

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
Zoological Institute

---

# PROTISTA

PART 2

HANDBOOK ON ZOOLOGY



ST. PETERSBURG  
«NAUKA»  
2007

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Зоологический институт

---

# ПРОТИСТЫ

ЧАСТЬ 2

РУКОВОДСТВО ПО ЗООЛОГИИ



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ  
«НАУКА»  
2007

УДК 593.1  
ББК 28.691  
П87

**Протисты. Руководство по зоологии.** — СПб.: Наука, 2007. — Ч. 2. — 1144 с.

ISBN 978-5-02-026224-9 (Ч. 2)  
ISBN 5-02-026258-7

Вторая часть Руководства по зоологии «Протисты» представляет собой фундаментальную сводку современных научных данных по четырем типам низших эукариот: споровикам, инфузориям, миксоспоридиям и микроспоридиям. В написании глав приняли участие ведущие российские протозоологи. Материал изложен по единой схеме, позволяющей получить исчерпывающую информацию по любому из представленных таксонов от истории его изучения до новейших представлений об эволюции и филогении. Систематическая часть каждой из глав содержит сведения по всем входящим таксонам до рода включительно. Библиогр. 2485 назв. Ил. 428. Табл. 4.

Для зоологов всех специальностей, преподавателей вузов и студентов.

**Protista: Handbook on zoology.** — St. Petersburg: Nauka, 2007. — Pt 2. — 1144 p.

ISBN 978-5-02-026224-9 (Pt 2)  
ISBN 5-02-026258-7

The second part of the Handbook on Zoology entitled «Protista» is a fundamental review of the recent scientific data on four phyla of the lower eucaryotes: Sporozoa, Ciliophora, Myxozoa and Microsporida. The leading Russian protozoologists participated in writing the chapters. The material is presented according to a single scheme allowing the reader to obtain exhaustive information on any of the taxa represented, from the history of its study to the latest conceptions of the evolution and phylogeny. The systematic part of each chapter contains information on every taxon to a genus, inclusive. The references include 2485 titles. Ill. 428. Plates 4.

The monograph is intended for zoologists of all specialties, higher school teachers and students.

Главный редактор

директор Зоологического института РАН  
академик РАН, проф. А. Ф. АЛИМОВ

Editor-in-Chief

Director of Zoological Institute (Russian Academy of Science)  
Prof. A. F. ALIMOV, Member of Russian Academy of Science

Редакционная коллегия:

М. В. КРЫЛОВ, О. Н. ПУГАЧЕВ, Л. Н. СЕРАВИН,  
Я. И. СТАРОБОГАТОВ

Editorial Board:

M. V. KRYLOV, O. N. PUGACHEV, L. N. SERAVIN,  
Ya. I. STAROBOGATOV

Научные редакторы:

М. В. КРЫЛОВ, А. О. ФРОЛОВ

Scientific Editors:

M. V. KRYLOV, A. O. FROLOV

Ответственный редактор

М. Н. МАЛЫШЕВА

Demanding Editor

M. N. MALYSHEVA

Рецензенты:

Д. В. ОСИПОВ, С. О. СКАРЛАТО

Reviewers:

D. V. OSIPOV, S. O. SKARLATO

Издание осуществлено при поддержке РФФИ по проекту № 04-04-62036



ISBN 978-5-02-026224-9 (Ч. 2)  
ISBN 5-02-026258-7

© Российская академия наук, 2007  
© Зоологический институт РАН, 2007  
© Коллектив авторов, 2007

Weidner E. The microsporidian spore invasion tube // *J. Cell Biol.* 1976. Vol. 41. P. 23—34.

Weidner E., Findley A. M., Dolgikh V., Sokolova J. Microsporidian Biochemistry and Physiology // *The Microsporidia and Microsporidiosis* / Eds M. Wittner, L. M. Weiss. Washington, 1999. P. 172—195.

Weiser J. Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten // *Monogr. angew. Entomol.* 1961. N 17. S. 1—149.

Weiser J. Microsporidia Balbiani // *Nemoci Hmyzu. Praha*, 1966. S. 1—554.

