

УДК 593.17

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХОНОТРИХ (CILIOPHORA, CHONOTRICHIA) ФАУНЫ УКРАИНЫ СООБЩЕНИЕ 2. *HELIOCHONA PONTICA*

И. В. Довгаль

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина
E-mail: dovgal@dovgal.kiev.ua

Получено 16 апреля 1999

Распространение и изменчивость хонотрих (Ciliophora, Chonotrichia) фауны Украины. Сообщение 2. *Heliochona pontica*. Довгаль И. В. — Изучено распространение комменсала морских и солоноватоводных гаммарид — *Heliochona pontica* Jankowski, 1973. Данный вид, вероятно, обитает на всем северном побережье Черного и Азовского морей. Для *H. pontica* характерно наличие связи между размерными характеристиками и такими абиотическими и биотическими факторами, как температура воды, соленость и вид хозяина. Региональные особенности изменчивости гелиохон связаны с комплексным воздействием упомянутых факторов.

Ключевые слова: хонотрихи, распространение, изменчивость, факторы.

The Distribution and Variability of Chonotrichs (Ciliophora, Chonotrichia) of Ukrainian Fauna. Communication 2. *Heliochona pontica*. Dovgal I. V. — The distribution of *Heliochona pontica* Jankowski, 1973, the commensal of marine gammarid amphipods have been investigated. This species is probably distributed along the northern coast of the Black and Azov Seas. Dependence of sizes of chonotrichs' body upon both abiotic and biotic factors, such as temperature of water, salinity and species of the host, is characteristic for *H. pontica*. The regional peculiarities of heliochons variability are connected with the complex influence of the mentioned factors.

Key words: chonotrichs, distribution, variability, factors.

В настоящем сообщении анализируются распространение и изменчивость морского вида хонотрих *Heliochona pontica* Jankowski, 1973. Данная цилиата была описана А. В. Янковским (1973) с побережья Черного моря вблизи Алушты, затем о находке этой инфузории на гаммаридах с черноморского побережья Крыма в районе Карадагского заповедника и в окр. Севастополя (бухты Омега, Карантинная и Мартынова) упоминали Н. Н. Найденова и Т. Н. Мордвинова (1981); позднее этот вид был обнаружен на северном побережье Азовского моря (Довгаль, 1983). Обычная локализация вида — жабры хозяев. Указание Ф. Морато и Е. Смолла (Morado, Small, 1995) на поселение *H. pontica* на придатках тела гаммарид со ссылкой на работу А. В. Янковского (1972) ошибочно — в этой работе данный вид хонотрих не упоминается. В качестве хозяина *H. pontica* А. В. Янковский (1973) указал *Gammarus locusta* Linne, 1758, но с оговоркой, что этот вид гаммарид не встречается в Черном море и данное определение провизорно. Н. Н. Найденова и Т. Н. Мордвинова (1981) отмечали вид на *G. olivii* M.-Edwards, 1830 и *G. insensibilis* Stock, 1966. В Азовском море гелиохоны были обнаружены только на *G. insensibilis*.

Ареал данного вида, видимо, ограничен Черным и Азовским морями. В литературе не упоминаются какие-либо расовые отличия у данного вида хонотрих, связанные с видом хозяина или иными факторами.

Материал собирали и обрабатывали согласно методикам, указанным в сообщении 1 (Довгаль, 2000). Соленость в местах сбора определяли с помощью титрования $AgNO_3$ по хлору. Определяли следующие параметры хонотрих (рис. 1): длина тела, максимальная ширина тела (несколько ниже макронуклеуса), длина и ширина предротовой воронки (ПВ), размеры макронуклеуса (Ма), длина шипов ПВ. Кроме того, определяли отношения длины тела к его ширине и длины ПВ к ширине ПВ, а также интенсивность заселения хозяев (среднее число особей инфузорий на жабре). Измерялись только особи хонотрих, полностью прошедшие метаморфоз, одинаково сориентированные и не находящиеся на ранних этапах почкования. Кроме оценки выборочных параметров и корреляционного

