящему времени известны только единичные находки личинок цестод у *C. gigas*. В частности, цестоды, предположительно отнесённые к роду *Tylocephalum* Linton, 1890 (сем. Tetragonosephalidae) зарегистрированы у гигантской уст-

рицы в Японии и на Тайване (цит. по: Sindermann, Rosenfield, 1967). Более определённо по поводу систематической принадлежности цестод, обнаруженных у *C. gigas*, высказались бразильские исследователи (Sabry, Magalhães, 2005), которые отнесли их к роду *Tylocephalum* (рис. 12); заражённость моллюсков была невысокой – 2.5 %.



Рис. 12 Микрофотография личинки *Tylocephalum* sp. из *Crassostrea gigas*; хорошо видны волокна, плотно окружающие паразита (масштаб 50 μ m) (из: Sabry, Magalhães, 2005)

Окончательные хозяева *Tylocephalum* – акулы и скаты, а двустворчатые моллюски (устрицы, клэмы, митилиды)

обычно выступают в роли промежуточных хозяев. Моллюски заражаются подвижными корацидиями, которые выходят из зрелых яиц цестод, попавших в воду вместе с фекалиями рыб. Подтверждает это факт их обнаружения в желудке и жабрах американской устрицы (Chng, 1966). В организме моллюсков корацидии развиваются до следующей личиночной стадии – метацестоды. Метацестоды находятся в инкапсулированном состоянии и локализуются в субэпителиальных тканях мантии, жабр, пальп, пищевода, кишечника, иногда встречаются в свободном состоянии в просвете пищеварительного тракта. Довольно часто в моллюсках можно встретить личинок в полуразложившемся состоянии. Заражённость моллюсков может быть очень высокой, и не только в естественных популяциях, но и в хозяйствах, особенно в тех случаях, когда носители с моллюсками располагаются близко ко дну. Предполагается, что сильное заражение может ухудшить товарную кондицию моллюсков (Sindermann, 1990), хотя многие авторы считают, что опасность, которую могут представлять для устриц личинки *Tylocephalum*, носит только механиче-

ский характер, вызванный проникновением цестод в ткани хозяина (Nascimento et al., 1986).

И, наконец, **нематоды** (Nematoda), которых встречают в гигантской устрице.

Nematoda – класс первичнополостных червей. Тело на поперечном срезе круглое (отсюда другое название группы – круглые черви). Ротовое отверстие окружено зубчиками, папиллами, чувствительными органами и т.п. Передний участок кишечника – глотка – делится на ротовую полость (стому) и собственно глотку (пищевод), которая переходит в среднюю кишку, далее следует короткая задняя кишка (ректум), заканчивающаяся анальным отверстием. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Как правило, раздельнополые, обычно выражен половой диморфизм. Большинство яйцекладущие, есть живородящие. Личинки внешне напоминают взрослую форму, их рост и превращение сопровождаются 4 линьками. Свободноживущие, комменсальные или паразитические формы.

Регистрируемые у *C. gigas* нематоды немногочисленны, однако относятся к категории потенциально опасных для здоровья человека. По этой причине информация о них вынесена в специальный раздел (3.2), посвящённый данной группе патогенов человека.

Здесь же упомянем только две работы (Рыбаков, 1986; Dinamani, 1986). Автор первой из них лишь вскользь упоминает о находках в мантийной полости *C. gigas* из залива Петра Великого нематод, в том числе комменсальных видов из семейства Monchysteridae. Во второй публикации сообщается о регистрации у *C. gigas* на севере Новой Зеландии неопределённых нематод, скорее всего, личиночных форм. В ходе двухлетних наблюдений в мантийной полости моллюсков на поверхности жабр вдоль пищевых желобков, а также внутри мантийных складок одновременно встречали до 7 экз. этих червей, чья длина не превышала 1 мм. Доля моллюсков с нематодами составляла 66 %; чаще черви встречались в зимний период, хотя обычно свыше 30 % моллюсков, обследованных в любое время года, имели этих поселенцев.

Итак, среди гельминтов, которых в настоящее время регистрируют у гигантской устрицы, практически нет видов, могущих представлять серьёзную опасность для этого моллюска в условиях культивирования. Тем не менее, встречаемость у *C. gigas* опасных

для человека трематод и нематод, чьё описание см. ниже (см. 3.2), свидетельствует о необходимости постоянного контроля паразитологической ситуации как в самом марихозьястве, так и в районе его размещения.

3.1.6. Ракообразные (Crustacea)

Подтип относится к типу членистоногих (**Arthropoda**). Его представители характеризуются 3 основными признаками: двуветвистыми конечностями, наличием 2 пар антенн и дыханием или жабрами, или же поверхностью тела, но не трахеями. Иногда эти признаки представлены неполностью, а у многих паразитических форм проявляются только на ранних стадиях развития, исчезая у взрослых особей.

Среди регистрируемых у *C. gigas* ракообразных наибольшее значение в качестве возможных возбудителей заболеваний этого моллюска имеют представители подкласса копепод, или веслоногих ракообразных (Copepoda), а также декапод, или десятиногих ракообразных (Decapoda).

Copepoda – в теле различают голову (цефалосому), состоящую из 6 сегментов, и 5-сегментные грудь (торакс, или метасому) и брюшко (абдомен, или уросому). Антенны I всегда одноветвистые, членистые, антенны II обычно двуветвистые. Торакальных ног 5 пар. К последнему сегменту прикрепляются фуркальные ветви, образующие вилочку, или фурку. У одних видов оплодотворённые яйца вынашивают в яйцевых мешках самок, у других вымётываются в воду. Постэмбриональное развитие проходит через два этапа – науплиальный (5 – 6 стадий) и копеподитный (6 стадий, включая взрослую форму). Свободноживущие, комменсальные или паразитические формы.

Двустворчатые моллюски дают приют многим представителям копепод, и практически все они относятся к отряду Pоecilostomatoida (Но, 2000), но для *C. gigas* опасны немногие из них. В их числе, например, 2 вида *Mytilicola* из сем. Mytilicolidae, а также *Myicola ostreae* Hoshina et Sugiura, 1953 и *Midicola ponticus* Sowinski, 1884 (= *Pseudomyicola spinosus*) из сем. Myicolidae¹². Опасность, которую эти копеподы представляют для моллюсков, связана, прежде всего, с

¹² Более подробно о копеподах, поселяющихся в моллюсков, и их значении в марикультуре этих животных см. в монографии А. В. Гаевской (2008а).

наличием у них отростков, зачастую снабжёнными различного рода крючьями, шипами, когтями и т.п., которые они используют для прикрепления в организме хозяина и передвижения в нём.

Mytilicola – циклопидные копеподы с червеобразным, довольно крупным, особенно у самок (рис. 13), телом тёмно- или светло-красного цвета. Иногда встречаются бесцветные особи. Самки длиной до 8 – 12 мм, самцы – около 4. Торакальные сегменты со своеобразными отростками. Сегменты abdomena обычно слиты. Антенны I короткие, 4 – 6-члениковые. Антенны II хватательные. Мандибулы отсутствуют. Первые максиллы (максиллулы) представлены каждая одной долей, несущей щетинки или шипики. Вторые максиллы образованы каждая из одного базального членика и когтя с бахромой. В англоязычной литературе митиликола, благодаря форме тела и окраске взрослых особей, получила название «red worm» – красный червь.



Рис. 13 Самка *Mytilicola* sp. (из: Рыбаков, 1986)

У гигантской устрицы паразитируют два вида *Mytilicola*: *M. orientalis* Mori, 1935 и *M. intestinalis* Steuer, 1902. Первый из них вместе с гигантской устрицей из нативного ареала был завезён в другие регионы Мирового океана, а для второго *S. gigas* является новым хозяином, которого данный паразит начинает успешно осваивать в новых для того акваториях Европы.

M. orientalis, чьи размеры могут достигать 8 – 12 мм, впервые описана от *S. gigas* и *Mytilus coruscus* из Внутреннего моря Японии (Mori, 1935). Когда в 1938 г. от гигантской устрицы, завезённой из Японии на тихоокеанское побережье США, был описан новый вид *Mytilicola* – *M. ostreae*, то его автор (Wilson, 1938), видимо, не знал о публикации Т. Мори (Mori, 1935). Первым высказал предположение об идентичности обоих видов Т. Одлауг (Odlaug, 1946), с чем согласились все последующие исследователи. Итак, в 1938 г. вместе с гигантской устрицей *M. orientalis* завезли на тихоокеанское побережье США (Carlton, 1979; Chew et al., 1965). В 1960-х в отдельных районах побережья её находили у 1 – 32.9 % моллюсков (Chew et al., 1965). В

начале 1970-х копепода оказалась во Франции, куда также была завезена вместе с хозяином – *C. gigas* (His et al., 1978), а в начале 1990-х её нашли уже в южной части Северного моря, причём не только у *C. gigas*, но и у европейской устрицы, а также у обыкновенной мидии (Stock, 1993). Вместе с импортируемой гигантской устрицей в 1993 г. *M. orientalis* оказалась в Ирландии, что вызвало большую тревогу среди специалистов, увидевшим в этом угрозу местной устричной индустрии (Holmes, Minchin, 1995; Steel, Mulcahy, 2001). Эти опасения были основаны на информации о патогенном воздействии *M. orientalis* на организм гигантской устрицы: копеподы вызывают образование метаплазий в их кишечнике, полностью разрушают клеточный эпителий и проникают в соединительную ткань (Sparks, 1962), а в случае серьёзного заражения могут стать причиной гибели хозяина (Grizel, 1985). При наличии в моллюске большого количества копепод, в ректуме образуются вздутия размером с горошину, что отражается на интенсивности процесса пищеварения хозяина и может стать причиной ухудшения его состояния.

Чтобы проверить эту информацию, исследователи (Steel, Mulcahy, 2001) в течение двух лет изучали состояние гигантской устрицы, выращиваемой в Дунгарване (Ирландия), учитывая при этом такие показатели, как кондиция, пол, репродуктивная стадия, длина и масса моллюска, содержание в нём гликогена, а также наличие паразитов. *M. orientalis* была обнаружена у 14.38 % обследованных устриц¹³, при индексе обилия 0.6, максимальное количество копепод, найденных в одном моллюске, составило 20 экз. Результаты исследования привели авторов к выводу, что *M. orientalis* не оказывает влияния ни на состояние, рост, пол и стадию зрелости устриц, ни на содержание гликогена в их организме. Однако некоторые авторы и в настоящее время продолжают рассматривать *M. orientalis* серьёзным врагом моллюсков (Streftaris, Zenetos, 2006).

Второй вид данного рода – *M. intestinalis* – впервые описан в начале 20-го столетия от средиземноморской мидии из района Триеста (север Адриатического моря) (Steuer, 1902). В конце 1930-х поя-

¹³ Для сравнения: в августе 2008 г. в море Уэдден (юго-восток Северного моря) *M. orientalis* была обнаружена только в одном районе, где заражённость ею гигантской устрицы составила 10 % (Elsner et al., 2010).

вилось сообщение об обнаружении *M. intestinalis* в Северном море у берегов Германии (Caspers, 1939), куда, как предполагают, она попала вместе с мидиями, обросшими корпус судна. Первая информация о *M. intestinalis* из британских вод опубликована в 1940-х годах (Ellenby, 1947), хотя один экземпляр этой копеподы был найден ещё в 1937 г. в районе Саутгемптона (Cole, Savage, 1951). В конце 1940-х митиликолу зарегистрировали у мидий в Нидерландах (Wolff, 2005). В настоящее время *M. intestinalis* регистрируют вдоль берегов Европы от юга Скандинавии до Румынии (у крымских берегов пока не найдена).

M. intestinalis – специфичный паразит мидий и встречается у этих моллюсков во всех европейских морях. В многочисленных статьях содержится детальная информация о морфологии и анатомии копеподы, её жизненном цикле, биологии, экологии, особенностях географического распространения, взаимоотношениях с хозяевами, патогенном влиянии на моллюсков. Тем больший интерес вызывают её находки у устриц, в том числе *C. gigas*. И хотя таких сообщений немного, тем не менее, на них имеет смысл остановиться, поскольку они свидетельствуют об освоении данным паразитом нового для него хозяина, а, следовательно, и о расширении его специфичности.

На юго-западе Англии в эстуарии Экси (Ехе) *M. intestinalis* находили у гигантской устрицы всех возрастных групп (Acquirre-Macedo, Kennedy, 1999b). В разные месяцы экстенсивность инвазии устриц колебалась от 3.33 до 53.3 %, составив в среднем за год 21 %, при средней интенсивности инвазии от 0.03 ± 0.03 до 0.76 ± 0.23 . Авторы сравнивают встречаемость этого паразита у *C. gigas* с таковой у обыкновенной мидии из того же района. И поскольку мидии заражены митиликолой на 40 – 100 % при средней интенсивности инвазии 0.7 – 3.5 паразита в одном моллюске (Gresty, 1990), то авторы делают вывод о меньшей восприимчивости гигантской устрицы к заражению *M. intestinalis*, в сравнении, например, с мидиями или сердцевидками.

Для выяснения степени восприимчивости *C. gigas* к заражению *M. intestinalis* была предпринята попытка заразить этой копеподой два вида устриц – *Ostrea edulis* и *C. gigas* (Dare, 1982). Известно, что этот паразит может встречаться у местного вида устриц – *O. edulis* (Baird et al., 1951; Herper, 1956); в частности, он найден у неё на юго-западе и юго-востоке Британии, правда, с невысокими пока-

зателями – 9.5 %, по 1 – 4 паразита в устрице (Hepper, 1956). Эксперименты проводились в тот период года (осень), когда заражение моллюсков в природе наиболее вероятно. В результате выяснилось, что *C. gigas*, в сравнении с обыкновенной устрицей, проявляет намного меньшую восприимчивость к инвазии данным паразитом. Гигантская устрица менее 25 мм вообще заражалась настолько редко, что риск её освоения митиликолой рассматривается как минимальный. И хотя у более крупных устриц встречались отдельные ювенильные особи *M. intestinalis*, но они росли медленнее, чем копеподы из *Ostrea edulis* того же размера, и было непохоже, что они достигнут репродуктивного состояния.

M. intestinalis эндемична для вод Европы; её ареал включает прибрежные воды Великобритании, Ирландии, Дании, Германии, Нидерландов, Франции, Португалии, Испании, Мессинский пролив (о. Сицилия), Средиземное, Лигурийское, Тирренское, Ионическое, Адриатическое, Эгейское и Чёрное моря, а среди её хозяев моллюски 10 родов (см.: Гаевская, 2008а).

Следующая группа копепод, найденных у *C. gigas*, – представители семейства Myicolidae. Мииколиды паразитируют у морских двустворчатых моллюсков, поселяясь на их жабрах, в мантийной полости и кишечнике. Некоторые из них представляют серьёзную угрозу для культивируемых моллюсков, даже вызывая их гибель. Гигантская устрица является хозяином нескольких видов мииколид – *Myicola ostreae*, *Ostrincola similis* Lin et Ho, 1999, *Midicola ponticus*.

Myicola – некрупные (2 – 3 мм) копеподы; самки слегка крупнее самцов. Цефалоторакс самок удлинённый, у самцов грушеобразный. Просома зрелых самок цилиндрическая, вздутая. Хвостовые ветви узкие. Половой диморфизм хорошо выражен.

К настоящему времени у гигантской устрицы известен один вид данного рода – *Myicola ostreae*, чьи самки достигают в длину 1.8 – 2.5 мм (Tanaka, 1961). Вид впервые описан от *C. gigas* из Японии, где был встречен у 10 – 30 % моллюсков (Hoshina, Sugiura, 1953). Обнаружен также у *C. gigas* у берегов Кореи (Kim, 2004). Вместе с хозяином паразит попал в Европу и в настоящее время встречается в ряде европейских регионов не только у *C. gigas*, но и у обыкновенной и португальской устриц в Северном море (Stock, 1993; Strefaris

et al., 2005), водах Ирландии (Holmes, Minchin, 1995), Франции¹⁴ и Португалии (Batista et al., 2009). Во Франции (в районе Аркашона) *M. ostreae* нашли у 4 % особей гигантской устрицы, в Португалии – у 23 % по 1 – 5 копепод в одном хозяине. Для сравнения: в Португалии в том же районе встречаемость этой копеподу у португальской устрицы намного выше – 71 %, 1 – 13 экз., у гибридов названных видов устриц – 60 %, по 1 – 8 экз. копепод в одном моллюске.

В водах Ирландии *M. ostreae* рассматривают серьёзным врагом моллюсков (Holmes, Minchin, 1995). Известно, что в месте прикрепления паразита к жабрам моллюска могут образовываться жёлто-зелёные ареолы, связанные с гемоцитной инфильтрацией, наблюдается повреждение жабр. Иногда вокруг копепод, но паразитирующих только в *C. gigas*, отмечались остатки тканей, массивное скопление гемоцитоподобных клеток, покрытых снаружи тонким слоем фибробластоподобных клеток, похожим на капсулу, – своего рода ответная реакция хозяина на паразита (Batista et al., 2009).

Морфологически очень похожий на *Myicola* род *Ostrincola* приурочен к прибрежным двустворчатым моллюскам и широко распространён по всему Мировому океану. Как и все мииколиды, эти некрупные копеподы при высокой численности могут быть патогенными для их хозяев, провоцируя при этом появление вторичных инфекций. К примеру, в 1988 – 1989 гг. в хозяйствах Китая наблюдалась высокая смертность клэмов (*Meretrix meretrix*), вызванная *Ostrincola koe* Tanaka, 1961 (Ho, Zheng, 1994). У *C. gigas* к настоящему времени известны *Ostrincola similis* – на Тайване (Lin, Ho, 1999) и два неопределённых вида *Ostrincola* – *Ostrincola* sp. и *Ostrincola* sp. (*japonica?*) – в зал. Петра Великого (Рыбаков, 1986). Какой-либо информацией о возможном патогенном влиянии этой копеподы на организм её хозяина мы не располагаем.

И, наконец, ещё один представитель мииколид – это *Midicola ponticus* (= *Pseudomyicola spinosus*).¹⁵ Литература, посвящённая данному виду, очень обширна. Во многом это объясняется не только его

¹⁴ Recherches sur les mortalités estivales de l'huitre creuse *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon // Inst.Franc.Rech. Explor. Mer. – n. 83-3-0001. – 30/03/83 (Accessed through: archimer.ifremer.fr/doc/1983/rapport-4320.pdf).

¹⁵ Более подробно об истории описания этого вида копепод см. в монографии А. В. Гаевской (2008а; стр. 36 – 42).

широким распространением по всему Мировому океану и встречаемостью в десятках видов двустворчатых моллюсков (среди его хозяев 80 видов моллюсков, многие из которых имеют важное промысловое значение), но и патологическими отклонениями, которые эти копеподы, особенно при высокой численности, вызывают в организме хозяина. Например, у *Crassostrea glomerata* копепода повреждает эпителий жабр, который трансформируется от столбчатого до низкого сквамозного типа (Dinamani, Gordon, 1974; Hine, Jones, 1994), вызывает увеличение лейкоцитов, повреждает эпителий стенок кишечника (Dinamani, Gordon, 1974),

Midicola ponticus – зрелые самки (рис. 14) мутно-белого цвета, размеры их тела варьируют от 1.8 до 2.7 мм, самцов – в пределах 1.0 – 2.0 мм. Самая крупная самка *M. ponticus* (= *P. spinosus*) с яйцами, найденная в гигантской устрице в Новой Зеландии, достигала в длину 2 мм (Dinamani, 1986). Фурка вдвое длиннее последнего членика абдомена. Цилиндрические яйцевые мешки по длине равны абдомену. Количество яиц варьирует от 20 до 32.



Рис. 14 *Midicola ponticus* – как *Pseudomyicola spinosus* (из: [www.webshots.com/search?query = Mussels&start=504- 104k](http://www.webshots.com/search?query=Mussels&start=504-104k))

Заражённость моллюсков *Midicola ponticus* (= *Pseudomyicola spinosus*) бывает довольно высокой. Так, степень заражения *C. gigas* в Новой Зеландии варьировала в пределах 16 – 54 %, а количество копепод в одном хозяине достигало 11 экз. (Dinamani, 1986). Однако П. Хайн (Hine, 2002) нашёл *M. ponticus* (= *P. spinosus*) менее чем у 1 % особей гигантской устрицы, обследованной им в 2000 г., объясняя эти различия тем, что цитируемый выше автор исследовал жидкость мантийной

полости, в которой обычно встречаются эти рачки. Чаще всего копепод находят в мантийной полости устриц в складках пальп, а также в желудке, кишечнике и внутри крупных протоков пищеварительных дивертикул. В одном и том же моллюске, помимо взрослых копепод, встречаются также науплии и копеподитные стадии, которые локализуются в области пальп и передней части жабр, особенно весной и летом (Dinamani, 1986).

Несмотря на чрезвычайно широкое распространение *M. ponticus* (= *P. spinosus*) в тропических, субтропических и умеренно-тёплых водах Мирового океана, у *C. gigas* эту копеподу отмечали пока только у берегов Кореи (Kim, 2004), а также Новой Зеландии. О возможном негативном влиянии *M. ponticus* на организм гигантской устрицы ничего не сообщается.

Помимо перечисленных выше видов у *C. gigas* встречаются представители и других семейств копепод. К примеру, у неё известны два вида из сем. Lichomolgidae – *Modiolicola bifidus* Tanaka, 1961 (Рыбаков, 1986; Kim, 2004) и *M. gracilicaudatus* Avdeev, 1977 (Рыбаков, 1986), *Macrochiron fucicolum* Brady, 1872 (Macrochironidae) (Stock, 1993), а также *Anthessius* ssp. (Anthessiidae), *Hermannella* spp. (Sabelliphilidae) и ряд других видов.

Вторая группа ракообразных, на которых мы сочли необходимым остановиться более подробно, это – декаподы (Decapoda).

Decapoda – голова состоит из двух отделов; задний сливается с грудью, образуя головогрудь (цефалоторакс), прикрытую сверху и с боков хитиновым карапаксом. На брюшной стороне твёрдая грудина, от которой внутрь вдаются отростки, отгораживающие нижнюю часть грудной полости. У декапод до 19 пар конечностей. Большинство видов раздельнополы. Яйца либо вымётываются в воду, либо самки носят их в виде гроздей, прикреплённых к брюшным ножкам. Ведут подвижный образ жизни, отдельные виды роют норки в грунте, некоторые – симбионты. В качестве симбионтов устриц зарегистрированы представители *Brachiura*, в частности из семейства Pinnotheridae.

В научной и научно-популярной литературе пиннотерид называют крабы-горошины (pea crabs), но не из-за их размеров, хотя они и принадлежат к одним из самых маленьких крабов на планете, а потому, что самки по своей форме и текстуре напоминают слегка уплощённую горошину или боб. Ширина карапакса не больше его

длины. Эти мелкие морские и эстуарные крабы хорошо приспособлены к жизни в других морских животных и встречаются в прибрежной зоне в двустворчатых, брюхоногих и голожаберных моллюсках, асцидиях, полихетах, брахиоподах и иглокожих на глубинах до 250 м, а также в планктоне.

У *C. gigas* в разных регионах Мирового океана зарегистрировано несколько видов пиннотерид, в том числе новозеландский краб-горошина *Pinnotheres novaezelandiae* Filhol, 1885 (рис. 15), китайский краб-горошина *P. sinensis* Shen, 1932, а также устричный краб-горошина *Zaops ostreum* (Say, 1817) (син. *Pinnotheres ostreum*).

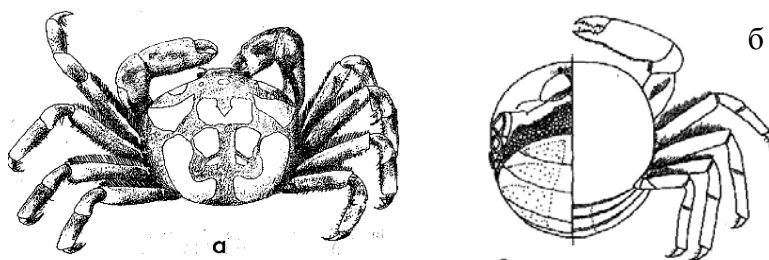


Рис. 15 *Pinnotheres novaezelandiae*: а – самец со спинной стороны, предвзрослая стадия; б – взрослая самка 5-й стадии: слева от продольного разреза – вид с брюшной стороны, справа – вид со спинной стороны (из: Jones, 1977)

Ареал краба-горошины *P. novaezelandiae*, чьи размеры колеблются в пределах 4 – 20 мм, охватывает пока только воды Новой Зеландии. У *C. gigas* он зарегистрирован на севере страны, причём не повсеместно и только у 2 – 16 % устриц; чаще всего крабов находят весной. Обычно в одном моллюске живёт один краб, иногда пара, и, как правило, локализуются они вблизи пальп. Место их поселения очерчено как обесцвеченная зона жабр и пальп (Dinamani, 1986). И всё же, по сообщению автора исследования, никакой патологии в мантийной ткани устриц не наблюдается.

Ареал *P. sinensis* ограничен водами Китая, Кореи, Японии и Гонконга (Pregenzer, Morton, 1986). В коллекции музея Токийского университета есть экземпляр самки китайского краба-горошины, обнаруженной в гигантской устрице ещё в 1911 г.; в то время он не был

определён до вида (<http://umdb.um.u-tokyo.ac.jp/DDoubutu/invertebrate/decapoda/list9>). На сайте «Marine Crabs of India», в котором содержится краткая информация о данном виде краба, указан ещё один район его встречаемости – побережье юго-восточной Индии. К сожалению, за исключением упомянутого сайта, найти источник, из которого почерпнуты эти сведения, не удалось.

И, наконец, устричный краб-горошина, *Z. ostreum* (рис. 16), самки которого достигают в длину 4 – 15 мм, – единственный представитель пиннотерид, по поводу которого имеется информация о его негативном влиянии на темпы роста *C. gigas*, вызванном нарушением жаберной ткани (Egami, 1953). Кстати, ещё в 1892 г. Б. Дин (Dean, 1892) писал, что краб явно досаждаёт устрице, а её пальпы, к которым прикрепляется краб, иногда утолщены по всей длине или уродливы и укорочены.



Рис. 16 *Zoops ostreum* (из: http://oceanexplorer.noaa.gov/explorations/04etta/background/decapods/media/zoops_ostreum_oyster.html)

Таким образом, судя по имеющейся к настоящему времени информации, среди регистрируемых у *C. gigas* ракообразных практически нет видов, могущих оказать серьёзное негативное влияние на здоровье выращиваемых устриц, а, следовательно, и на рентабельность хозяйств. К сожалению, этого нельзя сказать о следующей группе поселенцев *C. gigas* – перфораторах их раковины.

3.1.7. Перфораторы раковины *Crassostrea gigas*

Известно, что раковина устрицы служит субстратом для поселения многих видов обрастателей не только в естественных условиях, но и в хозяйствах по их выращиванию, чему в немалой степени способствует неподвижный образ жизни этих моллюсков. При этом по численности чаще всего доминирует несколько таксонов, и не последнее

место среди них занимают полихеты. К примеру, в Нидерландах в одном из эстуариев в поселениях *S. gigas* насчитали 38 видов макрозообентоса, среди них доминировали полихеты (*Polychaeta*), которые вместе с двустворчатыми моллюсками и *Malacostraca* составили 76 % от всех организмов, определённых до видового уровня (van Broekhoven, 2005).

Polychaeta – тело делится на головной отдел, туловище и задний отдел, или анальную лопасть; состоит из многочисленных сегментов с парными параподиями. Как правило, раздельнополые; им присущи два типа развития. Одно из них – прямое: яйца откладываются в капсулы, выводковые камеры или вынашиваются материнским организмом на своём теле. При втором типе развития из выметанных в воду яиц развиваются личинки, ведущие планктонный образ жизни и последовательно проходящие три стадии развития: трохофоры, метатрохофоры и нектохеты.

Среди опасных для моллюсков полихет наибольшую известность получили представители семейства *Spionidae*. Практически все исследователи единодушны в оценке негативного влияния спионид на качество выращенных устриц.

Spionidae – тело удлинённое, длиной до 150 мм, чаще 10 – 30 мм, с многочисленными, неясно разделёнными сегментами. Простомуиум маленький. Имеется пара длинных нитевидных перистомиальных пальцев. Глотка невооружённая, слабо развитая, слегка выступающая. Параподии двуветвистые, с усиками и крючковидными щетинками, верхняя часть которых заключена в прозрачный колпачок. Пигидиум в виде присоски. Первые личиночные стадии чаще всего проходят под прикрытием специальных оболочек; в планктон выходят личинки, уже имеющие несколько сегментов. В капсуле обычно содержится значительное количество яиц, но у многих видов большинство их идёт на корм личинкам.

Одними из наиболее опасных для гигантской устрицы считают представителей двух спионидных родов – *Polydora* Bosc, 1802 и *Boccardia* Carazzi, 1895, о чём свидетельствуют многочисленные публикации (Cáceres-Martínez et al., 1998a; Chambon et al., 2007; Dinamani, 1986; Gallo-García et al., 1997, 2004; Gallo-García, García-Ulloa, 2005; Hallier, 1977; Handley, 1998; Ruellet, 2004; Wargo, Ford, 1993; Zottoli, Carriker, 1974; и др.).

Фауна спионид у *C. gigas* довольно богата. К примеру, в Новой Зеландии на о. Южный у неё обнаружены: *Polydora websteri* Hartman in Lousanof et Engle, 1942, *P. hoplura* de Claparède, 1869, *Boccardia acus* (Rainer, 1973), *B. chilensis* Blake et Woodwick, 1971, *B. knoxi* (Rainer, 1973) и *B. otakouica* Rainer, 1973; среди них доминировала *B. knoxi* (Handley, 1995). На севере Новой Зеландии у *C. gigas* зарегистрированы *P. websteri*, *P. hoplura*, *B. acus*, *B. chilensis* (Handley, Bergquist, 1997); к ним можно добавить неопределённую до вида *Polydora* (возможно, *P. websteri*) (Dinamani, 1986), в Австралии – *P. websteri*, *P. haswelli* Blake et Kudenov, 1978, *P. hoplura* и *B. chilensis* (Skeel, 1979), в Китае на побережье Жёлтого моря – *Boccardia proboscidea* Hartman, 1940, *Boccardiella hamata* (Webster, 1879), *Polydora triglanda* Radashevsky et Hsieh, 2000 (Zhou et al., 2010).

Каждый из перечисленных видов может разрушать раковину моллюска и спровоцировать образование блистеров на её внутренней поверхности, но наибольший вред, по мнению практически всех исследователей, причиняет *Polydora websteri* (рис. 17)¹⁶.



Рис. 17 *Polydora websteri*: слева – полихета внутри трубки; справа – пигидиум (фото Dr. G. Read, NIWA Wellington, NZ; публикуется с любезного разрешения автора)

Ареал *P. websteri*, в числе хозяев которой отмечают моллюсков 25 родов, включает всё побережье Японии, Охотское и Восточ-

¹⁶ Более подробно о полихетах, поселяющихся в моллюсках, об их морфологии, биологии, распространении и значении в марикультуре этих животных см. в монографии А. В. Гаевской (2008б).

но-Китайское моря, тихоокеанское побережье Северной Америки от Аляски до Панамского перешейка, Мексиканский залив, атлантическое побережье Южной Америки, Индийский океан, побережье юго-восточной и южной Австралии и Новой Зеландии. Недавно вид найден в Чёрном море (Лисицкая и др., 2010). Доля заселённых *P. websteri* устриц в популяции варьирует в зависимости от района, однако практически всегда ею поражено более половины обследуемых моллюсков. К примеру, в Новой Зеландии в Адмиральском заливе она найдена у 57 % устриц (Handley, 1995), на севере этой страны – у 69.4 % (Handley, Bergquist, 1997), в заливе Махуранги – у 60 % (Dinamani, 1986), в Бразилии – у 100 % (Sabry, Magalhães, 2005) и т.д.

Длина тела *P. websteri* достигает, по разным данным, 10 – 12 или же 20 – 25 мм, при ширине 0.7 – 1.2 мм. Общее количество сегментов 100 – 107. Окраска при жизни желтовато-коричневая, красноватая, пигментация тела варьирует. Черви откладывают яйца в капсулы, в каждой из которых 25 – 60 яиц диаметром 100 – 120 μm ; капсулы соединены в нити, в каждой из них около 10 – 20 капсул. У *P. websteri* наблюдается два типа развития личинок: при одном из них личинки развиваются из всех отложенных яиц, при втором часть отложенных яиц используется развивающимися личинками в качестве корма (Haigler, 1969). Вышедшие в воду личинки ведут свободно-плавающий образ жизни и питаются главным образом планктоном. Достигнув соответствующей стадии, они проникают в моллюсков вместе с током воды, фильтруемым теми в процессе питания, и оседают на внутреннюю поверхность раковины под правым углом к краю, обычно по её периферии. Осевшая личинка в процессе фильтрации пищи формирует трубку, параллельно с увеличением размеров которой она растёт.

Полихеты строят в толще раковин моллюсков хрупкие U-образные трубки, длиной от 1 до 19 мм и шириной 0.5 – 10 мм в самой широкой части, состоящие из ила и частичек, соединённых слизью. Обычно они формируются между и параллельно внутренней и внешней поверхности раковины хозяина, будучи ориентированными перпендикулярно к краю раковины моллюска. Помимо того, их можно найти внутри блистеров.

О том, сколь значимой может быть роль спионид в аквакультуре *S. gigas*, свидетельствуют многие примеры; приведём только некоторые из них.

В 1972 г. во Французскую Полинезию из Калифорнии завезли гигантскую устрицу, однако в новых условиях моллюски слабо росли из-за сильного поражения *Polydora*. Известно, что *P. websteri* понижает способность устриц аккумулировать питательные ресурсы (Wargo, Ford, 1993). Повторно устрицы были завезены на острова Французской Полинезии в 1976 г., причём вновь из Калифорнии. Однако 90 % моллюсков погибли из-за сильного повреждения раковин полидорой и нападения на явно ослабленных моллюсков хищника – илистого, или мангрового, краба *Scylla serrata* (Forsk., 1775) (Eldredge, 1994). Раковина поражённых моллюсков ослабляется многочисленными, близко расположенными каналами (рис. 18), просверленными в её толще полихетами, и становится более хрупкой, поэтому такой моллюск оказывается более доступным для хищника (Zottoli, Carriker, 1974). Иными словами, в новых условиях *S. gigas* оказалась явно не очень устойчивой к поражению полидорами. Экспериментальное хозяйство, в котором предполагалось выращивать *S. gigas*, спустя 3 года было закрыто, поскольку оказалось коммерчески невыгодным (Uwate et al., 1984).



Рис. 18 Канал длиной около 17 мм, просверленный *P. websteri* в створке тихоокеанской устрицы размером 18 см (из: Zottoli, Carriker, 1974)

В конце 1940-х – начале 1950-х годов на Тасманию из Японии вместе с гигантской устрицей попало несколько видов *Polydora*. Некоторые из этих видов вбуравливаются в раковину устриц, другие проникают в моллюсков на стадии личинки через мантийную полость. И те, и другие

вливают на внешний вид устриц и их рыночную стоимость (Handley, Bergquist, 1997). Описаны случаи массовой гибели устриц, вызванной отдельными видами *Polydora*: на фермах Маврикия – гигантской и обыкновенной устриц, а у берегов Сенегала – западноафриканской мангровой устрицы *Crassostrea gasar* (Dautzenberg, 1891) (FARC, 2002; Gilles, 1992).

Некоторые исследователи попытались доказать, что *Polydora* следует отнести к паразитическим видам, а не к комменсалам, поскольку эти черви уменьшают рост моллюска соответственно степени его заселения (Chambon et al., 2007). Они установили, что черви даже изменяют поведение устрицы и физиологию её дыхания. Заселённые полидорами устрицы более часто открывают створки, но на меньшее время, а уровень насыщения крови кислородом у них постоянно выше, чем у здоровых особей.

Столь же серьёзные последствия может иметь заселение раковины *C. gigas* спионидами рода *Boccardia*. Когда на тихоокеанском побережье Мексики в одном из устричных хозяйств на внутренней поверхности раковин моллюсков были обнаружены блистеры с поселившимися в них полихетами *Boccardia* sp., авторы исследования предположили, что их наличие может негативно повлиять на товарные качества выращиваемых устриц и сказаться на рентабельности хозяйства (Gallo-García, García-Ulloa, 2005). Общеизвестно, что наличие в устрицах формируемых спионидами блистеров, в которых живут черви, негативно влияет на здоровье сильно заселённых моллюсков (Handley, 1998). Учитывая это, цитируемые выше авторы (Gallo-García et al., 2007) детально изучили процесс заселения спионидами спата устриц с момента начала процесса выращивания моллюсков, когда их средний размер составлял 11.25 мм. Начиная с этого дня, в течение 16 недель они еженедельно регистрировали показатели заселённости устриц. Оказалось, что заселение спата начинается на 7-й неделе выращивания и быстро увеличивается с 60 до 100 % к 10-й неделе. Интенсивность инвазии растёт постепенно и достигает среднего показателя 8.7 экз. червей на одного хозяина. Следует подчеркнуть, что это – довольно высокие показатели поражённости моллюсков, особенно если учесть, что длина тела червей данного рода может достигать 2 – 7 см.

Приведённые выше примеры далеко не исчерпывают список видов спионид, регистрируемых у *C. gigas*. В целом аннотированный список спионид, зарегистрированных у *C. gigas*, включает более 20 видов (Ruellet, 2004), среди которых представители таких родов, как *Boccardiella* Blake et Kudenov, 1978, *Carazziella* Blake et Kudenov, 1978, *Dipolydora* Verrill, 1879 (см., напр., Sako-Okoshi, Takatsuka, 2001; Zhou et al., 2010). Кроме того, в числе возможных врагов *C. gigas* называют также многощетинковых червей из сем. Cirratulidae, Eunicidae, Sabellidae, Terebellidae (Лисицкая, 2005; Martin, Britayev, 1998; Moreno et al., 2006; и др.). Отдельные представители названных семейств, интенсивно заселяя раковину выращиваемых моллюсков, негативно влияют на их рост, массу и кондиционные характеристики, что не может не отразиться на рентабельности хозяйств. К тому же, заселение моллюсков полихетами способствует их вторичному инфицированию различными микроорганизмами, среди которых могут оказаться и патогенные для них виды.

Одним из способов, позволяющим предупредить заселение устриц полихетами, в том числе спионидами, является выращивание моллюсков при максимально возможной низкой воде на удалении 0.5 м от илистого дна (Handley, Bergquist, 1997). Об этом же пишут французские исследователи, которые в результате 3.5-летнего изучения особенностей заселения полидорами гигантской устрицы в хозяйствах Нормандии установили, что моллюски из самой высокой приливно-отливной точки были почти свободны от блистеров и просверленных полихетами ходов (Royer et al., 2006). Эти же авторы отмечают существенное негативное влияние полидор на рост хозяина, уменьшение выхода мяса у поражённых устриц, что в итоге потенциально уменьшает выход готовой продукции.

Не менее серьёзное значение в марикультуре устриц имеют и представители типа **губок** (Porifera).

Porifera – обладают своеобразным ирригационным аппаратом, состоящим из системы каналов, камер и хоаноцитов, большой самостоятельностью клеточных элементов, не создающих обособленных тканей и органов, за исключением жгутикового эпителия и паренхимы, а также особенностями эмбрионального развития. Часть губок обладает способностью просверливать галереи в твёрдом известковом субстрате, в том числе в толще раковины моллюсков, кораллах и даже ракообразных, не только мёртвых, но и живых.

Среди Porifera особого внимания заслуживают представители семейства **Clionidae**. Этим губок обычно называют сверлильщиками, или перфораторами (boring sponges, shell-boring sponges, shell-burrowing sponges), из-за их способности просверливать галереи в известковом субстрате, в том числе в раковинах моллюсков. При этом они удаляют мелкие (диаметром 40 – 60 мкм) полусферические фрагменты субстрата через систему выводных каналов, растворяя только 2 – 3 % эродированного материала (Rützler, Rieger, 1973)¹⁷. Образовавшиеся в субстрате камеры заполняются телом губки и спикулами, которые не имеют определённой ориентации. В результате под поверхностью субстрата формируется густая трёхмерная сеть соединяющихся полостей, камер или галерей. Эти тоннели проникают и в конхиолиновый слой раковины моллюска, открываясь на её внутренней поверхности, которая в результате покрывается тёмными пятнами или бугорками. Защищающийся от поселенца моллюск создаёт защитную перламутровую стенку, а образовавшаяся таким образом полость заполняется отложениями. При сильном заражении раковина становится хрупкой, уродливой и легко ломается, теряя товарный вид.

Заселённые губками раковины зачастую имеют некондиционный вид, что может вызвать рекламации со стороны покупателей. К тому же при транспортировке живых моллюсков, чьи раковины оказались поражены губками, последние, в отличие от их хозяев, быстро погибают и разлагаются, что в итоге может стать причиной выбраковки товара. Именно по этим причинам многих клионаид рассматривают серьёзной помехой на пути успешного развития марикультуры моллюсков во многих странах мира (Кракатица, Каминская, 1979; Jones, 2007).

Среди клионаид основными врагами для *C. gigas* оказываются представители двух родов – *Cliona* Grant, 1826 и *Pione* Gray, 1867.

Cliona – характерные особенности клион: отсутствие чётко выраженной морфологии ирригационной системы и скелетный аппарат. Высоко адаптированный род: губки не только перфорируют субстрат, но

¹⁷ Более подробную информацию о губках, поселяющихся в раковинах моллюсков, их морфологии, биологии, распространении и значении в марикультуре этих животных можно найти в монографии А. В. Гаевской (2009б).

многие из них способны обрастать его поверхность, покрывая хозяина сплошным плотным ковром, в результате чего они фактически душат его. Известно, что размеры некоторых клион-инкрустаторов могут достигать нескольких квадратных метров (Vacelet et al., 2008), а основным контролирующим фактором в этом случае выступает свет (Lopez-Victoria, Zea, 2005).

Проникая в периостракум раковины, клиона первоначально формирует на её наружной поверхности отверстия диаметром 2 – 3 мм или менее, а уже затем – сеть тоннелей, пронизывающих толщу раковины во всех направлениях. Явление перфорирования клионами известкового субстрата известно давно; раковины моллюсков, сильно поражённые губками, довольно часто можно обнаружить и при археологических раскопках. Об этом, к примеру, сообщают дальневосточные учёные (Алексеева и др., 2004), неоднократно встречавшие при археологических раскопках на южном побережье Сахалина раковины гигантской устрицы со следами поражения клионой.

Один из наиболее широко распространённых и наиболее изученных представителей рода – *Cliona celata* Grant, 1826. Цвет тела губки изменяется от ярко-жёлтого до зелёного, золотисто-жёлтого или красного. Окраска и способность губки к перфорации субстрата послужили основанием для её названий в англоязычной научной и научно-популярной литературе – «yellow boring sponge» (жёлтая сверлящая губка) или же «boring sulfur sponge» (сверлящая серная губка) (рис. 19).

Личинка *C. celata* до своего оседания на субстрат непрерывно плавает в течение 20 – 30 ч, и за это время может быть отнесена течением на значительные расстояния от материнской особи (Warburton, 1966). Наиболее предпочитаемыми субстратами для поселения для этой губки являются раковины гигантской и обыкновенной устриц. К примеру, летом 1981 г. на юго-западном побережье Нидерландов *C. celata* нашли у гигантской устрицы, а также у обыкновенной устрицы и крепидулы (*Crepidula fornicata*) (Hoeksema, 1983). Полагают, что заселённость раковины устриц *C. celata* сопровождается более разрушительными последствиями, чем, скажем, при поселении фолладидных моллюсков или полидор (Morton B., Morton J, 1983).



Рис. 19 *Cliona celata* («массивная форма») (фото: Dr Keith Hiscock, Плимут, Великобритания; фото предоставлено автором и публикуется с его разрешения)

Распространение *C. celata* в определённой степени ограничивает солёность вод. Согласно некоторым данным (Hopkins, 1962), вид не выживает при солёности ниже 15 ‰. Вместе с тем, эту губку считают эвритермным видом, освоившим различные регионы Мирового океана с широким диапазоном экологических условий. В целом крупные размеры и успешная колонизация губками субстрата являются результатом их мощного и быстрого роста в сочетании с благоприятными внешними условиями, прежде всего, оптимальной солёностью и отсутствием хищников (Nicol, Reisman, 1976).

Представители второго рода клионаид – *Pione* – примечательны тем, что их перфорирующая деятельность зачастую может нанести серьёзный урон хозяйствам, занимающимся выращиванием моллюсков, в том числе устриц.

Pione – очень старый род, установленный ещё в 1867 г. для губок – сверлильщиков субстрата, обладающих тилостилиями, прямыми или изогнутыми спирастрами и акантоксами, прямыми или синусоидными шиповатыми микрорабдами (Gray, 1867). В течение длительного времени этот род рассматривали младшим синонимом *Cliona sensu lato*, но относительно недавно его статус был восстановлен (Rosell, Uriz, 1997). В настоящее время *Pione* включает 23 вида (van Soest et al., 2009), но наиболее известна среди них широко распространённая по всему Мировому океану *Pione vastifica* (= *Cliona vastifica*) (Hancock, 1849).

Красные, красноватые, оранжевые, оранжево-жёлтые или желтоватые губки *P. vastifica* в англоязычной литературе называют «red boring sponge». *P. vastifica* встречается по всему Мировому океану, от полярных морей до тропиков, в раковинах самых разнообразных двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а также в кораллах, известковых водорослях, ракообразных, известняке от прибрежной зоны до глубины 600 м (Hansson, 1999).

Мнения исследователей относительно характера взаимоотношений между *P. vastifica* и заселяемыми ею моллюсками различаются. Скорее всего, прав С. Л. Герасимов (1983), рассматривающий эти взаимоотношения как чистый случай аменсализма, т.е. такой тип сожительства, при котором один вид угнетает другой без ущерба для себя. Таким образом, несмотря на то, что эта губка не является настоящим паразитом, её, тем не менее, рассматривают серьёзным врагом двустворчатых моллюсков, а также кораллов.

В целом отрицательное влияние *P. vastifica* на моллюсков осуществляется разными путями. Прежде всего, губка оказывает механическое воздействие, разрушая его раковину, при этом у поражённого хозяина может возникнуть ответная реакция, при которой происходит наращивание дополнительных слоёв раковины, что приводит к утолщению последней и увеличению её массы, при одновременном уменьшении массы мягких тканей. Если же учесть тот факт, что в силу особенностей своего питания губка выступает в роли пищевого конкурента моллюска, то становится совершенно очевидным, что *P. vastifica* не может не влиять и на темпы роста заселяемых ею устриц.

И ещё одна группа сверлильщиков раковины устриц, это – моллюски (**Mollusca**). В составе типа 7 (по другим данным, 6 или же 8) классов; в качестве врагов гигантской устрицы известны представители класса брюхоногих (**Gastropoda**).