Weiser J. Contribution to the classification of microsporidia // *Vest. Cesk. Spol. Zool.* 1977. Vol. 41. P. 308—321.

Weiss L. M., Vossbrinck C. R. Molecular biology, molecular phylogeny, and molecular diagnostic approaches to the Microsporidia // *The Microsporidia and Microsporidiosis* / Eds M. Wittner, L. M. Weiss. Washington, 1999. P. 129—171.

Wittner M., Weiss L. M. The Microsporidia and Microsporidiosis. 1999. Washington, P. 1—553.

## Тип МУХОЗОА GRASSÉ, 1970 — МИКСОЗОА

### Общая часть

#### Краткая характеристика

Все представители данного типа ведут паразитический образ жизни. Вегетативные стадии — многоядерные, амебоидной или плазмодиальной формы трофозоиты с вегетативными ядрами и генеративными клетками, или в виде закрытого «мешка» с полостью. В жизненном цикле характерно наличие многоклеточных спор с различным числом створок, амебоидных зародышей (у большинства 1—2) и уникальными полярными капсулами с выстреливающими полярными нитями. Жгутиковая стадия отсутствует. Митохондрии с трубчатыми кристами или кристами неправильной формы. Аппарат Гольджи, как правило, имеется. Гидрогеносомы и хлоропласты отсутствуют. Характерно наличие стадии «клетка внутри клетки», которая возникает в результате эндогении, либо путем охватывания одной клеткой другой клетки. Миксоспориодная фаза цикла протекает в пойкилотермных позвоночных в основном в пресноводных и морских рыбах и очень редко в беспозвоночных. По крайней мере некоторые виды проходят дополнительную фазу цикла в кишечном эпителии или полости тела водных беспозвоночных, которая завершается либо формированием «актиноспориодной» споры, заражающей рыб, либо спор особого строения (в мшанках). В типе, по-видимому, два класса *Muxosporea* Butschli, 1881 и *Malacosporea* Canning et al., 2000.

### История изучения

Миксоспоридии были обнаружены лишь в начале XIX в. Первое упоминание о них имеется в работе Жюрина (Jurine, 1825), который обнаружил цисты в мускулатуре сига из Женевского озера. Он обратил внимание на наличие в цисте жидкости, напоминающей сливки, и не согласился с предположениями рыбаков, что эти цисты возникли в результате заболевания рыб оспой. Таким образом, Жюрин, не заметив самих миксоспоридий, первый описал вызываемое ими заболевание. В 1938 г. Майер обнаруживает споры в сетчатке глаза карася, в 1840 г. — хвостатые споры на жабрах окуня (цит. по: Мауер, 1864).

Более подробное описание спор дал в серии своих работ Мюллер (Müller, 1841), которые он назвал «псороспермии». Мюллер не обнаружил настоящих вегетативных форм миксоспоридий и принял их за «псороспермии», внутри которых, по его мнению, и долж-

ны были развиваться споры. Полярные капсулы он считал зародышами, а панспоробласты принимал за споры, в которых уже сформировались два новых организма. Оболочка панспоробласта рассматривалась им как изменившаяся оболочка «зародыша». Исследования спор были продолжены Креплином (Crepin, 1842), который описал раскрытие створок и выход наружу содержимого споры. Подобно Мюллеру, он принимал споры миксоспоридий за их вегетативные стадии. Креплин считал, что споры возникают в цистах и что они образуются или из жидкости внутри цисты, или из расположенных в ней телец, или из стенки цисты.

Дюжарден (Dujardin, 1845) впервые обратил внимание на плазмодий, признав их за основную вегетативную стадию жизненного цикла, и выяснил, что так называемые псороспермии являются спорами, образующимися внутри плазмодиев. Эти взгляды получили развитие в работах ряда авторов (Leuckart, 1847; Leydig, 1851, 1852; Lieberkuhn, 1854a, 1854b, 1855), которые установили образование спор внутри вегетативных стадий эндогенным путем из специальных клеток, имеющих два округлых ядра, описали выход амебоидного зародыша из спор, рост и развитие вегетативных стадий.

В отличие от других исследователей Бальбиани (Balbiani, 1863) считал споры дефинитивным образованием растительной природы. Он первый дал правильное описание полярных капсул и наблюдал выстреливание полярных нитей, однако считал, что они служат для половых процессов.

