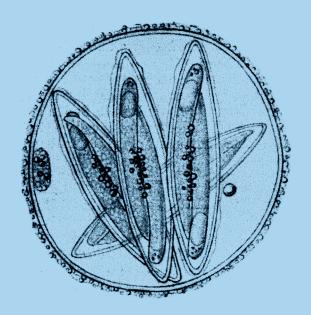
О.Н. Пугачев, М.В. Крылов, Л.М. Белова

КОКЦИДИИ ОТРЯДА EIMERIIDA РЫБ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ





РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES ZOOLOGICAL INSTITUTE



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

ZOOLOGICAL INSTITUTE

O.N. PUGACHEV, M.V. KRYLOV, L.M. BELOVA

FISH COCCIDIA OF THE ORDER EIMERIIDA OF RUSSIA AND ADJACENT TERRITORIES

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

О.Н. ПУГАЧЕВ, М.В. КРЫЛОВ, Л.М. БЕЛОВА

КОКЦИДИИ ОТРЯДА EIMERIIDA РЫБ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Кокцидии отряда Eimeriida рыб России и сопредельных территорий. О.Н. Пугачев, М.В. Крылов, Л.М. Белова. — СПб., ЗИН РАН, 2012, 101 с.

Монография содержит сведения по истории изучения кокцидий, классификации кокцидий, их жизненным циклам, патогенности, специфичности. Для каждого вида кокцидий указывается автор, год описания, список синонимов, морфофункциональная организация. Для рыб (хозяев кокцидий) приводится латинское (научное) и общепринятое русское название, систематическое положение и краткое распространение в мире и России.

Книга рассчитана на широкий круг читателей – протозоологов, паразитологов, ихтиологов, ветеринарных врачей, преподавателей ВУЗов и студентов.

Табл. 7, илл. 164, библ. 148 назв.

This monograph is devoted to fish coccidia of the order Eimeriida of Russian and adjacment territories. It contains brief history information about fish coccidian study, data on taxonomy, morphology, life cycles, specificity and pathogenicity. Author, year of description, synonyms are specify for each parasite species. Scientific and Russian names, brief taxonomic status and distribution are specifying for each host species.

The monograph is intended for biologists of various (protozoology, parasitology, ichthyology, veterinary, pathology) specialities as well as for high school teachers and students.

Главный редактор — директор Зоологического института РАН член-корр. РАН *О.Н. Пугачев*

Редакционная коллегия:

Н.Б.Ананьева (отв. ред.), Е.Л.Мархасева (секретарь), А.О.Аверьянов, Н.В.Аладин, А.Ф.Алимов, Т.А.Асанович, Ю.С.Балашов, А.В.Балушкин, В.Я.Бергер, С.Д.Гребельный, В.Ф.Зайцев, М.В.Крылов, Ю.В.Мамкаев, Г.С.Медведев, С.Я.Резник, Б.И.Сиренко, М.К.Станюкович, А.Н.Тихонов, В.В.Хлебович, С.Я.Цалолихин

Редактор С.О. Скарлато

Рецензенты: *А.О. Фролов, А.Н. Пильгунов*

Издание осуществлено при поддержке программы «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и Министерства образования и науки (государственный контракт № 16.518.11.70.70).

© О.Н. Пугачев, М.В. Крылов, Л.М. Белова, 2012

© Зоологический институт РАН, 2012

ПРЕДИСЛОВИЕ

Кокцидиями обычно называют всех представителей типа Sporozoa Leuckart, 1879, относящихся к подклассу Coccidia Leuckart, 1879. В настоящую работу включены кокцидии рыб из отряда Eimeriida Léger, 1911. В качестве хозяев кокцидий нами рассматриваются виды рыб, встреченные в пресных и солоноватых водах, а также в эстуариях рек, в том числе и типично морские рыбы, которые заходят в солоноватую или пресную воду. В список учитываемых видов рыб включены рыбы Каспийского моря, поскольку Каспий, строго говоря, не относится к настоящим морям и является континентальным водоемом. За последние 20 лет в ихтиофауне России произошли существенные изменения. Общий состав ихтиофауны СССР оценивался в 375 видов (Берг, 1948, 1949 *a*, *б*). Выделение России в самостоятельное государство сопровождалось потерей 45 видов пресноводных рыб. Некоторые ранее многочисленные виды в результате изменений границ нашей страны оказались вне пределов России или перешли в разряд редких видов. Отмечено появление 13 новых для России видов рыб, связанное с расширением ареала и интродукцией гетерогенных видов в наши водоемы. В последние годы в России описаны 19 новых видов и 5 новых родов (Решетников, 1998).

Кокцидии из отряда Eimeriida Léger, 1911, обнаруженные у рыб, обитающих в водах России, относятся к 2 семействам (Cryptosporidiidae Léger, 1911; Eimeriidae Minchin, 1903) и 5 родам (Cryptosporidium Tyzzer, 1910; Eimeria Schneider, 1875; Epieimeria Dyková, Lom, 1981; Goussia Labbé, 1896¹; Isospora Schneider, 1881). Роды в пределах семейства и виды в пределах рода расположены в алфавитном порядке. Нумерация каждого из таксонов сплошная, соответственно своя для семейств, родов и видов. Для каждого вида кокцидий указывается автор, год описания, список синонимов, морфофункциональная организация. Для каждого вида рыб – хозяев кокцидий – указываются латинское (научное) название и общепринятое русское название (Линдберг, Герд, 1972; Решетников, 1998), принадлежность к отряду рыб и очень кратко распространение в мире и России.

Все виды кокцидий, найденные за пределами России на территории бывшего СССР и сопредельных стран, отмечены звездочкой (*).

Благодарим заведующего лабораторией ихтиологии ЗИН РАН доктора биологических наук А.В. Балушкина и сотрудников лаборатории доктора биологических наук В.Г. Сидилеву и кандидата биологических наук Н.Г. Богуцкую за полезные советы по систематике рыб. Часть исследований выполнена на базе Биологической станции ЗИН РАН «Рыбачий», за что мы приносим благодарность директору станции доктору биологических наук К.В. Большакову.

¹Некоторые исследователи род *Goussia* помещают в сем. Barrouxidae Léger, 1911.

КРАТКАЯ ИСТОРИЧЕСКАЯ СПРАВКА

О существовании кокцидий стало известно во второй половине XVII века благодаря работам Антони ван Левенгука (Antonio van Leeuwenhoek), обнаружившего в 1674 г. в желчном пузыре кролика ооцисты Eimeria stiedai. Большое число видов кокцидий от различных групп животных описал Эймер (Eimer, 1870). В последнее время в Интернете появились прекрасные обзоры по мировой фауне кокцидий (Duszynski et al., 2000).

У рыб кокцидии были обнаружены и описаны более 100 лет тому назад (Thélohan, 1890). За этот период был опубликован ряд обзоров по региональной и мировой фауне кокцидий рыб. Наиболее крупные сводки по мировой фауне кокцидий принадлежат Лаббе (Labbé, 1896), Пеллерди (Pellérdy, 1974), Дыковой и Лому (Dyková, Lom, 1983). Пеллерди (Pellérdy, 1974) в своей монографии «Coccidia and Coccidiosis» приводит названия 66 видов кокцидий, паразитирующих у рыб. Дыкова и Лом (Dyková, Lom, 1983), опубликовавшие свою работу через 8 лет после выхода книги Пеллерди, приводят уже 127 видовых названий кокцидий рыб. В последние 20 лет изучение фауны кокцидий рыб проводилось довольно интенсивно, и число найденных видов кокцидий у рыб к концу века приблизилось к 280. Накопилось также много новых данных по систематике кокцидий, паразитирующих у рыб (Lom, Dyková, 1992; Ellis et al., 1998). Крупная сводка по фауне кокцидий пресноводных рыб России принадлежит Шульману (1984). В последнее время появился ряд обзоров по фауне кокцидий рыб континентальных вод России (Пугачев, 2001; Белова, Крылов, 2006а, 2006б; Пугачев и др., 2008, 2010).

Рыбы — самая богатая в количественном и систематическом отношениях группа позвоночных, насчитывающая по оценкам различных исследователей более 25000 видов (Eschmeyer, 1990). У этого огромного числа видов рыб описано всего около 280 видов кокцидий. Очевидно, что фауна кокцидий рыб значительно богаче, потому что кокцидии обладают, как правило, узкой специфичностью, и можно предположить, что у каждого вида хозяина (или близких видов) паразитирует свой специфичный вид кокцидий. Если же учесть, что

у одного вида рыб может паразитировать не один, а несколько различных видов кокцидий (табл. 1), то предполагаемое число существующих, но не описанных до сих пор видов паразитов значительно увеличится. Кривая, характеризующая нарастание числа описанных видов кокцидий в различные периоды времени, не выходит на плато (рис. 1), а это свидетельствует о том, что число реально существующих, но ещё не известных науке видов кокцидий у рыб достаточно велико.

У рыб обнаружены кокцидии, относящиеся к 8 родам. Четыре рода кокцидий описаны и найдены преимущественно у рыб (*Calyptospora* – 5 видов, *Crystallospora* – 1 вид, *Epieimeria* – 5 видов, *Goussia* – 69 видов). Представители других 4 родов кокцидий паразитируют не только у рыб, но и у других групп позвоночных. Так, кокцидии из рода *Cryptosporidium* обнаружены у птиц и млекопитающих. Всего известно около 15 валидных видов криптоспоридий, из рыб описаны 3 вида: *C. nasoris* Hoover, Hoerr, Carlton, Hinsmann, Ferguson, 1981; *C. villithecus* Paperna et al., 1996 и *C. molnari* Alvarez, Sitja, 2002.

Кокцидии из рода *Isospora* широко распространены у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Всего известно около 360 видов; у рыб описаны только 2 вида — *I. sinensis* Chen, 1984 и *I. lotae* Krylov, Belova, 2001; также имеются 3 находки *Isospora* spp., определенные до рода (Давронов, 1987). Как видим, род *Isospora* у рыб представлен

Таблица 1. Максимальное число видов кокцидий, описанных у одного вида рыб

y ognore bridge pare	
Хозяин	Число видов кокцидий
Alburnus alburnus (уклейка)	7
Hypophthalmichthys molitrix (белый тостолобик)	7
Rutilus rutilus (плотва)	7
Scardinius erythrophthalmus (красноперка)	7
Gobio gobio (пескарь)	8
Carassius auratus (серебряный карась)	9

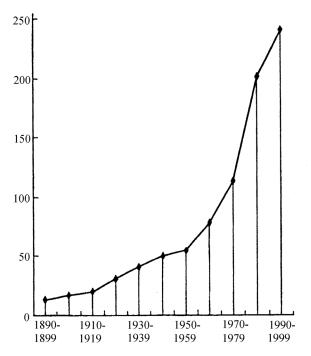


Рис. 1. Число видов кокцидий, описанных в различное время у рыб (нарастающим итогом, по: Белова, Крылов, 2000).

очень бедно по сравнению с другими группами позвоночных. В роде *Octosporella* описаны 6 видов, 3 из которых (*O. notropis* Li, Desser, 1985; *O. opeongoensis* Li, Desser, 1985; *O. sasajewunensis* Li, Desser, 1985) обнаружены у рыб (Li, Desser, 1985).

Виды рода *Eimeria* наиболее широко распространены среди позвоночных, в настоящее время их насчитывается более 1700, и эта закономерность сохраняется для рыб. У рыб найдено около 180 видов кокцидий рода *Eimeria*. Можно предположить, что ожидаемое число видов и систематическое разнообразие кокцидий рыб значительно превосходит известное; исследователей в этой области ещё ждет много интересных открытий.

КЛАССИФИКАЦИЯ КОКЦИДИЙ

Для классификации кокцидий используются особенности их морфологии и жизненных циклов.

Тип **SPOROZOA** Leuckart, 1879 (рис. 2).

Диагноз. Все виды — либо хищники, либо паразиты; пелликула имеет трехмембранное строение, наружный слой представлен типичной плазматической мембраной, внутренний — двумя цитоплазматическими мембранами, объединенными

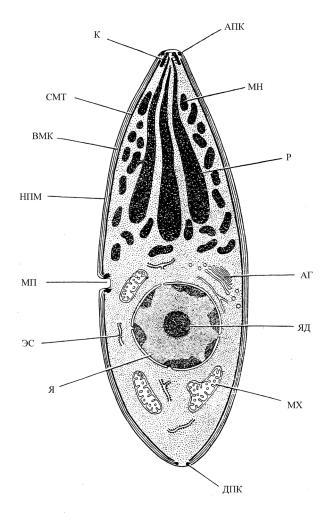


Рис. 2. Общая схема ультратонкой организации мерозоита споровиков: $A\Gamma$ — аппарат Гольджи; $A\Pi K$ — апикальное полярное кольцо; BMK — внутренний мембранный комплекс; $\mathcal{M}H$ — дистальное полярное кольцо; K — коноид; MH — микронема; $M\Pi$ — микропора; MX — митохондрия; $H\Pi M$ — наружная плазматическая мембрана; P — роптрии; CMT — субпелликулярные микротрубочки; ∂C — эндоплазматическая (цитоплазматическая) сеть; \mathcal{H} — ядро; \mathcal{H} — ядрышко (по: Крылов, Добровольский, 1980).

в так называемый *внутренний мембранный ком- плекс* альвеолярной структуры; под пелликулой расположены продольные субпелликулярные микротрубочки; пелликула формирует микропоры, на полюсах имеются полярные кольца; на апи-кальном полюсе — коноид (у части редуцирован); в цитоплазме — роптрии и микронемы.

Замечания. Наличие сходных черт в ультратонкой организации Sporozoa и Dinoflagellata указывает на общность их происхождения. Обнару-

жение у Ѕрогоzоа апикопласта - рудиментарной пластиды, содержащей гены, характерные для хлоропласта (Marechal, Cesbron-Delauw, 2001), свидетельствует о происхождении Sporozoa от фотосинтезирующих предков. Интересно, что оболочка хлоропластов у динофлагеллят, эндосимбионтами которых могли быть Chromophyta (Хаусман, 1988), как правило, состоит из трех, реже двух мембран (Кусакин, Дроздов, 1998), а у споровиков - из четырех мембран. Это обстоятельство позволяет сделать два предположения: либо хлоропласты у динофлагеллят так же, как и у споровиков, изначально имели четыре мембраны и одну утратили, либо динофлагелляты и споровики приобрели хлоропласты в разное время путем эндоцитозного захвата разных фотосинтезирующих эукариот. Второе предположение свидетельствует о том, что уже автотрофные предки динофлагеллят и споровиков эволюционировали независимо.

Класс **COCCIDEA** Leuckart, 1879

Диагноз. Паразиты беспозвоночных и позвоночных животных; гаметогенез обычно протекает в разных клетках и по-разному у мужских и женских гамонтов; один макрогамонт формирует одну макрогамету; один микрогамонт образует несколько (много) микрогамет; характерна оогамия; сизигий обычно отсутствует.

Подкласс 1. COCCIDIA Leuckart, 1879 Диагноз. Коноид имеется.

Отряд 1. **Agamococcidiida** Levine, 1979 *Диагноз*. Мерогония и гаметогония отсутствуют. Паразиты полихет и кораллов.

Отряд 2. **Ixorheorida** Levine, 1984 *Диагноз*. Гаметогония отсутствует; мерогония (?) и спорогония имеются. Паразиты голотурий.

Отряд 3. **Protococcidida** Kheisin, 1956 *Диагноз*. Мерогония отсутствует; гамонты

развиваются внеклеточно. Паразиты кольчатых червей.

Отряд 4. Adeleida Léger, 1911

Диагноз. Гаметогенез мужских и женских особей и сингамия протекают в одной клетке; микрогамонт продуцирует несколько микрогамет; зигота у части подвижна; ооцисты у части изменяются в размерах. Паразиты позвоночных и беспозвоночных животных.

Отряд 5. Eimeriida Léger, 1911

Диагноз. Гаметогенез мужских и женских гамонтов протекает обычно в разных клетках; микрогамонт продуцирует много микрогамет; зигота у части подвижна; ооцисты не изменяются в размерах. Паразиты беспозвоночных и позвоночных животных.

Отряд 6. **Haemosporida** Danilewsky, 1885

Диагноз. Гаметогенез протекает внеклеточно; микрогамонт продуцирует небольшое число микрогамет; зигота (оокинета) подвижна; ооцисты изменяются в размерах; коноид сохраняется только у оокинет. Паразиты позвоночных.

Подкласс 2. PIROPLASMIA Levine, 1961

Диагноз. Гаметогенез протекает внеклеточно; микрогамонт продуцирует небольшое число микрогамет; зигота (оокинета) подвижна; коноид, ооцисты, спороцисты и жгутики отсутствуют.

Отряд 1. Piroplasmida Wenyon, 1926

Диагноз. Характеристика подкласса. Паразиты позвоночных животных и клещей из надсемейства Ixodoidea.

жизненные циклы кокцидий

Общая характеристика

Для большинства кокцидий характерно чередование поколений (рис. 3). Различные формы агамного размножения, способствующие увеличению плодовитости, сменяются половым процессом. У части кокцидий, наряду с агамным размножением, увеличивающим продуктивность, в жизненный цикл включаются дополнительные хозяева. У всех гомоксенных и части гетероксенных кокцидий в жизненном цикле присутствуют стадии, развивающиеся в теле хозяина - меронты и гамонты (эндогенные) и стадии расселения ооцисты, спороцисты, спорозоиты, находящиеся вне организма хозяина (экзогенные). Стадия, заражающая хозяина, - спорозоит. Спорозоит, проникнув в клетку или ткань хозяина, превращается в трофозоит, который по мере роста и деления ядра трансформируется в многоядерную особь меронт. Меронт делится на мерозоиты, число которых обычно равно числу ядер в меронте. Чис-

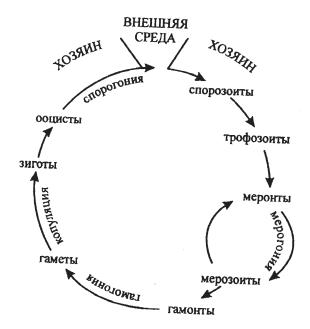


Рис. 3. Схема «базовой» модели жизненного цикла споровиков (по: Крылов, Фролов, 2007).

ло мерозоитов, продуцируемых одним меронтом, широко варьируется от единиц до десятков тысяч. Мерозоиты могут вновь проникать в клетки хозяина и снова превращаться в многоядерные стадии – меронты – с последующим образованием мерозоитов. Такой способ размножения может повторяться несколько раз, способствуя накоплению паразитов в организме хозяина. Агамное размножение сменяется половым процессом. Мерозоиты превращаются в макро- и микрогамонты. Микрогамонты продуцируют обычно много микрогамет, макрогамонт - одну макрогамету. Для кокцидий характерна анизогамная копуляция. Половой процесс завершается образованием инцистированной зиготы, которая называется ооцистой. У всех споровиков зигота претерпевает метагамное развитие или спорогонию, заканчивающееся формированием спорозоитов. Число спорозоитов в одной ооцисте в зависимости от вида кокцидий может варьироваться от 1 до 3 тысяч и более. При первом метагамном делении ядра зиготы происходит редукция хромосом. Таким образом, все стадии развития кокцидий, кроме зиготы, гаплоидны. Формированием ооцист завершается эндогенное развитие кокцидий. Полный цикл развития типичен для большинства Coccidea, но у представителей некоторых отрядов жизненный

цикл может протекать по сокращенному типу. Так, например, у Protococcidiida из жизненного цикла выпадает мерогония. Различия в числе генераций меронтов и репродуцируемых ими мерозоитов (эндогенная продуктивность) и числе формирующихся в ооцистах спорозоитов (экзогенная продуктивность) у различных таксономических групп кокцидий могут служить материалом для анализа эволюционных процессов, а также построения системы кокцидий.

Большинство кокцидий при внутриклеточном паразитировании формируют вокруг себя вакуоль, получившую название «паразитофорная вакуоль» (ПВ) (Scholtyseck, Piekarski, 1965; Бейер и др., 2003). Механизм формирования ПВ в общих чертах выглядит следующим образом. При проникновении паразита в клетку хозяина (КХ) происходит инвагинация плазмалеммы КХ. Впоследствии по мере продвижения паразита в цитоплазму КХ узкое отверстие над паразитом «сшивается», и он оказывается внутри вакуоли. В процессе формирования мембраны ПВ из плазмалеммы КХ избирательно исключается часть белков и заменяется белками паразита. Через сформированную таким образом мембрану ПВ осуществляется транспорт веществ между КХ и паразитом, при этом ПВ выполняет функцию своеобразного защитного барьера от иммунной системы хозяина.

У цистных стадий цистообразующих кокцидий из сем. Sarcocystidae Poche, 1913 формируется трехмембранная ПВ, включающая в себя плазмалемму и две мембраны эндоплазматической сети КХ. У предцистных стадий меронтов и мерозоитов цистообразующих кокцидий из рода Sarcocystis Lankester, 1882 ПВ отсутствует. Эндогенные стадии кокцидий родов Crystallospora Labbé, 1896; Eimeria Schneider, 1875; Goussia Labbé, 1896; Isospora Schneider, 1881; Octosporella Ray et Ragavachari, 1942 из сем. Еіmeriidae Minchin, 1903 развиваются внутри одномембранной ПВ, выросты которой направлены в просвет вакуоли (рис. 4). Локализация их обычно определяется как интрацитоплазматическая.

Необычная конфигурация ПВ отмечена у кокцидий родов *Cryptosporidium* Tyzzer, 1910 (рис. 5, *a*) и *Epieimeria* Dyková, Lom, 1981 (рис. 5, *б*). Зоиты *Cryptosporidium* spp. не внедряются в энтероциты, а задерживаются у основания микроворсинки. В месте контакта с передним концом зоита

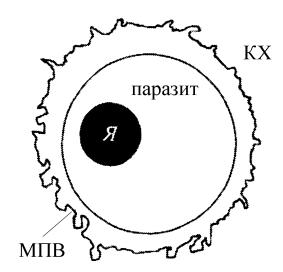


Рис. 4. Интрацитоплазматическая паразитофорная вакуоль. *Eimeria* spp. : KX – клетка хозяина; MПВ – мембрана паразитофорной вакуоли; Я – ядро (из: Бейер и др., 2003).

мембрана КХ слегка прогибается, а ближайшие микроворсинки начинают вырастать навстречу зоиту до тех пор, пока мембраны этих ворсинок не сольются над паразитом. Таким образом, зоит окружается мембранным куполом, в котором мембраны микроворсинок создают два отчетливо различающихся слоя. Наружный слой сохраняет гликокаликс и продолжает функционировать как обычная мембрана микроворсинки, а внутренний, формирующий мембрану ПВ, претерпевает структурные и биохимические изменения. От КХ паразита отделяет электронноплотный тяж. Наружная мембрана пелликулы паразита образует на границе с КХ складчатую мультимембранную структуру – питающую органеллу. Локализация *Epieimeria* spp. внешне напоминает таковую *Cryp*tosporidium spp., однако механизмы образования ПВ у этих паразитов различны. Зоит Epieimeria проникает в энтероцит обычным для большинства кокцидий способом – путем инвагинации плазмалеммы. Образовавшаяся таким образом ПВ находится внутри цитоплазмы КХ. В дальнейшем ПВ вместе с паразитом перемещается в область эктоплазмы зараженного энтероцита и заметно выдается в просвет кишечника. Локализация Epieimeria spp. и Cryptosporidium spp. обычно определяется как экстрацитоплазматическая или эпицеллюлярная, однако особенности происхождения и строения у них ПВ свидетельствуют об отсутствии близкого родства между ними. По-разному осуществляется у них и транспорт питательных веществ из КХ. У *Epieimeria* spp. питательные вещества поступают через мембрану ПВ, а *Cryptosporidium* spp. питаются через специальную мультимембранную органеллу.

Некоторые особенности жизненных циклов кокцидий рыб

Большинство видов кокцидий рыб развивается интрацитоплазматически. Кокцидии из родов *Cryptosporidium* и *Epieimeria* развиваются экстрацитоплазматически, а у *Eimeria vanasi* мерогония и гамогония могут осуществляться как интрацитоплазматически, так и экстрацитоплазматически. Стадии развития некоторых видов кокцидий (*Goussia cichlidarum*, *G. gadi*, *E. vanasi*) обнаружены в макрофагах. Трофозоиты *E. vanasi* локализуются внутри ядра клетки хозяина (Paperna, 1995).

Многие виды кокцидий рыб локализуются в кишечнике, но имеется достаточно большая группа видов, развивающихся в других органах: в печени – Goussia clupearum (Thélohan, 1894), G. cruciata (Thélohan, 1892), G. gasterostei (Thélohan, 1890), Eimeria cobitis Stankovitch, 1923, E. pneumatophori Dogiel, 1948, E. thelohani Labbé, 1896 и др.; желчном пузыре — E. cheissini Shulman et Zaika, 1962 и др.; почках – G. auxidis (Dogiel, 1948), G. leucisci (Shulman et Zaika), 1964, E. dogieli Pellérdy, 1963, E. hypophthalmichthys Dogiel et Akhmerov, 1959, E. muraiae Molnár, 1978, E. rutili Dogiel et Bychowsky, 1938 и др.; селезенке – G. degiustii Molnár et Fernando, 1974, E. macroresidualis Shulman et Zaika, 1962 и др.; плавательном пузыре – например, G. gadi (Fiebiger, 1913), E. cheissini Shulman et Zaika, 1962, E. etrumei Dogiel, 1948, E. sardinae (Thélohan, 1890); семенниках – E. brevoortiana Handcastle, 1944, E. sardinae (Thélohan, 1890) и др.; яйцеклетках – например, Calyptospora funduli (Duszynski, Solangi, Oversrteet, 1979). Некоторые виды развиваются в нескольких внутренних органах: селезенке, печени, почках - G. metchnikovi (Laveran, 1897), G. minuta (Thélohan, 1892), E. nemethi Molnár, 1978; печени, почках – E. amurensis Dogiel et Akhmerov, 1959; печени, семенниках и яйцеклетках – *C. spinosa* Azevedo, Matos et Matos, 1993 (Duszynski et al., 2000).

Миграция стадий развития кокцидий в организме хозяина. У большинства видов кокцидий мерогония, гамогония и спорогония протекают в

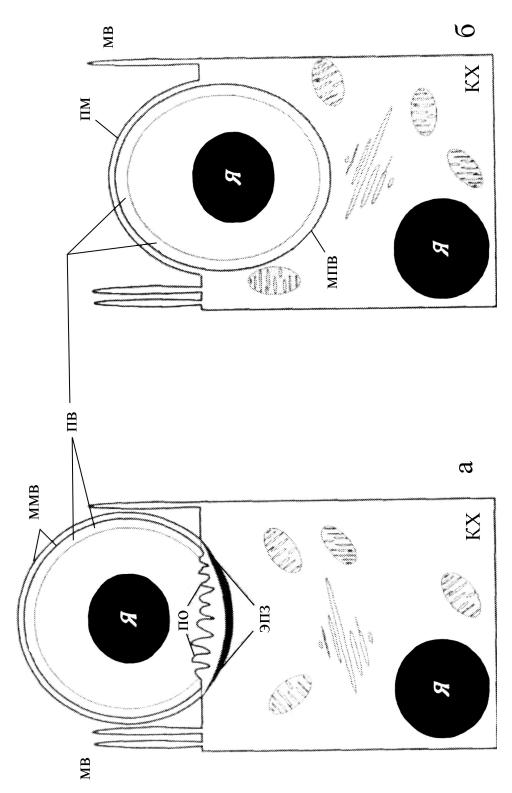


Рис. 5. Экстрацитоплазматическая паразитофорная вакуоль: а − Слурtosporidium spp.; б − Еріеітеліа spp. МВ − микроворсинка; ММВ − мембрана микроворсинки; ПВ − плазмалемма; ПО − питающая органелла; ЭПЗ − электронноплотная зона, относится к питающей органелле; остальные обозначения те же, что и на рис. 4 (из. Бейер и др., 2003).

одном и том же месте, однако у некоторых видов кокцидий наблюдается миграция зиготы. Так, например, у Goussia subepithelialis подвижная зигота (оокинета) мигрирует в субмукозу, образуя большие узлы. У некоторых видов зигота (оокинета) мигрирует в органы, в которых мерогония или гамогония не наблюдаются. Например, зигота Еіmeria branchiphila встречается в жабрах плотвы, где происходит процесс формирования ооцист и спорогония. Такой принцип развития встречается и у других видов кокцидий. У *E. brevoortiana* мерогония и гамогония протекают в кишечнике, а спорогония – в семенниках. У *G. gadi* из зрелых ооцист в плавательном пузыре выходят спорозоиты, способные инвазировать рыбу, и служить началом нового жизненного цикла. Сходные явления наблюдаются у Goussia sp. из Micromesistius poutassou (Lom, Dyková, 1992). Уникальный случай заражения E. southwelli эмбрионов ската Aaetobatis narinari в Индийском океане (Halawani, 1930) до сих пор не получил подтверждения.

Препатентный период. Время от заражения до появления первых ооцист варьируется у различных видов кокцидий. Так, у *G. carpelli* препатентный период может продолжаться до 15 дней, а у *G. subepithelialis* длится от 6 до 7 мес. На продолжительность препатентного периода влияют климатические условия. Так, в Европе у большинства видов пресноводных рыб спорогония кокцидий наблюдается один раз в год, весной.

Существенные различия жизненных циклов и морфофункциональной организации у различных систематических групп кокцидий позволяют предположить их полифилетическое происхождение.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ КОКЦИДИЙ РЫБ

Одним из наиболее интересных явлений в паразитологии является существование у паразитических организмов приспособленности к определенному виду или группе видов хозяев — специфичности. Анализ специфичности позволяет понять не только пути эволюции различных групп паразитов и их положение в системе, но часто способствует выяснению родственных связей между их хозяевами. Специфичность проявляется в виде приуроченности паразита к хозяину. О приуроченности кокцидий к хозяевам мы будем судить по их встречаемости в том или ином хозя-

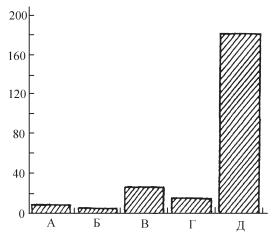


Рис. 6. Число видов кокцидий, встречающихся у различных систематических групп рыб (по оси ординат — число видов): A — у разных отрядов; B — у разных семейств одного отряда; B — у разных родов одного семейства; Γ — у разных видов одного рода; \mathcal{A} — только у одного вида (по: Белова, Крылов, 2000).

ине, или группе хозяев, принимая во внимание, что встречаемость в ряде случаев не отражает всех возможностей существования паразитов в хозяевах, т.к. потенциальная специфичность шире реальной, на что указывали еще Киршенблат (1941) и Павловский (1946).

Специфичность кокцидий у различных групп животных изучалась с разной интенсивностью. Большой экспериментальный материал по этой проблеме накоплен по кокцидиям (сем. Eimeriidae) птиц и млекопитающих (Pellérdy, 1974). Многочисленные эксперименты по заражению хозяев гетероксенными кокцидиями показали, что для кокцидий характерна в большинстве случаев узкая специфичность. Как правило, не удается заразить кокцидиями хозяев, относящихся к разным семействам и даже к разным родам одного семейства (Крылов, 1961; Pellérdy, 1965; Norton, Peirce, 1971; Shah, Johnson, 1971).

Анализ встречаемости видов кокцидий у различных таксономических групп рыб в основном подтверждает данные об узкой специфичности кокцидий, полученные на кокцидиях птиц и млекопитающих (Белова, Крылов, 2000). Наибольшее число видов кокцидий (184) обнаружено только у рыб одного вида (рис. 6, \mathcal{A}). Значительно меньше видов кокцидий (17) описано у различных видов рыб одного рода (рис. 6, Γ), а также у рыб, относящихся к разным родам одного семейства (27) (рис. 6, \mathcal{B}), и у рыб, принадлежащих к разным се-

Вид кокцидий	Отряд рыб	
Calyptospora funduli	Atheriniformes (Атеринообразные), Cyprinodontiformes (Карпозубые), Bathrachoidiformes (Батрахообразные	
Eimeria liaohoensis	Сургіпіformes (Карпообразные), Perciformes (Окунеобразные)	
E. variabilis	Anguilliformes (Угреобразные), Gobiesociformes (Присоскообразные), Scorpaeniformes (Скорпенообразные), Perciformes (Окунеобразные)	
Goussia auxidis	Beloniformes (Сарганообразные), Perciformes (Окунеобразные)	
G. carpelli	Cypriniformes (Карпообразные), Scorpaeniformes (скорпенообразные), Perciformes (Окунеобразные)	
G. clupearum	Clupeiformes (Сельдеобразные), Perciformes (Окунеобразные)	
G. laureleus	Cypriniformes (Карпообразные), Perciformes (Окунеобразные)	
G. lucida	Carcharhiniformes (Кархаринообразные), Squaliformes (Катранообразные)	

Таблица 2. Встречаемость одних и тех же видов кокцидий у рыб, относящихся к разным отрядам

мействам одного отряда (6) (рис. 6, E) и к разным отрядам (рис. 6, A).

Особого внимания заслуживают находки одних и тех же видов кокцидий у рыб из двух, трех и даже четырех различных отрядов (табл. 2). Что это? Реально существующая широкая специфичность кокцидий рыб или ошибки при определении видовой принадлежности кокцидий? Очень вероятно последнее предположение, но окончательное решение проблемы возможно только экспериментальным путем.

ПАТОГЕННОСТЬ

Большинство видов кокцидий, развивающихся в пищеварительном тракте, (например, *G. carpelli, G. subepithelialis, G. sinensis*) вызывают воспаление слизистой оболочки кишечника, сопровождающееся некрозом, десквамацией клеток эпителия и дистрофией. Клинически заболевание проявляется пролиферативным энтеритом.

Некоторые виды кокцидий развиваются в кишечнике и других органах. Так, например, спорогония у *E. sardinae* и *E. brevoortiana* протекает в семенниках и сопровождается нарушением их нормальной структуры, в результате чего прекращается образование спермы. Заболевание может вызвать полную паразитарную кастрацию.

Кокцидии, инвазирующие печень (*G. clupearum*), селезенку (*G. degiustii*), почки (*E. rutili*), яичники (*C. funduli*), желчный пузырь (*E. cheis-sini*), плавательный пузырь (*G. gadi*), вызывают воспаление и деструкцию ткани, сопровождающиеся частичным или полным нарушением функции этих органов.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОКЦИДИЙ

Общая характеристика ультратонкой организации кокцидий

Организмы, объединяемые в тип Sporozoa, включая представителей отряда Eimeriida, характеризуются особым планом строения: 1 пелликула у расселяющихся стадий состоит из плазматической мембраны и внутреннего мембранного комплекса; 2 – плазматическая мембрана и внутренний мембранный комплекс формируют микропору(ы); 3 – на апикальном и (в ряде случаев) на дистальном полюсах имеются полярные кольца; 4 - под пелликулой от апикального полярного кольца к дистальному полюсу идут субпелликулярные микротрубочки; 5 - на апикальном полюсе локализуется коноид (у части споровиков редуцирован); 6 - на апикальном и (в ряде случаев) на дистальном полюсах расположены роптрии и микронемы (последние у части утеряны), митохондриальные кристы (если митохондрии имеются) трубчатые (см. рис. 2).

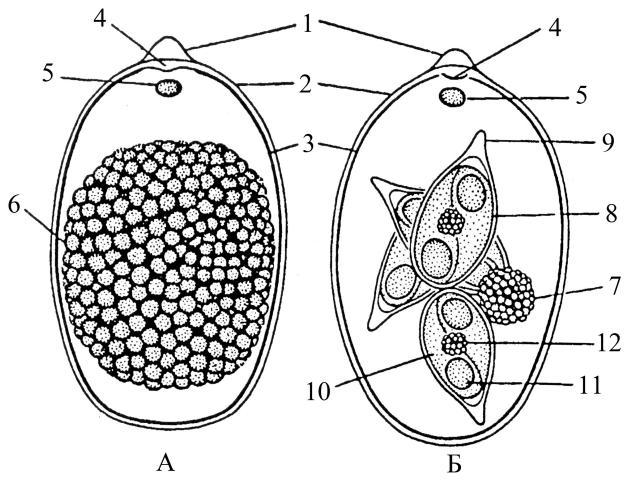


Рис. 7. Схема строения ооцисты кокцидий рода *Eimeria*: А – неспорулировавшая ооциста; Б – спорулировавшая ооциста. 1 – микропилярная шапочка; 2 – наружный слой стенки ооцисты; 3 – внутренний слой стенки ооцисты; 4 – микропиле; 5 – светопреломляющая гранула; 6 – зигота; 7 – остаточное тело в ооцисте; 8 – спороциста; 9 – штидовское тельце; 10 − спорозоит; 11 – светопреломляющее тело в спорозоите; 12 – остаточное тело в спороцисте (по: Крылов, 1994).

Общая характеристика экзогенных стадий кокцидий в световом микроскопе

Диагностически ценные признаки экзогенных стадий кокцидий: форма, размеры и цвет ооцист, строение стенки ооцист, строение спороцист, наличие остаточных тел в ооцистах и спороцистах, присутствие в ооцистах полярных гранул (рис. 7).