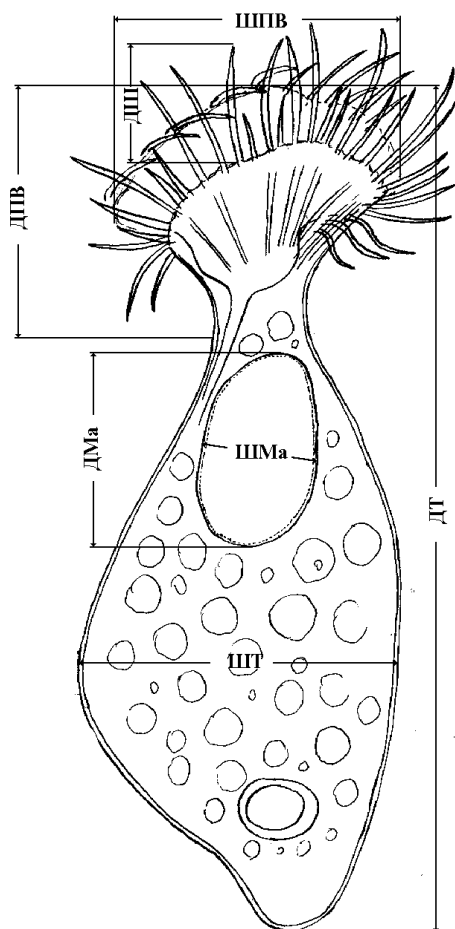


Рис. 1. Размерные характеристики *H. pontica*. ДТ — длина тела; ДПВ — длина предротовой воронки; ДШ — длина шипов; ДМа — длина макронуклеуса; ШТ — ширина тела; ШПВ — ширина предротовой воронки; ШМа — ширина макронуклеуса.

Fig. 1. Dimensions of *H. pontica*. ДТ — body length; ДПВ — peristomal funnel length; ДШ — spines length; ДМа — macronucleus length; ШТ — body width; ШПВ — collar width; ШМа — macronucleus width.

моря (Довгаль, 1983). Особи хонотрих с *G. insensibilis* из Азовского моря у с. Кирилловка (пункт 7) отличались более крупными размерами, чем гелиохоны из других выборок. Хонотрихи из пункта 8 имели наименьшие значения размерных характеристик. Однако различия между средними отдельными параметрами хонотрих из разных выборок оказались недостоверными.

Связь между размерными характеристиками *H. pontica* и такими абиотическими факторами, как температура и соленость воды, оценивалась с помощью корреляционного анализа. Однако полученные значения коэффициента корреляции оказались низкими и недостоверными.

В то же время, в результате факторного анализа были выделены 3 общих фактора (табл. 2), первый из которых характеризуется максимальным влиянием на длину тела, длину и ширину ПВ; второй — на длину Ма и длину шипов ПВ; третий — на ширину тела и ширину Ма. Влияние общих факторов варьирует от 20% до 29%, а суммарное влияние составляет 72%.

анализа применялись факторный, дискриминантный и дисперсионный анализ (Плохинский, 1961; Лиєпа, 1980; Компьютерная биометрика, 1990).

Хонотрихи были обнаружены в следующих пунктах (рис. 2); ниже указаны виды хозяев, показатели температуры воды и солености и даты сборов.

1. Черное море, Ягорлыцкий кут, территория Черноморского государственного заповедника. *Gammarus* sp. $t_{\text{воды}}=24^{\circ}\text{C}$, соленость 12,4‰, 01.07.1983.

2. Республика Крым, оз. Донузлав. Хозяин — *Gammarus aequicauda* (Martyunov, 1931), $t_{\text{воды}}=26^{\circ}\text{C}$, соленость 20‰, 07.07.1983.

3. Азовское море, Обиточный залив. *G. insensibilis*. $t_{\text{воды}}=21^{\circ}\text{C}$, соленость 11,4‰, 26.06.1982 г.; *G. insensibilis*, $t_{\text{воды}}=21^{\circ}\text{C}$, соленость 12‰, 21.06.1995.

4. Азовское море, лиман у устья р. Берда. *G. insensibilis*. $t_{\text{воды}}=29^{\circ}\text{C}$, соленость 10,09‰, 28.05.1982.

5. Азовское море, Утлюкский лиман. *G. insensibilis*, $t_{\text{воды}}=22^{\circ}\text{C}$, соленость 15,5‰, 22.05.1982.