Первое правильное представление о миксоспоридах дал Бючли (Butschli, 1881). Он впервые предложил название «миксоспоридии», дал правильное описание вегетативных стадий, наблюдал возникновение в них многоядерных панспоробластов и образование в последних спор. Он пришел к выводу, что полярные капсулы не имеют отношения к половому процессу.

Пфейфер (Pfeiffer, 1895) считал, что амебоидные зародыши выходят из спор, еще не покинувших тело хозяина, и, внедряясь в ткани последнего, вызывают массовую аутоинфекцию, что в дальнейшем не нашло подтверждения.

Телоан (Thélohan, 1889, 1890, 1892, 1894, 1895) первый разработал систему миксоспоридий на основе характера строения спор. Он впервые установил, что заражение происходит путем заглатывания рыбой спор и что воздействие желудочного или кишечного соков хозяина вызывает выстреливание полярных нитей, раскрытие створок и выход амебоидного зародыша, который проникает в кровяное русло через стенку ки-

щечника хозяина. С током крови зародыш попадает в окончательное место паразитирования, где происходит развитие вегетативных стадий. Телоан сравнительно подробно описал возникновение панспоробластов и спор, первый наблюдал образование полярной нити в полярных капсулах и отметил, что споры являются многоклеточными образованиями.

Кон (Cohn, 1896) впервые описал бесполое размножение путем почкования и высказал правильное предположение о том, что массовая аутоинфекция рыбы связана с бесполом размножением. Лаверан и Мениль (Laveran, Mesnil, 1902) описали другой способ бесполого размножения микоспоридий посредством плазмотомии.

Дофлейн (Doflein, 1898, 1899, 1901, 1902) предположил наличие в жизненном цикле микоспоридий двух типов размножения: бесполого (мультипликативного), путем различной плазмотомии, и полового (пропагативного), приводящего к образованию спор, с помощью которых происходит заражение нового хозяина.

Большой вклад в изучение микоспоридий внес Ауэрбах (Auerbach, 1910, 1912). Он описал большое количество видов, провел ряд блестящих экспериментов, проследив жизненный цикл микоспоридий от момента попадания спор в нового хозяина и выхода из споры амебоидного зародыша до спорообразования в развившихся вегетативных стадиях, дал первое крупное монографическое описание, подробно осветил биологию этих протистов. Его изящные эксперименты по прямому заражению рыб спорами микоспоридий не потеряли своей значимости и сегодня (см. раздел «Жизненные циклы»). Несколько позднее Кудо (Kudo, 1919) опубликовал монографию по всем известным к тому времени микоспоридиям. Далее наступает время первого интенсивного периода фаунистических исследований. Особо следует отметить значение работ Девиса (Davis, 1917) и Фудзиты (Fujita, 1923) по морским микоспоридиям. Большое внимание уделялось изучению заболеваний рыб, вызываемых микоспоридиями (Hofer, 1896, 1904; Plehn, 1906, 1924).

В начале 30-х гг. В. А. Догелем было обосновано новое научное направление — экологическая паразитология — и начались планомерные исследования паразитов рыб СССР, в том числе и микоспоридий (более подробно см.: Шульман, 1966; Шульман и др., 1997). Это дало возможность в 1962 г. опубликовать первый «Определитель паразитов пресноводных рыб СССР» (второе издание 1984—1987), а С. С. Шульману (1966) — монографию, в которой был подведен итог очередному этапу изучения микоспоридий, был дан подробный морфо-функциональный анализ вегетативных форм и спор, предложена новая система микоспоридий, сделана попытка осмыслить вопросы их происхождения и филогении.