Особенности строения экзогенных стадий кокцидий рыб в световом микроскопе

Ооцисты. Большинство ооцист кокцидий рыб сферической, реже цилиндрической (*E. southwelli, E. quentini*) формы. Ооцисты с мембранообразной

стенкой не имеют постоянной формы. Стенка ооцист у большинства видов кокцидий теплокровных животных толстая (2–4 мкм), состоит из двух оболочек — наружной электроннопрозрачной и внутренней электронноплотной; наружную оболочку покрывает одна или более мембран. У кокцидий рыб толстая стенка (например, у *E. southwelli, G. vimbae*) и двухконтурная стенка ооцист (например, у *E. zygaena* и *E. harpadonti*) встречаются редко. Обычно стенка ооцист кокцидий рыб тонкая, непрочная, часто после споруляции разрушается, и из ооцисты в содержимое кишечника выходят свободные спороцисты, способные инвазировать рыб. Микропиле, как правило, отсутствует.

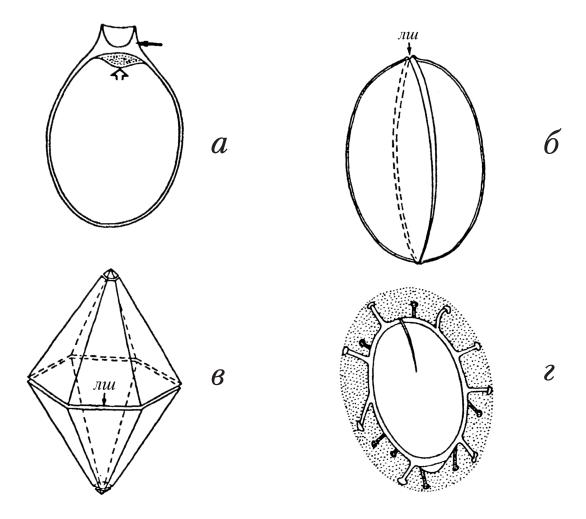


Рис. 8. Спороцисты: *a – Eimeria* spp.; *6 – Goussia* spp.; *в – Crystallospora* spp.; *г – Calyptospora* spp. *Стрелки* указывают на штидовское и субштидовское тельца, *лш* – линия шва между створками (из: Dyková, Lom, 1981).

Спороцисты (рис. 8, a, δ , θ , ϵ). У многих видов кокцидий рыб спороцисты похожи на таковые у кокцидий высших позвоночных. Имеются штидовские тельца, а у некоторых видов — субштидовские. Механизм освобождения спорозоитов в таких спороцистах осуществляется путем откупоривания полярной пробочки штидовского тельца (рис. 8, a). У кокцидий из родов Goussia и Crystallospora стенка спороцист сформирована из двух створок, соединенных меридиально. Спорозоиты из двухстворчатых спороцист освобождаются при разъединении сворок (рис. 8, δ , θ). У кокцидий рыб из рода Calyptospora спороцисты покрыты вуалью, через которую проходят одна или более спороподий (продолговатые выступы стенки спо-

роцисты). Спороцисты имеют апикальное отверстие для выхода спорозоитов, покрытое мембраной (рис. 8, *z*).

Спорозоиты. Спорозоиты кокцидий рыб похожи на спорозоиты кокцидий высших позвоночных. Однако спорозоиты кокцидий рыб часто имеют сосискообразную или червеобразную формы, один из концов у них загнут или закручен за другой спорозоит. Этим они напоминают форму спорозоитов у кокцидий амфибий и рептилий.

Светопреломляющие тела. У некоторых видов кокцидий в ооцистах встречаются одна или несколько светопреломляющих гранул, располагающихся обычно полярно (см. рис. 7).

Остаточные тела. В ооцистах и спороцистах у ряда видов кокцидий имеются остаточные тела различной величины и формы, состоящие из мелких или крупных гранул (см. рис. 7).

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ КОКЦИДИЙ

Систематика кокцидий с самого начала их изучения базировалась на сравнительно-морфологическом методе, при этом в основном использовались экзогенные расселительные стадии – ооцисты. Впервые кокцидии (Eimeria stiedai) были описаны еще в 1674 г. Левенгуком по ооцистам. Ооцисты длительное время (у некоторых видов кокцидий — до года) сохраняются практически без изменений и поэтому очень удобны для систематики. До недавнего времени (Levine, 1985) при составлении диагноза для родов кокцидий использовались предложенные еще в 1911 г. Лежером (Léger, 1911), а затем усовершенствованные в 1933 г. Гором (Hoare, 1933) определительные та-

блицы, в которых основными диагностическими признаками служат различия в числе спороцист в ооцисте и числе спорозоитов в спороцисте. Затем для систематических целей стали использовать различные морфологические особенности строения ооцист, спороцист, спорозоитов, жизненные циклы и, наконец, данные молекулярной биологии. К настоящему времени накопилось много фактов, указывающих на существование одинаковых признаков у разных, иногда далеко отстоящих в систематическом отношении групп кокцидий (Крылов, Белова, 2003). Рассмотрим некоторые из них.

Одинаковое число спороцист в ооцисте и спорозоитов в спороцисте. Одинаковое число спороцист в ооцисте и спорозоитов в спороцисте встречается у кокцидий, относящихся не только к различным родам, но даже семействам (табл. 3). Так, у кокцидий родов Pfeifferinella, Schellackia и Tyzzeria, относящихся к разным семействам, в ооцисте находятся 8 спорозоитов, и нет спороцист. Две спороцисты, в каждой из которых содержится по четыре спорозоита, имеются в ооцистах у пред-

Таблица 3. Число спороцист в ооцисте и число спорозоитов в спороцисте у различных групп кокцидий отряда Eimeriida

Систематическое положение		Число		
кок	сцидии	хозяева	спороцист в ооцисте	спорозоитов в спороцисте
Pfeifferinellidae	Pfeifferinella	Моллюски	0	8
Lankesterellidae	Schellackia	Рептилии	0	8
	Tyzzeria	Позвоночные	0	8
	Eimeria	»	4	2
Eimeriidae	Crystallospora	Рыбы	4	2
	Epieimeria	*	4	2
	Goussia	<u>»</u>	4	2
	Isospora	Позвоночные	2	4
Hyaloklossidae	Hyaloklossia	Амфибии	2	4
Elleipsisomatidae	Elleipsisoma	Млекопитающие	2	4
	Sarcocystis	*	2	4
	Frenkelia	*	2	4
	Arthrocystis	Птицы	2	4
C 1	Toxoplasma	Млекопитающие, птицы	2	4
Sarcocystidae	Besnoitia	Млекопитающие	2	4
	Neospora	*	2	4
	Hammondia	*	2	4
	Cystoisospora	*	2	4
Calyptosporidae	Calyptospora	Рыбы	4	2

Систематическое положение кокцидий		Хозяева	
отряд	семейство	род	Хоэлсва
Protococcidiida	Grellidae	Coelotropha	Полихеты
		Defretinella	»
Eimeriida	Aggregatidae	Aggregata	Моллюски
	Eimeriidae	Goussia	Рыбы
		Crystallospora	»
		Barrouxia	Беспозвоночные
		Cyclospora	Беспозвоночные

и млекопитающие

Таблица 4. Двухстворчатое строение стенки спороцист у различных групп кокцидий

ставителей родов Isospora, Hyaloklossia, Elleipsisoma, Sarcocystis, Frenkelia, Arthrocystis, Toxoplasma, Besnoitia, Hammondia, Cystoisospora, Neospora. Четыре спороцисты, каждая из которых содержит по два спорозоита, обнаружены у представителей родов Eimeria, Epieimeria, Goussia, Crystallospora и Calyptospora. У большинства кокцидий, имеющих одинаковый набор спороцист и спорозоитов в ооцисте, хорошо прослеживается общность происхождения, и этим может быть объяснено их сходство по рассматриваемому признаку. К таким группам кокцидий в первую очередь относятся роды из семейств Eimeriidae и Sarcocystidae.

Не прослеживается близких филогенетических отношений между кокцидиями из семейств Еіmeriidae и Sarcocystidae, с одной стороны и, кокцидиями из рода Elleipsisoma, с другой стороны. Недавно род Elleipsisoma выделили в отдельное семейство Elleipsisomatidae Frank, Perkins, Barta, Clopton, Peirce, Upton, 2002. Нет близких филогенетических отношений между кокцидиями родов Pfeifferinella, Schellackia и Tyzzeria, у которых в ооцисте имеется одинаковое число спорозоитов — 8. Таким образом, сходство в числе спороцист и спорозоитов в ооцистах у одних групп кокцидий может быть обусловлено близким родством, а у других, по-видимому, возникло независимо.

Особенности строения стенки спороцист. Двухстворчатое строение стенки спороцист обнаружено у кокцидий, относящиеся к различным родам, семействам и даже отрядам (см. табл. 4). Так, например, двухстворчатое строение спороцист встречается у представителей родов Coelotropha и Defretinella, относящихся к отряду Protococcidiida,

и у представителей родов Aggregata, Goussia, Crystallospora, Barrouxia, Cyclospora, относящихся к отряду Eimeriida. Эти факты позволяют предположить независимое формирование двухстворчатой организации ооцист у различных групп кокцидий.

Происхождение гетероксенных жизненных циклов. Гомоксенные жизненные циклы кокцидий, несомненно, являются первоначальными. Дальнейшая эволюция паразитизма кокцидий происходила с включением в жизненный цикл промежуточных хозяев. Начальные этапы формирования системы промежуточных хозяев связаны с обязательным поеданием промежуточного хозяина. Этот способ форми-

ровался независимо в разных группах кокцидий и сохранился до последнего времени у большого числа представителей отрядов Adeleida и Eimeriida. У эволюционно продвинутых кровепаразитов из отрядов Haemosporida и Piroplasmida распространение паразитов осуществляется без гибели хозяина. Возникновение активного способа передачи кровепаразитов сопровождается перемещением гамогониии в беспозвоночного хозяина. По мнению Догеля (1947), этот путь циркуляции кровепаразитов становится для более продвинутых форм единственным. Система промежуточных хозяев возникала различными путями. В одних случаях первичным хозяином мог быть современный окончательный хозяин, в других - современный промежуточный (Догель, 1962; Крылов, 1992). Первичные хозяева гетероксенных споровиков относятся к разным, далеко отстоящим в таксономическом отношении группам: моллюскам (Mollusca), лучеперым рыбам (Actinopterygii), амфибиям (Amphibia), рептилиям (Reptilia), птицам (Aves) и млекопитающим (Mammalia) (табл. 5). Этот факт позволяет предположить независимое и асинхронное возникновение гетероксенности у различных групп кокцидий.

Наибольшее число гетероксенных жизненных циклов обнаружено у изоспороидных кокцидий² (*Cystoisospora felis*, все виды семейства Sarcocystidae, *Elleipsisoma thomsoni*). Кокцидии с ооцистами эймериоидного типа (четыре спороцисты в ооцистах, по два спорозоита в спороцисте) в большинстве гомоксенны, известен лишь один вид *Calup*-

² За исключением многих видов из рода *Isospora*.

Таблица 5.	Гетероксенные жизненные циклы у различных	X
	групп кокцидий	

Систематическое положение кокцидий		Первичные
семейство	род	хозяева
Aggregatidae	Aggregata	Mollusca
Lankesterellidae	Lankesterella	Amphibia
	Schellackia	Reptilia
Sarcocystidae	Arthrocystis	Aves
	Sarcocystis	Mammalia
	Frenkelia	*
	Toxoplasma	*
	Besnoitia	*
	Hammondia	*
	Neospora	*
Calyptosporidae	Calyptospora	Actinopterygii

tospora funduli (Duszynski, Solangi et Overstreet, 1979) (syn.: Eimeria funduli Duszynski, Solangi et Overstreet, 1979) с гетероксенным жизненным циклом. Окончательные хозяева – рыбы (рис. 9). Типовой хозяин – Fundulus grandis, промежуточные хозяева – травяные креветки Palaemonetes pugio, P. kadiakensis, P. paludosus, P. vulgaris, Macrobrachium ohione (Palaemonidae). Столь необычный жизненный цикл для кокцидий с эймериоидным типом ооцист послужил основанием для выделения этого вида в новое семейство Calyptosporidae с одним родом Calyptospora (Overstreet et al., 1984).

Окончательные хозяева *C. funduli* (рыбы) заражаются кокцидиями при поедании промежуточных хозяев - креветок, в базальных клетках кишечника которых локализуются спорозоиты C. funduli. Спорозоиты в организме окончательных хозяев расселяются по кровяному руслу в разные органы, где протекают мерогония, гамогония и формирование ооцист. Ооцисты, сформировавшиеся в организме окончательного хозяина, либо выводятся во внешнюю среду, либо локализуются в тканях. Креветки могут заражаться ооцистами либо при поедании тканей погибших рыб, либо через внешнюю среду. В кишечнике креветок протекает эксцистирование спорозоитов, которые внедряются в базальные клетки кишечника (Fournie et al., 2000).

Эндогенная споруляция. Этот признак иногда используется для таксономических целей. Однако встречаемость эндогенной споруляции у

далеко отстоящих систематических групп кокцидий, входящих в семейства Dobellidae, Aggregatidae, Caryotrophidae, Eimeriidae и Sarcocystidae (табл. 6), заставляет предположить, что эта особенность возникла у кокцидий, относящихся к разным семействам, независимо.

Итак, мы видим, что ряд одинаковых морфологических признаков и биологических особенностей сформировался у некоторых групп кокцидий независимо, и это необходимо учитывать при использовании их для систематики. Обычно при составлении диагноза используются не отдельные морфофункциональные признаки, а их оригинальные сочетания.

Таблица 6. Эндогенная споруляция у различных групп кокцидий

Семейство	Род
Dobellidae	Dobellia
Aggregatidae	Aggregata
	Merocystis
Caryotrophidae	Caryotropha
	Dorisiella
Eimeriidae	Eimeria, у части
	Isospora, у части
	Goussia
	Ovivora
Sarcocystidae	Sarcocystis
	Frenkelia
	Arthrocystis

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ РОДОВ КОКЦИДИЙ РЫБ

Для определения родов кокцидий использован политомический (многовходовый) принцип определительных таблиц. В политомическую таблицу включен комплекс характерных для каждого рода признаков. Это дает более полное и четкое представление об изучаемом объекте. Ключи для определения состоят из двух частей. В первой части приводятся признаки, сгруппированные в так называемые ряды. Ряды обозначаются римскими цифрами. В пределах каждого ряда указывается вариабельность признака. Каждый вариант признака обозначается арабской цифрой. Вторая

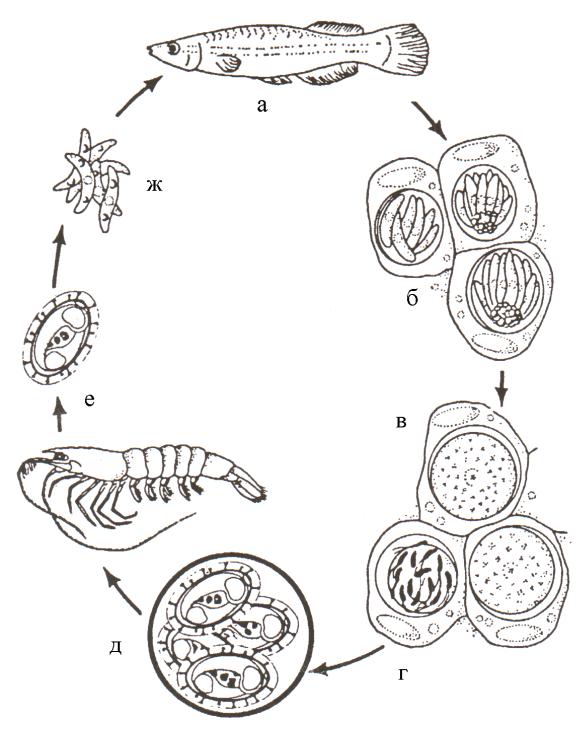


Рис. 9. Жизненный цикл *Calyptospora funduli*: a — рыбы заражаются кокцидиями при поедании креветок; θ – ϵ — спорозоиты в организме окончательных хозяев расселяются в разные органы, где протекают мерогония, гамогония и формирование ооцист; θ — ооцисты выделяются во внешнюю среду, либо локализуются в тканях рыбы, креветки могут заражаться ооцистами при поедании тканей погибших рыб или через внешнюю среду; e, κ — в кишечнике креветок происходит эксцистирование спорозоитов и внедрение их в базальные клетки (по: Perkins et al., 2000).

Ряд Род IV V VII VIII Ι IIIII VI IX 2 2 2 Calyptospora 1 1 0 1 1 1 Cryptosporidium 0 0 0 1 1 0 0 Crystallospora 2 3 U 2 1 0 0 1 1 Eimeria 2 1 1 1 1 2 1 0 0 Epieimeria 2 1 1 1 1 1 1 0 0 2 2 0 0 Goussia 1 0 1 2 1 Isospora 1 2 1 2 0 0 Octosporella 3 1 1 0

Таблица 7. Определительная таблица родов кокцидий, паразитирующих у рыб

часть представляет собой определительную таблицу (табл. 7). В каждом ряду для рода приводится арабская цифра, соответствующая диагностическому признаку.

Ключи для определения родов кокцидий, представители которых паразитируют у рыб

Признаки

Ряд I. Число спороцист в ооцисте

- 0 спороцист в ооцисте нет
- 1 2 спороцисты в ооцисте
- 2 4 спороцисты в ооцисте
- 3 8 спороцист в ооцисте.

Ряд II. Число спорозоитов в спороцисте

- 1 2 спорозоита в спороцисте
- 2 4 спорозоита в спороцисте.

Ряд III. Структура спороцист

- 1 спороцисты не двухстворчатые
- 2 спороцисты двухстворчатые
- спороцисты двухстворчатые пирамидальные.

Ряд IV. Штидовские тельца

- 0 отсутствуют
- 1 имеются.

Ряд V. Жгутики у микрогамет

- 0 отсутствуют
- 1 имеются.

Ряд VI. Локализация меронтов и гамонтов

1 – под плазматической мембраной – экстрацитоплазматически

2 – в цитоплазме.

Ряд VII. Число хозяев в жизненном цикле

1 – гомоксенны

2 – гетероксенны.

Ряд VIII. Наличие спороподий в спороцистах

0 -отсутствуют

1 – имеются.

Ряд IX. Наличие вуали на спороцистах

0 -отсутствует

1 – имеется.

СИСТЕМАТИКА КОКЦИДИЙ РЫБ

Тип Sporozoa Leuckart, 1879

Класс Coccidea Leuckart, 1879

Подкласс Coccidia Leuckart, 1879

Отряд Eimeriida Léger, 1911

Семейство **Cryptosporidiidae** Léger, 1911³

Развитие происходит под плазматической мембраной клетки хозяина — экстрацитоплазматически (см. рис. 5, *a*); ооцисты и меронты имеют прикрепительную органеллу; спороцист нет; спорозоиты лежат свободно в ооцисте (рис. 10); микрогаметы не имеют жгутиков (рис. 11). Типовой род *Cryptosporidium* Tyzzer, 1910.

³ Анализ, выполненный на основе результатов сиквенса генов малой субъединицы рибосомальной РНК, показал, что представители рода *Cryptosporidium* филогенетически ближе к Gregarinidea, чем к Coccidea (Carreno et al., 1999).

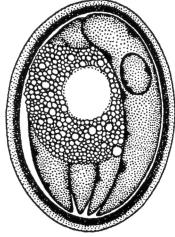


Рис. 10. Ооциста *Cryptosporidium baileyi* из кур (по: Current et al., 1986).

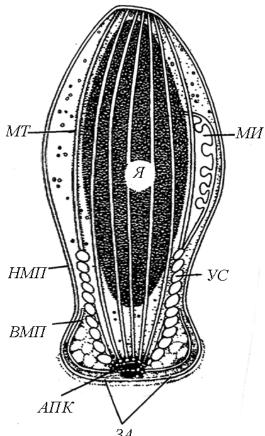


Рис. 11. Схема строения микрогаметы *Cryptosporidium* spp.: $A\Pi K$ — апикальное полярное кольцо; $BM\Pi$ — внутренняя мембрана паразита; 3A — зона адгезии; MM — митохондрия; MT — микротрубочки; $HM\Pi$ — наружная мембрана паразита; YC — «улейподобная» (бичевоподобная) структура; \mathcal{A} — ядро (по: Goebel, Braendler, 1982).

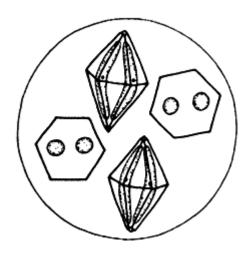


Рис. 12. Ооциста Crystallospora cristalloides (по: Labbé, 1896).

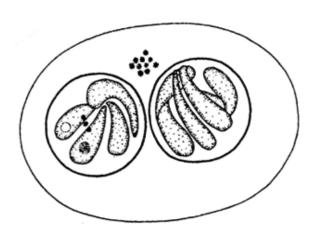


Рис. 13. Ооциста Isospora sinensis (по: Chen, 1984).

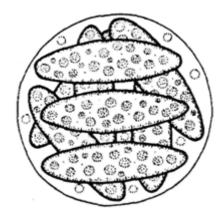


Рис. 14. Ооциста *Octosporella notropis* (по: Li, Disser, 1985).

Род *Cryptosporidium* Tyzzer, 1910 (рис. 10). Характеристика семейства. Типовой вид *C. mu-ris* Tyzzer, 1910.

Семейство Eimeriidae Minchin, 1903

Ооцисты с 0, 1, 2, 4 и более спороцистами; в спороцисте содержится один или более спорозоитов; мерогония и гамогония внутри хозяина, спорогония обычно экзогенная; микрогаметы с 2 или 3 жгутиками; гомоксенны или, по крайней мере, без агамного множественного деления в неокончательных хозяевах. Типовой род *Eimeria* Schneider, 1875.

Род *Crystallospora* Labbé, 1896 (рис. 12). Ооцисты содержат по 4 спороцисты, каждая спороциста содержит по 2 спорозоита; спороцисты сформированы из двух створок, имеют форму 2 шестигранных пирамид, соединенных основаниями в додекаэдр (см. рис. 8, θ), нет штидовских телец. Типовой вид *C. cristalloides* (Thélohan, 1893).

Род *Eimeria* Schneider, 1875 (рис. 7). В ооцисте 4 спороцисты, каждая спороциста содержит по 2 спорозоита; в спороцистах имеются штидовские тельца, паразиты позвоночных и беспозвоночных. Типовой вид *E. falciformis* (Eimer, 1870) Schneider, 1875.

Род *Epieimeria* Dyková, Lom, 1981. В ооцисте 4 спороцисты, в каждой спороцисте по 2 спорозоита, спороцисты имеют штидовские тельца; мерогония и гамогония протекают под плазматической мембраной клетки хозяина — экстрацитоплазматически (см. рис. 5, δ), спорогония эндогенная; паразиты рыб. Типовой вид *Ep. anguillae* (Léger, Hollande, 1922).

Род *Goussia* Labbé, 1896. В ооцисте 4 спороцисты, в каждой спороцисте по 2 спорозоита, спороцисты без штидовских телец, стенки спороцисты сформированы из двух створок, соединенных меридиально (см. рис. 8, δ); мерогония, гамогония и спорогония эндогенная. Типовой вид *G. clupearum* (Thélohan, 1894).

Род *Isospora* Schneider, **1881** (рис. **13)**. В ооцисте 2 спороцисты, в каждой спороцисте по 4 спорозоита. Типовой вид *I. rara* Schneider, **1881**.

Род *Octosporella* Ray, Ragavachari, 1942 (рис. 14). В ооцисте 8 спороцист, в каждой спороцисте

по 2 спорозоита. Типовой вид *O. mabuie* Ray, **Raga**vachari, 1942.

Семейство **Calyptosporidae** Overstreet, Hawkins, Fournie, 1984

Гетероксенны, промежуточный хозяин — беспозвоночный, окончательный хозяин — позвоночный, пойкилотермный; ооцисты с 4 спороцистами, в каждой спороцисте по 2 спорозоита. Типовой род *Calyptospora* Overstreet, Hawkins, Fournie, 1984.

Род *Calyptospora* Overstreet, Hawkins, Fournie, 1984 (рис. 15). Спороцисты покрыты тонкой вуалью, через которую проходят 1 или более спороподий (продолговатые выступы стенки спороцисты) (см. рис. 8. г); штидовские тельца и субштидовские тельца отсутствуют; спороцисты имеют апикальное отверстие для выхода спорозоитов, покрытое мембраной; спорозоиты развиваются в пищеварительном тракте беспозвоночного хозяина; окончательный хозяин – рыбы. Типовой вид *C. funduli* (Duszynski et al., 1979).

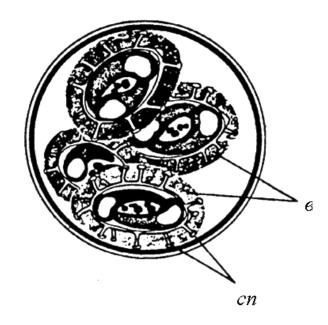


Рис. 15. Ооциста рода *Calyptospora*: θ — «вуаль» спороцисты; cn — спороподии (по: Duszynski et al., 1979).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Семейство **CRYPTOSPORIDIIDAE** Léger, 1911

Род *Cryptosporidium* Tyzzer, 1907

1. *Cryptosporidium molnari* Alvarez-Pellitero et Sitja-Bobadilla, 2002* (рис. 16)

Паразиты локализуются внутриклеточно в эпителиальных клетках пищевода, реже — в эпителии кишечника.

Меронты и гамонты обычно локализуются экстрацитоплазматически внутри эпителиальных клеток, зиготы и ооцисты чаще всего обнаруживаются в базальной части эпителия.

Трофозоиты и молодые меронты $1.2-4.6\times1.8-5.7$ мкм, делящиеся меронты $3.5-4.6\times4.4-8.4$ мкм. В меронтах I типа формируется 8 продолговатых мерозоитов, меронты II типа продуцируют 4 мерозоита. Макрогаметы $2.4-4.5\times4.2-5.1$ мкм, микрогаметы 4.2-5.9 мкм.

Ооцисты обычно сферические 4.47-4.72 ($3.02-5.04\times3.23-5.45$) мкм, индекс формы 1-1.7 (1.05), содержат по четыре спорозоита и центрально расположенное остаточное тело.

Споруляция эндогенная.

Хозяева: *Sparus aurata* — аурата или дорада (Perciformes — окунеобразные). Обитает в восточной части Атлантического океана и в Средиземном море, единичные особи заходят в Черное море; *Dicentrarchus labrax* — обыкновенный лаврак (Perciformes).



Рис. 16. *Cryptosporidium molnari* (по: Alvarez-Pellitero, Sitja-Bobadilla, 2002).

В морских водах у побережья Европы на севере от Норвегии до Марокко на юге, а также в Средиземном и Черном морях. В Черном море отмечен у Севастополя, Карадага, Новороссийска, Геленджика и в Батумском районе (устье р. Кинтриги). Осенью подходит к берегам и устьям рек для икрометания, заходит в реки⁴.

2. Cryptosporidium sp. (из: Lom, Dyková, 1992)*

Ооцисты найдены в кишечнике у вполне здоровых рыб в Англии. Предположительно ооцисты рассматриваются как транзитные.

Хозяева: Salmo trutta – кумжа (Salmoniformes – лососеобразные). Проходной и пресноводный вид. Обитает в бассейнах Баренцева, Белого, Балтийского, Черного, Каспийского и Аральского морей. образует несколько подвидов, из которых в России обитают четыре: S. trutta trutta – обыкновенная кумжа, форель, проходные и пресноводные рыбы в бассейнах Балтийского, Белого и Баренцева морей до Печоры; S. trutta ciscaucasicus – предкавказская кумжа, Каспийское море, реки Терек, Самур, Кейранчай, проходные и пресноводные формы; S. trutta labrax – черноморская кумжа, Черное и Азовское моря, реки и озера бассейнов этих морей, существуют пресноводные формы; S. trutta ezenami – эйзенамская форель, оз. Эйзенам (Дагестан).

У окунеобразных рыб описаны еще 2 вида криптоспоридий: *Cryptosporidium nasoris* Hoover, Hoerr, Carlton, Hinsmann, Ferguson, 1981 из тропической морской рыбы *Naso lituratus* и *C. villithecus* Paperna et al., 1986 из *Oreochromis aureus* × *O. niloticus* в Израиле (Lom, Dyková, 1992). Кокцидии из рода *Cryptosporidium* найдены также у *Trichogaster leeri*, *Tilapia zilli*, *Sparus aurata* (все Perciformes). Паперна и Виленкин (Paperna, Vilenkin, 1996) предлагают для кокцидий рода *Cryptosporidium*, обнаруженных у рыб, создать новый род *Piscicryptosporidium*. Это предложение представляется недостаточно обоснованным (Xiao et al., 2004).

⁴Здесь и далее систематическое положение рыб и краткие сведения об их распространении приводятся по «Аннотированному каталогу круглоротых и рыб континентальных вод России» (1998, под ред. Ю.С. Решетникова) и по сайтам www.fishbase. org и www.zin.ru/ZooDiv.

Семейство EIMERIIDAE Minchin, 1903

Род *Eimeria* Schneider, 1875

3. *Eimeria acerinae* Pellérdy et Molnár, 1971* (рис. 17)

Ооцисты сферические, 10-12 мкм в диаметре, стенка однослойная, мембранообразная, нет остаточных тел и микропиле. Скопление ооцист в кишечнике часто встречается в так называемых желтых телах. Ооцисты иногда разрушаются, и спороцисты лежат свободно. Спороцисты $5-5.5 \times 8-8.5$ мкм, содержат остаточные тела, спорозоиты $-2-2.5 \times 8.5-9$ мкм.

Споруляция эндогенная.

Паразиты обнаружены в кишечнике.

Хозяин: *Gymnocephalus cernuus* — обыкновенный ерш (Perciformes — окунеобразные). Вид широко распространен в Евразии на западе от Англии и Франции, на востоке до р. Колымы, на севере от Северного Ледовитого океана, на юге до рек бассейнов Черного, Каспийского и Аральского морей. Случайно интродуцирован в Великие озера Северной Америки.

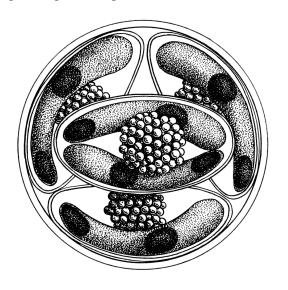


Рис. 17. Eimeria acerinae (по: Pellérdy, Molnár, 1971).

4. Eimeria amudarinica Davronov, 1987* (рис. 18)

Ооцисты круглые, диаметр 22.1–28.9 мкм, стенка тонкая однослойная, микропиле и остаточное тело отсутствуют, имеется хорошо выражен-

ная светопреломляющая гранула. Спороцисты удлиненно-овальные, $5.1-8.6 \times 15.3-18.7$ мкм, в спороцистах остаточные тела отсутствуют, имеются штидовские тельца.

Паразиты обнаружены в кишечнике.

Хозяин: Scardinius erythrophthalmus — красноперка (Cypriniformes — карпообразные). Повсеместно в Европе, к востоку от Пиренеев, в Малой Азии, Западном и Восточном Закавказье, бассейне Аральского моря и в р. Чу.

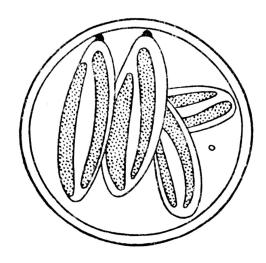


Рис. 18. *E. amudarinica* (по: Давронов, 1987).

5. *Eimeria amurensis* Dogiel et Akhmerov, 1959 (puc. 19)

Ооцисты сферические, слегка овальные, тонкостенные без остаточных тел, 18-29.2 мкм в диаметре. Спороцисты $7.3-8.6\times12-15$ мкм, остаточные тела отсутствуют.

Паразиты обнаружены в печени амурского чебачка и почках пескаря-леня.

Хозяева: *Pseudorasbora parva* – амурский чебачок, *Sarcocheilichthys sinensis* – пескарь-лень (Cypriniformes – карпообразные).

Pseudorasbora parva — амурский чебачок. Широко распространенный восточноазиатский вид, в результате случайной интродукции расселился в водоемах Средней Азии и Европы.

Sarcocheilichthys sinensis – пескарь-лень. Распространен в Восточной Азии, в России обитает только в бассейне Амура.

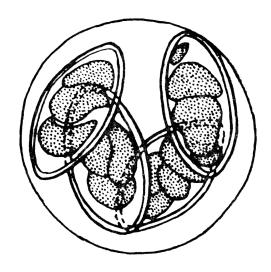


Рис. 19. *E. amurensis* (по: Шульман, 1984).

6. *Eimeria aristichthysi* Lee et Chen, 1964*, из: Chen, Lee, 1973 (рис. 20)

Ооцисты сферические, 11.7 (10.5–13.3) мкм. Спороцисты 9.3 (7.8–9.4) \times 4.3 (3.9–4.4) мкм, содержат остаточные тела.

Паразиты обнаружены в кишечнике.

Хозяева: Aristichthys nobilis — пестрый толстолобик, Hypophthalmichthys molitrix — белый толстолобик (Cypriniformes — карпообразные).

Aristichthys nobilis – пестрый толстолобик. Естественный ареал – водоемы Центрального и Южного Китая, интродуцирован во многих районах



Рис. 20. *E. aristichthysi* (по: Chen, Lee, 1973).

Европы и Азии. В европейской части России ареал охватывает все южные территории до 55° с.ш.

Hypophthalmichthys molitrix — белый толстолобик. Естественный ареал простирается от бассейна Амура до рек Янцзы и Сицзян. В настоящее время встречается по всей южной территории РФ до 55° с.ш.

Примечание. Оригинальная работа утрачена.

7. *Eimeria atherinae* Daoudi, Radujković, Marqués et Bouix, 1987* (рис. 21)

Ооцисты сферические, 12 (11.5–13.5) мкм в диаметре, нет остаточных тел. Спороцисты эллипсоидные 5 (4.5–5.5) \times 8 (7–8) мкм; на одном из концов имеется углубление, которое отождествляют с штидовским тельцем; остаточные тела в виде мелких гранул.

Паразиты обнаружены в эпителии заднего отдела кишечника.

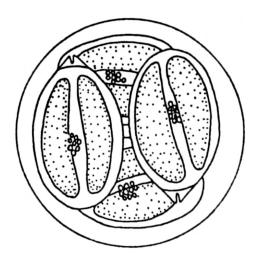


Рис. 21. *E. atherinae* (по: Daoudi et al., 1987).

Хозяева: Atherina boyeri — обыкновенная атерина (Atheriniformes — атеринообразные). Морская, эвригалинная рыба, обитает в Средиземном, Черном, Азовском и Каспийском морях, заходит в низовья рек и лиманы. В водоемах России 2 подвида: A. boyeri pontica — черноморская атерина; A. b. caspia — каспийская атерина.

8. *Eimeria barbi* Davronov, 1987* (рис. 22)

Ооцисты яйцевидные, $17.0-23.8 \times 20.4-27.2$ мкм, стенка однослойная 1.5 мкм, индекс

формы 1.14-1.2 (1.15), остаточное тело и светопреломляющая гранула в ооцисте отсутствуют, имеется хорошо выраженное микропиле. Спороцисты овальные, $5.1-8.5 \times 6.8-11.9$ мкм, штидовские тельца и остаточное тело имеются.

Паразиты обнаружены в кишечнике.

Хозяин: *Luciobarbus capito* – усач булат-маи (Cypriniformes – карпообразные), распространен в бассейнах Аральского и Каспийского морей.

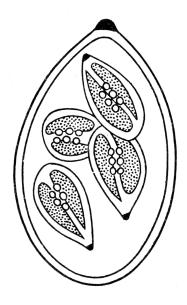


Рис. 22. *E. barbi* (по: Давронов, 1987).

9. *Eimeria baueri* Alvarez-Pellitero et Gonzalez-Lanza, 1986* (рис. 23)

Ооцисты субсферические и слегка эллипсоидные, 15.5-22.5 мкм длины и 13.5-19.0 мкм ширины, оболочка тонкая. Спороцисты овальные или эллипсоидные, $5.5-7.5\times9.5-13.0$ мкм. Штидовские тельца дискообразные, 3-4 мкм в диаметре, остаточные тела круглые и компактные, 2.5-3 мкм в диаметре. Спорозоиты червеобразные, $2-3\times8-13.5$ мкм, один конец загнут.

Паразиты обнаружены в почках, селезенке, печени, мочеточниках, желчном пузыре, сердце.

Ооцисты встречаются в течение года, с максимумом в июле и октябре.

Хозяин: *Carassius carassius* – золотой или обыкновенный карась (Cypriniformes – карпообразные), широкий ареал в Европе и Сибири.

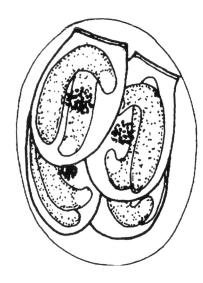


Рис. 23. E. baueri (по: Alvarez-Pellitero, Gonzalez-Lanza, 1986).

10. *Eimeria bouixi* Daoudi et Marqués, 1987* (рис. 24)

Syn.: Nucleoeimeria bouixi (Daoudi, Marqués, 1987) Daoudi, 1987.