6. Азовское море, Молочный лиман у с. Кирилловка Запорожской обл. *G. insensibilis*, $t_{\text{воды}}=20^{\circ}\text{C}$, соленость 12,7‰, 21.05.1982.

7. Азовское море у с. Кирилловка. *G. insensibilis*, $t_{\text{воды}}=19^{\circ}\text{C}$, соленость 10,09‰, 21.05.1982.

8. Озеро на Соленоозерном участке Черноморского государственного заповедника. Кордон № 1. *Gammarus* sp. $t_{\text{воды}}=27^{\circ}\text{C}$, соленость 14‰, 30.06.1983.

9. Черное море, Тендровский залив, территория Черноморского государственного заповедника. *G. subtipicus* Stock, 1966, *G. aequicauda*, $t_{\text{воды}}=27^{\circ}\text{C}$, 03.07.1983.

Результаты промеров *H. pontica* приведены в таблице 1. Средние размеры тела инфузорий соответствуют полученным ранее для особей из Азовского

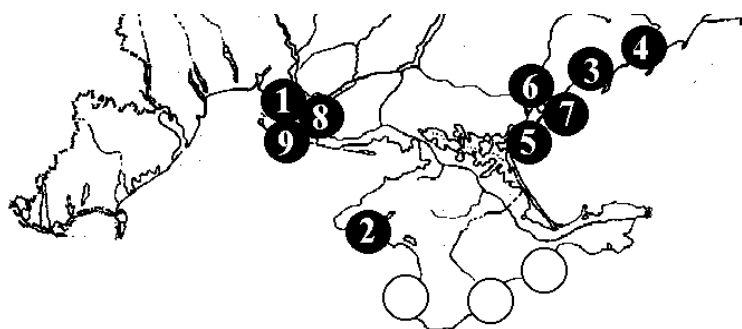


Рис. 2. Пункты находок *H. pontica* на территории Украины. Номера пунктов соответствуют их нумерации в тексте статьи. Местонахождения, обозначенные неокрашенными кружками, проставлены по литературным данным.

Fig. 2. Localities of *H. pontica* in Ukraine. Numbers of localities are correspond to their numbering in the text. The sites designated by blank circles are based on the literary data.

Дискриминантный канонический анализ проведен с целью выявления наличия или отсутствия сходства между особями *H. pontica* с хозяев разных видов: *G. insensibilis* и *G. aequicauda*. Вычисленная дискриминантная функция не позволяет получить достаточно высокую долю правильных классификаций, а уровни значимости во всех случаях оказались ниже 0,05.

При проведении дисперсионного анализа в качестве факторов были выбраны вид хозяина, температура воды, ее соленость и регион. В последнем случае в качестве градаций фактора использовались Черное и Азовское море.

Влияние факторов сначала оценивалось с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Он показал наличие достоверного влияния всех 4 факторов на изменчивость и численность хонотрих в изученных местообитаниях. С таким фактором, как вид хозяев, оказалась связана изменчивость длины ПВ (критерий Фишера, $F_{\phi}=6,35$; $p=0,01$) и ширины ПВ ($F_{\phi}=7,24$; $p=0,01$); соленость достоверно влияет на пропорции ПВ ($F_{\phi}=5,15$; $p=0,05$) и интенсивность заселения ($F_{\phi}=16,62$; $p=0,001$); с температурой связаны длина Ма ($F_{\phi}=9,23$; $p=0,01$), отношение длины Ма к ширине ($F_{\phi}=9,97$; $p=0,01$) и число особей на жабре ($F_{\phi}=12,61$; $p=0,001$). С таким фактором, как регион, оказалась достоверно связана изменчивость длины ПВ ($F_{\phi}=10,69$; $p=0,002$), длины Ма ($F_{\phi}=9,40$; $p=0,003$), пропорций тела ($F_{\phi}=16,58$; $p=0,0001$), пропорций Ма ($F_{\phi}=14,47$; $p=0,0003$) и интенсивности заселения ($F_{\phi}=15,56$; $p=0,0003$).