Gastropoda – асимметричные моллюски с чётким разделением тела на голову, ногу и внутренностный мешок, убранный внутрь раковины. Нога – обычно крупная, уплощённая, представляет собой массивный мускулистый вырост, снабжённый плоской подошвой. Для большинства гастропод характерно наличие тёрки, или радулы, уникальной, похожей на язык структуры с крошечными зубчиками. Гастроподы – раздельнополые или гермафродиты; для жизненного цикла большинства морских видов характерно наличие свободноплавающей

личинки, которая переносится течениями на большие расстояния. Растительноядные и детритоядные животные, а также хищники, трупоеды и паразиты.

Мы остановимся только на нескольких представителях гастропод, наиболее часто упоминаемых в качестве врагов *C. gigas* не только естественных поселений, но и в хозяйствах. Чаще всего в соответствующих публикациях речь идёт о сверлильщике *Ocenebrina inornata* (Rècluz, 1851) (= *Ceratostoma inornatum*; = *Ocenebrella inornatus*) из семейства Muricidae¹⁸ (рис. 20). Это – мелкие (25 – 45 мм) хищники родом из Азии; их нативный ареал – воды Японии и Кореи. В англоязычной литературе *O. inornata* называют «Asian drill, Asian oyster drill, Japanese oyster drill, Japanese oyster borer, Japanese rocksnail», явно увязывая название этого моллюска с его родиной, а также образом жизни.



Рис. 20 *Ocenebrina inornata*, атлантическое побережье Франции (из: <http://www.specimenshells.de/bilder/murex/inornatus>)

В 1924 г. вместе с посадочным материалом *C. gigas* вид попал из Японии на тихоокеанское побережье Северной Америки; с тех пор обитает в водах на границе между США и Канадой (Martel et al., 2004b). В 1995 г. его нашли на атлантическом побережье Франции на устричных банках (Pigeot et al., 2000). В настоящее время он распро-

¹⁸ Более подробную информацию об этом и других видах гастропод, представляющих определённую угрозу для выращиваемых в хозяйствах моллюсков, можно найти в монографии А. В. Гаевской (2006б).

странился на север вдоль берегов Франции, найден также и на средиземноморском побережье страны (Martel et al., 2004a, 2004b). Молекулярно-генетический анализ европейской, американской и азиатской популяций *O. inornata* выявил близость первой из них к американской, что заставляет предположить проникновение этого вида в Европу не из Азии, а из Америки. Несколько лет назад оцинебрину обнаружили у берегов Нидерландов, где её встречаемость в биоценозах постоянно увеличивается: так, в 2007 г. за 2-часовое подводное наблюдение находили максимум 4 моллюска, в 2008-м – 21, а в 2009-м – уже 30 (Faasse, Ligthart, 2009). Оцинебрина питается устрицами, мидиями, клэмами, используя при этом радулу, снабжённую зубами, для просверливания отверстия в раковине, через которое она высасывает слегка разжиженное мясо жертвы. Предпочтительный объект питания хищника – гигантская устрица, но в новых условиях этот моллюск нападает и на местных устриц, таких как *Ostreola conchaphila* (Buhle, Ruesnik, 2003). В эксперименте при наличии двух названных видов устриц сверлильщик нападал, прежде всего, на гигантскую устрицу. За неделю один хищник съедает трёх устриц (White, 2007).

Оцинебрина откладывает гроздья ярко-жёлтых капсул с яйцами на дно или же в складки раковины устрицы. Из каждой капсулы выходит до 10 ювенильных особей длиной 2 мм, которые быстро растут – более чем на 2 мм в месяц. После выхода из яйца многие особи достигают репродуктивного размера – 27 мм – уже на следующий год. Ежегодная выживаемость взрослых особей не превышает 30 % (Buhle et al., 2004). Пелагическая стадия развития у *O. inornata* отсутствует, поэтому хищник практически не может напасть на садки с устрицами, выставленными с море. Однако устричные банки в результате нападения оцинебрин могут фактически опустошаться. Подсчитано, что, вызывая гибель до 25 % устриц на банках, оцинебрина увеличивает стоимость продукции на 20 % и уменьшает прибыль на 55 % (Elston, 1997).

Справедливости ради следует сказать, что не меньшее внимание исследователей, чем *O. inornata*, привлекает ещё один моллюск – атлантическое блюдечко *Crepidula fornicata* (L., 1758) из семейства Crepidulidae. В англоязычной литературе моллюски этого семейства получили название «slipper-shells», т.е. «раковины-

башмачки», или просто «башмачки», «домашние тапочки». Такое название им дали из-за характерной формы их округлой или уплощённой раковины, снабжённой с брюшной стороны своеобразной полуперегородкой. *C. fornicata* родом из северо-западной Атлантики; здесь она встречается вдоль берегов Америки от Канады до Мексиканского залива. Вместе с устричным материалом, а возможно, и с балластными водами, этого моллюска когда-то завезли на тихоокеанское побережье США, и в настоящее время он распространён здесь от Калифорнии на севере до берегов Чили на юге. В Европе *C. fornicata* впервые обнаружили в Ливерпульском заливе (Англия) в 1872 г., но та популяция со временем погибла, а в конце 1880-х годов моллюск появился в других регионах Европы. В 1929 г. на устричных банках в Зеландии впервые нашли двух живых крепидул, на следующий год их были сотни, а уже через 2 года ситуация стала угрожающей (Korringa, 1942). За несколько лет из очень немногочисленных особей, которые впервые осели в этих водах, развились миллионы моллюсков. В настоящее время *C. fornicata* осваивает всё новые акватории вдоль берегов Европы и, как считают исследователи, представляет серьёзную опасность для местной фауны (McNeill et al., 2010).

Размеры раковины *C. fornicata* колеблются от 2.5 до 6 см, но обычно не более 5 см, её высота до 2.5 – 2.6 см. Раковина умеренно-выпуклая, овальная, скорее тонкая; сильно редуцированная верхушка находится у заднего края, слегка заворота декстрально; края раковины тонкие и острые.



Рис. 21 *Crepidula fornicata* (две особи) в выбросах на пляже после шторма (Англия); фото 25 апреля 2008 г. (с любезного разрешения Malcolm Storey – www.bioimages.org.uk)

Атлантическое блюдечко отличается своеобразным образом жизни; во всяком случае, ничего подобного у других гастропод не отмечено. Моллюски забираются один на другого, образуя изогнутые цепочки, состоящие из 5 – 7 – 10 особей (по некоторым данным, количество крепидул в такой цепочке может достигать до 12 и даже 15 экз.). Благодаря уникальному способу размножения, высокой продуктивности [одна самка за сезон продуцирует 10 – 15 тыс. яиц (Richard et al., 2006)] и отсутствию естественных врагов, крепидулы образуют столь плотные поселения, что практически закрывают морское дно и могут привести к образованию плотного биогенного субстрата, вызывая гибель донных животных, в том числе устриц. Подсчитано, что в одном из заливов атлантического побережья Франции (Marennes-Oleron Bay) максимальное количество *C. fornicata* достигало 4770 экз. м⁻², а биомасса – 354 г сухого веса м⁻² (De Montaudouin, Sauriau, 1999). К тому же, эти моллюски могут выступать пищевыми конкурентами гигантской устрицы, поскольку также являются активными фильтраторами и питаются, фильтруя воду через жабры (Blanchard, 1997; Korringa, 1951; Orton, 1927).

Заиление субстрата, вызываемое, в основном, псевдофекалиями моллюска, приводит к возникновению условий, неблагоприятных для оседания личинок такого ценного промыслового объекта как устрицы, что также может негативно сказаться на численности их популяций (Barnes et al., 1973). Объёмы псевдофекалий и фекалий могут быть столь велики, что собственно субстрата, на котором поселились крепидулы, не видно и создаётся впечатление, будто эти гастроподы живут на илистом грунте. Следовательно, появление *C. fornicata* в районе устричных банок, а также в местах выращивания устриц может иметь негативные последствия для фермерских хозяйств, занимающихся культивированием этих моллюсков.

Таким образом, в результате многочисленных исследований, выполненных и выполняемых в разных странах мира, выяснилось, что круг паразитов, комменсалов и врагов гигантской устрицы широк и включает представителей самых разных таксонов, начиная от вирусов и бактерий и заканчивая ракообразными, моллюсками и полихетами. Наиболее опасными среди них являются вирусы и бактерии, инфицирование которыми, как правило, сопровождается гибелью

лю моллюсков, особенно на ранних стадиях развития. Что касается представителей остальных регистрируемых у *C. gigas* групп организмов, то в сравнении с другими видами семейства настоящих устриц этот моллюск менее чувствителен ко многим из них. К примеру, на Тасмании у выращиваемой в четырёх хозяйствах гигантской устрицы зарегистрировано вирусное поражение гамет, риккетсии, 2 вида инфузорий, 2 вида простейших невыясненного таксономического статуса, турбеллярии, 2 вида копепод и 3 вида спионидных полихет (Wilson, 1993). У *C. gigas* в Новой Зеландии в 1979 – 1981 гг. обнаружили турбеллярий, хирономид, нематод, полидор и пиннотеридного краба-горошину *Pinnotheres pisum* (L., 1767) (Hine, 1997). При этом авторы исследований подчёркивали, что среди выявленных у гигантской устрицы видов отсутствовали патогенные для неё формы. В 2000 г. в Новой Зеландии в трёх устричных хозяйствах у *C. gigas* нашли риккетсий в эпителии жабр и пищеварительных трубочек, инфузорий на жабрах, в желудке и на мантии, копеподу *Pseudomyicola spinosus* и 6 видов спионидных полихет (Hine, 2002). Из числа найденных полихет один вид – *Voccardia knoxi* – может негативно повлиять на кондицию выращиваемых моллюсков.

3.2. Гигантская устрица *Crassostrea gigas* – переносчик патогенов человека

Кратко охарактеризовав значение различных групп организмов в биотехнологии выращивания *C. gigas*, остановимся ещё на одной не менее серьёзной проблеме, которая может возникнуть перед устричной индустрией. Речь идёт о встречаемости у этих моллюсков патогенных для человека вирусов, бактерий и простейших¹⁹, а также некоторых видов гельминтов. Подобные сообщения в последние годы всё чаще появляются в печати и, естественно, не могут не насторожить, поскольку свидетельствуют о наличии реального риска заражения людей при употреблении теми в пищу сырых или плохо обработанных устриц, что практикуется во многих странах мира. Некото-

¹⁹ Подробнее о встречаемости в моллюсках патогенных для человека вирусов, бактерий и простейших см. в монографиях А. В. Гаевской (2006а, 2007, 2010).

рые, приводимые ниже примеры наглядно проиллюстрируют сказанное.

Начнём с характеристики патогенных для человека вирусов.

3.2.1. Вирусы (Viruses)

Среди вирусов, которые могут накапливаться в тканях гигантской устрицы и других двустворчатых моллюсков и передаваться далее по трофической цепочке, особое место занимают виды, патогенные для человека и высших млекопитающих. Прежде всего, это вирусы инфекционного гепатита, в том числе гепатита А, полиовирусы, норовирусы, коронавирусы и ряд других (Dubois et al., 2004; Kelly, Dan Stroh, 1988; DiGirolamo et al., 1970; Lees, 2000; Le Guyader et al., 2000; Lodder-Verschoor et al., 2005; Lowther et al., 2008; Sincero et al., 2006; и многие другие). При этом речь не идёт о случайных, эпизодических находках подобных вирусов в *C. gigas*; сообщения содержат информацию о регулярной регистрации патогенных для человека вирусов у *C. gigas* практически во всех регионах земного шара, где выращивают этих моллюсков.

К примеру. На юге Франции в результате трёхлетнего мониторинга 1995 – 1998 гг., в ходе которого пробы *C. gigas* отбирались ежемесячно, в 27 % проб был зарегистрирован ротавирус (*Rotavirus*, RV), в 23 % – Норфолк-подобный вирус (*Norwalk-like virus*, NLVs), 19 % – энтеровирусы (*Enterovirus*, EV) и 17 % – астровирусы (вирусы из семейства *Astroviridae*, AV) (Le Guyader et al., 2000). Вирусная контаминация моллюсков наблюдалась главным образом в холодный период года – с октября по март. Сообщения о регистрации энтеровирусов у устриц, выращиваемых вдоль побережья Франции, появлялись и в последующие годы (см., напр., Dubois et al., 2004; Naeghebaert et al., 2002). Возможно, именно это обстоятельство и послужило причиной того, что государственные службы Швейцарии с ноября 2001 по февраль 2002 гг. в течение 3 месяцев проверяли уровень вирусной контаминации завозимых в страну устриц (Beuret et al., 2003). Ежегодно в Швейцарию завозят более 300 т устриц (гигантской и обыкновенной), из них на долю Франции приходится 95 %. Обследование 87 проб (61 проба от 31 французского поставщика, 12 – от 3 нидерландских и 14 – от 2 ирландских) показало отсутствие вирусной инфекции в моллюсках из Нидерландов и Ирландии. В

противоположность им, в устрицах, поставляемых из Франции, были обнаружены NLVs (19.4%) и EVs (12.9 %).

В феврале 2006 г. во Франции наблюдалась вспышка гастроэнтерита, связанная с употреблением в пищу устриц. Тогда, помимо NLVs, EVs, RVs и AVs, впервые был изолирован *Aichi virus* (AiV) – представитель рода *Kobuvirus* из семейства Picornaviridae, вызывающий у людей острый гастроэнтерит. Заболевание сопровождается тошнотой, рвотой, диареей, брюшными болями. Однако не только во Франции регистрируют случаи изоляции из устриц патогенных для человека вирусов. В Бразилии, например, от выращиваемой здесь *S. gigas* довольно регулярно выделяют вирус гепатита А (Coelho et al., 2003; Sincero et al., 2006), в Великобритании, Японии и Новой Зеландии – норовирусы (Cook et al., 2009; Hewitt et al., 2009; Lowther et al., 2008; Maekawa et al., 2007), в Нидерландах – энтеровирусы (Lodder-Verschoor et al., 2005), в Японии – саповирусы (Ueki et al., 2010) и т.д.

Известно, что вирусы, инфицирующие человека, не заражают моллюсков и не реплицируют в них, но сохраняются в их жабрах и пищеварительном тракте довольно продолжительное время, оставаясь в инфекционном состоянии в течение многих дней и даже недель. Одним из основных факторов, способствующих заражению человека патогенными для него вирусами, является употребление в пищу моллюсков в сыром или слабо термически обработанном виде. На это обстоятельство обращают внимание фактически все авторы, в чьих работах обсуждаются проблемы инфицирования людей вирусами, передающимися через морепродукты, прежде всего, моллюсков (Cliver, 1997; Gerba, 1988; Hewitt et al., 2009; McDonnell et al., 1997; Potasman et al., 2002; Rippey, 1994; Ueki et al., 2010; и др.). Предлагаются разные способы инактивации вирусов (обработку озоном, ультрафиолетовыми лучами, тепловую, кулинарную обработку в различных специях) и очистки моллюсков от них, в частности выдерживанием моллюсков в чистой воде до их поступления в торговую сеть. Некоторые исследователи считают, что выдерживание устриц в чистой воде не гарантирует их очистки от вирусов (Hay, Scotti, 1986).

В последние годы проблема инактивации патогенных для человека вирусов, передающихся через морепродукты, привлекает всё большее внимание. Во многом это обусловлено ростом спроса на морскую продукцию и связанным с этим увеличением объёмов вы-

растиваемых моллюсков, в том числе устриц, а также объёмов добычи моллюсков в местах их естественных поселений, зачастую загрязнённых бытовыми сточными водами. Не менее важным значением имеет также совершенствование методов обнаружения вирусов и расширение границ их ареалов, обусловленное во многих случаях трансконтинентальным переносом вирусов.

3.2.2. Бактерии (Bacteria)

Устрицы могут накапливать в своём организме не только патогенные для человека вирусы, но и **бактерии**. Среди них, в частности, представители рода *Vibrio*: например, высоковирулентный *Vibrio vulnificus* (Reichelt et al., 1979) (рис. 22), способный выживать в сырых и извлечённых из раковины устрицах (Kaushner et al., 1989), или же *Vibrio parahaemolyticus* (Fujino et al., 1951), обнаруживаемый в моллюсках даже после обработки тех ультрафиолетом (Vasconcelos, Lee, 1972), а также упомянутый выше (стр. 29 – 31) *V. splendidus*.

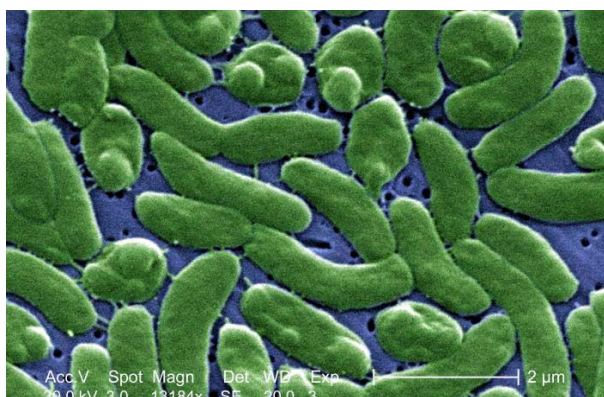


Рис. 22 *Vibrio vulnificus*, фотография в СЭМ (автор J. Gathary; <http://phil.cdc.gov/phil/details.asp>)

К примеру, из гигантской устрицы и средиземноморской мидии, выращиваемых на ферме в Бизерте (Тунис), а также из морской воды в районе фермы были выделены 3 вида *Vibrio* (*V. alginolyticus* (Miyamoto et al., 1961), *V. fluvialis* Lee et al., 1981 и *V. parahaemolyticus*) и *Aeromonas hydrophyla* (Chester, 1901) (Mejdi et al., 2010). В Нидерландах в ходе трёхлетнего обследования устриц естественных популяций и продаваемых в магазинах из моллюсков были

изолированы два вида вибрио – *Vibrio alginolyticus* и *V. parahaemolyticus*, а также *Aeromonas*, *Photobacterium* и *Shewanella* (Schets, 2010).

О возможности накопления в организме устриц таких патогенных бактерий, как аэромонасы, псевдомонасы, стафилококки, риккетсии и другие, свидетельствуют многие публикации. К примеру, в результате полугодового обследования выращиваемых в Гонконге устриц от них выделили бактерий фекальной колиформной группы ($61.03 \cdot 10^5$ кл. г⁻¹), а также кишечную палочку *Escherichia coli* (Migula, 1895) ($5.87 \cdot 10^5$), *Streptococcus faecalis* Andrewes et Horder, 1906 ($13.97 \cdot 10^5$) и сальмонелл ($21.62 \cdot 10^5$) (Chan, Ho, 1993). Большинство бактерий локализовались в мантии и висцеральных участках тела моллюсков, хотя поражены были также жабры и мускул-замыкатель. Учитывая потенциальную опасность для здоровья человека обнаруженных бактерий, авторы публикации предостерегают от употребления в пищу таких устриц в сыром виде.

О необходимости усиления микробиологического контроля выращиваемых и, особенно, поступающих в продажу устриц свидетельствует и следующий пример. От *S. gigas*, выращиваемой и поступающей в торговую сеть в прибрежном регионе Флорианополиса (Бразилия), исследователи выделили, помимо стафилококков (в 1 из 90 проб), *Escherichia coli* (Pereira et al., 2006). Примечательно то, что встречаемость *E. coli* в пробах устриц, полученных из торговой сети, была практически в 4 раза выше таковой у моллюсков, собранных в зонах выращивания (35.5 против 9 %). На этом основании авторы исследования подчёркивают необходимость мониторинга качества сырых устриц, реализуемых в торговой сети.

Приведённые выше результаты трёхлетнего мониторинга (1995 – 1998) качества устриц, выращиваемых на юге Франции, помимо данных вирусологического анализа содержат материалы и бактериального анализа. Из 108 обследованных проб в 9 (8 %) из них бактериальная контаминация превышала Европейский Стандарт (Директива ЕС – 91/492/EU) – >300 FC 100⁻¹ (Le Guyader et al., 2000). Замечу, что пробы отбирались в зонах с низким уровнем фекальной контаминации.

Проблеме загрязнения морских прибрежных вод патогенными и условно-патогенными для человека бактериями и связанной с

этим возможность его заражения через морепродукты в последние годы уделяется очень серьёзное внимание. Безусловно, наиболее радикальным средством является запрет на размещение плантаций в заведомо загрязнённых участках акватории. К сожалению, не всегда представляется возможным следовать этой рекомендации, а потому для достижения соответствующего санитарно-микробиологического качества выращенных моллюсков на практике используется система их очистки.

В целом же для гарантированного предупреждения инфицирования любыми микроорганизмами, содержащимися в моллюсках, следует избегать употребления в пищу сырые морепродукты, строго соблюдать режимы обработки морепродуктов и хранения готовой пищевой продукции, а также правила личной гигиены и санитарные правила на производствах и на предприятиях торговли.

3.2.3. Паразитические простейшие (Protozoa)

Среди огромного количества видов протозоа, встречающихся у морских беспозвоночных животных, только немногие из них представляют реальную угрозу здоровью человека. Первостепенное значение среди них имеют представители рода *Cryptosporidium* из семейства Cryptosporidiidae (класс Cnoidasida, тип Apicomplexa).

Cryptosporidium – очень мелкие паразиты, размерами 3 – 5 мкм (диаметр красных кровяных телец человека в 2 раза больше такового ооциста) (рис. 23).

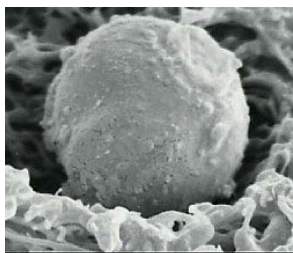


Рис. 23 Ооциста *Cryptosporidium* sp. (из: <http://www.sourcemolecular.com/giardia.htm>)

Криптоспоридии живут в эпителиальных клетках, выстилающих тонкий кишечник, у рыб, рептилий, птиц и млекопитающих, а также у человека. Один из них – *Cryptosporidium parvum* Tyzzer, 1912 инфицирует необычайно широкий круг млекопитающих, включая человека; на его долю приходится 50 % всех зарегистрированных случаев заболевания людей криптоспоридиозом (в англоязычной литературе и

возбудитель и вызываемое им заболевание обычно называют «сгурто» – крипто). Заболевание отмечено на всех континентах у людей самого разного возраста и даже может привести к летальному исходу (известны сотни таких случаев). В густонаселённых районах его масштабы иногда приобретают эпидемический характер. Поскольку одним из наиболее распространённых у людей и одним из наиболее изученных представителей данного рода является *Cryptosporidium parvum*, то мы ограничимся здесь его кратким описанием.

Cryptosporidium parvum – ооцисты очень мелкие, диаметром 3 – 5 µm, сферические, часто несколько неправильной формы. Жизненный цикл включает половое и бесполое размножение и начинается с попадания спорулирующей ооцисты (покоящаяся стадия во внешней среде) в организм млекопитающего. В тонком кишечнике человека вышедшие из ооцисты спорозоиты проникают каждый в отдельную эпителиальную клетку. В результате множественного деления образуются макро- и микрогаметы, участвующие в половом процессе. Вокруг образовавшейся зиготы формируется плотная стенка ооцисты. Ооцисты попадают во внешнюю среду, где их инвазионность может сохраняться в течение года (Tamburrini, Pozio, 1999).

Ооцисты *C. parvum* могут быть обнаружены в озёрах и реках, в прибрежной зоне моря в устьях рек; их находят в растительной и животной пище, в питьевой воде. Заражение человека происходит через воду, пищу, заражённых животных, в том числе устриц, при контакте с инфицированными людьми.

C. parvum зарегистрирован в гигантской устрице из естественных и искусственных поселений в Нидерландах (Schets et al., 2007), а также у *C. gigas* в одном из заливов на севере Ирландии, где расположены коммерческие фермы (Finn et al., 2003; Sunnotel et al., 2007). Известно, что попавшие в моллюсков ооцисты сохраняют свою жизнеспособность в течение длительного периода времени, а положительные результаты опытов по заражению ими новорожденных мышат подтвердили сохранение ими также и инвазионных свойств (Gomez-Bautista et al., 2000; Tamburrini, Pozio, 1999). Таким образом, следует признать, что свежесобранные устрицы, равно как и другие виды промысловых моллюсков, в случае их употребления в пищу в сыром виде, могут стать источником заражения людей *C. parvum*.

Итак, будучи активным фильтратором, *C. gigas* вместе с пищевыми частицами, захватывает из толщи воды различные вирусы, бактерий, ооцисты паразитических простейших, отдельные представители которых, как мы видели, могут оказаться потенциально опасными для человека. В связи с этим специалисты медицинских и санитарно-ветеринарных служб не устают напоминать потребителям о необходимости строго соблюдать соответствующие правила технологической обработки этих моллюсков, а также не употреблять в пищу устриц, собранных в прибрежных водах, загрязнённых бытовыми сточными водами.

3.2.4. Трематоды (Trematoda)

В данном случае речь идёт о трематодах семейства Gymnophallidae, в жизненных циклах которых *C. gigas* выступает в роли промежуточного хозяина.

История их изучения такова. В 1988 г. в больницу Сеульского национального университета (Корея) обратилась 66-летняя домохозяйка по причине острых брюшных болей (Lee et al., 1993). После проведения соответствующих лечебных мер из организма пациентки было выделено 952 экз. взрослых гимнофаллид и 42 экз. гетерофиид (2 вида). Гимнофаллид тогда не смогли идентифицировать (Lee, Chai, 2001), но спустя несколько лет они были описаны как новый вид рода *Gymnophalloides* – *G. seoi* Lee et al., 1993. Обнаруженные в пациентке взрослые гимнофаллиды близко напоминали метацеркарий *Gymnophalloides tokiensis* Fujita, 1925, паразитирующих в устрицах; однако синонимизировать их без экспериментальных доказательств авторы не решились.

То обстоятельство, что у устриц уже были известны гимнофаллиды и что обнаруженные у человека трематоды оказались патогенными для него, заставило более детально изучить этот вид, включая особенности его жизненного цикла, распространения, патогенности и т.д. С 1995 г. и по настоящее время в печати регулярно появляется информация по данному вопросу (Chai et al., 2000, 2003; Guk et al., 2006; Lee, Chai, 2001; Lee et al., 1995, 1996; Ryang et al., 2000; Son et al., 1998 и др.). В результате установлены окончательные хозяева *G. seoi* (человек и палеарктический кулик-сорока *Haematopus*

ostralegus) и показана определённая очаговость в распространении этого эндемичного для побережья Кореи гельминта, приуроченного к юго-западному побережью, выявлен второй промежуточный хозяин трематоды, каковым оказалась *Crassostrea gigas*, и изучены особенности заражённости этих моллюсков по районам и сезонам года.

***Gymnophalloides seoi*, метацеркарии из гигантской устрицы** (по: Lee et al., 1999) (рис. 24) – очень мелкие, грушевидной формы черви; тело покрыто тонкими шипиками. Передний конец округлый, задний слегка заострён. Длина тела (в μm) 310 – 386 (в среднем 346), ширина 205 – 258 (228). Ротовая присоска крупная, 94 – 127 (109) x 102 – 140 (122), с двумя вентро-латеральными ушками. Фаринкс округлый и мускулистый, 28 – 37 (31) x 31 – 47 (37). Пищевод очень короткий, кишечные ветви овальные, уплощённые. Брюшная ямка позади середины тела, 7 – 19 (12) x 24 – 38 (30). Брюшная присоска лежит примерно в одной трети длины тела от заднего конца, 46 – 66 (52) x 51 – 67 (56). Половая пора маленькая, открывается на переднем крае брюшной присоски. Яичник и семенники в задней трети тела, плохо видны из-за многочисленных экскреторных гранул. Экскреторный пузырь V-образный, тянется до уровня ротовой присоски.

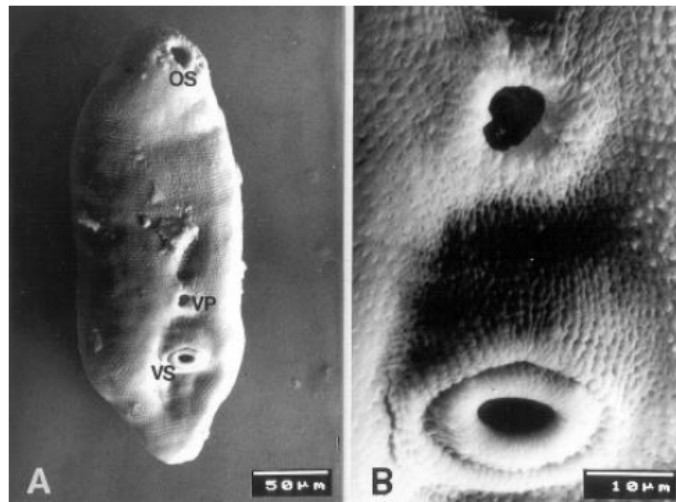


Рис. 24 *Gymnophalloides seoi*, метацеркарии из *Crassostrea gigas*: А – вид с брюшной стороны; В – увеличенное изображение вентральной поры и

брюшной присоски (OS – ротовая присоска; VP – вентральная пластинка; VS – брюшная присоска) (из: Lee et al., 1999)

Принадлежность найденных в устрицах метацеркарий к *G. seoi* подтверждена экспериментальным заражением мышей, в которых были получены взрослые черви (Lee et al., 1995, 1996). Столь же успешными были опыты по заражению песчанок и хомяков.

Метацеркарии *G. seoi* не инцистируются в моллюсках, а прикрепляются к экстрапаллиальному эпителию мантии мощной ротовой присоской. Обычно встречаются группами и хорошо видны невооружённым глазом в виде беловатых точек. Распространение *G. seoi* в популяции *C. gigas* носит очаговый характер и варьирует от 0 до 100 %; в равной степени изменяется и интенсивность инвазии. В публикациях разных авторов сообщается об обнаружении в одной устрице в среднем 610, 785.9, 1339, 203, 67.6, 62.9, 20.1, 53.5 или же 12.6 метацеркарий (см., напр., Lee, Chai, 2001; Lee et al., 1996). Можно найти и такие величины: интенсивность инвазии 3 – 94 экз. при общей заражённости моллюсков 80.8 % (Lee et al., 1999). В любом случае, приводимые цифры весьма примечательны, особенно если учесть, что в одной из обследованных популяций в устрице как-то насчитали 4792 экз. трематод. По этой причине не приходится удивляться и высокой численности *G. seoi* в окончательных хозяевах – человеке (в среднем 2205 экз.) (Guk et al., 2006) или же куликесороке (892 экз.) (Ryang et al., 2000). Кстати, можно привести и более впечатляющие цифры: так, в одной из деревень на юго-западном побережье полуострова количество взрослых особей *G. seoi*, выделенных из пациентов, колебалось от 94 до 69125 экз., составляя в среднем 10344 экз. (Chai et al., 2000).

В Корее *G. seoi* рассматривают одним из основных патогенов человека, поражающим его желудочно-кишечный тракт и вызывающим у него острый панкреатит, диарею, потерю веса. Предполагают, что этот гельминт может быть также обнаружен в соседних с Кореей странах, таких как Китай, Япония и Россия (дальневосточное побережье) (Ryang et al., 2000). Несмотря на то, что сам паразит стал известен в Корее с 1993 г. (именно тогда появилось первое описание этой трематоды), её яйца недавно были обнаружены в мумии 17 столетия (Seo et al., 2008). Примечательно и то, что район, где было най-

дено захоронение, в настоящее время не относится к числу эндемичных очагов этого заболевания. Видимо, ареал *G. seoi* в прошлые времена был шире, но за прошедшие столетия несколько сократился.

Во избежание заражения этими трематодами настоятельно рекомендуется избегать употребления в пищу сырых устриц, добытых в неблагополучных по данному паразиту участках (на побережье Кореи таковых насчитывается 25, включая 23 небольших острова в Жёлтом море и Южном море и 2 – в западных прибрежных посёлках).

Что касается второго представителя *Gymnophalloides*, описанного от гигантской устрицы, – *G. tokiensis* Fujita, 1925, то этот вид известен только из Японии, а его окончательный хозяин пока не установлен. Однако, учитывая информацию о патогенности для человека *G. seoi*, не исключено, что *G. tokiensis* тоже может быть отнесён к числу таковых. Встречаемость этого паразита у *C. gigas* также характеризуется высокими величинами: в некоторых районах Японии им поражено до 100 % устриц, а количество метацеркарий в двухлетних моллюсках колеблется от 235 до 1026 (в среднем 402 экз.). Помимо той опасности для здоровья человека, которую могут представлять устрицы, инвазированные *G. tokiensis*, сами моллюски, в случае высокой инвазии этими личинками, испытывают серьёзное негативное влияние паразита. Сильно заражённые устрицы отличаются более высоким содержанием воды, пониженным уровнем содержания гликогена, белка и жиров, характеризуются слабым ростом и пониженной выживаемостью (Hoshina, Ogina, 1951).

3.2.5. Нематоды (Nematoda)

В 1975 г. появились сразу две публикации, в которых описывалось два новых вида нематод из семейства Gnathostomatidae, оба из рода *Echinocephalus* Molin, 1858 (?1859)²⁰ – *E. crassostreai* Cheng, 1975 и *E. sinensis* Ko, 1975, и оба из одного и того же хозяина – *C. gigas*, у которого они локализовались в половых протоках. В первой из них материалом для обоснования нового вида послужили личинки *Echinocephalus* третьей (и второй) стадий, обнаруженные в гигант-

²⁰ В разных источниках указания на год описания данного вида несколько расходятся: 1858 или же 1859.

ской устрице в Гонконге и Китае (Cheng, 1975a). Во второй работе описание нового вида основано на взрослых особях *Echinocephalus*, обнаруженных в скате – длинноголовом орляке (*Aetobatus flagellum*) из района Гонконга (Ко, 1975). Одновременно автор публикации приводит описание личинок нематод второй и третьей стадий, обнаруженных им в *S. gigas*, и высказывает предположение, что гигантская устрица может служить промежуточным хозяином данного паразита. Годом ранее этот же автор с коллегами (Ko et al., 1974) уже сообщали об обнаружении ими личинок *Echinocephalus* sp. в *S. gigas* из Гонконга. Таким образом, из одного и того же хозяина и из одного и того же района практически одновременно были описаны два разных вида нематод одного рода. Скорее всего, правы те исследователи (Deardorff et al., 1981), которые рассматривают *E. crassostreai* как личинку 3-й стадии *E. sinensis*.

Личинки эхиноцефалюса, локализующиеся у устриц в основном в половых протоках или интерстициальных клетках Лейдига, вызывают у моллюска фиброплазию и инфильтрацию амёбоцитов (Ko et al., 1975), а в случае поселения в гонаде в ней заметны повреждения прилегающих к паразиту гамет (Cheng, 1975a). Однако, по нашему мнению, гораздо серьезнее тот факт, что эти паразиты относятся к числу опасных для человека и вызывают у него поражение желудочно-кишечного тракта. Заражённость устриц личинками *E. sinensis* в районе Гонконга превышает 30 %, причём интенсивность инвазии моллюсков увеличивается с их возрастом. Самая высокая численность нематод наблюдается в августе; именно в этот период и до октября личинки достигают инвазионного состояния, при котором они способны заразить млекопитающих. Экспериментальное заражение, например, котят привело к тому, что трое из них погибли через 16 – 30 ч после заражения (Ко, 1976, 1977).

Патогенность личинок *E. sinensis*, а, возможно, и остальных видов данного рода для теплокровных животных вызвана, прежде всего, их миграцией в висцеральных органах. Нематоды рода *Echinocephalus* (рис. 25) в половозрелом состоянии являются паразитами морских и пресноводных скатов (Singh et al., 2010; Yamaguti, 1961), по этой причине изучение их патогенности по отношению к млекопитающим представляет значительный научный и практический интерес. Вполне вероятно предположить, что при попадании

личинки *Echinocephalus* в неспецифичного хозяина, каковым для паразитов холоднокровных животных является человек, нематоды проявляют повышенную активность, пытаясь избежать неблагоприятного воздействия агрессивной для них среды пищеварительного тракта человека, – так называемый «эффект бегства».

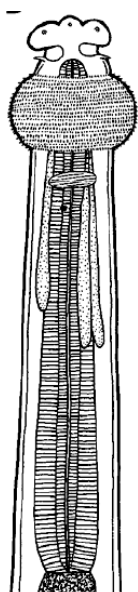


Рис. 25 Схема строения переднего конца тела *Echinocephalus* sp. (из: Moravec, 2007)

В жизненных циклах *Echinocephalus* в качестве промежуточных хозяев участвуют двустворчатые (Andrews et al., 1988; Cheng, 1975a, 1975b; Ko, 1975, 1976, 1980; Ko et al., 1975) и брюхоногие (Millemann, 1951) моллюски, морские ежи (Pearse, Timm, 1971) и костистые рыбы (Obiekie et al., 1992)²¹, у которых личинки локализируются в съедобных частях тела. В частности, у устриц и ежей эти гельминты, чья длина

достигает 2 см и даже более, располагаются в гонаде, у морского ушка – в ноге, а у рыб – в мышечной ткани, а также в полости тела и внутренних органах. На этом основании все исследователи единодушны в оценке возможности заражения людей при употреблении в пищу морепродуктов, заражённых личинками *Echinocephalus* 3-й стадии и не прошедших соответствующей технологической обработки.

3.3. Гигантская устрица *Crassostrea gigas* – переносчик патогенов рыб

И, наконец, гигантская устрица может выступать также в роли природного аккумулятора вирусов – возбудителей заболеваний выращиваемых рыб. Таких сообщений, к счастью, немного, но они всё же

²¹ Ф. Моравец (Moravec, 2007) рассматривает моллюсков и костистых рыб паразитическими хозяевами нематод рода *Echinocephalus*.

имеются. К примеру, в одном из хозяйств Японии от *C. gigas* был изолирован реовирусно-подобный агент, названный JOV-1 (Nagabayashi, Mori, Unpubl. abstr.). Вирус оказался патогенным для ранней молоди радужной форели (возраст рыбок составлял 10 недель), вызывая среди них 40 % смертность, однако 15-недельные рыбы уже проявляли устойчивость к болезни.

Ещё один пример, иллюстрирующий роль гигантской устрицы в качестве резервуара рыбных патогенов. На северо-западном побережье Испании, в районе Галиции, от выращиваемых на фермах микиши (*Oncorhynchus mykiss*), атлантического лосося (*Salmo salar*), а также тюрбо (*Scophthalmus maximus*) были выделены изоляты вируса инфекционного панкреатического некроза (IPN) – контагиозной системной болезни, которая может привести к 100 % гибели лососёвых рыб 1- – 4-месячного возраста (Cutrin et al., 2000). Одновременное исследование встречаемости данного вируса в моллюсках, в том числе в гигантской устрице, и рыбах, обитающих в непосредственной близости от данных ферм, а также в донных осадках и корме рыб позволило выделить от них 55 изолятов IPNV (5 из них из *C. gigas*).

Таким образом, следует констатировать не только широкий круг паразитов и комменсалов из самых разных таксономических групп, регистрируемых у *C. gigas* в естественных и искусственных поселениях по всему Мировому океану, а также то значение, которое они могут иметь для неё в условиях товарного выращивания, но и далеко не последнюю роль, которую играет сама гигантская устрица в циркуляции различных симбионтов в морских экосистемах.

ПАЗАРИТЫ И ВРАГИ ГИГАНТСКОЙ УСТРИЦЫ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НА ЧЁРНОМ МЕРЕ

Акклиматизация *Crassostrea gigas* в Чёрном море была начата в 1980 г. по Всесоюзной государственной программе, созданной на основе разработанного сотрудниками ТИПРО (Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Владивосток) биологического обоснования. Первую партию годовиков гигантской устрицы доставили из залива Петра Великого Японского моря на кавказское побережье Чёрного моря в район мыса Большой Утриш, где располагалась экспериментальная база ВНИРО (Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва), в апреле 1980 г., вторую партию, состоявшую из сеголеток устриц, – в октябре 1981 г. Для предотвращения заноса в Чёрное море непредвиденных вселенцев устриц перед отправкой очищали. Несмотря на это, сразу же после доставки на моллюсках были обнаружены планарии, асцидии, полихеты и мелкие ракообразные. Для их уничтожения провели 20-суточный карантин, в течение которого устриц содержали в ёмкостях с проточной морской водой, не имеющих стока в море (Монин, 1987; Мони́на, 1983; Хребтова, Мони́на, 1985). Акклиматизация прошла успешно, о чём свидетельствовали высокая выживаемость и темпы роста моллюсков: общая масса одной особи за первый год увеличилась в среднем с 19.7 до 61.8 г и к концу второго года выращивания составляла в среднем 123 г, размеры достигали 90 – 160 мм (Мони́на, 1983, 1987).

В 1989 – 1991 гг. с Дальнего Востока доставили ещё несколько партий *C. gigas* в различные районы Чёрного моря – в Керченский пролив, Джарылгачский залив, а также на побережье Северного Кавказа. В 1992 г. годовики гигантской устрицы из Керченского пролива были перевезены в озеро Донузлав и в район Карадага (Орленко, 1994).

Основная часть работ, посвящённых изучению фауны паразитов и комменсалов *C. gigas*, проводилась на кавказском побережье

Чёрного моря до 1993 г. (Ковальчук, 1987, 1990, 1992; Холодковская, 2003). В результате у этого моллюска были зарегистрированы перфораторы раковин: полихета *Polydora ciliata* (Johnston, 1838), губка *Cliona vastifica*, а также двустворчатые моллюски *Petricola lithophaga* (Retzius, 1786) и *Gastrochaena dubia* (Pennant, 1777) (названия видов приведены в соответствии с их упоминанием в цитируемых публикациях). Среди них доминировала полихета *P. ciliata*, которую нашли у 100 % обследованных устриц. Площадь некоторых блистеров, образовавшихся на внутренней поверхности раковины моллюсков в результате проникновения полихет, достигала 80 % от всей поверхности раковины, а в одной устрице могло одновременно находиться до 20 червей. Напомним, что длина этих червей может достигать 20 – 40 мм. Сверлящая губка *C. vastifica* (в настоящее время вид рассматривается в составе рода *Pione* – см. выше, стр. 81) была выявлена только у 7 – 8-летних устриц. Оба вида моллюсков-камнеточцев встречались у *C. gigas* единично. К 1993 г. к списку симбионтов гигантской устрицы, выращиваемой в лагуне мыса Большой Утриш, добавилась турбеллярия *Urastoma cyprinae*, встречаемость которой составляла 30.8 % (Холодковская, 2003).

Что касается фауны симбионтов *C. gigas*, завезённой на крымское побережье, то все публикации по этому вопросу до начала наших исследований ограничивались тремя статьями (Лисицкая, 2001; Пиркова, Деменко, 2008; Пиркова, Лисицкая, 2004). Две из них посвящены полихете *P. ciliata*, перфорирующей живые створки *C. gigas*; в работах показана связь между численностью личинок *P. ciliata* в планктоне и заселённостью раковин моллюсков полихетой (Лисицкая, 2001; Пиркова, Лисицкая, 2004). В третьей статье описаны случаи раковинной болезни *C. gigas*, вызванной грибом *Ostracoblabe implexa*; авторы публикации предположили тогда, что причиной восприимчивости гигантской устрицы к данному заболеванию стало истощение моллюсков и сильное заиливание садков (Пиркова, Деменко, 2008).

В связи с этим перед нами была поставлена задача изучить особенности симбиофауны *C. gigas*, выращиваемой у берегов Крыма. Помимо того, данное исследование имело также своей целью сравнить фауну обнаруженных у гигантской устрицы симбионтов с таковой аборигенного вида – обыкновенной, или плоской, устрицы *Ostrea edulis*. Хорошо известно, что в Чёрном море, в том числе и у

берегов Крыма, *O. edulis* подвержена ряду заболеваний: это и раковинная болезнь, вызываемая паразитическим грибом *O. implexa*, и нематодозис, чей возбудитель – грегарина *Nematopsis legeri* – широко распространён у многих моллюсков в Средиземноморском бассейне, и поражение раковины различными перфораторами – губками, полихетами. Предстояло выяснить, как же отреагировали местные черноморские симбионты на появление нового для них потенциального хозяина – гигантскую устрицу и существует ли реальная опасность заражения этого моллюска патогенными для устриц паразитами, в том числе грибом *O. implexa*.

Наши исследования выполнялись в 2002 – 2010 гг. на базе экспериментального устричного хозяйства Научно-исследовательского центра Вооружённых Сил Украины «Государственный океанариум» в бухте Казачья, расположенной на юго-западной оконечности Крымского п-ова в 15 км от центра г. Севастополя. Полученный в лабораторных условиях спат и взрослых моллюсков содержали в садках, обшитых хамсерозом и выставленных на носителе в центральной части бухты на расстоянии 80 м от берега. Расстояние от садков до дна составляло 4 – 5 м, от садков до поверхности 2 – 3 м. Дно в районе установки носителя каменисто-песчаное. Кроме того, нами исследованы особи *C. gigas* из марихозяйства, расположенного в районе Кацивели (южный берег Крыма), любезно предоставленные в наше распоряжение к.б.н. О. Ю. Вяловой. В 2007 – 2008 гг. в это хозяйство было завезено и акклиматизировано несколько партий *C. gigas*, выращенных в специализированных питомниках Франции (Вялова, 2009).

В итоге у *C. gigas* нами обнаружены полихеты *P. ciliata*, *P. websteri* и *Lysidice ninetta* Audouin et M.-Edwards, 1833, а также губка *Pione vastifica* (= *Cliona vastifica*), у *O. edulis* – упомянутый выше гриб *O. implexa*, грегарина *N. legeri*, полихета *P. ciliata* и губка *P. vastifica*.

Прежде чем приступить к изложению результатов наших исследований, несколько слов о фауне паразитов и комменсалов гигантской устрицы в районе залива Петра Великого (Дальний Восток), откуда в 1980-е годы был доставлен посадочный материал на Чёрное море.

4.1. Симбиофауна *Crassostrea gigas* в заливе Петра Великого (Японское море)

Судя по литературным данным (Авдеев, 1977; Раков, 1984, 1990; Рыбаков, 1986; Цимбалюк, 1987), фауна симбионтов *C. gigas* из естественных поселений и из марихозийств, расположенных в заливе Петра Великого в Японском море, откуда был доставлен посадочный материал для интродукции гигантской устрицы в Чёрном море, насчитывает 14 видов: Infusoria (сем. Trichodinidae, *Trichodina* sp.), Turbellaria (сем. Stylochidae – *Pseudostylochus ostreophagus*), Copepoda (сем. Myicolidae – *Ostrincola* sp.; сем. Anthessiidae – *Anthessius* sp.; сем. Lichomolgidae – *Modiolicola gracilicaudus* Avdeev, 1977, *M. bifidus* Tanaka, 1961; сем. Sabelliphilidae – *Herrmannella longichaeta* Avdeev, 1976, *H. longicaudata* Avdeev, 1975), Gastropoda (сем. Pyramidellidae – *Odostomia fujitani* Yokoyama, 1927, *Odostomia (Evalea) culta* Dall et Bartsch, 1906), Bivalvia (сем. Hiatellidae – *Hiatella arctica* (L., 1758)), Polychaeta (сем. Sabellidae – *Euchone olegi* Zachs, 1933; сем. Spionidae – *Polydora ciliata* (Johnston, 1838)), Spongia (сем. Clionidae – *Cliona* sp.). Некоторые из перечисленных видов характеризуются всесветным распространением и имеют серьёзное значение для марикультуры гигантской устрицы. Практически обо всех этих видах уже шла речь выше при изложении материала о паразитах, комменсалах и врагах *C. gigas* в разделе 3.1. По этой причине остановимся только на тех видах, описания которых отсутствовали в названном разделе, но которые, тем не менее, относятся к числу опасных врагов гигантской устрицы.