Ооцисты очень маленькие, диаметром 7 (6–7.6) мкм. Стенка ооцисты очень тонкая, однослойная. Спороцисты эллипсовидной формы, размером 4.4 (4–4.9) × 3 (2.6–3.2) мкм. Штидовские тела отсутствуют. Остаточные тела и в ооцисте, и в спороцистах отсутствуют. Спорозоиты булавовидной формы.

Споруляция эндогенная.

Все стадии жизненного цикла (мерогония, гамогония и спорогония) проходят внутри ядра эпителиальных клеток пилорических придатков кипечника.

Хозяин: *Dicentrarchus labrax* – обыкновенный лаврак (Perciformes – окунеобразные). Ареал *см.*1.

11. *Eimeria branchiphila* Dyková, Lom et Grupcheva, 1983* (рис. 25)

Ооцисты продолговатые, эллипсоидные, 9×23 мкм, нет остаточных тел. Спороцисты эллипсоидные, 4.5×9.1 мкм, со слабо выраженными дисковидными штидовскими тельцами. Остаточные тела гранулярные, 4.5 мкм.

Споруляция эндогенная.

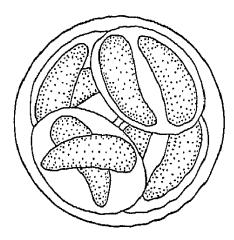


Рис. 24. E. bouixi (по: Daoudi, Marqués, 1987).

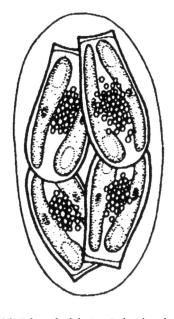


Рис. 25. E. branchiphila (по: Dyková et al., 1983).

Зиготы развиваются в почках, селезенке, мышцах и мозге.

Хозяин: *Rutilus rutilus* – плотва (Cypriniformes – карпообразные). Евроазиатский вид с очень большим непрерывным ареалом, простирающимся от Пиренеев на восток до р. Лена и к северу от Альп и Вардара. В Европе северная граница ареала приблизительно совпадает с Полярным кругом.

Примечание. Возможно, является синонимом *E. rutili* Dogiel et Bychowsky, 1939.

12. *Eimeria carassii* Yakimoff et Gousseff, 1935* (рис. 26)

Ооцисты округлые, размер ооцист 19.52—24.40 мкм. Микропиле, остаточное тело и полярная гранула отсутствуют. Остаточное тело в спороцисте отсутствует. Описание вида очень неполное. Валидность вида вызывает сомнения.

Хозяин: *Carassius carassius* – золотой или обыкновенный карась (Cypriniformes – карпообразные). Вид обнаружен у карася в водоемах Белоруссии. Ареал *см.* 9.

Примечание. Вид нуждается в переописании.

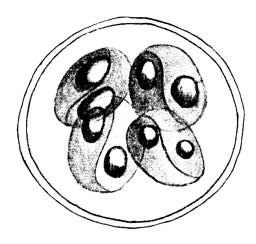


Рис. 26. E. carassii (по: Yakimoff, Gousseff, 1935).

13. *Eimeria carassiusaurati* Rodriguez, 1978* (рис. 27)

Ооцисты круглые, 13.3—15.2 мкм в диаметре, имеют 2 светопреломляющие гранулы. Спороцисты 5.8—13.6 мкм, содержат остаточные тела, штидовские тельца отсутствуют.

Вызывает геморрагический энтерит.

Паразиты обнаружены в кишечнике.

Хозяин: Carassius auratus — серебряный карась (Cypriniformes — карпообразные). Вид с очень большим ареалом, охватывающим Евразию и Америку. Два подвида, оба встречаются на территории России: C. auratus auratus — китайский карась, или золотая рыбка и C. a. gibelio — серебряный карась. Естественный ареал китайского карася — Китай и Япония. В России культивируется около тысячи лет.

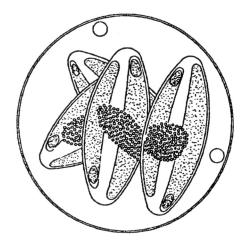


Рис. 27. E. carassiusaurati (по: Rodriguez, 1978).

14. *Eimeria catostomi* Molnár et Hanek, 1974* (рис. 28)

Ооцисты сферические, размером 7.0 (6.5—7.5) мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микропиле и остаточное тело отсутствуют. Имеется полярное тело размером 0.8 (0.7—0.9) мкм, но расположено оно в центре ооцисты. Спороцисты овальные, уплощенные с одной стороны. Штидовские тельца отсутствуют. Имеются сферические тонко гранулированные остаточные тела. Спорозоиты червеобразные, слегка изогнутые, имеются светопреломляющие тела.

Споруляция эндогенная.

Паразиты обнаружены в эпителии передней части кишечника и в его содержимом.

Хозяин: вид описан от *Catostomus commersoni* — белого чукучана (Cypriniformes) из оз. Онтарио, Северная Америка. Возможно обнаружение у *C. catostomus* — чукучана, который распространен в России только в бассейнах рек Индигирка и Колыма.

15. *Eimeria cheissini* Schulman et Zaika, 1962 (рис. 29)

Syn.: E. cheisini Izumova, 1977, lapsus.

Ооцисты сферические, тонкостенные, без остаточного тела, диаметром 18-22 мкм. Спороцисты $6-8\times8.5-10.5$ мкм, имеют большое, рыхлое, крупнозернистое остаточное тело.

Ооцисты обнаружены в брыжейке, стенке кишечника, желчном и плавательном пузырях.

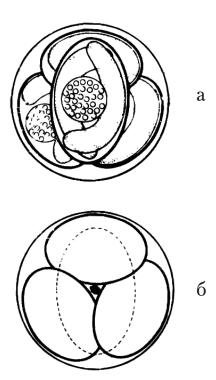


Рис. 28. *E. catostomi* (по: Molnár, Hanek, 1974): a — ооциста, общий вид, δ — срез через цисту, показывающий положение полярной гранулы.

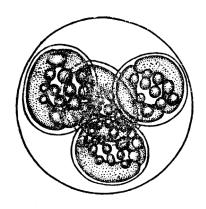


Рис. 29. *E. cheissini* (по: Шульман, 1984).

Хозяева: Gobio gobio — пескарь, Hemibarbus labeo — конь-губарь, Hemiculter leucisculus — корейская или обыкновенная востробрюшка, Leuciscus leuciscus — обыкновенный елец (Cypriniformes — карпообразные).

Gobio gobio – пескарь. Широко распространенный евроазиатский вид.

Hemibarbus labeo — конь-губарь. Распространен от бассейна р. Амур на юг до рек Южного Китая и Северного Вьетнама, есть также в Японии.

Hemiculter leucisculus — корейская или обыкновенная востробрюшка. Распространена от бассейна р. Амур до Северного Вьетнама и Тайваня. В результате случайной интродукции расселилась в водоемах Средней Азии.

Leuciscus leuciscus – обыкновенный елец. Широко распространенный евроазиатский вид.

16. Eimeria chenchingensis Chen, 1984* (рис. 30)

Ооцисты овальные, $7.3-19.2 \times 21.5-23.8$ мкм, не содержит остаточных тел. Спороцисты имеют сферические остаточные тела.

Паразиты обнаружены в селезенке.

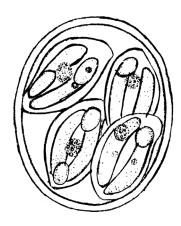


Рис. 30. *E. chenchingensis* (по: Chen, 1984).

Хозяин: *Carassius auratus* – серебряный карась (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 13.

17. Eimeria cobitis Stankovitch, 1923* (рис. 31)

Ооцисты круглые, 19-21 мкм в диаметре, без остаточных тел. Спороцисты $7 \times 14-15$ мкм, содержат мелкозернистые остаточные тела.

Паразиты обнаружены в печени, иногда образуют скопления, содержащие по несколько сот оопист.

Хозяева: *Cobitis taenia* — **обыкновенная щи**повка, *C. lutheri* — **щиповка Лютера (Cyprini**formes — карпообразные).

Cobitis taenia – обыкновенная щиповка, распространена в бассейнах рек Балтийского моря,

Волги и Днепра, пресных водах Югославии, Дании, Норвегии, Швеции, Финляндии и Великобритании.

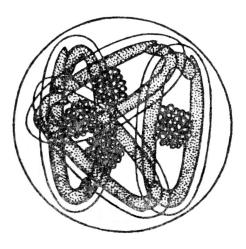


Рис. 31. *E. cobitis* (по: Шульман, 1984).

C. lutheri — щиповка Лютера, распространена в р. Амур, реках бассейна Желтого моря, на Сахалине.

18. *Eimeria cotti* Gauthier, 1921* (рис. 32)

Syn.: Eimeria votti Gauthier, 1921, lapsus.

Ооцисты сферические, 9–11 мкм в диаметре, нет остаточных тел. Спороцисты эллипсоидные, 4.2–7.5 мкм, имеют сосковидные штидовские тельца и остаточные тела, состоящие из крупных гранул; спорозоиты изогнутой формы.

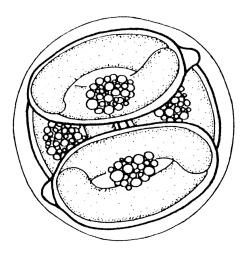


Рис. 32. E. cotti (по: Lom, Dyková 1992).

Споруляция эндогенная.

Паразиты обнаружены в кишечнике.

Хозяева: обнаружен в водоемах Европы у *Cottus gobio* — обыкновенного подкаменщика, в водоемах Канады у *C. cognatus* — западного слизистого подкаменщика (Scorpaeniformes — скорпенообразные).

Cottus gobio — обыкновенный подкаменщик. Пресноводный вид, изредка встречается в опресненных морских заливах, широко распространен в водоемах Европы, населяет всю европейскую часть России за исключением рек Кольского п-ва.

С. cognatus — западный слизистый подкаменщик. Широко распространен в Северной Америке, где его ареал значительно перекрывается с ареалом С. bairdii, обитает в водоемах Чукотки, в бассейне рек Амгуэма, Анадырь, Белая и в оз. Эльгыгытгын.

19. Eimeria credintsi Moshu, 1992* (рис. 33)

Ооцисты сферические, 13 (12-14) мкм, без микропиле и остаточных тел стенка тонкая, бесцветная; присутствуют 3 аморфные полярные гранулы 1-1.5 мкм. Спороцисты продолговато-овальные, $5.2 (5-5.5) \times 10 (8.5-11)$ мкм, на суженном конце имеется шапочкообразное штидовское тельце; остаточные тела в молодых ооцистах эллипсоидной формы, около 2.5-5 мкм, и в зрелых ооцистах сферические компактные, около 1.5-2 мкм.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в лимфатических узлах кишечника.

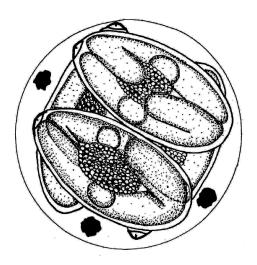


Рис. 33. E. credintsi (по: Molnár, 1996a).

Хозяин: Proterorhinus marmoratus — бычок-цуцик (Perciformes — окунеобразные). Побережье Черного, Азовского и Каспийского морей, лиманы, прибрежные озера и впадающие в них реки. Озера бассейна Мраморного моря и реки северной части Эгейского моря. В России — Азовское море, бассейн р. Дон, дельта р. Кубань, у берегов Северного и Среднего Каспия, бассейны рек Волга и Кума, озера и водохранилища. Интродуцирован в Аральское море.

20. *Eimeria ctenopharyngodoni* Li, Wen et Yu, 1995* (рис. 34)

Ооцисты сферические, 24.7 (21.4—30.4) мкм в диаметре. Стенка ооцист 0.5—0.6 мкм толщиной, нет остаточных тел и полярных гранул. Спороцисты эллипсоидные, 15.3—19.5 мкм. Бананообразные спорозоиты, 3.1— 4.6×12.2 —16.5 мкм. Остаточное тело в спороцистах сферическое или эллипсоидное, 2.6— 5.0×3.1 —6.0 мкм, состоит из мелких гранул.

Обнаружен в почках.

Хозяин: *Ctenopharyngodon idella* – белый амур (Cypriniformes – карпообразные).

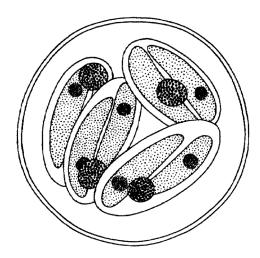


Рис. 34. *E. ctenopharyngodoni* (по: Li et al., 1995).

Ctenopharyngodon idella — белый амур. Естественный ареал — в Восточной Азии от бассейна р. Амура на юг до р. Сицзяна. В России — реки Амур, Сунгари, Уссури, оз. Ханка. Широко интродуцирован в Европе, Азии, Северной Америке и европейской части России до 55° с.ш.

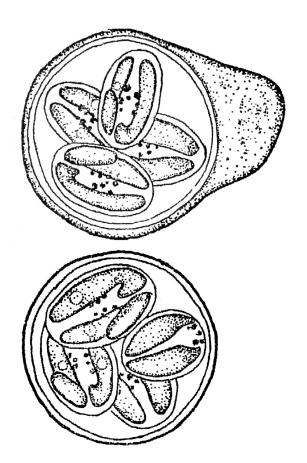


Рис. 35. *E. culteri* (по: Chen, Lee, 1973).

21. *Eimeria culteri* Lee et Chen, 1964* из: Chen, Lee, 1973 (рис. 35)

Ооцисты сферические, 10.1 мкм в диаметре. Спороцисты 6.8 (6.7–7.2) мкм, содержат мелкие остаточные тела, штидовские тельца отсутствуют.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: Chanodichthys erythropterus (=Erythroculter erythropterus) — верхогляд (Cypriniformes — карпообразные). Распространен от бассейна р. Амур на юг до Северного Вьетнама и о. Хайнань. Примечание. Оригинальная работа утрачена.

22. *Eimeria cylindrospora* Stankovich, 1921* (рис. 36)

Ооцисты круглые, 10-11 мкм в диаметре, с мембранообразной стенкой 0.5 мкм, без остаточного тела. Спороцисты цилиндрической формы, $3.5-4.5 \times 7-8$ мкм, имеют остаточное тело $2.0-2.5 \times 3-4$ мкм.

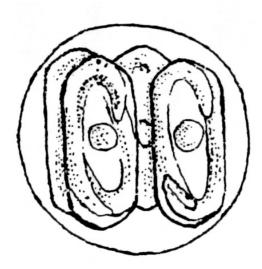


Рис. 36. E. cylindrospora (по: Stankovich, 1921).

Обнаружен в эпителии кишечника.

Споруляция эндогенная.

Хозяин: *Alburnus alburnus* — уклейка (Cypriniformes — карпообразные). Широко распространен в Европе. В России — в бассейнах Балтийского, Белого, Баренцева, Черного, Азовского и Каспийского морей.

Примечание. Лом и Дыкова (Lom, Dyková, 1992) относят вид к роду *Goussia* и сомневаются в его валидности.

23. *Eimeria cyprinorum* Stankovich, 1921* (рис. 37)

Syn.: Goussia carpelli (Léger et Stankovitch, 1921) part.

Меронты 1-12 мкм, содержат около 16 мерозоитов, макрогаметы -12 мкм. Ооцисты сферической формы, диаметр 8.5-13 мкм. Стенка мембранообразная, толщина около 0.5 мкм, остаточное тело в ооцисте отсутствует. Спороцисты $3.5-4.5 \times 6-8$ мкм, содержат гранулярные остаточные тела $1.5-2 \times 3$ мкм.

Обнаружен в тонком кишечнике.

Хозяева: Abramis brama — лещ, Alburnus alburnus — уклейка, Barbus barbus — усач, Leucaspius delineatus — обыкновенная верховка, Phoxinus phoxinus — обыкновенный гальян, Rhodeus sericeus — горчак, Rutilus rutilus — плотва, Scardinius erythrophthalmus — красноперка (Cypriniformes — карпообразные).

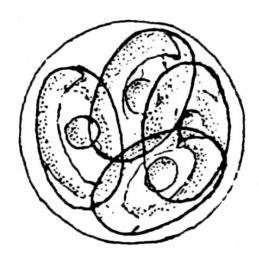


Рис. 37. E. cyprinorum (по: Stankovich, 1921).

Abramis brama — лещ. Широко распространен в Европе, в речных бассейнах и опресненных участках Северного, Балтийского, Белого, Эгейского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей.

Alburnus alburnus – уклейка. Ареал см. 22.

Barbus barbus — усач. Ареал вида включает реки бассейнов Балтийского и Черного морей.

Leucaspius delineatus — обыкновенная верховка, распространена в Средней и Восточной Европе, в России встречается в бассейнах Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского морей.

Phoxinus phoxinus — обыкновенный гольян. Широко распространен в Европе и Северной Азии, есть в оз. Байкале, бассейнах рек Охотского, Японского, Черного, Азовского морей.

Rhodeus sericeus — горчак. Евроазиатский вид с прерванным ареалом. Есть в бассейнах Черного, Каспийского морей, а также в реках, впадающих с юга в Балтийское море, на восток до бассейна р. Нева. Распространен в реках Японского и Охотского морей на север до р. Уды на Сахалине.

Rutilus rutilus – плотва. Ареал см. 11.

Scardinius erythrophthalmus — красноперка. Ареал *см.* 4.

Примечание. Лом и Дыкова (Lom, Dyková, 1992) относят вид к роду *Goussia* и сомневаются в его валилности.

24. Eimeria daviesae Molnár, 2000* (рис. 38)

Ооцисты сферические, 13.4 (13–14) (n = 25), стенка ооцист бесцветная и тонкая, микропиле

и остаточное тело отсутствуют, имеется небольшая аморфная полярная гранула. Спороцисты $4.9~(4.8-5.2)\times 8~(7.5-8.2)$ мкм, эллипсоидные с сужением на одном из полюсов, имеется штидовское тельце, нет субштидовских тел. Меронт имеет размер $10-11\times 11-13$ мкм, макрогамонт -10~(9-11) мкм.

Споруляция в основном экзогенная, при комнатной температуре завершается через 48 ч.

Эндогенные стадии локализуются в мукозе и эпителии передней части кишечника.

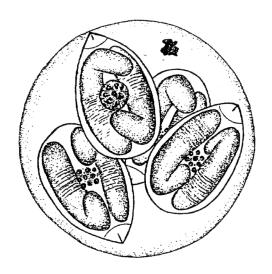


Рис. 38. E. daviesae (по: Molnár, 2000).

Хозяин: Ponticola kessleri (Günter, 1861) — бычок Кесслера; syn.: Gobius kessleri Günter, 1861, Neogobius kessleri (Günter, 1861) (Perciformes — окунеобразные). Черноморский вид, не встречающийся в водах России. В России встречается вид P. gorlap Iljin, 1949; syn.: Neogobius kessleri part., N. iljini Vasiljeva et Vasilijev, 1996 — каспийский бычок-головач, который ранее рассматривался в составе Neogobius kessleri (Günter, 1861). P. gorlap — эвригалинный вид, встречается в основном в прибрежных районах Каспия, низовьях рек Волга и Урал, а также в мелких реках Дагестана.

25. *Eimeria dicentrarchi* Daoudi et Marquèz, 1987* (рис. 39)

Ооцисты неправильной формы, диаметром 11.2 (10.6–11.9) мкм. Стенка ооцисты плотно облегает спороцисты. Имеется остаточное тело в

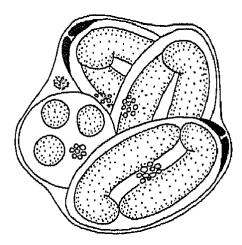


Рис. 39. E. dicentrarchi (по: Daoudi, Marquèz, 1987).

виде мелких светопреломляющих гранул. Спороцисты овальные, размером 7.7 (6.8–8.5) \times (4.2–5.1). Штидовские тельца имеются. Имеется остаточное тело виде небольшого образования из 4–6 гранул. Спорозоиты червеобразные.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителиальных клетках пилорического отдела кишечника.

Хозяин: *Dicentrarchus labrax* — обыкновенный лаврак (Perciformes — окунеобразные). Ареал *см.* 1.

Примечание. В первоописании авторы описывают небольшие утолщения на одном из полюсов спороцисты, которые подобны штидовским тельцам, но не признают их таковыми.

26. *Eimeria duszynskii* Conder, Oberndorfer et Heckmann, 1980* (рис. 40)

Ооцисты неправильной формы с очень тонкой стенкой, которая плотно прилегает к спороцистам, размером12.2 (11.6–12.9) мкм. Микропиле, полярная гранула и остаточное тело отсутствуют. Спороцисты овальные, размером 9.1 × 6.0 (8.4–10.0 × 5.2–6.3) мкм. Штидовские тела отсутствуют. Остаточное тело спороцисты компактное, крупногранулированное, иногда дисперсное. Спорозоиты червеобразные, с одним изогнутым концом. На одном из концов спорозоита имеется удлиненное светопреломляющее тело. На другом конце располагается сферическое ядро и полосчатая структура.

Споруляция эндогенная.

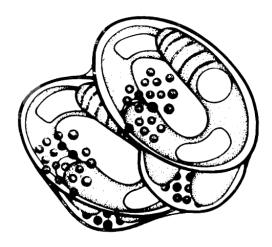


Рис. 40. E. duszynskii (по: Conder et al., 1980).

Обнаружен в эпителии и содержимом кишечника.

Хозяин: вид описан от *Cottus bairdi* – пятнистого бычка-подкаменщика (Scorpaeniformes – скорпенообразные). Широко распространен в Северной Америке, где его ареал значительно перекрывается с ареалом *C. cognatus* – западного слизистого подкаменщика, который обитает и в водоемах Чукотки. Ареал *см.* 18.

27. *Eimeria eminens* Su et Chen, 1991* (рис. 41)

Ооцисты округлые, размером 15.1 (13.0–17.2) мкм. Стенка ооцисты гладкая. Остаточное

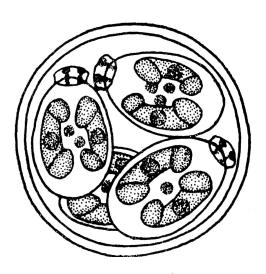


Рис. 41. *E. eminens* (по: Su, Chen, 1991).

тело и полярная гранула отсутствуют. Спороцисты овальные, толстостенные, размером 5.5 (5.0-5.8) \times 8.3 (7.0-8.8) мкм. Имеются штидовские тела, внутри которых проступают два палочковидных отростка. Остаточное тело состоит из 1-3 округлых гранул.

Хозяин: Anguilla japonica — японский угорь (Anguilliformes — угреобразные). Естественный ареал: воды Китая, Кореи, Японии и северных Филиппин. Может заходить в реки Приморья. Важный объект аквакультуры.

28. *Eimeria esoci* Schulman et Shtein, 1962 (рис. 42)

Syn.: Eimeria esori Zaika, 1965, lapsus.

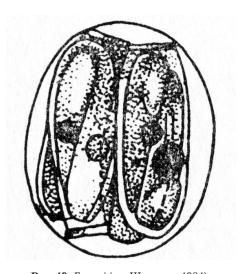


Рис. 42. *E. esoci* (по: Шульман, 1984).

Ооцисты круглые или слегка овальные, тонкостенные, без остаточных тел, $10-11 \times 12-13$ мкм. Спороцисты удлинено-овальные, $4-4.5 \times 10-11$ мкм; один полюс уплощен, имеет еле заметный гребень, окружающий дисковидное штидовское тело; остаточное тело размером 2 мкм.

Обнаружен в кишечнике и мочевом пузыре.

Хозяин: *Esox lucius* — обыкновенная щука (Esociformes — **шукообразные**). Широко распространенный вид в Европе, Азии и Северной Америке. В России встречается повсеместно, за исключением бассейна р. Амур, Сахалина и Камчатки.

Примечание. Работа Шульмана и Заики была опубликована только в 1964 г., а описание вида *E. esoci* Schulman et Zaika, 1962 приведено

в «Определителе паразитов пресноводных рыб СССР» (1962) в разделе «Простейшие», авторами которого являются С.С. Шульман и Г.А. Штейн. Штидовское тело упоминается как микропиле.

29. *Eimeria evaginata* Dogiel, 1948 (рис. 43)

Ооцисты сферические, тонкостенные, без остаточных тел, 10-12 мкм в диаметре. Спороцисты овальные, с оттянутыми концами (лимоновидные), толстостенные, с двухконтурной оболочкой, утолщенной на обоих полюсах и образующей заостренные выросты, размерами $4-4.5 \times 6-6.5$ мкм и имеют небольшие остаточные тела.

Обнаружен в эпителии пилорических придатков кишечника.



Рис. 43. *E. evaginata* (по: Догель, 1948).

Хозяин: *Myoxocephalus stelleri* — керчак Стеллера или мраморный керчак (Scorpaeniformes — скорпенообразные). Отмечен на литорали и мелководье Японского, Охотского и Берингова морей, заходит в устья рек.

30. *Eimeria fernandoae* Molnár et Hanek, 1974* (рис. 44)

Ооцисты эллипсоидные, 6.6 (7.8–9.0 × 6.5–7.0) мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микропиле, полярная гранула и остаточное тело отсутствуют. Спороцисты эллипсоидные, штидовские тельца отсутствуют, имеются тонко гранулированные остаточные тела. Спорозоиты

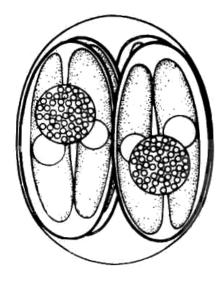


Рис. 44. E. fernandoae (по: Molnár, Hanek, 1974).

банановидной формы, имеют сферическое светопреломляющее тело.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии передней части кишечника и в его содержимом.

Хозяин: вид описан от *Catostomus commersoni* — белого чукучана (Cypriniformes — карпообразные) из оз. Онтарио, Северная Америка. Возможно обнаружение у *C. catostomus* — чукучана, который распространен только в бассейнах рек Индигирка и Колыма.

31. *Eimeria fluviatili* Belova et Krylov, 2001 (puc. 45)

Ооцисты 20–22.5 мкм, округлой формы, стенка однослойная, в ооцисте имеется остаточное тело.

Спороцисты 7.5×12.5 мкм, продолговатой формы, лежат плотно в ооцисте, имеются штидовские тельца, остаточных тел нет.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: Perca fluviatilis — обыкновенный окунь (Perciformes — окунеобразные). Обитает в пресных и осолоненных водах. Широко распространенный вид в Европе и Азии. В России — повсеместно в реках и озерах бассейна Северного Ледовитого океана от р. Пасвик до р. Колыма, на юге — до Черного моря и Северного Кавказа. В 1960 гг. переселен в озера Кенон и Иван в верховьях Амурского бассейна.

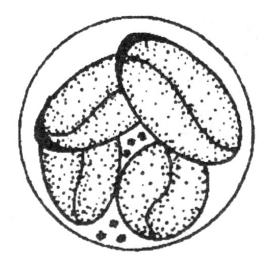


Рис. 45. *E. fluviatili* (по: Белова, Крылов, 2001).

32. *Eimeria glossogobii* Mukherjee et Haldar, 1980* (рис. 46)

Ооцисты сферические, $7.1-11(10.2) \times 7.1-12.2$ (11) мкм, стенка мембранообразная, остаточных тел нет. Спороцисты овальные или грушевидные, $2-5.1(3.9) \times 3-9.1(7.2)$ мкм, имеют штидовские тельца, остаточных тел нет.

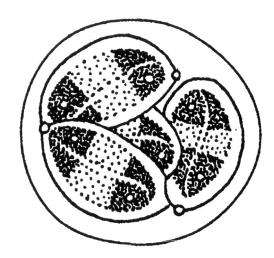


Рис. 46. E. glossogobii (по: Mukherjee, Haldar, 1980).

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Glossogobius olivaceus* – оливковый глоссогобиус (Perciformes – окунеобразные). На-

селяет пресные и солоноватые воды, иногда встречается в морских водах. Распространен по тихоокеанскому побережью Японии, у берегов Китая. В России — единственная находка в оз. Чеписани на Южном Сахалине.

33. Eimeria haichengensis Chen, 1984* (рис. 47)

Ооцисты сферические, 7.7—8.6 мкм в диаметре. Спороцисты 3.4—4.7 мкм, содержат большие остаточные сферические тела.

Обнаружен в кишечнике.

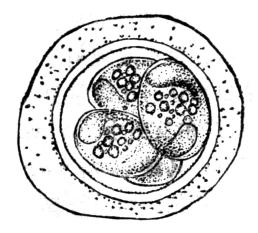


Рис. 47. *E. haichengensis* (по: Chen, 1984).

Хозяин: *Cyprinus carpio rubrofuscus* – амурский сазан (Cypriniformes – карпообразные). Естественный ареал амурского сазана включал территорию от бассейна р. Амур до Южного Китая. В настоящее время широко расселен в Азии, есть на Камчатке, Сахалине и в оз. Байкал.

Примечание. Чен и Ли (Chen, Lee, 1973) указывают дату первоописания этого вида как 1962 г.

34. *Eimeria hemibarba* Su et Chen, 1987* (рис. 48)

Эндогенные стадии развиваются в тонком кишечнике. Ооцисты сферические, 9.7~(9-10) мкм в диаметре, стенка 0.3 мкм толщиной. Спороцисты $4.2~(4.0-4.5) \times 6.5~(5.5-7)$ мкм. Остаточное тело в спороцистах сформировано дисперсно расположенными гранулами.

Обнаружен в кишечнике, в октябре.

Хозяин: *Hemibarbus maculatus* — пятнистый конь (Cypriniformes — карпообразные). Ареал — от бассейна р. Амур на юг до р. Янцзы, интродуцирован в водоемы Средней Азии.

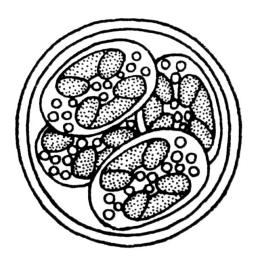


Рис. 48. *E. hemibarba* (по: Su, Chen, 1987).

35. *Eimeria hemiculterii* Chen et Hsieh, 1964* (рис. 49)

Ооцисты сферические, 11.1 (9.9–11.6) мкм, спороцисты 4.3 (3.9–4.4) мкм, содержат остаточные тела.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Hemiculter leucisculus* — корейская или обыкновенная востробрюшка (Cypriniformes — карпообразные). Ареал *см.* 15.

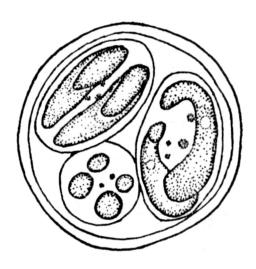


Рис. 49. E. hemiculterii (по: Chen, Lee, 1973).

36. *Eimeria hoffmani* Molnár et Hanek, 1974* (рис. 50)

Ооцисты сферические, 11.5×9.2 ($11.0-12.2 \times 9.1-9.6$) мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микропиле и остаточное тело отсутствуют. Имеется полярное тело размером 0.8 (0.7-0.9) мкм. Спороцисты эллипсоидные, 10.0×3.6 ($9.6-10.4 \times 3.4-3.9$) мкм, штидовские тельца отсутствуют, имеются эллипсоидные тонко гранулированные остаточные тела размером 6.4×2.0 ($6.2-6.6 \times 1.8-2.2$) мкм. Спорозоиты червеобразные, без светопреломляющих тел.

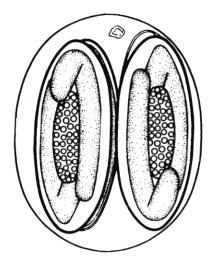


Рис. 50. E. hoffmani (по: Molnár, Hanek, 1974).

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии передней части кишечника и в его содержимом.

Хозяин: описан из оз. Онтарио в Северной Америке от *Umbra limi* — американской евдошки, возможно обнаружение у *U. krameri* — европейской евдошки (Esociformes — щукообразные). Вид распространен в бассейнах рек Дунай, Днестр и Прут. Объект аквариумистики.

37. *Eimeria huanggangensis* Su et Chen, 1987* (рис. 51)

Ооцисты сферические, 37.5 (31-39) мкм в диаметре. Спороцисты эллипсоидные, 8.5×19.8 мкм, спорозоиты бананообразные, 4.7×12.7 мкм. Остаточные тела в спороцистах сферические, 8 мкм в диаметре, или эллипсоидные, $5-6 \times 8.0-9.1$ мкм.

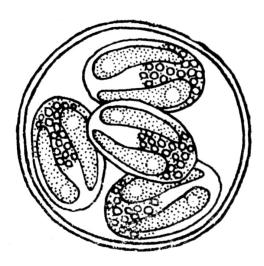


Рис. 51. E. huanggangensis (по: Su, Chen, 1987).

Эндогенные стадии развития локализуются в почках.

Вид обнаружен в марте, апреле, июне, октябре. Хозяин: *Misgurnus mohoity* — амурский вьюн (Cypriniformes — карпообразные). Ареал — пресные водоемы Восточной Азии, случайно интродуцирован в Америку, оз. Мичиган. В России распространен в бассейне р. Амур, на Сахалине и в реках Приморского края.

Примечание. Вид *E. huanggangensis* похож на *E. orientalis* Chen, 1984, но отличается размерами и строением остаточных тел в спороцистах.

38. *Eimeria huizhouensis* Su et Chen, 1991* (рис. 52)

Ооцисты сферические, 11.0 13.2 мкм в диаметре, с гладкой стенкой. Микропиле, полярная гранула и остаточное тело отсутствуют. Спороцисты овальные, размером 6.7–7.8 × 5.0–6.6 мкм. Штидовские тела отсутствуют. Остаточное тело спороцисты состоит из 1–4 гранул. Спорозоиты червеобразные с загнутыми концами.

Обнаружен в эпителии и содержимом кишечника.

Хозяин: вид описан от *Clarias fuscus* — бурого длинноперого сома (Siluriformes — сомообразные). Широко распространен в водемах Японии, Китая и северного Индокитая. Объект рыбоводства.

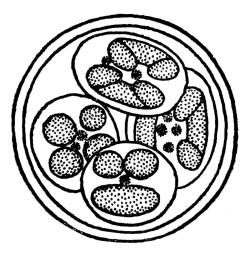


Рис. 52. *E. huizhouensis* (по: Su, Chen, 1991).

39. *Eimeria hupehensis* Chen et Hsieh, 1964* (рис. 53)

Ооцисты сферические или неправильной формы, 10 (9.2–11.1) мкм, стенка мембранообразная. Спороцисты 4.6 (4.4–5.6) \times 6.9 (6.6–7.8) мкм, содержат остаточные тела.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Carassius auratus* – серебряный карась (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 13.

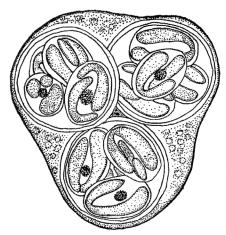


Рис. 53. *E. hupehensis* (по: Chen, Lee, 1973).

40. *Eimeria hypophthalmichthys* Dogiel et Akhmerov, 1959 (рис. 54)

Ооцисты сферические, 21–24 мкм в диаметре, с небольшим остаточным телом. Спороцисты

 $2.5 \times 16{-}18$ мкм. Спорозоиты имеют одно светопреломляющее тельце.

Обнаружен в почках.

Хозяин: $Hypophthalmichthys\ molitrix\ -\$ белый толстолобик (Cypriniformes $-\$ карпообразные). Ареал $cm.\ 6.$

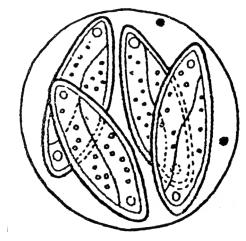


Рис. 54. E. hypophthalmichthys (по: Dogiel, Achmerov, 1959).

41. *Eimeria ictaluri* Molnár et Fernando, 1974* (рис. 55)

Ооцисты сферические, 9-10.5 мкм в диаметре, тонкостенные, полярных и остаточных гранул нет. Спороцисты эллипсоидные, реже напоминают по форме зерна кофе, $3.6-4.2\times7.8-8.4$ мкм; остаточное тело овальное, компактное, гранулированное, $2-3.3\times5-5.3$ мкм.

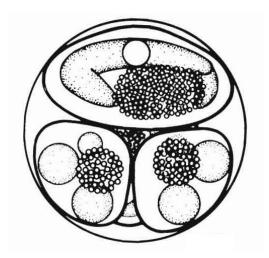


Рис. 55. *E. ictaluri* (по: Upton et al., 1984).

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника и его содержимом.

Хозяин: *Ameiurus nebulosus* – американский сомик (Siluriformes – сомообразные). Североамериканский вид, в Европу завезен в конце XIX века.

42. *Eimeria kassaii* Molnár, 1978* (рис. 56)

Ооцисты сферические, 11.7 (11.5 – 12.0) мкм в диаметре. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микропиле, остаточное и полярное тела отсутствуют. Спороцисты в форме кофейных зерен, размером 10.5 (10.2–11.0) × 6.2 (6.0–6.5) мкм. Штидовские тельца отсутствуют. Спорозоиты червеобразные, с загнутым концом и светопреломляющим тельцем. Остаточное тело спороцисты тонко гранулированное.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника и его содержимом.

Хозяин: *Umbra krameri* — европейская евдошка (Esociformes — щукообразные). Ареал *см.* 36. Объект аквариумистики.

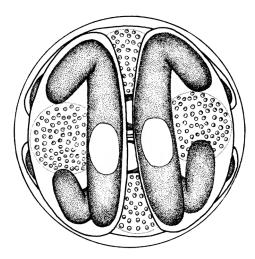


Рис. 56. E. kassaii (по: Molnár, 1978).