Во второй половине XX в. резко усилились фаунистические исследования и в пресноводных, и в морских акваториях. В морфологических исследованиях широко применялась электронная микроскопия, были проведены исследования физиологии микоспоридий, а цитофотометрические данные позволили установить момент мейотического деления и гаплоидность всех клеток, составляющих спору (более по-

дробно см. Успенская, 1984; Шульман и др., 1997). Появились первые работы по зоогеографии микоспоридий (Донец, 1979а, 1979б), в водах Атлантики и Пацифики обнаружена фактически новая фауна микоспоридий. Появляются новые работы, посвященные микоспориозам, биологии возбудителей, мерам борьбы с этими заболеваниями и их профилактике. Публикуется ряд обзоров и монографий (Шульман и др., 1997; Lom, Dykova, 1992, 1995; Moser, Kent, 1994; Chen, Ma, 1998, и др.). Появляются каталоги, в которых подробно описывается распространение видов микоспоридий (см. например Пугачев, 2001).

Современный этап в изучении микоспоридий начинается с работ Вольфа и Маркив (Markiw, Wolf, 1983; Wolf, Markiw, 1984а, 1984б), которые предположили участие актиномиксидий в жизненном цикле микоспоридий. Далее в соответствующих разделах рассмотрены современные данные о жизненных циклах, эволюции и филогении микоспоридий.

## Классификация

### Краткий исторический обзор системы Мухозоа

Первую систему микоспоридий предложил Телоан (Thélohan, 1892, 1895). В основу систематики им была положена форма спор, при этом использовались и другие признаки: наличие йодофильной вакуоли и полярных капсул. Практически все выделенные Телоаном роды и семейства сохранились и в современной системе. Однако он ошибочно включил в отряд микоспоридий также и микроспоридий под общим названием Glugeidae. Эту же ошибку повторили Герли (Gurley, 1893) и Лаббе (Labbe, 1899). Следует отметить, что очень длительное время микоспоридии и микроспоридии рассматривались в составе одного типа Cnidosporidia. Только в 1967 г. Исси и Шульман окончательно обосновали выделение микроспоридий в отдельную группу.

По иному принципу построил систематику микоспоридий Дофлейн (Doflein, 1899). В составе группы Cnidosporidia он выделяет два отряда: Muxosporidia и Microsporidia. Эти отряды делились им на легионы по числу панспоробластов, образующихся в вегетативных формах. Так, микоспоридии разделялись на два легиона: Disporea, у которых образуется один панспоробласт и соответственно 2 споры, и Polysporea, в вегетативных стадиях которых образуются несколько панспоробластов и соответственно большое количество спор. Ауэрбах (Auerbach, 1910) почти в точности повторил систему Дофлейна, добавив в основу системы признак количества спор в вегетативных стадиях и включив в состав Cnidosporidia актиномиксидий. В дальнейшем целый ряд исследователей предлагал свою систему микоспоридий (Poche, 1913; Davis, 1917; Kudo, 1919, 1933; Tripathi, 1948; Meglitsch, 1960). Основной недостаток системы Дэвиса, а также последователей Дофлейна, состоял в том, что принципы выделения высших таксономических единиц — подотрядов или легионов — не совпадали с систематикой хорошо различимых родов: первая опиралась на свой-

ства вегетативных стадий, вторая — на форму и строение спор. Другие исследователи, начиная с Кудо, снова вернулись к архитектонике спор как основы системы микоспоридий. Более подробный исторический обзор вышеперечисленных систем можно найти у Шульмана (1966) и Шульмана с соавт. (1997). В этих же работах он предложил свою систему, включавшую в себя наиболее ценные элементы систем Телоана, Герли, Кудо, Трипати и даже Меглича, при этом она в какой-то мере перекликается и с системами Дэвиса и Дофлейна—Ауэрбаха, ибо каждому подотряду и даже семейству свойственны как преобладание определенных размеров и форм вегетативных стадий, так и степень их продуктивности. Принципы классификации микоспоридий по Шульману основаны преимущественно на архитектонике спор «микоспороидной» фазы их жизненного цикла. В составе типа Мухозоа выделяются два класса *Mухosporidia* и *Actinomyxidia*.