В числе таких комменсалов, прежде всего, брюхоногие моллюски рода *Odostomia* Fleming, 1813, которые обычно поселяются в щелях концентрических и радиальных складок раковины гигантской устрицы, прикрепляясь к ней с помощью биссусоподобной нити. Это – очень мелкие моллюски (высота раковины, например, у *O. plicata* (Montagu, 1803) не превышает 1.5 мм). Раковина яйцевидная, яйцевидно-коническая, коническая или короткобашенная, гладкая, иногда со слабо выраженными спиральными линиями. Устье яйцевидное, может быть со слабым желобком на базальном крае. Столбик со складкой, конец которой обычно виден через устье. На столбике располагается зубик, наличие которого и объясняет родовое название

Odostomia (от греческого *odus* – зуб и *stoma* – рот). Род *Odostomia* очень многочислен (более 200 видов) и широко распространён по всему Мировому океану; многие виды встречаются только в ископаемом состоянии. В равной степени некоторые из ныне живущих видов известны с давних геологических времён. Однако систематика рода всё ещё довольно запутана, а у отдельных видов насчитывается до 4 – 7 и даже более синонимов.

Одостомы поражают, как правило, только взрослых моллюсков, питаясь кровью своих хозяев с помощью длинного хоботка, который они внедряют в край мантии. Наиболее обычными представителями одостом у устриц в заливе Петра Великого являются *Odostomia fujitani* и *O. (Evalea) culta*. У поражённых одостомами устриц искривляется форма раковины, утолщаются её края, образуются блистеры, а сильно заражённые моллюски перестают расти (Раков, 1990). Однако поскольку в марихозяйствах садки (коллекторы) с устрицами размещают в толще воды на значительном удалении от дна, то это позволяет избежать ущерба, связанного с заселением одостомами (Раков, 1984).

Среди перфораторов раковины гигантской устрицы в заливе Петра Великого по своей численности выделяется сверлящая полихета *Euchone olegi*, встречаемость которой у *S. gigas* в различных бухтах залива колеблется от 12 до 100 % (Цимбалюк, 1987). Другие виды перфораторов раковины, такие как полихета *Polydora ciliata*, моллюск *Hiatella arctica*, отмечаются у этого хозяина редко. Наблюдаются единичные случаи поражения раковины сверлящими губками рода *Cliona*, причём лишь у устриц из естественных поселений; у культивируемых моллюсков клиона не встречена (Рыбаков, 1986; Цимбалюк, 1987).

Благополучное в паразитологическом отношении состояние *S. gigas*, культивируемой в хозяйствах залива Петра Великого, связано, по-видимому, с тем, что её популяция здесь изолирована от других популяций этого моллюска, в частности японских, корейских и других, поскольку здесь отсутствует коммерческий перевоз устриц (Цимбалюк, 1987). Известно, что фауна паразитов, комменсалов и вредителей *S. gigas* в водах Кореи, Японии и Китая намного богаче, что наглядно иллюстрирует материал, изложенный в разделе 3.1.

4.2. Фауна полихет, ассоциированная с *Crassostrea gigas*, культивируемой на Чёрном море

Известно, что раковина устриц служит субстратом для поселения многих видов обрастателей, причём не только в естественных условиях, но и в хозяйствах по их выращиванию. Не последнее место среди подобных обрастателей занимают Polychaeta.

В Чёрном море известно 195 видов полихет (Киселева, 2004). Однако единственный вид, до сего времени найденный у *C. gigas*, культивируемой в марихозяйствах на Чёрном море, – упомянутая выше *Polydora ciliata*. В результате изучения фауны Polychaeta, ассоциированной с *C. gigas*, выяснилось, что в её биотопе живёт 26 видов полихет из 14 семейств (рис. 26) (Лебедевская, Болтачёва, 2010).

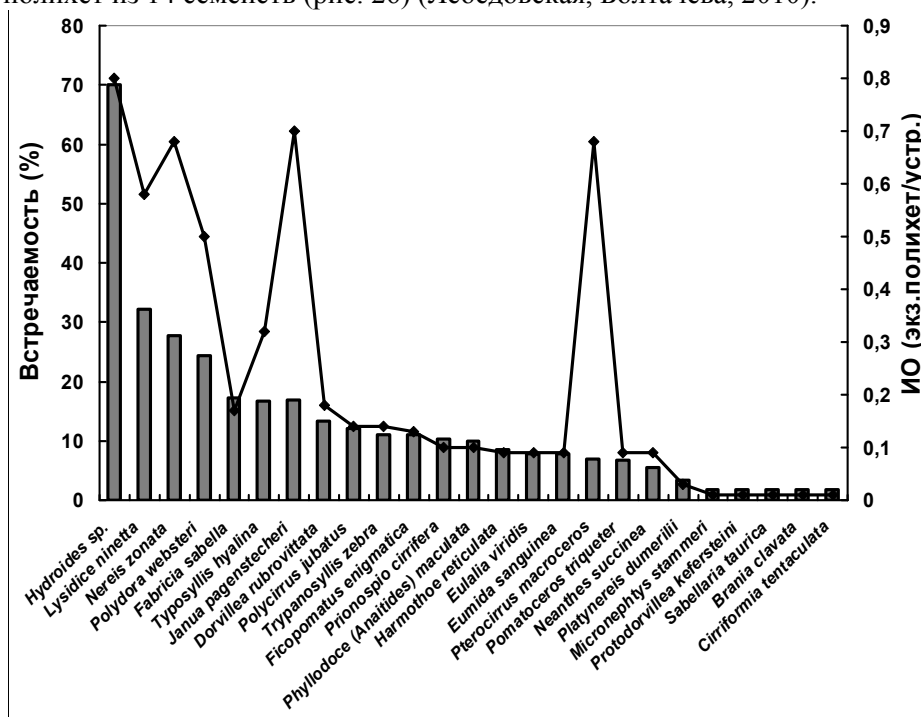


Рис. 26 Полихеты в сообществе гигантской устрицы в марихозяйстве в бухте Казачья (Чёрное море)

Полихеты встречались в биотопе устриц, в основном начиная с 3-летнего возраста моллюсков, кроме *Polydora websteri*, которая обнаружена уже и у двухлеток. Среди выявленных полихет были как свободноживущие виды, так и формы, строящие известковые и песчаные трубки, прикрепленные к раковине устриц, а также черви, перфорирующие створки раковин и живущие в ходах и блистерах, расположенных на их внутренней поверхности.

Многие из обнаруженных в биотопе *C. gigas* свободноживущих форм полихет (*Phyllodoce (Anaitides) maculata*, *Eulalia viridis*, *Eumida sanguinea*, *Pterocirrus macroceros*, *Nereis zonata*, *Platynereis dumerilii*, *Trypanosyllis zebra*, *Neanthes succinea*) являются обычными обитателями обрастаний твердых субстратов в Черном море и часто встречаются среди мидиевых и митилястровых друз, где они могут формировать большие скопления (Лосовская, 1977).

Довольно часто в пробах присутствовал *Polycirrus jubatus*. Эти черви собирают пищевые частицы с поверхности субстрата, а содержимое их кишечника состоит в основном из растительных остатков и грунтовых частиц, но встречаются и животные мейобентоса, в том числе нематоды и молодь *Bivalvia* (Киселева, 2004). Возможно, что в естественных условиях Черного моря при массовом развитии *P. jubatus*, как конкурент за жизненное пространство, может представлять угрозу для спата устриц, оседающего на субстрат.

Поселяющиеся на створках устриц полихеты, как правило, формируют трубки. В мягких трубках, сконструированных из мельчайших сцементированных слизью песчаных частичек, живёт *Fabricia sabella*. Известно, что в районе своих поселений эти черви в результате жизнедеятельности способны увеличивать содержание фосфатов (в 10 раз) и железа (в 150 – 300 раз) в морской воде (Матвеева и др., 1955; Стрельцов, Гуревич, 1978). Кроме того, в прочных трубках, состоящих из крупных сцементированных песчинок, была извлечена *Sabellaria taurica*, которая в Черном море обычно встречается на камнях и макрофитах (Виноградов, 1949).

Среди червей сем. Serpulidae наиболее часто встречался *Hydroides* sp. (70 %), строящий белые гладкие цилиндрические трубки, значительно реже – *Ficopomatus enigmatica* (11.1 %), имеющий трубочки с кольцевидными выступами и воронковидным расширением на переднем конце, и *Pomatoceros triqueter* (6.7 %), образующий

треугольные, слегка извитые трубки. Закрученные в спираль известковые трубки были заселены *Janua pagenstecheri*.

Перечисленные виды многощетинковых червей, строящих трубки на створках *C. gigas*, по типу питания относятся к фильтраторам. Учитывая их высокую встречаемость в биотопе гигантской устрицы и то обстоятельство, что доля фильтраторов по отношению к остальным трофическим группам Polychaeta составляет 33 %, можно предположить, что при массовом развитии эти многощетинковые черви могут составить устрицам пищевую конкуренцию.

Единично отмеченные в биотопе гигантской устрицы *Micronephthys stammeri*, *Protodorvillea kefersteini* и *Brania clavata* обычно обитают на песчаных грунтах, который, кстати, характерен для района постановки устричного носителя в бухте Казачья. Их редкая встречаемость в биотопе *C. gigas* может объясняться случайным заносом на носители во время волнений моря. И наконец, иногда в блистерах, сформировавшихся на внутренней поверхности раковин гигантской устрицы, встречались такие виды, как *Dorvillea rubrovittata*, *Typosyllis hyalina*, *Trypanosyllis zebra* и *B. clavata*, не являющиеся перфораторами раковин, и, видимо, проникшие туда случайно по ходам полидор.

Наиболее опасными видами многощетинковых червей для культивируемых устриц являются представители семейства Spionidae (см. выше, стр. 73 – 78). Установлено, что у устриц, в том числе и гигантской, поражённых спионидами, наблюдается деградация мантии, образование блистеров и вторичное грибковое поражение раковины, уменьшение веса мяса и снижение кондиционных показателей моллюсков (Hammed, 1981; Lunz, 1941; Royer et al., 2006). Товарная ценность поражённых моллюсков резко снижается. В ряде случаев может отмечаться даже гибель таких особей (см. выше, стр. 77). И, наконец, имеются данные о том, что в поражённых полидорами раковинах *C. gigas* накапливается большое количество тяжёлых металлов, таких как Zn, Fe и Mg, вследствие чего такие створки нежелательно использовать для приготовления биодобавок (Almeida et al., 2006).

Предполагают также, что перфорировать раковины живых и мёртвых моллюсков могут и отдельные представители семейства Eunicidae, например, *Lysidice ninetta* (рис. 27) (Виноградов, 1949). В

Чёрном море *L. ninetta* является одной из массовых форм полихет биоценозов обрастаний.



Рис. 27 Полихета *Lysidice ninetta* (оригинал)

Из числа полихет-перфораторов раковины гигантской устрицы нами обнаружены *Lysidice ninetta*, *Polydora ciliata* и *P. websteri*, располагавшиеся в блистерах на внутренней поверхности створок и в ходах внутри толщи раковины.

Выше мы уже отметили, что в Чёрном море у *C. gigas* ранее был известен один вид полидоры, перфорирующий створки устриц, – *Polydora ciliata*. В 2001 – 2002 гг. *P. ciliata* обнаружена у гигантской устрицы (в среднем у 22.7 % обследованных особей) в марихозийстве в бухте Казачья. При этом поражены были лишь взрослые моллюски размерами более 6 см (Лебедевская, Белофастова 2008). Ранее в ряде исследований удалось установить зависимость степени поражения устриц этой полихетой от глубины установки садков, размеров моллюсков и численности личинок *P. ciliata* в планктоне (Ковальчук, 1989; Лебедевская, Белофастова 2008; Пиркова, Лисицкая, 2004).

В 2009 г. при обследовании устриц, культивируемых в марихозийствах в бухте Казачья и в акватории Голубого Залива (в районе Кацивели), нам встретились полидоры, по морфологическим призна-

кам отличающиеся как от *P. ciliata*, так и от других видов полидору, известных до последнего времени в Чёрном море (Киселева, 2004).

Приведённое ниже описание полидору, определённой как полидора Вебстера, *Polydora websteri*, основано на статье (Лисицкая и др., 2010), одним из соавторов которой была М. В. Лебедевская. Описание дополнено новыми оригинальными иллюстрациями.

Извлеченные из блистера живые полидоры жёлтого цвета с просвечивающими красными кровеносными сосудами (рис. 28, 29).



Рис. 28 Полихета *Polydora websteri*, общий вид извлечённого из устрицы червя (Чёрное море, Севастополь) (оригинал)

У отдельных червей наблюдался рассеянный по телу чёрный пигмент. Размер самого крупной особи, имевшей 118 сегментов, достигал 34 мм; однако в сборах преобладали более мелкие полихеты с длиной тела 22 – 32 мм и шириной 0.8 мм, имевшие 81 – 92 сегмента.

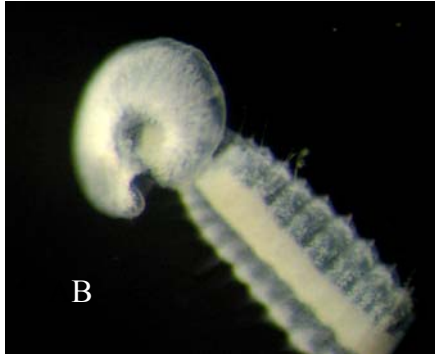
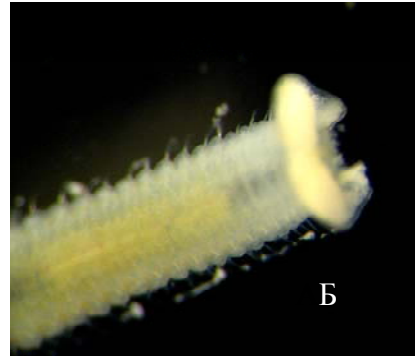
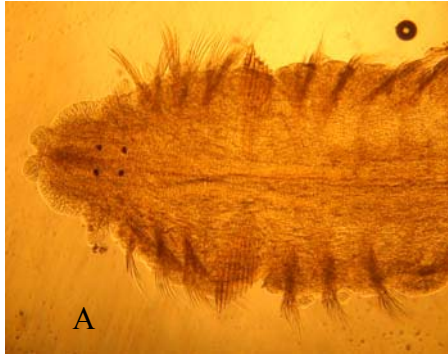


Рис. 29 Полихета *Polydora websteri* :
 А – передний конец тела с глазами;
 Б, В – пигидий (Чёрное море)
 (оригинал)

Простомиум с небольшим вырезом спереди. Карункул достигает середины либо конца 3 сегмента, затылочной папиллы нет.

Имеются 4, 3, 2 глаза или глаза отсутствуют (рис. 29 А). Пальпы длинные (до 10 – 13 сегмента), прозрачные, с просвечивающими кровеносными сосудами и двумя чёрными продольными пигментными полосами вдоль желобка. На 1-м сегменте нотоподиальные щетинки отсутствуют, в невроподиях – 3 – 4 простые щетинки. Со 2 по 4-й сегменты – волосовидные щетинки в спинных и брюшных ветвях параподий. 5-й сегмент видоизменённый, с крупными специализированными спинными щетинками в количестве 6. Специализированные щетинки не имеют бокового зуба, у некоторых экземпляров хорошо заметен гребень, сопутствующие (companion) щетинки ланцетовидные (рис. 30). Брюшные щетинки волосовидные.

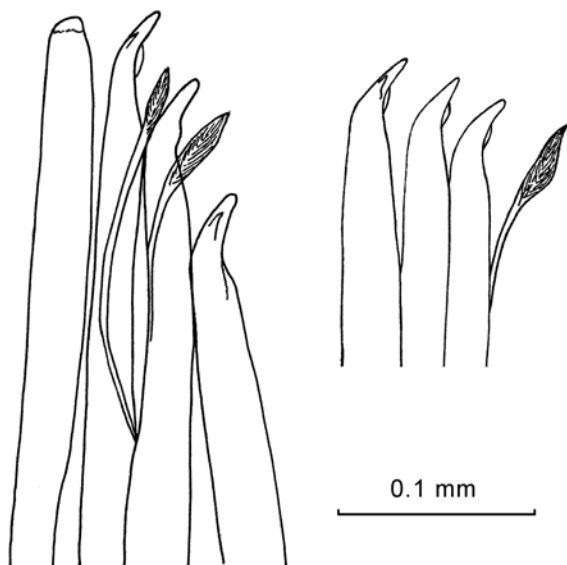
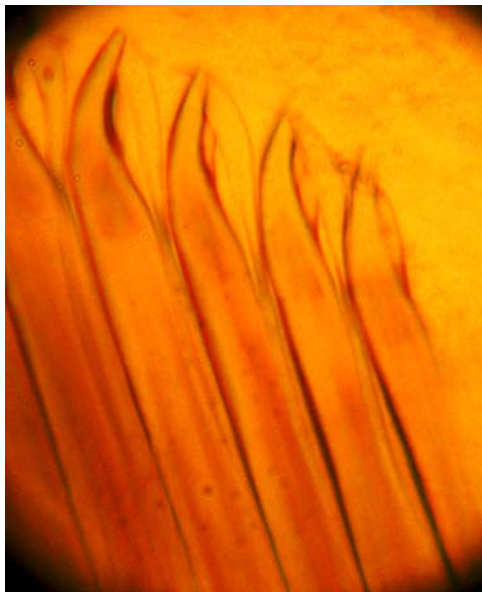


Рис. 30 Специализированные щетинки V сегмента *Polydora websteri* (из: Ли-
сицкая и др., 2010)

С 7-го сегмента на невроподиях появляются капюшонированные двузубые крючковидные щетинки (до 8), которые продолжают почти до конца тела, на нотоподиях – только волосовидные щетинки. Жабры начинаются с 7-го сегмента, но на последних 20 – 22 сегментах отсутствуют. Пигидий с округлой анальной присоской, вырезанной на дорсальной стороне (рис. 29).

Перечисленные морфологические особенности характерны для полидора Вебстера – *Polydora websteri*, которую ранее в Чёрном море у берегов Крыма не регистрировали.

При обследовании известняковых камней, поднятых со дна в районе марихозийств, в них были обнаружены U-образные ходы, из которых извлекли полидор, морфологически полностью соответствовавших тем, что были извлечены из блистеров *C. gigas*. Единственное отличие состояло в том, что практически у всех живущих в камнях особей отсутствовали глаза. Иными словами, *P. websteri* перфорирует как раковины устриц, так и другие известковые субстраты. Кстати, в 2005 г. появилась публикация, в которой приводилась информация о находке *P. websteri* в камнях у берегов Румынии (Sergiu, 2005). Выше мы уже отмечали, что этот вид, широко распространённый в Мировом океане, живёт в известняковых камнях, кораллах, раковинах моллюсков, ракообразных и является одним из основных вредителей культивируемых устриц (см. Гаевская, 2008б).

Известно, что при определении таксономической принадлежности *Polydora* большую помощь оказывает выращивание этих червей в лабораторных условиях. Результаты подобных исследований довольно успешно используются при изучении не только полидора (Anger et al., 1986; Blake, 1996; Michaelis, 1978), но и других спионид, а также некоторых спионидформных полихет (Blake, Arnofsky, 1999).

Подобное исследование провели и авторы цитируемой публикации (Лисицкая и др., 2010). В блистерах в створках *C. gigas* были обнаружены кладки полихеты, состоящие из капсул, прикреплённых к стенке хода (рис. 31А). Прозрачные, эластичные, овальной формы капсулы имели высоту около 900 и ширину 875 μm и прикреплялись к стенке хода ножкой длиной 250 μm . В каждой капсуле 50 – 75 яиц диаметром 130 – 150 μm . Доля кормных яиц составляла 85 – 90 %, а из остальных яиц развивались личинки (рис. 31 Б).

Размер протрохофоры – 175 μm .

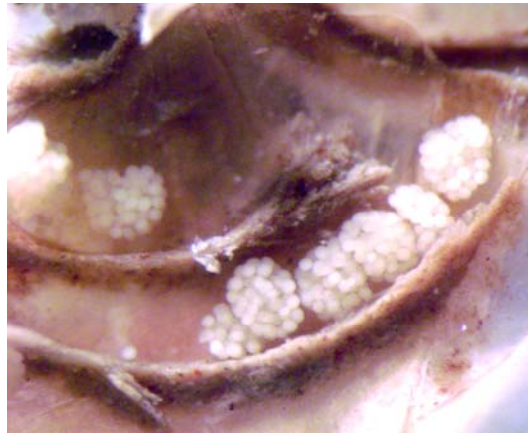
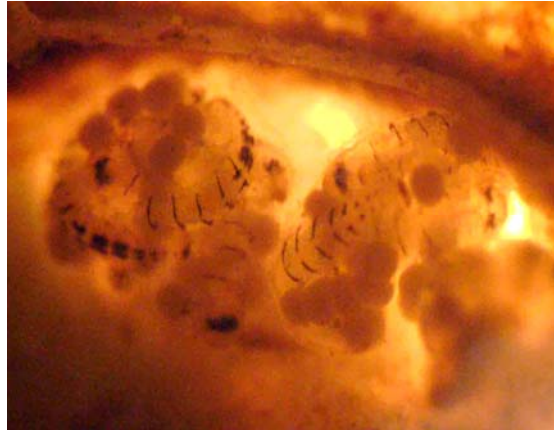
А**Б**

Рис. 31 Кладки (А) *Polydora websteri* с развивающимися личинками (Б) в блистерах гигантской устрицы (Чёрное море) (из: Лисицкая и др., 2010)

Трёхсегментные личинки размером 300 – 335 μm , прозрачные, с чёрными пигментными полосами на дорсальной стороне. Длина щетинок не превышала длины тела. Простомиум тупой, с 3 парами чёрных глаз. На анальном конце два черных пигментных пятна. Личинки активно шевелились, но из кладок не выходили. Длина нектохет на стадии формирования 5-го сегмента составляла 450 – 500 μm , ширина 130 – 140 (рис. 32 А). 11-сегментные нектохеты достигали длины 900 – 1000 μm , ширины 200 – 225 μm , но из кладок также не выходили.

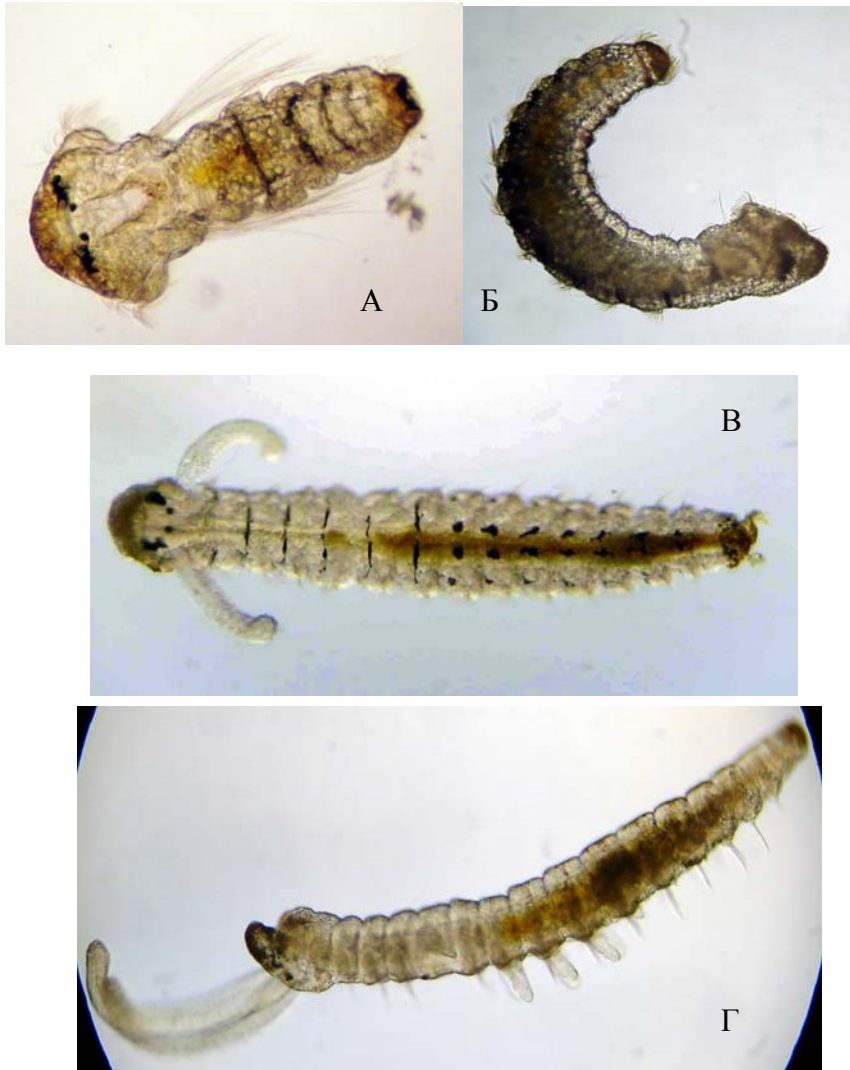


Рис. 32. Нектохеты *Polydora websteri*: А – стадия 5 сегментов; Б – стадия 12 сегментов; Б, Г – стадия 15 сегментов (Чёрное море) (из: Лисицкая и др., 2010)

На 17 сут. все кормные яйца в капсулах были съедены, при этом половина личинок находилась на стадии 12 – 13 сегментов, половина – 5 – 6 сегментов. Вышедшие из кладки 12-сегментные нектохеты имели длину 900 – 1050 при ширине 200 – 225 μm (рис. 32 Б). Простомиум округлый, с длинными ресничками. Глаз 3 пары. Пигментация по краям простомиума и пигидиума жёлто-коричневая, с рассеянным чёрным пигментом в районе глаз и по телу. Между 1 и 2-м сегментами на дорсальной стороне идёт чёрная пигментная полоса, прерывающаяся по центру. Поперечные чёрные пигментные полосы выражены между сегментами со 2 по 7-й. С 8-го сегмента на спинной стороне парные чёрные пятна по центру и чёрные точки по бокам. На пигидиуме 2 чёрных пигментных пятна. На всех сегментах присутствовали ларвальные и дефинитивные щетинки. Прототрох хорошо развит. Гастротрохи на 3, 5, 7 и 10 сегментах. Нототрохи с 3 до 12-го сегмента. В области желудка просвечивают крупные жировые капли. Длина пальп – до середины 2-го сегмента. После выхода из капсул поздние нектохеты держались у дна и медленно и мало плавали. В отличие от них, личинки, вышедшие из кладок на стадии 5 – 6 сегментов, плавали активно.

На стадии 13 – 14 сегментов нектохеты имели длину 1050 – 1075 μm , ширину около 225. Пальпы достигали 3 сегмента. На 5-м сегменте начали формироваться специализированные щетинки: одна толстая, большая и одна – маленькая. На стадии 15 – 16 сегментов (29-е сут. развития) их длина достигала 1250 – 1275 μm , ширина – 200 – 225 (рис. 32 В, Г). Пальпы длиной до конца 5-го сегмента, на них сформировался желобок. На 5-м сегменте образовались 3 специализированные щетинки: две толстые, без бокового зуба, одна – сопутствующая. Начал формироваться карункул, а с 7-го сегмента – жабры, в брюшных ветвях пароподий появились по 2 – 3 капюшонированные щетинки. На анальном конце сформировался маленький пигидий с вырезом по центру спинной стороны. Окраска пигидиума чёрно-коричневая, со спинной стороны с двумя чёрными зернистыми пигментными пятнами.

На 35-е сутки личинки, находившиеся на стадии 17 – 18 сегментов, осели на камень и стали ползать по нему. На этой стадии у них почти исчезла пигментация, остались лишь мелкие рассеянные пятна чёрного пигмента по телу и на пигидиуме. Через 40 сут. после

начала эксперимента все личинки проделали ходы в камне. Полидоры высовывали из ходов длинные пальпы и над отверстиями в камне надстраивали трубочки из детрита и песчинок.

Для *Polydora* известно два типа развития личинок (Гаевская, 2008б; Радашевский, 1986; Blake, Arnofsky, 1999). Первый – планктотрофный, при котором личинки выходят из капсул на стадии 3-х сегментов, а количество кормных яиц не превышает 10 %. По такому пути развивается *P. ciliata*, для неё указан диаметр яиц 84 – 99 μm , на долю кормных яиц приходится только около 10 %. Личинки *P. ciliata* выходят в планктон на стадии 3-х сегментов и имеют длину 220 – 260 μm (Радашевский, 1986). При другом типе развития значительная часть отложенных яиц в кладках используется в качестве кормных. Личинки выходят из кладок на более поздних стадиях развития и имеют короткую планктонную фазу. Судя по литературным данным, для *P. websteri* характерен первый тип развития (Blake, 1969; Blake, Arnofsky, 1999). В то же время при изучении механизма перфорирования субстрата *P. websteri* выяснилось, что у неё может наблюдаться развитие как по первому, так и по второму пути (Haigler, 1969). Согласно данным Е. В. Лисицкой с соавторами (2010), личинки *P. websteri* развивались в капсулах только из 10 – 15 % яиц, остальные яйца являлись кормными. При выходе из капсул большая часть нектохет находилась на стадии 12 – 13 сегментов, а меньшая – на стадии 5 – 6 сегментов. Поздние нектохеты имели короткую пелагическую стадию. Таким образом, жизненная стратегия *P. websteri* направлена не только на расселение пелагических стадий, но и на удержание личинок поздних стадий развития в исходном биотопе. В бухте Казачья взрослые особи *P. websteri* отмечены нами у *C. gigas*, начиная с двухлетнего возраста. В отличие от имеющихся данных о том, что *P. websteri* заселяет в основном верхнюю створку устриц (Handley, Bergquist, 1997), у исследованных нами моллюсков отмечались поражения или верхней, или нижней, а зачастую и обеих створок раковины (рис. 33). При вскрытии устриц на внутренней поверхности раковин обнаруживались заполненные илом и детритом блистеры, в которых находилось от 1 до 3 полидор. Довольно часто их площадь занимала 1/3 – 1/4 часть раковины.

Полидор извлекали не только из блистеров, но и из Y- и U-образных ходов в толще раковины, которые были заполнены детритом и соединялись с блистером (рис. 34).



Рис. 33 Блистеры на внутренней поверхности раковин *Crassostrea gigas* с полидорами *Polydora websteri* (Чёрное море) (оригинал)

Из ходов, расположенных в толще раковины, через отверстия на поверхности высывались детритные трубки с полидорами внутри (рис. 35).

За весь период исследований (2002 – 2010 гг.) на устричной ферме в бухте Казачья у сеголеток и годовиков *C. gigas* полидоры нам ни разу не встретились, заселение моллюсков начинается с двухлетнего возраста и первоначально степень поражения устриц и численность полидор невелики (рис. 36).

В дальнейшем с возрастом моллюсков встречаемость и численность полидор увеличивались (рис. 36), а индекс обилия (отноше-

ние числа найденных полихет к числу обследованных моллюсков) возрастал от 0.13 до 0.66 экз. полидору/устрицу.

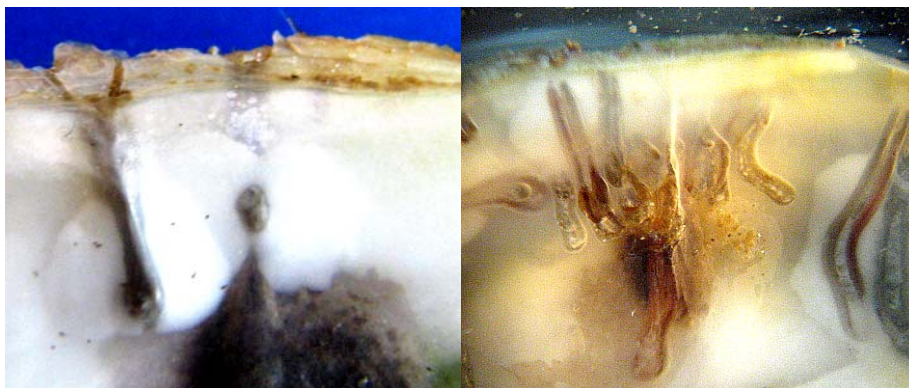


Рис. 34 Y- и U-образные ходы на внутренней поверхности раковин *Crassostrea gigas* с полидорами *Polydora websteri* (Чёрное море) (оригинал)

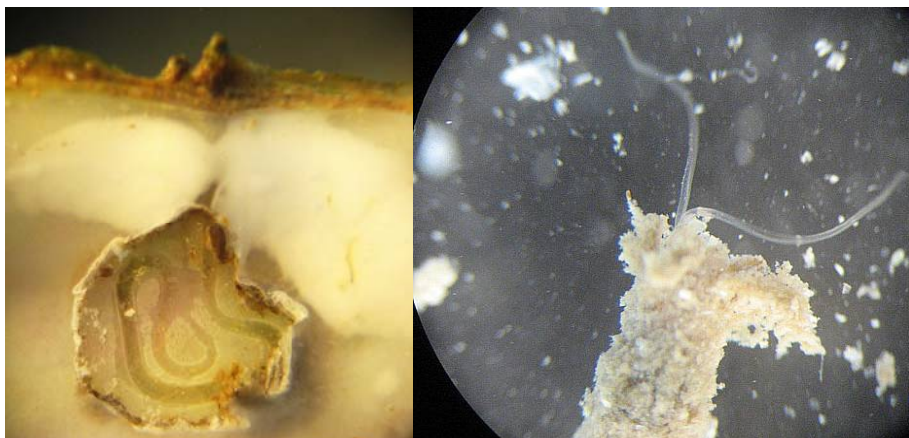


Рис. 35 Слева – вскрытый блистер на внутренней поверхности раковины устрицы с ходами, просверленными *Polydora websteri*; справа – илистая трубка с *P. websteri* внутри, выступающая из раковины (Чёрное море); (оригинал)

В марихозьяйстве в районе Кацивели полидора Вебстера обнаружена у устриц уже в годовалом возрасте (здесь исследовались 1- и 2-летние моллюски).

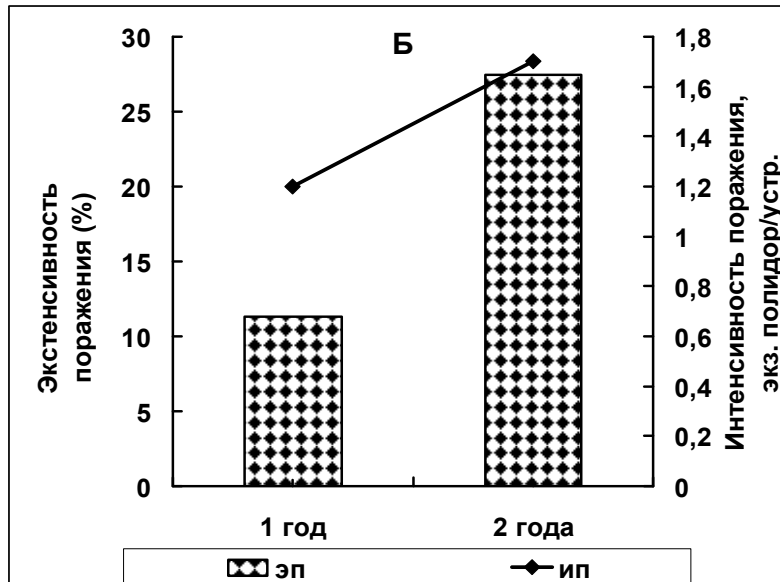
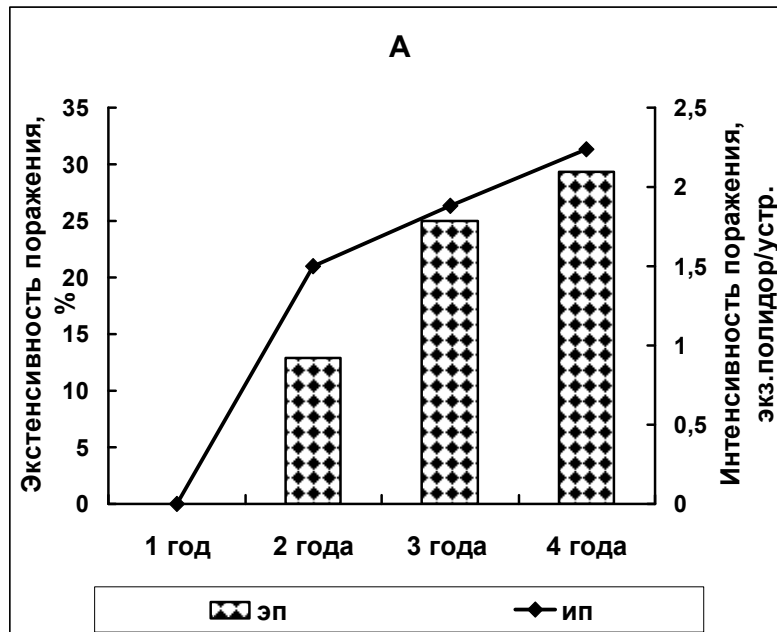


Рис. 36 Поражённость сверлящей полихетой *Polydora websteri* устриц *Crassostrea gigas*, выращиваемых в марихозьяйствах: А – в бухте Казачья; Б – в районе Кацивели

При этом заселённость полидорами годовиков здесь практически соответствовала таковой двухлеток из бухты Казачья, а двухлетки были поражены в 2.1 раза выше, чем моллюски того же возраста из сравняемого марихозьяйства. Максимальное количество полидор в блистере составляло 4 экз. В некоторых случаях площадь блистера занимала до половины площади всей створки, а степень поражённости двухлеток более чем в два раза превышала таковую годовиков. Впрочем, последнее обстоятельство вполне объяснимо: чем больше продолжительность жизни моллюска, тем больше у него шансов быть подвергнутым нападению со стороны поселенцев (рис. 36).

Для культивирования в хозяйствах используется спат *C. gigas*, прошедший контроль и не поражённый полидорой, поэтому источники заражения устриц этим червем следует искать во внешней среде. Находка *P. websteri* в прибрежных камнях позволяет ответить на вопрос, как происходит заражение устриц при их последующем доращивании в садках. По-видимому, в Чёрном море источником инвазии культивируемых устриц полидорой Вебстера служит её популяция, обитающая в прибрежных известняках. Учитывая более высокую поражённость гигантской устрицы в районе Кацивели, вполне вероятно предположить наличие там более мощного очага инвазии *P. websteri*.

Второй вид полидор, обнаруженный у гигантской устрицы, – это *Polydora ciliata*. Её подробное описание, основанное как на собственных, так и на опубликованных данных (Радашевский, 1986; Dorsett, 1961; Michaelis, 1978), можно найти в монографии А. В. Гавевской (2008б). Черви желтовато-коричневого цвета, с красными кровеносными сосудами, длиной до 15 – 20 или же 40 мм и шириной 0.7 – 1 мм. В теле насчитывается 60 – 180 нечётко разделённых сегментов. Простомиум округлый, с маленькой выемкой впереди (рис. 37). Продольный киль с длинным желобком на каждой стороне, доходит до переднего края 3-го сегмента. Имеется четыре чёрных глаза; передняя пара бобовидная и крупнее задних, более округлых глаз. Пальпы очень длинные, узкие, реснитчатые, выступают из трубки, двигаясь волнообразно; если же животное потревожено, то они

обычно спирально сворачиваются. Жабры начинаются с сегмента 7 и продолжаются назад на всех остальных сегментах, за исключением последних десяти. Щетинковый сегмент 5 расширен, параподиальные доли на нём отсутствуют, но имеется 6 – 7 гигантских щетинок, каждая с боковым зубом на дорсальной стороне. Пигидиум чашеобразный, с дорсальной выемкой. Половой диморфизм практически не выражен, а зрелые самки отличаются от самцов цветом половых сегментов. В зависимости от количества слагающих тело сегментов овоциты развиваются с 13 – 18-го по 35 – 63-й сегменты, придавая им розовый цвет, а у самцов половые сегменты белые и начинаются с 14 – 18-го, продолжаясь по 40 – 60-й.

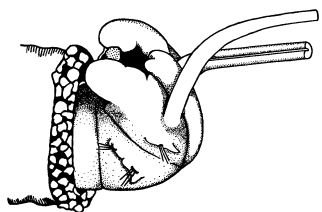


Рис. 37 *Polydora ciliata*, передний конец тела (вид сбоку) (из: Dorsett, 1961)

Полихеты концентрируются у края раковины (Hempel, 1957). Просверленный червем канал имеет характерную форму в виде удлинённой U с параллельными, очень близко расположенными ветвями, что позволяет легко распознавать его как результат деятельности *Polydora*. Большинство авторов сообщает, что канал имеет вид простой неветвящейся трубки, однако другие исследователи замечают, что он может ветвиться. Из отверстий канала выступают илистого цвета короткие концы U-образных трубок, сформированных червем, которые придают поверхности поражённой раковины ворсистый вид. Внутренняя поверхность каналов покрыта слизью. Червь лежит внутри канала, скорее, свободно. Пространство между ветвями открытое, но суженное, так что на поперечном сечении похоже на цифру 8, широкую в центре.

Полидора вбуравливается в раковины устриц, мидий, клэмов и других моллюсков, формируя в них мощные галереи (Dorsett, 1961). Степень заселённости моллюсков этими червями зависит от различных факторов биотической и абиотической природы, в том числе возраста моллюсков, глубины их поселения, гидрологического режима акватории, характера грунта и т.д. Известно, например, что

волновая активность ингибирует оседание личинок и тем самым оказывает влияние на распределение полидоры в популяции хозяина (Baxter, 1984).

Эту полихету, вместе с *P. hophura*, рассматривают в качестве одного из основных врагов устриц, в том числе гигантской, выращиваемой у берегов Франции в Нормандии и Бретани (Blake, Evans, 1973; Gagnon, 1999) или же обыкновенной – в северной части Адриатического моря (Labuga, Hrs-Brenko, 1990).

Известно, что прикрепленные организмы-фильтраторы, к числу которых относятся и полихеты, при массовом развитии конкурируют с моллюсками за пищу, поэтому их массовое развитие может негативно сказаться на объемах выращенной в марихозаиствах продукции. К этому следует добавить негативное влияние полихет-перфораторов, прежде всего спионид, на рост устриц, а также на их товарное качество, которое неизбежно влечёт за собой серьезные экономические убытки.

Учитывая сказанное, для разработки превентивных мер, направленных на предупреждение заселения выращиваемых в хозяйствах устриц полихетами-перфораторами, первостепенное значение приобретает изучение особенностей их биологии и экологии в естественной среде. В частности, необходимо располагать информацией о фауне полихет-перфораторов в районе размещения хозяйства, сроках их размножения, продолжительности жизни личинок, устойчивости к факторам среды.

4.3. Губка *Pione vastifica* – перфоратор раковины *Crassostrea gigas*, культивируемой на Чёрном море

Pione vastifica (Hancock, 1849) (сем. Clionaidae) – широко распространенный по всему Мировому океану вид сверлящих губок, который использует раковины моллюсков, в частности устриц, наравне с другими известковыми материалами, как субстрат для поселения. До 1997 г. этот вид назывался *Cliona vastifica* (Hancock, 1849), но после восстановления статуса рода *Pione* он был переведен в него как *Pione vastifica* (Hancock, 1849) (см. Гаевская, 2009б). Перфорирующие губки могут заселять створки не только мёртвых, но, что наиболее важно, и живых устриц. Полагают, что *P. vastifica*, наряду с грибом

Ostracoblabe implexa, является одной из причин вымирания обыкновенной устрицы в Чёрном море (Каминская, 1968, 1969).

P. vastifica не перерастает в массивную форму (стадия γ), покрывающую субстрат сплошным плотным ковром, а живёт в галереях и полостях, просверленных ею в известковом субстрате. Встречается почти исключительно в раковине моллюсков и никогда, во всяком случае, как это показано на примере особей этого вида в Средиземном море, не переходит в стадию бета (β) или гамма (γ), даже если заселённый ею субстрат полностью заполнен телом губки (Rosell, Uriz, 2002).

Отрицательное влияние пионы на заселённых ею моллюсков проявляется, прежде всего, в перфорации и разрушении раковины, в которой на протяжении всей своей жизни губка строит каналы и формирует обширные полости. В результате под поверхностью субстрата образуется густая трёхмерная сеть соединяющихся полостей, камер или галерей. Процесс перфорации субстрата у *P. vastifica* слагается из совокупности механического сверления и химического травления. При сильном поражении моллюсков губка проникает и в конхиолиновый слой раковины, при этом на её внутренней поверхности образуются бугорки, сквозные отверстия, что ослабляет раковину и делает её ломкой, в результате чего поражённые моллюски становятся легкой добычей хищников и паразитов (Гаевская, 2009б). При этом у поражённого моллюска может возникнуть ответная реакция, при которой происходит наращивание дополнительных слоёв раковины, что приводит к утолщению последней и увеличению её массы, при одновременном уменьшении массы мягких тканей. У черноморской обыкновенной устрицы, заселённой пионой, помимо перфорации раковины, отмечали повреждение лигамента, в результате чего створки не смыкались, а через образовавшееся отверстие в мантийную полость набивался ил (Кракатица, Каминская, 1979). Следует учитывать и то обстоятельство, что губка, как активный фильтратор, является пищевым конкурентом двустворчатых моллюсков. В совокупности все эти факторы приводят к уменьшению массы мягких тканей поражённых моллюсков. Так, черноморские устрицы *O. edulis*, заселённые губкой *P. vastifica*, имели массу мягких тканей на 6 – 12 % ниже, чем свободные от поражения одноразмерные особи (Кракатица, Каминская, 1979). Живёт

P. vastifica один – два года, и растёт очень быстро. Легко можно подсчитать те потери выхода готовой продукции в хозяйстве, к которым может привести заселение моллюсков этим сверлильщиком.

Кроме того, сильно поражённые пионой устрицы не имеют коммерческой ценности из-за того, что при транспортировке губки быстро погибают и начинают разлагаться (Ковальчук, 1992; Кракатица, Каминская, 1979; Нансcock 1969).

Иными словами, поражение культивируемых устриц перфорирующей губкой *P. vastifica* может вызвать серьёзные экономические потери в марихозяйствах по выращиванию этих моллюсков.

Об активном освоении губкой *P. vastifica* гигантской устрицы свидетельствуют её находки у *C. gigas*, выращиваемой в экспериментальном хозяйстве ВНИРО на мысе Большой Утриш (Ковальчук, 1990, 1992). Однако информация относительно заселённости этим перфоратором *C. gigas*, завезённой на крымское побережье, в частности в хозяйство, располагающееся в бухте Казачья, до наших исследований отсутствовала.