43. *Eimeria kotorensis* Daoudi, Radujkovic, Marques et Bouix, 1987* (рис. 57)

Обнаружена группа из четырех спороцист, 13—14.5 мкм, спороцисты эллипсоидные, 6 (5–6.5) \times 10 (9.5–11) мкм, имеют штидовские тельца в фор-

ме капюшона, 1.5 мкм в диаметре, содержат остаточные тела. Спорозоиты червеобразной формы, 2×8.5 мкм.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяева: *Spicara smaris* — смарида, *S. maena* — смарида мелкая (Perciformes — окунеобразные).

Spicara smaris — смарида. Морской вид, обитает в Средиземном море.

S. maena — смарида мелкая, обитает по побережью Черного моря, входит в низовья рек от Новороссийска (р. Цемес) до Джубги.

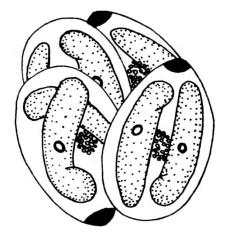


Рис. 57. *E. kotorensis* (по: Daoudi et al., 1987).

44. *Eimeria kwangtungensis* Chen et Hsieh, 1960* (рис. 58)

Ооцисты сферические, 10.4 (9.1–11.9) мкм в диаметре, без микропиле и остаточных тел, стенка тонкая, присутствуют от 2 до 6 разной формы мелких темных полярных гранул. Спороцисты эллипсоидные, 3.5–5.0 мкм, содержат остаточные тела.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Channa* (=*Ophiocephalus*) *argus* – змееголов (Perciformes – окунеобразные). Распространен в Китае, на п-ове Корея и в бассейне р. Амур. Завезен в водоемы Средней Азии.

45. *Eimeria liaohoensis* Chen, 1984* (рис. 59)

Ооцисты сферические, диаметр 24.2–30.8 мкм, остаточные тела имеются в ооцистах и спороцистах.

Обнаружен в почках.

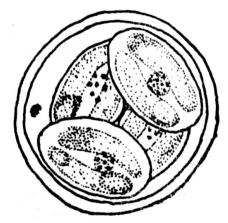


Рис. 58. E. kwangtungensis (по: Chen, Lee, 1973).

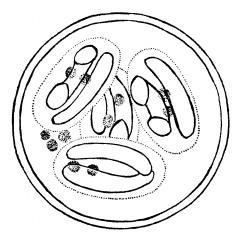


Рис. 59. *E. liaohoensis* (по: Chen, 1984).

Хозяин: *Carassius auratus* – серебряный карась (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 13.

46. Eimeria liaoningensis Chen, 1984* (рис. 60)

Ооцисты сферические, 7.3—8.4 мкм в диаметре, без остаточных тел. Остаточные тела имеются в спороцистах.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Carassius auratus* – серебряный карась, *Abbotina rivularis* – речная абботина (Cypriniformes – карпообразные).

Carassius auratus — серебряный карась. Ареал см. 13.

Abbotina rivularis — речная абботина. Распространена от бассейна р. Амур и рек бассейна Японского моря на юг до р.Меконг, есть в Китае, Корее и Японии.

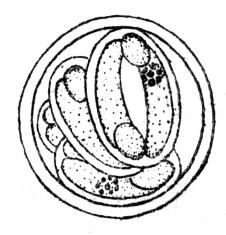


Рис. 60. *E. liaoningensis* (по: Chen, 1984).

47. *Eimeria liuhaoensis* Li, Wen et Yu, 1995* (рис. 61)

Ооцисты сферические или эллипсоидные, $20.3-25.9 \times 21.3-29.3$ мкм. Стенка ооцист 0.5-0.6 мкм толщиной. Остаточные тела и полярные гранулы отсутствуют. Спороцисты эллипсоидные, $6.1-8.7 \times 13.3-18.8$ мкм, остаточное тело в спороцисте сферическое (4.3 мкм) или эллипсоидное, $2.5-5. \times 5$ 3.1-6.8 мкм, состоит из мелких гранул. Спорозоиты $2.3-4.6 \times 11.2-16.3$ мкм.

Хозяева: Aristichthys nobilis — пестрый толстолобик, Hypophthalmichthys molitrix — белый толстолобик (Cypriniformes — карпообразные). Ареал см. 6.

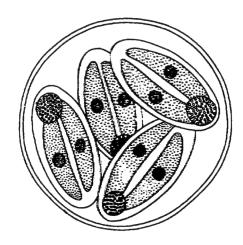


Рис. 61. *E. liuhaoensis* (по: Li et al., 1995).

48. Eimeria lydiae Lukeš et Kepr, 1992* (рис. 62)

Ооцисты сферические, 11.5 (10.6–12.4) мкм в диаметре; стенка тонкая, состоит из одной оболочки; нет остаточных тел и микропиле, одна полярная гранула, 1.4 (1.2–1.6) \times 1.9 (1.5–2.4) мкм. Спороцисты эллипсоидные, 4.9 (4.9–5.2) \times 8.3 (7.6–9.1) мкм, на слегка суживающемся полюсе имеется небольшое штидовское тельце, остаточное тело состоит из 3–5 гранул, около 0.5–1 мкм в диаметре.

Обнаружен в пилорических придатках и содержимом кишечника.

Хозяин: *Salmo trutta* – кумжа (Salmoniformes – лососеобразные). Ареал *см.* 2.

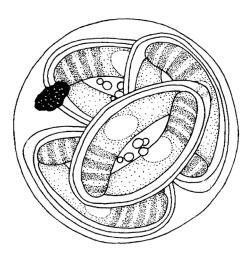


Рис. 62. E. lydiae (по: Lukeš, Kepr, 1992).

49. *Eimeria macropoda* Su et Chen, 1991* (рис. 63)

Ооцисты сферические, 9.0-10.2 мкм в диаметре, с гладкой стенкой. Микропиле, полярная гранула и остаточное тело отсутствуют. Спороцисты овальные, размером $6.7-7.7\times3.1-3.8$ мкм. Штидовские тела отсутствуют. Остаточное тело спороцисты состоит из многих дисперсных гранул. Спорозоиты червеобразные с загнутыми концами.

Обнаружен в эпителии и содержимом кишечника.

Хозяин: *Macropodus opercularis* (=*M. chinen-sis*) — макропод (Perciformes — окунеобразные). Широко распространен в водоемах Японии, Кореи и Китая. Объект аквариумистики.

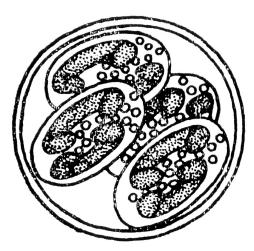


Рис. 63. E. macropoda (по: Su, Chen, 1991).

50. *Eimeria macroresidualis* Schulman et Zaika, 1964 (рис. 64)

Ооцисты сферические, тонкостенные, без остаточных тел, диаметр 18-8.5 мкм. Спороцисты $5-6.5 \times 10.5-12$ мкм, имеется зернистое остаточное тело 5.2-6.5 мкм. Спорозоиты имеют одно крупное светопреломляющее тельце.

Обнаружен в селезенке.

Хозяин: Romanogobio albipinnatus (= Gobio albipinnatus) – белоперый пескарь (Cypriniformes – карпообразные). Распространен в бассейнах Балтийского, Черного, Азовского и Каспийского морей.

Примечание. Некоторые авторы (Pellérdy, Molnár, 1968; Dyková, Lom, 1983) рассматривают этот вид в качестве синонима *G. metchnikovi*. Рисунков ооцисты обоих видов обнаружить не удалось. Единственное отличие между ними — спорозоиты *E. macroresidualis* имеют одно крупное светопреломляющее тельце, тогда как спорозоиты *G. metchnikovi* имеют два таких тельца (Ball, 1983). Пока рассматриваем оба вида как валидные.

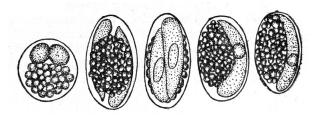


Рис. 64. *E. macroresidualis* (по: Шульман, 1984).

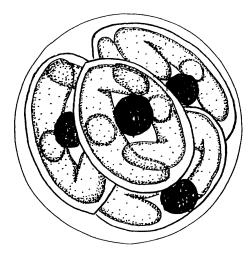


Рис. 65. E. marmorata (по: Molnár, 1996a).

51. Eimeria marmorata Molnár, 1996* (рис. 65)

Ооцисты сферические, 10.2 (10-10.5) мкм, без микропиле, полярных гранул и остаточных тел. Спороцисты короткоэллипсоидные, $5.1 (5-5.5) \times 6.8 (6.5-7)$ мкм, без штидовских телец, содержат остаточные тела.

Спорулируют при температуре 22 °C через 24 ч.

Обнаружен в слизистой оболочке и слизи передней части кишечника.

Хозяин: *Proterorhinus marmoratus* – бычок-цуцик (Perciformes – окунеобразные). Ареал *см.* 19.

52. Eimeria matskasii Molnár, 1978* (рис. 66)

Ооцисты сферические, 11.0 (10.5–11.5) мкм в диаметре. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микропиле и остаточное тело отсутствуют. Имеются одно или два полярных тела. Спороцисты овальные, размером 8.8 (8.5–9.1) × 4.0 (3.5–4.5) мкм. Штидовские тела длинные, с 4 «папиллами», расположены на заостренном конце спороцисты. Спорозоиты имеют округлое светопреломляющее тельце. Остаточное тело спороцисты в виде разбросанных 3–4 гранул.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника и его содержимом.

Хозяин: *Umbra krameri* — европейская евдошка (Esociformes — щукообразные). Ареал *см.* 36. Объект аквариумистики.

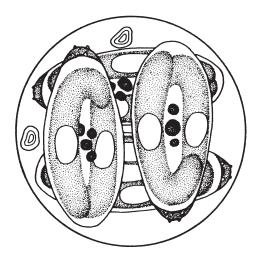


Рис. 66. E. matskasii (по: Molnár, 1978).

53. Eimeria meszarosi Molnár, 1978* (рис. 67)

Ооцисты овальные или сферические, 11.3 (11.0-11.5) \times 10.8 (10.4-11.0) мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Остаточное тело и микропиле отсутствуют, имеется одно полярное тело. Спороцисты вытянутые, цилиндрические, заострены на концах, размером 10.2 (9.9-10.6) \times 3.1 (2.7-3.4) мкм. Штидовские тельца отсутствуют. Спорозоиты червеобразные, с одним загнутым концом и светопреломляющим тельцем. Остаточное тело дисперсное, состоит из 3-5 крупных гранул.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника и его содержимом.

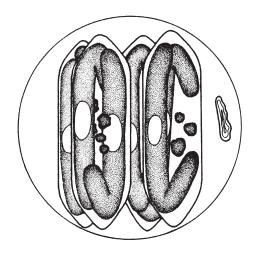


Рис. 67. E. meszarosi (по: Molnár, 1978).

Хозяин: *Umbra krameri* — европейская евдошка (Esociformes — щукообразные). Ареал *см.* 36. Объект аквариумистики.

54. *Eimeria micropteri* Molnár et Hanek, 1974* (рис. 68)

Ооцисты сферические, 12 (11.7–12.5) мкм в диаметре, стенка мембранообразная, очень тонкая, около 0.1 мкм; остаточное тело, микропиле и полярные гранулы отсутствуют. Спороцисты эллипсоидные, 6.2 (6–6.5) \times 11.4 (11–11.7) мкм, лежат компактно, соприкасаясь со стенкой ооцисты; остаточные тела в виде нежных гранул расположены дисперсно, спорозоиты 2.1 (2–2.2) \times 9.1 (8.9–9.3) мкм.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии передней части кишечника и его содержимом.

Хозяин: *Micropterus salmoides* — большеротый американский окунь (Perciformes — окунеобразные). Акклиматизированный вид. Широко распространен в Северной Америке (Великие озера, бассейн р. Миссисипи). Завезен в Европу и Южную Африку. В России — в оз. Абрау и Лиманчик у Новороссийска, а также под Москвой.

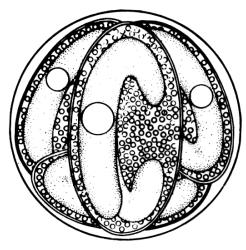


Рис. 68. E. micropteri (по: Upton et al., 1984).

55. *Eimeria misgurni* Stankovitch, 1923* (рис. 69)

Эндогенные стадии в кишечнике, меронты (11×12 мкм) содержат 20 мерозоитов червеобразной формы около 11 мкм длиной. Микрогаметы 0.6×9 мкм, имеют 2 жгутика.

Ооцисты сферические, 15-16 мкм в диаметре, без остаточных тел. Спороцисты $5.3 \times 11-12$ мкм, содержат остаточные тела.

Споруляция эндогенная.

Вызывает катаральные воспаления кишечника. Хозяева: *Cobitis taenia* — обыкновенная щиповка, *Misgurnus fossilis* — вьюн, *M. mohoity* — амурский вьюн (Cypriniformes — карпообразные).

Cobitis taenia — обыкновенная щиповка. Ареал см. 17.

Misgurnus fossilis — вьюн. Водоемы Центральной и Восточной Европы. В России — в бассейне Балтийского моря, реках Дон, Кубань и Волга.

M. mohoity – амурский выюн. Ареал см. 37.

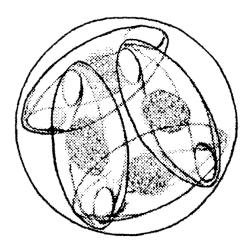


Рис. 69. *E. misgurni* (по: Stankovitch, 1923).

56. *Eimeria molnari* Jastrzębski, 1982* (рис. 70)

Ооцисты овальные, $11.4-13.8 \times 18.6-20.5$ мкм, стенка очень тонкая, эластичная. Остаточных тел,

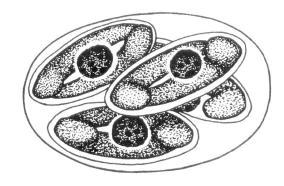


Рис. 70. *E. molnari* (по: Jastrzębski, 1982).

микропиле и полярных гранул нет. Спороцисты $4.9-6.1\times10.2-12.5$ мкм, остаточные тела компактные, округлые, 1.3-2.9 мкм.

Спорулированные и неспорулированные ооцисты найдены в средней части пищеварительного тракта. Ооцисты обнаружены у обследованных рыб весной.

Хозяин: *Gobio gobio* – пескарь (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 15.

57. *Eimeria muraiae* Molnár, 1978* (рис. 71)

Ооцисты эллипсоидные или овальные, $35.8-37.1\times45.5-47$ (36.4×46.5) мкм; оболочка тонкая, 0.1-0.2 мкм; остаточное тело, микропиле и полярные гранулы отсутствуют. Спороцисты $8.4-9.5\times22.1-24.8$ (9.0-23.4) мкм, имеют остаточные тела в форме компактных мелких гранул.

Обнаружен в почках.

Хозяин: *Misgurnus fossilis* – вьюн (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 55.

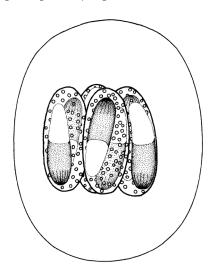


Рис. 71. E. muraiae (по: Molnár, 1978).

58. Eimeria nemethi Molnár, 1978* (рис. 72)

Ооцисты эллипсоидные, $11.5-13.5 \times 17.0-20.2$ (12.5×18.40) мкм, стенка тонкая 0.1 мкм, остаточное тело, микропиле и полярные гранулы отсутствуют. Спороцисты $3.9-4.1 \times 11.4-12.6$ (4×12) мкм, имеют дископодобные штидовские тельца, остаточные тела представлены 2-3 гранулами.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в почках, печени, селезенке.

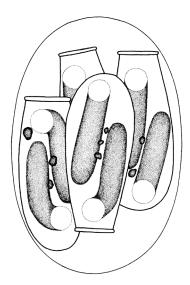


Рис. 72. E. nemethi (по: Molnár, 1978).

Хозяин: *Alburnus alburnus* — уклейка (Cypriniformes — карпообразные). Ареал *см.* 22.

59. Eimeria newchongensis Chen, 1984* (рис. 73)

Ооцисты сферические, 17.3–20.0 мкм в диаметре, без остаточных тел, спороцисты содержат остаточные тела.

Обнаружен в кишечнике и печени.

Хозяева: Carassius auratus — серебряный карась, Chanodichthys erythropterus (=Erythroculter erythropterus) — верхогляд (Cypriniformes — карпообразные).

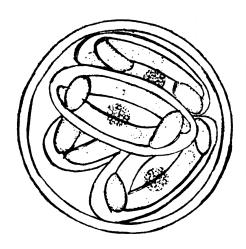


Рис. 73. *E. newchongensis* (по: Chen, 1984).

Carassius auratus – серебряный карась. Ареал см. 13.

Chanodichthys erythropterus — верхогляд. Ареал

60. *Eimeria nicollei* Yakimoff et Gousseff, 1935* (рис. 74)

Ооцисты овально-цилиндрические, размер ооцист $22-32 \times 13-19$ мкм. Микропиле, остаточное тело и полярная гранула отсутствуют. Остаточное тело в спороцисте имеется.

Хозяин: *Carassius carassius* – золотой или обыкновенный карась (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 9.

Примечание. Описание вида очень неполное. Валилность вызывает сомнения.

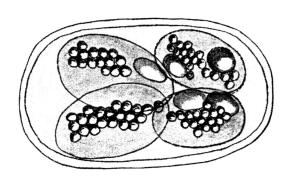


Рис. 74. E. nicollei (по: Yakimoff, Gousseff, 1935).

61. *Eimeria nishin* Fujita, 1934 (рис. 75)

Ооцисты 45-50 мкм в диаметре, без микропиле, на ранних стадиях развития имеются остаточные тела. Спороцисты веретенообраные, 13×31 мкм, содержат остаточные тела.

Обнаружен в семенниках.

Хозяева: Sardinops sagax melanosticus — иваси, Clupea pallasi — тихоокеанская сельдь (Clupeiformes — сельдеобразные).

Sardinops sagax melanosticus — иваси. Распространен в Индо-Пацифике, от Южной Африки до Восточной Пацифики.

Clupea pallasi — тихоокеанская сельдь. Морской вид, распространен в Северной Пацифике. Массами входит в устья рек Суйфун и Туманная. На Камчатке заходит в пресные озера, есть случаи образований озерных форм.

Примечание. Догель (1940), Артур и Араи (Arthur, Arai, 1980) сомневаются в валидности вида и предполагают, что он может быть синонимом *E. sardinae*.

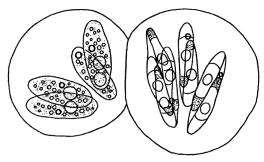


Рис. 75. *E. nishin* (по: Fujita, 1934).

62. *Eimeria ochetobiusi* Lee et Chen, 1964* (рис. 76)

Ооцисты сферические, 7.8 мкм. Спороцисты $3.0~(2.8-3.3)\times6.4~(5.6-6.4)$ мкм, содержат мелкие остаточные тела.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Ochetobius elongatus* — охетобиус (Cypriniformes — карпообразные). Широко распространен в Восточной Азии. В России — оз. Ханка.

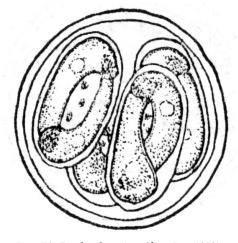


Рис. 76. *E. ochetobiusi* (по: Chen, Lee, 1973).

63. *Eimeria odontobutis* Su et Chen, 1987* (рис. 77)

Ооцисты сферические, 11.9-14.8 мкм в диаметре. Остаточное тело отсутствует, но имеется полярная гранула. Спороцисты овальные, размером $7.2-8.0\times4.7-5.0$ мкм. Штидовские тельца имеют-

ся. Остаточное тело в виде разбросанных гранул. Спорозоиты червеобразные, изогнутые на обоих концах.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Odontobutis obscura* — темный зубастый одонтобутис (Perciformes — окунеобразные). Широко распространен в водоемах Кореи, Китая и Японии. Возможно нахождение у *Percottus glehni* — ротана-головешки (Perciformes — окунеобразные), естественный ареал которого включает водоемы Кореи, Северного Китая и Приморья.



Рис. 77. *E. odontobutis* (по: Su, Chen, 1987).

64. *Eimeria ojibwana* Molnár et Fernando, 1974* (рис. 78)

Ооцисты сферические, размером 10.4—11.0 мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Полярная гранула и остаточное тело отсутствуют, микропиле не описано. Спороцисты в форме кофейных зерен, размером 9.0—9.2 × 5.0—5.8 мкм. Штидовские тельца не описаны. Остаточное тело дисперсное, состоит из гранул разного размера. Спорозоиты червеобразные, с изогнутым концом, имеют сферическое светопреломляющее тело.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии и содержимом кишечника.

Хозяин: вид описан от *Cottus bairdi* — пятнистого бычка—подкаменщика (Scorpaeniformes — скорпенообразные). Широко распространен в Северной Америке, где его ареал значительно перекрывается с ареалом *C. cognatus* — западного слизистого подкаменщика, который обитает и в водоемах Чукотки. Ареал *см.* 18.

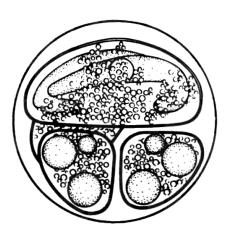


Рис. 78. E. ojibwana (по: Molnár, Fernando, 1974).

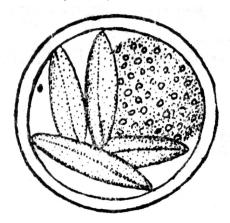


Рис. 79. *E. ophiocephalae* (по: Chen, 1984).

65. *Eimeria ophiocephalae* Chen et Hsieh, 1960* (рис. 79)

Ооцисты сферические, 8.5 (7.3–10) мкм в диаметре с большим остаточным телом и одной или двумя темными сферическими полярными гранулами; стенка тонкая, слегка зеленоватого цвета.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Channa* (=*Ophiocephalus*) *argus* – змееголов (Perciformes – окунеобразные). Ареал *см.* 44.

66. *Eimeria orientalis* Chen, 1984* (рис. 80)

Syn.: Eimeria orietalis Chen, 1984, lapsus.

Ооцисты сферические, 26.2—34.8 мкм в диаметре, в ооцисте и спороцистах имеются остаточные тела.

Обнаружен в почках.

Хозяин: *Misgurnus mohoity* – амурский вьюн (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 37.

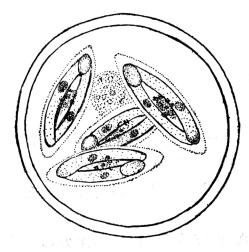


Рис. 80. *E. orientalis* (по: Chen, 1984).

67. *Eimeria osmeri* Molnár et Fernando, 1974* (puc. 81)

Ооцисты сферические, диаметр 10.4-11 мкм, стенка тонкая, остаточных тел нет, имеются 1-2 полярные гранулы, 1.5-1.7 мкм. Спороцисты овальные, один конец заострен, $4.3-4.7 \times 7.1-7.8$ мкм; штидовское тельце конической формы представлено в виде утолщения стенки спороцисты, 4.5×7.4 мкм. Остаточное тело круглое, компактное, 1.3-1.7 мкм в диаметре.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии и содержимом кишечника.

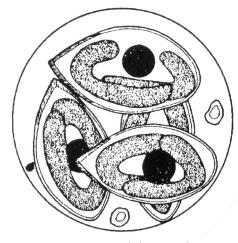


Рис. 81. E. osmeri (по: Molnár, Fernando, 1974).

Хозяин: Osmerus mordax — азиатская зубатая корюшка (Osmeriformes — корюшкообразные). Проходная форма. Населяет побережье Северного Ледовитого океана от Белого и Баренцевого морей до Бериногова пролива и далее по побережью Северной Америки. В Тихом океане по азиатскому побережью — от Берингова пролива на юг до Кореи и Японии.

68. *Eimeria parasiluri* Lee et Chen, 1964* (рис. 82)

Ооцисты сферические, 10 (8.9–11.1) мкм, полярная гранула имеется. Спороцисты 3.4 (3.3–3.90) \times 7.5 (6.7–7.8) мкм, содержат остаточные тела.

Хозяин: Silurus (=Parasilurus) asotus – амурский сом (Siluriformes – сомообразные). Распространен от р. Амур до рек бассейна Японского моря на юг до о.Тайвань. В России обитает в р. Амур и на северо-западе о. Сахалин. Вселен в оз. Шакша, откуда проник в оз. Байкал и реки Селенга и Ангара.

Примечание. Авторы (Chen, Lee, 1973) указывают дату находки кокцидии 1964 г., но описания с этой датой не удалось обнаружить.

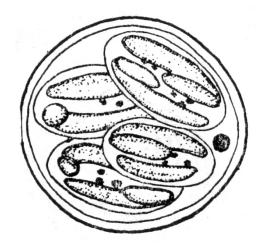


Рис. 82. *E. parasiluri* (по: Chen, Lee, 1973).

69. *Eimeria pastuszkoi* Jastrzębski, 1982* (рис. 83)

Ооцисты сферические или субсферические, 11.4–12.1 × 13.1–14.6 мкм, без остаточных тел, микропиле и полярных гранул. Спороцисты 4.0–6.2 × 8.9–11.2 мкм; остаточное тело представлено мелкими гранулами, расположенными дисперсно. Спорозоиты бананообразной формы, 1.8–2.9 мкм.

Скопления ооцист, в основном проспорулировавших, найдены в средней и нижней части кишечного тракта.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: Barbatula barbatula (= Nemacheilus barbatulus) – усатый голец (Cypriniformes – карпообразные). Реки и озера Европы. В России – реки Нева, Волхов, Ильмень, Северная Двина, Печора, Дон, Кубань, Волга, Урал, Терек.

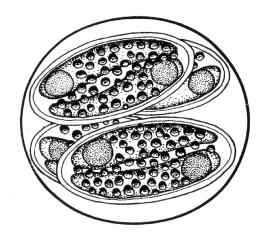


Рис. 83. E. pastuszkoi (по: Jastrzębski, 1982).

70. *Eimeria patersoni* Lom, Desser et Dyková, 1989* (рис. 84)

Syn.: Eimeria esoci sensu Li, Desser, 1985.

Ооцисты субсферические, 10.6×11.9 мкм, слегка эллипсоидные, 9.9×11.9 мкм, продолговато-эллипсоидные, 8.6×15.8 мкм, без микропиле, остаточных тел и полярных гранул; стенка ооцист тонкая, бесцветная, имеет одну оболочку. Спороцисты эллипсоидные, $3.5 (2.6-4) \times 10.4 (9.9-11.2)$ мкм, один конец более широко закруглен, имеют шапочкообразное штидовское тельце, остаточные тела состоят из 1-3 больших (1 мкм) гранул.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в почках, печени, селезенке.

Хозяин: *Lepomis gibbosus* — обыкновенная солнечная рыба (Perciformes — окунеобразные). Широко распространен в Северной Америке в районе Великих озер. Акклиматизированный вид в Европе. Обнаружен в Молдавии, Украине и странах Балтии. Возможно нахождение в РФ.

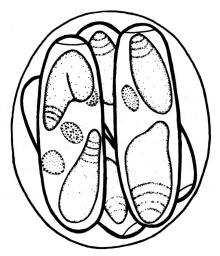


Рис. 84. *E. patersoni* (по: Lom et al., 1989).

71. *Eimeria percae* (Riviere, 1914) (рис. 85)

Syn.: Coccidium percae Riviere, 1914; Eimeria rivieri Yakimoff, 1929.

Ооцисты 12–13 мкм в диаметре, сферической формы, стенка мембранообразная. Спороцисты $5-6\times8-9$ мкм, содержат крупные мелкозернистые остаточные тела и штиловские тельца.

Обнаружен в печени и стенках желудка. Хозяин: *Perca fluviatilis* – обыкновенный окунь (Perciformes – окунеобразные). Ареал *см.* 31.

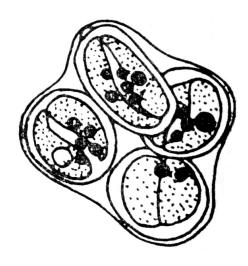


Рис. 85. Е. регсае (по: Шульман, 1984).

72. *Eimeria petrovici* Daoudi, Radujkovic, Marques et Bouix, 1987* (рис. 86)

Ооцисты сферические, 12 (11–12.5) мкм в диаметре. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микропиле, полярное и остаточное тело отсутствуют. Спороцисты эллипсовидные, 8.5 (7.5–9) × 4.5 (4–5) мкм. Штидовские тельца имеются. Остаточные тела в виде компактного скопления мелких гранул. Спорозоиты червеобразной формы, имеют светопреломляющие тела.

Обнаружен в эпителии кишечника.

Хозяин: *Symphodus ocellatus* — глазчатая зеленушка (Perciformes — окунеобразные). Морская эвригалинная рыба, обитает в Средиземном, Черном и Азовском морях, заходит в низовья рек и лиманы.

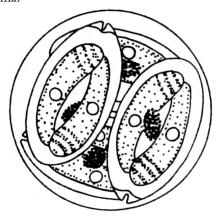


Рис. 86. *E. petrovici* (по: Daoudi et al., 1987).

73. *Eimeria piraudi* Gauthier, 1921* (рис. 87)

Ооцисты сферические, диаметр 11–12 мкм. Спороцисты продолговато-овальные, слегка суженные на одном из полюсов, 5.1–7.9 мкм, остаточное тело состоит из больших гранул.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в стенках кишечника.

Хозяин: *Cottus gobio* — обыкновенный подкаменщик (Scorpaeniformes — скорпенообразные). Ареал *см.* 18.

74. Eimeria pseudorasbori Chen, 1984* (рис. 88)

Syn.: Eimeria pseudorasbari Chen, 1984, lapsus.

Ооцисты сферические, 24.2—28.8 мкм, без остаточных тел. В спороцистах остаточные тела имеются.



Рис. 87. *E. piraudi* (по: Stankovitch, 1921).

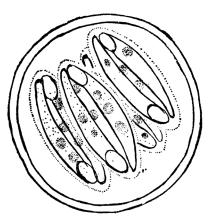


Рис. 88. *E. pseudorasbori* (по: Chen, 1984).

Обнаружен в почках.

Хозяин: *Pseudorasbora parva* – амурский чебачок (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 5.

75. *Eimeria pungitii* Molnár et Hanek, 1974* (рис. 89)

Ооцисты эллипсоидные, $9.8~(8.6-10.4)\times 12.5~(12.1-13)$ мкм. Стенка ооцист тонкая, бесцветная, однослойная. Спороцисты продолговатоэллипсоидные, $3.6~(3.4-3.9)\times 10~(9.1-10.4)$ мкм; штидовские тельца отсутствуют; остаточные тела гранулированные, дисперсные, полностью заполняют спороцисту.

Споруляция частично эндогенная и частично экзогенная.

Обнаружен в эпителии передней части кишечника и его содержимом.

Хозяин: Pungitius pungitius — девятииглая колюшка (Gasterosteiformes — колюшкообразные). Циркумполярный вид, встречается в морях, реках и озерах от бассейнов Северного, Балтийского и Белого морей до Чукотки и Северной Америки. По Тихоокеанскому бассейну — от Чукотки и Камчатки до устья Амура. Имеется на Сахалине и Курильских островах.

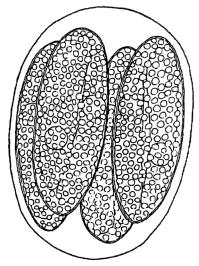


Рис. 89. E. pungitii (по: Molnár, Hanek, 1974).

76. *Eimeria radae* Moshu, 1992* (рис. 90)

Ооциста овальная, тонкостенная, с двухконтурной оболочкой, размером 24.0-30.0 × 19.2-28.8 мкм. Микропиле и остаточное тело ооцисты отсутствуют, но всегда отмечается одна полярная гранула. Четыре удлиненно-овальной формы тонкостенные спороцисты длиной 15.6-21.2 мкм и шириной 8.4-11.2 мкм в ооцисте располагаются сравнительно свободно (обычно параллельно продольной оси ооцисты). Внутри спороцисты два лежащих «валетом» бананообразных спорозоита (с одним утолщенным закругленным и другим оттянутым, заканчивающимся маленьким сосочком концом), несущих в своей средней части по одному овальному светопреломляющему тельцу. Длина спорозоитов – 7.2–12.5 мкм, ширина – 2.8-4.2 мкм; они прижаты к стенке спороцисты большим дисперсным крупнозернистым остаточным телом, занимающим большую часть полости спороцисты. Спорулированные ооцисты располагаются в мезентерии и паренхиме почек одиночно или (чаще) в виде агломераций, очень редко заключенных в соединительнотканной капсуле.

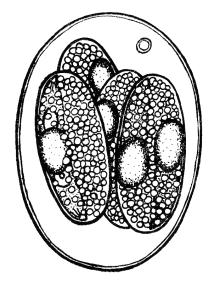


Рис. 90. E. radae (по: Мошу, 1992).

Обнаружен в мезентерии и ткани почек, редко – в печени и содержимом кишечника.

Хозяин: *Cobitis taenia* – обыкновенная щиповка (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 17.

77. Eimeria rhodei Kandilov, 1964* (рис. 91)

Syn.: Eimeria sericei Levine, 1988.

Ооцисты круглые, 19 мкм в диаметре, оболочка толстостенная, двухконтурная. Спороцисты 6.3×10.5 мкм.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Rhodeus sericeus* – горчак (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см. 23*.

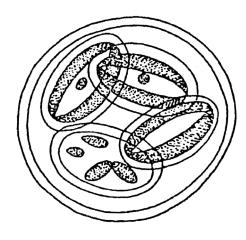


Рис. 91. *E. rhodei* (по: Микаилов, 1975).

78. *Eimeria rouxi* (Elmassian, 1909)* (рис. 92)

Syn.: Coccidium rouxi Elmassian, 1909.

Меронты двух типов: мелкие (4 мкм в диаметре) содержат несколько мерозоитов, и крупные (до 7.8 мкм в диаметре) с большим числом мерозоитов. Микрогамонты 10–25 мкм, ранние макрогаметы – 10 мкм в диаметре.

Ооцисты эллипсоидные или овальные, 10 мкм в диаметре, нет остаточных тел. Спороцисты длиной 6 мкм, без остаточных тел.

Обнаружен в тонком кишечнике.

Хозяин: *Tinca tinca* – линь (Cypriniformes – карпообразные). Обитает в реках и озерах бассейнов Балтийского, Черного и Каспийского морей. В Сибири известен из бассейнов рек Обь и Енисей и оз. Байкал.

Примечание. Материалы автора по эндогенным стадиям развития требуют проверки в связи с тем, что обследованные рыбы были заражены несколькими видами кокцидий в естественных условиях.

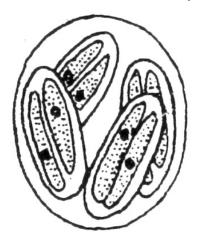


Рис. 92. E. rouxi (по: Stankovitch, 1921).

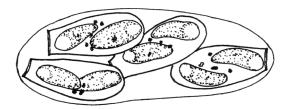
79. *Eimeria rutili* Dogiel et Bychowsky, 1939 (рис. 93)

Ооцисты овальные, эллипсоидные, колбасовидные, иногда цилиндрические, $8-11\times27-32$ мкм; оболочка очень тонкая и неустойчивая, остаточных тел нет. Спороцисты $5\times10.5-12$ мкм, имеют крышечки вроде воронки, отороченные низким кантом, содержат крупное слегка желтоватое остаточное тело.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в почечных канальцах и кишечнике.

Хозяин: *Rutilus rutilus* – плотва (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 11.



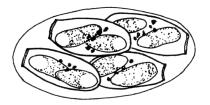


Рис. 93. E. rutili (по: Alvarez-Pellitero, Gonzalez-Lanza, 1986).

80. *Eimeria salvelini* Molnár et Hanek, 1974* (рис. 94)

Ооцисты сферические, 12.0 (11.7–12.5) мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микропиле, полярное и остаточное тело отсутствуют. Спороцисты округлые, $9.2 \times 5.1 \ (9.0-9.4 \times 5.0-5.3)$ мкм. На заостренных концах имеются штидовские тельца. Остаточные тела сферические, компактные, $1.8 \ (1.5-2.1)$ мкм. Спорозоиты червеобразной формы без светопреломляющих тел.

Споруляция эндогенная.

Обнаружены в эпителии передней части кишечника и его содержимом.

Хозяин: Salvelinus fontinalis – американская

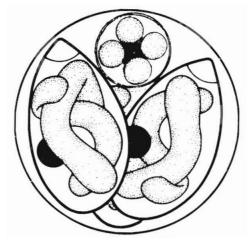


Рис. 94. E. salvelini (по: Molnár, Hanek, 1974).

паллия (Salmoniformes — лососеобразные). Обитает в водоемах Северной Америки, является объектом рыбоводства. Американская палия, которую содержали в прудах пос. Ропша под Петербургом, попала в р. Стрелка.

81. Eimeria sardinae (Thélohan, 1890) (рис. 95)

Syn.: Coccidium sardinae Thélohan, 1890; Eimeria oxyphila Dobell, 1919; E. oxyspora Dobell, 1919; E. snijdersi Dobell, 1920.