### Обзор современной классификации Мухозоа

В последние десятилетия были предприняты попытки частично пересмотреть систему Шульмана. Первая из них связана с пересмотром систематической значимости йодофильной вакуоли в амебидном зародыше. Ахмеров (1960) полностью отвергал систематическое значение этого образования и свел род *Mухosota* в синоним рода *Mухobolus*. К нему в дальнейшем присоединились Уолликер (Walliker, 1968), Лом (Lom, 1969), Митчелл (Mitchell, 1977) и др. Результаты подобного подхода можно увидеть в работе Ландсберга и Лома (Landsberg, Lom, 1991). Основной довод в пользу такого шага — трудность выявления йодофильной вакуоли. Этот органоид представляет собой депо, где скапливается гликоген, который был определен как  $\beta$ -гликоген. Гликоген в процессе жизнедеятельности микоспоридий может быть использован амебидным зародышем, но в этих случаях пустая вакуоль хорошо выявляется с помощью фазовой микроскопии. Известен и тот факт, что у некоторых спор видов рода *Mухobolus* она может отсутствовать. Однако определение видов этого и других родов редко возможно на основании изучения одной споры, а для микоспоридий в целом характерна большая изменчивость признаков даже у спор из одной цисты. Поэтому принято различать нормальные и аномальные споры. При изучении достаточного числа спор легко установить наличие или отсутствие йодофильной вакуоли с помощью фазово-контрастной микроскопии. Многочисленными работами (Подлипаев, 1974; Donez et al., 1978; Podlipaev, Shulman, 1978; Shulman et al., 1978) показано не только реальное существование йодофильной вакуоли у строго ограниченного круга видов, но и ее большая роль в экологии и эволюции пресноводных микоспоридий. Микоспоридии в целом не характеризуются большим количеством признаков, поэтому отказ от использования даже одного, пусть и нелегко выявляемого признака, представляется непродуктивным, тем более что этот шаг ведет к серьезным систематическим перестройкам в наиболее многочисленном роде *Mухobolus*.

Лом и Нобль (Lom, Noble, 1984) предприняли попытку значительно изменить систему микоспоридий, предложенную Шульманом (1966). Они выделили новый подотряд *Sphaeratomyxina*, что в дальнейшем было признано (Шульман и др., 1997), но состав подотряда был расширен. Наряду с сохранением подотряда *Platysporina* они упразднили два других подотряда — *Vipolarina* и *Eurysporina*, объединив их в один подотряд *Variisporina*. В результате получился подотряд с огромным разнообразием видов и родов, так как авторы искусственно объединили два очень отличающихся друг от друга подотряда, включив в него большое число родов и семейств, не связанных друг с другом ни по форме, ни по плану строения спор.

Большое влияние на систему Мухозоа оказало открытие того, что актиномиксидии являются стадией жизненного цикла микоспоридий (см. раздел «Жизненные циклы»). К этому времени система класса *Actinosporia* представлялась следующим образом (Lom, 1990):

Отряд *Actinomyxida* Stolc, 1899

- Сем. *Tetractinomyxidae* Poche, 1913
  - Род *Tetractinomyxon* Ikeda, 1912\* (2)
- Сем. *Sphaeractinomyxidae* Janiszewska, 1957
  - Род *Sphaeractinomyxon* Caullery et Mesnil, 1904 (6)
  - Род *Neoaactinomyxon* Granata, 1922\* (3)
- Сем. *Triactinomyxidae* Kudo, 1931
  - Род *Guyenotia* Naville, 1930 (1)
  - Род *Echinactinomyxon* Janiszewska, 1957\* (2)
  - Род *Triactinomyxon* Stolc, 1899\* (9)
  - Род *Raabeia* Janiszewska, 1955\* (3)
  - Род *Aurantiaactinomyxon* Janiszewska, 1957\* (4)
- Сем. *Hexactinomyxidae* Sprague, 1982
  - Род *Hexactinomyxon* Stolc, 1899\* (2)
- Сем. *Synactinomyxidae* Poche, 1913
  - Род *Synactinomyxon* Stolc, 1899 (2)
  - Род *Siedleckiella* Janiszewska, 1957\* (1)
  - Род *Antonactinomyxon* Janiszewska, 1957 (1)
- Сем. *Ormieractinomyxidae* Marques in Lom, 1990
  - Род *Ormieractinomyxon* Marques in Lom, 1990 (1)

Примечание. Звездочкой отмечены группы, представители которых участвуют в жизненном цикле микоспоридий; в скобках — количество описанных видов в роде (по: Kent et al., 1994; Kent et al., 2001).