Как же развивался процесс освоения гигантской устрицы данным сверлильщиком? В 2001 г. *P. vastifica* в бухте Казачья у устриц ещё не встречалась (Лебедевская, Белофастова 2008), однако через 7 лет, в 2008 г., губка уже была выявлена здесь у моллюсков, но только у тех, чей возраст превышал 4 года (размер раковины этих особей составлял 60 – 125 мм). При этом доля поражённых устриц среди моллюсков данного возраста достигала 64.2 %, а поражение раковины охватывало от 30 до 100 % её общей площади. Средняя площадь поражения раковины составляла 68.6 % (рис. 38, 39).

На следующий год, в 2009-м, *P. vastifica* обнаружена в этом хозяйстве не только у четырёхлетних устриц (размер их раковины был практически идентичен таковому четырёхлеток в 2008-м: 57 – 130 мм), но уже и у трёхлетних моллюсков, среди которых доля поражённых особей составляла 12.5 %, а средняя площадь поражения раковины 28.75 %. Заселённость губкой моллюсков четырёхлетнего возраста (в 2008-м это – трёхлетки, ещё не заселённые тогда пионой), обследованных в 2009-м одновременно с трёхлетками, оказалась практически на уровне предыдущего года – соответственно 58.6 и 73.2 %. У годовиков и двухлеток (96 экз.) пиона пока не обнаружена (рис. 40).

У трёхлетних устриц перфорация раковин сосредоточена в основном в районе верхушки, а у устриц старшей возрастной группы она захватывает не только верхушку, но уже и большую часть всей раковины (рис. 38). Это совпадает с имеющимися данными об особенностях заселения пионой раковин черноморских мидий, которое всегда начинается с наиболее утолщённой верхушечной части, уже несколько изношенной в естественных условиях и имеющей ряд потёртостей (Гаевская, 2009б).

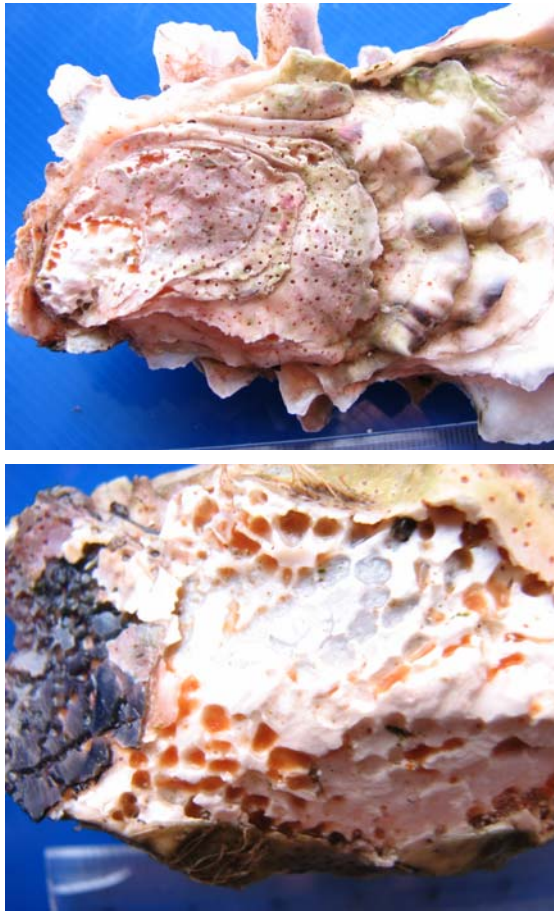


Рис. 38. Створки гигантской устрицы *Crassostrea gigas*, поражённые губкой *Pione vastifica* (Чёрное море) (оригинал)

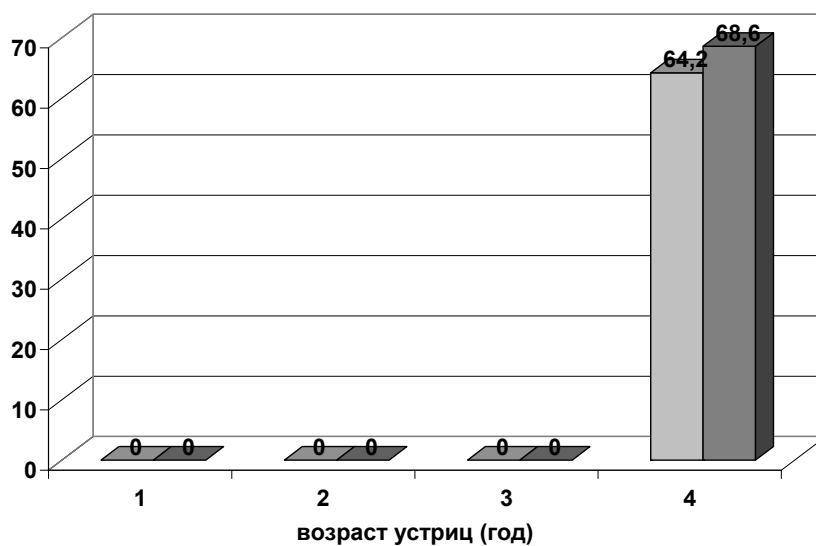


Рис. 39 Экстенсивность (левый столбик) и средняя интенсивность (правый столбик) поражения гигантской устрицы губкой *Pione vastifica* в марихозяйстве в бухте Казачья в 2008 г.

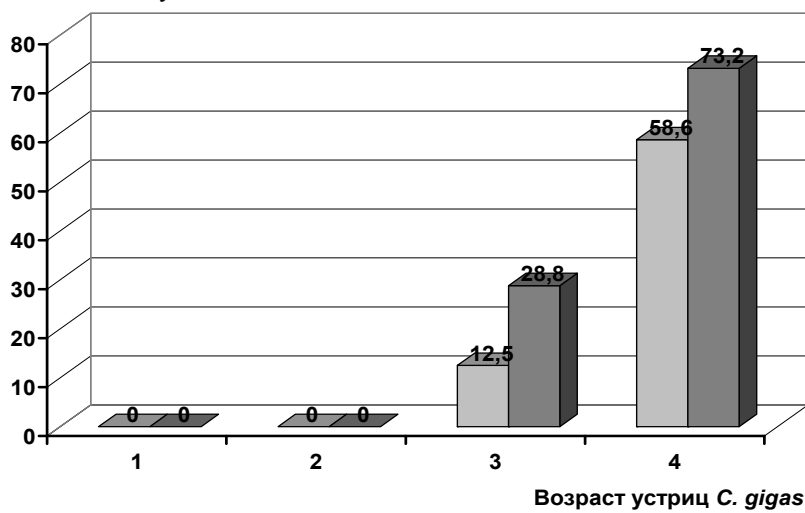


Рис. 40 Экстенсивность (левый столбик) и средняя интенсивность (правый столбик) поражения губкой *Pione vastifica* гигантской устрицы из марихозяйства в бухте Казачья в 2009 г.

И, наконец, в 2010 г. был обнаружен один экземпляр годовалой устрицы, раковина которой практически вся была поражена *P. vastifica* (рис. 41). Таким образом, приходится констатировать активное освоение пионой – этим опасным сверлильщиком – гигантской устрицы, которое может иметь самые серьёзные последствия для аквакультуры этого моллюска.

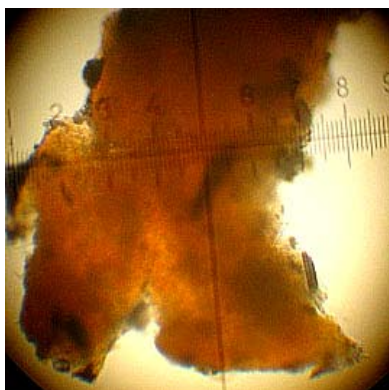


Рис. 41 Годовик *Crassostrea gigas*, поражённый *Pione vastifica* (Севастополь, Чёрное море) (оригинал)

Диаметр входных отверстий, просверленных пионой в раковинах исследованных нами устриц, составлял 0.2 – 0.4 мм, выводных – 0.7 – 1.5 мм (рис. 37, 40). Просверленные губкой галереи тонкие, дольчатые (диаметр долей до 3 мм), соединяются друг с другом, образуя сложную сеть. Наружная перфорация в субстрате часто располагается кругами (собств. данные; Hartman, 1958).

У исследованных нами губок (рис. 42 А) макросклеры были представлены прямыми тилостилиями, заострёнными на одном конце и имеющими шарообразные или грушевидные головки на другом конце (рис. 43). Размеры тилостилей 200 – 360 x 3 – 6 μm . Эти размеры аналогичны таковым черноморских представителей *P. vastifica*, выделенных из мидий (Гаевская и др., 1990; Каминская, 1968). В папиллах тилостилии расположены вертикальными столбиками и заканчиваются в эктосомальной окружности; внутри спикулы расположены беспорядочно (рис. 42 Б, В). Многочисленные акантоксы шероховатые или по всей длине покрыты очень мелкими, тонкими, иногда плохо заметными шипиками, веретеновидные, с изогнутыми верхушками, часто с утолщением посередине. Расположены

беспорядочно, но изредка группируются в пучки. Спирастры многочисленные, тонкие и маленькие, со слабо развитыми, плохо заметными, нежными шипиками.



А



Б



В

Рис. 42 А – общий вид губки *Pione vastifica*, извлечённой из раковины *Crassostrea gigas* (Чёрное море); Б, В – спикулы внутри губки (оригинал)

P. vastifica, как и её хозяин – гигантская устрица, является фильтратором, пропускающим через систему своих каналов огромные объёмы воды вместе с находящимися в ней микроорганизмами. Хорошо известно, что моллюски-фильтраторы, в силу присущих им биологических особенностей, могут аккумулировать в своём организме различных бактерий. Одни из них – автохтонные бактерии, свойственные морской среде; это, главным образом, представители семейства *Vibrionaceae*, которые могут быть патогенными не только для са-

мих моллюсков, а также ракообразных, рыб и различных теплокровных животных, но и для человека. К слову, вибриозис считают одной из основных причин высокой смертности обыкновенной устрицы в хозяйствах на северо-западе Испании (Bolínches et al., 1986).

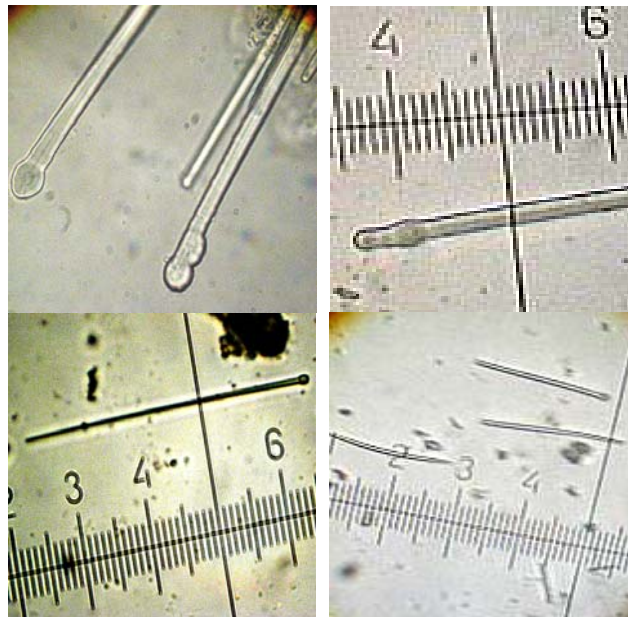


Рис. 43 *Pione vastifica*: тилостили (Чёрное море) (оригинал)

Вторая группа – аллохтонные бактериальные патогены, попадающие в прибрежные акватории с хозяйственно-бытовыми сточными водами, куда, в свою очередь, они попадают от больных животных и людей. Огромные объёмы воды, прокачиваемой моллюском, приводят к тому, что концентрация бактерий в организме моллюсков естественных и искусственных поселений зачастую намного выше, чем в воде (Пученкова, 1992; Cavallo et al., 2009). При этом видовое разнообразие бактерий, попадающих в организм моллюска и оседающих в нём, также велико.

Чтобы оценить, возрастает ли обсеменённость *S. gigas* в случае поражения её названной губкой, мы провели специальное исследование.

дование, в ходе которого изучали обсеменённость микроорганизмами внутренних органов и мантийной полости моллюсков одного и того же возраста, заселённых губкой и свободных от неё. Как уже было отмечено, наши исследования выполнялись на базе экспериментального устричного хозяйства «Государственный океанариум» ВС Украины в бухте Казачья (Севастополь).

Для определения микробного загрязнения исследуемых объектов использован метод количественного посева на питательные среды с дальнейшей инкубацией до заметного роста (Корш, Артемова, 1978). Так учитывают микроорганизмы, образующие колонии на питательном агаре при определённой температуре и заданном времени инкубации в аэробных и факультативно анаэробных условиях. Перечисленными способностями обладают микроорганизмы самых разных групп. Для их обозначения существуют разные термины: общее количество бактерий в 1 мл (ГОСТ 2874-73), микробное число (Калина, Чистович, 1969), мезофильные аэробные и факультативно-анаэробные микроорганизмы (МАФА) (ДержСанПіН, 2003; Инструкция, 1991), общее микробное число (Андреева, 2010; Пученкова, 1992). Наши исследования включали определение численности мезофильных аэробных и факультативно-анаэробных микроорганизмов, бактерий группы кишечных палочек (колиформные бактерии), золотистого стафилококка, сальмонелл, паразитических вибрионов и бактерий рода протей, плесневых грибов и дрожжей.

В результате выяснилось, что общее микробное число (ОМЧ) мантийной жидкости заселённых губкой устриц составляло в среднем 5×10^5 КОЕ · мл⁻¹ и было на два порядка выше, чем у особей того же возраста, но не заселённых сверлильщиком (4×10^3). Обсеменённость внутренних органов сравниваемых групп моллюсков также различалась: соответственно 8×10^4 и 1×10^3 КОЕ · г⁻¹, т.е. численность бактерий во внутренних органах устриц, поражённых пионой, была на порядок выше, чем у незаселённых особей того же возраста (рис. 44).

В бактериальной ассоциации мантийной жидкости и внутренних органов здоровых устриц доминировали актиномицеты, чья доля колебалась от 72 до 100 % (рис. 45). Одновременно там присутствовали грамотрицательные палочки, грамположительные кокки и дрожжи. У поражённых пионой моллюсков высевались лишь дрожжи (76 %) и мицелиальные грибы (24 %) (рис. 46).

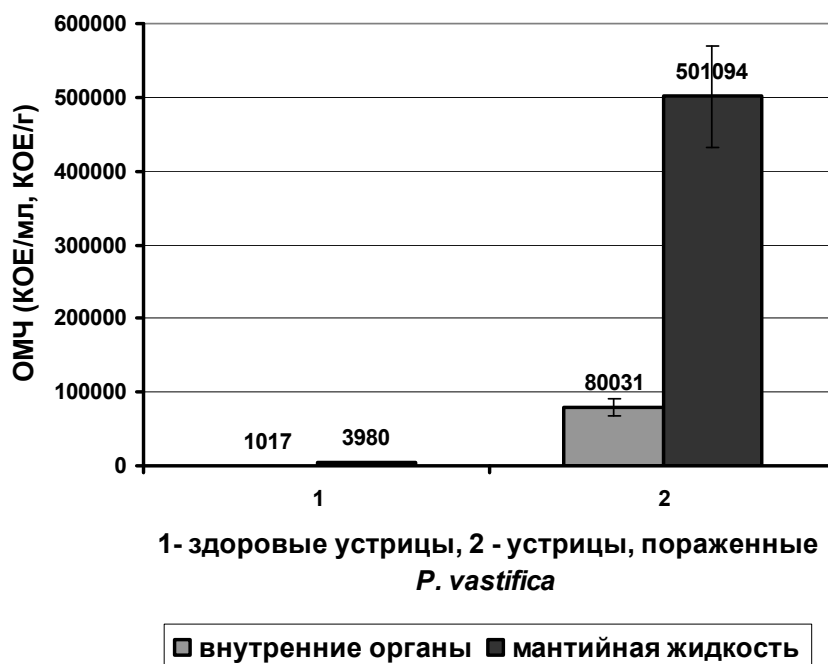


Рис. 44. Общее микробное число мантийной жидкости и внутренних органов *Crassostrea gigas*, поражённых губкой *Pione vastifica* и свободных от неё

На поражение устриц мицелиальными грибами, следующим за повреждением раковины и деградацией мантии при заселении моллюсков организмами-перфораторами, указывают и другие авторы (Hammed, 1981).

Условно-патогенные мицелиальные грибы широко распространены в природе и образуют ассоциации с различными организмами, в том числе со многими двусторчатыми моллюсками (Зверева, Высоцкая, 2005). В прибрежных водах Франции в районе размещения хозяйств по выращиванию моллюсков из морской воды, осадков и мидий были выделены представители 12 родов токсигенных сапрофитных грибов, среди которых доминировали (68 %) виды *Cladosporium*, *Aspergillus*, *Penicillium* и *Trichoderma* (Sallenave-Namont et al., 2000). Соответствующие тесты на рачке артемии *Artemia salina*,

высококочувствительной к токсинам грибов, показали, что 35 % штаммов были активны в отношении этого рачка.

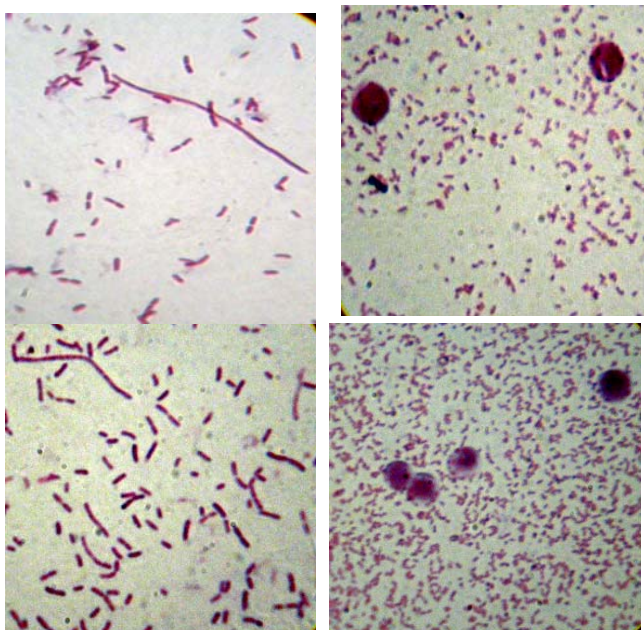


Рис. 45 Актиномицеты – доминирующие микроорганизмы устриц, свободных от поражения губкой *Pione vastifica* (оригинал)

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. Мицелиальные грибы известны как возбудители глубоких и оппортунистических, т.е. поражающих людей с ослабленным иммунитетом, микозисов. Регистрируют их также у наземных животных, морских беспозвоночных и рыб.

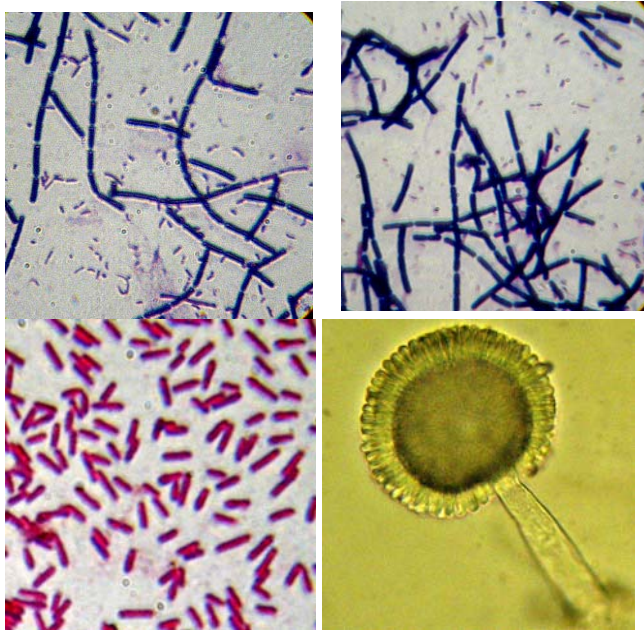


Рис. 46 Дрожжи и мицелиальные грибы – доминирующие микроорганизмы устриц, поражённых *Pione vastifica* (оригинал)

В целом высокие показатели заселённости культивируемой в Чёрном море гигантской устрицы сверлящей губкой *Pione vastifica* свидетельствуют о том, что она, равно как и другие виды черноморских моллюсков с крупной раковиной (например, мидия, рапана), активно используется данным сверлильщиком в качестве субстрата. Выявленная нами более высокая обсеменённость микроорганизмами внутренних органов и мантийной жидкости заселённых губками устриц, в сравнении с незаселёнными особями, говорит о наличии положительной корреляции между встречаемостью у этих моллюсков губки и численностью обнаруживаемых у них микроорганизмов, что вполне объяснимо. И устрица, и губка относятся к группе фильтраторов, пропускающих через свой организм в процессе питания огромные объёмы воды. Результатом столь активной фильтрационной деятельности является концентрация в их организмах самых разных мик-

роорганизмов, иногда в значительных количествах. Иными словами, более высокая обсеменённость микроорганизмами заселённых губками устриц в определенной степени отражает обсеменённость и её поселенца.

Среди попадающих в моллюсков микроорганизмов могут оказаться патогенные для них виды, а также виды, потенциально опасные для здоровья человека и полезных животных.

В настоящее время универсальным механизмом патогенеза в организме принято считать окислительный стресс; он сопровождается деструкцией основных биоструктур, обнаруживается практически во всех тканях и органах организмов любого уровня организации. Окислительный стресс проявляется в виде перекисного окисления липидов (ПОЛ), снижая устойчивость клеточных структур. При развитии окислительного стресса в клетках образуются свободные радикалы, способные нанести им непоправимый вред. Процесс перекисного окисления липидов постоянно протекает в живых организмах, он сопутствует как патологическим состояниям, так и реакциям напряжения, являясь составляющей частью стресса.

Повреждающему действию свободных радикалов и перекисных соединений противостоит специальная система защиты – антиоксидантная система (АОС), способная связывать и модифицировать радикалы, предупреждать образование и разрушать перекиси. В последнее время появились работы, отражающие влияние паразитарного фактора на изменение активности ферментов АОС рыб (Руднева и др., 2004, 2010).

Учитывая выявленные нами высокие показатели заселённости сверлящей губкой *Pione vastifica* культивируемой в Чёрном море гигантской устрицы и хорошо известное негативное влияние, оказываемое этой губкой на моллюсков, была поставлена задача выявить степень участия антиоксидантной системы гигантской устрицы в защитной реакции, проявляющейся при поражении перфорирующей губкой, исходя из представлений о ведущей роли окислительного стресса при развитии различных патологических изменений. Было решено выявить интервалы активности каталазы и процесса перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях взрослых особей гигантской устрицы при их нормальном функционировании и при поражении губкой *P.*

vastifica. Заметим, что ранее подобных исследований не проводилось (работа выполнялась совместно с к. б. н. О. А. Шахматовой).

Прежде всего, оказалось, что антиоксидантная система устриц *C. gigas*, не заселённых пионой, характеризуется неоднородностью компонентов в различных тканях. В частности, уровень каталазы – одного из компонентов антиоксидантой системы – оказался значительно выше в тканях пищеварительной железы, чем в тканях мышц и жабрах (рис. 47 – 49). Максимальная активность КАТ у здоровых устриц за весь период исследований наблюдалась в тканях пищеварительной железы в феврале ($1.75 \text{ мгН}_2\text{О}_2 \cdot (\text{г ткани} \cdot \text{мин})^{-1}$), причём она была в 2.3 ($p \leq 0.005$) и в 2.43 ($p \leq 0.001$) раза выше таковой в жабрах и в мышцах. Минимальный уровень КАТ во всех исследованных органах и тканях отмечен в августе, а максимальные значения наблюдались опять же в пищеварительной железе и были равны $0.5169 \text{ мгН}_2\text{О}_2 \cdot (\text{г ткани} \cdot \text{мин})^{-1}$, что в 9.77 раза ($p \leq 0.001$) и в 5.68 раз ($p \leq 0.001$) больше АК, выявленной соответственно в жабрах и мышцах.

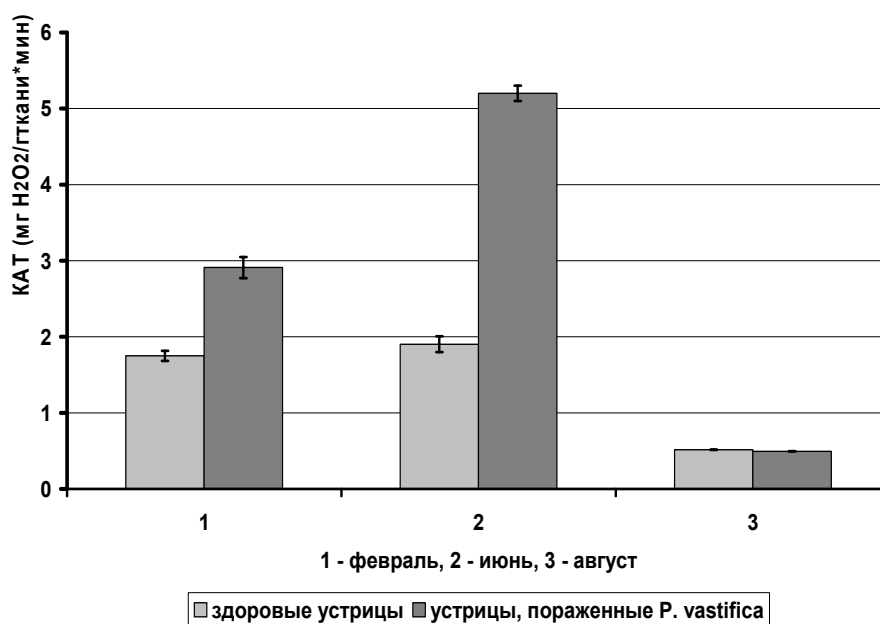


Рис. 47 Активность каталазы в пищеварительной железе здоровых и поражённых *Pione vastifica* особей гигантской устрицы в разные периоды года

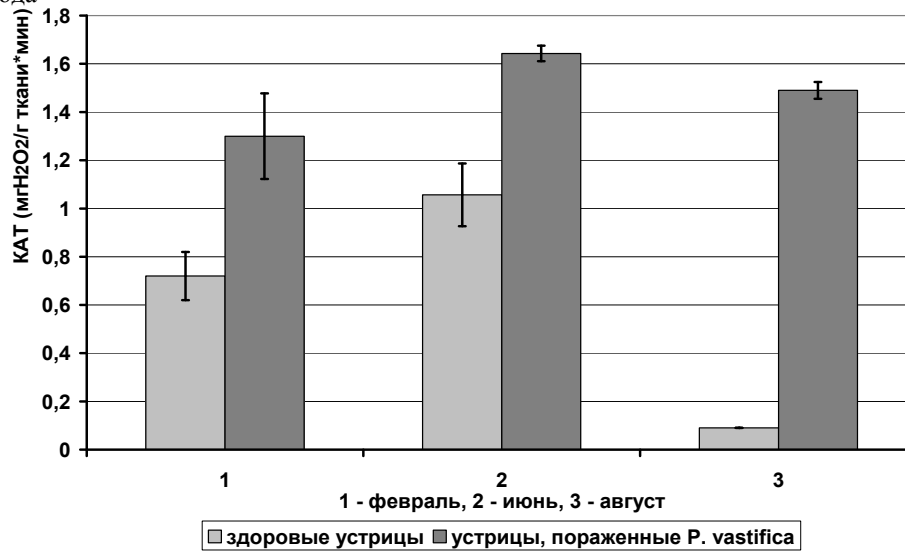


Рис. 48 Активность каталазы в мышцах здоровых и поражённых *Pione vastifica* особей гигантской устрицы в разные периоды года

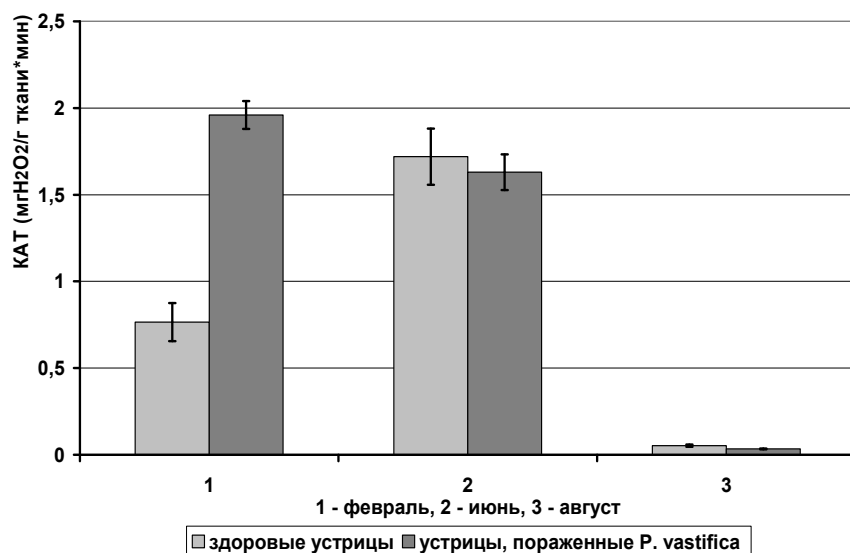


Рис. 49 Активность каталазы в жабрах здоровых и поражённых *Pione vastifica* особей гигантской устрицы в разные периоды года

Полученные нами данные согласуются с имеющейся информацией о более высоком уровне активности каталазы в пищеварительной железе, например, устрицы *Ostrea cucullata* (*Saccostrea cucullata*) в сравнении с таковым в жабрах (Chen et al., 2002), или же мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в сравнении с её жабрами и ногой (Гостюхина и др., 2005а, 2005б).

У *S. gigas*, поражённых *P. vastifica*, тканевое распределение активности каталазы было сходно с таковым здоровых моллюсков, однако её уровень зачастую был значительно выше, чем у здоровых особей, что явно свидетельствует о стрессовом состоянии заселённых губкой устриц (рис. 47 – 49). Так, активность каталазы в мышцах устриц, поражённых губкой, была выше, чем у здоровых устриц, в феврале – в 1.8 раза ($p \leq 0.05$), июне – в 1.55 раза ($p \leq 0.05$), августе – в 16.38 раз ($p \leq 0.001$).

К тому же, активность каталазы в отдельных органах и мышцах устриц проявляет сезонную вариабельность. Так, например, наибольший уровень активности каталазы в мышцах, как у здоровых, так и у поражённых пионой устриц, наблюдался в июне в период нереста моллюсков (рис. 48). Состояние нереста моллюсков, с присущей это-

му процессу деградацией клеточных и тканевых структур, рассматривается как состояние естественного окислительного стресса; в этот период наблюдается повышение интенсивности свободнорадикального окисления и изменение окислительно-восстановительного статуса тканей. В частности, сообщается о повышении активности каталазы в гепатопанкреасе, жабрах и ноге черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis* чёрной морфы в условиях нереста (Гостюхина и др., 2005б).

Известно, что в половом цикле гигантской устрицы в Чёрном море выделяют 6 стадий зрелости гонад (Золотницкий, Орленко, 2003). Исследуемый нами период соответствовал: февраль – началу гаметогенеза (2 стадия), июнь – нересту (5 стадия), август – посленерестовому периоду (6 стадия), характеризующемуся некробиозом и резорбцией невыметанных зрелых половых клеток.

В нерестовый период АК в мышцах здоровых устриц была в 2.03 раза ($p \leq 0.05$), выше, чем в преднерестовый период, а в посленерестовый период он снижался в 11.6 раза ($p \leq 0.001$).

У поражённых пионой устриц в нерестовый период АК в мышцах имела тенденцию к повышению, однако сохраняла высокие значения и в посленерестовый период. Диапазон изменения активности каталазы в этот период составлял 1.30 – 1.643 ($\text{мгН}_2\text{О}_2/(\text{г ткани} \cdot \text{мин})$).

В пищеварительной железе поражённых губкой устриц в феврале (в период покоя относительно стадий гаметогенеза) была выше, чем у здоровых особей, в 1.66 раза ($p \leq 0.001$), а в июне (в период нереста) – уже в 2.73 раза ($p \leq 0.001$). Это свидетельствует о стрессовом состоянии поражённых губкой моллюсков, которое усугубляется в период нереста.

Одновременно с определением АК тканей *S. gigas* изучалось содержание продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) в пищеварительной железе, жабрах и мышцах устриц, поражённых губкой *P. vastifica* и свободных от поражения. Известно, что уровень перекисного окисления липидов тканей организмов изменяется под воздействием различных патологических состояний (Владимиров, Арчаков, 1972). Оказалось, что содержание ПОЛ в тканях заселённых пионой устриц выше, чем у здоровых особей того же размера (рис. 50 – 52). Содержание ПОЛ в мышцах устриц, поражённых *P. vastifica*, по

сравнению с таковым здоровых особей, в феврале было выше в 2.3 раза ($p \leq 0.001$), в июне – в 1.67 раза ($p \leq 0.05$), но в августе достоверных различий не выявлено.

Сезонная вариабельность уровня ПОЛ в мышцах здоровых устриц была выражена нечётко, хотя и имелась тенденция к некоторому повышению ПОЛ в период нереста – в 1.46 раза ($p \leq 0.05$). В мышцах устриц, заселённых *P. vastifica*, содержание ПОЛ имело сходную тенденцию к незначительному увеличению в нерестовый период (в июне) по сравнению с преднерестовым (в феврале); однако в посленерестовый период (в августе) содержание ПОЛ значительно сократилось – в 1.8 раза ($p \leq 0.002$) (рис. 50).

Более высокий уровень продуктов ПОЛ отмечен также в жабрах поражённых пионой устриц. Особенно резко эта разница выражена в августе: у заселённых губкой моллюсков показатель ПОЛ превышал таковой здоровых особей в 1.7 раза ($p \leq 0.001$). Кстати, в августе у заражённых устриц вообще наблюдались максимальные значения ПОЛ (рис. 51).

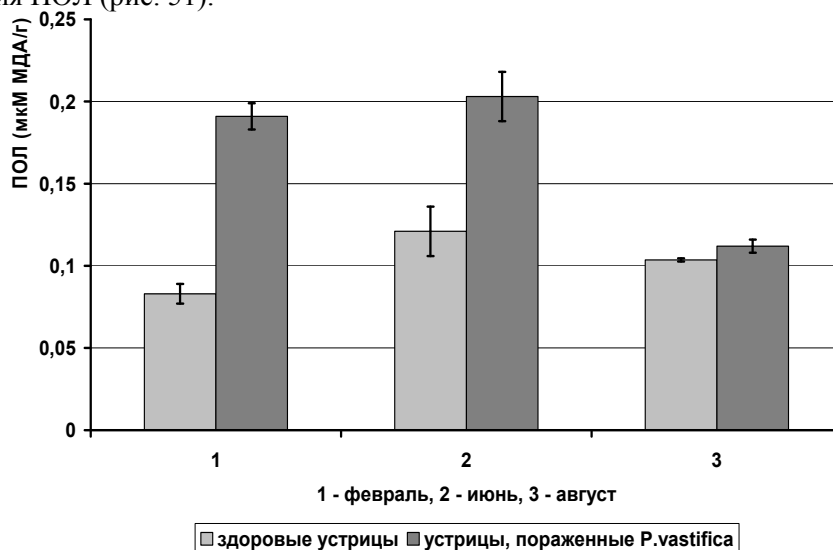


Рис. 50 Уровень содержания ПОЛ в мышцах особей *Crassostrea gigas*, здоровых и поражённых *Pione vastifica*, в разные периоды года

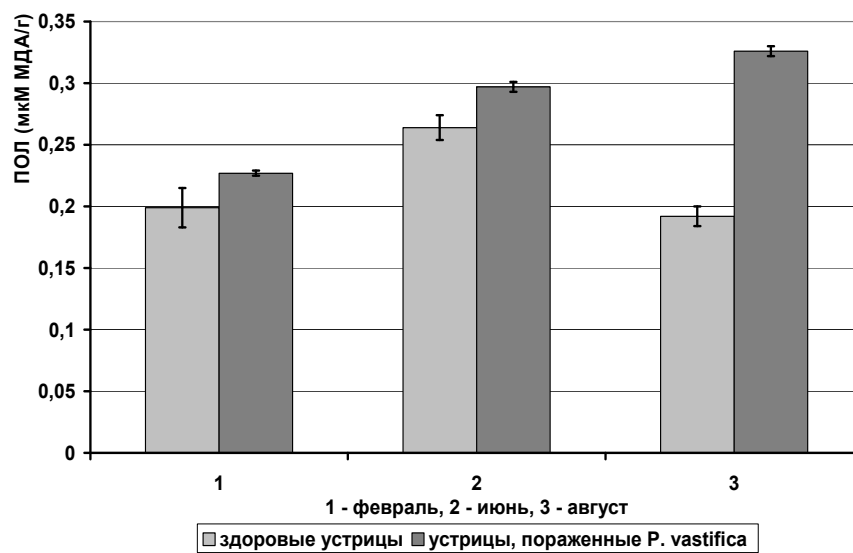


Рис. 51 Уровень процесса ПОЛ в жабрах *Crassostrea gigas*, здоровых и поражённых *Pione vastifica*, в разные периоды года

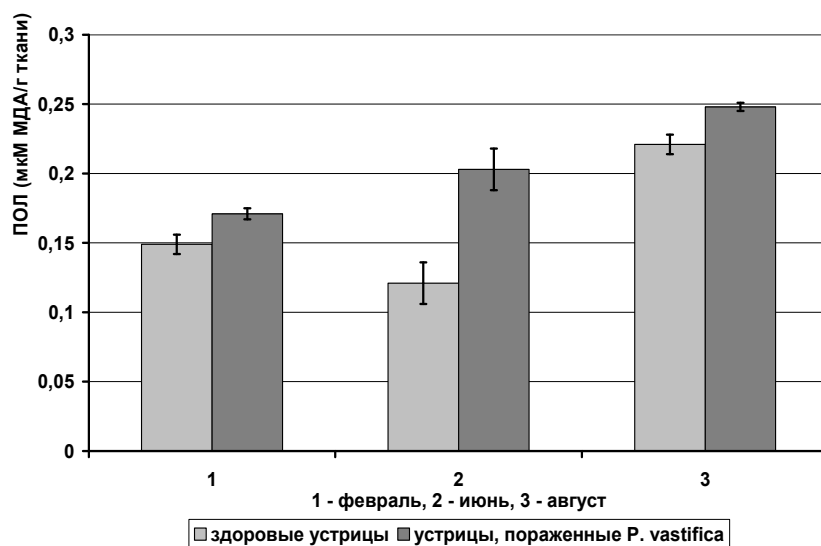


Рис. 52 Уровень процесса ПОЛ в пищеварительной железе особей *Crassostrea gigas*, здоровых и поражённых *Pione vastifica*, в разные периоды года

В пищеварительной железе гигантской устрицы, свободной от поражения пионой, отмечена тенденция к уменьшению содержания ПОЛ в нерестовый период (в июне), по сравнению с преднерестовым периодом, и резкое увеличение уровня ПОЛ в посленерестовый период (в августе) – в 1.83 раза ($p \leq 0.001$). В пищеварительной железе устриц, заселённых пионой, содержание ПОЛ росло в течение всего периода исследований и имело максимальные значения в августе – в 1.45 раза ($p \leq 0.001$) больше, чем в феврале, и в 1.22 раза ($p \leq 0.05$) больше, чем в июне (рис. 52).

4.4. Симбиофауна обыкновенной устрицы (*Ostrea edulis*) в Чёрном море

Менее века назад поселения обыкновенной (или как её называют плоской или же европейской) устрицы *Ostrea edulis* L., 1758 были широко распространены вдоль всего побережья Чёрного моря. Площадь отдельных устричных банок достигала нескольких квадратных километров (Гудаутская банка у кавказского побережья, банка Мария Магдалина у берегов Тамани, банки в заливах северо-западной части Чёрного моря). Во второй половине 20-го века вследствие разных причин в Чёрном море произошла полная или частичная перестройка многих биоценозов, вследствие чего резко сократилась численность ряда хозяйственно-ценных гидробионтов, среди которых оказалась и обыкновенная устрица. Немаловажную роль в исчезновении этого вида сыграло также вселение и широкое распространение в Чёрном море хищного брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (краткий обзор истории появления рапаны в Чёрном море и её роли в исчезновении здесь *O. edulis* можно найти в монографии А. В. Гаевской, 2006б). Катастрофическое сокращение запасов такого ценного промыслового объекта, каковым являлась обыкновенная устрица, привело к необходимости разработки технологии искусственного выращивания этих моллюсков. Однако неоднократные попытки восстановить устрицеводство на Чёрном море не принесли ожидаемого

результата. Прежде всего, это было связано с постепенным исчезновением устричных банок.

В последние десятилетия устричные банки в Чёрном море практически исчезли, биотопы заняты другими моллюсками (мидией, модиолой) (Переладов, 2005). Популяция обыкновенной устрицы в этом водоёме представлена отдельными особями, изредка обнаруживаемыми в прибрежной зоне (в частности, мы находили единичные экземпляры *O. edulis* в Каламитском заливе у западного побережья Крыма, а также в оз. Донузлав); к тому же, многие из оставшихся в живых устриц утратили способность размножаться. В настоящее время *Ostrea edulis* – исчезающий в Чёрном море вид, занесённый в Красную книгу Украины.

Резкое снижение численности черноморских устриц в природных поселениях связывают со многими причинами: с переловом этих моллюсков, упомянутым выше вселением *R. venosa*, с загрязнением прибрежных районов, изменениями гидрологического и гидрохимического режимов, обусловившими увеличение частоты и масштабов заморных явлений, особенно в северо-западной части моря. При этом на фоне ухудшения экологической ситуации возникли и широко распространились различные эпизоотии, прежде всего, грибковая инфекция, вызываемая паразитическим грибом *Ostracoblabe implexa* (Губанов, 1990).

Работ, посвященных фауне паразитов и комменсалов *O. edulis* в Чёрном море, немного, что, скорее всего, связано с её редкой встречаемостью в данном водоёме. В целом у *O. edulis* здесь зарегистрировано 8 видов симбионтов и поселенцев-перфораторов раковины: Infusoria – *Ancistrum mytili* (Quennerstedt, 1867), Gregarina – *Nematopsis legeri*, Fungi – *Ostracoblabe implexa*, Turbellaria – *Urastoma cyprinae*, Polychaeta – *Polydora ciliata*, Spongia – *Pione vastifica*, Bivalvia – *Gastrochaena dubia* и *Petricola lithophaga*. Многие из них уже были упомянуты выше в тексте при описании соответствующих групп беспозвоночных, регистрируемых у устриц.

Одно из последних естественных поселений *O. edulis* в Чёрном море сохранилось в бухте Казачья (Беляева, Чечина, 2007). Поскольку здесь же были начаты работы по разработке технологии выращивания гигантской устрицы, то для оценки паразитологической ситуации в районе установки устричных носителей мы изучили сим-

биофауну обыкновенной устрицы, выращиваемой здесь же в марихозяйстве, а также из естественных поселений. Известно, что для правильного выбора акватории, в которой предполагается разместить марихозяйство, необходимо знать фауну паразитов и комменсалов гидробионтов из природных популяций данного региона, а также особенности их биологии и экологии, поскольку в условиях аквакультуры существуют факторы, повышающие риск развития заболеваний у выращиваемых объектов. Эти заболевания могут вызывать не только паразитические, но и комменсальные и даже свободноживущие виды.

В итоге выполненных исследований у *O. edulis* в бухте Казачья были обнаружены гриб *Ostracoblabe implexa*, грегарина *Nematopsis legeri*, полихета *Polydora ciliata* и губка *Pione vastifica* (Лебедевская, Белофастова, 2008), каждый из которых следует признать значимым в марикультуре устриц.

Паразитический гриб *O. implexa* рассматривается в качестве одной из основных причин исчезновения устричных поселений в Чёрном море. Впервые заболевание устриц, вызываемое этим грибом и называемое «раковинной болезнью», было зарегистрировано в Чёрном море на естественных банках Егорлыцкого залива в 1975 г. Здесь наблюдалось массовое заболевание устриц, сопровождавшееся высоким уровнем смертности (Кракатица, 1979; Кракатица, Каминская, 1979). В 1978 г. в заливе было обнаружено всего несколько экземпляров живых устриц (Губанов, 1990).

В 1980-х гг. раковинная болезнь устриц распространилась фактически по всему Чёрному морю и была обнаружена у *O. edulis* из естественных поселений в северо-западной части моря, у побережья Кавказа и Крыма, в Донузлаве (Губанов, 1990; Губанов, Ковальчук, 1986; Найденова, Захалева, 1989, 1992). К 1985 г. богатейшие устричные поселения северо-западной части Чёрного моря перестали существовать, исчезли они и в верховьях Донузлава (Губанов, 1990).

В 2000 г. встречаемость поражённых раковинной болезнью устриц из естественных поселений крымского побережья и в озере Донузлав колебалась от 60 до 80 % (Мачкевский, 2001; Пиркова, 2002).

Раковинная болезнь обычно протекает в хронической форме, однако при неблагоприятных условиях (повышении температуры морской воды выше 22°C, нехватке кислорода, изменении солевого режи-

ма) смертность устриц, особенно молодежи, может резко возрастать (Губанов, 1990)

Споры этого высоко патогенного для устриц гриба сохраняются в морской воде продолжительное время, их созревание происходит, если температура воды превышает 19°C в течение 10 суток (Comps et al., 1976). Споры прикрепляются к раковинам устриц, по мере своего роста гриб распространяется по всей раковине моллюска и может проникать на её внутреннюю поверхность, где под перламутровым слоем постепенно образуются небольшие (1 – 2 мм) белые пятна, которые разрастаются в виде облака. Со временем в местах поражения раковины образуются тёмно-зелёные или коричневые конхиолиновые наросты. Образование массивных наростов ослабляет моллюсков, так как при этом значительно увеличиваются затраты на синтез их протеиновой основы. Так, суммарное содержание аминокислот в наростах составляет 42 % от сухого веса, тогда как в раковинах здоровых устриц только 4.2 % (Губанов, 1986). Створки раковин поражённых устриц становятся рыхлыми, ломкими, и, если гриб поражает мускул-замыкатель или толщу раковины в районе замка, перестают смыкаться, что неизбежно приводит к гибели моллюсков. У устриц, заселённых грибом, нарушается фильтрационная активность, уменьшаются объём межстворчатой полости и вес мягких тканей, у самок возможен абортный вымет яйцеклеток или несформированных личинок-велигеров (Губанов, 1988; Губанов, Ковальчук, 1986; Пиркова, 2002). У больных моллюсков наблюдаются изменения в биохимическом составе тканей; в частности, уменьшается содержание липидов и белков, что значительно снижает пищевую ценность таких моллюсков (Губанов, Лисовская, 1987).