Ооцисты круглые, 35-65 мкм в диаметре, стенка бледно-желтого цвета. Спороцисты сигарообразной формы, $7-8\times25-35$ мкм, имеют остаточные тела.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в семенных канальцах.

Хозяева: Clupea harengus — атлантическая сельдь; Sprattus sprattus — европейский шпрот, европейская килька, Sardina pilchardus — сардина европейская, Engraulis encrasicholis — европейский анчоус (Clupeiformes — сельдеобразные).

Clupea harengus — атлантическая сельдь. Обитает в Северной Атлантике (включая Балтийское и Северное моря), иногда заходит в пресные воды.

Sprattus sprattus — европейский шпрот, европейская килька. Морская форма, обитает от Северного и Балтийского морей до Марокко, в Средиземном и Черном морях, заходит в опресненные предустьевые пространства (устье Наровы).

Sardina pilchardus – сардина европейская. Обитает в Черном и Средиземном морях, Восточной Атлантике.

Engraulis encrasicholis — европейский анчоус. Обитает в Балтийском, Северном, Черном, Азовском и Средиземном морях, Восточной Атлантике.

82. *Eimeria saurogobii* Chen, 1984* (рис. 96)

Syn.: Eimeria sourogobii Chen, 1984, lapsus.

Ооцисты сферические, 8.8~(8.5-9.2) мкм в диаметре. Спороцисты $5.0~(4.4-5.6)\times 6.9~(5.6-7.8)$, содержат сферические остаточные тела.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяева: Saurogobio dabryi — ящерный пескарь, Ctenopharyngodon idella — белый амур (Cypriniformes — карпообразные).

Saurogobio dabryi – ящерный пескарь. Широко распространен в Восточной Азии. В России обитает только в реках Амур, Уссури и оз. Ханка.

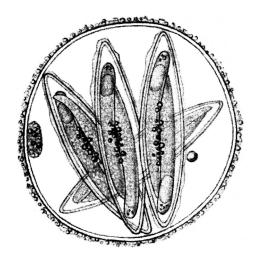


Рис. 95. *E. sardinae* (по: Шульман, 1984).

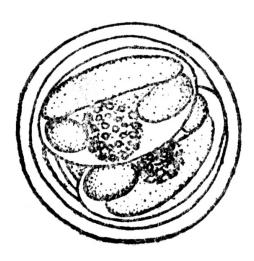


Рис. 96. E. saurogobii (по: Chen, 1984).

Ctenopharyngodon idella — белый амур. Ареал см. 20.

Примечание. В работе китайских авторов Чена и Ли (Chen, Lee, 1973) описание *E. saurogobii* датируется 1964 г., автор Chen. В 1984 г. Chen описывает *E. saurogobii* как новый вид из *Saurogobio dabryi* (ящерный пескарь). При написании родового названия хозяина и соответственно видового названия кокцидии допущены ошибки: написано *Sourogobio* и *saurogobii*, нужно – *Saurogobio* и *saurogobii*.

83. *Eimeria schulmani* Kulemina, 1969 (рис. 97)

Syn.: Eimeria aschulmani Kulemina, 1969, lapsus calami.

Ооцисты круглые, тонкостенные, 18-22 мкм в диаметре, без остаточных тел. Спороцисты $6.9-7.8\times15-17$ мкм, содержат компактное грубозернистое остаточное тело.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяева: *Leuciscus cephalus* – голавль, *L. idus* – язь (Cypriniformes – карпообразные).

Leuciscus cephalus — голавль. Широко распространен в Европе, Малой Азии, Кавказе, Закавказье, в бассейнах Балтийского, Белого, Черного, Азовского, Каспийского морей.

L. idus — язь. Ареал простирается от бассейна р. Рейн на восток до бассейна р. Лены, встречается в реках бассейнов Белого, Черного, Каспийского, Аральского морей.

Примечание. Шульман (1984) в качестве единственного хозяина *Eimeria schulmani* указывает судака. Вид *E. schulmani* описан из язя (Кулемина, 1969) и ни разу не был обнаружен у судака. Повидимому, в работу Шульмана (1984) вкралась досадная опечатка, и *E. schulmani* не паразитирует у судака.

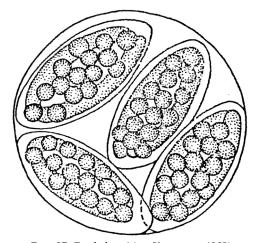


Рис. 97. *E. schulmani* (по: Кулемина, 1969).

84. *Eimeria scorpaenae* Zaika, 1966 (рис. 98)

Ооцисты тонкостенные, 10-11 мкм в диаметре, легко деформируются, не имеют остаточных тел. Спороцисты 3.9×6.5 мкм, вытянутые, отношение длины к ширине 1.7:1, обычно яйцевидные, с тонкостенной оболочкой, содержат небольшое остаточное тело.

Обнаружен в стенках кишечника.

Хозяин: Scorpaena porcus — скорпена или морской ерш (Scorpaeniformes — скорпенообразные). Широко распространенный вид Средиземноморья. В Черном море известен по всем берегам, на кавказском побережье отмечен в р. Шапсухо.

Примечание. В описании упоминается наличие широкого микропиле у спороцисты, однако в современной литературе у спороцисты отмечаются лишь штидовские и субштидовские тела. Наличие широкого «отверстия» у данного вида может быть результатом раскрытия створок спороцисты, но тогда его следует относить к роду Goussia. Вид нуждается в переописании.

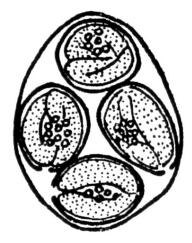


Рис. 98. *E. scorpaenae* (по: Заика, 1966).

85. *Eimeria siluri* Davronov, 1987* (рис. 99)

Ооцисты овальные, стенка состоит из одного слоя, ширина 18.7-25.5 мкм, длина 22.1-28.9 мкм, индекс формы 1.13-1.18 (1.15) мкм, микропиле, остаточное тело и светопреломляющие гранулы отсутствуют. Спороцисты овальные, лежат свободно в ооцисте, $5.1-8.5\times11.9-15.3$ мкм, имеются остаточные тела 2.2 мкм.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: Silurus glanis — обыкновенный (европейский) сом (Siluriformes — сомообразные). Широко распространенный вид в бассейнах Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей. В России встречается от бассейнов рек Нева, Днепр до р. Урал и на юге — до рек Северного Кавказа.

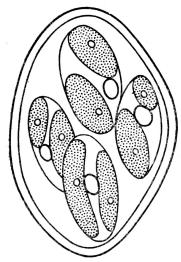


Рис. 99. *E. siluri* (по: Давронов, 1987).

86. *Eimeria smaris* (Daoudi, Radujković, Marqués et Bouix, 1989)* (рис. 100)

Syn.: E. maenae Daoudi, 1987.

Эндогенные стадии локализуются в эпителии тонкого отдела кишечника.

Ооцисты сферические, 9.2~(8-9.5) мкм в диаметре, спороцисты $4.3~(4.0-4.5)\times5.4~(5.0-6.5)$ мкм, содержат остаточные тела. В штидовском тельце проходит маленький канал. Спорозоиты червеобразной формы, 1.5-5.0 мкм.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Spicara smaris* – смарида (Perciformes – окунеобразные). Ареал *см.* 43.

87. *Eimeria sparis* Sitja-Bobadilla, Palenzuela et Alvarez-Pellitero, 1996* (рис. 101)

Syn.: E. spari Diouf and Toguebaye, 1996.

Ооцисты сферической или близкой к ней формы, размером 9.4—14.3 мкм. Стенка ооцисты тонкая, остаточное тело состоит из одного или двух светопреломляющих тел. Спороцисты эллипсоидной или овальной формы, размером 6—9.7 × 4—6.5 мкм. В зависимости от зрелости спороцисты остаточное тело представляет собой или одно образование, или массу гранул. Штидовские тельца во фронтальной плоскости выглядят как расширение стенки спороцисты с центральным каналом, а в апикальной — как звездочка с 6 лучами.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника.

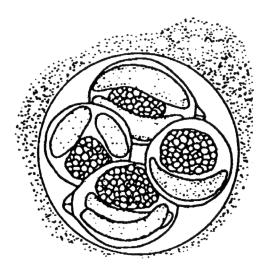


Рис. 100. *E. smaris* (по: Daoudi et al., 1989).

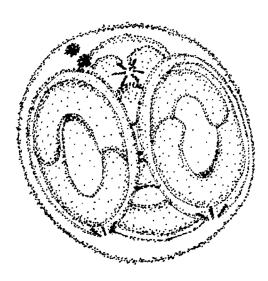


Рис. 101. *E. sparis* (по: Sitja-Bobadilla et al., 1996).

Хозяин: *Sparus aurata* – аурата или дорада (Perciformes – окунеобразные). Ареал *см.* 1.

88. *Eimeria stizostedioni* Belova et Krylov, 2003 (рис. 102)

Ооцисты $7.5-8 \times 10-12.5$ мкм, овальной или округлой формы; стенка ооцист гладкая, бесцветная, однослойная, двухконтурная; микропиле, полярные гранулы и остаточное тело отсутствуют. Спороцисты 3.5×6.4 мкм, продолговатой формы, лежат в ооцисте плотно, стенка спороцист однослойная, имеются штидовские тельца и остаточ-

ное тело в виде мелких гранул. Спорозоиты 2.5×5.5 мкм, банановидной формы.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: Sander lucioperca — обыкновенный судак (Perciformes — окунеобразные). Обитает в пресных и солоноватых водах, образует полупроходные формы. Повсеместно встречается в реках и озерах бассейнов Балтийского, Черного, Каспийского и Аральского морей. В России северная граница ареала доходит до 64° с. ш., на юге — до Закавказья, на западе — до Уральского хребта. Акклиматизирован во многих водоемах России и европейских стран.

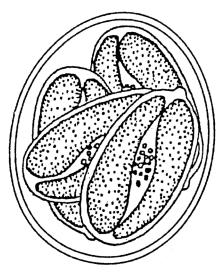


Рис. 102. E. stizostedioni (по: Белова, Крылов, 2003).

89. *Eimeria strelkovi* Schulman et Zaika, 1962 (рис. 103)

Ооцисты сферические, с тонкой стенкой, без остаточных тел, диаметром 15-16 мкм. Спороцисты $6.6-7.6\times 9-10$ мкм, имеют небольшое, округлое, мелкозернистое остаточное тело, диаметром 2.4-3.8 мкм.

Обнаружен в почках.

Хозяин: *Pseudorasbora parva* – амурский чебачок (Cypriniformes – карпообразные). Ареал см. 5.

90. *Eimeria syngnathi* Yakimoff et Gousseff, 1936 (puc. 104)

Ооцисты овальные, стенка толстая, двухконтурная, слегка желтоватого цвета, $17-24 \times 24-$

32 мкм. Нет микропиле, имеется остаточное тело. Спороцисты $7.7-9.2 \times 10.6-14.4$ мкм, содержат остаточные тела.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: Syngnathus abaster (=S. nigrolineatus) — черноморская пухлощекая игла-рыба (Syngnathiformes — иглообразные). Морская эвригалинная рыба, встречается в низовьях Дона, переносит пресную воду, обитает в реках Волга, Урал, проник в Волжское водохранилище.

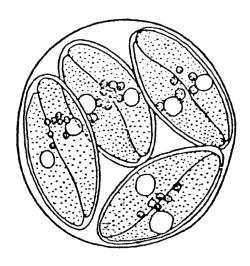


Рис. 103. *E. strelkovi* (по: Шульман, Штейн, 1962).

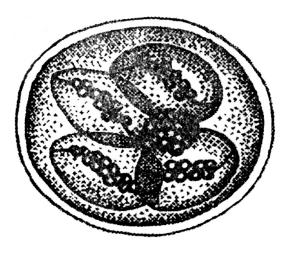


Рис. 104. *E. syngnathi* (по: Шульман, 1984).

91. *Eimeria syrdarinica* Davronov, 1987* (рис. 105)

Ооцисты круглые, диаметр 20.4-30.6 мкм, стенка ооцист 2.0 мкм, имеется круглое остаточное тело. Спороцисты $8.5-11.9 \times 13.6-18.7$ мкм.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Ctenopharyngodon idella* – белый амур (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 20.



Рис. 105. *E. syrdarinica* (по: Давронов, 1987).

92. *Eimeria tedlai* Molnár et Fernando, 1974* (рис. 106)

Ооцисты сферические, 9.5–10.0 мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Остаточное тело отсутствует, микропиле не отмечено. Полярная светопреломляющая гранула имеется. Спороцисты овальные, размером 8.4–8.7 × 4.5–4.7 мкм. На заостренных концах спороцист имеются штидовские тельца в виде колпачков. Остаточные тела имеются. Спорозоиты червеобразные, без светопреломляющих тел, один конец их изогнут.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника и его содержимом.

Хозяин: вид описан от *Perca flavescens* – американского желтого окуня (Perciformes – окунеобразные). Широко распространен в Северной Америке. Долгое время считался подвидом обыкновенного окуня *P. fluviatilis*. Ареал *см. 31*.

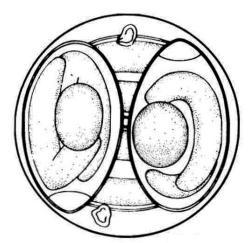


Рис. 106. E. tedlai (по: Molnár, Fernando, 1974).

93. *Eimeria truttae* (Léger et Hesse, 1919) (puc. 107)

Syn.: Goussia truttae Léger et Hesse, 1919.

Эндогенные стадии развиваются в эпителии пилорических придатков и тонкого кишечника.

Ооцисты сферические, 10-13 мкм, имеется одиночная полярная гранула, нет остаточных тел. Спороцисты овальные, $4-6.5\times8-11$ мкм, с дискообразными штидовскими тельцами, остаточное тело состоит из нежных гранул 2.8 мкм.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяева: *Oncorhynchus masou* – сима, *Salmo trutta* – кумжа (Salmoniformes – лососеобразные).

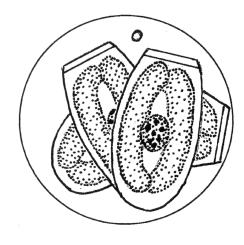


Рис. 107. *E. truttae* (по: Пугачев и др., 2010).

Oncorhynchus masou — сима. Проходная и пресноводная формы, только на азиатском побережье от Японии до р. Амур, о. Сахалин и западных берегов п-ова Камчатка.

Salmo trutta – кумжа. Ареал см. 2.

94. *Eimeria variabilis* (Thélohan, 1893)* (рис. 108)

Syn.: Coccidium variabile Thélohan, 1893; Goussia variabilis (Thélohan, 1893).

Меронты содержат от 20 до 40 мерозоитов, микрогамонт продуцирует 12 или 16 микрогамет.

Ооцисты круглые, 15-20 мкм в диаметре, остаточных тел нет. Спороцисты $4-5\times8-11$ мкм, на суженном полюсе присутствуют крышкообразные штидовские тельца. Спорозоиты продолговатые, оба конца загнутые.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в кишечнике и его пилорических придатках.

Хозяин: предположительно Anguilla anguilla — речной угорь (Anguilliformes — угреобразные) (Pellérdy, 1974). Морской катодромный вид. Молодь заходит во все реки Европы от Балтийского и Баренцева морей до Черного, во все реки Средиземноморья и побережья Марокко.

Примечание. Вид описан из Taurulus (=Cottus) bubalis — бычок-буйвол (Scorpaeniformes) и целого ряда типично морских рыб (см. Pellérdy, 1974), поэтому находка *E. variabilis* у речного угря требует проверки.

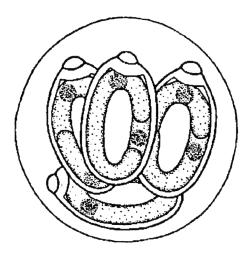


Рис. 108. E. variabilis (по: Lom, Dyková, 1992).

Род *Epieimeria* Dyková et Lom, 1981

Примечание. Уптон с соавторами (Upton et al., 1984) считают его синонимом рода *Eimeria* Schneider, 1875.

95. *Epieimeria anguillae* (Léger et Hollande, 1922)* (рис. 109)

Syn.: Eimeria sp. Hine and Boustead, 1974; Eimeria anguillae Léger et Hollande, 1922.

Мерогония и гамогония в эпителиальных клетках кишечника. Меронты до 8 мкм, содержат около 20 мерозоитов. Зигота превращается в оокинету, которая глубоко проникает в субмукозу.

Ооцисты сферические, 9.6-12.8 мкм, стенка ооцист бесцветная, состоит из одной очень тонкой оболочки (\sim 0.1 мкм); остаточное тело, микропиле и полярные гранулы отсутствуют. Спороцисты эллипсоидные, $4-5\times7-8$ мкм; штидовские тельца представлены четырьмя сосочками, расположенными на суженном полюсе спороцисты; остаточное тело круглое или эллипсоидное, компактное $1.6 (1.3-1.9) \times 2.3 (1.9-2.6)$ мкм. Спорозоиты сплетаются крестообразно или имеют банановидную форму.

Споруляция эндогенная.

Ep. anguillae вызывает обширные разрушения мукозы и субмукозы. Рыбы истощаются и гибнут.

Хозяева: Anguilla anguilla — речной угорь, A. australis — австралийский угорь, A. rostrata — американский угорь, A. dieffenbachii — новозеландский угорь (Anguilliformes — угреобразные).

Anguilla anguilla – речной угорь. Ареал см. 94.

A. australis — австралийский угорь, обитает на восточном побережье Австралии и на юге Новой Зеландии, на север до Новой Каледонии. Объект аквакультуры.

А. rostrata — американский угорь, распространен на северо-западе и западе Центральной Атлантики: от Гренландии на юг по атлантическому побережью Канады и США до Панамы, а также в Вест-Индии на юг до Тринидада. Объект аквакультуры.

A. dieffenbachii — новозеландский угорь, эндемик Новой Зеландии. Объект аквакультуры.

96. *Epieimeria lomae* Daoudi, Radujkovic, Marques et Bouix, 1987* (рис. 110)

Ооцисты сферические, 11.5 (10–12) мкм. Спороцисты эллипсоидные, 4.7 (4–5) \times 6.8 (6.5–

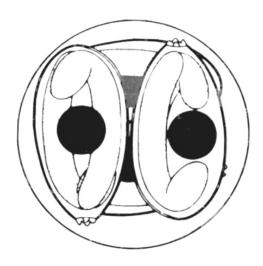


Рис. 109. Epieimeria anguillae (по: Molnár, Hanek, 1974).

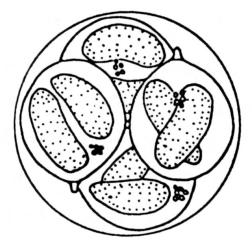


Рис. 110. Epieimeria lomae (по: Daoudi et al., 1987).

7.5 мкм, штидовские тельца представлены небольшими сосочками (~1 мкм) на одном из полюсов, остаточные тела состоят из нескольких гранул.

Обнаружен в эпителии и пилорических придатках кишечника.

Хозяин: *Scorpaena porcus* – скорпена или морской ёрш (Scorpaeniformes – скорпенообразные). Ареал *см.* 84.

Род Goussia Labbé, 1896

97. Goussia acipenseris Molnár, 1986* (рис. 111)

Меронты содержат 8 мерозоитов, макрогаметы 8.9 мкм.

Ооцисты эллипсоидные, 8.5×10.1 мкм, остаточных тел нет, имеется полярная гранула 1 мкм. Спороцисты 3.4×8.1 мкм, содержат остаточные тела, 2.5 мкм.

Споруляция экзогенная.

Обнаружен в пилорических придатках кишечника.

Хозяин: Acipenser ruthenus – стерлядь (Acipenseriformes – осетрообразные). Пресноводный вид. Обитает в реках бассейнов Черного, Азовского, Каспийского, Балтийского, Белого, Баренцева и Карского морей.

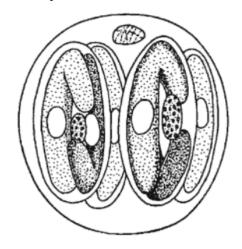


Рис. 111. Goussia acipenseris (по: Molnár, 1986).

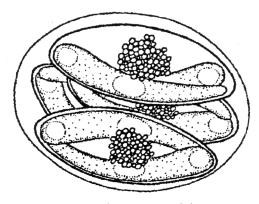


Рис. 112. G. aculeati (по: Jastrzebski, 1984).

98. Goussia aculeati (Jastrzebski, 1984)* (рис. 112)

Syn.: Eimeria aculeati Jastrzebski, 1984.

Ооцисты субсферические, 11×14.5 мкм, нет остаточных тел. Спороцисты продолговатые, содержат остаточные тела.

Споруляция экзогенная, в течение 4 дней. Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Gasterosteus aculeatus* – трехиглая колюшка (Gasterosteiformes – колюшкообразные).

Gasterosteus aculeatus — трехиглая колюшка. Эвригалинный вид, встречается в морях, реках и озерах, широко распространен в бассейнах Северной части Атлантического и Тихого океанов. В европейской части России — от Кольского п-ова и Новой Земли до Черного моря. В Тихом океане — от Берингово пролива до п-ова Корея и Японии — по западному побережью и до Калифорнии по восточному.

99. Goussia alburni (Stankovitch, 1920) (рис. 113)

Syn.: Eimeria alburni Stankovitch, 1920.

Ооцисты круглые, 19–20 мкм в диаметре, стенка ооцист мембранообразная, остаточное тело отсутствует. Ооцисты иногда расположены группами в жировой ткани кишечной стенки. Описаны также капсулы в соединительной ткани, достигающие 200 мкм в диаметре, содержащие агломераты ооцист. Спороцисты цилиндрической формы, 6–13 мкм, двухстворчатые; остаточное тело в спороцисте имеется.

Хозяева: *Gobio gobio* – пескарь, *Rutilus rutilus* – плотва, *Scardinius erythrophthalmus* – красноперка (Cypriniformes – карпообразные).

Gobio gobio — пескарь. Ареал см. 15. Rutilus rutilus — плотва. Ареал см. 11.

Scardinius erythrophthalmus — красноперка. Ареал *см.* 4.

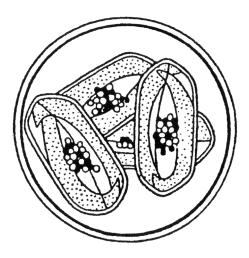


Рис. 113. G. alburni (по: Stankovitch, 1920).

100. *Goussia arinae* Belova et Krylov, 2001 (рис. 114)

Ооцисты 12.5×17.5 мкм, эллипсоидной формы, стенка однослойная, остаточное тело в форме мелких гранул. Спороцисты 5×7.5 мкм, без штидовских и остаточных тел.

Споруляция экзогенная.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Pelecus cultratus* — чехонь (Cypriniformes — карпообразные). Вид распространен в бассейнах Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского морей. В большинстве водоемов вид представлен полупроходной и жилой формами.

Примечание. Ооцисты *G. arinae* значительно мельче, чем у всех кокцидий, обнаруженных у чехони. Кроме того, характерными особенностями *G. arinae* является наличие остаточных тел в ооцистах и экзогенная споруляция.

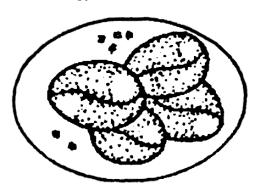


Рис. 114. *G. arinae* (по: Белова, Крылов, 2001).

101. *Goussia aurati* (Hoffman, 1965)* (рис. 115)

Syn.: Eimeria aurati Hoffman, 1965.

Ооцисты эллипсоидные, 16.3–20.1 мкм, без остаточных тел. Спороцисты эллипсоидные, 2.3–11.5 мкм.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в кишечнике.

Хозяин: *Carassius auratus* – серебряный карась (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 13.

102. Goussia balatonica Molnár, 1989* (рис. 116)

Эндогенные стадии в мукозе кишечника, формируют узелки 1.0-1.5 мм в диаметре. Меронты 8×17 мкм, содержат 32 банановидных мерозоита, макрогамонты $12-14\times17-19$ мкм, микрогамонты $13-14\times19-25$ мкм. Мерогония регистрировалась

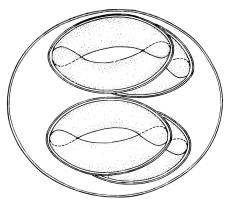


Рис. 115. *G. aurati* (по: Upton et al., 1984).

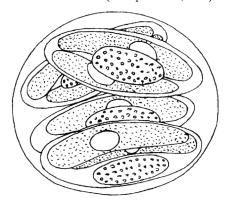


Рис. 116. G. balatonica (по: Molnár, 1989).

в марте, гамогония — в апреле, в мае инвазия практически не наблюдалась.

Ооцисты овальные 18.7 (17-22) мкм в длину и 17 (15-19) мкм в ширину, остаточные тела, полярные гранулы и микропиле отсутствуют. Спороцисты продолговато-эллипсоидные, 13.2 (12-17) мкм в длину и 5.8 (5-7) мкм в ширину, содержат остаточные тела. Стенка спороцист тонкая, состоит из двух створок. Спорозоиты 12 (10-12.5) мкм в длину и 2.3 (2-2.5) мкм в ширину.

Споруляция экзогенная при температуре 22 °C протекает 24–48 ч. Инвазия рыб кокцидиями обнаружена только весной.

Хозяин: *Blicca bjoerkna* — густера (Cypriniformes — карпообразные). Вид широко распространен в бассейнах Северного, Балтийского, Черного, Азовского и Каспийского морей.

103. *Goussia biwaensis* Molnár et Ogawa, 2000* (рис. 117)

Ооцисты сферические, размером 8.5 (8–9) мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микро-

пиле и остаточное тело отсутствуют. Имеется аморфное полярное тело, но расположено оно в центре ооцисты. Спороцисты овальные, размером $5.6~(5-6)\times3.8~(3.5-4.0)$ мкм. Стенка спороцисты очень тонкая, однослойная. Штидовские тела не отмечены. Спорозоиты червеобразные, размером $6.7~(6.5-7.0)\times1.4~(1.0-1.5)$ мкм. Остаточное тело спороцисты шаровидное или овальное, тонко гранулированное.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии передней части кишечника и его содержимом.

Хозяин: вид описан от *Pseudogobio esocinus* – щуковидного лжепескаря (Cypriniformes – карпообразные) из оз. Бива в Японии, может быть обнаружен в водоемах южного Приморья. Хозяин встречается в водоемах Кореи, Японии и Китая.

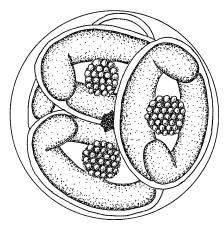


Рис. 117. *G. biwaensis* (по: Molnár, Ogawa, 2000).

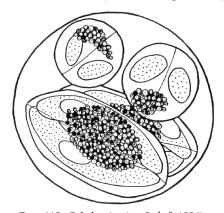


Рис. 118. G. bohemica (по: Lukeš, 1994).

104. *Goussia bohemica* Lukeš, 1994* (рис. 118)

Меронты (5 мкм в диаметре) локализуются в бокаловидных клетках тонкого кишечника. Ме-

ронт продуцирует 12 продолговатых мерозоитов. Гамонты локализуются также в энтероцитах.

Ооцисты субсферические, $12.8-13.9 \times 13.4-15.7$ мкм. Спороцисты $5.3-6.1 \times 10.6-12.4$ мкм, содержат остаточные тела. Ооцисты часто включены в желтые тела.

Споруляция эндогенная.

Стадии мерогонии и гамогонии обнаружены только в феврале и марте, спорогония — в марте, апреле и мае. В августе и ноябре кокцидии у обследованных рыб не обнаружены.

Хозяин: *Gobio gobio* – пескарь (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 15.

105. *Goussia carassici* Su, 1987* (рис. 119)

Ооцисты сферические, размером 16.7—19.6 мкм. Стенка ооцисты имеет одинаковую толщину. Остаточное тело и полярная гранула отсутствуют. Спороцисты овальные, 11.8—13 мкм × 5.8—7.8 мкм, один конец которых усечен, с двумя короткими уховидными выростами. Другой их конец закруглен. Штидовские тельца отсутствуют. Спорозоиты бобовидной формы. Остаточное тело спороцисты округлое.

Обнаружен в печени.

Хозяин: *Carassius auratus* — серебряный карась (Cypriniformes — карпообразные). Ареал *см.* 13.

Примечание. Вероятно, при первоописании дисковидное штидовское тело не было распознано.

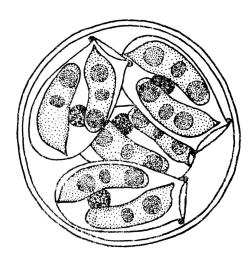


Рис. 119. *G. carassici* (по: Su, 1987).

106. *Goussia carpelli* (Léger et Stankovitch, 1921) (рис. 120)

Syn.: Eimeria carpelli Léger et Stankovitch, 1921; E. cyprini Plehn, 1924; E. cyprinorum Stankovitch, 1921, part.; E. wierzejskii Hofer, 1904.

Меронты при температуре 20 °C созревают к 8-му дню после заражения и локализуются рядом с ядром эпителиальной клетки. Меронты около 8 мкм в диаметре, продуцируют от 6 до 14 мерозоитов. Следующая генерация меронтов до 20 мкм в диаметре дает начало 50-80 мерозоитам. Гамогония в эпителиальных клетках, а также в *lamina propria*. Микрогамонт — до 18.7 мкм, макрогамонт — 24 мкм.

Препатентный период при температуре воды 19.6–19.9 °C длится 7 суток, при понижении среднесуточной температуры до 17 °C препатентный период удлиняется до 17 суток.

Ооцисты сферические, без остаточных тел и полярных гранул, диаметр 5-16.4 мкм. Характерным является включение ооцист (1-3) в большое желтое тело. Спороцисты эллипсоидные, $3.8-6 \times 6.2-8.1$ мкм, содержат остаточные тела 2-4 мкм. Спорозоиты 1.8-8.5 мкм, один конец загнут.

Споруляция эндогенная, при температуре $20~^{\circ}\text{C}-10$ дней, при $8{-}10~^{\circ}\text{C}$ — до 37 дней. Выживаемость ооцист в воде при температуре $19{-}25~^{\circ}\text{C}-20$ дней, во влажной почве — до 2 месяцев.

Хозяева: Alburnus alburnus – уклейка, Aristichthys nobilis – пестрый толстолобик, Barbus barbus – усач, Carassius auratus – серебряный карась, *C. carassius* – золотой или обыкновенный карась, Gobio gobio – пескарь, Cyprinus carpio – сазан, обыкновенный карп, Hypophthalmichthys molitrix – белый толстолобик, Leucaspius delineatus – обыкновенная верховка, Leuciscus cephalus – голавль, L. leuciscus – обыкновенный елец, Phoxinus phoxinus – обыкновенный гольян, Pseudorasbora parva – амурский чебачок, Rutilus rutilus – плотва, Tinca tinca – линь (Cypriniformes – карпообразные); Asprocottus herzensteini – шершавая широколобка, широколобка Герценштейна, Batrachocottus baicalensis – байкальская большеголовая широколобка, Leocottus kessleri – песчаная широколобка, Cyphocottus megalops – горбатая широколобка (Scorpaeniformes – скорпенообразные).

Alburnus alburnus — уклейка. Ареал см. 22. Aristichthys nobilis — пестрый толстолобик. Ареал см. 6.

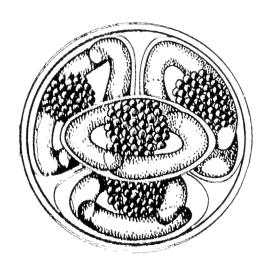


Рис. 120. G. carpelli (по: Pellérdy, 1974).

Barbus barbus – усач. Ареал см. 23.

Carassius auratus — серебряный карась. Ареал см. 13.

C. carassius — золотой или обыкновенный карась. Ареал *см.* 9.

Gobio gobio – пескарь. Ареал см. 15.

Сургіпиз сагріо — сазан, обыкновенный карп. Естественный ареал вида состоит из двух частей: 1) водоемы Понто-Каспийско-Аральского региона, 2) бассейны дальневосточных рек и рек Юго-Восточной Азии.

 $Hypophthalmichthys\ molitrix$ — белый толстолобик. Ареал $cм.\ 6.$

Leucaspius delineatus — обыкновенная верховка. Ареал см. 23.

Leuciscus cephalus — голавль. Ареал см. 83.

L. leuciscus — обыкновенный елец. Ареал см. 15. Phoxinus phoxinus — обыкновенный гольян. Ареал см. 23.

Pseudorasbora parva — амурский чебачок. Ареал см. 5.

Rutilus rutilus – плотва. Ареал см. 11.

Tinca tinca – линь. Ареал см. 78.

Asprocottus herzensteini — шершавая широколобка, широколобка Герценштейна, эндемик оз. Байкал.

Batrachocottus baicalensis — байкальская большеголовая широколобка, распространена в прибрежной зоне оз. Байкал, на нерест иногда заходит в устье р. Култушная. Leocottus kessleri – песчаная широколобка, обитает по всему побережью оз. Байкал, заходит в реки Ангара, Селенга, Баингол, встречается в озерах Гусиное, Арахлей, Цайдамские.

Cyphocottus megalops – горбатая широколобка, эндемик оз. Байкал.

Морфологически похожие ооцисты были найдены у *Gymnocephalus cernuus* — обыкновенного ерша и *Percottus glenii* — ротана-головешки (Perciformes — окунеобразные). Подробнее о находках *G. carpelli* в РФ см. у Пугачева (2001).

Промежуточными или резервуарными хозяевами предположительно могут быть мелкие ракообразные и олигохеты (Oligochaeta) из сем. Tubificidae (трубочники) *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. Трубочники-грунтоеды заглатывают ил с песком. В организме трубочников кокцидии могут сохранять инвазионную способность в течение 57 дней (Steinhagen, Körting, 1990).

Патогенность. Возбудитель кокцидийного энтерита, вызывает разрушение кишечных ворсинок, некроз и десквамацию эпителия. Как правило, поражаются большие участки кишечника. Минимальная инвазия регистрируется в Европе в декабре—январе, пик — в марте. После окончания зимовки в Европе наблюдается массовая гибель рыб. В США отмечена гибель до 75% золотых рыбок.

Примечание. Находки ооцист кокцидий, морфологически сходных с *G. carpelli*, у рыб из различных систематических групп требуют дополнительных исследований.

107. Goussia castravetsi Moshu, 1992* (рис. 121)

Единичные, овальной формы, неспорулированные ооцисты в стенке кишечника, $18.0-27.0 \times 16.2-19.0$ мкм. По мере созревания чрезвычайно тонкая стенка ооцисты облегает спороцисты в зависимости от их положения внутри (обычно они расположены в ооцисте свободно, без определенного порядка) и непосредственно после споруляции легко разрушается, высвобождая спороцисты. Микропиле, остаточное тело ооцисты и полярная гранула отсутствуют. Внутри ооцисты находятся четыре удлиненно-овальных спороцисты, со слегка суженным одним из полюсов и тонкой двухконтурной оболочкой, размером 16.3

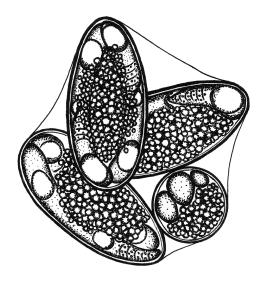


Рис. 121. G. castravetsi (по: Мошу, 1992).

(14.4–18.0) × 7.4 (6.0–8.6) мкм. Шов визуально не отмечен, но в содержимом кишечника встречались створки разрушенных спороцист. В каждой спороцисте находятся два узких червеобразных спорозоита (17.0–24.5 × 2.0–3.5 мкм), разделенных на две неравные по длине части (примерно 2:1) узким перешейком. Спорозоит содержит три овальных светопреломляющих тельца (два расположены в медиальной части — вблизи перешейка и одно — недалеко от конца длинной части спорозоита). Остаточное тело в виде неоформленной кучки зерен занимает весь объем спороцисты.

Обнаружен в эпителиальной и в субэпителиальной ткани среднего и переднего отделов кишечника, в печени, желчном пузыре и почках.

Хозяин: *Cobitis taenia* – обыкновенная щиповка (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 17.

108. *Goussia cernui* Belova et Krylov, 2001 (puc. 122)

Ооцисты 15–22.5 мкм, округлой формы, стенка ооцист однослойная, двухконтурная; остаточное тело в виде мелких зерен. Спороцисты 5–12.5 мкм, продолговатые; штидовских и остаточных тел нет.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Gymnocephalus cernuus* — обыкновенный ерш (Perciformes — окунеобразные). Ареал *см.* 3.

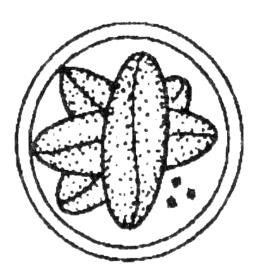


Рис. 122. *G. cernui* (по: Белова, Крылов, 2001).

109. *Goussia chalupskyi* Lukeš, 1995* (рис. 123)

Мерогония и гамогония происходит в задней части кишечника.

Ооцисты сферические, 11.0 (10.5–11.5) мкм в диаметре. Спороцисты широкоовальные и субсферические, 5.7 (5.0–6.5) \times 7.7 (7.0–8.5) мкм, содержат остаточные тела из 2–4 гранул.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Leuciscus cephalus* — **голавль. (Cyprini**formes — карпообразные). Ареал *см.* 83.