Обращает на себя внимание то, что, как и в случае с пресноводным видом *Spirochona gemmipara* Stein, 1852 (Довгаль, 2000), разные факторы влияют на сходные размерные характеристики, что, на наш взгляд, свидетельствует о совместном влиянии группы факторов. Регион и соленость не являются независи-

Таблица 1. Размерные характеристики *Heliochona pontica* из разных местообитаний (номера пунктов соответствуют их нумерации в тексте)

Table 1. Dimensions of the *H. pontica* from different localities (numbers of localities correspond to their numbering in the text)

Размерная характеристика, мкм	Пункт находок								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина тела	58,57	51,56	52,84	57,20	58,13	51,73	63,12	49,25	60,71
Ширина тела	25,71	19,69	16,36	17,20	21,25	19,81	21,04	19,00	22,86
Длина ПВ	15,14	17,19	10,45	17,60	18,13	13,46	21,57	12,25	20,36
Ширина ПВ	23,71	27,81	20,50	32,80	23,33	21,54	33,93	18,00	31,96
Длина МА	12,86	9,06	24,43	12,80	12,71	12,12	12,10	9,50	13,75
Ширина МА	9,14	7,50	8,52	8,40	7,92	7,88	7,36	7,75	8,75
Длина шипов ПВ	10,57		11,36	10,80	10,00	8,08	8,94	7,25	

Таблица 2. Матрица факторного отображения, построенная по размерным характеристикам *H. pontica* (звездочкой обозначены факторные нагрузки, превышающие 0,7)

Table 2. The factor pattern of *H. pontica* dimensions (marked loadings are >0,7)

Размерные характеристики	Факторные нагрузки		
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Длина тела	0,735978*	-0,207208	0,431003
Ширина тела	0,235483	0,148750	0,828897 *
Длина ПВ	0,817071*	0,170537	0,211661
Ширина ПВ	0,836827*	0,010877	-0,149589
Длина Ма	-0,123300	-0,880854*	-0,002105
Ширина Ма	-0,045602	-0,263050	0,786751 *
Длина шипов ПВ	0,201680	-0,701352*	0,122340
Сумма квадратов	2,022957	1,431256	1,573960
Влияние	0,288994	0,204465	0,224851

мыми факторами, а характер материала, собранного в летний период, не позволил получить градаций температуры, общих для всего массива данных. Поэтому двухфакторный дисперсионный анализ проводился для оценки влияния двух факторов — вида хозяев и солености. Оказалось, что изменчивость ширины ПВ в основном связана с видом хозяев ($F_{\phi}=5,94$; $p=0,01$).

Наиболее показательным оказалось совместное влияние двух упомянутых факторов на длину тела и длину ПВ гелиохон. Двухфакторный анализ показал отсутствие влияния этих факторов по отдельности и одновременно высокую степень их совместного влияния ($F_{\phi}=3,85$; $p=0,05$ для длины тела и $F_{\phi}=3,94$; $p=0,05$ для длины ПВ). Такой результат связан с различиями в направлении изменчивости указанных размерных характеристик на разных видах хозяев. Как видно из рис. 3 и 4, на *G. insensibilis* значения групповых средних длины тела и ширины ПВ гелиохон возрастают с повышением солености, а на *G. aequicauda* уменьшаются.

H. pontica, вероятно, обитает на всем северном побережье Черного и Азовского морей. Носителями этой цилиаты являются до 100% гаммарид *H. pontica* встречается на хозяевах 4 видов: *Gammarus insensibilis*, *G. olivii*, *G. aequicauda*, *G. subtipicus*. На двух последних видах эти хонотрихи отмечены впервые. Поскольку в первоописании (Янковский, 1973) хозяин этой хонотрихи определен неверно, в качестве типового хозяина для *H. pontica* мы обозначаем *G. insensibilis*. По-видимому, данный вид хонотрих приурочен к роду *Gammarus*, так как не отмечался на представителях других родов гаммарид из тех же местообитаний.