В наших исследованиях *O. implexa* обнаружен у европейской устрицы из марихозяйства в бухте Казачья в среднем у 88 % обследованных особей (рис. 5). При этом заражённость моллюсков всех возрастных групп была одинаково высокой: от годовиков (81 %) до крупных производителей (94 %). Устрицы из естественных поселений были поражены грибом на 100 %. Эти данные согласуются с имеющимися сведениями о том, что заболеванию подвержены моллюски всех размерно-возрастных групп (Губанов, 1990).

У годовиков конхиолиновые наросты образуются, в основном, в районе замка, у устриц старше 4 лет они занимают большую часть

поверхности раковины и имеют толщину до 3 мм. Наряду с наростами хорошо заметно расслоение растущего края раковины и отслоение кальцитового слоя (рис. 5). У сильно поражённых моллюсков наблюдается ослабление замыкающей мускулатуры, сжатие мантии и изъязвление внутренних органов. В кальцитовом слое раковин больных устриц обнаруживается мицелий паразитического гриба диаметром 1 – 2 μm с характерными овальными вздутиями, расположенными на расстоянии 40 – 100 μm друг от друга.

Поскольку мы не нашли *O. implexa* у гигантской устрицы, то для проверки возможности заражения её данным патогеном мы содержали этих моллюсков в одних садках с особями европейской устрицы, поражёнными «раковинной болезнью», в течение года (Лебедевская, Андреева, 2007). Пробы для микробиологического и паразитологического анализа отбирались с поверхности раковин, из мантийной жидкости и из внутренних органов (мантии, печени) у обоих видов моллюсков одновременно.

Сравнение бактериальной обсеменённости обоих видов устриц после из совместного содержания в садке показало, что ОМЧ поверхности раковины гигантской устрицы на порядок ниже такового европейской устрицы (соответственно 4.6×10^3 и 2.2×10^4 КОЕ \cdot см⁻²). На поверхности раковины *O. edulis* при росте на среде МПА доминировали актиномицеты (94 %), на среде Сабуро отмечался сливной рост колоний мицелиальных грибов и дрожжей (рис. 53).

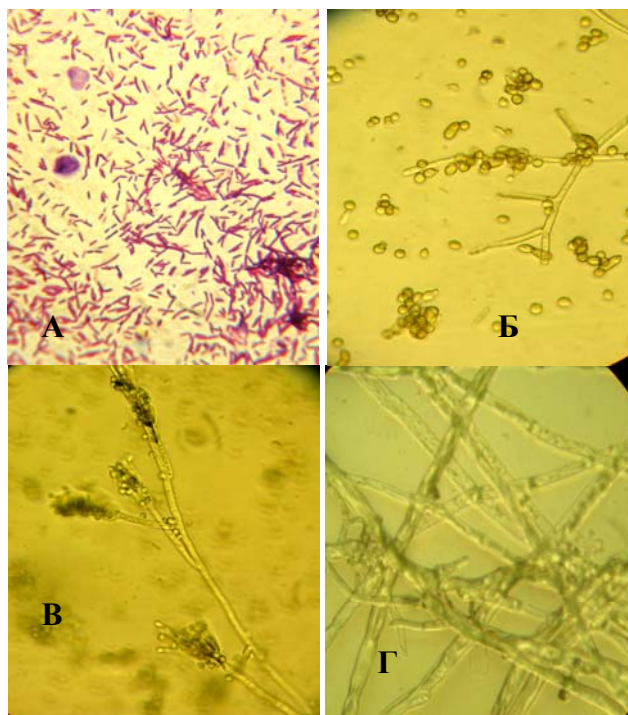


Рис. 53. Микрофлора раковины *Ostrea edulis*: А – актиномицеты, Б, В – мицелиальные грибы, Г – *Ostracoblabe implexa* (Чёрное море) (оригинал)

На поверхности раковины *C. gigas* на среде МПА доминировали грамотрицательные палочки, а на среде Сабуро рост микроорганизмов отсутствовал.

У гигантской устрицы после её содержания в садке с больной европейской устрицей *O. implexa* не был обнаружен ни на поверхности раковины, ни в её толще, ни во внутренних органах.

Кстати, об отсутствии раковинной болезни у гигантской устрицы, выращиваемой совместно с поражённой ею обыкновенной устрицей, писал в своё время В. В. Губанов (1990).

Цитируемый выше (стр. 38, 39) случай обнаружения раковинной болезни у гигантской устрицы в Чёрном море, вероятнее всего, вызван нетипичными для нормально функционирующих марихо-

зайств условиями содержания этих моллюсков (Пиркова, Деменко, 2008). Устрицы, заражённые грибом, содержались в выростных садках с обильным обрастанием гидроидами, из-за чего водообмен был сильно затруднен; садки не чистились и внутри них скопились ил и биоотложения, ил покрывал края мантии и жабры многих устриц. В таких условиях устрицы испытывали недостаток пищи и кислорода и были сильно истощены. Авторы предполагают, что споры гриба находились в иле, откуда они и попали к устрицам. К тому же, по их мнению, *O. implexa* образует с микроводорослью *Coccolithus pelagicus* Wallich, 1877 временный симбиоз, в результате которого паразитический гриб способен выживать в среде после гибели своего хозяина.

Итак, даже при совместном содержании с черноморскими устрицами, поражёнными *O. implexa*, гигантская устрица не заразилась этим грибом. Следует подчеркнуть, что экспериментальные выростные садки с моллюсками находились в толще воды и их регулярно очищали от обрастаний, а в районе размещения садков постоянно существует хороший водообмен. Иными словами, в качестве одной из превентивных мер, позволяющей избежать инфицирования гигантской устрицы грибом *O. implexa*, следует рекомендовать создание оптимальных для её жизни условий и строгое соблюдение биотехнологии её выращивания.

Ещё одним паразитическим организмом, обнаруженным нами у *O. edulis*, была грегарина *Nematopsis legeri*, широко распространённая у многих моллюсков в морях Средиземноморского бассейна. В частности, в прибрежных водах Крыма она зарегистрирована у 8 видов моллюсков из 7 родов (Белофастова, 1997). Экстенсивность инвазии этим паразитом европейской устрицы из естественных поселений в разных районах Чёрного моря колеблется от 47 до 100 % (Белофастова, 1996, 1997; Ковальчук и др., 1990; Belofastova, 1995).

Известно, что моллюски, в частности устрицы, играют роль промежуточного хозяина в жизненном цикле нематопсисов, являясь носителями ооцист грегарин, которые локализуются в соединительных тканях, чаще всего в жабрах, а окончательными хозяевами этих простейших служат ракообразные, в которых происходит их половое размножение. В Чёрном море окончательным хозяином *N. legeri* является каменный краб *Eriphia verrucosa* Forskal, 1775 (Белофастова, 1996, 1997).

Грегарина *N. legeri* вызывает у моллюсков заболевание, так называемый нематопсиозис. Нематопсиозис обычно не имеет внешних проявлений, однако при обострении болезни жабры приобретают аномальный вид, становятся бледными, на них образуются тёмные пятна. Острая форма заболевания приводит к гипоксии, нарушению углеводного обмена, истощению запасов гликогена и, в конечном итоге, к гибели моллюска. Болезнь носит сезонный характер, обостряясь, как правило, в осенне-зимний период (Белофастова, 1997; Гаевская и др., 1990; Найденова и др., 1988).

N. legeri обнаружен нами у *O. edulis*, выращиваемой в мари-хозяйстве в Казачьей бухте, в среднем у 26.8 % особей, средняя интенсивность инвазии составляла 57.7 ооцист · мм⁻². При этом как встречаемость, так и численность грегариин увеличивались с возрастом моллюсков: у устриц старше 4 лет заражённость грегариинами была в 3.7 и 2.3 раза выше, чем соответственно годовиков и двухлеток. Средняя интенсивность инвазии устриц старше 4 лет также была выше таковой годовиков (в 8.8 раза) и двухлеток (в 4.6 раза) (рис. 54).

За все годы исследований мы ни разу не нашли этого паразита у гигантской устрицы при его одновременной регистрации у мидий или же обыкновенной устрицы. В равной степени нет информации о его встречаемости у *S. gigas* в заливе Петра Великого, откуда был завезён посадочный материал на Чёрное море, а также у устриц, выращиваемых на кавказском побережье. Единственное сообщение об обнаружении *Nematopsis* у гигантской устрицы, это – упомянутая выше (стр. 47) публикация, авторы которой нашли этого паразита у 70 % обследованных ими моллюсков (Sabry, Magalhães, 2005).

Перфораторы раковин – полихета *P. ciliata* и губка *P. vastifica* – обнаружены нами только у взрослых особей обыкновенной устрицы старше трёх лет.

P. ciliata относится к числу тех полихет-сверлильщиков, заселение которыми моллюсков, в том числе устриц, как на естественных банках, так и в хозяйствах в силу разных причин может иметь серьёзные негативные последствия (более подробно об этом виде см. на стр. 121 – 123).

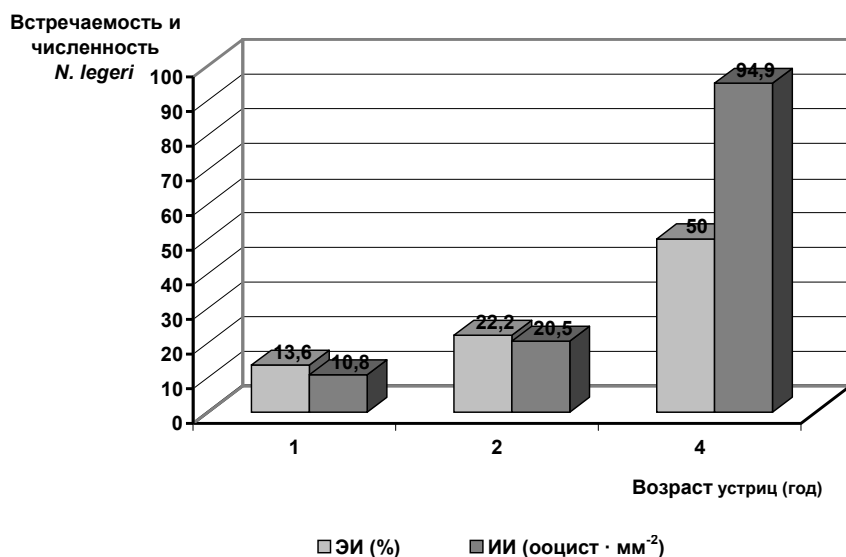


Рис. 54 Встречаемость (ЭИ) и численность (ИИ) грегариин *Nematopsis legeri* у европейской устрицы из марихозяйства в бухте Казачья

Встречаемость организмов-перфораторов – полихеты *P. ciliata* и губки *P. vastifica* – у обыкновенной устрицы, выращиваемой в марихозяйстве в бухте Казачья, была ниже таковой моллюсков из естественных поселений. Так, у устриц, выращиваемых в толще воды на носителе, *P. ciliata* встретилась всего у 7.1 % обследованных моллюсков, а у устриц из естественных поселений – у 21.5 %. В блистерах находилось от 1 до 5 полихет. У *O. edulis* из естественных поселений в акватории Севастополя самая высокая экстенсивность поражения полидорой обнаружена в районе Бельбека – 25 % (Мачкевский, 2001). Напомним, что эта полихета обнаружена у гигантской устрицы практически во всех районах её выращивания на Чёрном море, как на Кавказе, так и в Крыму, а также в других регионах Мирового океана, где акклиматизировали этого моллюска.

Сходные показатели встречаемости характерны и для губки *P. vastifica*, которая зарегистрирована нами у 7.1 % особей *O. edulis* из марихозяйства и у 24.1 % моллюсков из естественных поселений в бухте Казачья. Эту губку и ранее отмечали у обыкновенной устрицы в

различных районах Чёрного моря; при этом помимо перфорации раковины у заселённых моллюсков наблюдалось повреждение лигамента, в результате чего створки не смыкались, а через образовавшееся отверстие в мантийную полость набивался ил, что негативно влияло на фильтрационную активность таких моллюсков (Кракатица, Каминская, 1979). Цитируемые исследователи показали также, что черноморские устрицы, заселённые *P. vastifica*, имели массу мягких тканей на 6 – 12 % ниже, чем свободные от поражения одноразмерные особи (Кракатица, Каминская, 1979).

Выше мы показали, что *P. vastifica* встречается у гигантской устрицы практически повсеместно и является одним из тех видов гидробионтов, появление которых у выращиваемых моллюсков весьма нежелательно. К слову, в Одесском заливе в августе 2007 г. при водозлазном обследовании была обнаружена створка недавно погибшей гигантской устрицы высотой раковины 18 см и шириной 9 см, края раковины которой были повреждены губкой *Pione vastifica* (= *Cliona vastifica*) (Ковтун, Золотарёв, 2008). Эта информация интересна во всех отношениях: во-первых, принято считать, что *C. gigas* в естественных поселениях в условиях Чёрного моря пока не встречается, а во-вторых, она наглядно демонстрирует нам возможность освоения этого моллюска опасным для него поселенцем.

ГЛАВА 5, или ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приступая к работе над данной монографией, мы отдавали себе отчёт в том, что к настоящему времени в мировой литературе накопился огромный массив данных по различным аспектам биологии, экологии, генетики, акклиматизации, выращивания, паразитологии и патологии гигантской устрицы. Однако действительность превзошла наши ожидания. Информацию, ключевыми словами в которой являются «*Crassostrea gigas*, giant oyster, giant Pacific oyster, Japanese oyster, Pacific oyster, тихоокеанская устрица, японская устрица, гигантская устрица», содержат сотни, если не тысячи, источников. Сознательно сузив круг анализируемых публикаций до наиболее значимых, более всего соответствующих тем задачам, которые мы поставили перед собой, мы всё же вынуждены привести довольно солидный список цитируемых источников, на которые по тем или иным причинам сделаны ссылки в тексте.

Итак, какие же выводы может сделать из анализа материала по паразитам и болезням *Crassostrea gigas*, изложенного в предыдущих главах?

Прежде всего, заметим, что реальный список паразитов, комменсалов и врагов гигантской устрицы намного шире того, что мы сочли возможным привести в данной монографии. Излагая информацию по той или иной группе организмов, так или иначе связанных с *C. gigas*, мы отбирали среди них наиболее типичных, наиболее наглядно демонстрирующих значение данной группы в патологии хозяйства и в марикультуре этого моллюска в целом.

К примеру. Говоря о вирусах, встречающихся в *C. gigas* и могущих оказать негативное влияние на её выращивание, из числа известных у неё в настоящее время видов мы остановились только на основных патогенах. Это – устричный герпес-вирус (OsHV-1), вызывающий массовую гибель личинок гигантской устрицы в хозяйствах, иридовирус – возбудитель болезни велюма устриц («Oyster Velar Virus Disease, OVVD») и представители семейства Papovaviridae, поселяющиеся в гаметоцитах *C. gigas*. В действительности у *C. gigas* зарегистрированы вирусы, принадлежащие к Herpesviridae,

Iridoviridae, Papillomaviridae/Polyomaviridae, Papovaviridae и Reoviridae. Однако у морских моллюсков зарегистрированы и другие вирусы, например, из Togaviridae, Paramyxoviridae, Picornaviridae, которые в будущем, скорее всего, смогут пополнить список вирусов и гигантской устрицы. Это предположение основано не только на всё ещё слабой изученности вирусов моллюсков вообще и *C. gigas* в частности, особенно в новых для гигантской устрицы регионах, но и на отсутствии надёжных методов их идентификации. Выше подчёркивалось, что единственным видом вирусов, у которого полностью разработан и доступен геном, является OsHV-1 (Renault, 2008).

Точно так же, описывая бактериальные болезни *C. gigas*, мы ограничились представителями четырёх родов – *Vibrio*, *Rickettsia*, *Nocardia*, *Chlamydia*, поскольку в настоящее время это – самые распространённые бактерии у моллюсков естественных и искусственных поселений и одни из наиболее опасных возбудителей их заболеваний в условиях марихозяйств. К примеру, причиной гибели двух- и трёхлеток *Crassostrea ariakensis* в Южно-Китайском море стало массивное заражение эпителиальных клеток и соединительной ткани жабр, мантии и пищеварительной железы моллюсков риккетсия-подобными паразитами (Rickettsia-like organism, LO) (Sun, Wu, 2004). Напомним, что эти бактерии обычно поселяются и размножаются в цитоплазме или ядре клетки своего хозяина.

Особенно впечатляют масштабы эпизоотий, вызываемых в устричных хозяйствах видами *Vibrio*. Среди них чаще всего фигурируют *V. aestuarianus*, *V. splendidus* и *V. tubiashii* (Azanbégbé et al., 2010; Estes et al., 2004; Garnier et al., 2007; Gay et al., 2004; Jeffries, 1982; Lacoste et al., 2001; Le Roux et al., 2002; Soletchnik et al., 2007; Sugumar et al., 1998 и др.). Однако патогенными для *C. gigas* могут оказаться и другие представители данного рода, к примеру, *V. neptunius* Thompson et al., 2003, который в течение 72 – 96 ч вызывал практически 100 % гибель личинок обыкновенной устрицы *Ostrea edulis* (Prado et al., 2005). Хорошо известно, что у некоторых *Vibrio* практически отсутствует хозяйственная специфичность, и один и тот же вид может быть обнаружен у хозяев разных таксономических групп. Например, *V. splendidus* вызывает заболевания и даже гибель не только гигантской устрицы, но и зелёной мидии (Kesarcodi-Watson et al., 2009), морского гребешка (Nicolas et al., 1996), клэма (Gómez-

León et al., 2005), а также голотурий (Deng et al., 2009) и даже рыб (Farto et al., 1999; Jensen et al., 2003).

Встречаемость и численность *Vibrio* в устрицах чаще всего превышает аналогичные показатели в морской воде и донных осадках. Так, максимальная концентрация *V. aestuarianus* в гемолимфе гигантской устрицы в районе Бретани (Франция) достигала $4 \cdot 10^5$ КОЕ в мл⁻¹, тогда как в осадках она доходила только до $1 \cdot 10^4$ КОЕ в мл⁻¹ (Azanbégbé et al., 2010). В пробах средиземноморских устриц на протяжении большей части года доминировали галофильные ферментативные бактерии, а среди них преобладали *V. splendidus* (при температуре ниже 20°C) и *V. harveyi* (при более высокой температуре), чего нельзя было сказать об их содержании в морской воде (Pujalte et al., 1999).

Довольно часто у *C. gigas* регистрируют бактерий, которые оказываются патогенными для этого моллюска, особенно на ранней стадии выращивания, но видовая принадлежность которых авторами не установлена, или, в лучшем случае, только отмечено их сходство с тем или иным родом. Например, описаны случаи разрушения лиганмента гигантской устрицы цитофагоподобными (Cytophaga-like) бактериями (Dungan, Elston, 1988; Dungan et al., 1989), или же образования между внутренней поверхностью раковины и мантией личинок *C. gigas* экстрапаллиальных абсцессов, заполненных бактериями в виде прямых палочек (Elston et al., 1999). В последнем из цитируемых случаев наблюдалась гибель поражённых устриц, причём самые высокие потери отмечались среди моллюсков с высотой раковины 1 – 2.4 мм.

Безусловно, перечисленными выше родами далеко не ограничивается перечень тех бактерий, которые могут оказать то или иное влияние на марикультуру гигантской устрицы. В частности, недавно от *C. gigas* был описан новый вид из семейства Flavobacteriaceae – *Tenacibaculum crassostreae* (Lee Y. S. et al., 2009), относящийся к роду бактерий, патогенных для морских организмов (Avendaño-Herrera et al., 2005).

Возможность развития у выращиваемых устриц, особенно на начальных этапах их культивирования бактериальных, равно как и вирусных, болезней, является одним из основных лимитирующих факторов развития этой отрасли хозяйства. Как правило, патогенны-

ми для моллюсков становятся оппортунистические бактерии в условиях, когда выращиваемые организмы подвержены стрессу, вызванному или плохим качеством среды, или высокой плотностью посадок и неадекватным кормлением, или же несоблюдением биотехнологии культивирования. Всё это ведёт к физиологическому и экологическому дисбалансу в организме выращиваемых моллюсков, вызывая среди них массовую смертность.

О значении условий содержания в профилактике бактериальных болезней устриц пишут многие исследователи. Более того, показано, что у здоровых, активно питающихся устриц микроорганизмы очень редко встречаются в слизи и никогда не прикрепляются к эпителию различных органов мантийной полости и пищеварительного тракта. В то же время они довольно обычны на наружной поверхности раковины здоровых устриц и на различных тканях внутренних органов погибших моллюсков. Основным механизмом, ограничивающим рост микроорганизмов внутри устриц, является движение ресничек эпителия и секреция слизи (Garland et al., 1982). Известно также, что выживаемость бактерий в организме устриц зависит главным образом от их восприимчивости к бактерицидной активности гемоцитов и гемолимфы хозяина.

При описании паразитических простейших, регистрируемых у *C. gigas*, мы придерживались того же подхода к выбору среди них видов, наиболее опасных для этого хозяина, особенно в условиях марихозяйств. Прежде всего, нас интересовали широко распространённые и патогенные для разных видов устриц представители родов *Perkinsus*, *Marteilia* и *Bonamia*, информация о которых обязательно поступает во Всемирную организацию здоровья животных (OIE) (см. сноску на стр. 40). Выяснилось, что в сравнении с другими промысловыми видами семейства настоящих устриц (например, *C. virginica*), гигантская устрица менее всех подвержена заражению этими протистами, хотя отрицать факт такой возможности никак нельзя. Подтверждает это недавняя информация о гибели *C. gigas* в Калифорнийском заливе на северо-западе Мексики в результате её поражения *Perkinsus marinus* (Enriquez-Espinoza et al., 2010); до этого случая данного паразита у гигантской устрицы ~~нигде не находили~~ проблемы возможной или реальной встречаемости у *C. gigas* этих простейших, мы остановились также на не-

которых других простейших из родов *Hexamita*, *Nematopsis*, *Haplosporidium*, *Mikrocytos*, *Trichodina*, *Stegotricha*, регистрируемых у данного хозяина в разных регионах, поскольку их представители иногда вызывают у *C. gigas* заболевания той или иной степени тяжести. В итоге наиболее опасным для гигантской устрицы среди всех протозой в настоящее время следует признать один вид из семейства мартейллиид – *Marteilioides chungmuensis*, поселяющийся в цитоплазме зрелых ооцитов моллюсков (Ngo et al., 2003). Больные особи постоянно продуцируют ооциты, даже осенью и зимой, когда здоровые устрицы репродуктивно неактивны (Tun et al., 2007, 2008a, 2008b). Эта пролонгированная нерестовая активность истощает моллюсков и приводит их к гибели. К настоящему времени ареал паразита ограничен водами Кореи и Японии.

Среди остальных видов паразитических простейших наибольшего внимания заслуживают два вида *Haplosporidium* – *H. costale* и *H. nelsoni*, высоко патогенные для атлантической устрицы (*C. virginica*) и в разные годы зарегистрированные у *C. gigas* в Японии, Китае, Корее, на Тайване, на тихоокеанском побережье США и Канады, а также на атлантическом побережье Франции. Поскольку для *C. gigas* характерны низкие показатели встречаемости обоих видов *Haplosporidium*, то исследователи предполагают, что она более устойчива, особенно в сравнении с атлантической устрицей, к заражению этими паразитами.

Иногда можно встретить информацию об обнаружении у *C. gigas* простейших, чья систематическая принадлежность точно не установлена, и, к тому же, не выявлено их негативного влияния на организм заражённых ими устриц. Например, у *C. gigas* как-то были найдены простейшие, похожие на грегариин (*Gregarina-like protozoa*), которые обычно локализовались в везикулярной соединительной ткани у молодых устриц и исключительно редко у взрослых особей (Elston et al., 1998). Однако споры паразита исследователям ни разу не встретились, поэтому их систематическое положение не было установлено, равно как и не описано влияние на организм заражённых моллюсков.

И всё же следует иметь в виду одно немаловажное обстоятельство, на что выше мы уже обращали внимание: в подавляющем большинстве районов гигантская устрица фактически является все-

ленцем, а потому вполне можно предположить, что аборигенные виды паразитов только начинают осваивать нового хозяина. Возможность освоения *C. gigas* в новых для неё регионах «местными» видами протозоа вызывает у специалистов определённые опасения, поскольку, учитывая масштабность выращивания гигантской устрицы, это может иметь катастрофические последствия для устричной индустрии. Во Франции в 1990-х годах даже проводились специальные исследования, направленные на поиск тех видов устриц, которые могли бы заменить *C. gigas* в случае появления у неё опасных патогенов. С этой целью в 1994 г. из США завезли 100 взрослых особей *Crassostrea rivularis* (Gould, 1861) [= *C. ariakensis* (Wakiya)], предварительно проверенных на наличие паразитов и патологий (Cochennec et al., 1998). Несмотря на то, что моллюсков поместили в строгий карантин, через 7 мес. среди них начали отмечать случаи гибели, вызванные, как выяснилось при обследовании погибших особей, простейшими рода *Bonamia*. Это был первый случай регистрации *Bonamia* у устриц рода *Crassostrea*. Кстати, данное обстоятельство послужило основанием для отклонения *C. rivularis* в качестве возможной замены гигантской устрицы в хозяйствах Франции.

Следующая группа паразитов, регистрируемых у *C. gigas*, – гельминты, куда мы включили турбеллярий, трематод, цестод и нематод. Что касается турбеллярий, то среди них наиболее опасными врагами моллюсков, в том числе устриц, называют представителей отряда Polycladida, а среди них *Pseudostylochus oestrophagus*, зачастую вызывающего серьёзные опустошения, как на естественных банках, так и на плантациях моллюсков. На стр. 54 – 56 приведены примеры, наглядно иллюстрирующие сказанное. Добавим ещё один: в своё время на тихоокеанском побережье Северной Америки данный хищник вызвал гибель от 6 до 42 % спата и молодых взрослых особей гигантской устрицы, импортируемой из Японии (Human, 1955).

Столь же опасными для *C. gigas* могут быть виды *Stylochus* – *S. ellipticus* (Girard, 1850) или же *S. frontinalis* Verill, 1892, которые питаются в основном устрицами. Первого из них даже называют устричной пиявкой – oyster leech.

Фауна трематод у *C. gigas* небогата. В основном сообщается о встречаемости у этого хозяина метацеркарий трематод из семейств Fellodistomidae, Gymnophallidae и Rencolidae или же церкарий се-

мейств Viscerhalidae и Leporeadiidae. Метацеркарии, как правило, не оказывают заметного негативного влияния на организм заселённого ими хозяина, но результатом развития в моллюсках партеногенетического поколения трематод может стать паразитарная кастрация и даже гибель зараженных особей. Информация по данному вопросу применительно к гигантской устрице очень скудна (Durfort et al., 1991).

В доступной нам литературе по цестодам, регистрируемым у *C. gigas*, мы нашли сообщения только о единичных находках у этого хозяина личинок, принадлежащих к роду *Tylocephalum*. Предполагается, что сильное заражение цестодами может ухудшить товарную кондицию моллюсков (Sindermann, 1990), хотя многие авторы считают, что опасность, которую представляют для устриц личинки *Tylocephalum*, носит только механический характер, вызванный проникновением гельминтов в ткани хозяина (Nascimento et al., 1986). В то же время следует иметь в виду, что помимо *Tylocephalum*, у морских моллюсков встречаются личинки цестод из других родов, в частности *Acathobothrium*, *Echeneibothrium*, *Parachristianella* и *Rhinebothrium*; некоторые из них в ряде случаев могут быть патогенными для хозяина. Известно, например, что метацестоды *Echeneibothrium* sp. вызывали патологию тканей и атрофию гонад у атлантического гребешка, *Argopecten gibbus* (Lamarck), в Северной Каролине (Singhas et al., 1993). Окончательными хозяевами всех перечисленных паразитов являются хрящевые рыбы.

Столь же немногочисленны сообщения о нематодах, отмечаемых у *C. gigas* (см. стр. 62). Более того, каких-либо данных о возможном патогенном влиянии этих гельминтов на организм гигантской устрицы нет. Однако отдельные виды морских моллюсков, имеющих промысловое значение, служат промежуточными хозяевами в жизненных циклах анизакидных нематод рода *Sulcascaris*, у гигантской устрицы пока не зарегистрированных (Barber et al., 1987; Berry, Cannon, 1981; Cannon, 1978; Jones, Creeper, 2006; Lester et al., 1980; Lichtenfels et al., 1978, 1980). К примеру, у гребешков и клэмов эти нематоды, находящиеся на 3-й и/или же 4-й стадии развития, локализуются обычно в мускуле-замыкателе, ноге и гонаде и хорошо видны в виде коричневатого-чёрного цвета капсул диаметром 3 – 7 мм (Lester et al., 1980; Perkins et al., 1975). Подобную окраску нематодам

придают споры гаплоспории *Urosporidium spisuli* Perkins, Zwerner et Dias, 1975, обычно паразитирующей в них. Кстати, именно наличие в съедобной части тела моллюсков посторонних включений, хорошо заметных невооружённым глазом, делает их мясо внешне малопривлекательным и не позволяет направлять его на экспорт (Lester et al., 1980). Окончательные хозяева *Sulcascaris* – морские черепахи. При термической обработке мяса моллюска при 100°C споры погибают в течение 5 – 30 мин. (Perkins et al., 1975).

Итак, судя по имеющейся информации, среди гельминтов, а также среди ракообразных (копепод, за исключением, пожалуй, *Mytilicola orientalis*¹, и декапод), которых в настоящее время находят у гигантской устрицы, практически нет видов, могущих оказать серьёзное негативное влияние на их здоровье и товарную кондицию, а, следовательно, и на рентабельность устричных хозяйств. К сожалению, этого нельзя сказать о следующей группе поселенцев *C. gigas* – перфораторах их раковины.

Известно, что раковины устриц служит субстратом для поселения многих видов обрастателей, – губок, мшанок, баянусов, моллюсков, асцидий, водорослей и полихет, не только в естественных условиях, но и в хозяйствах по их выращиванию, чему в немалой степени способствует неподвижный образ жизни этих моллюсков. Среди поселенцев по численности чаще всего доминирует несколько таксонов, и не последнее место среди них занимают полихеты. К примеру, в результате изучения фауны Polychaeta, ассоциированной с *C. gigas*, культивируемой в одном из хозяйств на Чёрном море, выяснилось, что в её биотопе живёт 26 видов полихет из 14 семейств (Лебедевская, Болтачёва, 2010).

Среди опасных для моллюсков многощетинковых червей наибольшую известность получили представители семейства Spionidae, а среди них виды *Polydora*, *Boccardia* и *Dipolydora*. Заметим, что аннотированный список спионид, зарегистрированных у *C. gigas*, включает более 20 видов (Ruellet, 2004), но мы остановились на описании только нескольких из них, обратив особое внимание на

¹ В последние годы появились публикации, авторы которых сообщают о патологических отклонениях в тканях и органах гигантской устрицы, вызываемых этой копеподой (Pennec, Le Pennec, 2003; Steele, Mulcahy, 2001).

полидору Вебстера (*Polydora websteri*), наиболее опасную, по мнению всех исследователей, для выращиваемых моллюсков (см. стр. 74 – 76, 110 – 121). Ареал *P. websteri*, в числе хозяев которой известны моллюски 25 родов, включает всё побережье Японии, Охотское и Восточно-Китайское моря, тихоокеанское побережье Северной Америки, Мексиканский залив, атлантическое побережье Южной Америки, Индийский океан, побережье юго-восточной и южной Австралии и Новой Зеландии. Недавно вид найден у *C. gigas* в Чёрном море (Лисицкая и др., 2010). Именно по причине негативного влияния *P. websteri* на товарное выращивание гигантской устрицы мы привели в монографии её подробное описание, позаимствовав его из статьи, в числе соавторов которой была М. В. Лебедевская, дополнив его новыми оригинальными иллюстрациями.

Практически все специалисты единодушны в оценке негативного влияния спионид, а также сверлильщиков из таких семейств, как Cirratulidae и Sabellidae, на качество выращиваемых моллюсков, в том числе устриц (Cárdenas, Cañete, 2004; Catherine et al., 1990; Chambon et al., 2007; Evans, 1969; Kuris, Culver, 1999; Moreno et al., 2006 и многие др.).

Помимо тех экономических потерь, которые могут понести устричные хозяйства в результате вызванного полихетамисверлильщиками ухудшения кондиционных характеристик выращиваемых моллюсков, эти черви, поселяясь на поверхности раковин устриц, могут выступать в качестве их конкурентов за жизненное пространство. Подобных видов известно множество. В их числе, например, спионидная полихета *Pseudopolydora diopatra* Hsieh, 1992, которая строит свои илистые трубки на раковине моллюсков, в том числе и на гигантской устрице (Radashevsky, Hsieh, 2000). И, наконец, некоторые полихеты, в частности спиониды и полиноиды, выступают в качестве естественных врагов *C. gigas*, поскольку, как выяснилось, их трохофоры активно поедают велигеров этого моллюска (Johnson, Brink, 1998).

Не менее серьезное значение в марикультуре устриц имеют и губки, среди которых особого внимания заслуживают представители семейства Clionidae, в частности виды *Pione* и *Cliona*. Эти губки, называемые сверлильщиками или перфораторами, просверливают галереи в раковинах моллюсков, в результате чего у поражённого

хозяина возникает ответная реакция, при которой происходит наращивание дополнительных слоёв раковины, что приводит к утолщению последней и увеличению её массы, при одновременном уменьшении массы мягких тканей. Предполагают также (Morton, Morton, 1983), что вызываемые губками повреждения раковин моллюсков, в частности устриц, более разрушительны, чем при заселении моллюсками-сверлильщиками из семейства фоладид или же полихетами-перфораторами. К тому же, в силу особенностей своего питания губки выступают в роли пищевого конкурента моллюска, а потому совершенно очевидно, что они не могут не влиять и на темпы роста заселяемых ими устриц.

Заселённые губками раковины часто имеют некондиционный вид, что может вызвать рекламации со стороны покупателей. И наконец, при транспортировке живых моллюсков, чьи раковины оказались поражены губками, последние, в отличие от их хозяев, быстро погибают и разлагаются, что в итоге может стать причиной выбраковки товара (см. стр. 79 – 82).

И ещё на одно немаловажное обстоятельство следует обратить внимание. Выше (стр. 131 – 134) мы уже показали более высокую обсеменённость микроорганизмами внутренних органов и мантийной жидкости особей гигантской устрицы, заселённых *Pione vastifica*, в сравнении с незаселёнными моллюсками. Иными словами, заселение *C. gigas* губками, а, скорее всего, также и полихетами, способствует их вторичному инфицированию различными микроорганизмами, среди которых могут оказаться и патогенные для них виды.

Следующая группа сверлильщиков раковины *C. gigas*, это – моллюски. Мы остановились только на двух представителях гастропод, наиболее часто упоминаемых в качестве врагов гигантской устрицы не только в естественных поселениях, но и в хозяйствах, – *Ocinebrina inornata* и *Crepidula fornicata*. Чаще всего в соответствующих публикациях речь идёт о японском устричном сверлильщике *O. inornata* (= *Ceratostoma inornatum*; = *Ocinebrella inornatus*). Это – мелкие (25 – 45 мм) хищники родом из северо-западной Пацифики; здесь этот вид встречается от берегов Сахалина и Курильских о-вов до Японии, и от северного Китая до Кореи и Тайваня. В 20-е годы прошлого столетия устричного сверлильщика случайно завезли на тихоокеанское побережье Северной Америки вместе с *C. gigas*

(Carlton, 1992). В настоящее время вид известен также на атлантическом и средиземноморском побережье Франции и у берегов Нидерландов. Предпочтительный объект питания *O. inornata* – гигантская устрица. В эксперименте при наличии других моллюсков хищник нападал, прежде всего, на гигантскую устрицу, съедая за неделю трёх моллюсков (White, 2007). Однако есть и другие данные: когда этому хищнику в качестве объекта питания предлагали *Ostrea lurida*, *Venerupis japonicus* и *Crassostrea gigas*, то он предпочитал первые два вида (Chew, 1960). Тем не менее, подсчитано, что, вызывая на банках гибель до 25 % устриц, оцинебрина увеличивает стоимость продукции на 20 % и уменьшает прибыль на 55 % (Elston, 1997).

Среди брюхоногих моллюсков – врагов *C. gigas* следует также отметить американского устричного сверлильщика *Urosalpinx cinereus* (Say, 1822), *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), *Stramonita haemastoma* (L., 1767) (= *Thais haemastoma*), *Thais (Thalessa) tumulosa* (Reeve, 1846)², *Reishia bronni* (Dunker, 1860) (= *Thais bronni*), *Tritonalia japonica* (Dunker, 1860), а также различные виды рода тритонов *Cumatium*.

О значении хищных гастропод – сверлильщиков раковины *C. gigas* в устричной индустрии наглядно свидетельствуют несколько следующих примеров. В 1975 г. на о. Тонга завезли партию спата гигантской устрицы из Тамани и Японии, однако нападение хищного сверлильщика *Cumatium* sp. (сем. Ranellidae) стало причиной высокой смертности среди устриц (Eldredge, 1994). В 1970-е годы один из представителей данного рода – волосатый тритон *Cumatium (Septa) pileare* (L., 1758), высота раковины которого может достигать 10 см, стал серьёзным препятствием на пути развития индустрии выращивания *C. gigas* в Израиле (Hughes-Games, 1977). Этого же агрессивного хищника с 1983 г. ассоциировали с гибелью устрицы *Crassostrea rhizophorae*, выращиваемой на Ямайке (Littlewood, 1989). Ещё один ранеллидный вид – *Cumatium (Linatella) cingulatum* (Lamarck, 1822), высота раковины которого может достигать 8 см, в 1980-е годы оказался причиной гибели от 4 до 13 % 3 – 4-месячных

² В Японии этот вид считают одним из наиболее опасных врагов устриц (*Fujiya M. Oyster farming in Japan // Helgol. Meeresuch.* – 1970. – **20**. – P. 464 – 479.)

устриц *Crassostrea madrasensis*, выращиваемых в одном из хозяйств Индии (Thangavelu, Muthiah, 1982). О том, сколь велик аппетит у этих хищников, можно судить по следующей информации. В лабораторных условиях две особи *C. cingulatum* размером 26 мм съели 20 устриц за 37 дн., двум тритонам размером 40.5 мм для поедания такого же количества устриц потребовалось 20 дн., а два моллюска, высота раковины которых достигала 61.8 см, уничтожили 20 устриц за 19 дн.³

Сверлильщики раковины устриц известны также и среди двустворчатых моллюсков, в частности, в сем. Pholadidae. Так, в раковине *C. gigas* в Гонконге поселяется *Aspidopholas oblecta* (G. B. Sowerby II, 1849) (Wong, 1982). Эти мелкие моллюски просверливают в раковинах взрослых устриц короткие бутылкообразные каналы. На поверхности раковины хорошо заметны округлые отверстия сифонов; иногда моллюски пронизывают всю толщу раковину и проходят через неё (Morton, Morton, 1983). Поскольку фолადиды, как и устрицы, являются моллюсками-фильтраторами, они фактически выступают в роли их трофических конкурентов.

Таким образом, недооценивать роль свободноживущих хищных гастропод, а также двустворок-сверлильщиков раковины (например, *Gastrochaena dubia*) в функционировании устричных хозяйств никак нельзя. Более того, прежде чем решать вопрос о размещении хозяйства на том или ином участке акватории, следует изучить фауну данного района и особенности биологии населяющих его видов.

В определённой степени это обусловлено также тем, что в последние десятилетия всё возрастают темпы расселения многих видов животных и растений в новые для них регионы. Среди подобных вселенцев могут оказаться опасные для местной фауны и флоры виды. Эту вероятность подкрепляет информация о наблюдающемся в последние десятилетия расширении ареала многих видов из числа потенциальных или действительных симбионтов и врагов *C. gigas* (Bailey-Brock, 2000; Blanchard, 1997; Brock, 1995; Eldredge, 1994;

³ Цит. по: Pearl oyster farming and pearl culture. Charter VII. Biofouling and predation. - FAO corporate document repository. - 1991. - 104 pp. Accessed through: <http://www.fao.org/docrep/field/003/AB726E/AB726E00.htm>.

McNeill et al., 2010; Wesche et al., 1997). К примеру, *Polydora uncinata* Sato-Okoshi, 1998, ранее известная только у берегов Японии, в настоящее время встречается у берегов Чили, куда попала вместе с завезённым для разведения морским ушком (*Haliotis* spp.) (Radashkevsky, Olivares, 2005). Кстати, в начале 2000-х годов новыми для фауны Чили оказалось 6 видов полихет-сверлильщиков, из числа которых у *C. gigas* обнаружены два – *Dipolydora giardi* (Mesnil, 1898) и *Polydora rickettsi* Woodwick, 1961 (см. сводную работу: Moreno et al., 2006). Причём все шесть видов полихет встречаются у моллюсков, имеющих экономическое значение, т.е. являющихся промысловыми объектами в этой стране. Ещё один вид спионид – *Polydora haswelli*, обитающий в водах Австралии, недавно найден в Новой Зеландии (Read, 2010). Упомянутый выше устричный сверлильщик *Urosalpinx cinereus*, чей нативный ареал ограничен водами восточного побережья США, в 2007 и 2008 гг. был обнаружен в водах Нидерландов (Faasse, Lighthart, 2007, 2009; Goud et al., 2008).

В ряде случаев гигантская устрица сама оказывается «виновницей» появления в новых районах тех или иных видов беспозвоночных, представляющих определённую угрозу для местной фауны. Именно с *C. gigas* были завезены на тихоокеанском побережье Северной Америки хищная поликлада *Pseudostylochus oestrophagus* и моллюск-сверлильщик *Ocinebrina inornata*, в воды Новой Зеландии – полихета *P. websteri*, а в Чили – полихета-сверлильщик *Dipolydora giardi*. Подобных примеров можно привести множество, и все они станут наглядной иллюстрацией того процесса расселения видов в Мировом океане, который происходит в наши дни.

Совершенно естественно, что в условиях растущего во многих странах мира производства морепродуктов профилактика заболеваний и предотвращение смертности среди культивируемых объектов, среди которых *C. gigas* занимает далеко не последнее место, должна стать неотъемлемой частью биотехнологического процесса. В противном случае из-за эпизоотий, вызванных в хозяйствах теми или иными видами бактерий, вирусов, простейших, гельминтов или ракообразных, или же в результате высокой смертности выращиваемых моллюсков, вызванной нападением того или иного хищника, усилия специалистов, занимающихся выращиванием моллюсков, могут не дать ожидаемого результата. Одним из составных элементов

превентивных мер, направленных на уменьшение возможного риска возникновения эпизоотий или гибели среди разводимых моллюсков, является мониторинг встречаемости тех или иных потенциальных патогенов и врагов у моллюсков не только искусственных поселений, но и в районе размещения хозяйства. Отправной точкой, которая лежит в основе организации подобного мониторинга, является имеющаяся база данных об особенностях биологии, жизненном цикле, экологии, а также географическом распространении различных видов микроорганизмов, паразитов, комменсалов и хищников. Именно такая информация может помочь выяснить объём, сроки, темпы и другие закономерности распространения таких видов на акватории хозяйства, что может послужить в дальнейшем основанием для разработки мер предупреждения заражения промысловых моллюсков, в том числе гигантской устрицы, и мер борьбы с ними. Для оценки возможного влияния на организм моллюска тех или иных видов симбионтов и, следовательно, возможных последствий освоения ими данного хозяина, в первую очередь, необходимо изучить отношения между ними и моллюском, что имеет немаловажное значение в практике ведения фермерских хозяйств. Однако без изучения взаимоотношений между устрицами и населяющими их симбионтами на тканевом, организменном и популяционном уровнях решить эти вопросы невозможно.

Заметим, что в своих публикациях и выступлениях на конференциях и симпозиумах мы постоянно подчёркиваем значимость контроля санитарно-микробиологической и паразитологической ситуации в марихозяйствах (Гаевская, Мачкевский, 1991, 1996; Лебедовская, 2008; Лебедовская, Андреева, 2007; Лебедовская, Шахматова, 2009; Мачкевский, Гаевская, 2000; Щелкунов, Гаевская и др., 1997; Gaevskaya, Machkevsky, 1996).

Все наши предыдущие рассуждения касались вопросов влияния паразитов, комменсалов и врагов *C. gigas* на этого моллюска в условиях выращивания и на эффективность функционирования морских хозяйств, а также организации мероприятий, направленных на предотвращение возможных негативных последствий появления в марихозяйствах тех или иных патогенов данного моллюска.

Однако нельзя не остановиться ещё на одной не менее серьёзной проблеме, которая может возникнуть перед устричной индуст-

рией. Речь идёт о встречаемости у этих моллюсков вирусов, бактерий, простейших, а также некоторых видов гельминтов из числа патогенных для человека. Сообщения о случаях заражения людей теми или иными патогенами при употреблении ими в пищу сырых или плохо обработанных устриц в последние годы регулярно появляются в печати. Заметим, что чаще всего и практически повсеместно через устриц к человеку попадают различные вирусы и бактерии, поэтому изучению их встречаемости во внешней среде и в моллюсках во всём мире уделяется самое пристальное внимание. При этом исследователей интересуют не только частота встречаемости этих патогенов в моллюсках и их выживаемость в них, но и методы обеззараживания морепродуктов, а, следовательно, и предупреждения инфицирования людей тем или иным патогенным видом.

Анализ подобных случаев и возможности заражения людей патогенами разных таксономических групп выполнен в главе 3 в соответствующих разделах по каждой группе отдельно, причём для этой цели нами были выбраны наиболее распространённые виды. По этой причине ниже мы ограничимся только несколькими дополнительными примерами, свидетельствующими о той роли, которую играет гигантская устрица в трансмиссии к человеку опасных для него патогенов, и о тех исследованиях, которые проводят в разных странах мира с целью предотвращения случаев заражения людей или, во всяком случае, снижения его риска.

О том, что поступающие в продажу устрицы могут быть инфицированы патогенными для человека бактериями, свидетельствуют и результаты следующего исследования. В южном Китае в течение года изучали встречаемость двух видов *Vibrio* – *V. vulnificus* и *V. parahaemolyticus* в устрицах, поступивших в розничную торговлю (Chen et al., 2010). Выяснилось, что их встречаемость в моллюсках варьировала по сезонам, но в среднем 54.9 % проб были контаминированы *V. vulnificus* и 89.3 % – *V. parahaemolyticus*. Следовательно, сделанный авторами вывод об опасности, которые представляют для здоровья людей такие устрицы при их употреблении в пищу в сыром виде, является вполне обоснованным.

Подобные исследования были выполнены также в Бразилии, где изучалась бактериальная обсеменённость *C. gigas*, выращиваемой и собираемой в прибрежной зоне, а также поступающей в продажу

(Pereira et al., 2006). Сальмонеллы, а также *Vibrio cholerae* и *V. parahaemolyticus* ни в одной из проб не были обнаружены, однако колиформные бактерии были выявлены и в выращиваемых, и в продаваемых устрицах, *Escherichia coli* – в 9 % проб из зон выращивания и в 35.5 % проб, поступивших в продажу, но стафилококки выделены только в одной пробе. По мнению авторов работы, результаты их исследования свидетельствуют о необходимости организации мониторинга качества сырых устриц и о создании специальной государственной программы по этому вопросу.