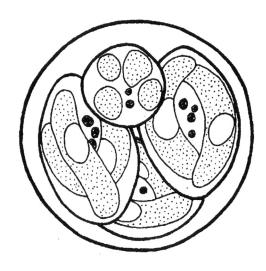


Рис. 123. G. chalupskyi (по: Lukeš, 1995).

110. *Goussia cheni* (Schulman et Zaika, 1962) (puc. 124)

Syn.: Eimeria intestinalis Chen, 1956 (nomen preoccupatum).

Эндогенные стадии локализуются в передней части кишечника, меронт продуцирует 21 мерозоит.

Ооцисты сферические, толстостенные, оболочка двухконтурная, зеленоватого цвета, остаточного тела нет, диаметр 8.5-9.7 мкм. Спороцисты овальные, $3.4-4.1\times5.3-6.4$ мкм, с небольшим мелкозернистым остаточным телом.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника.

Хозяева: Aristichthys nobilis — пестрый толстолобик, Hypophthalmichthys molitrix — белый толстолобик, Mylopharyngodon piceus — черный амур (Cypriniformes — карпообразные).

Aristichthys nobilis — пестрый толстолобик. Ареал *см.* 6.

Hypophthalmichthys molitrix — белый толстолобик. Ареал *см.* 6.

Mylopharyngodon piceus — черный амур. Распространен от бассейна р. Амур на севере до Южного Китая на юге (прудовые хозяйства Китая). Широко интродуцирован в водоемах бывшего СССР, проник в естественные водоемы систем рек Днепр, Волга и Кубань.

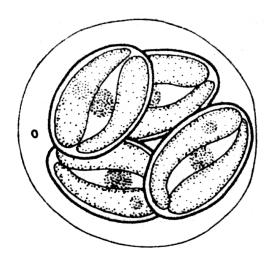


Рис. 124. G. cheni (по: Lom, Dyková, 1992).

111. *Goussia clupearum* (Thélohan, 1894) (рис. 125)

Syn.: Coccidium clupearum Thélohan, 1894; Eimeria wenyoni Dobell, 1919.

Ооцисты сферические, с тонкой стенкой, желто-коричневого цвета, диаметр 18-25 мкм. Спороцисты эллипсоидной формы, $4-10\times8-12$ мкм, с глобулярным остаточным телом.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в печени сельдевых рыб.

Хозяева: Alosa pontica — черноморско-азовская проходная сельдь; Clupea harengus — атлантическая сельдь; C. pallasi — тихоокеанская сельдь; Sprattus sprattus — европейский шпрот, европейская килька (Clupeiformes — сельдеобразные).

Alosa pontica — черноморско-азовская проходная сельдь, заходит в реки Дон, Днепр, дельту Дуная.

Clupea harengus — атлантическая сельдь. Ареал см. 81.

C. pallasi — тихоокеанская сельдь. Ареал см. 61. Sprattus sprattus — европейский шпрот, европейская килька. Ареал см. 81.

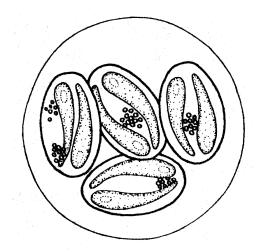


Рис. 125. G. clupearum (по: Lom, Dyková, 1992).

112. *Goussia cultrati* Belova et Krylov, 2001 (рис. 126)

Ооцисты постоянной эллипсоидной формы, 22.5-30 мкм, стенка однослойная, остаточных тел в ооцисте нет. Спороцисты 12.5×15 мкм, штидовских и остаточных тел нет. Характерная особенность – толстая стенка у спороцисты (2-2.5 мкм).

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Pelecus cultratus* — чехонь (Cypriniformes — карпообразные). Ареал *см.* 100.

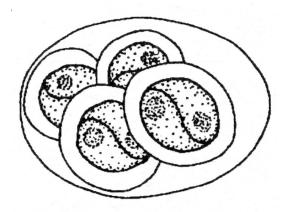


Рис. 126. G. cultrati (по: Белова, Крылов, 2001).

113. *Goussia desseri* Molnár, 1996* (рис. 127)

Ооцисты круглые, 17-20 мкм, стенка двухслойная, остаточных тел нет, спороцисты $6.5-7 \times 13.5-14.5$ мкм, штидовские тельца отсутствуют, имеются остаточные тела.

Споруляция экзогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника.

Хозяева: Sander lucioperca — обыкновенный судак, S. volgensis — волжский судак, берш (Perciformes — окунеобразные).

Sander lucioperca — обыкновенный судак. Ареал см. 88.

S. volgensis — волжский судак, берш, обитает только в пресноводных водоемах бассейнов Каспийского и Черного морей. Распространен главным образом в реках Волга, Урал, Дон, Днепр.

114. *Goussia erythroculteri* (Chen, 1984)* (рис. 128)

Syn.: Eimeria erythroculteri Chen, 1984.

Эндогенные стадии локализуются в почках и желчном пузыре.

Ооцисты овальные, $25.0-28.8 \times 32.5-42.4$ мкм. Ооцисты и спороцисты содержат небольшие остаточные тела.

Обнаружен в почках.

Хозяин: *Chanodichthys erythropterus* (=*Erythroculter erythropterus*) – верхогляд (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 21.

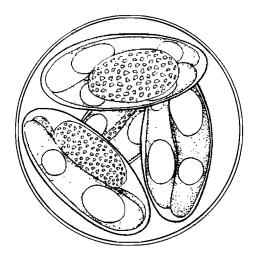


Рис. 127. G. desseri (по: Molnár, 1996b).

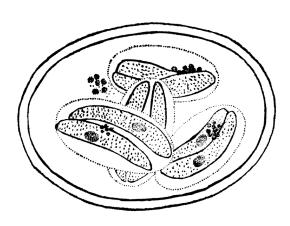


Рис. 128. *G. erythroculteri* (по: Chen, 1984).

115. *Goussia gadi* (Fiebiger, 1913) (рис. 129)

Syn.: Eimeria gadi Fiebiger, 1913.

Меронты 20–53 мкм, продуцируют около 50 мерозоитов, расположенных розеткой вокруг остаточного тела. Микрогамонт формирует свыше 100 микрогамет, макрогамонт размером около 26 мкм.

Эндогенные стадии обнаружены в плавательном пузыре.

Ооцисты диаметром 33 мкм содержат эллипсоидные спороцисты $9-10 \times 12-15$ мкм.

Споруляция эндогенная.

Заражение сопровождается потерей веса и гибелью рыб.

Хозяин: *Gadus morhua* — атлантическая треска (Gadiformes — трескообразные). Морской вид, распространенный в северной части Атлантического океана. В водах России встречаются Зподвида: *G. т. morhua* — атлантическая треска, *G. т. kildinensis* — кильдинская треска и *G. т. marisalbi* — беломорская прибрежная треска. Известны редкие случаи поимки антлантической трески в распресненных участках морей или устьях рек. Кильдинская треска обитает в оз. Могильное на о. Кильдин в Баренцевом море преимущественно в зоне солености около 15 ‰, на глубине 5—8 м, но встречается и в сильно опресненных поверхностных слоях.

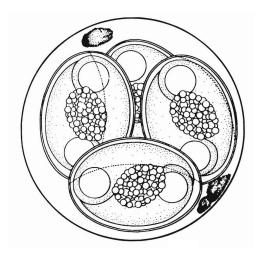


Рис. 129. *G. gadi* (по: Upton et al., 1984).

116. *Goussia gasterostei* (Thélohan, 1890) (рис. 130)

Syn.: Coccidium gasterostei Thélohan, 1890; Eimeria gasterostei (Thélohan, 1890).

Жизненный цикл, включая спорогонию, происходит в печени. В клетке хозяина может находиться от 1 до 3 ооцист. В просвет кишечника ооцисты попадают по желчным протокам.

Ооцисты сферические, тонкостенные, без остаточных тел, 15-18 мкм в диаметре. Спороцисты удлиненно-овальные, суженные к полюсам, веретенообразные, $4-6.5 \times 10-14.3$ мкм, содержат остаточные тела.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в печени.

Хозяева: Gasterosteus aculeatus — трехиглая колюшка, Pungitius pungitius — девятииглая колюшка (Gasterosteiformes — колюшкообразные).

Gasterosteus aculeatus — трехиглая колюшка. Ареал см. 98.

Pungitius pungitius – девятииглая колюшка. Ареал см. 75.

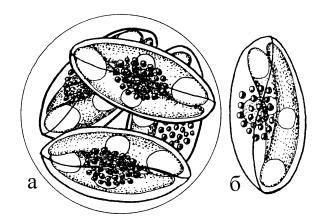


Рис. 130. *G. gasterostei* (по: Jastrzebski et al., 1988): a – ооциста, δ – спороциста.

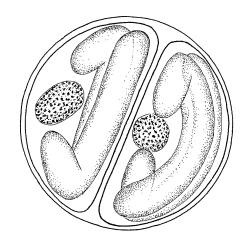


Рис. 131. *G. grygieri* (по: Upton et al., 1984).

117. *Goussia grygieri* Molnár et Ogawa, 2000* (рис. 131)

Ооцисты сферические, размером 10.4 (10—11) мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микропиле, остаточное и полярное тела отсутствуют. Спороцисты имеют разную форму в разных плоскостях. Они сферические при взгляде сверху и уплощены при виде сбоку. Спороцисты размером $9.5 (9-10) \times 5.0 (4.5-5.5)$ мкм. Стенка спороцисты очень тонкая, однослойная. Штидовские тела не видны. Спорозоиты червеобразные,

размером 12 (11-13) × 1.5 (1.0-2.0) мкм. Остаточное тело сферическое или овальное, тонко гранулированное.

Споруляция эндогенная.

Обнаружены в эпителии передней части кишечника и его содержимом.

Хозяин: вид описан от *Pseudogobio esocinus* – щуковидного лжепескаря (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 103.

118. *Goussia gymnocephali* Belova et Krylov, 2001 (puc. 132)

Ооцисты 25×25 мкм, стенка ооцист мембранообразная, эластичная, плотно облегает спороцисты; форма непостоянная, остаточных тел нет. Спороцисты 10×12.5 мкм, овальные; штидовских и остаточных тел нет.

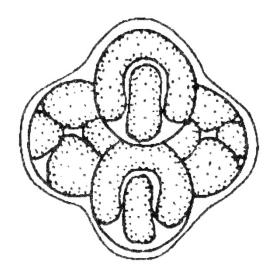


Рис. 132. *G. gymnocephali* (по: Белова, Крылов, 2001).

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Gymnocephalus cernuus* – обыкновенный ерш (Perciformes – окунеобразные). Ареал *см.* 3.

119. *Goussia janae* Lukeš et Dyková, 1990* (рис. 133)

Меронты 11 мкм продуцируют до 11 мерозоитов, макрогамонт — до 12 мкм. Микрогамонт 13 мкм продуцирует до 60 микрогамет.

Ооцисты сферические, эллипсоидные, 12.7-18 мкм. Спороцисты 5×13.5 мкм, без остаточных тел.

Споруляция экзогенная, при температуре 10 °C 48 ч. Зрелые ооцисты наблюдаются только весной.

Обнаружен в передней и средней частях кишечника.

Хозяева: *Leuciscus leuciscus* – обыкновенный елец, *L. cephalus* – голавль (Cypriniformes – карпообразные).

Leuciscus leuciscus — обыкновенный елец. Ареал см. 15.

L. cephalus – голавль. Ареал см. 83.

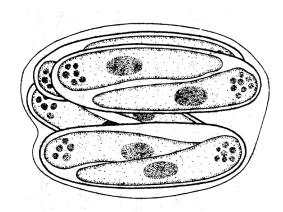


Рис. 133. G. janae (по: Lukeš, Dyková, 1990).

120. *Goussia kessleri* Molnár, 2000* (рис. 134)

Эндогенные стадии локализуются в мукозе и эпителии передней части кишечника.

Мерогония, гамогония и спорогония – в передней и средней частях кишечника. Меронты эллипсоидные, $7-10\times10.2-12$ мкм, локализуются в эпителии апикально и содержат 16 мерозоитов. Макрогамонты – 8-8.5 мкм, молодые микрогамонты в апикальной зоне эпителиальных клеток $4-5\times7-8$ мкм; крупные микрогамонты (7×10 мкм) содержат много микрогамет.

Ооцисты сферические, 8.1~(7-8.5) мкм (n=25), стенка бесцветная и тонкая; микропиле, полярная гранула и остаточное тело отсутствуют. Спороцисты эллипсоидные , $3.9~(3.8-4)\times5.8~(5-6)$ мкм, штидовских телец нет, стенка тонкая, имеется остаточное тело.

Спорогония эндогенная.

Хозяева: *Ponticola kessleri* — бычок Кесслера, *P. gorlap* — каспийский бычок-головач (Perciformes — окунеобразные). Ареал *см. 24*.

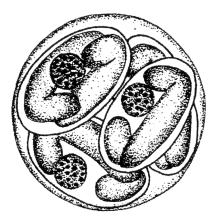


Рис. 134. G. kessleri (по: Molnár, 2000).

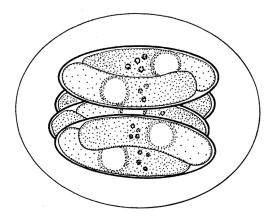


Рис. 135. *G. koertingi* (по: Baska, 1997).

121. *Goussia koertingi* Baska, 1997* (рис. 135)

Эндогенные стадии развиваются в эпителии передней и средней частей кишечника эпицитоплазматически.

Ооцисты овальные, в диаметре 13.1 (12.8-13.5) × 16.0 (15.8-16.5) мкм. Стенка ооцист очень тонкая, состоит из одной бесцветной оболочки. В ооцистах отсутствуют микропиле, полярная гранула и остаточное тело. Спороцисты эллипсоидные, 4.3 (4.1-4.5) × 10.6 (10.5-11.0) мкм. Стенка спороцист очень тонкая и состоит из двух створок. После споруляции через 48 ч между спорозоитами обнаруживается остаточное тело, представленное 1 или 2 светопреломляющими гранулами. Спорозоиты бананообразной формы, 2.1 (2-2.2) × 8.8 (8.6-9) мкм.

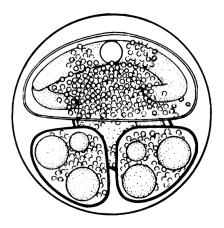
Обнаружен в эпителии кишечника.

Хозяин: *Barbus barbus* – усач (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см. 23*.

122. *Goussia laureleus* (Molnár et Fernando, 1974)* (рис. 136)

Syn.: Eimeria laureleus Molnár et Fernando, 1974.

Ооцисты сферические, 11.0–12.0 мкм в диаметре. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Полярная гранула и остаточное тело отсутствуют, микропиле в описании не упоминается. Спороцисты имеют форму кофейных зерен, 9.2–11.0 × 5.0–5.8 мкм. Штидовские тела в описании не упоминаются. Остаточное тело спороцисты тонко гранулированное, дисперсное. Спорозоиты червеобразные, со сферическим светопреломляющим телом.



Puc. 136. G. laureleus (по: Molnár, Fernando, 1974).

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника и его содержимом.

Хозяева: вид описан от *Perca flavescens* — американского желтого окуня (Perciformes — окунеобразные). Широко распространен в Северной Америке. Долгое время считался подвидом обыкновенного окуня *P. fluviatilis*. Ареал *см.* 31.

Обнаружен у *Lepomis gibbosus* — обыкновенной солнечной рыбы (Perciformes — окунеобразные). Ареал *см.* 70.

123. *Goussia leucisci* (Schulman et Zaika, 1964) (рис. 137)

Syn.: Eimeria leucisci Schulman et Zaika, 1964; E. freemani Molnár et Fernando, 1974?; E. scardinii Pellérdy et Molnár, 1968; Goussia freemani (Molnár et Fernando, 1974)?; G. scardinii (Pellérdy et Molnár, 1968). Ооцисты сферические, 24-29 мкм в диаметре, субсферические и эллипсоидные, 17.5×23.5 мкм, без остаточных тел; как правило, имеются мелкие полярные гранулы. Спороцисты $7-8.5 \times 16.5-18.5$ мкм, содержат остаточные тела 2.5-6.5 мкм.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в почках и стенках желчного пузыря.

Хозяева: Abramis brama — лещ, Alburnus alburnus — уклейка, Blicca bjoerkna — густера, Leuciscus leuciscus — обыкновенный елец, — плотва, Scardinius erythrophthalmus — красноперка (Cypriniformes — карпообразные).

Abramis brama – лещ. Ареал см. 23.

Alburnus alburnus – уклейка. Ареал см. 22.

Blicca bjoerkna – густера. Ареал см. 102.

Leuciscus leuciscus — обыкновенный елец. Ареал см. 15.

Rutilus rutilus – плотва. Ареал см. 11.

Scardinius erythrophthalmus — красноперка. Ареал *см. 4*.

Примечание. У Шульмана (1984) в ооцистах полярные гранулы не указаны, но отмечается наличие в спорозоитах одного светопреломляющего тельца, в то время как другие авторы (Pellérdy, 1974; Molnár, Fernando, 1974) указывают на наличие двух светопреломляющих телец. Мольнар (Molnár, 1996с) считает *G. scardinii* (Pellérdy et Molnár, 1968) синонимом этого вида.

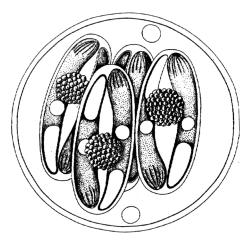


Рис. 137. G. leucisci (по: Pellérdy, 1974).

124. *Goussia luciae* Lom et Dyková, 1982* (рис. 138)

Ооцисты непостоянной формы, стенка мембранообразная, диаметр 10 (9.5–10.8) мкм, оста-

точных тел нет, часто наблюдаются в «желтых телах». Спороцисты эллипсоидные, $5.5~(5-6)\times7.5~(6.8-8)$ мкм, имеют единичные мелкие гранулы, которые оцениваются как остаточные тела.

Обнаружен в средней части кишечника.

Хозяин: *Mullus barbatus* — султанка (Perciformes — окунеобразные). Обитает по всем берегам Черного моря, заходит в р. Вулан у г. Новороссийск.

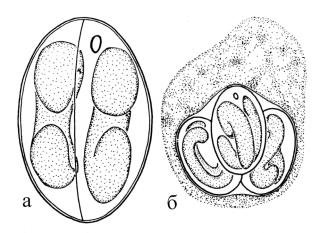


Рис. 138. *G. luciae* (по: Lom, Dyková, 1982): *a* – спороциста, *б* – ооциста в «желтом теле».

125. *Goussia luciopercae* Belova et Krylov, 2001 (рис. 139)

Ооцисты непостоянной формы $30 \times 30-35$ мкм, стенка мембранообразная, эластичная, остаточных тел нет. Спороцисты $10-12.5 \times 12.5-15$ мкм, штидовских тел нет, остаточное тело в виде мелких гранул.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Sander lucioperca* — обыкновенный судак (Perciformes — окунеобразные). Ареал *см.* 88.

126. *Goussia metchnikovi* (Laveran, 1897) (рис. 140)

Syn.: Coccidium metchnikovi Laveran, 1897; Eimeria metchnikovi (Laveran, 1897); E. macroresidualis Schulman et Zaika, 1962?

Мерогония и гамогония в селезенке. Макрогаметы обнаружены ранней весной.

Ооцисты сферические, 20-27 мкм в диаметре, без полярных гранул и остаточных тел. Спороцисты $5.0-9.5\times10.5-15.9$ мкм, остаточные тела в

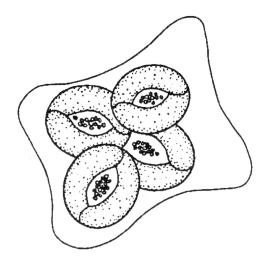


Рис. 139. *G. luciopercae* (по: Белова, Крылов, 2001).

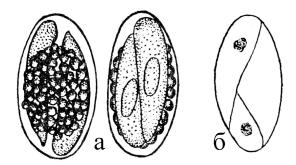


Рис. 140. *G. metchnikovi*: *a* – спороциста (по: Шульман, 1984); *б* – спороциста (по: Laveran, 1897).

виде россыпи гранул. Зрелые ооцисты наблюдаются в течение лета и осенью.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в селезенке, почках и печени.

Патологические изменения проявляются в виде белых пятен (около 3 мкм в диаметре) на поверхности селезенки, содержащих инкапсулированные агрегаты ооцист, и представляют собой очаги деструкции клеток в сочетании с воспалительной реакцией соединительной ткани.

Хозяин: *Gobio gobio* – пескарь (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 15.

127. *Goussia minuta* (Thélohan, 1892)* (рис. 141)

Syn.: Coccidium minutum Thélohan, 1892; Eimeria minuta (Thélahan, 1892).

Ооцисты круглые, эллипсоидные, 9-12 мкм в диаметре, стенка тонкая, спороцисты 2×6 мкм.

Остаточные тела в ооцисте и спороцистах отсутствуют.

Обнаружен в средней части кишечника, печени, почках, селезенке.

Хозяин: $Tinca\ tinca -$ линь (Cypriniformes – карпообразные). Ареал cm. 78.

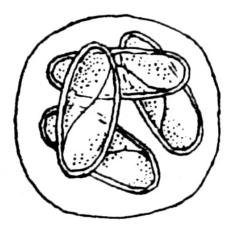


Рис. 141. G. minuta (по: Thélohan, 1892).

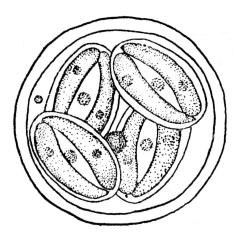


Рис. 142. G. mylopharyngodoni (по: Chen, Lee, 1973).

128. *Goussia mylopharyngodoni* (Chen, 1956)* (рис. 142)

Syn.: Eimeria mylopharyngodoni Chen, 1956.

Ооцисты круглые, 12-14 мкм, толстостенные, с двухконтурной оболочкой, без остаточных тел. Спороцисты $5.3-6.3\times7.5-8.0$ мкм, содержат мелкозернистые остаточные тела.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в передней части тонкого кишечника, иногда – в тканях печени и почек.

Хозяин: *Mylopharyngodon piceus* – черный амур (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 110.

129. *Goussia nipponica* Molnár et Ogawa, 2000* (рис. 143)

Ооцисты сферические, размером 11 (10—12) мкм. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Микропиле, остаточное и полярное тела отсутствуют. Спороцисты цилиндрические, слегка заостренные на концах, размером 8 (7.8—8.5) \times 2.8 (2.5—3) мкм. Стенки спороцист очень тонкие, однослойные. Штидовские тела не видны. Спорозоиты червеобразные, размером 8.5 (8—9) \times 1.3 (1.0—1.5) мкм. Остаточное тело сферическое или овальное, тонко гранулированное.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии передней части кишечника и в его содержимом.

Хозяин: вид описан от *Tribolodon hakonensis* – крупночешуйный угай (Cypriniformes – карпообразные) из оз. Бива в Японии, встречается в водоемах Сахалина, Кореи и Японии.

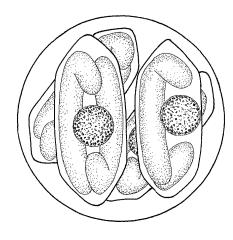


Рис. 143. *G. nipponica* (по: Molnár, Ogawa, 2000).

130. *Goussia pannonica* Molnár, 1989* (рис. 144)

Эндогенные стадии развиваются эпицеллюлярно (внутриклеточно, но экстрацитоплазматически) в эпителиальных клетках, в большинстве случаев – в передней половине кишечника. Меронты 5.5–6.0 мкм в диаметре, содержат 8 мерозоитов. Зрелые макрогамонты и микрогамонты эллипсоидной формы, 8–9 × 10–12 мкм.

Ооцисты эллипсоидные, 15 (14–16) мкм в длину и 12.2 (11–14) мкм в ширину. Стенка ооцист тонкая, бесцветная; остаточное тело, полярная гранула и микропиле отсутствуют. Спороцисты продолговато-эллипсоидные, 11.8 (11–13) мкм в длину и 4 (3–4.5) мкм в ширину, стенка сформирована двумя створками, спорозоиты 9.5 (8.5–10.5) мкм в длину и 2.1 (2–2.5) мкм в ширину, остаточное тело представлено мелкими гранулами.

Споруляция экзогенная при температуре $22~^{\circ}$ С в течение $24-48~^{\circ}$ ч.

Обнаружен в эпителии кишечника.

Хозяин: *Blicca bjoerkna* – густера (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 102.

Примечание. Инвазия рыб кокцидиями обнаружена только весной. Мерогония происходит в марте, гамогония — в апреле; в мае инвазия практически не наблюдается.

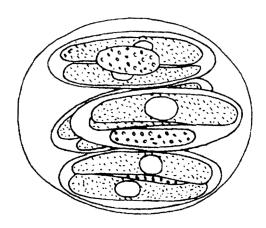


Рис. 144. G. pannonica (по: Molnár, 1989).

131. *Goussia peleci* Belova et Krylov, 2001 (рис. 145)

Ооцисты непостоянной формы, $37.5-45 \times 35-42.5$ мкм, стенка ооцисты однослойная, мембранообразная, эластичная, плотно охватывает спороцисты, остаточных тел нет. Спороцисты $15-17.5 \times 20-22.5$ мкм, изредка встречаются вне ооцист, штидовских телец нет, остаточное тело в форме мелких гранул.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Pelecus cultratus* — чехонь (Cypriniformes — карпообразные). Ареал *см.* 100.

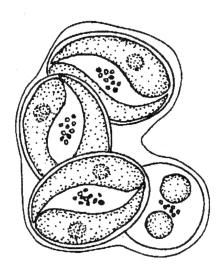


Рис. 145. *G. peleci* (по: Белова, Крылов, 2001).

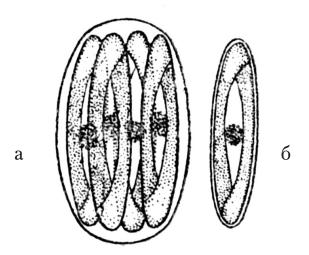


Рис. 146. *G. pigra* (по: Kocylowski, Miacinski, 1960): a – ооциста, δ – спороциста.

132. *Goussia pigra* (Léger et Bory, 1932) (рис. 146)

Syn.: Eimeria pigra Léger et Bory, 1932.

Меронты — до 12 мкм, микрогамонты — до 30 мкм, микрогаметы (10 мкм) имеют задний жгутик.

Ооцисты овоидные, эллипсоидные, $14 \times 17-20$ мкм. Спороцисты продолговатые, $4.5-5.0 \times 15$ мкм, без остаточного тела (?).

Споруляция экзогенная, 4–5 дней, при температуре 18 °C.

Жизненный шикл этих кокцидий необычен.

Эндогенные стадии напоминают таковые у представителей рода *Cryptosporidium*, развитие происходит эпицеллюлярно.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Scardinius erythrophthalmus* – красноперка (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 4.

133. *Goussia platichthyus* Krylov et Belova, 2001 (рис. 147)

Ооцисты непостоянной формы, $27.5-30 \times 30-35$ мкм, оболочка мембранообразная. Спороцисты $10-12.5 \times 15-20$ мкм, плотно охвачены стенками ооцисты или свободно лежат в ооцисте, остаточные тела сформированы 4-6 гранулами.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Platichthys flesus* – речная камбала (Pleuronectiformes – камбалообразные). Морской

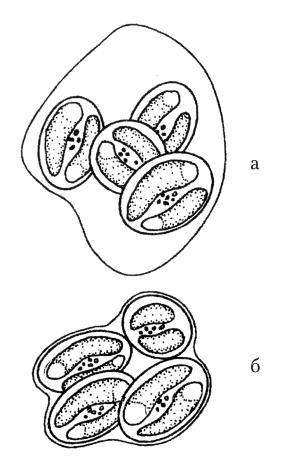


Рис. 147. *G. platichthyus* (по: Krylov, Belova, 2001): a, δ – ооцисты разной формы.

вид, широко распространенный в водах Европы, заходит в реки и озера, но в пресной воде не размножается. В России встречается в Черном, Азовском, Балтийском, Баренцевом и Белом морях.

134. *Goussia sasyki* Moshu et Trombitsky, 2006* (рис. 148)

Ооцисты сферические, 7.5-11,25 мкм в диаметре, тонкостенные, без микропиле и остаточного тела; изредка имеются 1-2 полярные светопреломляющие гранулы размером 1-1.5 мкм. Спороцисты $5.6-6.25 \times 3.7-5.0$ мкм, имеют остаточные тела из крупных гранул, штидовские тельца отсутствуют. Спорозоиты изогнутые (бананоподобной формы), имеют светопреломляющее тело.

Споруляция эндогенная или экзогенная.

Ооцисты обнаружены в различных отделах кишечника и его содержимом, но чаще — в передних отделах.

Хозяин: Clupeonella cultriventris — черноморско-каспийская тюлька (Clupeiformes — сельдеобразные). Вид встречается в бассейне Черного, Азовского и Каспийского морей. Входит в Дон, дельту Кубани, Днепр, Буг, Днестр, Дунай, есть в оз. Палеостоми.

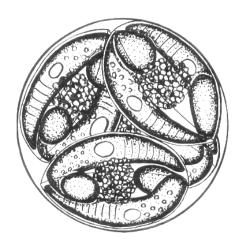


Рис. 148. *G. sasyki* (по: Moshu, Trombitsky, 2006).

135. *Goussia siliculiformis* (Schulman et Zaika, 1962) (рис. 149)

Syn.: Eimeria siliculiformis Schulman et Zaika, 1962.

Эндогенные стадии развиваются в плавательном пузыре, кишечнике, печени и почках.

Ооцисты сферические, 14.4×26.8 мкм в диаметре, без остаточных тел и полярных гранул. Спороцисты цилиндрической формы, с сужением на полюсах, $5.2-8.0 \times 11.7-15.7$ мкм; остаточные тела разбросаны в виде отдельных гранул по спороцисте.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в серозной оболочке плавательного пузыря, кишечника, печени и почек.

Хозяева: Abramis brama — лещ, Alburnus alburnus — уклейка, Gobio gobio — пескарь, Rutilus rutilus — плотва, Scardinius erythrophthalmus — красноперка (Cypriniformes — карпообразные).

Abramis brama — лещ. Ареал см. 23. Alburnus alburnus — уклейка. Ареал см. 22. Gobio gobio — пескарь. Ареал см. 15. Rutilus rutilus — плотва. Ареал см. 11.

Scardinius erythrophthalmus — красноперка. Ареал *см.* 4.

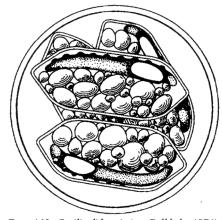


Рис. 149. G. siliculiformis (по: Pellérdy, 1974).

136. *Goussia sinensis* (Chen, 1956) (рис. 150)

Syn.: *Eimeria sinensis* Chen, 1956; *E. cinensis* Ruziev et Davronov, 1985, lapsus.

Мерогония – в эпителии кишечника. Меронты (12 мкм) продуцируют 8–16 мерозоитов в форме розетки. Гамогония – в эпителии и мукозе кишечника

Ооцисты круглые, 9.6 (8.9–11.1) мкм в диаметре, без остаточных тел, микропиле (возможно, автор имел ввиду штидовское тело) отчетливо выражено. Спороцисты $3.4-4.0 \times 7.0-9.5$ мкм, остаточные тела имеются, размерами 1.7×4.0 мкм.

Споруляция эндогенная.

Масса желтых тел придает кишечнику желтую окраску, мукоза кишечника утолщена.

Хозяева: *Aristichthys nobilis* – пестрый толстолобик, *Hypophthalmichthys molitrix* – белый толстолобик (Cypriniformes – карпообразные).

Aristichthys nobilis – пестрый толстолобик. Ареал см. 6.

Hypophthalmichthys molitrix — белый толстолобик. Ареал *см.* 6.

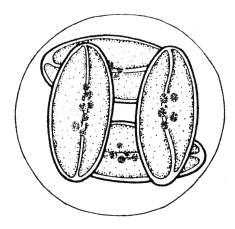


Рис. 150. *G. sinensis* (по: Lom, Dyková, 1992).

137. *Goussia spraguei* Morrison et Poynton, 1989* (рис. 151)

Ооцисты сферические, в среднем 16.2 мкм в диаметре. Стенка ооцисты гладкая, однослойная. Эллипсовидные спороцисты, размером 7.8 ×12.2 мкм в среднем, имеют небольшое остаточное тело, которое часто содержит светопреломляющее тельце. Спорозоиты имеют одно или два светопреломляющих телец.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в почечных канальцах.

Хозяин: *Gadus morhua* – атлантическая треска (Gadiformes – трескообразные). Ареал *см.* 115.

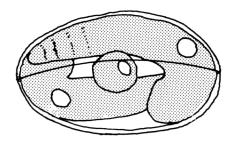


Рис. 151. *G. spraguei* (по: Morrison, Poynton, 1989). Зрелая спороциста.

Примечание. Первоописание содержит преимущественно электронномикроскопические данные. Наличие светопреломляющего тельца в остаточном теле спороцисты вызывает сомнение.

138. *Goussia sparis* Sitja-Bobadilla, Palenzuela et Alvarez-Pellitero, 1996* (рис. 152)

Ооцисты тонкостенные, размером 16-21 (17.4 ± 1.5) × 13-18 (14.4 ± 1.7) мкм. Остаточное тело отсутствует. Эллипсоидные спороцисты размером 8.6-10.3 (9.5 ± 0.5) × 5.7-7.4 (6.5 ± 0.5) мкм. Остаточное тело спороцисты состоит из нескольких гранул. Спорозоиты червеобразные.

Споруляция экзогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника.

Хозяин: *Sparus aurata* – аурата или дорада (Perciformes – окунеобразные). Ареал *см.* 1.

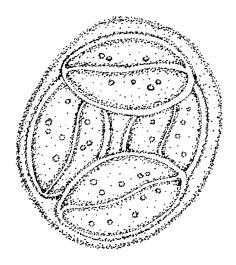


Рис. 152. *G. sparis* (по: Sitja-Bobadilla et al., 1996).

139. *Goussia stankovitchi* (Stankovitch, 1920) (рис. 153)

Syn.: Eimeria legeri (Stankovitch, 1920); E. stankovitchi (Stankovitch, 1920) Pinto, 1928; Goussia legeri Stankovitch, 1920.

Ооцисты сферические, диаметр около 10 мкм, тонкостенные без остаточных тел. Спороцисты 5×7 мкм.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в эпителии и субэпителиальной ткани кишечника.

Хозяева: Abramis brama — лещ, Alburnus alburnus — уклейка, Aspius aspius — обыкновенный жерех,

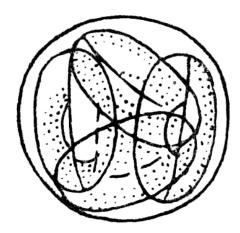


Рис. 153. G. stankovitchi (по: Stankovitch, 1921).

Tribolodon brandtii — мелкочешуйная красноперкаугай, *Scardinius erythrophthalmus* — красноперка (Сургіпіformes — карпообразные).

Abramis brama – лещ. Ареал см. 23.

Alburnus alburnus – уклейка. Ареал см. 22.

Aspius aspius – обыкновенный жерех. Широко распространен в бассейнах Северного, Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей.

Tribolodon brandtii — мелкочешуйная красноперка-угай. Вид распространен по азиатскому побережью Тихого океана. Проходная рыба, для нереста входящая в реки. В некоторых озерах образует жилые формы.

Scardinius erythrophthalmus – красноперка. Ареал см. 4.

Примечание. Вид Eimeria legeri Stankovitch, 1920 из рыб должен рассматриваться как гомоним Eimeria legeri (Simond, 1901) Reichenow, 1921 из рептилии Emyda granosa (=Cryptopus granosus).

140. *Goussia subepithelialis* (Moroff et Fiebiger, 1905) (рис. 154)

Syn.: Eimeria subepithelialis Moroff et Fiebiger, 1905.

В организме молодых карпов, заразившихся летом, развиваются две генерации меронтов; зимой развитие кокцидий прекращается. Третья генерация меронтов, гамогония и спорогония наблюдаются ранней весной. Первая генерация меронтов формируется в течение 33 дней после инвазии в эпителиальных клетках. Образуются 10–17 мерозоитов, каждый до 3 мкм длины. Ме-

ронты второй генерации (9–11.5 мкм) локализуются в субмукозе кишечника и продуцируют до 50 мерозоитов. К 60 дню после заражения созревает третья генерация меронтов 7.8–9.5 мкм, содержащая 8–12 мерозоитов. Микрогаметы 3.7 мкм длины. Зиготы мигрируют под субэпителиальную оболочку и спорулируют. Низкие температуры (3–5 °C) ингибируют гамогонию. Споруляция начинается при температуре 14 °C и заканчивается при 17 °C. В лаборатории при 18–22 °C споруляция заканчивалась за 22–40 ч.

Ооцисты сферические, диаметр 14.5-22 мкм, реже около 25 мкм, тонкостенные, без остаточных тел. Спороцисты продолговатые с желтой стенкой, $4.6-8\times 9.3-18$ мкм, имеют небольшое, эллипсоидное (7 мкм) остаточное тело. Спорозоиты 1.7×15.5 мкм.

Споруляция эндогенная.