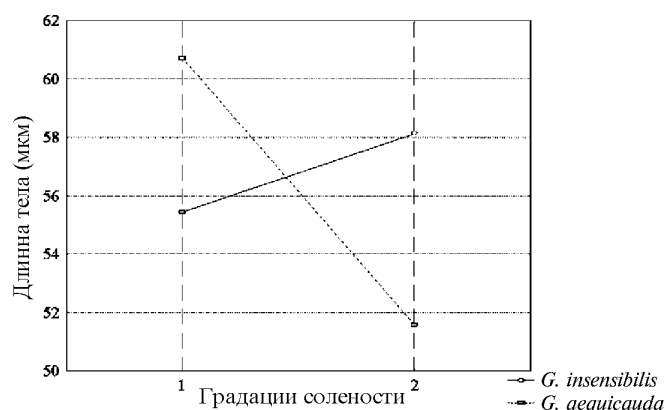


Рис. 3. Распределение групповых средних длины тела *H. pontica* по градациям солености на разных видах хозяев (по результатам двухфакторного дисперсионного анализа).

Fig. 3. Plot of means of *H. pontica* body length versus salinity gradations for different host species (based on results of the two-way ANOVA).

Для *H. pontica*, как и для *S. gemtipara* (Довгаль, 2000), характерно наличие связи между размерными характеристиками и такими абиотическими и биотическими факторами, как температура воды, соленость, регион и вид хозяина. При этом особенности изменчивости *H. pontica* связаны с комплексным воздействием нескольких факторов. К числу ведущих могут быть отнесены соленость и вид хозяина.

Особенно наглядно совместное влияние этих факторов на параметры *H. pontica*. А. В. Янковский (1973) в диагнозе рода *Heliochona* указывал на то, что его представители не выдерживают опреснения и не встречаются в эстуариях. *H. pontica*, вероятно, представляет исключение, выдерживая опреснение до 10‰. Но именно изменение солености, по всей видимости, является для данного вида важнейшим фактором изменчивости. Ранее отмечалось (Довгаль, 1983), что оптимальной для вида является соленость 13–16‰. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показывают наличие не только некоторой разницы в изменениях групповых средних размерных характеристик при изменениях результирующего фактора, как в случаях, которые анализировались в сообщении 1 (Довгаль, 2000), но и разной направленности этих изменений у *H. pontica* с разных хозяев.

Г. Ф. Гаузе (1984) указывал на приспособительное значение изменения размеров пресноводных инфузорий *Paramecium bursaria* (Ehrenberg) при повышении солености и температуры, отмеченного в лабораторных культурах. При этом одни расы вида при повышении солености уменьшали размеры, другие не менялись, а в некоторых случаях отмечалось увеличение размеров. Названный автор объясняет такие различия разными изменениями темпа деления инфузорий. Упомянутая картина очень сходна с полученной для *H. pontica* с разных видов хозяев (рис. 3, 4), хотя следует отметить, что для цилиат, размножающихся почкованием, связь между размерами и темпом размножения менее очевидна. Возможно, здесь более существенно изменение скорости метаморфоза томитов. Кроме того, *Heliochona* — исходно морской род хонотрих, для представителей которого, в частности *H. pontica*, адаптивные изменения размеров связаны скорее со снижением солености.

Характерно, что по результатам факторного анализа только 28% приходится на влияние специфического фактора и фона. Существенное влияние общих факторов, на наш взгляд, свидетельствует о том, что значительную долю изменчивости *H. pontica* составляют адаптивные модификации.

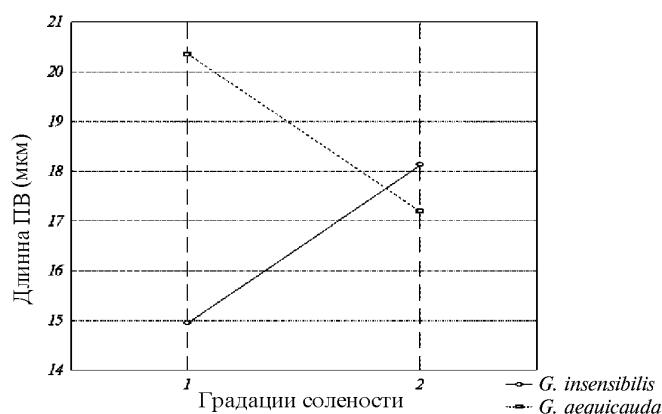


Рис. 4. Распределение групповых средних длины предротовой воронки *H. pontica* по градациям солености на разных видах хозяев (по результатам двухфакторного дисперсионного анализа).