В экспериментальных условиях было доказано, что попавшие в *C. gigas* бактерии *Vibrio vulnificus* в очищенных от створки моллюсках при их хранении при 4°C выживают в течение 6 дн., равно как и в устрицах, хранящихся в неразделанном виде (Kaysner et al., 1989). Авторы делают вывод о вполне реальной возможности попадания этих вибрионов на других неинфицированных моллюсков, а также о той опасности, которую они представляют для здоровья человека даже при условии их хранения в холодильнике.

Заметим, что бактериальная обсеменённость моллюсков фактически отражает таковую водной среды, варьирует в зависимости от солёности, температуры, гидрологического режима акватории, микробиологической составляющей водной среды, способов сбора, обработки и хранения моллюсков и может насчитывать десятки видов (Okuzumi et al., 1979; Vasconcelos, Lee, 1972). К примеру, в микрофлоре живых особей *C. gigas* размерами 12 – 14 см, собранных в Жёлтом море, было выделено 85 штаммов из 13 родов (Cao et al., 2009b). Доминировали *Pseudomonas* spp. (22 %) и Vibrionaceae (20 %), численность бактерий остальных родов (*Shewanella*, *Alcaligenes*, Enterobacteriaceae, *Moraxella*, *Acinetobacter*, *Flavobacterium*, *Corynebacterium*, *Staphylococcus*, *Micrococcus*, *Bacillus*, лактобактерии) была незначительной. При хранении устриц при 5 и 10°C в них наблюдался быстрый рост аэробных бактерий, при этом доминирующим становился *Pseudomonas*, доля которого при хранении моллюсков при 0°C возросла до 66 %⁴.

⁴ В другой работе этих же авторов (Cao et al., 2009a) сообщается об увеличении доли *Pseudomonas* при хранении устриц при 5 ± 1°C до 73 %.

Одними из наиболее действенных способов обеззараживания устриц перед их поступлением в торговую сеть считают обработку моллюсков и воды, в которой они содержатся перед продажей, ультрафиолетом (Vasconcelos, Lee, 1972), а также хлорирование воды, отдельно или вместе с ультрафиолетовым облучением (Corgêa et al., 2007). Некоторые исследователи предлагают проводить обработку моллюсков высоким давлением (Cruz-Romero et al., 2008) или же использовать бактерицидные свойства хитозана, применение которого в дозе 5.0 г на литр воды продлевает срок хранения устриц при $5 \pm 1^\circ\text{C}$ с 8 – 9 дн. до 14 – 15 (Cao et al., 2009a).

Что касается патогенных для человека простейших, которыми он может заразиться через устриц, то здесь речь может идти фактически о двух родах – криптоспоридиях (*Cryptosporidium*) (см. стр. 92 – 93) и жiardии (*Giardia*). И те, и другие вызывают у человека гастроэнтерит, и теми, и другими человек заражается через контаминированную воду и инфицированные продукты животного и растительного происхождения (Butt et al., 2004; Sunnotel et al., 2007). Эти простейшие широко распространены в природе и могут быть обнаружены практически повсеместно. В Галиции, например, в рекреационных речных зонах инфекционные формы криптоспоридий и жiardий были обнаружены соответственно в 57.1 % (1 – 60 ооцист в 1 л) и 60.7 % проб (1 – 160 цист в 1 л) (Castro-Hermida et al., 2010). Известно, что ооцисты криптоспоридий даже после месячного пребывания в пищеварительном тракте гигантской устрицы остаются инвазионными для млекопитающих, в частности мышей (Schets et al., 2002).

Среди опасных для человека гельминтов, которыми он может заразиться через гигантскую устрицу, прежде всего, следует выделить гимнофаллидных трематод *Gymnophalloides seoi* (см. стр. 95 – 97) и гнатостоматидных нематод из рода *Echinocephalus* (см. стр. 98 – 99). И те, и другие используют устрицу как дополнительного хозяина в своём жизненном цикле, но окончательными хозяевами первых являются птицы, а вторых – хрящевые рыбы. Патогенность птичьих гимнофаллид для человека вполне объяснима, поскольку и птицы, и человек относятся к теплокровным животным. Однако причины патогенного влияния эхиноцефалюсов на организм человека, по нашему мнению, требуют дополнительных исследований. Конеч-

но, вполне вероятно предположение, что в его основе лежит механическое повреждение тканей, вызванное активной миграцией личинок нематод в пищеварительном тракте человека, которое, однако, дополняется некоторым токсическим эффектом.

В любом случае, встречаемость у *C. gigas* опасных для человека вирусов, бактерий и гельминтов свидетельствует о необходимости постоянного контроля микробиологической и паразитологической ситуации как в самом марихозяйстве, так и в районе его размещения. Безусловно, не меньшее значение в предотвращении заражения людей теми или иными патогенами имеет организация соответствующего контроля устричной продукции, поступающей в продажу, что является прерогативой санитарно-ветеринарных служб.

В заключение – несколько слов о паразитах, комменсалах и врагах *C. gigas* в Чёрном море. Совершенно очевидно, что успешная акклиматизация гигантской устрицы в новом для неё водоёме возможна только при условии её достаточной адаптации к новым условиям, в том числе и к комплексу паразитических и комменсальных организмов, которые могут ограничивать её численность и самым серьёзным образом повлиять на эффективность функционирования устричного хозяйства. Изложенный выше материал, и, прежде всего, наши собственные исследования убедительно свидетельствуют о том, что в настоящее время, за исключением двух видов опасных для устриц поселенцев – сверлильщиков её раковины спионидной полихеты *Polydora websteri* (рис. 55) и клионаидной губки *Pione vastifica*, других видов, могущих негативно повлиять на товарное выращивание *C. gigas* в Чёрном море пока не обнаружено. Тем не менее, к числу потенциальных врагов гигантской устрицы следует также отнести рапану (*Rapana venosa*), которая в своё время активно способствовала уничтожению поселений обыкновенной устрицы в Чёрном море (Гаевская, 2006б). Что касается регистрации у выращиваемой в Чёрном море *C. gigas* раковинной болезни, вызванной паразитическим грибом *Ostracoblabe implexa* (Пиркова, Деменко, 2008), то здесь следует иметь в виду, что её развитие у данного хозяина спровоцировали нетипичные для нормально функционирующего марихозяйства условия содержания этих моллюсков, о чём подробно написали сами авторы цитируемой публикации (см. стр. 147). И всё же данный прецедент не может не насторожить.



Рис. 55 Вскрытые блистеры на внутренней поверхности раковины гигантской устрицы, образовавшиеся в результате поселения в ней *Polydora websteri* (Севастополь, Чёрное море; оригинал)

Следовательно, быть абсолютно уверенным в том, что для успешного выращивания гигантской устрицы на Чёрном море нет

никаких препятствий, можно только при строгом соблюдении всех биотехнологических норм выращивания с обязательным включением санитарно-микробиологического и паразитологического контроля в биотехнологию культивирования этого моллюска.

Литература

- Авдеев Г. В. Паразитические копеподы (Cyclopoidea) от двустворчатых моллюсков из залива Посьета Японского моря // Биология моря. – 1977. – № 2. – С. 34 – 45.
- Алексеева Э. В., Раков В. А., Горбунов С. В. Каталог археологических памятников Сахалина с раковинными кучами и остатками фауны. – Южно-Сахалинск, 2004. – 47 с.
- Андреева Н. А. Микробиологические методы исследования морских животных и среды их обитания / под ред. В.Ф. Патыки. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. – 100 с.
- (Белофастова И. П.) Belofastova I. P. Nematopsis infection of *Mytilus galloprovincialis* and *Ostrea edulis* of the Crimea coast of the Black Sea // 12th International Malacological Congress: abstr. – Vigo, Spain, 1995. – P. 65.
- Белофастова И. П. Грегарины рода *Nematopsis* (Eugregarinida, Porosporidae) – паразиты черноморских моллюсков // Паразитология. – 1996. – **30**, 2. – С. 159 – 173.
- Белофастова И. П. *Nematopsis legeri* De Beachamp, 1910 (Eugregarinida, Porosporidae) – паразиты моллюсков Чёрного моря // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 3 – 6.
- Беляева О. И., Чечина О. Н. О роли прибрежной акватории заказника «Бухта Казачья» в сохранении видового разнообразия // Заповедники Крыма 2007: Сборн. научн. статей по материалам 4 междунар. научно-практич. Конф. «Заповедники Крыма-2007». – Симферополь, 2007. – С. 195 – 199.
- Виноградов К. А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Чёрного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1949. – Вып. 8. – С. 3 – 84.
- Владимиров Ю. А., Арчаков В. М. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. – М.: Наука, 1972. – 259 с.
- Вялова О. Ю. Первые результаты выращивания триплоидной тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в Чёрном море (южный берег Крыма) // Экология моря. – 2009. – Вып. 79. – С. 37 – 43.
- Гаевская А. В. Паразитологические аспекты интродукции чужеродных организмов в морские экосистемы // Морск. экол. журн. – 2004. – **3**, 1. – С. 18 – 22.
- 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). I. Моллюски (Mollusca). – Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006б. – 100 с.
- Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). IV. Вирусы (Viruses). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. – 96 с.
- Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). V. Членистоногие (Arthropoda). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008а. – 193 с.
- Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). VI. Полихеты (Polychaeta). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008б. – 137 с.
- Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). VII. Турбеллярии (Turbellaria). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009а. – 109 с.
- Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). VIII. Губки (Porifera). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009б. – 101 с.
- Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). IX. Бактерии (Bacteria). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. – 202 с.
- Гаевская А. В., Губанов В. В., Мачкевский В. К. и др. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии. – Киев: Наук. думка, 1990. – 132 с.
- Гаевская А. В., Мачкевский В. К. Паразитологические аспекты концепции марикультуры на Черном море // Гидробиол. журн. – 1991. – 27, 2. – С. 76 – 79
- Gaevskaya A. V., Machkevsky V. K. (Гаевская А. В., Мачкевский В. К.) The development of parasitological situation on artificial mussel reefs // Parasitologia. – 1996. – 38, 1 – 2. – P. 14. (EMOP VII Abstracts: A2-08).
- Гаевская А. В., Мачкевский В. К. Паразитологическая концепция марикультуры / Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России: Мат. совещания. – М.: Изд-во ВНИРО, 1996. – С. 66 – 71.
- Герасимов С. П. Особенности поражения дальневосточной мидии Грея различными перфораторами / Биология мидии Грея. – М., 1983. – С. 123 – 129.
- Гостюхина О. Л., Солдатов А. А., Головина И. В. Активность ферментов пероксидного комплекса тканей мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. в норме и в условиях естественного окислительного стресса // Морск. экол. журн. – 2005а. – 4, 1. – С. 23 – 31.

- Гостюхина О. Л., Солдатов А. А., Головина И. В., Столбов А. Я. Антиоксидантный ферментативный комплекс тканей различных цветовых морф черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Экология моря. – 2005б. – Вып. 68. – С. 42 – 47.
- Губанов В. В. Поражённость устриц раковинной болезнью на марихозиях и естественных банках в различных районах Чёрного моря // Мат. III Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь, октябрь 1988): тез. докл. – Киев, 1988. – Ч. 2. – С. 58 – 59.
- Губанов В. В. Влияние раковинной болезни на состояние естественных поселений устриц *Ostrea edulis* и их культивирование в Чёрном море: автореф. дисс. канд. биол. наук. – Севастополь, 1990. – 21 с.
- Губанов В. В., Ковальчук Н. А. Паразитарные инфекционные болезни черноморских мидий и устриц в марихозиях // IV Всесоюз. симпозиум, февраль 1986 г.: тез. докл. – М., 1986. – С. 39 – 41.
- Губанов В. В., Лисовская В. И. Влияние раковинной болезни на некоторые биохимические показатели тканей и раковин устриц *Ostrea edulis* // Паразитология и патология морских организмов: Всесоюзный симпозиум, 21 – 23 апреля 1987 г.: тез. докл. – Калининград, 1987. – С. 25 – 26.
- Державні санітарні правила і норми для підприємств і суден, що виробляють продукцію з риби та інших водних живих ресурсів. – Затверджені наказом Міністерства охорони здоров'я України від 06.05.2003 № 197, зареєстровані в Міністерстві юстиції України 04 лютого 2003 № 1425/7756. А. В.). Прогенетические метацеркарии рода *Proctoeces* у черноморских моллюсков // Мат. научн. конф. Всесоюз. общ-ва гельминтологов. – М., 1965. – Ч. 2. – С. 84 – 88.
- Долгих А. В. (Гаевская А. В.). О прогенезе у трематод рода *Proctoeces* Odhner, 1911 // Паразитология. – 1967. – 1, вып. 3. – С. 219 – 221.
- Зверева Л. В., Высоцкая М. А. Мицелиальные грибы – ассоцианты двустворчатых моллюсков из загрязнённых биотопов Уссурийского залива Японского моря // Биол. моря. – 2005. – 31, 6. – С. 443 – 446.
- Золотницкий А. П. Биологические основы культивирования промысловых двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*, *Mytiliformes*) в Чёрном море: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Киев, 2004. – 35 с.
- Золотницкий А. П., Орленко А. Н. Размножение тихоокеанской устрицы в Чёрном море // Рыбное хозяйство Украины. – 2003. – 3/4. – С. 23 – 26.
- Инструкция по санитарно-микробиологическому контролю производства пищевой продукции из рыбы и морских беспозвоночных. – Л., 1991. – 6 с.
- Калина Г. П., Чистович Г. Н. Санитарная микробиология. – М.: Медицина, 1969. – 384 с.

- Каминская Л. И. Тип губки – Porifera / Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. – Киев : Наук. думка, 1968. – С. 35 – 55.
- Каминская Л. И. Характеристика черноморской спонгиофауны // Биологические проблемы океанографии южных морей: мат. юбилейной научн. сессии учен. совета Ин-та биологии южных морей. – Киев: Наук. думка, 1969. – С. 72 – 76.
- Киселева М. И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. – Апатиты, 2004. – 409 с.
- Ковальчук Н. А. Фауна паразитов и комменсалов мидий и устриц, выращиваемых в восточной части Чёрного моря // Паразитология и патология и морских организмов: IV Всесоюз. Симп., 21 – 23 апреля 1987 г.: тез. докл. – Калининград, 1987. – С. 28 – 30.
- Ковальчук Н. А. Перфораторы раковин устриц, культивируемых в северо-восточной части Чёрного моря // V Всесоюзная конференция по промысловым беспозвоночным: тез. докл. – Минск, 1990. – С. 178 – 179.
- Ковальчук Н. А. Фауна перфораторов некоторых видов черноморских моллюсков // Паразитология и патология и морских организмов: V симпозиум, 26 – 28 октября 1992 г.: тез. докл. – Севастополь, 1992. – С. 24 – 26.
- Ковальчук Н. А., Холодковская Е. В., Губанов В. В. Распространение в Чёрном море грегарины *Nematopsis legeri*, возбудителя нематопсиоза мидий и устриц // V Всесоюзн. конф. по промысловым беспозвоночным, 9 – 13 октября 1990 г.: тез. докл. – Минск, Нарочь, 1990. – С. 180 – 181.
- Ковтун О. А., Золотарёв В. Н. Первая находка тихоокеанской гигантской устрицы, *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Ostreidae), в Одесском заливе (Чёрное море) // Вестн. зоол. – 2008. – 42, 3. – С. 262.
- Корш Л. Е., Артёмова Т. З. Ускоренные методы санитарно-бактериологического исследования воды. – М.: Медицина, 1978. – 272 с.
- Кракатица Т. Ф. Сокращение ареала и уменьшение численности устриц в Егорлыкском заливе // Моллюски. Основные результаты их изучения. – 6. – Л. : Наука, 1979. – С.112 – 114.
- Кракатица Т. Ф., Каминская Л. Д. Сверлящая деятельность губок – вредителей устричных банок Чёрного моря // Биология моря. – 1979. - № 6. – С. 15 – 19.
- Ладыгина Л. В. Микроводоросли как кормовые объекты личинок мидий и устриц: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 2007. – 24 с.
- Лебедовская М. В. Микробиологические аспекты культивирования личинок гигантской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) в марихозияствах (предварительное сообщение) // Экология моря. – 2008. – Вып. 75. – С. 77 – 81.

- Лебедовская М. В., Андреева. Н. А. Исследования микрофлоры устриц *Ostrea edulis* и *Crassostrea gigas* при совместном содержании в марихозяйстве в бухте Казачья // Экологічні проблеми Чорного моря: мат. междунар. науково-практичн. конф., 31.05 – 1.06.2007. – Одесса, 2007. – С. 198 – 201.
- Лебедовская М. В., Белофастова И. П. Паразиты и заболевания устриц *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) и *Ostrea edulis* (Linné, 1758) в Чёрном море // Сборн. научн. статей по материалам IV Съезда Паразитол. общ-ва при РАН, 20 – 25 октября 2008 г. – С.-Петербург, 2008. – С. 122 – 126.
- Лебедовская М. В., Болтачёва Н. А. Фауна Polychaeta, ассоциированная с устрицей *Crassostrea gigas*, культивируемой в Черном море // Биоразнообразие и устойчивое развитие: Тез. докл. Междунар. научно-практич. конф. – Симферополь, 2010. – С. 74 – 76.
- Лебедовская М. В., Шахматова О. А. Активность каталазы и рост личинок гигантской устрицы при их культивировании в различной по бактериальной загрязнённости среде // Заповедники Крыма 2009: Сборник научных статей по материалам 6 Международной научно-практической конференции «Заповедники Крыма-2009». (22 – 23 октября 2009 г, г. Симферополь). – Симферополь, 2009. – С. 303 – 306.
- Лисицкая Е. В. Меропланктон прибрежных вод Крыма (черноморский сектор): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 2005. – 23 с.
- Лисицкая Е. В., Болтачёва Н. А., Лебедовская М. В. Новый для фауны Украины вид – *Polydora websteri* (Hartman, 1943) (Polychaeta: Spionidae) из прибрежных вод Крыма (Чёрное море) // Морск. экол. журн. – 2010. – 9, 2. – С.
- Лосовская Г. В. Экология полихет Чёрного моря. – Киев : Наук. думка., 1977. – 90 с.
- Матвеева Т. А., Никитина Н. С., Черновская Е. Н. Причины и следствия неравномерности распределения червей *Fabricia sabella* Ehrh. и *Arenicola marina* L. на литорали // Докл. АН СССР. – 1955. – 105, № 2. – С. 370 – 373.
- Мачкевский В. К. Эпизоотическая ситуация в прибрежной зоне Севастополя в связи с задачами культивирования мидий и устриц // Экология моря. – 2001. – Вып. 56. – С. 51 – 55.
- Мачкевский В. К., Гаевская А. В. Опасные паразиты и болезни черноморской мидии // Рыбное хозяйство Украины. – 2000. - № 3 – 4. – С.
- Майн В. Л. К вопросу о перспективах развития устрицеводства в Чёрном море // Биология и культивирование моллюсков: Сб. научн. тр. – М.: ВНИРО, 1987. – С. 33 – 39.

- Монина О. Б. Интродукция тихоокеанской устрицы в Чёрном море // Рыбное хоз-во. – 1983. – № 11. – С. 189 – 190.
- Монина О. Б. Рост и кондиционные показатели тихоокеанской устрицы в Чёрном море // Биология и культивирование моллюсков: Сб. научн. тр. – М.: ВНИРО, 1987. – 39 – 49.
- Найденова Н. Н., Захалёва В. А. Микозы устриц Чёрного моря // Научно-технические проблемы марикультуры в стране: Всесоюзн. конф., 23 – 28 октября 1989 г.: тез. докл. – Владивосток, 1989. – С. 181 – 182.
- Найденова Н. Н., Захалёва В. А. Грибковые заболевания раковин черноморских моллюсков // Гидробиол. журн. – 1992. – **28**, № 5. – С. 78 – 81.
- Найденова Н. Н., Захалёва В. А., Солонченко А. И. «Нематопис» черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis* // III Всесоюзн. конф. по морской биологии, октябрь 1988 г.: тез. докл. – Киев, 1988. – Ч. II. – С. 75 – 76.
- Онищенко О. М. *Alteromonas*-подобные бактерии, выделенные из воды и беспозвоночных Чёрного моря, и их антагонистическая активность // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 37 – 40.
- Онищенко О. М. Таксономія та антибіотична активність *Alteromonas*-подібних бактерій Чорного моря: автореф. дис. ...канд. біол. наук. – К., 2003. – 20 с.
- Орленко А. Н. Гигантская устрица (*Crassostrea gigas* Thunberg) как объект акклиматизации и основные этапы её трансплантации в Чёрное море // Зоол. журн. – 1994. – **73**, Вып.1. – С. 51 – 54.
- Переладов М. В. Современное состояние популяции черноморской устрицы / М. В. Переладов // Прибрежные гидробиологические исследования: труды ВНИРО. – 2005. – **144**. – С. 254 – 274.
- Пиркова А. В. Поражённость черноморских устриц раковинной болезнью: меры профилактики и селекция на устойчивость к заболеванию // Вісн. Житомир. держ. унів-ту ім. І. Франка. – 2002. – 10. – С. 72 – 74.
- Пиркова А. В., Дёменко Д. П. Случаи раковинной болезни у гигантской устрицы *Crassostrea gigas* (Bivalvia), культивируемой в Черном море // Биология моря. – 2008. – **34**, 5. – С. 359 – 364.
- Пиркова А. В., Попов М. А. Динамика линейного и весового роста устриц *Crassostrea gigas*, культивируемых в бухте Карантинная // Рыбное хозяйство Украины. – Морские технологии: проблемы и решения: спец. выпуск по мат. научно-практ. конф. (Керчь, 2004 г.). – 2005. – С. 115 – 116.
- Пученкова С. Г. Санитарно-микробиологический контроль мидий и устриц в районах их выращивания: автореф. дисс. ...канд. биол. наук. – М., 1992. – 25 с.

- Радашевский В. И. Размножение и личиночное развитие полихеты *Polydora ciliata* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. – 1986. – № 6. – С. 36 – 43.
- Раков В. А. Биология и культивирование устриц // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей – М.: Агропромиздат, 1987. – С. 72 – 84.
- Раков В. А. Паразитические одостомии (Gastropoda, Pyramidellidae) промысловых и культивируемых моллюсков залива Петра Великого // V Всесоюзная конференция по промысловым беспозвоночным, 9 – 13 сентября 1990 г.: тез. докл. – Минск, Нарочь, 1990. – С. 184 – 185.
- Руднева И. И., Завьялов А. В., Скуратовская Е. Н. Роль молекулярных систем в защитных реакциях рыб, заражённых паразитами // Рыбное хозяйство Украины. – 2010. – Вып. 66. – С. 2 – 6.
- Руднева И. И., Солонченко А. И., Мельникова Е. Б. Влияние паразитарной инвазии на активность некоторых антиоксидантных ферментов печени и мышц хозяина черноморского калкана *Psetta maxima maeotica* // Паразитология. – 2004. – 38, 6. – С. 557 – 561.
- 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.
- Стрельцов В. Е., Гуревич В. И. К популяционной экологии полихеты *Fabricia sabella* (Ehrenberg) (Polychaeta, Sabellidae) на Восточном Мурмане // Океанология. – 1978. – 18, Вып. 6. – С. 1085 – 1091.
- Холодковская Е. В. Итоги изучения фауны симбионтов промысловых черноморских двустворчатых моллюсков // Экология моря. – 2003. – Вып. 63. – С. 66 – 72.
- Холодковская Е. В., Кудинский А. Ю. Патологическое воздействие ряда симбионтов на мидий в северо-западной части Чёрного моря // Паразитология и патология морских организмов: тез. докл. IV Всесоюз. симп. – Калининград, 1987. – С. 44 – 46.
- Хребтова Т. В., Моница О. Б. Культивирование черноморской и акклиматизация тихоокеанской устриц в Чёрном море // Биологические основы аквакультуры в морях европейской части СССР. – М.: Наука, 1985. – С. 180 – 188.
- Цимбалюк Е. М. Паразитологические исследования тихоокеанской устрицы в заливе Петра Великого // Паразитология и патология морских организмов: тез. докл. IV Всесоюз. симп., 21 – 23 апреля 1987 г. – Калининград, 1987. – С. 50 – 51.

- Щелкунов И. С., Гаевская А. В., Юхименко Л. Н. Болезни гидробионтов в марикультуре и их профилактика / Биологические основы марикультуры. – М., 1997. – С. 246 – 294.
- Яковлев Ю. М. Репродуктивный цикл гигантской устрицы в Японском море // Биология моря. – 1978. – № 3. – С. 85 – 87.
- Abollo E., Ramilo A., Casa S. M., Comesaña P. et al. First detection of the protozoan parasite *Bonamia exitiosa* (Haplosporidia) infecting flat oyster *Ostrea edulis* grown in European waters // Aquaculture. – 2008. – **274**. – P. 207–217.
- Aguirre-Macedo M. L., Kennedy C. R. Patterns in metazoan parasite communities of some oyster species // J. Helminthol. – 1999a. – **73**, 4. – P. 283 – 288.
- Aguirre-Macedo M. L., Kennedy C. R. Diversity of metazoan parasites of the introduced oyster species *Crassostrea gigas* in the Exe estuary // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1999b. – **79**, 1. – P. 57 – 63.
- Alderman D. J., Jones E. B. G. Physiological requirements of two marine phycomycetes, *Althornia crouchii* and *Ostracoblabe implexa* // Trans. Br. Mycol. Soc. – 1971a. – **57**. – P. 213 – 225.
- Alderman D. J., Jones E. B. G. Shell disease of oyster // Fish Investig., London. – 1971b. – Ser. II. – **26**, 8. – P. 1 – 19.
- Almeida M. J., Moura G., Machado J., Coimbra J. et al. Amico acid and metal contents of *Crassostrea gigas* shell infested by *Polydora* sp. in the prismatic layer insoluble matrix and blister membrane // Aquat. Living Resourc. – 2006. – **9**. – P. 179 – 186.
- Andrews J. D. A review of introductions of exotic oysters and biological planning for new importations // Mar. Fish. Review. – 1980. – **42**. – P. 1 – 11.
- Andrews R. H., Beveridge I., Adams M., Baverstock P. R. Identification of life cycle stages of the nematode *Echinocephalus overstreeti* by allozyme electrophoresis // J. Helminthol. – 1988. – **62**. – P. 153 – 157.
- Anger K., Anger V., Hagmeier E. Laboratory studies of larval growth of *Polydora ligni*, *Polydora ciliata*, and *Pygospio elegans* (Polychaeta: Spionidae) // Helgoländer wiss. Meeresunters. – 1986. – **40**, 4. – P. 377 – 395.
- Arakawa K. Notes on damage to cultured oysters in Hiroshima caused by predation of a species of turbellarian, *Stylochus ijimai* Yeri et Kabukari // Jap. J. Malacol. – 1970. – **29**, 2. – P. 65 – 71 (in Japanese, English abstract).
- Arakawa K. Y. Competitors and fouling organisms in the hanging culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg) // Mar. Freshw. Behav. Physiol. – 1990. – **17**, 2. – P. 67 – 94.
- Arzul J., Renault T., Lipart C. Experimental herpes-like virus infections in marine bivalves: demonstration of interspecies transmission // Dis. Aquat. Org. – 2001. – **46**, 1. – P. 1 – 6.

- Avendaño-Herrera R., Toranzo A. E., Romalde Y. L., Lemos M. L., Magariños B.* Iron uptake mechanisms in the fish pathogen *Tenacibaculum maritimum* // Appl. Environ. Microbiol. – 2005. – **71**, 11. – P. 6947 – 6953.
- Ayres P.* Introduced Pacific Oysters in Australia // The ecology of *Crassostrea gigas* in Australia, New Zealand, France and Washington State. / M. Leffler & J. Greer, eds. – The Oyster Ecology Workshop, October 28-30, 1991, Annapolis, Maryland. – Publ. No. UM-SG-TS-92-07. – 1992. – P. 3 – 8. Accessed through: <http://nsgl.gso.uri.edu/mdu/mduw91003.pdf>.
- Azanbégbé A., Garnier M., Andrieux-Loyer F., Kérouel R., Philippon X., Nicolas J. L.* Occurrence and seasonality of *Vibrio aestuarianus* in sediment and *Crassostrea gigas* haemolymph at two oyster farms in France // Dis. Aquat. Org. – 2010. – **91**, 3. – P. 213 – 221.
- Azevedo C., Villalba A.* Extracellular giant rickettsiae associated with bacteria in the gill of *Crassostrea gigas* (Mollusca, Bivalvia) // J. Invert. Pathol. – 1991. – **58**, 1. – P. 75 – 81.
- Bailey-Brock J. H.* A new record of the polychaete *Boccardia proboscidea* (Family Spionidae), imported to Hawaii with oysters // Pacific Sci. – 2000. – **54**, 1. – P. 27 – 30.
- Baird R. H., Bolster G. C., Cole H. A.* *Mytilicola intestinalis*, Steuer, in the European flat oyster (*Ostrea edulis*) // Nature. – 1951. – **168**, no. 4274. – P. 560.
- Baizer B. J.* Impacts of bivalve introductions on marine ecosystems: a review // Bull. Nat. Res. Inst. Aquacult. – 1997. – Suppl. 3. – P. 141 – 153.
- Barber B. J., Blake N. J., Moyer M. A., Rodrick G. E.* Larval *Sulcascaris sulcata* from calico scallops, *Argopecten gibbus*, along the southeast coast of the United States // J. Parasitol. – 1987. – **73**, 3. – P. 476 – 480.
- Barbosa-Solomieu V., Degremont L., Vazquez-Juarez R., Ascencio-Valle F., Boudry P., Renault T.* Ostreid Herpesvirus 1 (OsHV-1) detection among three successive generations of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) // Virus Research. – 2005. – **107**, 1. – P. 47 – 56.
- Barnes R. S. K., Coughlan J., Holmes N. J.* A preliminary survey of the macroscopic bottom fauna of the Solent, with particular reference to *Crepidula fornicata* and *Ostrea edulis* // Proc. Malacol. Soc. – 1973. – **40**. – P. 253 – 275.
- Batista F. M., Boudry P., Dos Santos A., Renault T., Ruano F.* Infestation of the cupped oysters *Crassostrea angulata*, *C. gigas* and their first generation hybrids by the copepod *Myicola ostrea*: differences in susceptibility and host response // Parasitology. – 2009. – **136**. – P. 537 – 543.
- Batista F. M., Leitão A., Huvet A., Lapègue S., Heurtebise S., Boudry P.* The taxonomic status and origin of the Portuguese oyster *Crassostrea angulata* (Lamarck, 1819) // The 1st Intern. Oyster Symp., 13 and 14 July 2005, Tokyo, Japan. – Available from: <http://archimer.ifremer.fr/doc/2005/acte-3433.pdf>.

- Baxter J. M.* The incidence of *Polydora ciliata* and *Cliona cellata* boring the shell of *Patella* in Orkney // *J. mar. biol. Ass. U. K.* – 1984. – **64**, 3. – P. 728 – 729.
- Berthe F. C. J., Le Roux F., Adlard R. D., Figueras A.* Marteiliosis in molluscs: A review // *Aquat. Living Resour.* – 2004. – **17**. – P. 433 – 448.
- Berry G. N., Cannon L. R. G.* The life history of *Sulcascaris sulcata* (Nematoda: Ascaridoidea), a parasite of marine molluscs and turtles // *Intern. J. Parasitol.* – 1981. – **11**, 1. – P. 43 – 54.
- Besse P.* Résultats de quelques observations sur une affection branchiale des huîtres (*Crassostrea angulata* Lmk.) // *Bull. Acad. Vet Fr.* – 1968. – **41**. – P. 87 – 91.
- Beuret Ch., Baumgartner A., Schlupe J.* Virus-contaminated oysters: a three-month monitoring of oysters imported to Switzerland // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2003. – **69**, 4. – P. 2292 – 2297.
- Blake J. A.* Reproduction and larval development of *Polydora* from New England (Polychaeta: Spionidae) // *Ophelia*. – 1969. – **7**. – P. 1 – 63.
- Blake J. A.* Family Spionidae Grube, 1850 / *Blake J. A., Hilbig B., Scott P. H.*, eds. Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Vol. 6. The Annelida. Part 3: Polychaeta: Orbiniidae to Cossuridae. – California, Santa Barbara Mus. Nat. Hist. – 1996. – P. 81 – 223.
- Blake J. A., Arnofsky P. L.* Reproduction and larval development of the spioniform Polychaeta with application to systematics and phylogeny // *Hydrobiologia*. – 1999. – **402**. – P. 57 – 106.
- Blake J. A., Evans J. W.* *Polydora* and related genera as borers in mollusc shells and other calcareous substrates // *Veliger*. – 1973. – **15**, 3. – P. 235 – 249.
- Blanchard M.* Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L., 1758) in Europe. Current state and consequences // *Scientia Marina*. – 1997. – **61** (suppl. 2). – P. 109 – 118.
- Bolinches J., Toranzo A. E., Silva A., Barja J. L.* Vibriosis as the main causative factor of heavy mortalities in the oyster culture industry in Northwestern Spain // *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.* – 1986. – **6**, 1. – P. 1 – 6.
- Bower S. M.* Synopsis of Infectious Diseases and Parasites of Commercially Exploited Shellfish: *Ancistrocoma*-like ciliates of oysters. – 1998 – Available from: <http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/science/species-especes/shellfish-coquillages/diseases-maladies/pages/ancistoy-eng.htm>.
- Bower S. M.* Synopsis of Infectious Diseases and Parasites of Commercially Exploited Shellfish: Nocardiosis of oysters. – 2006. – Available from: <http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/science/species-especes/shellfish-coquillages/diseases-maladies/pages/nocardoy-eng.htm>
- Bower S. M.* Synopsis of Infectious Diseases and Parasites of Commercially Exploited Shellfish: *Haplosporidium nelsoni* (MSX) of oysters. – 2007a. –

- Available from: <http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/science/species-especes/shellfish-coquillages/diseases-maladies/pages/hapneloy-eng.htm>.
- Bower S. M. Synopsis of Infectious Diseases and Parasites of Commercially Exploited Shellfish: *Mikrocytos mackini* (Denman Island Disease) of oysters. – 2007b. – Available from: http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/science/species-especes/shellfish-coquillages/diseases-maladies/pages/mikmacoy_e.htm.
- Brands S. L. (comp.) Systema Naturae 2000. Universal Taxonomic Services. – Amsterdam, The Netherlands, 1989 – 2009. [Online: <http://sn2000.taxonomy.nl/>].
- Bray R. A. On the fellodistomid genus *Proctoeces* Odhner, 1911 (Digenea), with brief comments on two other fellodistomid genera // J. nat. Hist. – 1983. – **17**. – P. 321 – 339.
- Brick R. W. Some aspects of raft culture of oysters in Hawaii // Hawaii Inst. Mar. Biol. Tech. Rep. – 1970. – No. 24. – 47 pp.
- Brock R. E. An analysis of benthic communities in the zone of mixing for the Waiu Electrical Generation Facility. – Environmental Assessment Co., 1995. – EAC Rept. No 95-10. – 1995. – Hawaiian Electric Co. Inc., Honolulu (цит. по: Coles et al., 1997).
- Buhle E. R., Margolis M., Ruesnik J. L. Bang for the buck: Cost-effective control of invasive species with different life histories // Resources for Future. – 2004. – Discussion Paper 04 – 06. – 20 pp.
- Buhle E. R., Ruesnik J. L. Context-dependent impacts of multiple invasive species and a threatened native species in a West coast estuary // 3rd Intern. Conf. on Bioinvasions (March 16 – 19, 2003): Abstract Book. – Scripps Inst. Oceanogr., La Jolla, California, 2003. – P. 14.
- Burge C. A., Griffin F. J., Friedman C. S. Mortality and herpes virus infections of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Tomales Bay, California, USA // Dis. Aquat. Org. – 2006. – **72**, 1. – P. 31 – 43.
- Burge C. A., Judah L. R., Conquest L. L., Griffin F. J., Cheney D. P. et al. Summer seed mortality of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* Thunberg grown in Tomales Bay, California, USA: The influence of oyster stock, planting time, pathogens, and environmental stressors // J. Shellfish Res. – 2007. – **26**, 1. – P. 163 – 172.
- Burreson E. M., Stokes N. A., Friedman C. S. Increased virulence in an introduced pathogen: *Haplosporidium nelsoni* (MSX) in the eastern oyster *Crassostrea virginica* // J. Aquat. Anim. Health. – 2000. – **12**. – P. 1 – 8.
- Butt A. A., Aldridge K. F., Sanders C. V. Infections related to the ingestion of seafood. Part II. Parasitic infections and food safety // Lancet Infect. Dis. – 2004. – **4**. – P. 294 – 300.

- Bytinski-Salz H. Un policlado (*Stylochus pilidium* Lang) dannoso ai parchi osticoli // *Thalassia*. – 1935. – **2**. – P. 1 – 24.
- Cáceres-Martínez J., Mácias-Montes de Oca P., Vásquez-Yeomans R. *Polydora* sp. infestation and health of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* cultured in Baja California, NW Mexico // *J. Shellfish Res.* – 1998a. – **17**, 1. – P. 259 – 264.
- Cáceres-Martínez J., Vásquez-Yeomans R., Padilla-Lardizábal G. Parasites of the pleasure oyster *Crassostrea corteziensis* cultured in Nayarit, Mexico // *J. Aquat. Animal Health*. – 2010. – **22**. – P. 141 – 151.
- Cáceres-Martínez J., Vásquez-Yeomans R., Padilla-Lardizábal G., del Rio Portilla M. A. *Perkinsus marinus* in pleasure oyster *Crassostrea corteziensis* from Nayarit, Pacific coast of Mexico // *J. Invertebr. Pathol.* – 2008. – **99**, 1. – P. 66 – 73.
- Cáceres-Martínez J., Vásquez-Yeomans R., Sluys R. The turbellarian *Urastoma cyprinae* from edible mussels *Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus californianus* in Baja California, NW Mexico // *J. Invertebr. Pathol.* – 1998b. – **72**. – P. 214 – 219.
- Cahn A. R. Oyster culture in Japan // *Fish. Leafl. Wash.* – 1950. – **283**. – P. 1 – 80.
- Cahour A. *Marteilia refringens* and *Crassostrea gigas* // *Mar. Fish. Rev.* – 1979. – **41**, 1-2. – P. 19 – 20.
- Cajaraville M. P., Angulo E. *Chlamydia*-like organisms in digestive and duct cells of mussels from the Basque coast // *J. Invertebr. Pathol.* – 1991. – **58**, 3. – P. 381 – 386.
- Calvo G. W., Luckenbach M. W., Allen S. K., Burreson E. M. A comparative field study of *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) in relation to salinity in Virginia // *J. Shellfish Res.* – 1999. – **18**. – P. 465 – 474.
- Cannon L. R. G. A larval adascaridoid nematode from Queensland scallops // *Intern. J. Parasitol.* – 1978. – **8**, 1. – P. 75 – 80.
- Cao R., Xue C.-H., Liu Q. Changes in microbial flora of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) during refrigerated storage and its shelf-life extension by chitosan // *Intern. J. Food Microbiol.* – 2009a. – **131**, 2-3. – P. 272 – 276.
- Cao R., Xue C.-H., Liu Q., Xue Y. Microbiological, chemical and sensory assessment of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) stored at different temperatures // *Czech J. Food Sci.* – 2009b. – **27**, 2. – P. 102 – 108.
- Cárdenas C., Cañete J. I. Poliquetos polidóridos perforadores y su impacto en el cultivo de moluscos marinos en Chile // *Austró Univ. (Chile)*. – 2004. – **15**. – P. 52 – 63.

- Carlton J. T.* Biogeographical ecology of the introduced marine and estuarine invertebrates of the Pacific coast of North America. – Univ. Calif., 1979. – (цит. по: Steele, Mulcahy, 2001).
- Carlton J. T.* Introduced marine and estuarine mollusks of North America: an end-of-the-20th-century perspective // *J. Shellfish Res.* – 1992. – **11**, 2. – P. 489 – 505.
- Carnegie R. B.*, Meyer G. R., Blackbourn J., Cochennec-Laureau N., Berthe F. C. J., Bower S. M. Molecular detection of the oyster parasite *Mikrocytos mackini* and a preliminary phylogenetic analysis // *Dis. Aquat. Org.* – 2003. – **54**, 3. – P. 219 – 227.
- Caspers H.* Über Vorkommen und Metamorphose von *Mytilicola intestinalis* Steuer (Copepoda paras.) in der südlichen Nordsee // *Zool. Anz.* – 1939. – **126**, no. 7/8. – P. 161 – 171.
- Castro-Hermida J. A.*, Garcia-Preledo I., González-Warleta M., Mezo M. *Cryptosporidium* and *Giardia* detection in water bodies of Galicia, Spain // *Water Res.* – 2010. – **44**, 20. – P. 5887 – 5896.
- Catherine M.*, Blateau D., Mazurié J., Le Bec C. Anomalies des coquilles d'huitres creuses *Crassostrea gigas* // *Equinoxe.* – 1990. – **31**. – P. 24 – 32.
- Cavallo R. A.*, Acquaviva M. I., Stabili L. Culturable heterotrophic bacteria in seawater and *Mytilus galloprovincialis* from a Mediterranean area (Northern Ionic Sea – Italy) // *Environ. Monit. Assess.* – 2009. – **149**, 1-4. – P. 465 – 475.
- Chagot D.*, Boulo V., Hervio D., Mialhe E., Bachere E. et al. Interactions between *Bonamia ostreae* (Protozoa: Ascetospora) and haemocytes of *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas* (Mollusca: Bivalvia): Entry mechanisms // *J. Invertebr. Pathol.* – 1992. – **59**, 3. – P. 241 – 249.
- Chai J. Y.*, Lee G. C., Park Y. K., Han E. T., Seo M., Kim J. et al. Persistent endemicity of *Gymnophalloides seoi* infection in a southwestern coastal village of Korea with special reference to its egg laying capacity in the human host // *Korean J. Parasitol.* – 2000. – **38**, 2. – P. 51 – 57.
- Chai S. Y.*, Choi M. H., Yu J. R., Lee S. H. *Gymnophalloides seoi*: a new human intestinal trematode // *Trends Parasitol.* – 2003. – **19**, 3. – P. 109 – 112.
- Chan S. S.*, Ho K. W. Bacterial contamination of the Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) cultured in Deep Bay, Hong Kong // *Environ. Technol.* – 1993. – **14**, 9. – P. 861 – 867.
- Chambon C.*, Legeay A., Durrieu G., Gonzalez P. et al. Influence of the parasitic worm *Polydora* sp. on the behaviour of the oyster *Crassostrea gigas*: a study of the respiratory impact and associated oxidative stress // *Mar. Biol.* – 2007. – **152**, 2. – P. 329 – 338.

- Chan S. S., Ho K. W. Bacterial contamination of the Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) cultured in Deep Bay, Hong Kong // Environm. Techn. – 1993. – **14**, 3. – P. 861 – 867.
- Chen R., Zheng W., Yu Q., Zhang Y. Effect of oil pollution on antioxidant enzyme of oyster (*Ostrea cucullata*) // Acta Sci Circumstantiae. – 2002 – 03 (Summary on: en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-HSXX200203022).
- Chen Y., Liu X. M., Yan J. W., Li X. G., Mei L. L., Mao Q. F., Ma Y. Foodborne pathogens in retail oysters in south China // Biomed. Environ. Sci. – 2010. – **23**, 1. – P. 32 – 36.
- Cheng Th. C. The coracidium of the cestode *Tylocephalum* and the migration and fate of this parasite in the American oyster, *Crassostrea virginica* // Trans. Amer. Micr. Soc. – 1966. – **85**. – P. 246 – 255.
- Cheng Th. C. *Echinocephalus crassostreai* sp. nov., a larval nematode from oyster *Crassostrea gigas* in the orient // J. Invert. Pathol. – 1975a. – **26**, 1. – P. 81 – 90.
- Cheng Th. C. A structural and histochemical study of the reaction complex in *Crassostrea gigas* (mollusca) to *Echinocephalus crassostreai* (nematoda) // J. Invert. Pathol. – 1975b. – **26**, 1. – P. 113 – 119.
- Cheslett D., McKiernan F., Hickey C., Collins E. Viral gametocytic hypertrophy of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Ireland // Dis. Aquat. Org. – 2009. – **83**, 3. – P. 181 – 185.
- Chew K. K. Study of food preference and rate of feeding of Japanese oyster drill, *Ocenebra japonica* (Dunker) // U. S. Fish Wildlife Serv., Spec. Sci. Rep. - Fisheries. – 1960. – No. 365. – 27 pp.
- Chew K. K. Ecological and biological considerations for the introduction Pacific oyster to the West coast of the United States // Maryland Sea Grant, Symposia & Workshops, oysters and the Chesapeake, Sept. 8 – 9, 2003.
- Chew K. K., Sparks A. K., Katkansky S. C. Preliminary results on the seasonal size distribution of *Mytilicola orientalis* and the effect of this parasite on the condition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1965. – **22**, 4. – P. 1099 – 1101.
- Choi D. L., Lee N. S., Choi H. J., Park M. A., McGladdery S. E., Park M. S. Viral gametocytic hypertrophy caused by a papova-like virus infection in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Korea // Dis. Aquat. Org. – 2004. – **59**, 3. – P. 205 – 209.
- Choi K.-S., Park K.-I. Review on the protozoan parasite *Perkinsus olseni* (Lester and Davis 1981) infection in Asian waters // Coastal Environmental and Ecosystem Issues of the East China Sea. – Eds., A. Ishimatsu, H.-J. Lie. - TERRAPUB and Nagasaki Univ., 2010. – P. 269 – 281.