Вызывает узелковый кокцидиоз в тонком и толстом кишечнике. Болезнь имеет сезонное распространение. Проспорулировавшиеся ооцисты обычно наблюдаются весной. Заражение происходит при заглатывании ооцист. При заражении нарушается функция пищеварения, сопровождающаяся энтеритом. Болезнь проявляется в исхудании и ведет к гибели рыб.

Хозяин: *Cyprinus carpio* – сазан, обыкновенный карп (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 106.

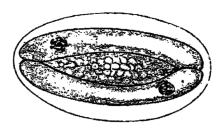


Рис. 154. G. subepithelialis (по: Doflein, Reichenow, 1929).

141. *Goussia szekelyi* Molnár, 2006* (рис. 155)

Ооцисты сферической, размером 14-15.5 (14.7 ± 0.59) мкм, или овальной формы, размером $13.8-16.7\times13.1-15.2$ ($15.7\pm0.77\times14.1\pm0.65$) мкм. Стенка ооцисты тонкая, гладкая. Микропиле, полярная гранула и остаточное тело в ооцисте отсутствуют. Размеры спороцист $9.3-11.7\times4.9-6.6$ ($10.2\pm0.8\times5.8\pm0.44$) мкм. Штидовские тельца отсутствуют. Спорозоиты банановидной формы.

Остаточное тело спороцисты маленькое, округлое, состоит из грубых разбросанных гранул и расположено на противоположных концах спороцисты.

Споруляция экзогенная.

Обнаружен в эпителии и содержимом передней кишки.

Хозяева: *Neogobius melanostomus* — черноротый бычок, *N. fluviatilis* — речной бычок (Perciformes — окунеобразные).

Neogobius melanostomus — черноротый бычок. Распространен в бассейнах Азовского, Черного и Каспийского морей, в настоящее время обнаружен в водоемах многих стран.

N. fluviatilis – речной бычок. Обитает в Азово-Черноморском бассейне, но также широко распространился в водоемах Центральной и Восточной Европы.

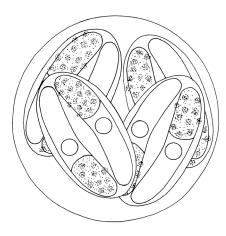


Рис. 155. G. szekelyi (по: Molnár, 2006).

142. *Goussia vargai* Molnár, 1986* (рис. 156)

Ооцисты округлой или слегка эллипсовидной формы, размером 12,6—20 мкм в диаметре. Стенка тонкая, однослойная. Остаточного тела и микропиле нет. Имеются одна или две аморфные полярные гранулы. Спороцисты эллипсовидной формы, размером 10.5—14 × 4.5—6 мкм. Спорозоиты червеобразной формы с одним загнутым концом, имеется большая светопреломляющая гранула.

Споруляция экзогенная.

Обнаружен в эпителии кишечника и пилорических придатках.

Хозяин: *Acipenser ruthenus* – стерлядь (Acipenseriformes – осетрообразные). Ареал *см.* 97.

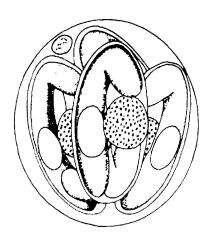


Рис. 156. G. vargai (по: Molnár, 1986).

143. *Goussia vimbae* Belova et Krylov, 2001 (рис. 157)

Ооцисты 15×22.5 мкм, эллипсоидной или яйцеобразной формы; стенка толстая, 2.5 мкм, двухконтурная; внутренний контур темнее; остаточных тел нет. Спороцисты 5-7.5 мкм, штидовских и остаточных тел нет.

Споруляция эндогенная.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: Vimba vimba — обыкновенный рыбец, сырть (Cypriniformes — карпообразные). Вид распространен в Понто-Каспийском бассейне и реках Балтийского моря. Населяет как речные русла, так и озера, водохранилища и опресненные участки моря.

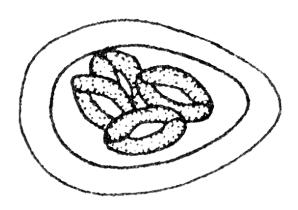


Рис. 157. *G. vimbae* (по: Белова, Крылов, 2001).

144. *Goussia zarnowskii* (Jastrzebski, 1982)* (рис. 158)

Syn.: Eimeria zarnowskii Jastrzebski, 1982.

Ооцисты тонкостенные, продолговато-овальные или эллипсоидные, $8.7-11.6\times16.6-22.0$ мкм, без микропиле и остаточных тел, содержат 1 или 2 полярные гранулы 1.1-1.4. мкм в диаметре. Спороцисты эллипсоидные, $3.6-4.9.\times8.5-11.9$ мкм, содержат компактные остаточные тела, гранулы $3.1-3.8\times6.1-7.4$ мкм в диаметре. Спорозоиты бананообразной формы, 1.8-2.1 мкм.

Споруляция экзогенная.

Большинство ооцист в различной стадии споруляции обнаружено в задней трети пищеварительного тракта. Кокцидии найдены весной.

Хозяин: *Gasterosteus aculeatus* — трехиглая колюшка (Gasterosteiformes — колюшкообразные). Ареал *см.* 98.

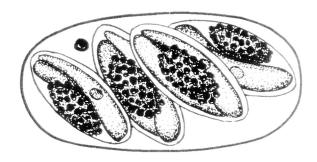


Рис. 158. G. zarnowskii (по: Jastrzebski, 1982).

Род *Isospora* Schneider, 1881⁵

145. *Isospora lotae* Krylov et Belova, 2001 (рис. 159)

Форма ооцист округлая, размеры 25–27.5 мкм. Стенка ооцисты однослойная, остаточного тела и светопреломляющих гранул нет. Две круглые спороцисты лежат свободно в ооцисте, диаметр спороцист 10–12.5 мкм. В каждой спороцисте находятся по четыре банановидных спорозоита, остаточных тел и штидовских телец нет, в спорозоите имеется одно светопреломляющее тело.

Споруляция эндогенная.

Хозяин: Lota lota — налим (Gadiformes — трескообразные). Исключительно пресноводный вид. Ареал включает Европу к северу от Альп, Сибирь и Северную Америку. В России распространен на восток до Колымы, Анадыря и Пенжины, а также бассейнов оз. Байкал, р. Амур и о. Сахалин.

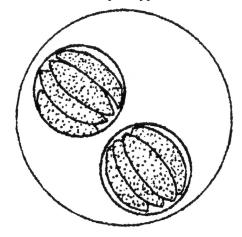


Рис. 159. Isospora lotae (по: Крылов, Белова, 2001).

146. *Isospora sinensis* Chen, 1984* (рис. 160)

Эндогенные стадии обнаружены в почках.

Ооцисты овальные, 31.5 (22.7–36.5) мкм в длину и 22.3 (19.5–25.8) мкм в ширину, остаточные тела содержатся в ооцистах и спороцистах. Спороцисты субсферические, 11×13 мкм.

Хозяин: *Hemiculter leucisculus* — корейская или обыкновенная востробрюшка (Cypriniformes — карпообразные). Ареал *см.* 15.

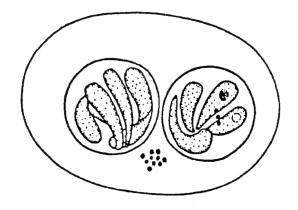


Рис. 160. *I. sinensis* (по: Chen, 1984).

⁵ Кокцидии рода *Isospora* паразитируют у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Всего известно около 360 видов. У рыб найдены лишь 2 вида – *I. lotae* Belova, Krylov, 2001 и *I. sinensis* Chen, 1984. Известны также 3 находки изоспор, не определенных до вида (Давронов, 1987).

147. *Isospora* sp. 1 Davronov, 1987* (рис. 161)

Ооцисты овальные, яйцевидные, $11.9-18.7 \times 15.3-23.8$ мкм, толщина стенки 1.5 мкм, индекс формы 1.3, имеют остаточное тело. Спороцисты $3.4-5.1 \times 5.1-10.2$ мкм, без остаточных тел.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Gobio gobio* – пескарь (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 15.

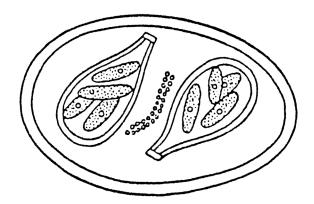


Рис. 161. *Isospora* sp. 1 (по: Давронов, 1987).

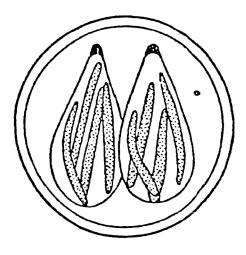


Рис. 162. *Isospora* sp. 2 (по: Давронов, 1987).



Рис. 163. *Isospora* sp. 3 (по: Давронов, 1987).

148. *Isospora* sp. 2 Davronov, 1987* (рис. 162)

Ооцисты круглые, диаметр 11.9-20.4 мкм, имеется маленькая светопреломляющая гранула. Спороцисты $3.4-5.1\times5.1-8.5$ мкм, со штидовскими тельцами.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: *Luciobarbus capito* – усач булат-маи (Cypriniformes – карпообразные). Ареал *см.* 8.

149. *Isospora* sp. **3*** Davronov, 1987 (рис. 163)

Ооцисты круглые, диаметр 11.9–18.7, толщина стенки 1.2 мкм, содержат остаточное тело (2.1 мкм) и светопреломляющую гранулу. Спороцисты овальной формы с заостренным концом, $3.4-6.8 \times 6.8-10.2$ мкм, остаточные тела и штидовские тельца отсутствуют.

Обнаружен в содержимом кишечника.

Хозяин: $Hypophthalmichthys\ molitrix\ -$ белый толстолобик (Cypriniformes - карпообразные). Ареал $cm.\ 6$.

МЕТОДЫ СБОРА, ХРАНЕНИЕ И ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИИ ЭКЗОГЕННЫХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ КОКЦИДИЙ

Хранение и консервация ооцист для исследований

Для дальнейшего исследования ооцисты должны быть сохранены жизнеспособными. Ооцисты из различных животных могут быть разделены на две группы, которые консервируются разными способами в полевых условиях.

Ооцисты из наземных животных: птиц, млекопитающих, беспозвоночных и рептилий

Эти ооцисты лучше сохраняются, если свежее содержимое кишечника сразу помещается в 2-2.5% водный раствор бихромата калия ($K_2\mathrm{Cr}_2\mathrm{O}_7$) в соотношении 1 объем содержимого кишечника на 5 или более объемов бихромата калия. В полевых условиях хорошо зарекомендовали себя пробирки объемом 16-25 мл с плотно закрывающейся или завинчивающейся крышечкой. При этом пробирки не должны быть заполнены до верха, необходимо оставить немного воздуха между смесью содержимого кишечника и бихромата калия и крышечкой, чтобы обеспечить доступ кислорода к ооцистам.

К сожалению, другие способы, например, 2% серная кислота (см. Wash et al., 1985) или обычные лабораторные фиксаторы для ооцист (см. Duszynski and Gardner, 1991), оказались непригодными ни для сохранения ооцист, ни для их хранения в качестве типов.

Ооцисты из водных животных: амфибий, рыб, беспозвоночных и рептилий

Эти ооцисты часто имеют очень тонкие стенки, легко разрушаются и иногда трудно спорулируют. Когда изучают ооцисты из пресноводных хозяев, то свежую слизь и содержимое кишечника помещают в пробирки с водопроводной или фильтрованной речной водой комнатной температуры.

Подобным образом поступают и с содержимым кишечника морских животных, только пробирки заполняют фильтрованной морской водой. В эту смесь добавляют 200 международных единиц пенициллина г/мл, 200 микрограмм стрептомицина

на миллилитр и 0.5 микрограмм фугизона на миллилитр (см. Upton et al., 1988; Molnár, 1996a).

Лабораторная обработка материала

В лаборатории подготовленные смеси помещают в чашку Петри. Все комочки разрушают, материал распределяют по чашке и накрывают крышкой. Обычно чашки Петри держат при комнатной температуре (20–23 °C) в течение 7–10 дней, чтобы ооцисты спорулировали. Смесь с бихроматом (сухопутные хозяева) не должна охлаждаться, так как это может повлиять на успех споруляции. Однако ооцисты из морских рыб удовлетворительно спорулируют только после предварительного помещения смеси с морской водой на лед на 7–8 дней; в этих условиях стенка ооцисты быстро разрывается, высвобождая спороцисты.

Затем для большинства видов смесь можно смыть из чашки Петри 2–2.5% водным раствором бихромата калия в склянку с завинчивающейся пробкой (хорошо зарекомендовали себя одноразовые бутылочки для детского питания) до половины объема сосуда и поместить их в стандартный холодильник (4–7 °C) до исследования материала на наличие ооцист по их плавучести в насыщенном растворе сахаров.

Ооцисты сухопутных животных могут оставаться жизнеспособными, или, по крайней мере, структурно неповрежденными в холодильнике до 3–4 лет, тогда как ооцисты некоторых кокцидий рыб разрушаются сразу после споруляции и гибнут в течение нескольких дней или недель. Вероятно, лучшим способом изучения структуры спорулировавших ооцист является их изучение сразу после споруляции.

Спорулировавшие ооцисты лучше всего отделять от смеси содержимого кишечника и бихромата калия при помощи приготовления суспензии 1–3 мл смеси в 14–12 мл модифицированной жидкости Шитера (500 г сахарозы, 350 мл водопроводной воды, 5 мл карболовой кислоты) путем центрифугирования (5 мин. при 2000 оборотов в минуту).

Важно накрывать пробирку для центрифугирования (15 мл) покровным стеклом 18 мм² (с гладкими краями), так как это уменьшает поверхность, которую надо исследовать на наличие ооцист. После центрифугирования покровное стекло аккуратно снимают с пробирки и помещают на предметное стекло, затем выдерживают 5-10 минут, что позволяет сахарозе затвердеть по краям покровного стекла и ограничивает перемещение ооцист в процессе наблюдения, измерения и фотографирования. Покровное стекло тщательно просматривают при общем увеличении 100-400×. Измерения и изучение детальной структуры спорулировавших ооцист всегда должно проводиться с использованием иммерсионного объектива (пригодны и оптика Neofluor и оптика Номарского). Апохроматы лучше ахроматов, и, чем больше апертура объектива, тем более точными будут измерения.

Если имеется флуоресцентный (люминесцентный) микроскоп с фазовым контрастом и цифровой камерой, то, основываясь на способности ооцист кокцидий к автофлуоресценции, возможно обнаруживать ооцисты и изучать не только фиксированный, но и свежий материал. Исследуют временные препараты. Кусочки тканей, органов, содержимое кишечника раздавливают между предметным и покровным стеклами, а затем просматривают под микроскопом при разных увеличениях ($10 \times -100 \times$) и фотографируют. Для флуоресценции используют тройной фильтр: длины возбуждающих волн – 410 nm, 505 nm и 585 nm; светоделительные пластинки – 395 nm, 485 nm и 560 nm; запирающие фильтры – 460 nm, 530 nm и 610 nm соответственно (Davies, Stewart, 2000).

Распознавание живых и мертвых ооцист

Часто при решении различных вопросов бывает необходимо знать, с живыми или погибшими ооцистами имеет дело исследователь. При наличии неспорулированных ооцист этот вопрос решается довольно просто. Ооцисты помещают в оптимальные для созревания условия, и по процессам споруляции судят о их жизнеспособности. В тех же случаях, когда материал содержит зрелые ооцисты, решение вопроса осложняется.

Метод биологической пробы (практически выполним с кокцидиями птиц). Цыплятам, гусятам и утятам, свободным от кокцидий (птицы в период получения из инкубатора, как правило, не заражены кокцидиями), в зоб вводят исследуемый материал, и по результатам заражения судят о наличии в нем жизнеспособных ооцист. Этот метод занимает относительно много времени (от 4 до 8 дней) и довольно трудоемок, но наиболее надежен.

Методы с использованием красителей. По мнению исследователей, предлагающих эти методы, краситель проникает только в погибшие ооцисты, вследствие чего в мертвых ооцистах наблюдается окрашивание содержимого. Разные исследователи предлагают следующие красители: 1% раствор хромовой или пикриновой кислоты; эозин в 1-0.5% разведении; гипосульфатную лейкобазу метиленовой сини; 5% спиртовой раствор йода или водный раствор йода (1:1000); люминесцирующие красители. У методов определения жизнеспособности ооцист с использованием красителей есть один недостаток: в ряде случаев при нарушении целостности стенки ооцист (содержимое таких ооцист окрашивается) спорозоиты остаются живыми, способными вызвать заражение восприимчивых животных (Крылов, 1994).

Рекомендации по описанию и определению видов

Хозяин

- Убедитесь в правильности определения видовой принадлежности хозяина. В противном случае необходимо обратиться к специалисту, для чего следует законсервировать исследованный экземпляр.
- Отметьте стадию зрелости (личинка, молодь, взрослая особь), а при возможности определите возраст.
- Укажите место (желательно с GIS координатами), где был пойман хозяин.
- Приведите показатель экстенсивности заражения хозяина в данном месте.
- При описании нового вида желательно сохранить экземпляр хозяина.

Зрелая (спорулировавшая) ооциста

- Используйте для измерений только зрелые ооцисты (рис. 164, 1).
- Измерения должны включать длину ооцисты (∂o), ее ширину (uo), длину спороцисты (∂c), ее ширину (uc), отношение длины к ширине ооцисты и спороцисты. Приводятся средняя величина с ошибкой, а также минимальные и максимальные

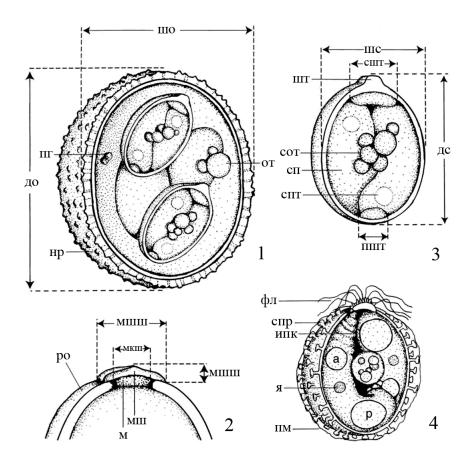


Рис. 164. Строение и схема промеров ооцисты и спороцисты (по: Duszynski, Wilber, 1997).

значения. Рекомендуется измерять 30-50 зрелых ооцист (лучше 100) (рис. 164, 1, 3).

- Отметьте характерные особенности строения наружного и внутреннего слоя стенки ооцисты: ровная (ро) (рис. 164, 2) или неровная (нр) (рис.164, 1); наличие игловидных или конических выростов; число слоев стенки и ее приблизительную толщину.
- Отметьте наличие или отсутствие следующих структур на (или в) спорулировавшей ооцисте, а если они имеются их размер, приблизительное расположение и описание: микропиле (м) и его ширину (мкш) (рис. 164, 2); микропилярная шапочка (мш), ее ширину и высоту (мшш х мшв) (рис. 164, 2); остаточное тело (от) (рис. 164, 1), его диаметр и строение; полярная гранула или гранулы (nг) (рис. 164, 1), их размер и форма, способ прикрепления к внутренней поверхности стенки ооцисты, если таковое имеет место.
- Отметьте наличие или отсутствие следующих структур на или в спороцисте: поверхностные структуры, например, спороподии (cnp) (рис. 164, 4); поверхностные мембраны (nm) (рис. 164, 4); гребни или швы; остаточное тело или тела (com) (рис. 164, 3), их диаметр и строение; штидовское тельце (um) (рис. 164, 3) и сопутствующее филаменты (ϕn) (рис. 164, 4); субштидовское тельце (cum) (рис. 164, 3) и/или параштидовское тельце (num) (рис. 164, 3).
- Отметьте наличие или отсутствие следующих структур на (или в) спорозоите (cn): светопреломляющее тело (cnm) (рис. 164, 3), их количество, диаметр и форму; ядро (s) (рис. 164, 4); а также другие видимые особенности, например исчерченность переднего конца (unk) (рис. 164, 4).
- Зарисуйте спорулировавшую ооцисту. На рисунке должны быть отражены все структурные детали, которые отличают новый вид от других, а

также все детали, которые упоминаются в описании нового вида.

- В дополнение к рисунку включите в рукопись, по меньшей мере, одну микрофотографию зрелой ооцисты.
- Передайте на хранение, по крайней мере, один фототип в соответствующий институт или музей, где будет обеспечена его сохранность. Включите в рукопись место хранения и уникальный номер, полученный из коллекции института или музея.
- Дифференциальный диагноз нового вида должен содержать сравнение, как минимум, с видами кокцидий, наиболее сходными с ним, описанными от хозяев, относящихся к одному роду. Лучше сравнить новый вид со всеми видами от

- хозяев из одного семейства, избегая присваивать видовое название, основанное только на видовом названии хозяина.
- Обязательно укажите орган или органы, в которых были обнаружены ооцисты. Особо оговорите случаи, когда ооцисты были обнаружены только в содержимом кишечника.
- Убедитесь, что ооцисты, которые использовались при описании вида, представляют собой один вид (морфотип). Поместите некоторое количество ооцист в 70% спирт и передайте этот материал на хранение в соответствующий институт или музей, что даст возможность в будущем использовать этот материал для молекулярно-генетических исследований.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ РЫБ И СПИСОК ПАРАЗИТИРУЮЩИХ У НИХ КОКЦИДИЙ

Тип CHORDATA – Хордовые Группа PISCES – Рыбы Класс OSTEICHTHYES – Костные рыбы

Надотряд Ganoidomorpha (Ганоидные) Отряд Acipenseriformes (Осетрообразные) Семейство Acipenseridae (Осетровые) Acipenser ruthenus

Goussia acipenseris

G. vargai

Надотряд Anguillomorpha (Ангвиллоидные) Отряд Anguilliformes (Угреобразные) Семейство Anguillidae (Угревые, или Пресноводные угри) Anguilla anguilla

Eimeria variabilis (предположительно) Epieimeria anguillae

Anguilla australis

Epieimeria anguillae

Anguilla japonica

Eimeria eminens

Anguilla rostrata

Epieimeria anguillae

Anguilla dieffenbachii

Epieimeria anguillae

Надотряд Clupeomorpha (Клюпеоидные) Отряд Clupeiformes (Сельдеобразные) Семейство Clupeidae (Сельдевые) Alosa pontica

Goussia clupearum

Clupea harengus

Eimeria sardinae Goussia clupearum

Clupea pallasi

Eimeria nishin Goussia clupearum

Clupeonella cultriventris Goussia sasyki

Engraulis encrasicholis

Eimeria sardinae

Sardina pilchardus

Eimeria sardinae

Sardinops sagax melanosticus **Eimeria nishin**

Sprattus sprattus

Eimeria sardinae Goussia clupearum

Отряд Esociformes (Щукообразные) Семейство Esocoidae (Щуковые) Esox lucius

Eimeria esoci

Семейство Umbridae (Умбровые или Евдошковые)

Umbra krameri

Eimeria hoffmani

E. kassaii

E. matskasii E. meszarosi

Umbra limi

Eimeria hoffmani

Отряд Salmoniformes (Лососеобразные) Подотряд Salmonoidei (Лососевидные) Семейство Salmonidae (Лососевые)

Oncorhynchus masou

Eimeria truttae

Salmo trutta

Cryptosporidium sp. Eimeria lydiae E. truttae

Salvelinus fontinalis

Eimeria salvelini

Отряд Osmeriformes (Корюшкообразные) Подотряд Osmeroidei (Корюшковидные) Семейство Osmeridae (Корюшковые)

Osmerus mordax

Eimeria osmeri

Надотряд Cyprinomorpha (Циприноидные) Отряд Cypriniformes (Карпообразные) Подотряд Cyprinoidei (Карповидные) Семейство Cyprinidae (Карповые) Подсемейство Acheilognathinae Rhodeus sericeus

> Eimeria cyprinorum E. rhodei

Подсемейство Cultrinae Chanodichthys erythropterus

Eimeria culteri E. newchongensis Goussia erythroculteri

Hemiculter leucisculus

Eimeria cheissini E. hemiculterii Isospora sinensis

Подсемейство Cyprininae Carassius auratus

Eimeria carassiusaurati

E. chenchingensis E. hupehensis

E. liaohoensis E. liaoningensis

E. newchongensis Goussia aurati

G. carassici G. carpelli

Carassius carassius

Eimeria baueri E. carassii E. nicollei Goussia carpelli

Cyprinus carpio

Goussia carpelli G. subepithelialis

Cyprinus carpio rubrofuscus
Eimeria haichengensis

Pelecus cultratus

Goussia arinae G. cultrati G. peleci Подсемейство Barbinae Barbus barbus

Eimeria cyprinorum Goussia carpelli G. koertingi

Ctenopharyngodon idella

Eimeria ctenopharyngodoni

E. saurogobii E. syrdarinica

Luciobarbus capito
Eimeria barbi
Isospora sp. 2 Davronov, 1987

Mylopharyngodon piceus **Goussia cheni G. mylopharyngodoni**

Подсемейство Tincinae

Tinca tinca

Eimeria rouxi Goussia carpelli G. minuta

Подсемейство Gobioninae Abbottina rivularis

Eimeria liaoningensis

Gobio gobio

Eimeria cheissini
E. molnari
Goussia alburni
G. bohemica
G. carpelli
G. metchnikovi
G. siliculiformis

Isospora sp. 1 Davronov, 1987

Hemibarbus labeo

Eimeria cheissini

Hemibarbus maculatus
Eimeria hemibarba

Pseudorasbora parva

Eimeria amurensis E. pseudorasbori E. strelkovi Goussia carpelli

Romanogobio albipinnatus (= Gobio albipinnatus)

Eimeria macroresidualis

Sarcocheilichthys sinensis

Eimeria amurensis

Подсемейство Leuciscinae

Abramis brama

Eimeria cyprinorum Goussia leucisci

G. siliculiformis

G. stankovitchi

Alburnus alburnus

Eimeria cylindrospora

E. cyprinorum
E. nemethi

Goussia carpelli

G. leucisci

G. siliculiformis

G. stankovitchi

Aristichthys nobilis

Eimeria aristichthysi

E. liuhaoensis

Goussia carpelli

G. cheni

G. sinensis

Aspius aspius

Goussia stankovitchi

Blicca bjoerkna

Goussia balatonica

G. leucisci

G. pannonica

Hypophthalmichthys molitrix

Eimeria aristichthysi

E. hypophthalmichthys

E. liuhaoensis

Goussia carpelli

G. cheni

G. sinensis

Isospora sp. 3 Davronov, 1987

Leucaspius delineatus

Eimeria cyprinorum Goussia carpelli

Leuciscus cephalus

Eimeria schulmani Goussia carpelli G. chalupskyi

G. janae

Leuciscus idus

Eimeria schulmani

Leuciscus leuciscus

Eimeria cheissini

Goussia carpelli

G. janae

G. leucisci

Ochetobius elongatus

Eimeria ochetobiusi

Phoxinus phoxinus

Eimeria cyprinorum

Goussia carpelli

Rutilus rutilus

Eimeria branchiphila

E. cyprinorum

E. rutili

Goussia alburni

G. carpelli

G. leucisci

G. siliculiformis

Scardinius erythrophthalmus

Eimeria amudarinica

E. cyprinorum

Goussia alburni

G. leucisci

G. pigra

G. siliculiformis

G. stankovitchi

Saurogobio dabryi

Eimeria saurogobii

Tribolodon brandtii

Goussia stankovitchi

Tribolodon hakonensis

Goussia nipponica

Vimba vimba

Goussia vimbae

Семейство Cobitidae (Вьюновые)

Cobitis lutheri

Eimeria cobitis

Cobitis taenia

Eimeria cobitis E. misgurni E. radae

Goussia castravetsi

Misgurnus fossilis

Eimeria misgurni E. muraiae

Misgurnus mohoity

Eimeria huanggangensis

E. misgurni E. orientalis

Семейство Balitoridae (Балиторовые)

Barbatula barbatula

Eimeria pastuszkoi

Семейство Catostomidae (Чукучановые)

Catostomus catostomus

Eimeria catostomi E. fernandoae

Catostomus commersoni

Eimeria catostomi E. fernandoae

Отряд Siluriformes (Сомообразные) Семейство Siluridae (Сомовые)

Silurus asotus

Eimeria parasiluri

Silurus glanis

Eimeria siluri

Семейство Clariidae (Клариевые)

Clarias fuscus

Eimeria huizhouensis

Семейство Ictaluridae (Икталуровые)

Ameiurus nebulosus

Eimeria ictaluri

Надотряд Parapercomorpha

(Параперкоидные)

Отряд Gadiformes (Трескообразные) Подотряд Gadoidei (Тресковидные)

Семейство Gadidae (Тресковые)

Подсемейство Gadinae (Трескоподобные)

Gadus morhua

Goussia gadi G. spraguei

Семейство Lotidae (Налимовые)

Lota lota

Isospora lotae

Надотряд Atherinomorpha (Атериноидные) Отряд Atheriniformes (Атеринообразные) Подотряд Atherinoidei (Атериновидные) Семейство Atherinidae (Атериновые)

Atherina boyeri

Eimeria atherinae

Надотряд Percomorpha (Перкоидные)

Отряд Gasterosteiformes (Колюшкообразные)

Подотряд Gasterosteidei (Колюшковидные)

Семейство Garterosteidae (Колюшковые)

Gasterosteus aculeatus

Goussia aculeati G. gasterostei G. zarnowski

Pungitius pungitius

Eimeria pungitii Goussia gasterostei

Отряд Syngnathiformes (Иглообразные) Семейство Syngnathidae (Игловые) Syngnathus abaster (=S. nigrolineatus)

Eimeria syngnathi

Отряд Scorpaeniformes (Скорпенообразные) Подотряд Scorpaenoidei (Скорпеновидные) Семейство Scorpaenidae (Скорпеновые) Scorpaena porcus

Eimeria scorpaenae Epieimeria lomae

Подотряд Cottoidei (Рогатковидные)

Семейство Cottidae (Керчаковые, Рогатковые) Batrachocottus baicalensis

Goussia carpelli

Cottus bairdi

Eimeria duszynskii E. ojibwana Cottus cognatus

Eimeria cotti E. duszynskii E. ojibwana

Cottus gobio

Eimeria cotti E. piraudi

Cyphocottus megalops

Goussia carpelli

Leocottus kessleri

Goussia carpelli

Myoxocephalus stelleri **Eimeria evaginata**

Taurulus (=Cottus) bubalis Eimeria variabilis

Семейство Abyssocottidae (Глубинные широколобки) Asprocottus herzensteini

Goussia carpelli

Отряд Perciformes (Окунеобразные) Подотряд Percoidei (Окуневидные) Семейство Sparidae Sparus aurata

> Cryptosporidium molnari Eimeria sparis Goussia sparis

Семейство Percichthyidae (Лавраковые) Dicentrarchus labrax

> Cryptosporidium molnari Eimeria bouixi E. dicentrarchi

Семейство Centrarchidae (Центрарховые) Lepomis gibbosus

> Eimeria patersoni Goussia laureleus

Micropterus salmoides
Eimeria micropteri

Limer tu mier opter

Spicara maena **Eimeria kotorensis**

Spicara smaris

Eimeria kotorensis

E. smaris

Семейство Percidae (Окуневые)

Gymnocephalus cernuus (=Acerina cernua)

Éimeria acerinae Goussia carpelli G. cernui G. gymnocephali

Perca flavescens

Eimeria tedlai Goussia laureleus

Perca fluviatilis

Eimeria fluviatili E. percae E. tedlai Goussia laureleus

Sander lucioperca

Eimeria stizostedioni Goussia desseri G. luciopercae

Sander volgensis

Goussia desseri

Семейство Labridae (Губановые) Symphodus ocellatus

Eimeria petrovici

Семейство Mullidae (Султанковые) Mullus barbatus

Goussia luciae

Подотряд Gobiodei (Бычковидные) Семейство Eleotridae (Головешковые, или Элеотровые)

Perccottus glenii

Eimeria odontobutis Goussia carpelli

Семейство Odontobutidae (Одонтобутовые)
Odontobutis obscura

Eimeria odontobutis

Семейство Gobiidae (Бычковые)
Glossogobius olivaceus

Eimeria glossogobii

Neogobius melanostomus Goussia szekelyi Neogobius fluviatilis

Goussia szekelyi

Ponticola kessleri

Eimeria daviesae Goussia kessleri

Ponticola iljini предположительно

Eimeria daviesae Goussia kessleri

Pseudogobio esocinus

Goussia biwaensis G. grygieri

Proterorhinus marmoratus

Eimeria credintsi E. marmorata

Подотряд Anabantodei (Ползуновидные) Семейство Osphronemidae (Лабиринтовые) Macropodus opercularis (=M. chinensis)

Eimeria macropoda

Подотряд Channoidei (Змееголововидные) Семейство Channidae или Ophiocephalidae (Змееголовые) Channa (=Ophiocephalus) argus Eimeria kwangtungensis

E. ophiocephalae

Отряд Pleuronectiformes (Камбалообразные) Семейство Pleuronectidae (Камболовые) Platichthys flesus Goussia platichthyus

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бейер Т.В., Свежова Н.В., Радченко А.И., Сидоренко Н.В. 2003. Пути формирования паразитофорных вакуолей и их разнообразие у паразитических простейших. Кокцидии (Sporozoa, Apicomplexa). *Цитология*, 45(4): 339–356.
- **Белова Л.М., Крылов М.В. 2000.** Распространение кокцидий (Sporozoa: Coccidiida) у различных систематических групп рыб. *Паразитология*, **34**(6): 522–533.
- **Белова Л.М., Крылов М.В. 2001.** Восемь новых видов кокцидий (Sporozoa, Coccidia) рыб континентальных вод России. *Паразитология*, **35**(3): 221–227.
- **Белова Л.М., Крылов М.В. 2003.** Новый вид кокцидий *Eimeria stizostedioni* sp. n. (Sporozoa: Coccidea) из обыкновенного судака *Stizostedion lucioperca* (Perciformes). *Паразитология*, **37**(2): 162–165.
- **Белова Л.М., Крылов М.В. 2006а.** Кокцидии (Eimeriida) карпообразных (Cypriniformes) рыб континентальных вод России. *Паразитология*, **40**(5): 447–461.
- **Белова Л.М., Крылов М.В. 20066.** Кокцидии (Eimeriida) окунеобразных (Perciformes) рыб континентальных вод России. *Паразитология*, **40**(6): 527–534.
- **Берг Л.С. 1948.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л.: Изд-во АН СССР, **1**: 468 с.
- **Берг Л.С. 1949а.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л.: Изд-во АН СССР, **2**: 469–926.
- **Берг Л.С. 19496.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л.: Изд-во АН СССР, **3**: 927–1382.
- **Давронов О. 1987.** Кокцидии рыб Узбекистана. *Паразитология*, **21**(2): 115–120.
- **Догель В.А. 1940.** Кокцидии из семенников *Clupeidae* и их зоогеографическое развитие. *Тр. Ленингр.* о-ва естествоиспыт., **68**(4): 32–39.
- **Догель В.А. 1947**. Курс общей паразитологии. Л.: Наука, 371 с.
- Догель В.А. 1948. Паразитические простейшие рыб залива Петра Великого. Изв. Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства, 27: 17–66.
- **Догель В.А. 1962.** Общая паразитология. Л.: Наука, Л., 463 с.

- **Догель В.А., Быховский Б.Е. 1939.** Паразиты рыб Каспийского моря. М.– Л.: Изд-во АН СССР. **7**: 1–149.
- Заика В.Е. 1966. К фауне простейших паразитов рыб Черного моря. // Гельминтофауна животных Южных морей. Киев: Наукова Думка, 13–31.
- **Киршенблат Я.Д. 1941.** Специфичность паразитов к хозяевам. *Успехи соврем. биологии.* **4**(2): 272–294.
- **Крылов М.В. 1961.** Паразито-хозяинная специфичность кокцидии овец и коз. *Тр. Ин-та зоол.* и паразитол. АН Тадж ССР, **20**: 7–14.
- **Крылов М.В. 1992.** Происхождение гетероксенности у Sporozoa. *Паразитология*, **26**(5): 361—368.
- **Крылов М.В. 1994.** Возбудители протозойных болезней домашних животных и человека (в 2 томах). СПб.: Труды ЗИН РАН, 552 с.
- **Крылов М.В., Белова Л.М. 2001.** *Isospora lotae* sp.n. (Sporozoa, Coccidia) из налима, *Lota lota. Зоологический журнал*, **80**(9): 1144–1145.
- **Крылов М.В., Белова Л.М. 2003.** Встречаемость кокцидий (Coccidea) у различных систематических групп хозяев. *Паразитология*, **37**(6): 517–226.
- **Крылов М.В., Добровольский А.А. 1980.** Макросистема и филогения споровиков. *Труды ЗИН АН СССР*, **94**: 62–74.
- **Крылов М.В., Фролов А.О. 2007.** Тип Sporozoa Leuckart, 1879 Споровики. // Протисты, часть 2. Руководство по зоологии. СПб.: Наука, 5–12.
- **Кулемина И.В. 1969.** Новые одноклеточные эндопаразитарные виды потомства рыб в озере Селигер. *Зоол. журн.*, **48**: 1295–1298.
- **Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1998.** Филема органического мира. Часть 2. Прокариоты и низшие евкариоты. СПб.: Наука, 358 с.
- **Линдберг Г.У., Герд А.С. 1972.** Словарь названий пресноводных рыб СССР. Л.: Наука, 367 с.
- **Микаилов Т. К. 1975.** Паразиты рыб Азербайджана. Баку: Изд-во «Элм», 296 с.
- Мошу А.И. 1992. Новые виды кокцидий (Protista: Apicomplexa, Eimeriidae) из рыб Гидигичского водохранилища (Республика Молдова). Известия Академии наук Республики Молдова Биологические и химические науки, 4: 56–62.