Fig. 4. Plot of means of *H. pontica* peristomal funnel length versus salinity gradations for different host species (based on results of the two-way ANOVA).

В целом и для морских, и пресноводных хонотрих фауны Украины характерна изменчивость, связанная с биотическими (вид хозяина) и абиотическими (температура, соленость) факторами. Большинство факторов, вероятно, не является независимыми, существенными могут быть и корреляции между ними.

Прямой зависимости между особенностями морфологии инфузорий и поселением на определенных видах хозяев, подобной упоминавшейся для сукторий (Matthes, 1954), у хонотрих не наблюдали. Для изучавшихся нами видов характерны различия в реакции на абиотические факторы, связанные с поселением на разных видах хозяев. Подобные различия можно объяснить, например, особенностями функционирования жабр гаммарусов разных видов или иными причинами. По всей видимости, изменчивость размерных характеристик хонотрих определяется сложным взаимодействием группы факторов. Влияние на изменчивость хонотрих такого фактора, как регион, также связано с комплексным воздействием упомянутых факторов.

По-видимому, отмеченные у хонотрих изменения в основном являются модификациями. Но вполне вероятно и наличие генетически обусловленных адаптивных изменений, которые имеют сходное фенотипическое проявление за счет экологической общности их приспособительного значения (Гаузе, 1984). Возможно, что при поселении хонотрих на новых видах хозяев с существенно отличающейся экологией или проникновении их хозяев в местообитания с более широким диапазоном изменений факторов среды такие отличия создавали предпосылки для формообразования у комменсалов.

В случае пресноводных хонотрих наличие подобных тенденций могло послужить основой для адаптивной радиации спирохонид при проникновении их (вместе с хозяевами) в оз. Байкал с его широким спектром местообитаний, в результате чего сформировалась эндемичная фауна инфузорий данного семейства (Янковский, 1973). Для морских представителей *Chonotrichia* формообразование могло быть связано как с поселением на новых видах хозяев, так и с проникновением хозяев хонотрих в местообитания с пониженной соленостью.

Благодарности

Автор глубоко признателен Е. Б. Маккавеевой (ИНБЮМ НАН Украины) и Е. Г. Бошко (Институт зоологии НАН Украины) за помощь в определении гаммарид.

Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Галл Я. М. Экология и эволюционная теория. — Л.: Наука, 1984. — С. 5–105.

Довгаль И. В. *Heliochona pontica* (Ciliophora, Chonotricha) — в Азовском море // Вестн. зоологии. — 1983. — 17, № 6. — С. 72–74.

Довгаль И. В. Распространение и изменчивость хонотрих (Ciliophora, Chonotrichia) фауны Украины. Сообщение 1. *Spirochona gemmipara* // Вестн. зоологии. — 2000. — 34, № 4–5. — С. 87–92.

Компьютерная биометрика / Под ред. В. Н. Носова. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 232 с.

Лиена И. Я. Математические методы в биологических исследованиях. Факторный и компонентный анализы. — Рига: Изд-во Латв. гос. ун-та, 1980. — 104 с.

Найденова Н. Н., Мордвинова Т. Н. Паразиты и комменсалы прибрежных ракообразных Черного моря // Симпоз. по паразитол. и патологии морских организмов: Тез. докл. — Л.: Наука, 1981. — С. 61–69.

Плохинский Н. А. Биометрия. — Новосибирск: Изд-во Сибир. отд. АН СССР, 1961. — 364 с.

Янковский А. В. Комменсологические очерки. 3. Новые роды *Chonotricha Exogemmina* — симбионты Isopoda, Amphipoda и Decapoda // Зоол. журн. — 1972. — 51, 11. — С. 1617–1624.

Янковский А. В. Инфузории. Подкласс Chonotricha. — Л.: Наука, 1973. — 355 с. — (Фауна СССР; 2. Вып. 1).

Matthes D. Suktorienstudien VII. *Discophrya buckei* (Kent), eine formenreiche Art der Linguifera-Gruppe // Zool. Anz. — 1954. — 153, N 9/10. — S. 242–250.

Morado J. F., Small E. B. Ciliate parasites and related diseases of Crustacea: a review // Reviews in Fisheries Science. — 1995. — 3, N 4. — P. 275–354.