- Chun S. K. Amoeba infection in oyster (*Crassostrea gigas*) // Bull. Korean Fish Soc. – 1979. – **12**. – P. 281 – 285.
- Cliver D. O. Virus transmission via food // Food Technol. – 1997. – **51**, 4. – P. 71 – 78.
- Coehennec N., Renault T., Boudry P., Chollet B., Gérard A. *Bonamia*-like parasite found in the Suminoe oyster *Crassostrea rivularis* reared in France // Dis. aquat. Org. – 1998. – **34**. – P. 193 – 197.
- Coehennec-Laureau N., Reece K. S., Berthe F. C. J., Hine P. M. *Microcytos roughleyi* taxonomic affiliation leads to the genus *Bonamia* (Haplosporidia) // Dis. Aquat. Org. – 2003. – **54**, 3. – P. 209 – 217.
- Coelho C., Heinert A. P., Simões C. M. O., Barardi C. R. M. Hepatitis A virus detection in oysters (*Crassostrea gigas*) in Santa Catarina State, Brazil, by reverse transcription-polymerase chain reaction // J. Food Protect. – 2003. – **66**, 3. – P. 507 – 511.
- Cole H. A., Savage R. E. The effect of the parasitic copepod *Mytilicola intestinalis* (Steuer) upon the condition of mussels // Parasitology. – 1951. – **41**. – P. 156 – 161.
- Coles S. L., Defelice R. C., Eldredge L. G., Carlton J. T. et al. Biodiversity of marine communities in Pearl Harbor, Oahu, Hawaii with observations on introduced exotic species // B. P. Bishop Museum. – 1997. – Tech. Rept. No 1000.
- Comps M. Infections rickettsienne chez les mollusques bivalves des côtes francaises // Rapp. Proc. Verb. Reun. Cons. Intern. Explor. Mer. – 1983. – **182**. – P. 134 – 136.
- Comps M. Epizootic disease of oysters associated with viral infections // Amer. Fish. Soc. Spec. Publ. – 1988. – **18**. – P. 23 – 37.
- Comps M., Bonami J. R. Viral infection associated with mortality in the oyster *Crassostrea gigas* Thunberg // C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. Ser. D. – 1977. – **285**, 11. – P. 1139 – 1140.
- Comps M., Bonami J. R., Vago C. Pathology des invertébrés-mise en evidence d'une infection rickettsienne chez les huitres // C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. Ser. D. – 1977. – **285**. – P. 427 – 429.
- Comps M., Gras P., Grizel H., Tige G. Maladies et mortalites // Biologie de l'huitre et de la moule. – 1976. – **40**, 2. – P. 286 – 313.
- Comps M., Park M. S., Desportes I. Etude ultrastrucurale de *Marteilioides chungmuensis* n. g., n. sp. parasite des ovocytes de l'huitre *Crassostrea gigas* Th. // Protistologica. – 1986. – **22**, 3. – P. 279 – 285.
- Comps M., Pichot Y. Fine structure of a haplosporidian parasitizing *Crassostrea gigas*: taxonomic implications // Dis. aquat. Org. – 1991. – **11**. – P. 73 – 77.

- Comps M., Tigé G., Duthoit J. L., Grizel H.* Microorganisms de type rickettsien chez les huîtres *Crassostrea gigas* et *Ostrea edulis* // *Haliotis*. – 1979. – **8**. – P. 317 – 321.
- Cook A., Lowther J., Price-Hayward M., Lee R.* Spatial and temporal pattern of norovirus contamination in a Pacific oyster fishery // *ICMSS 2009: 7th Intern. Conf. on Molluscan Shellfish Safety* (Nantes, France, June 14 – 19, 2009): Abstracts. – 2009. – P. 50.
- Corrêa A. A., Albarnaz J. D., Moresco V., Poli C. R. Et al.* Depuration dynamics of oysters (*Crassostrea gigas*) artificially contaminated by *Salmonella enterica* serovar Typhimurium // *Mar. Environ. Res.* – 2007. – **63**, 5. – P. 479 – 489.
- Couch J. A.* Prospective study of infectious and noninfectious diseases in oysters and fishes in three Gulf of Mexico estuaries // *Dis. Aquat. Org.* – 1985. – **1**. – P. 59 – 82.
- Cruz-Romero M., Kerry J. P., Kelly A. L.* Changes in the microbiological and physicochemical quality of high-pressure-treated oysters (*Crassostrea gigas*) during chilled storage // *Food Control*. – 2008. – **19**, 12. – P. 1139 – 1147.
- Culloty S. C., Novoa B., Pernas M., Longshaw M. et al.* Susceptibility of a number of bivalve species to the protozoan parasite *Bonamia ostreae* and their ability to act as vectors for this parasite // *Dis. aquat. Org.* – 1999. – **37**, no. 1. – P. 73 – 80.
- Cutrin J. M., Oliveira J. G., Barja J. L., Dopazo C. P.* Diversity of infectious pancreatic necrosis virus strains isolated from fish, shellfish, and other reservoirs in Northwestern Spain // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2000. – **66**, 2. – P. 839 – 843.
- Danglade E.* The flatworm as an enemy of Florida oysters // *Rep. U. S. Commer. Fish.* 1918 (Appendix). – 1919. – **5**. – P. 1 – 8 (цит. по: Littlewood, Marsbe, 1990).
- Dare P. J.* The susceptibility of seed oysters of *Ostrea edulis* L. and *Crassostrea gigas* Thunberg to natural infestation by the copepod *Mytilicola intestinalis* Steuer // *Aquaculture*. – 1982. – **26**, 3-4. – P. 201 – 211.
- Davison A. J., Trus B. L., Cheng N., Steven A. C., Watson M. S. et al.* A novel class of herpesvirus with bivalve hosts // *J. Gen. Virol.* – 2005. – **86**, 1. – P. 41 – 53.
- Dean B.* Bull. U. S. Fish. Comm., 10 for 1890. – 1892. – P. 351 (цит. по: Stauber, 1945).
- Dean B.* Report on European methods of oyster culture // *Bull. U. S. Fish Comm.* – 1893. – **11**. – P. 357 – 406.
- Deardorff L., Brooks D. R., Thorson T. B.* A new species of *Echinocephalus* (Nematoda: Gnathostomidae) from neotropical stingrays with comments on *E. diazi* // *J. Parasitol.* – 1981. – **67**, 3. – P. 433 – 439.

- De Montaudouin X., Sauriau P. G.* The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity // *J. Mar. biol. Ass. U. K.* – 1999. – **79**. – P. 1069 – 1077.
- Deng H., He Ch., Zhou Z., Liu Ch., Tan K et al.* Isolation and pathogenicity of pathogens from skin ulceration disease and viscera ejection syndrome of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* // *Aquaculture*. – 2009. – **287**. – P. 18 – 27.
- Diederich S.* Different recruitment of introduced Pacific oysters and native mussels at the North Sea coast: coexistence possible? // *J. Sea Res.* – 2005. – **53**. – P. 269 – 281.
- Diederich S., Nehls G., Van Beusekom J. E. E., Reise K.* Introduced Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? // *Helgoland Mar. Res.* – 2005. – **59**. – P. 97 – 106.
- Diggles B. K., Hine P. M., Carson J.* The Cook Islands experience: pearl oyster health investigations // *Bondad-Reantaso M. G., McGladdery M. G., Berthe F. C. J.* Pearl oyster health management: a manuel. – Rome, FAO, 2007. – FAO Fish. Techn. Paper. No. 503. – P. 71 – 85.
- DiGirolamo R., Liston J., Matches J. R.* Survival of virus in chilled, frozen and processed oysters // *Appl. Microbiol.* – 1970. – **20**, 1. – P. 58 – 63.
- Dinamani P.* Potential disease-causing organisms associated with mantle cavity of Pacific oyster *Crassostrea gigas* in northern New Zealand // *Dis. aquat. Org.* – 1986. – **2**. – P. 55 – 63.
- Dinamani P. M.* Introduced Pacific Oysters in New Zealand / *M. Leffler & J. Greer*, eds. – The Oyster Ecology Workshop, October 28-30, 1991, Annapolis, Maryland. – Publ. No. UM-SG-TS-92-07. – 1992. – P. 9 – 11. Accessed through: <http://nsgl.gso.uri.edu/mdu/mduw91003.pdf>.
- Dinamani P., Gordon D. B.* On the habits and nature of association of the copepod *Pseudomyicola spinosus* with the rock oyster *Crassostrea glomerata* in New Zealand // *J. Invert. Path.* – 1974. – **24**, 3. – P. 305 – 310.
- Dorsett D. A.* The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.). Tube-building and burrowing // *J. mar. biol. Ass. U. K.* – 1961. – **41**, 3. – P. 577 – 590.
- Dougherty W. J., Cheng Th. C., Burrell V. G., Jr.* Occurrence of the pathogen *Haplosporidium nelsoni* in oysters *Crassostrea virginica*, in South Carolina, U.S.A. // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* – 1993. – **112**, 1. – P. 75 – 77.
- Dridi S., Romdhane M. S., Leitao A., El Safsi M.* Evidence for *Crassostrea gigas* reproduction in the Bizert Lagoon of Tunisia // *J. Biol. Res.* – 2006. – **5**. – P. 35 – 45.
- Drinkwaard A. C.* History of cupped oyster in European coastal waters // *Aquaculture Europe*. – 1999. – **24**. – P. 7 – 11.

- Dubois E., Merle G., Roquire C., Trompette A., Le Guyader F. et al. Diversity of enterovirus sequences detected in oysters by RT-nested PCR // Intern. J. Food Microbiol. – 2004. – **92**, 1. – P. 35 – 43.
- Dungan C. F., Elston R. A. Histopathological and ultrastructural characteristics of bacterial destruction of hinge ligaments in cultured juvenile Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Aquaculture. – 1988. – **72**. – P. 1 – 14.
- Dungan C. F., Elston R. A., Schiewe M. Evidence for colonization and destruction of hinge ligaments of cultured juvenile Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) by cytophaga-like bacteria // Appl. Environ. Microbiol. – 1989. – **55**. – P. 1128 – 1135.
- Durfort M., Ferrer J., Sagristà E., Poquet M., Bozzo M. G., Valero J. G., Ribes E. Alteraciones tisulares en la ostra portuguesa (*Crassostrea gigas*) debidas a la presencia de esporocistos de *Bucephalus haimeanus* (Tremátodo, Digénido) // Histol. Médica. – 1991. – **7**. – P. 61 – 63.
- Egami N. Studies on sexuality in the Japanese oyster, *Ostrea gigas*. VII. Effects of gill removal on growth and sexuality // Annot. Zool. Japon. – 1953. – **26**. – P. 145 – 150.
- Eldredge L. G. Introduction of commercially significant aquatic organisms to the Pacific Islands // Perspectives in aquatic exotic species management in the Pacific Islands: SPREP Report and Studies. Ser. No.78. – SPC, Noumea, New Caledonia, 1994. – 129 pp.
- Ellenby C. A copepod parasite of mussel new to the British fauna // Nature, Lond. – 1947. – **159**. – P. 645 – 646.
- Elsner N. O., Jacobsen S., Thiltges D. W., Reise K. Alien parasitic copepods in mussels and oysters of the Wadden Sea // Helgol. Mar. Res. – Publ. online: 18 September 2010. – resources.metapress.com/pdf-preview.ax?code=.
- Elston R. Virus-like particles associated with lesions in larval Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) // J. Invertebr. Pathol. – 1979. – **33**, 1. – P. 71 – 74.
- Elston R. A. Status and future of molluscan pathology in North America // Advances in tropical aquaculture. – Actes de Colloque (Tahiti, Feb. 20 – March 4, 1989. – Aquacop. IFREMER, 1989. – **9**. – P. 189 – 198.
- Elston R. A. Infectious diseases of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Ann. Rev. Fish Dis. – 1993. – **3**. – P. 259 – 276.
- Elston R. Pathway and management of marine non-indigenous species in the shared waters of British Columbia and Washington // Puget Sound/Georgia Basin Environmental Report. Ser. No. 5. – Puget Sound Water Quality Action Team, Olympia, WA, 1997. (Цит. по: Global Invasive Species Database: <http://www.invasivespecies.net/database/species...>).

- Elston R. A., Farley C. A., Kent M. L. Occurrence and significance of bonamiasis in European flat oysters *Ostrea edulis* in North America // Dis. Aquat. Org. – 1986. – **2**. – P. 49 – 54.
- Elston R. A., Frelie P., Cheney D. Systematic Gregarina-like protozoa in juvenile Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) // J. Shellfish Res. – 1998. – **17**, 4. – P. 1177 – 1181.
- Elston R. A., Frelie P., Cheney D. Extrapallial abscesses associated with chronic bacterial infections in the intensively cultured juvenile Pacific oyster *Crassostrea gigas* // Dis. Aquat. Org. – 1999. – **37**, 2. – P. 115 – 120.
- Elston R. A., Hasegawa H., Humphrey K. L., Polyak I. K., Häse C.C. Re-emergence of *Vibrio tobiashii* in bivalve shellfish aquaculture: severity, environmental drivers, geographic extent and management // Dis. Aquat. Org. – 2008. – **82**, 2. – P. 119 – 134.
- Elston R. A., Wilkins M. T. Pathology, management and diagnosis of oyster velar virus disease (OVVD) // Aquaculture. – 1985. – **48**. – P. 189 – 210.
- Engelsma M. Y., Roozenburg I., Joly J. P. First isolation of *Nocardia crassostreae* from Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Europe // Dis. Aquat. Org. – 2008. – **80**, 3. – P. 229 – 234.
- Enriquez-Espinoza T. L., Grijalva-Chon J. M., Castro-Longoria R., Ramos-Paredes J. *Perkinsus marinus* in *Crassostrea gigas* in the Gulf of California // Dis. Aquat. Org. – 2010. – **89**, 3. – P. 269 – 273.
- Espinosa J. *Stylochus megalops* (Platyhelminthes: Turbellaria), nuevo depredador del ostion en Cuba // Poeyana. – 1981. – 228. – P. 1 – 5.
- Estes R. M., Friedman C. S., Elston R. A., Herwig R. P. Pathogenicity testing of shellfish hatchery bacterial isolates on Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae // Dis. Aquat. Org. – 2004. – **58**, 2-3. – P. 223 – 230.
- Evans J. W. Borers in the shell of the sea scallop, *Placopecten magellanicus* // Amer. Zool. – 1969. – **9**. – P. 775 – 782.
- Faasse M., Ligthart M. The American oyster drill, *Urosalpinx cinerea* (Say, 1822), introduced to The Netherlands – increased risks after ban on TBT? // Aquat. Invasions. – 2007. – **2**, 4. – P. 402 – 406.
- Faasse M., Ligthart M. American (*Urosalpinx cinerea*) and Japanese drill (*Ocenebrellus inornatus*) (Gastropoda: Muricidae) flourish near shellfish culture plots in The Netherlands // Aquat. Invasions. – 2009. – **4**, 2. – P. 321 – 326.
- FARC – Food and Agricultural Research Council. Report of the technical committee on fisheries research. – Rapport technique, Food and Agricultural Research Council. – Mauritius. Port-Louis, 2002. – 14 p.

- Fario N.*, Saulnier D., Thompson F. L., Gay M., Swings J., Le Roux F. *Vibrio crassostreae* sp. nov., isolated from the haemolymph of oysters (*Crassostrea gigas*) // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2004. – **54**. – P. 2137 – 2140.
- Farley C. A.*, Wolf P. H., Elston R. A. A long-term study of ‘microcell’ disease in oysters with a description of new genus *Mikrocytos* (g. n.), and two new species, *Mikrocytos mackini* (sp. n.) and *Mikrocytos roughleyi* (sp. n.) // Fish. Bull. – 1988. – **86**, 3. – P. 581 – 593.
- Farto R.*, Montes M., Perez M. J., Nieto T. P., Larsen J. L., Pedersen K. Characterization by numerical taxonomy and ribotyping of *Vibrio splendidus* biovar I and *Vibrio scophthalmi* strains associated with turbot cultures // J. Appl. Microbiol. – 1999. – **86**. – P. 796 – 804.
- Finn M. B.*, Lowery C. J., Moore J. E., Millar C. B., Dooley J. S. G. Geographical and temporal surveillance of *Cryptosporidium parvum* in shellfish, farmed in Northern Ireland, using molecular detection methods. Available through <http://www.Teagasc.ie/publications/2003/conferences/cryptosporidiumparvum/poster21.asp>.
- Fisher S. W.* Structure and functions of oyster hemocytes // Brehélin M. (Ed.) Immunity in invertebrates. – Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 1986. – P. 25 – 35.
- Ford S. E.*, Ashton-Alcox K. A., Kanaley Sh. A. In vitro interactions between bivalve hemocytes and the oyster pathogen *Haplosporidium nelsoni* (MSX) // J. Parasitol. – 1993. – **79**, 2. – P. 255 – 265.
- Friedman C. S.* Haplosporidian infection of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), in California and Japan // J. Shellfish Res. – 1996. – **15**, 3. – P. 597 – 600.
- Friedman C. S.*, Beaman B. L., Chun J., Goodfellow M., Gee A., Hedrick R. P. *Nocardia crassostreae* sp. nov., the caused agent of nocardiosis in Pacific oysters // Intern. J. Syst. Bacteriol. – 1998. – **48**, 1. – P. 237 – 246.
- Friedman C. S.*, Beaman B. L., Hedrick R. P., Beattie J. H., Elston R. A. Nocardiosis of adult Pacific oysters, *Crassostrea gigas* // J. Shellfish Res. – 1988. – **7**, 1. – P. 216.
- Friedman C. S.*, Beattie J. H., Elston R. A., Hedrick R. P. Investigation of the relationship between the presence of a Gram-positive bacterial infection and summer mortality of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg // Aquaculture. – 1991a. – **94**. – P. 1 – 15.
- Friedman C. S.*, Cloney D. F., Manzer D., Hedrick R. P. Haplosporidiosis of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // J. Invert. Pathol. – 1991b. – **58**, 3. – P. 367 – 372.
- Friedman C. S.*, Estes R. M., Stokes N. A., Burge C. A., Hargove J. S. et al. Herpes virus in juvenile Pacific oysters *Crassostrea gigas* from Tomales Bay,

- California, coincides with summer mortality episodes // *Dis. Aquat. Org.* – 2005. – **63**, 1. – P. 33 – 41.
- Friedman C. S., Hedrick R. P. Pacific oyster nocardiosis: isolation of bacterium and induction of laboratory infections // *J. Invert. Pathol.* – 1991. – **57**. – P. 109 – 120.
- Fujino T., Okuno Y., Nakada D., Aoyama A., Fukai K. et al. On the bacteriological examination of shirazu food poisoning (In Japanese) // *Jap. J. Ass. Infect. Dis.* – 1951. – **25**. – P. 11 (цит.: Euzéby J. P. List of Prokaryotic names with standing in nomenclature – genus *Vibrio*. Available from: <http://www.bacterio.cict.fr>).
- Fujita T., Dollfus R.-Ph. Etudes sur les parasites de l'huitre comestible de Japan *Ostrea gigas* Thunberg // *Ann. Parasitol. hum. comp.* – 1925. – **3**, 1. – P. 37 – 59.
- Gagnon S. Etude qualitative et quantitative de l'infestation des huîtres creuses, *Crassostrea gigas*, par le ver *Polydora* (Annélides polychètes) // *Mém. DESS Univ. Cath. Ouest.* – 1999. – 45 p.
- Galleni L., Tongiorgi P., Ferrero E., Salghetti U. *Stylochus mediterraneus* (Turbellaria: Polycladida), predator on the mussel *Mytilus galloprovincialis* // *Mar. Biol.* – 1980. – **55**, 4. – P. 317 – 326.
- Gallo-García M. C., García-Ulloa M. *Boccardia* sp. (Polychaete: Spionidae) presence in *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1873) oyster reared in the mid coast of the Mexican Pacific // *Avanc. Invest. Agropec.* – 2005. – **9**, 3. – P. 45 – 48.
- Gallo-García M. C., García-Ulloa M., Godínez-Siordia D. E. Evaluación de dos tratamientos en la intensidad de gusanos poliquetos asociados a las valvas del oastión *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1873) // *Cienc. Mar.* – 2004. – **30**, 3. – P. 455 – 464.
- Gallo-García M. C., García-Ulloa M., Rejón-Aviña A., Godínez-Siordia D. E., Díaz A. H. Infestación de espionidos perforadores en el oastión é *Crassostrea gigas* cultivado en la laguna de Barra de Navidad, Jalisco, México // *Avanc. Invest. Agropec.* – 2007. – **11**, 3. – P. 63 – 73.
- Garcia C., Robert M., Arzul I., Chollet B. et al. Viral gametocytic hypertrophy of *Crassostrea gigas* in France: from occasional records to disease emergence? // *Dis. Aquat. Org.* – 2006. – **70**, 3. – P. 193 – 199.
- Garland C. D. The hatchery basis of the Australian mariculture industry // *Proc. 1st Austr. Shellfish Conf.* – Eds L. H. Evans, D. O'Sullivan. – Perth, 1988. – P. 318 – 325.
- Garland C. D., Nash G. V., McMeekin T. A. Absence of surface-associated microorganisms in adult oysters (*Crassostrea gigas*) // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1982. – **44**, 5. – P. 1205 – 1211.

- Garland C. D., Nash G. V., Summer C. E., McMeekin T. A. Bacterial pathogens of oyster larvae (*Crassostrea gigas*) in a Tasmanian hatchery // Aust. J. Mar. Freshw. Res. – 1983. – **34**. – P. 483 – 487.
- Garnier M., Labreuche Y., Garcia C., Robert M., Nicolas J. L. Evidence for the involvement of pathogenic bacteria in summer mortalities of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* // Microbiol. Ecol. – 2007. – **53**, 2. – P. 187 – 196.
- Garnier M., Labreuche Y., Nicolas J. L. Molecular and phenotypic characterization of *Vibrio aestuarianus* subsp. *francensis* subsp. nov., a pathogen of the oyster *Crassostrea gigas* // Syst. Appl. Microbiol. – 2008. – **31**, 5. – P. 358 – 365.
- Gay M., Renault T. T., Le Roux F. Characterization of *Vibrio* isolated from *Crassostrea gigas* spat suffering summer mortality outbreak // III^{ème} Congrès Intern. Soc. Europ. Malacol. – 2003. – P. 140.
- Gay M., Renault T., Pons A. M., Le Roux F. Two *Vibrio splendidus*-related strains collaborate to kill *Crassostrea gigas*: taxonomy and host alterations // Dis. Aquat. Org. – 2004. – **59**, 1. – P. 65 – 74.
- Gerba C. P. Viral disease transmission by seafoods // Food Technol. – 1988. – **43**, 1. – P. 99 – 103.
- Giard A. Sur une affection parasitaire de l'huitre (*Ostrea edulis* L.) connue sous le nom de maladie du pied // Comp. Rend. Hebdom. Séanc. Mém. Soc. Biol. Sér. 10. – 1894. – **1** (46). – P. 401 – 403.
- Gilles S. Observations sur le captage et la croissance de l'huître creuse oust-africaine, *Crassostrea gasar*, en Casamance, Sénégal // Les Mollusques marins. Biologie et Aquaculture. – Ifremer, Actes de Colloques. – 1992. – No. 14. – P. 71 – 88.
- Gofas S. *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). – Bouchet P., Gofas S., Rosenberg G. World Marine Mollusca database. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=140656>.
- Gómez-Aguirre S. Frecuencia de *Stylochus ellipticus* Girard 1850 (Turbellaria: Polycladida), en *Crassostrea virginica* Gmelin, de lagunas costeras del sur del Golfo de Mexico (1977/79) // An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. De Méx. – 1980. – **51**. – Ser. Zool. (1). – P. 1 – 10.
- Gomez-Bautista M., Ortega-Mora L. M., Tabares E. et al. Detection of infectious *Cryptosporidium parvum* oocysts in mussels (*Mytilus galloprovincialis*) and cockles (*Cerastoderma edule*) // Appl. Environ. Microbiol. – 2000. – **66**, no. 5. – P. 1866 – 1870.
- Gómez-León J., Villamil L., Lemos M. L., Novoa B., Figueras A. Isolation of *Vibrio alginolyticus* and *Vibrio splendidus* from aquacultured carpet shell clam

- (*Ruditapes decussatus*) larvae associated with mass mortality // Appl. Environ. Microbiol. – 2005. – **71**, 1. – P. 98 – 104.
- Goud J., Titselaar F.F.L.M., Mulder G. Weer een ‘verstekeling’ de Japanse Stekelhoren *Ocenebrellus inornatus* (Récluz, 1851) (Gastropoda: Muricidae) levend aangetroffen in de Oosterschelde // Spirula. – 2008. – No 365. – P. 134 – 136.
- Gouilletquer Ph., Héral M. Aquaculture of *Crassostrea gigas* in France / M. Leffler & J. Greer, eds. – The Oyster Ecology Workshop, October 28-30, 1991, Annapolis, Maryland. – Publ. No. UM-SG-TS-92-07. – 1992. – P. 12 – 19. Accessed through: <http://nsgl.gso.uri.edu/mdu/mduw91003.pdf>.
- Gouilletquer Ph., Soletchnik P., Le Moine O., Razet D. et al. Summer mortality of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Bay of Marennes Oléron, France // Proc. ICES Maricult. Comm. CM 1998/CC, Copenhagen. – 1998. – P. 14 – 21.
- Gray J. E. Notes on the arrangement of sponges, with the descriptions of some new genera // Proc. Zool. Soc. London. – 1867. – **2**. – P. 492 – 558.
- Gresty K. A. The feeding biology of *Mytilicola intestinalis* Steur, in the mussel host *Mytilus edulis* L., and other host-parasite relationships: PhD thesis, Univ. Exeter, Exeter, 1990. (Цит. по: Aguirre-Macedo, Kennedy, 1999b).
- Grischkowsky R. S., Liston J. Bacterial pathogenicity in laboratory-induced mortality of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) // Proc. Natl. Shellfish Assoc. – 1974. – **64**. – P. 82 – 91.
- Grizel H. *Mytilicola orientalis* Mori, parasitism // Fiches d’identification des maladies et parasites des poissons, crustacés et mollusques. – Édit. par C. Sindermann. – 1985. – Fiche No. 20. – 4 p.
- Grizel H., Héral M. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) // J. du Conseil: ICES J. Mar. Sci. – 1991. – **47**, 3. – P. 399 – 403.
- Guk S. M., Park J. H., Shin E. H., Kim J. L., Lin A., Chai J. Y. Prevalence of *Gymnophalloides seoi* infection in coastal villages of Haenam-gun and Yeongam-gun, Republic of Korea // Korean J. Parasitol. – 2006. – **44**, 1. – P. 1
- Haefliger S., Le Querrec F., Gallay A., Bouvet P., Gomez M., Vaillant V. Les toxi-infections alimentaires collectives en France, en 1999 et 2000 // Bull. Epidém. Hebdomad. – 2002. – **23**. – P. 105 – 109.
- Haigler S. A. Boring mechanism of *Polydora websteri* inhabiting *Crassostrea virginica* // Amer. Zool. – 1969. – **9**, 3. – P. 821 – 828.
- Hallier J. Oyster breeding in the New Hebrides // SPC Fish Newsletter. – 1977. – No. 15. – P. 49 – 53.
- Hammed J. B. Oyster diseases // Proc. 2nd Annual Maryland oyster conf. – 1981. – P. 65 – 67.
- Hancock D. A. Oyster pests and their control // Laboratory leaflet (New Ser.). – Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. – 1969. – No 19. – 30 pp.

- Handley S. J.* Spionid polychaetes in Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg) from Admiralty Bay, Marlborough Sounds, New Zealand // *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* – 1995. – **29**, 3. – P. 305 – 309.
- Handley S. J.* Power to the oysters: do spionid-induced blisters affect condition in subtidal oysters? // *J. Shellfish Res.* – 1998. – **17**, 4. – P. 1093 – 1099.
- Handley S.*, Bergquist P. R. Spionid polychaetes infestations of intertidal Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg), Mahurangi Harbour, northern New Zealand // *Aquaculture.* – 1997. – **153**, 3-4. – P. 191 – 205.
- Handley S.*, Jeffs A. Assessment of future expansion of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) farming in Northland. – NIWA Client Report: AL 2003-027. – 2003. – 31 pp. (online: http://www.enterprisenorthland.co.nz/downloads/oyster_farm.PDF).
- Hansson H. G.* (comp.) NEAT (North East Atlantic Taxa): Scandinavian marine Porifera (Spongiaria) Check-List. – Internet pdf Ed., June 1999. [<http://www.tmbi.gu.se>].
- Hartman W. D.* Natural history of the marine sponges of southern New England // *Peabody Mus. Nat. Hist., Yal Univ. Bull.* – 1958. – **12**. – 155 p. – Based on a dissertation submitted to fulfill in part the requirements for the degree of Doctor of Philosophy in Yale University [http://www.archive.org/stream/bulletin12peab/bulletin12peab_djvu.text]
- Hasegawa H.*, Gharaibeh D. N., Lind E. J., Häse C.C. Virulence of metalloproteases produced by *Vibrio* species on Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) larvae // *Dis. Aquat. Org.* – 2009. – **85**, 2. – P. 123 – 131.
- Hasegawa H.*, Lind E. J., Boin M. A., Häse C.C. The extracellular metalloprotease of *Vibrio tubiashii* is a major virulence factor for Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) larvae // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2008. – **74**, 13. – P. 4101 – 4110.
- Hay B.*, Scotti P. Evidence for intracellular absorption of virus by the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* – 1986. – **20**, 4. – P. 655 – 659.
- Heindel K.*, Westphal H., Wisshak M. Data report: bioerosion in the reef framework, IODP Expedition 310 off Tahiti (Tiarwi, Maraa, and Faa sites // Camoin G. F., Iryu Y., McInroy D. B., and the Expedition 310 scientists. – Proc. IODP. – Washington, DC, 2009. (Integrated Ocean Drilling Program Management International, Inc.) – **310**. doi:10.2204/iodp.proc.310.201.2009.
- Hempel Ch.* Röhrenbau und die Nahrungsaufnahme einiger Spioniden der Deutschen Küsten // *Helgoländer wiss. Meeresunters.* – 1957. – **6**. – P. 100 – 135.
- Hepper B. T.* The European flat oyster, *Ostrea edulis* L., as a host for *Mytilicola intestinalis* Steuer // *J. Anim. Ecol.* – 1956. – **25**, 1. – P. 144 – 147.

- Hervio D., Bower S. M., Meyer G. R. Detection, isolation and experimental transmission of *Microcytos mackini*, a microcell parasite of Pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg) // J. Inverteb. Pathol. – 1996. – **67**, 1. – P. 72 – 79.
- Hewitt J., Grey C., Rivera-Aban M., Croucher D. et al. Oyster-borne *Norovirus* outbreaks – Identification Of a novel recombinant *Norovirus* // ICMSS 2009: 7th Intern. Conf. on Molluscan Shellfish Safety (Nantes, France, June 14 – 19, 2009): Abstracts. – 2009. – P. 68.
- Hine P. M. The ecology of *Bonamia* and decline of bivalve molluscs // N. Z. J. Ecol. – 1996. – **20**, 1. – P. 109 – 116.
- Hine P. M. Health status of commercially important molluscs in New Zealand // Surveillance. – 1997. – **24**, 1. – P. 25 – 30.
- Hine P. M. Results of a survey on shellfish health in New Zealand in 2000 // Surveillance. – 2002. – **29**, 1. – P. 3 – 7.
- Hine P. M., Jones J. B. *Bonamia* and other aquatic parasites of importance to New Zealand // N. Z. J. Zool. – 1994. – **21**. – P. 49 – 56.
- Hine P. M., Wesney B., Besant P. Replication of a herpes-like virus in larvae of the flat oyster *Tiostrea chilensis* at ambient temperature // Dis. Aquat. Org. – 1998. – **32**, 3. – P. 161 – 171.
- Hine P. M., Wesney B., Hay B. E. Herpesviruses associated with mortalities among hatchery-reared larval Pacific oysters *Crassostrea gigas* // Dis. Aquat. Org. – 1992. – **12**. – P. 135 – 142.
- His E., Beiras R., Seaman M. N. L. The assessment of amrine pollution-bioassays with bivalve embryos and larvae // Adv. Mar. Biol. – 1999. – **37**. – P. 1 – 178.
- His E., Tige G., Rabouin M. A. *Mytilicola orientalis* Mori: son action sur les huitres du basin d'Arcachon au cours de l'ete et de l'automne 1977 // ICES Council Meet. – 1978. – 12 pp.
- Ho J.-S. Myicolid copepods parasitic in bivalves of Asia // Nat. Taiwan Mus. Spec. Publ. Ser. – 2000. – **10**. – P. 75 – 85.
- Ho J.-S., Zheng G.-X. *Ostrincola koe* (Copepoda, Myicolidae) and mass mortality of cultured hard clam (*Meretrix meretrix*) in China // Hydrobiologia. – 1994. – **284**, 2. – P. 169 – 173.
- Hoeksema B. W. Excavation patterns and spiculae dimensions of the boring sponge *Clione celata* from the SW Netherlands // Senckenbergiana marit. – 1983. – **15**, 1/3. – P. 55 – 85.
- Holmes J. M. C., Minchin D. Two exotic copepods imported into Ireland with the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) // Irish Nat. J. – 1995. – **25**, 1. – P. 17 – 20.

- Hopkins S. H. Distribution of species of *Cliona* (boring sponge) on the eastern shore of Virginia in relation to salinity // Chesapeake Sci. – 1962. – **3**, 2. – P. 121 – 124.
- Hoshina T., Ogina C. Studien ueber *Gymnophalloides tokiensis* Fujita, 1925. I. Ueber die Einwirkung der larvalen Trematoda auf die chemische Komponente und das Wachstum von *Ostrea gigas* Thunberg // J. Tokyo Univ. Fish. – 1951. – 38. – P. 350 – 355 (цит. по: Bower S. M. Synopsis of Infectious Diseases and Parasites of Commercially Exploited Shellfish: oyster trematode diseases. – 2009. – <http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/science/species-especes/shellfish-coquillages/diseases-maladies/pages/gymnopoy-eng.htm>).
- Hoshina T., Sugaira Y. On two new species of parasitic copepods of mollusks // J. Tokyo Univ. Fish. – 1953. – **40**. – P. 25 – 33.
- Hughes J. *Crassostrea gigas*. Pacific oyster. Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Sub-programme [on-line]. Mar. Biol. Ass. U.K. Available from: <http://www.marlin.ac.uk/speciesinformation.php?speciesID=3081>.
- Hughes-Games W. L. Growing of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) in subtropical seawater fish ponds. I. Growth rate, survival and quality index // Aquaculture. – 1977. – **11**. – P. 217 – 229.
- Huvet A., Gerard A., Ledu C., Phélipot P., Heurtebise S., Boudry P. Is fertility of hybrids enough to conclude that two oysters *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata* are the same species? // Aquat. Living Resour. – 2002. – **15**. – P. 45 – 52.
- Hyman L. H. The polyclad flatworms of the Pacific coast of North America; additions and corrections // Amer. Mus. Novitates. – 1955. – No 1704. – P. 1 – 10.
- Imai T., Mori K., Sugawara Y., Tamate H. et al. Studies on the mass mortality of oysters in Matsushima Bay II. Pathogenic investigation // Tohoku J. Agricult. Res. – 1968. – **25**. – P. 27 – 38.
- Itoh N., Komiyama H., Ueki N., Ogawa K. Early developmental stages of a protozoan parasite, *Marteilioides chungmuensis* (Paramyxea), the causative agent of the ovary enlargement disease in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Intern. J. Parasitol. – 2004. – **34**, 10. – P. 1129 – 1135.
- Itoh N., Oda T., Ogawa K., Wakabayashi H. Identification and development of paramyxean ovarian parasite in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg) // Fish Pathol. – 2002. – **37**, 1. – P. 23 – 28.
- Itoh N., Oda T., Yoshinaga T., Ogawa K. Isolation and 18S ribosomal DNA gene sequences of *Marteilioides chungmuensis* (Paramyxea), an ovarian parasite of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Dis. Aquat. Org. – 2003. – **54**, 2. – P. 163 – 169.

- Jeffries V. E. Three *Vibrio* strains pathogenic to larvae of *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* // Aquaculture. – 1982. – **29**, 3 – 4. – P. 201 – 226.
- Jennings K. A., Newman L. J. Two new stylochid flatworms (Platyhelminthes, Polycladida) from the Southern Great Barrier Reef, Australia // Raffles Bull. Zool. – 1996a. – **44**, 1. – P. 135 – 142.
- Jennings K. A., Newman L. J. Four new stylochid flatworms (Platyhelminthes, Polycladida) associated with commercial oysters from Moreton Bay, southeastern Australia // Raffles Bull. Zool. – 1996b. – **44**, 2. – P. 493 – 508.
- Jensen S., Samuelsen O. B., Andersen K., Torkildsen L. et al. Characterization of strains of *Vibrio splendidus* and *Vibrio tapetis* isolated from corkwing wrasse *Symphodus melops* suffering vibriosis // Dis. aquat. Org. – 2003. – **53**, 1. – P. 25 – 31.
- Johnson K. B., Brink L. A. Predation on bivalve veligers by polychaete larvae // Biol. Bull. – 1998. – **194**, 3. – P. 297 – 303.
- Jones J. B. Post-planktonic stages of *Pinnotheres novaezealandiae* Filhol, 1886 (Brachyura: Pinnotheridae) // N. Z. J. Mar. Freshw. Res. – 1977. – **11**, 1. – P. 145 – 158.
- Jones J. B. Review of pearl oyster mortalities and disease problem. – p. 61 – 70 / M. G. Bondad-Reantaso, S. E. McGladdery, F. C. J. Berthe. Pearl oyster health and management: a manual // FAO Fish. Techn. Rep. No. 503. – Rome, FAO, 2007. – 120 p.
- Jones J. B., Creeper J. Diseases of pearl oysters and other molluscs: a Western Australian perspective // J. Shellfish Res. – 2006. – **25**, 1. – P. 233 – 238.
- Kamaishi T., Yoshinaga T. Detection of *Haplosporidium nelsoni* in Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Japan // Fish Pathol. – 2002. – **37**, 4. – P. 193 – 195.
- Kater B. J. De Japanse oester in de Oosterschelde // Ecologisch. Profiel. – 2002 (цит. по: Van Broekhoven W., 2005).
- Katkansky S. C., Warner R. W. Sporulation of a haplosporidan in a Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Humboldt Bay, California // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1970. – **27**, 7. – P. 1320 – 1321.
- Kaysner Ch. A., Tamplin M. L., Wekell M. M., Stott R. F., Colburn K. G. Survival of *Vibrio vulnificus* in shellstock and shucked oysters (*Crassostrea gigas* and *Crassostrea virginica*) and effects of isolation medium on recovery // Appl. Environ. Microbiol. – 1989. – **55**, 12. – P. 3072 – 3079.
- Kelly M. T., Dan Stroh E. M. Occurrence of Vibrionaceae in natural and cultivated oyster populations in the Pacific Northwest // Diagnostic Microbiol. & Infect. Dis. – 1988. – **9**, 1. – P. 1 – 5.
- Kern F. G. Sporulation of *Minchinia* sp. (Haplosporida, Haplosporidiidae) in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg) from the Republic of Korea // J. Protozool. – 1976. – **23**. – P. 498 – 500.

- Kesarcodi-Watson A.*, Kaspar H., Lategan M. J., Gibson L. Two pathogens of Greenshell mussel larvae *Perna canaliculus*: *Vibrio splendidus* and *V. coralliilyticus/neptunius*-like isolate // J. Fish Dis. – 2009. – **32**, 6. – P. 499 – 507.
- Kim H.* Poecilostomatoid copepods associated with bivalves in Korea and their distribution // Zool. Stud. – 2004. – **43**, 2. – P. 187 – 192.
- Ko R. C.* *Echinocephalus sinensis* n. sp. (Nematoda: Gnathostomatidae) from the ray (*Aetabatus flagellum*) in Hong Kong, Southern China // Can. J. Zool. – 1975. – **53**, 4. – P. 490 – 500.
- Ko R. C.* Experimental infection of mammals with larval *Echinocephalus sinensis* (Nematoda: Gnathostomatidae) from oysters (*Crassostrea gigas*) // Can. J. Zool. – 1976. – **54**, 4. – P. 597 – 609.
- Ko R. C.* Effects of temperature acclimation on infection of *Echinocephalus sinensis* (Nematoda: Gnathostomatidae) from oysters to kittens // Can. J. Zool. – 1976. – **56**, 7. – P. 1129 – 1132.
- Ko R. C.*, Ling J., Adal M. N. Cephalic anatomy of a gnathostomatid nematode *Echinocephalus sinensis*, parasite of oysters and rays // J. Morphol. – 1980. – **165**, 3. – P. 301 – 317.
- Ko R. C.*, Morton B., Wong P. S. *Echinocephalus* sp. Molin, 1858 (Spiruroidea: Gnathostomatidae), an unusual nematode from the oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg, 1793 // Proc. 3th Intern. Congress of Parasitology, Munich, 1974. – 1974. – **3**. – P. 1731 – 1732.
- Ko R. C.*, Morton B., Wong P. S. Prevalence and histopathology of *Echinocephalus sinensis* (Nematoda: Gnathostomatidae) in natural and experimental hosts // Can. J. Zool. – 1975. – **53**, 5. – P. 550 – 559.
- Korringa P.* *Crepidula furnicata*'s invasion in Europe // Basteria. – 1942. – **7**, 1 and 2. – P.
- Korringa P.* *Crepidula furnicata* as an oyster pest // Cons. Perm. Int. Explor. Mer. – 1951. – Part II. – **128**. – P. 55 – 59.
- Krakau M.*, Thielges D. W., Reise K. Native parasites adopt introduced bivalves of the North Sea // Biol. Invasions. – 2006. – **8**, 4. – P. 919 – 925.
- Kuris A. M.*, Culver C. S. An introduced sabellid polychaete pest infesting cultured abalones and its potential spread to other California gastropods // Invert. Biol. – 1999. – **118**. – P. 391 – 403.
- Labreuche Y.*, Soudant P., Goncalves M., Lambert C., Nicolas J. L. Effects of extracellular products from the pathogenic *Vibrio aestuarianus* strain 01/32 on lethality and cellular immune responses of the oyster *Crassostrea gigas* // Dev. Comp. Immunol. – 2006. – **30**, 4. – P. 367 – 379.
- Labura Z.*, Hrs-Brenko M. Infestation of European flat oyster (*Ostrea edulis*) by polychaete (*Polydora ciliata*) in the northern Adriatic Sea // Acta Adriatica. – 1990. – **31**, 1/2. – P. 173 – 181.

- Lacoste A., Jalabert F., Malham S., Cuffe A., Gélébart F., Cordevant C., Lange M., Poulet S. A. A *Vibrio splendidus* strain is associated with summer mortality of juvenile oysters *Crassostrea gigas* in the Bay of Morlaix (North Brittany, France) // Dis. Aquat. Org. – 2001. – **46**, 2. – P. 139 – 145.
- Lauckner G. Diseases of Mollusca: Bivalvia / Diseases of marine animals. – Edit. O. Kinne. – **II**. – Biol. Anst. Helgoland, Hamburg, FRG, 1983. – P. 477 – 879.
- Le Bec C., Mazurie J., Cochenec N., Le Coguic Y. Influence of *Crassostrea gigas* mixed with *Ostrea edulis* on the incidence of *Bonamia* disease // Aquaculture. – 1991. – **93**, 3. – P. 263 – 271.
- Le Deuff R. M., Nicolas J. L., Renault T., Cochenec N. Experimental transmission of a herpes-like virus to axenic larvae of Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. – 1994. – **14**. – P. 69 – 72.
- Le Deuff R. M., Renault T., Gérard A. Effects of temperature on herpes-like virus detection among hatchery-reared larval Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Dis. Aquat. Org. – 1996. – **24**, 2. – P. 149 – 157.
- Lee K. W. F., Corbin J. S., Brewer N. A. Overview of oyster culture in Hawaii and various United States island territories // Proc. North Amer. Oyster Workshop. – World Maricult. Soc., 1984. – **1**. – P. 70 – 85.
- Lee S. H., Chai J. Y. A review of *Gymnophalloides seoi* (Digenea: Gymnophallidae) and human infection in the Republic of Korea // Korean J. Parasitol. – 2001. – **39**, 2. – P. 85 – 118.
- Lee S. H., Chai J. Y., Hong S. T. *Gymnophalloides seoi* n. sp. (Digenea: Gymnophallidae), the first report of human infection by a gymnophallid // J. Parasitol. – 1993. – **79**, 5. – P. 677 – 680.
- Lee S. H., Choi M. H., Seo M., Chai J. Y. Oysters, *Crassostrea gigas*, as the second intermediate host of *Gymnophalloides seoi* (Gymnophallidae) // Korean J. Parasitol. – 1995. – **33**, 1. – P. 1 – 7.
- Lee S. H., Park G. M., Ahn Y. K. Survey on *Gymnophalloides seoi* infection in the Gogunsan Gundo (Islands) of Korea // Korean J. Parasitol. – 1999. – **15**, 2. – P. 121 – 125.
- Lee S. H., Sohn W. M., Hong S. J., Huh S., Seo M., Choi M. H., Chai J. Y. A nationwide survey of naturally produced oysters for infection with *Gymnophalloides seoi* metacercariae // Korean J. Parasitol. – 1996. – **34**, 2. – P. 107 – 112.
- Lee Y. S., Baik K. S., Park S. Y., Kim E. M. et al. *Tenacibaculum crassostrea* sp. nov., isolated from the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2009. – **59**. – P. 1609 – 1614.
- Le Guyader F., Haugarreau L., Miossec L., Dubois L., Pommepuy M. Three-year study to assess human enteric viruses in shellfish // Appl. Environ. Microbiol. – 2000. – **66**, 3. – P. 3241 – 3248.