- **Павловский Е.Н. 1946.** Условия и факторы становления организма хозяином паразита в процессе эволюции. *Зоол. журнал*, **25**(4): 289–304.
- **Пугачев О.Н. 2001.** Каталог паразитов пресноводных рыб северной Азии. Простейшие. СПб.: ЗИН РАН, 242 с.
- Пугачев О.Н., Белова Л.М., Крылов М.В. 2008. Кокцидии (Eimeriida) рыб континентальных вод России. *Паразитология*, **42**(3): 169–178.
- Пугачев О.Н., Белова Л.М., Крылов М.В. 2010. О находке кокцидий у форели (*Salmo trutta*) в континентальных водоемах России. *Паразитология*, 44(2): 191–193.
- **Решетников Ю.С. (ред.) 1998.** Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 220 с.
- **Хаусман К. 1988.** Протозоология. М.: Мир, 334 с. **Шульман С.С. 1984.** Sporozoa Leuckart, 1872, emend. Krylov, Dobrovolsky, 1980. // О.Н. Бауер (ред.). Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 48–72.
- **Шульман С.С., Заика В.Е. 1964.** Кокцидии рыб озера Байкал. *Известия Сибирского отделения АН СССР, серия биологических и медицинских наук*, 8: 126–130.
- **Шульман С.С., Штейн Г.А. 1962.** Простейшие. // Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 7–197.
- Alvarez-Pellitero P., Gonzalez-Lanza C. 1986. *Eimeria* spp. from cyprinid fish of the Duero basin (North-west Spain). *J. Fish Dis.*, **9**(4): 325–336.
- Alvarez-Pellitero P., Sitja-Bobadilla A. 2002. Cryptosporidium molnari n.sp. (Apicomplexa: Cryptosporididae) infecting two marine fish species, Sparus aurata L. and Dicentrarchus labrax L. Inter. J. Parasitol., 32(8): 1007–1021.
- **Arthur J.R., Arai H.P. 1980.** Studies on the parasites of Pacific herring (*Clupea harengus pallasi* Valenciennes): survey results. *Can. J. Zool.*, **58**(1): 64–70.
- Ball S.J. 1983. Eimeria metchnikovi (Laveran, 1897) Reichenow, 1921 from the gudgeon, Gobio gobio L., in the south-east England. J. Fish. Dis., 6: 201– 203.
- **Baska F. 1997.** Epicellular and nodular coccidiosis in the intestine of barbel *Barbus barbus*. *Dis. Aquat. Org.*, **29**: 49–56.

- Carreno R.A., Martin D.S., Barta J.R. 1999. *Cryptosporidium* is more closely related to the gregarines than to coccidian as shown by phylogenetic analysis of apicomplexan parasites inferred using small-subunit ribosomal RNA gene sequences. *Parasitol. Res.*, 85(11): 899–904.
- Chen C.-l. 1956. The protozoan parasites from four species of Chinese pond fishes: Ctenopharyngodon idellus, Mylopharyngodon piceus, Aristhicthys nobillis and Hypophthalmichthys molithrix. II. The protozoan parasites of Mylopharyngodon piceus. Acta Hydrobiol. Sin., 2: 19–47.
- **Chen C.-l. 1984.** Sporozoa of fishes from Liao He (Liaoho river) of China. In: Parasitic organisms of fresh-water fish of China. Beijing, China: 3–16.
- Chen C.-l., Hsieh S.-r. 1960. Studies on Sporozoa from the Freshwater fishes Ophiocephalus maculatus and O. argus of China. Acta Hydrobiol. Sin., 2: 171–196.
- Chen C.-l., Lee W.-W. 1973. An illustrated guide to the fish diseases and causative pathogenic fauna and flora China in the Hupei Province. Pulishing House Sci., Wuhan, China. 456 p.
- Conder G.A., Oberndorfer R.Y., Heckmann R.A. 1980. Eimeria duszynskii sp. n. (Protozoa: Eimeriidae), a parasite of the mottled sculpin, Cottus bairdi Girard. Journal of Parasitology, 66: 828–829.
- Current W.L., Upton S.J., Haynes T.B. 1986. The life cycle of *Cryptosporidium baileyi* n. sp. (Apicomplexa, Cryptosporidiidae) infecting Chickens. *J. Protozool.*, **33**(2): 289–296.
- **Daoudi F. 1987.** Coccidien et coccidioses des poissons mediterraneens: Systematique, ultrastructure et Biologie. PhD dissertation, University of Sciences and Techniques at Languedoc, Montpellier, France. 302 pp.
- Daoudi F., Marquès A. 1987. Eimeria bouixi n. sp. et Eimeria dicentrarchi n. sp. (Sporozoa-Apicomplexa). Coccidies parasites du loup Dicentrarchus labrax (Linne, 1758), en region languedocienne. Ann. Sci. Natural., Zoologie, Paris, 8: 237–243.
- Daoudi F., Radujković B., Marquès A., Bouix G. 1987. Nouvelles espèces de Coccidies (Apicomplexa, Eimeriidae) des genres Eimeria Schneider, 1875, et Epieimeria Dyková et Lom 1981, parasites de Poissons marins de la baie de Kotor (Yougoslavie). Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Sér. 4, Section A. 9(2): 321–323.

- Daoudi F., Radujković B., Marquès A. Bouix G. 1989. Nouvelle espèces de Coccidies Eimeriidae des genres *Eimeria* Schneider, 1875, et *Epieimeria* Dyková et Lom, 1981, parasites de Poissons marins méditerranéens. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, Sér. 4, Section A. 11(4): 743–753.
- **Davies, A., Stewart B. 2000.** Autofluorescence in the oocysts of marine and freshwater fish coccidia. *Folia Parasitologica (Praha)*, **47:** 157–158.
- **Doflein F., Reichenow E. 1929.** Lehrbuch der Protozoenkunde. Gustav Fischer., Jena, 1262 S.
- **Dogiel V.A., Achmerov A. 1959.** New species of parasitic protozoa in fisches from river Amur. *Ceskoslovenska Parasitol.*, **6**: 15–25.
- **Dujarric de la Riviere R. 1914.** Sur une coccidie de l'estonac de la derche (*Coccidium percae* nova species). Comptes Rendus des Sciences de la Societe Biologie. **76**: 493–494.
- **Duszynski D.W., Couch L., Upton S.Y. 2000.** Coccidia of the World. http://biology.unm.edu/biology/coccidia
- **Duszynski, D.W., Gardner S.L. 1991.** Fixing coccidian oocysts is not an adequate solution to the problem of preserving protozoan type material. *Journal of Parasitology*, **77:** 52–57.
- **Duszynski D.W., Solangi M.A., Overstreet R.M.** 1979. A new unusual eimerian (Protozoa: Eimeriidae) from the liver of the gulf killifish, *Fundulus glandis. J. Wild. Dis.*, **15**: 543–552.
- **Duszynski D.W., Wilber P.G. 1997.** A guideline for the preparation of species descriptions in the Eimeriidae. *Journal of Parasitology*, **83:** 333–336.
- **Dyková I., Lom J. 1981.** Fish coccidian: critical notes on life cycles, classification and patogenecity. *J. Fish. Dis.*, **4**: 467–505.
- **Dyková I., Lom J. 1983.** Fish coccidia: an annotated list of described species. *Folia Parasitologica (Praha)*, **30**: 193–208.
- **Dyková I., Lom J., Grupcheva G. 1983.** *Eimeria branchiphila* sp. nov. sporulating in the gill filaments of roach, *Rutilus rutilus* L. *J. Fish Dis.*, **6**(1): 13–18.
- Eimer T. 1870. Ueber die ei-und Kugelförmigen sogenannten Psorospermien der Wirbelthiere, A Stuberr's Verlang-shandlung, Würzburg, Germany.
- Ellis J.T., Morrison D.A., Jeffries A.C. 1998. The phylum Apicomplexa; an update on the molecular phylogeny. *System. Assoc. Spec.*, **56**: 255–274.
- Elmassian M. 1909. Une nouvelle coccidie et un

- nouveau parasite de la Tanche *Coccidium rouxi* nov. spec. *Zoomyxa legeri* nov. gen. nov. spec. Archives de Zoologie Experimentale et Generale, Series **5**(2): 229–270.
- **Eschmeyer W.N. 1990.** Catalog of the genera of recent fishes. California Academy of Sciences, San Francisco. 697 p.
- **Fiebiger J. 1913.** Studien uber die schwimmblasencoccidien der gadusarten (*Eimeria gadi* n. sp.). Archiv fur Protistenkunde **31**: 95–137.
- Fournie J.W., Vogelbein W.K., Overstreet R.M., Hawkins W.E. 2000. Life cycle of *Calyptospora funduli* (Apicomplexa: Calyptosporidae). *J. Parasitol.*, **3**(86): 501–505.
- Fujita T. 1934. Note on *Eimeria* of herring. Proc. 5th Pacific Sci. Cong. (Canada). 5: 4135–4139.
- **Gauthier M. 1921.** Coccidies du chabot de riviere (*Cottus gobio* L.). Comptes Rendus de l'Academie des Sciences (Paris). **173**: 671–674.
- **Goebel E., Braendler U. 1982.** Ultrastructure of microgametogenesis, microgametes and gametogamy of *Cryptosporidium* sp. in the small intestine of mice. *Protistologica*, **18**(3): 331–344.
- **Halawani** A. **1930.** On a new species of *Eimeria* (*E. southwelli*) from *Aaetobatis narinari*. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, **24**: 1–3.
- **Hoare C.A. 1933.** Studies on some new ophidian avian coccidian from Uganda, with a revision of the classification of the Eimeriidae. *Parasitology*, **25**: 239–243.
- **Hoffman G.L. 1965.** *Eimeria aurati* n. sp. (Protozoa: Eimeriidae) from goldfish (*Carassius auratus*) in North America. Journal of Protozoology. **12**: 273–275.
- **Jastrzębski M. 1982.** New species of intestinal Coccidia in freshwater fish. *Biul. Pol. Akad. Nauk*, s. *Biol.*, **30**(1–2): 7–11.
- **Jastrzębski M. 1984.** New species of fish coccidian in Poland. *Wiad. Parazytol.*, **30**: 165–170.
- Jastrzębski M., Pastuszko J., Kurska E., Badowska M. 1988. Kokcydia ciernika – Gasterosteus aculeatus (L.). Wiad. Parazytol., 34(1): 55–63.
- **Kocylowski B., Miacinski T. 1960.** Chworobi ryb i rakow. Warszawa. 418 pp.

- Krylov M.V., Belova L.M. 2001. Goussia platichthyus sp. n. (Sporozoa, Coccidia) from the Flounder Platichthys flesus (L.) (Pisces: Pleuronectidae). Zoosystematica Rossica, 9(1), 18.
- **Labbé A. 1896.** Recherches zoologiques, cytologique et biologiques sur lex coccidies. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **4**(3): 517–654.
- Laveran, M.A. 1897. Sur une coccidie du goujon. Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de la Societe de BIologie, 49: 925–927.
- **Léger L. 1911.** *Caryospora simplex*, Coccidie monosporee et la classification des Coccidies. *Arch. Protistenk.*, **22**: 71–88.
- **Léger L., Bory T. 1932.** Développement et évolution de l'*Eimeria pigra* Léger et Bory coccidie du gardon rouge. Travaux du laboratoire d'hydrobiologie et de piscicuture de l'Université de Grenoble. **23**: 73–81.
- **Léger L., Bory T. 1932.** *Eimeria pigra* n. sp. nouvelle coccidie juxtaepitheliale, parasite du gardon rouge. Comptes Rendus de l'Academie des Sciences (Paris). **194**: 1710–1712.
- **Léger L, Hesse E. 1919.** Sur une coccidie parasite date la Truite indigene. Comp. Ren. Acad. Sci. **168**: 904–906.
- **Léger L., Hollande A-Ch. 1922.** Cocccidie de l'intestin de l'Ahguille. Comp. Ren. Acad. Sci. **179**: 999–1002.
- **Léger L, Stankovitch S. 1921.** Sur la coccidiose des alevins de la carpe. C.R. Acad. Sci (Paris). **173**: 742–744.
- **Levine N.D. 1985.** Phylum II. Apicomplexa Levine, 1970. In: An illustrated guide the Protozoa. Soc. Protistol. Kansas: 322–374.
- Li L., Desser S.S. 1985. Three new species of *Octosporella* (Protozoa: Coccidia) from cyprinid fish in Algonquin Park, Ontario. *Canad. J. Zool.*, 63: 1859–1862.
- **Li W.-k., Wen X.-r., Yu X. 1995.** Two new species of *Eimeria* from freshwater fishes in Liaoning, China (Eucoccida: Eimeriidae). *Acta Zootax. Sin.*, **20**(1): 29–34.
- Lom J., Desser S.S., Dyková I. 1989. Some littleknown new protozoan parasites of fish from Lake Sasajewun Algonquin Park, Ontario. *Can. J. Zool.*, 67(6): 1372–1329.
- Lom J., Dyková I. 1982. Some marine fish coccidia of the genera *Eimeria* Schneider, *Epieimeria* Dyková & Lom and *Goussia* Labbé. *Journal of Fish Diseases*, 5: 309–321.

- Lom J., Dyková I. 1992. Protozoan parasites of fishes. *Develop. Aquacult. Fish. Sci.*, 26: 87–123.
- **Lukeš J. 1994.** Morphology of life cycle stages of *Goussia bohemica* n. sp. (Apicomplexa, Eimeriidae), a parasite of the goblet and epithelial cells of the gudgeon (*Gobio gobio* L.). *European Journal of Protistology*, **30**: 68–74.
- Lukeš J. 1995. Goussia chalupskyi n. sp. (Apicomplexa: Eimeriidae) from the chub Leuciscus cephalus (Cyprinidae). Systematic Parasitology, 30: 27–30.
- Lukeš J., Dyková I. 1990. Goussia janae n. sp. (Apicomplexa, Eimeriorina) in the dace Leuciscus leuciscus and chub L. cephalus. Dis. Aquat. Org., 8: 85–90.
- **Lukeš J, Kepr T. 1992.** Goussia lydiae n. sp. (Apicomplexa, Eimeriidae) a parasite of the brown trout Salmo trutta m. fario (Salmonidae). Arch. Protistend., **141**: 219–222.
- Marechal E., Cesbron-Delauw M.F. 2001. The apicoplast: a new member of the plastid family. *Trends Plant Science*, **6**(5): 200–205.
- **Molnár K. 1978.** Five new *Eimeria* species (Protozoa: Coccidia) from freshwater fishes indigenous in Hungary. *Parasit. Hung.*, **11**: 5–11.
- Molnár K. 1986. Occurrence of two new Goussia species in the intestine of the sterlat (Acipenser ruthenus). Acta Vet. Hungar., 34: 169–174.
- **Molnár K. 1989.** Nodular and epicellular coccidiosis in the intestine of cyprinid fishes. *Dis. Aquat. Org.*, **7**: 1–12.
- Molnár K. 1996a. Eimerian infection in the gut of the tube-noded goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallus) of the River Danube. *Systematic Parasitology*, 34: 43–48.
- Molnár K. 1996b. Nodular coccidiosis of the pikeperch *Stizosteidion lucioperca* and Volga perch *Stizostedion volgensis. Dis. Aquat. Org.*, 27: 35–41.
- **Molnár K. 1996c.** Remarks on the morphology, site of infection and validity of some coccidian species from fish. *Acta Vet. Hungar.*, **44**: 295–303.
- Molnár K. 2000. Two new coccidia, a *Goussia* and an *Eimeria* spp. from the gut of Kessler's goby (*Gobius kessleri* Günther) in the River Danube. *Acta Protozoologica*, **39**(4): 323–329.

- **Molnár K. 2006.** Some remarks on parasitic infections of the invasive *Neogobius* spp. (Pisces) in the Hungarian reaches of the Danube River, with a description of *Goussia szekelyi* sp. n. (Apicomplexa: Eimeriidae). *J. Appl. Ichthyol.*, **22**: 395–400.
- Molnár K., Fernando C.H. 1974. Some new *Eimeria* (Protozoa, Coccidia) from freshwater fishes in Ontario, Canada. *Can. J. Zool.*, **52**(3): 413–419.
- Molnár K., Hanek G. 1974. Seven new *Eimeria* spp. (Protozoa, Coccidia) from freshwater fishes of Canada. *J. Protozool.*, 21: 489–493.
- Molnár K., Ogawa K. 2000. A survey on coccidian infection of Lake Biwa fishes in Japan, with the description of four new species of *Goussia* Labbé, 1896 (Apicomplexa). *Systematic Parasitology*, 47: 215–222.
- Moroff T., Fiebiger J. 1905. Uber *Eimeria subepithelialis* n. sp. Archiv fur Protistenkunde. **6**: 166–174.
- Morrison C.M., Poynton L. 1989. A new species of *Goussia* (Apicomplexa, Coccidia) in the kidney tubules of the cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish Dis.*, 12: 533–560.
- Moshu A.Ja., Trombitsky I.D. 2006. New parasites (Apicomplexa, Cnidospora) of some Clupeidae-fishes from the Danube and Dniester basins. // Академику Л.С. Бергу 130 лет: Сборник на-учных статей. Бендеры: Eco-TIRAS, 95–103.
- Mukherjee M., Haldar D.P. 1980. Observation on *Eimeria glossogobii* sp. n. (Sporozoa: Eimeriidae) from a Fresh Water Teleost Fish. *Acta Protozool.*, 19(2): 181–185.
- Norton C.C., Peirce M.A. 1971. The life cycle of *Eimeria bateri* (Protozoa: Eimeriidae) in the Japanese quail. *J. Protozool.*, 18: 57–62.
- Overstreet R.M., Hawkins W.E., Fournie J.W. 1984. The coccidian genus *Calyptospora* n. g. and family Calyptosporidae n. fam. (Apicoplexa), with members infecting primarily fishes. *J. Parasitol.*, 31: 332–339.
- **Paperna I. 1995.** Ultrastructural and developmental affinities of piscine coccidian. *Dis. Aquat. Org.*, **22**: 67–76.
- **Paperna I., Vilenkin M. 1996.** Cryptosporidiosis in the gourami *Trichogaster leeri*; description of a new species and a proposal for a new genus *Piscicryptosporidium*, for species infecting fish. *Dis. Aqua. Org.*, **27**(2): 95–101.
- **Pellérdy L. 1965.** Die Differentialdiagnose der Geflugelkokzidiose. *Angew. Parasit.*, **5**: 9–12.

- **Pellérdy L. 1974.** Coccidia and coccidiosis. 2-th, rev. ed. Verlag Paul Parey, Berlin, 959 p.
- **Pellérdy L., Molnár K. 1968.** Known and unknown eimerian parasites of fishes in Hungary. *Folia Parasitologica (Praha)*, **15**: 97–105.
- **Pellérdy L., Molnár K. 1971.** *Eimeria acerinae* n. sp. in the ruffle (*Acerina cernua*). *Parasit. Hung.*, 4: 121–124.
- Perkins F.O., Barta J.R., Clopton R.E., Peirce M.A., Upton S.J. 2000. Phylum Apicomplexa Levine, 1970. In: An Illustrated guide to the Protozoa. Sec. Ed.: 190–371.
- Pinto C. 1928. Synonymie de quelques especes du genere *Eimeria* (Eimeridia: Sporozoa). *Comptes Rendus des Sciences de la Societe de Biologie*, 98: 1564–1565.
- Rodriguez R.J. 1978. Coccidiopatias de peces. Estudio del Protozoa Eimeriidae: *Eimeria carassiusaurati*, n. sp. *Rev. Iberica Parasitol.*, **38**(3–4): 775–781.
- Scholtyseck E. 1979. Fine structure of Parasitic Protozoa an Atlas of micrographs drawing and diagrams. Berlin, Heidelberg, N.Y. 206 p.
- Scholtyseck E., Piekarski G. 1965. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Merozoiten von Eimeria stiedae und E. perforans und Toxoplasma gondii. Zur systematische Stellung von T. gondii. Z. Parasitenk., 29: 91–115.
- Shah H.L., Johnson C.A. 1971. Eimeria bateri Bhatia, Pandey and Pande, 1965 from the Hungarian quail Coturnix coturnix in the United States and its attempted transmission to the chicken. J. Protozool., 18: 219–220.
- Sitja-Bobadilla A., Palenzuela O., Alvarez-Pellitero P. 1996. Light microscopic description of *Eimeria sparis* sp. nov. and *Goussia sparis* sp. nov. (Protozoa: Apicomplexa) from *Sparus aurata* L. (Pisces: Teleostei). *Parasitol. Res.*, 82: 323–332.
- **Stankovitch S. 1920.** Sur deux nouvelles coccidies parasites des poisons cyprinids. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **83**: 833–835.
- Stankovitch S. 1921. Sur quelques coccidies parasites des poisons cyprinides. C. R. Soc. Biol. Paris, 85: 1128–1130.
- **Stankovitch S. 1923.** *Eimeria misgurni* n. sp. et *Eimeria cobitis* n. sp., deux nouvelles coccidies des poisons d'eau douce. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **90**: 255–258.
- Steinhagen D., Körting W. 1990. The role of tubielicid oligochaetes in the transmission of *Goussia carpelli*. *J. Parasitol.*, 76(1): 104–107.

- **Su X.-q. 1987.** A new species of family Barrouxiidae from freshwater fish of China (Eucoccidia: Barrouxiidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, **12**(1): 119–120.
- **Su X.-q., Chen C.-l. 1987.** Three new species of *Eimeria* parasite from freshwater fishes in Hubei Province (Sporozoa: Eimeriidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, **12**(1): 10–15.
- Su X.-q., Chen C.-l. 1991. Four new species of *Eimeria* parasite from freshwater fishes (Eucoccidia: Eimeridia: Eimeridae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 16(3): 263–269.
- **Thélohan P. 1890.** Sur deux coccidies novellas, parasites de l'epinoche et de la 'sardine. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **42**: 345–348.
- **Thélohan P. 1892.** Sur quelques nouvelles coccidies parasites des poisons. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **44**: 12–14.
- **Thélohan P. 1893.** Novelles recherches sur les cocidies. C. R. Acad. Sci. **117**: 247–249.
- **Thélohan P. 1894.** Novelles recherches sur les coccidies. Arch. Zool. Exp. Gen. **3**(2): 541–573.
- **Upton, S.J., Gardner S.L., Duszynski D.W. 1988.** The round stingray, *Urolophus halleri* (Rajiformes:

- Dasyatidae), as a host for Eimeria chollaensis sp. nov. (Apicomplexa: Eimeriidae). *Canadian Journal of Zoology*, **66**: 2049–2052.
- Upton S.J., Reduker D.W., Current W.L., Duszynski D.W. 1984. Taxonomy of North American fish Eimeriidae. NOAA Technical Report NMFS. 11: 18 p.
- Wash, C.D., Duszynski D.W., Yates T.L. 1985. Eimerians from diffrent karyotypes of the Japanese wood mouse (*Apodemus* spp.), with descriptions of two new species and a redescription of *Eimeria montgomeryae* Lewis and Ball, 1983. *Journal of Parasitology*, 71: 808–814.
- Xiao L., Fayer R., Ryan U., Upton S.J. 2004. *Cryptosporidium* taxonomy: recent advances and implications for Public Health. *Clin. Microbiol. Rev.*, 17(1): 72–97.
- Yakimoff V.L., Gousseff V.F. 1935. Kokzidien bei fischen (*Carassius carassius*). *Z. Infekzanhait.*, 48: 149–150.
- Yakimoff V.L., Gousseff W.F. 1936. XVII Eimeria syngnathi n. sp. a new coccidium from the great pipe fish (Syngnathus nigrolineatus). J. Roy. Microscopy Soc., 56: 376.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ КОКЦИДИЙ⁶

A	Cyclospora 18
	Cystoisospora 17, 18
Adeleida 9, 18	Cystoisospora felis 18
Agamococcidiida 9	
Aggregata 18, 19	D
Aggregatidae 18, 19	
Arthrocystis 17, 18, 19	Defretinella 18
n.	Dinoflagellata 8
В	Dobellia 19
Barrouxia 18	Dobellidae 19
Barrouxidae 5	Dorisiella 19
Besnoitia 17, 18, 19	
Desirotta 11, 16, 17	E
\mathbf{C}	
	Eimeria 5, 8, 10, 11, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 23, 25,
Calyptospora 4, 11, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23	58
Calyptospora funduli <i>11, 14, 18, 20, 23</i>	Eimeria acerinae 25, 88
Calyptospora spinosa 11	Eimeria aculeati 59
Calyptosporidae 17, 19, 23	Eimeria alburni 60
Caryotropha 19	Eimeria amudarinica <i>25,86</i>
Caryotrophidae 19	Eimeria amurensis 11, 25, 26, 85, 86
Chromophyta 9	Eimeria anguillae 58
Coccidea <i>9, 10, 21</i>	Eimeria aristichthysi 26, 86
Coccidia <i>5, 9, 21</i>	Eimeria aschulmani 54
Coccidium clupearum 65	Eimeria atherinae <i>26,87</i>
Coccidium gasterostei 67	Eimeria aurati 60
Coccidium metchnikovi 70	Eimeria barbi 26, 27, 85
Coccidium minutum 71	Eimeria baueri 27, 85
Coccidium percae 49	Eimeria bouixi 27, 28, 88
Coccidium rouxi 52	Eimeria branchiphila <i>13, 27, 28, 86</i>
Coccidium sardinae 53	Eimeria brevoortiana 11, 13, 14
Coccidium variabile 58	Eimeria carassii 28, 85
Coelotropha 18	Eimeria carassiusaurati 28, 29, 85
Cryptosporidiidae 5, 21, 24	Eimeria carpelli 62
Cryptosporidium 5, 7, 10, 11, 12, 21, 22, 23, 24, 73	Eimeria catostomi 29,87
Cryptosporidium baileyi 22	Eimeria cheisini 29
Cryptosporidium molnari 7, 24, 88	Eimeria cheissini <i>11, 14, 29, 85, 86</i>
Cryptosporidium muris 23	Eimeria chenchingensis <i>30, 85</i>
Cryptosporidium nasoris 7,24	Eimeria cinensis 74
Cryptosporidium sp. 24, 84	Eimeria cobitis <i>11, 30, 87</i>
Cryptosporidium villithecus 7, 24	Eimeria cotti <i>30</i> , <i>88</i>
Crystallospora 7, 10, 16, 17, 18, 21, 23	Eimeria credintsi 31,89
Crystallospora cristalloides 22, 23	Eimeria ctenopharyngodoni <i>31,85</i>

 $^{^6}$ Курсивом выделены синонимы, nom. nudum, nom. preocc., sp. inquirenda и т.п.

Eimeria culteri 32,85

Eimeria cylindrospora 32, 86

Eimeria cyprini 62

Eimeria cyprinorum *32, 33, 85, 86*

Eimeria cyprinorum 62

Eimeria daviesae 33,89

Eimeria dicentrarchi 33. 34. 88

Eimeria dogieli 11

Eimeria duszynskii 34, 87, 88

Eimeria eminens 34, 84

Eimeria eruthroculteri 66

Eimeria esoci 35, 84

Eimeria esoci 49

Eimeria esori 35

Eimeria etrumei 11

Eimeria evaginata 35,88

Eimeria falciformis 23

Eimeria fernandoae 35, 36, 87

Eimeria fluviatili 36,88

Eimeria freemani 69

Eimeria funduli 19

Eimeria gadi 66

Eimeria gasterostei 67

Eimeria glossogobii 36,88

Eimeria haichengensis 37, 85

Eimeria harpadonti 15

Eimeria hemibarba 37, 85

Eimeria hemiculterii 37,85

Eimeria hoffmani 38, 84

Eimeria huanggangensis 38, 87

Eimeria huizhouensis 38, 39, 87

Eimeria hupehensis 39, 85

Eimeria hypophthalmichthys 11, 39, 86

Eimeria ictaluri 39.87

Eimeria intestinalis 65

Eimeria kassaii 40.84

Eimeria kotorensis 40,88

Eimeria kwangtungensis 40, 41, 89

Eimeria laureleus 69

Eimeria legeri 75, 76

Eimeria leucisci 69

Eimeria liaohoensis 14, 40, 41, 85

Eimeria liaoningensis 41, 85

Eimeria liuhaoensis 41,86

Eimeria lydiae 42, 84

Eimeria macropoda 42, 89

Eimeria macroresidualis 11, 42, 86

Eimeria macroresidualis 70

Eimeria maenae 55

Eimeria marmorata 43, 89

Eimeria matskasii 43,84

Eimeria meszarosi 43,84

Eimeria metchnikovi 70

Eimeria micropteri 44,88

Eimeria minuta 71

Eimeria misgurni 44,87

Eimeria molnari 44,85

Eimeria muraiae 11, 45, 87

Eimeria mylopharyngodoni 71

Eimeria nemethi 11, 45, 86

Eimeria newchongensis 45, 85

Eimeria nicollei 46,85

Eimeria nishin 46,84

Eimeria ochetobiusi 46,86

Eimeria odontobutis 46, 47, 88

Eimeria ojibwana 47, 87, 88

Eimeria ophiocephalae 47, 89

Eimeria orientalis 38, 47, 48, 87

Eimeria orietalis 47

Eimeria osmeri 48, 85

Eimeria oxyphila 53

Eimeria oxyspora 53

Eimeria parasiluri 48, 87

Eimeria pastuszkoi 48, 49, 87

Eimeria patersoni 49,88

Eimeria percae 49,88

Eimeria petrovici 50,88

Eimeria pigra 73

Eimeria piraudi 50,88

Eimeria pneumatophori 11

Eimeria pseudorasbari 50

Eimeria pseudorasbori 50,85

Eimeria pungitii *50, 51, 87*

Eimeria quentini 15

Eimeria radae 51,87

Eimeria rhodei 51.85

Eimeria rivieri 49

Eimeria rouxi 52, 85

Eimeria rutili 11, 14, 28, 52, 86

Eimeria salvelini 52, 84

Eimeria sardinae 11, 14, 46, 53, 84

Eimeria saurogobii 53, 85, 86

Eimeria scardinii 69

Eimeria schulmani 54,86

Eimeria scorpaenae 54,87

Eimeria sericei 51

Eimeria siliculiformis 74

Eimeria siluri *54*, *55*, *87*

Eimeria sinensis 74

Eimeria smaris 55, 88

Goussia carassici 62, 85

Goussia carpelli 13, 14, 62, 63, 85, 86, 87, 88

Eimeria snijdersi 53 Goussia carpelli 32 Goussia castravetsi 63, 64, 87 Eimeria sourogobii 53 Eimeria southwelli 13, 15 Goussia cernui 64,88 Eimeria sp. 58 Goussia chalupskyi 64, 86 Eimeria spari 55 Goussia cheni 65, 85, 86 Eimeria sparis 55, 88 Goussia cichlidarum 11 Eimeria stankovitchi 75 Goussia clupearum 11, 14, 23, 65, 84 Eimeria stiedai 7, 17 Goussia cruciata 11 Eimeria stizostedioni 55, 56, 88 Goussia cultrati 65, 66, 85 Eimeria strelkovi 56, 85 Goussia degiustii 11, 14 Eimeria subepithelialis 76 Goussia desseri 66, 88 Eimeria syngnathi 56,87 Goussia erythroculteri 66, 85 Eimeria syrdarinica 57, 85 Goussia freemani 69 Eimeria tedlai 57,88 Goussia gadi 11, 13, 14, 66, 67, 87 Eimeria thelohani 11 Goussia gasterostei 11, 67, 87 Eimeria truttae 57,84 Goussia grygieri 67, 89 Eimeria vanasi 11 Goussia gymnocephali 68, 88 Eimeria variabilis 14, 58, 84, 88 Goussia janae 68, 86 Eimeria votti 30 Goussia kessleri *68*, *69*, *89* Eimeria wenyoni 65 Goussia koertingi 69.85 Eimeria wierzejskii 62 Goussia laureleus 14, 69, 88 Eimeria zarnowskii 78 Goussia legeri 75 Eimeria zygaena 15 Goussia leucisci 11, 69, 70, 86 Eimeriida 5, 9, 14, 17, 18, 21 Goussia luciae 70, 88 Eimeriidae 5, 10, 13, 17, 18, 19, 23, 25 Goussia lucida 14 Elleipsisoma 17, 18 Goussia luciopercae 70, 71, 88 Goussia metchnikovi 1, 42, 70, 71, 85 Elleipsisoma thomsoni 18 Elleipsisomatidae 17, 18 Goussia minuta 11, 71, 85 Epieimeria 5, 7, 10, 11, 12, 17, 18, 21, 23, 58 Goussia mylopharyngodoni 71,85 Epieimeria anguillae 23, 58, 59, 84 Goussia nipponica 72,86 Epieimeria lomae *58, 59, 87* Goussia pannonica 72,86 Goussia peleci 72, 73, 85 Goussia pigra 73,86 Goussia platichthyus 73, 89 Frenkelia 17, 18, 19 Goussia sasyki 74, 84 Goussia scardinii 69, 70 G Goussia siliculiformis 74, 85, 86 Goussia sinensis 14, 74, 75, 86 Goussia 5, 7, 10, 16, 17, 18, 19, 21, 23, 32, 33, 54, Goussia sp. 13 59 Goussia sparis 75, 88 Goussia acipenseris 59, 84 Goussia spraguei 75, 87 Goussia aculeati 59, 87 Goussia stankovitchi 75, 76, 86 Goussia alburni 60, 85, 86 Goussia subepithelialis 13, 14, 76, 85 Goussia arinae 60,85 Goussia szekelyi 76, 77, 88, 89 Goussia aurati 60, 61, 85 Goussia auxidis 11, 14 Goussia truttae 57 Goussia vargai 77, 84 Goussia balatonica 60, 61, 86 Goussia biwaensis 61,89 Goussia variabilis 58 Goussia vimbae 15, 77, 86 Goussia bohemica 61.85 Goussia zarnowskii 78, 87

Gregarinidea 21

Grellidae 18

Н

Haemosporida 9, 18 Hammondia 17, 18, 19 Hyaloklossia 17, 18 Hyaloklossidae 17

Ι

Isospora 5, 7, 10, 17, 18, 19, 21, 23, 78 Isospora lotae 7, 78, 87 Isospora rara 23 Isospora sinensis 7, 22, 78, 85 Isospora sp. 1 79, 85 Isospora sp. 2 79, 85 Isospora sp. 3 79, 86 Isospora suis 18 Ixorheorida 9

L

Lankesterella 19 Lankesterellidae 17, 19

M

Merocystis 19

N

Neospora 17, 18, 19

Nucleoeimeria bouixi 27

0

Octosporella *8, 10, 21, 23*Octosporella mabuie *23*Octosporella notropis *8, 22*Octosporella opeongoensis *8*Octosporella sasajewunensis *8*Ovivora *19*

P

Pfeifferinella 17, 18 Pfeifferinellidae 17 Piroplasmia 9 Piroplasmida 9, 18 Piscicryptosporidium 24 Protococcidiida 9, 10, 18

S

Sarcocystidae 10, 17, 18, 19 Sarcocystis 10, 17, 18, 19 Schellackia 17, 18, 19 Sporozoa 5, 8, 9, 14, 21

T

Toxoplasma 17, 18, 19 Tyzzeria 17, 18

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ОБЩАЯ ЧАСТЬ	7
Краткая историческая справка	7
Классификация кокцидий	8
Жизненные циклы кокцидий	ç
Специфичность кокцидий рыб	13
Патогенность	14
Морфофункциональная организация кокцидий	14
Таксономическая ценность различных морфофункциональных признаков кокцидий	17
Определитель родов кокцидий рыб	19
Систематика кокцидий рыб	21
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	24
Семейство Cryptosporidiidae	24
Род Cryptosporidium	24
Семейство Eimeriidae	25
Род <i>Eimeria</i>	25
Род <i>Epieimeria</i>	58
Род <i>Goussia</i>	59
Род <i>Isospora</i>	78
МЕТОДЫ СБОРА, ХРАНЕНИЕ И ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИИ ЭКЗОГЕННЫХ СТАДИЙ	
РАЗВИТИЯ КОКЦИДИЙ	80
СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ РЫБ И СПИСОК ПАРАЗИТИРУЮЩИХ У НИХ	
КОКЦИДИЙ	84
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	90
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИУ НАЗВАНИЙ КОКШИЛИЙ	06

О.Н. Пугачев, М.В. Крылов, Л.М. Белова

КОКЦИДИИ ОТРЯДА EIMERIIDA РЫБ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Утверждено к печати редакционно-издательским советом Зоологического института РАН План 2011 г.

Редактор Т.А. Асанович

Компьютерная верстка: *Т.В. Дольник, И.А. Пугачева*

Подписано в печать 28.09.2012. Формат $70 \times 100^{-1}/_{16}$. Бумага мелованная. Печать цифровая. Усл. печ. л. 8,38. Тираж 250 экз.

Издательство ООО «Русская коллекция СПб» 199178, Санкт-Петербург, В.О., 13 линия, д. 30, оф. 4