- Le Guyader F., Le Saux J.-C., Ambert-Balay K., Krol J., Serais O. et al. Aichi virus, Norovirus, Austrovirus, Enterovirus, and Rotavirus involved in clinical cases from a French oyster-related gastroenteritis outbreak // J. Clin. Microbiol. – 2008. – 46, 12. – P. 4011 – 4017.*
- Leibovitz L., Elston R., Lipovsky V. P., Donaldson J. A serious disease of larval Pacific oysters (Crassostrea gigas) // Proc. World Mariculture Soc. – 1978. – 8. – P. 603 – 615.*
- Le Roux F., Austin B. 21. Vibrio splendidus / The biology of vibrios. – Ed. by Thompson F. L., Austin B., Swings J. G. – ASM Press, 2006. – P. 285 – 296.*
- Le Roux F., Gay M., Lambert C., Waechter M., Poubalanne S. et al. Comparative analysis of Vibrio splendidus-related strains isolated during Crassostrea gigas mortality events // Aquat. Living Resources. – 2002. – 15, 4. – P. 251 – 258.*
- Le Roux F., Goubet A., Thompson F. L., Faury N. et al. Vibrio gigantis sp. nov., isolated from the haemolymph of cultured oysters (Crassostrea gigas) // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2005. – 55. – P. 2251 – 2255.*
- Lester R. J. G., Blair D., Heald D. Nematodes from scallops and turtles from Shark Bay, Western Australia // Austr. J. Mar. Freshw. Res. – 1980. – 31, 5. – P. 713 – 717.*
- Lichtenfels J. R., Bier J. W., Madden P. A. Larval anisakid (Sulcascaris) nematodes from Atlantic molluscs with marine turtles as definitive hosts // Trans. Amer. Micros. Soc. – 1978. – 97, 2. – P. 199 – 207.*
- Lichtenfels J. R., Sawyer T. K., Miller G. C. New hosts for larval Sulcascaris sp. (Nematoda: Anisakidae) and prevalence in the calico scallop (Argopecten gibbus) // Trans. Amer. Micros. Soc. – 1980. – 99, 4. – P. 448 – 451.*
- Lin C. L., Ho J. S. Poecilostomatid copepods parasitic in bivalve mollusks in Taiwan // Publ. Seto mar. Laborat. – 1999. – 38, 5-6. – P. 201 – 218.*
- Lipart C., Renault T. Herpes-like virus detection in infected Crassostrea gigas spat using DIG-labelled probes // J. Virol. Methods. – 2002. – 101, 1-2. – P. 1 – 10.*
- Littlewood D. T. J. Predation on cultivated Crassostrea rhizophorae (Guilding) by the gastropod Cymatium pileare (Linnaeus) // J. Moll. Stud. – 1989. – 55, 1. – P. 125 – 127.*
- Littlewood D. T. J., Marsbe L. A. Predation on cultured oysters, Crassostrea rhizophorae (Guilding), by the polyclad turbellarian flatworm, Stylochus (Stylochus) frontalis Verrill // Aquaculture. – 1990. – 88. – P. 145 – 150.*
- Lodder-Verschoor F., de Roda Husman A. M., van den Berg H.H., Stein A. et al. Year-round screening of noncommercial and commercial oysters for the presence of human pathogenic viruses // J. Food Prot. – 2005. – 68, 9. – P. 1853 – 1859.*

- López-Victoria M., Zea S. Current trends of space occupation by encrusting excavated sponges in Colombian coral reefs // *Mar. Ecol.* – 2005. – **26**, 1. – P. 33 – 41.
- Lowther J. A., Henshilwood K., Lees D. H. Determination of norovirus extended period, using semiquantitative real-time reverse transcription PCR // *J. Food Prot.* – 2008. – **71**, 7. – P. 1427 – 1433.
- Lunz G. R. *Polydora*, a pest in South Carolina oysters // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* – 1941. – **57**. – P. 273 – 283.
- Mackin J. G., Owen H. M., Collier A. Preliminary note on the occurrence of a new protistan parasite, *Dermocystidium marinum* n. sp., in *Crassostrea virginica* (Gmelin) // *Science.* – 1950. – **111** (2883). – P. 328 – 329.
- Maekawa F., Miura Y., Kato A., Takahashi K., Muroga K. Norovirus contamination in wild oysters and mussels in Shiogama Bay, northeastern Japan // *J. Shellfish Dis.* – 2007. – **26**, 2. – P. 365 – 370.
- Mao Che L., Le Champion-Alsumard T., Boury-Esnault N., Payri C. et al. Biodegradation of shells of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera* var. *cingii*, by microbes and sponges of French Polynesia // *Mar. Biol.* – 1996. – **126**, 3. – P. 509 – 519.
- Martel C., Guarini J. M., Blanchard G., Sauriau P. G. et al. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. III. Comparison of biological traits with the resident species *Ocenebra erinacea* // *Mar. Biol.* – 2004a. – **146**, 1. – P. 93 – 102.
- Martel C., Viard F., Bourguet D., Garcia-Meunier P. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. I. Scenario for the source of introduction // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2004b. – **305**, 2. – P. 155 – 170.
- Martin D., Britayev T. A. Symbiotic polychaetes: review of known species // *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review.* – 1998. – **36**. – P. 217 – 340.
- Matson S. E., Langdon Ch. J., Evans S. Specific pathogen free culture of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in a breeding research program: Effect of water treatment on growth and survival // *Aquaculture.* – 2006. – **253**, 1-4. – P. 475 – 484.
- McDonnell S., Kirkland K. B., Hlady W. G., Aristeguieta C. et al. Failure of cooking to prevent shellfish-associated viral gastroenteritis // *Arch. Intern. Med.* – 1997. – **157**. – P. 111 – 116.
- McNeill G., Nunn J., Minchin D. The slipper limpet *Crepidula fornicata* Linnaeus, 1758 becomes established in Ireland // *Aquat. Invas.* – 2010. – **5**, Suppl. 1. – P. 21 – 25.
- Mejdi S., Emira N., Ali M., Hafedh H., Amina B. Biochemical characteristics and genetic diversity of *Vibrio* spp. and *Aeromonas hydrophila* strains isolated

- from the Lac of Bizerte (Tunisia) // World J. Microbiol. Biothechn. – Publ. online 02 April 2010. – Accessed through: <http://resources.metapress.com/pdf-preview.axd?code...>
- Menzel R. W. Portuguese and Japanese oysters are the same species // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1974. – **31**, 4. – P. 453 – 455.
- Meyers J. A., Burreson E. M., Barber B. J., Mann J. Susceptibility of diploid and triploid Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and Eastern oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) to *Perkinsus marinus* // J. Shellfish Res. – 1991. – **10**. – P. 433 – 437.
- Meyers T. R., Burton T., Evans W., Starkey N. Detection of viruses and virus-like particles in four species of wild and farmed bivalve molluscs in Alaska, USA, from 1987 to 2009 // Dis. Aquat. Org. – 2009. – **88**, 1. – P. 1 – 12.
- McLaughlin J. B., DePaola A., Bopp C. A., Martinek K. A., Napolilli N. P. et al. Outbreak of *Vibrio parahaemolyticus* gastroenteritis associated with Alaskan oysters // N. Engl. J. Med. – 2005. – **353**, 14. – P. 1463 – 1470.
- Michaëlis H. Zur Morphologie und Ökologie von *Polydora ciliata* und *P. ligni* (Polychaeta, Spionidae) // Helgoländer Wiss. Meeresunters. – 1978. – **31**, 1 – 2. – P. 102 – 116.
- Millemann R. E. *Echinocephalus pseudouncinatus* n. sp., a nematode parasite of the abalone // J. Parasitol. – 1951. – **37**. – P. 435 – 439.
- Moravec F. Some aspects of the taxonomy and biology of adult spirurine nematodes parasitic in fishes: a review // Folia Parasitol. – 2007. – **54**. – P. 239 – 257.
- Moreno R. A., Neill P. E., Rozbaczylo N. Native and non-indigenous boring polychaetes in Chile: a threat to native and commercial mollusc species // Rev. Chil. Hist. Nat. – 2006. – **79**, 2. – P. 263 – 278.
- Mori T. *Mytilicola orientalis*, a new species of parasitic copepoda // Doubuts. zasshi. – 1935. – **47**, No. 564. – P. 687 – 693.
- Morrison C., Shum G. Chlamydia-like organisms in the digestive diverticula of the bay scallop, *Argopecten irradians* (Lmk) // J. Fish Dis. – 2006. – **5**, 3. – P. 173 – 184.
- Morton B., Morton J. The sea shore ecology of Hong Kong. – Hong Kong Univ. Press, 1983. – 350 p.
- Moss J. A., Xiao J., Dungan C. F., Reece K. S. Description of *Perkinsus beihaiensis* n. sp., a new *Perkinsus* sp. parasite in oysters of southern China // J. Eukar. Microbiol. – 2008. – **55**. – P. 117 – 130.
- Mourton Ch., Boulo V., Chagot D., Hervio D. et al. Interactions between *Bonamia ostreae* (Protozoa: Ascetospora) and haemocytes of *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas* (Mollusca: Bivalvia): *in vitro* system establishment // J. Invertebr. Pathol. – 1992. – **59**, 3. – P. 235 – 240.

- Nagabayashi T.*, Mori S. XVI Ann. Meeting of the Soc. for Invertebrate Pathology. – Cornell Univ., Ithaca, N. Y. – 1983. – Unpubl.abstar. – Цит. по: *Meyers Th. R.* Marine bivalve molluscs as reservoirs of viral finfish pathogens: Significance to marine and anadromous finfish aquaculture // *Marine Fish. Review.* – 1984. – **46**, 3. – P. 14 – 17.
- Nascimento I. A.*, Smith D. H., Kern II, E., Pereira S. A. Pathological findings in *Crassostrea rhizophorae* from Todos os Santos Bay, Bahia, Brazil // *J. Invertebr. Pathol.* – 1986. – **47**, 3. – P. 340 – 349.
- Nehring S.* (2006). NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Crassostrea gigas*. – Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org.
- Nell J.* Diseases of Sydney rock oysters // Primefact 589. NSW Department of Primary Industries. – 2007. – 4 pp.
- Newman L. J.*, Cannon L. B. G., Govan H. *Stylochus (Imogene) matatasi* n. sp. (Platyhelminthes, Polycladida): pest of cultured giant clams and pearl oysters from Solomon Islands // *Hydrobiologia.* – 1993. – **257**. – P. 185 – 189.
- Ngo T. T. T.*, Berthe F. C. G., Choi K. S. Prevalence and infection intensity of the ovarian parasite *Marteilioides chungmuensis* during an annual reproductive cycle of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // *Dis. Aquat. Org.* – 2003. – **56**, 37. – P. 259 – 267.
- Nicol W. L.*, Reisman H. M. Ecology of the boring sponge (*Cliona celata*) at Gardiner's Island, New York // *Chesapeake Sci.* – 1976. – **17**, 1. – P. 1 – 7.
- Nicolas J. L.*, Comps M., Cochenec N. Herpes-like virus infecting Pacific oysters larvae, *Crassostrea gigas* // *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.* – 1992. – **12**, 1. – P. 11 – 13.
- Nicolas J. L.*, Corre S., Gauthier G., Robert R., Ansquer D. Bacterial problems associated with scallop *Pecten maximus* larval culture // *Dis. Aquat. Org.* – 1996. – **27**. – P. 67 – 76.
- Nottage A. S.*, Birkbeck T. H. Toxicity to marine bivalves of culture supernatant fluids of the bivalve-pathogenic *Vibrio* strain NCBB1338 and other marine vibrios // *J. Fish Dis.* – 1986. – **9**. – P. 249 – 256.
- Numachi K.*, Oizumi J., Sato S., Imai T. Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima Bay. III. The pathological changes of the oyster caused by gram-positive bacteria and frequency of their infection // *Bull. Tohoku Reg. Fih. Res. Lab.* – 1965. – 25. – P. 39 – 47 (in Japanese with English summary).
- Obiekezie A. I.*, Anders K., Lick R., Möller H., Palm H. External lesions and flesh parasites in commercial fishes of Nigerian inshore waters // *Aquat. Living resour.* – 1992. – **5**. – P. 173 – 183.

- Odlaug T. C. The effect of the copepod, *Mytilicola orientalis*, upon the Olympian oyster, *Ostrea lurida* // Trans. Amer. Microscop. Soc. – 1946. – **65**. – P. 311 – 317.
- O'Donoghue P. J., Phillips P. H., Shepherd S. A. *Perkinsus* (Protozoa: Apicomplexa) infections in abalone from South Australian waters // Trans. Roy. S. Aust. – 1991. – **115**, 2. – P. 77 – 82.
- Okuzumi M., Nakaizumi H., Koike H. Bacterial flora of cultured oysters Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Nippon Suisan Gakkaishi. – 1979. – **45**, 9. – P. 1189 – 1194.
- Orton J. H. Is the American slipper limpet an oyster pest? // Nautilus. – 1927. – **40**. – P. 102 – 1-3.
- Otley H., Munro G., Clausen A., Ingham B. Falkland Islands State of the Environment Report. – Falkland Islands Government and Falkland Conservation, Stanley, 2008. – 288 p.
- Parras A., Casadio S. The oyster *Crassostrea? hatchery* (Ortmann, 1897), a physical ecosystem engineer from the Upper Olygocene – Lower Miocene of Patagonia, Southern Argentina // Palaios. – 2006. – **21**. – P. 168 – 186.
- Pawiro S. 2. Bivalves: Global production and trade trends / Safe management of shellfish and harvest waters. – Eds. G. Rees, K. Pond, D. Kay et al. – World Health Organization (WHO). – IWA Publ., Lnd, UK, 2010. – P. 11 – 19.
- Pearse A. S., Wharton G. W. The oyster “leech” *Stylochus inimicus* Palombi, associated with oysters on the coasts of Florida // Ecological Monographs. – 1938. – **8**, 4. – P. 605 – 655.¹
- Pearse J. S., Timm R. W. Juvenile nematodes (*Echinocephalus pseudouncinatus*) in the gonads of sea urchins (*Centrostephanus coronatus*) and their effect on host gametogenesis // Biol. Bull. – 1971. – **140**, 1. – P. 95 – 103.
- Pennec G., Le Pennec M. Histopathological damages caused by the copepod *Mytilicola orientalis* in the oyster *Crassostrea gigas* from the Bay of Brest (Brittany, France) // Haliotis. – 2003. – **32**. – P. 73 – 80.
- Perkins F. O., Zwerner D. E., Dias R. K. The hyperparasite, *Urosporidium spisuli* sp. n. (Haplosporea), and its effects on the surf clam industry // J. Parasitol. – 1975. – **61**, 5. – P. 944 – 949.
- Pereira M. A., Nunes M. M., Nuernberg L., Schulz D., Batista C. R. V. Microbiological quality of oysters (*Crassostrea gigas*) produced and

¹ В водах Флориды встречается не *Stylochus inimicus* Palombi, 1931, а *Stylochus frontalis* Verrill, 1892 (см.: Hyman L. H. Some polyclads of the New England Coast, especially of the Woods Hole region // Biol. Bull. – 1939. – **76**, 2. – P. 127 – 152).

- commercialized in the coastal region of Florianópolis – Brazil // Brazil. J. Microbiol. – 2006. – **37**. – P. 159 – 163.
- Pereyra W. T. Mortality of Pacific oyster, *Crassostrea gigas* in various situations in Washington // Proc. Natl. Shellfish. Ass. – 1964. – **53**. – P. 51 – 63.
- Perry C. T. Grain susceptibility to the effects of microboring: implications for the preservation of skeletal carbonates // Sedimentology. – 1998. – **45**. – P. 39 – 51.
- Pichot Y., Comps M., Tigé G., Grisel H., Rabouin M.-A. Recherches sur *Bonamia ostreae* gen. n., sp. n., parasite nouveau de l'huître plate *Ostrea edulis* L. // Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit. – 1980. – **43**. – P. 131 – 140.
- Pigeot J., Miramand P., Garcia-Meunier P., Guyot T., Séguignes M. Présence d'un nouveau prédateur de l'huître creuse, *Ocinebrellus inornatus* (Rècluz, 1851), dans le bassin conchylicole de Marennes-Oléron // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. 3. Sci. Vie/Life Sci. – 2000. – **323**. – P. 697 – 703.
- Potasman I., Paz A., Odeh M. Infectious outbreaks associated with bivalve shellfish consumption: a worldwide perspective // Clin. Infect. Dis. – 2002. – **35**. – P. 921 – 928.
- Prado S., Romalde J. L., Montes J., Barja J. L. Pathogenic bacteria isolated from disease outbreaks in shellfish hatcheries. First description of *Vibrio neptunius* as an oyster pathogen // Dis. Aquat. Org. – 2005. – **67**, 3. – P. 209 – 215.
- Pregenzer C., Morton B. Hong Kong Pinnotheridae: Pinnotherinae (Crustacea: Decapoda) // The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China II Vol. 2. Taxonomy and ecology. – Ed. B.Morton. – Proc. Second Intern. Mar. Biol. Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong, 2 – 24 April 1986. – Hong Kong Univ. Press, 1986. – P. 649 – 659.
- Provenzano A. J. Effects of the flatworm *Stylochus ellipticus* (Girard) on oyster spat in two salt water ponds in Massachusetts // Proc. Natl. Shellfish. Assoc. – 1961. – **50** (1959). – P. 83 – 88.
- Pujalte M. J., Ortigosa M., Macián M. C., Garay E. Aerobic and facultative anaerobic heterotrophic bacteria associated to Mediterranean oysters and seawater // Int. Microbiol. – 1999. – **2**. – P. 259 – 266.
- Quayle D. B. Denman Island oyster disease and mortality, 1960 // Fish. Res. Board Can. Manuscript Rep. Ser. – 1961. – 713. – P. 1 – 9.
- Radashevsky V. I., Hsieh H.-L. *Pseudopolydora* (Polychaete: Spionidae) species from Taiwan // Zool. Scripta. – 2000. – **39**, 3. – P. 218 – 235.
- Radashevsky V. I., Olivares C. *Polydora uncinata* (Polychaeta: Spionidae) in Chile: an accidental transportation across the Pacific // Biol. Invasions. – 2005. – **7**, 3. – P. 489 – 496.

- Read G.B. Comparison and history of *Polydora websteri* and *P. haswelli* (Polychaete: Spionidae) as mud-blister worms in New Zealand shellfish // N. Z. J. Mar. Freshw. Res. – 2010. – **44**, 2. – P. 83 – 100.
- Reichelt J. L., Baumann P., Baumann L. Validation of the publication of new names and new combinations previously effectively published outside the IJSB. List n°2 // Intern. J. Syst. Bacteriol. – 1979. – **29**, 1. – P. 79 – 80.
- Renault L. Pathogens in aquaculture: specific pathogens or human contamination risks // <http://www.ifremer.fr/docelec/doc/1995/acte-2899.pdf>.
- Renault L. Shellfish viruses // Encyclopedie of Virology (Third edition). - Elsevier Ltd., 2008. – P. 560 – 567.
- Renault T., Cochenec N. Rickettsia-like organism in the cytoplasm of gill epithelial cells of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* // J. Invertebr. Pathol. – 1994. – **64**, 2. – P. 160 – 162.
- Renault T., Cochenec N. *Chlamydia*-like organisms in ctenidia and mantle cell of Japanese oyster *Crassostrea gigas* from the French Atlantic coast // Dis. Aquat. Org. – 1995. – **23**, 2. – P. 153 – 159.
- Renault T., Cochenec N., Grizel H. *Bonamia ostreae*, parasite of the European oyster, *Ostrea edulis*, does not experimentally infect the Japanese oyster, *Crassostrea gigas* // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol. – 1995a. – **15**, 3. – P. 78 – 80.
- Renault T., Cochenec N., Le Deuff R.-M., Chollet B. Herpes-like virus infecting Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) spat // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol. – 1994a. – **14**, 2. – P. 64 – 66. (Open access version: <http://archimer.ifremer.fr/doc?00000/2888/>).
- Renault T., Le Deuff R.-M., Chollet B., Cochenec N., Gérard A. Concomitant herpes-like virus infections in hatchery-reared larvae and nursery-cultured spat *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* // Dis. Aquat. Org. – 2000a. – **42**, 3. – P. 173 – 183.
- Renault T., Le Deuff R.-M., Cochenec N., Chollet B., Maffart P. Herpesviruses associated with high mortality levels in larvae and spat of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*: a comparative study, the thermal effects on virus detection in hatchery-reared larvae, reproduction of the disease in axenic larvae // Vet. Res. – 1995b. – **26**. – P. 539 – 543.
- Renault T., Le Deuff R.-M., Cochenec N., Maffart P. Herpesviruses associated with mortalities among Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in France – comparative study // Revue Med. Vet. – 1994b. – **145**. – P. 735 – 742.
- Renault T., Lipart C., Arzul I. A herpes-like virus infecting *Crassostrea gigas* and *Ruditapes philippinarum* larvae in France // Dis. Aquat. Org. – 2001. – **24**, 6. – P. 369 – 376.

- Renault T.*, Stokes N. A., Chollet B., Cochenec N. et al. Haplosporidiosis in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* from the French Atlantic coast // *Dis. Aquat. Org.* – 2000b. – **42**, 3. – P. 207 – 214.
- Richard J.*, Huet M., Thouzeau G., Paulet Y.-M. Reproduction of the invasive slipper limpet *Crepidula fornicata*, in the Bay of Brest, France // *Mar. Biol.* – 2006. – **149**, 4. – P. 789 – 801.
- Rippey S. R.* Infectious diseases associated with molluscan shellfish consumption // *Clinical Microbiol. Reviews.* – 1994. – **7**, 4. – P. 419 – 425.
- Risenfeld A.*, Farley C. A., Couch J. A. Parasites of Taiwan oysters // *US Bur. Comm. Fish. Man. Rep.* – 1966. – P. 66 – 68.
- Robledo J. A. F.*, Cáceres-Martínez J.C., Sluys R., Figueras A. The parasitic turbellarian *Urastoma cyprinae* (Platyhelminthes: Urastomidae) from blue mussel *Mytilus galloprovincialis* in Spain: occurrence and pathology // *Dis. Aquat. Org.* – 1994. – **18**. – P. 203 – 210.
- Rosell D.*, Uriz M. J. Phylogenetic relationships within the excavating Hadromerida (Porifera) with a systematic revision // *Cladistics.* – 1997. – **13**, 4. – P. 349 – 366.
- Rosell D.*, Uriz M. J. Excavating and endolithic sponge species (Porifera) from the Mediterranean: species descriptions and identification key // *Organisms Diversity & Evolution.* – 2002. – **2**, 1. – P. 55 – 86.
- Royer J.*, Ropert M., Mathieu M., Costil K. Presence of spionid worms and other epibionts in Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) cultured in Normandy, France // *Aquaculture.* – 2006. – **253**, 1-4. – P. 461 – 474.
- Ruellet Th.* Infestation des coquilles d'huîtres *Crassostrea gigas* par les polydores en Basse-Normandie: recommandations et mise au point d'un traitement pour réduire cette nuisance // *Theses Doct.*, 28 juin 2004. Univ. Caen. – 538 pp. Available from: archimer.ifremer.fr/doc/2004/these-162.pdf.
- Rützler K.*, Rieger G. Sponge burrowing: fine structure of *Cliona lampa* penetrating calcareous substrata // *Mar. Biol.* – 1973. – **21**, 2. – P. 144 – 162.
- Ryang Y. S.*, Yoo J. C., Lee S. H., Chai J. Y. The palearctic oystercatcher *Haematopus ostralegus*, a natural definitive host for *Gymnophalloides seoi* // *J. Parasitol.* – 2000. – **86**, 2. – P. 418 – 419.
- Sabry R. C.*, Magalhães A. R. Parasites in cultured oysters (*Crassostrea rhizophorae* and *Crassostrea gigas*) from Ponta do Sambaqui, Florianópolis, SC // *Arq. Bras. Med. Vet. Zootecnol.* – 2005. – **57**, Suppl. 2. – P. 194 – 203.
- Sallenave C.*, Pouchus Y. F., Robiou du Pont T., Lassus P., Verbist J. F. Toxicogenic saprophytic fungi in marine shellfish farming areas // *Mycopathologia.* – 2000. – **149**, 1. – P. 21 – 25.

- Sato T.* Relation between growth of oyster larvae and water temperature and the specific gravity of the upper layer of water // Quart. J. Fish. Inst. – 1948. – **1**. – P. 90 – 110.
- Sato-Okoshi W.*, Takatsuka M. *Polydora* and related genera (Polychaeta: Spionidae) around Puerto Montt and Chiloé Island (Chile), with description of a new species of *Dipolydora* // Bull. Mar. Sci. – 2001. – **68**. – P. 485 – 503.
- Sauvage C.*, Pépin J. F., Lapèque S., Boudry P., Renault T. Ostreid herpes virus 1 infection in families of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, during summer mortality outbreak: Differences in viral DNA detection and quantification using real-time PCR // Virus Res. – 2009. – **142**, 1-2. – P. 181 – 187.
- Sawyer Th. K.*, Meyer S. A. A nonfilamentous marine fungus, *Sterigmatomyces halophilus*, from mantle fluid of the Japanese oyster, *Crassostrea gigas* // J. Invertebr. Pathol. – 1977. – **29**, 3. – P. 395 – 396.
- Schets F.* Pathogenic *Vibrio* species in Dutch shellfish destined for direct human consumption // J. Food Protect. – 2010. – <http://www.faqs.org/periodicals/201004/200588421.html>.
- Schets F.*, van den Berg H. D. J. L., Engels G. B., Lodder W. J., Heerschap H. M. L.P. et al. Detection of *Cryptosporidium* and *Giardia* in Portuguese oysters (*Crassostrea gigas*) grown in the Oosterschelde, the Netherlands // IWA World Water Congress, Health Related Water Microbiology, 7 – 12 April 2002, Melbourne, Australia. – Poster 6.
- Schets F.*, van den Berg H. D. J. L., Engels G. B., Lodder W. J., de Roda Hasman A. M. *Cryptosporidium* and *Giardia* in commercial and non-commercial oysters (*Crassostrea gigas*) and water from the Oosterschelde, the Netherlands // Intern. J. Food Microbiol. – 2007. – **113**, 2. – P. 189 – 194.
- Schlicht F. G.*, Mackin J. G. *Hexamita nelsoni* sp. n. (Polymastigina: Hexamitidae) parasitic in oysters // J. Invertebr. Pathol. – 1968. – **11**, 1. – P. 35
- Секизава С.* The abnormal development of oyster gonads in Hiroshima Bay // Bull Japan. Sci. Soc. – 1934. – **9**. – P. 93 – 99. (In Japanese; цит. по: Itoh et al., 2003).
- Seo M.*, Shin D. H., Guk S. M., Oh C. S., Lee E. J. et al. *Gymnophalloides seoi* eggs from the stool of a 17th century mummy found in Hadong, the Republic of Korea // J. Parasitol. – 2008. – **94**, 2. – P. 467 – 472.
- Sergiu V.* Inventory of inshore polychaetes from the romanian coast (Black Sea) // Mediterr. Mar. Sci. – 2005. – **6**, 1. – P. 51 – 73.
- Shimazu T.* *Proctoeces maculatus* from Wakkanai, Northern Hokkaido, Japan, with comments on the validity of some other species in the genus *Proctoeces* (Trematoda: Fellodistomidae) // Proc. Jap. Soc. syst. Zool. – 1984. – No. 29. – P. 1 – 15.

- Sincero T. C. M.*, Levin D. B., Simões C. M. O., Barardi C. R. M. Detection of hepatitis A virus (HAV) in oysters (*Crassostrea gigas*) // Water Res. – 2006. – **40**, 5. – P. 895 – 902.
- Sindermann C. J.*, Rosenfield A. Principal diseases of commercially important marine bivalve mollusca and crustacean // Fish. Bull. – 1967. – **66**, 2. – P. 335 – 385.
- Sindermann C. J.* Principal Diseases of Marine Fish and Shellfish. Vol. 2. - Diseases of Marine Shellfish. – Acad. Press, N. Y., 1990. – 516 pp.
- Singh N.*, Chauhan D. K., Khare A. K. Diversity of fish nematode – *Echinocephalus chengii* n. sp. (Nematoda: Spirurida, Gnathostomatidae) from Meerut-Delhi region // J. Exp. Zool. India. – 2010. – **13**, 2. – P. 587 – 591.
- Singhas I. S.*, West T. L., Ambrose W. G. Occurrence of *Echeneibothrium* (Platyhelminthes, Cestoda) in the calico scallop *Argopecten gibbus* from North Carolina // Fish. Bull. – 1993. – **91**. – P. 179 – 181.
- Skeel M. E.* Shell-boring worms (Spionidae: Polychaeta) infecting cultured bivalve molluscs in Australia // Proc. World Maricult. Soc. – 1979. – **10**, 1-4. – P. 529 – 533.
- Sluys R.*, Faubel A., Rajagopal S., Velde G. von. A new and alien species of “oyster leech” (Platyhelminthes, Polycladida, Stylochidae) from the brackish North Sea Canal, The Netherlands // Helgol. Mar. Res. – 2005. – **59**. – P. 310 – 314.
- van Noest R. W. M.*, Boury-Esnault N., Hooper J. N. A., Rützler K. et al. (Eds) 2009. World Porifera database. Accessed through the World Register of Marine Species at <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=>.
- Sohn W. M.*, Ryang Y. S., Chai J. Y., Lee S. H. Discovery of *Gymnophalloides seoi* metacercariae in oysters from islands of the West Sea known as the habitats of palearctic oystercatchers // Korean J. Parasitol. – 1998. – **36**, 3. – P. 163 – 169.
- Soletchnik P.*, Ropert M., Mazurie J., Fleury P. G., Le Coz F. Relationships between oyster mortality patterns and environmental data from monitoring databases along the coasts of France // Aquaculture. – 2007. – **271**. – P. 384 – 400.
- Spaans A. K.* Metaplasia of the gut of the oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), caused by infection with the copepod *Mytilicola orientalis* Mori // J. Insect Patjol. – 1962. – **4**, 1. – P. 57 – 62.
- Stauber L. A.* *Pinnotheres ostreum*, parasitic on the American oyster, *Ostrea (Gryphaea) virginica* // Biol. Bull. – 1945. – **88**, 3. – P. 269 – 291.
- Stead D. G.* Preliminary note on the wafer (*Leptoplana australis*), a species of dendrocoelous turbellarian worm, destructive to oysters. – Dept. Fish. N. S. W., Sydney. – 1906. – 1907. – 6 p. (цит. по: Jennings, Newman, 1996a).

- Steele S., Mulcahy M. F. Impact of the copepod *Mytilicola orientalis* on the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Ireland // Dis. aquat. Org. – 2001. – **47**, 2. – P. 145 – 149.
- Stein J. E., Denison J. G., Mackin J. G. *Hexamita* sp. and infectious disease in the commercial oyster *Ostrea kurida* // Proc. Natl. Shellfish Assoc. – 1959. – **50**. – P. 67 – 81.
- Steuer A. *Mytilicola intestinalis* n. gen., n. sp. aus dem Darne von *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Zool. Anz. – 1902. – **25**. – P. 635 – 637.
- Stock J. H. Copepoda (Crustacea) associated with commercial and non-commercial Bivalvia in the East Scheldt, the Nertherlands // Bijdragen tot de Dierkunde. – 1993. – **63**, 1. – P. 61 – 64.
- Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean: the 100 ‘worstinvasives’ and their impacts // Mediter. Mar. Sci. – 2006. – **7**, 1. – P. 87 – 118.
- Streftaris N., Zenetos A., Papathanassiou E. Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas // Oceanogr. & Mar. Biol. – 2005. – **43**. – P. 419 – 453.
- Sugumar G., Nakai T., Hirata H., Matsubara D., Muroga K. *Vibrio splendidus* biovar II as the causative agent of bacillary necrosis of Japanese oyster *Crassostrea gigas* larvae // Dis. Aquat. Org. – 1998. – **33**, 2. – P. 111 – 118.
- Sun J., Wu X. Histology, ultrastructure, and morphogenesis of a rickettsia-like organism causing disease in the oyster, *Crassostrea ariakensis* Gould // J. Invertebr. Pathol. – 2004. – **86**, 3. – P. 77 – 86.
- Sunila I., Karolus J., Lang E. P., Mroczka M. E., Volk J. Transmission of the haplosporidian parasite MSX *Haplosporidium nelsoni* to the eastern oyster, *Crassostrea virginica* in an upweller system // Dis. Aquat. Org. – 2000. – **42**, 2. – P. 153 – 155.
- Sunotel O., Snelling W. J., McDonough N., Browne L., Moore J. E. et al. Effectiveness of standart UV depuration at inactivating *Cryptosporidium parvum* recovered from spiked Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) // Appl. Environ. Microbiol. – 2007. – **73**, 16. – P. 5083 – 5087.
- Takeuchi T., Takemato Y., Matsubara T. Hematological study of bacteria-infected oysters // Rep. Hiroshima Prefect. Fish. Exp. Sta. – 1960. – 22. – P. 1 – 7 (In Japanese) (цит. по: Sindermann, 1967).
- Tamburrini A., Pozio E. Long-term survival of *Cryptosporidium parvum* oocysts in seawater and in experimentally infected mussels (*Mytilus galloprovincialis*) // Int. J. Parasitol. – 1999. – **29**, no. 5. – P. 711 – 715.
- Tanaka M., Fujiwara M. Predation of polyclad flatworm *Stylochus* sp. to spats of “Iwagaki” oyster *Crassostrea nippona* // Kyoto Furitsu Kaiyo Senta Kenkyu Hokoku. – 2000. – No. 22. – P. 6 – 9.

- Tanaka O.* On copepods associated with marine pelecypods in Kyushu // J. Fac. Agricult., Kyushu Univ. – 1961. – **11**, 3. – P. 249 – 273 with 16 tables.
- Thangavelu R., Muthiah P.* Predation of oyster *Crassostrea madrasensis* by gastropod *Cymatium cingulatum* (Lamarck) in the oyster farm at Tuticorin // Proc. Symp. on Coastal Aquaculture. – 1982. – Part 2, MBAI, 12 – 18 January 1980, Cochin. – P. 488 – 494.
- Thieltges D. W.* Effect of infection by the metacercarial trematode *Renicola roscovita* on growth in intertidal blue mussel *Mytilus edulis* // Mar. Ecol. Progr. ser. – 2006. – **319**. – P. 129 – 134.
- Tun K. L., Itoh N., Shimizu Y., Yamanoi H., Yoshinaga T., Ogawa A. K.* Pathogenicity of the protozoan parasite *Marteilioides chungmuensis* in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Intern. J. Parasitol. – 2008a. – **38**, 2. – P. 211 – 217.
- Tun K. L., Itoh N., Ueki N., Yoshinaga T., Ogawa A. K.* Relationship between *Marteilioides chungmuensis* infection and reproduction in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // J. Invertebr. Pathol. – 2007. – **96**, 3. – P. 205 – 212.
- Tun K. L., Shimizu Y., Yamanoi H., Yoshinaga T., Ogawa A. K.* Seasonality in the infection and invasion of *Marteilioides chungmuensis* in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* // Dis. Aquat. Org. – 2008b. – **80**, 2. – P. 157 – 162.
- Ueki Y., Shoji M., Okimura Y., Miyota Y. et al.* Detection of *Sapovirus* in oysters // Microbiol. & Immunol. – 2010. – **54**, 8. – P. 483 – 486.
- Uwate K. R., Kunatuba P., Raobati B., Tenakanai C.* A review of aquaculture activity in the Pacific Islands region // Pacific Island Development Program. – East-West Center, Honolulu, 1984. (цит. по: Eldredge, 1994).
- Vacelet J., Bitar G., Dailianis Zibrowius T. H., Perez T.* A large encrusting sponge in the Eastern Mediterranean Sea // Mar. Ecol. – 2008. – **29**. – P. 237 – 247.
- Van Broekhoven W.* Macrofaunal diversity on beds of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Oosterschelde estuary // Animal Sciences Group, Wageningen. – 2005. – 36 p.
- Vasconcelos G. J., Lee J. S.* Microbial flora of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) subjected to ultraviolet-irradiated seawater // Appl. Microbiol. – 1972. – **23**, 1. – P. 11 – 16.
- Vásquez-Yeomans R., Cáceres-Martínez J., Huerta A. F.* Herpes-like virus associated with eroded gills of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Mexico // J. Shellfish Res. – 2004. – **23**, 2. – P. 417 – 419.
- Vásquez-Yeomans R., Garcia-Ortega M., Cáceres-Martínez J.* Gill erosion and herpesvirus in *Crassostrea gigas* cultured in Baja California, Mexico // Dis. Aquat. Org. – 2010. – **89**, 2. – P. 137 – 144.

- Vivares C. P., Papayanni P., Quiot J.-M. In vivo and in vitro study of the pathogenic effect of *Hexamita nelsoni* Schlicht et Mackin, 1968, on oysters // Aquaculture. – 1987. – **67**, 1-2. – P. 165 – 170.
- Waechter M., Le Roux F., Nicolas J. L., Marissal E., Berthe F. Characterisation of *Crassostrea gigas* spat pathogenic bacteria // C. R. Acad. Sci. Biol. – 2002. – **325**, 3. – P. 231 – 238.
- Wang Z., Lu X., Liang Y. A 1-year investigation of the parasite *Haplosporidium nelsoni* (MSX) in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* from Dayaowan Bay, China // Parasitol. Res. – 2010a. – **107**, 1. – P. 189 – 193.
- Wang Z., Lu X., Liang Y., Wang C. *Haplosporidium nelsoni* and *H. costale* in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* from China's coasts // Dis. Aquat. Org. – 2010b. – **89**, 3. – P. 1223 – 228.
- Warburton F. E. The behavior of sponge larvae // Ecology. – 1966. – **47**. – P. 672 – 674.
- Wargo R. N., Ford S. E. The effect of shell infestation by *Polydora* sp. and infection by *Haplosporidium nelsoni* (MSX) on the tissue condition of oysters, *Crassostrea virginica* // Estuaries. – 1993. – **16**, 2. – P. 229 – 234.
- Watanabe M. Antioxidant activity of *Crassostrea gigas* meat extract in diabetic mice // Oyster Res. Inst. News: Spec. Edit. Proc. 1st & 2nd Intern. Symp. – 2010. – No. 24. – P. 31 – 38.
- Wesche S. J., Adlard R. D., Hooper J. N. A. The first incidence of clionid sponges (Porifera) from the Sydney rock oyster *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley, 1933) // Aquaculture. – 1997. – **157**, 1 – 2. – P. 173 – 180.
- Wilson C. B. A new copepod from Japanese oysters transplanted to the Pacific coast of the United States // J. Wash. Acad. Sci. – 1938. – **28**. – P. 284 – 288.
- Wilson J. R. The health status of two species of Tasmanian farmed shellfish *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and *Ostrea angasi* (Sowerby, 1781). – Thesis for the degree of Masters of Applied Science on Aquaculture by Research. – Univ. Tasmania, March 1993. – Accessed through http://eprints.utas.edu.au/8397/1/01_front_Wilson_Thesis.pdf.
- Woelke C. E. The flatworm, *Pseudostylochus oestrophagus* Hyman, a predator of oysters // Proc. Natl. Shellfish. Assoc. – 1957. – **47**. – P. 62 – 67.
- Woelke C. E. Pacific oyster *Crassostrea gigas* mortalities with notes on common oyster predators in Washington waters // Proc. Natl. Shellfish. Assoc. – 1961. – **50**. – P. 53 – 66.
- Wolff W. J. Non-indigenous marine and estuarine species in Netherlands // Zool. Med. Leiden. – 2005. – **79**, 1. – P. 1 – 116.
- Wu X. Z., Pan J. P. Studies on rickettsia-like organism disease of the tropical marine pearl oyster I. The fine structure and morphogenesis of *Pinctada*

- maxima* pathogen rickettsia-like organism // J. Invert. Pathol. – 1999. – **73**. – P. 162 – 172.
- Yamaguti S. Systema Helminthum. Vol. III. Nematodes of Vertebrates. Part 1 and 2. – Interscience Publ., New York. – 1961. – 1261 pp.
- Yeri M., Kaburaki T. Descriptions of some Japanese polyclad turbellaria // J. College Sci., Tokyo Imperial. Univ. – 1918. – **39**, 9. – 60 pp.
- Zhou J., Ji W.-W., Li X.-Z. Records of *Polydora* complex spionids (Polychaeta: Spionidae) from China's coastal waters, with emphasis on parasitic species and the description of a new species // Mar. Fish. – 2010. – **32**, 1. – P. 1 – 15.
- Zottoli R. A., Cariker M. R. Burrow morphology, tube formation, and microarchitecture of shell dissolution by the spionid polychaete *Polydora websteri* // Mar. Biol. – 1974. – **27**, 4. – P. 307 – 316.

**ПЕРЕЧЕНЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ВИДОВ
ВИРУСОВ, БАКТЕРИЙ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
ЖИВОТНЫХ
(ПОМИМО *CRASSOSTREA GIGAS*),
УПОМИНАЕМЫХ В ТЕКСТЕ**

Viruses

Aichi virus – 89 ¹
 AiV – 89
 AVs – 89
 EVs – 89
 Herpes-like virus – 25
 IPNV – 100
 JOV-1 – 99
Norwalk-like virus – 88
 NLVs – 88
 Ostreid herpes virus 1 – 26
 OsHV-1 – 26, 151, 152
 RVs – 89

Bacteria

Aeromonas hydrophyla – 90
Chlamydia-like organism – 34
Escherichia coli – 91, 166
Nocardia crassostreae – 33
Nocardia sp. – 33, **34**
Pseudomonas spp. – 166

Rickettsia-like organisms – 32, 152
Streptococcus faecalis – 91
Tenacibaculum crassostreae – 153
Vibrio aestuarianus – 31, 33, 152, 153
V. aestuarianus subsp. *francensis* – 30
V. alginolyticus – 90, 91
V. cholerae – 166
V. crassostreae – 31
V. fluvialis – 90
V. gigantis – 31
V. harveyi – 153
V. neptunius – 152
V. parahaemolyticus – 90, 91, 165, 166
V. splendidus – 26, 29, 30, 90, 152, **153**
V. splendidus biovar II – 30, 31
V. tubiashi – 31, 152
V. vulnificus – **90**, 165, 166

Fungi

Myotomus ostrearum – 37
Ostracoblabe implexa – 24, 36, 37, **38**, 102, 103, 123, 143, 145, **146**, 147, 168
Sterigmatomyces halophilus – 40

¹ Здесь и далее цифрой обозначен номер страницы, на которой тот или иной вид упоминается в тексте; жирным шрифтом выделен номер соответствующей страницы с иллюстрацией данного вида.

Protozoa

- Bonamia exitiosa* – 44
B. roughleyi – 51
B. ostreae – 44, 45
Cryptosporidium parvum – 92, 93
Cryptosporidium sp. – **92**
Gregarina-like protozoa – 155
Haplosporidium costale – 48, 50, 155
H. nelsoni – 48 – 50, 155
Haplosporidium sp. – **48**
Hexamita inflata – 45
H. nelsoni – 45, **46**,
Marteilia refringens – 43, 44
Marteilioides chungmuensis – 43, 155
MSX – 48
Mikrocytos mackini – 51
M. roughleyi – 51
Nematopsis legeri – **47**, 103, 143, 147, 148
Nematopsis sp. – 47
Perkinsus beihaiensis – 42
P. marinus – 10, 41, 42, 49, 53, 154
P. olseni – 42
SSO – 48
Stegotricha enterikos – 52
Stegotricha sp. – 53
Trichodina sp. – 52, 104
Urosporidium spisuli – 158

Turbellaria

- Paravortex* sp. – 56, 57
Pseudostylochus ostreophagus – 54 – 56, 104, 156, 163
Pseudostylochus sp. – 55
Stylochus ellipticus – 156
S. frontinalis – 156
Stylochus (Imogine) ijimai – 55
Stylochus sp. – 54
Urastoma cyprinae – 56, **57**, 102, 143

Trematoda

- Gymnophalloides seoi* – 94, **95**, 96, 167
G. tokiensis – 94, 97
Proctoeces maculatus – 58, **59**
P. ostreae – 58
Renicola roscovita – 59, 60

Cestoda

- Tylocephalum* sp. – **61**

Nematoda

- Echinocephalus crassostreai* – 97, 98
E. sinensis – 97, 98
Echinocephalus sp. – 98, **99**, 157

Crustacea

- Anthessius* ssp. – 70, 104
Artemia salina – 132
Hermannella longichaeta – 104
H. longicaudata – 104
Hermannella spp. – 70
Macrochiron fucicolum – 69
Midicola ponticus – 63, 67, 68, **69**, 70
Modiolicola bifidus – 70, 104
M. gracilicaudus – 70, 104
Mycicola ostreae – 63, 67, 68
Mytilicola intestinalis – 64 – 67
M. orientalis – 64, 65, 158
M. ostreae – 64
Mytilicola sp. – 63, **64**
Ostrincola koe – 68
O. similis – 67
Ostrincola sp. (*japonica*?) – 68
Ostrincola sp. – 68, 104
Pinnotheres novaezelandiae – **71**
P. ostreum – 71
P. pisum – 86

P. sinensis – 71
Pseudomyicola spinosus – 63, 68, **69**,
70, 86
Scylla serrata – 76 *Zaops ostreum* –
71, **72**

Polychaeta

Boccardia acus – 74
B. chilensis – 74
B. knoxi – 74, 86
B. otakouica – 74
B. proboscidea – 74
Boccardia sp. – 77
Boccardiella hamata – 74
Brania clavata – 108
Dipolydora giardi – 163
Dorvillea rubrovittata – 108
Eriphia verrucosa – 148
Euchone olegi – 104, 105
Eulalia viridis – 107
Eumida sanguinea – 107
Fabricia sabella – 107
Ficopomatus enigmatica – 107
Hydroides elegans – 8
Hydroides sp. – 107
Janua pagenstecheri – 108
Lysidice ninetta – 103, 108, **109**
Micronephthys stammeri – 108
Neanthes succinea – 107
Nereis zonata – 107
Phyllodoce (Anaitides) maculata –
107
Platynereis dumerilii – 107
Polycirrus jubatus – 107
Polydora ciliata – 102, 103, 104, 106,
109, 110, 117, 121, **122**, 143, 148
P. haswelli – 74, 163
P. hoplura – 74, 104, 123
P. rickettsi – 163
P. triglanda – 74

P. uncinata – 163
P. websteri – **74**, 75, **76**, 103, 107,
109, **110** – **112**, 113, **114**, **115**, 117,
118, **119**, 120, 121, 159, 163, 168,
169
Pomatoceros triqueter – 107
Protodorvillea kefersteini – 108
Pseudopolydora diopatra – 159
Pterocirrus macroceros – 107
Trypanosyllis zebra – 107, 108
Typosyllis hyalina – 108

Porifera

Cliona celata – 10, 80, **81**
C. vastifica – 81, 102, 103, 123
Cliona sp. – 104
Pione vastifica – 81, 82, 103, 123,
124, 125, **126**, 127, **128** – **130**, 131 –
141, 143, 148 – 150, 160, 168

Mollusca

Argopecten gibbus – 157
Aspidopholas oblecta – 162
Cerastoderma edule – 60
Ceratostoma inornatum – 83, 160
Crassostrea angulata – 14, 15, 23, 24,
52
C. ariakensis – 32, 42, 152, 156
C. corteziensis – 32, 41
C. gasar – 77
C. gigas gigas – 16
C. gigas laperousii – 16
C. gigas kumamoto – 16
C. glomerata – 69
C. hatchery – 39
C. hongkongensis – 42
C. madrasensis – 162
C. rivularis – 156
C. rhizophorae – 161

C. virginica – 5, 14, **41**, 42, 48 – 50, 53, 155
Crepidula fornicata – 10, 80, 84, **85**, 86, 160
Cymatium (*Linatella*) *cingulatum* – 161, 162
Cymatium (*Septa*) *pileare* – 161
Gastrochaena dubia – 102, 143, 162
Gryphaea angulata – 15
Haliotis spp. – 163
Hiatella arctica – 104, 105
Meretrix meretrix – 68
Mytilus coruscus – 64
M. edulis – 60
M. galloprovincialis – 100, 138
Ocinebrella inornatus – **83**, 84, 160
Ocinebrina inornata – 83, 160, 161, 163
Odostomia fujitanii – 104, 105
Odostomia (*Evalea*) *culta* – 104, 105
O. plicata – 104
Ostrea angulata – 15
O. conchaphila – 46
O. cucullata – 138
O. denselamellosa – 14
O. edulis – **12**, 14, 22, 23, 37, **38**, 44, 45, **47**, 49, 66, 102, 103, 124, 141, 142, 143, 144, 146 – 150, 152
O. gigas – 15
O. laperousii – 15
O. lurida – 46, 49, 55
O. talienwhanensis – 15
Ostreola conchaphila – 84
Petricola lithophaga – 102, 143
Pinctada maxima – 49
Rapana venosa – 142, 161, 168
Reishia bronni – 161
Rissoa splendida – 59
Saccostrea glomerata – 6
S. cucullata – 138
Stramonita haemastoma – 161
Thais bronni – 161
Thais haemastoma – 161
Thais (*Thalessa*) *tumulosa* – 161
Tritonalia japonica – 161
Urosalpinx cinereus – 161, 163

**ПЕРЕЧЕНЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ВИДОВ
ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ,
УПОМИНАЕМЫХ В ТЕКСТЕ**

Pisces

Aetobatus flagellum – 97

Oncorhynchus mykiss – 100

Salmo salar – 100

Scophthalmus maximus – 100

Aves

Haematopus ostralegus – 94