Кент с соавт. (Kent et al., 1994) предложили:

1. Сохранить тип Мухозоа.
2. Сохранить один класс *Mухosporia*.
3. Закрыть единственный отряд *Actynomixida*, не рассматривая его в качестве синонима какого-либо отряда или подотряда оставшегося класса *Mухosporia*.
4. Закрыть семейства *Sphaeractinomyxidae*, *Triactinomyxidae*, *Hexactinomyxidae*, *Synactinomyxidae* и *Ormieractinomyxidae*, не рассматривая их в качестве синонимов существующих семейств или подсемейств класса *Mухosporia*.
5. Перенести сем. *Tetractinomyxidae* с единственным родом *Tetractinomyxon* в отряд *Multivalvulida* класса *Mухosporia*.
6. Считать все роды актиномиксидий невалидными, за исключением *Tetractinomyxon*, и рассматривать их как названия сборных групп (collective-group names).
7. Условно сохранить виды актиномиксидий как *species inquirenda* пока не установлена их микоспороидная стадия, после чего может быть установлена валидность их видовых названий.

8. Использовать названия сборных групп актино-миксидий в качестве общеупотребительных для описания актиноспориодных стадий.

Эти предложения позволяют оставить валидными младшие названия миксоспоридий, которые более широко известны, что способствует стабильности классификации. Поскольку этот вариант системы миксоспоридий чаще встречается в зарубежной литературе (см.: Kent et al., 2000a), то мы приводим его:

#### Тип Мухозоа Grasse, 1970

Класс Мухоспореа Bütschli, 1881

Отряд Bivalvulida Schulman, 1959

Подотряд Sphaeromyxina Lom, Noble, 1984

Сем. Sphaeromyxidae Lom, Noble, 1984

Род *Sphaeromyxa* Thelohan, 1882

Подотряд Variisporina Lom, Noble, 1984

Сем. Мухидиidae Thelohan, 1892

Род *Myxidium* Bütschli, 1882

Род *Coccomyxa* Leger, Hesse, 1907

Род *Zschokkella* Auerbach, 1910

Сем. Fabesporidae Lom, Noble, 1984

Род *Fabespora* Naidenova, Zaika, 1969

Сем. Ortholineidae Lom, Noble, 1984

Род *Ortholinea* Schulman, 1962

Род *Neomyxobolus* Chen, Hsieh, 1960

Род *Triangula* Chen, Hsieh, 1984

Род *Paramyxoproteus* Wierzbicka, 1986

Сем. Sinuolineidae Schulman, 1959

Род *Sinuolinea* Davis, 1917

Род *Davisia* Laird, 1953

Род *Myxoproteus* Doflein, 1890

Род *Schulmania* Kovaljova, Zubtschenko, Krasin, 1983

Род *Noblea* Kovaljova, 1988

Род *Bipteria* Kovaljova, Zubtschenko, Krasin, 1983

Род *Neobipteria* Kovaljova, Krasin, Gajevskaja, 1985

Сем. Ceratomyxidae Doflein, 1899

Род *Leptotheca* Thelohan, 1892

Род *Ceratomyxa* Thelohan, 1892

Род *Meglitschia* Kovaljova, 1988

Сем. Sphaerosporidae Davis, 1917

Род *Sphaerospora* Thelohan, 1892

Род *Polysporoplasma* Sitja-Bobadilla, Alvarez-Pellitero, 1995

Род *Wardia* Kudo, 1919

Род *Hoferellus* Berg, 1898

Род *Palliatius* Schulman, Kovaljova, Dubina, 1979

Род *Myxobilatus*, Davis, 1944

Сем. Chloromyxidae Thelohan, 1892

Род *Chloromyxum* Mingazzini, 1890

Род *Caudomyxum* Bauer, 1948

Род *Agarella* Dunkerly, 1915

Сем. Auerbachiiidae Evdokimova, 1973

Род *Auerbachia* Meglitsch, 1986

Род *Globospora* Lom, Noble, Laird, 1975

Сем. Alatasporidae Schulman, Kovaljova, Dubina, 1979

Род *Pseudalataspora* Kovaljova, Gajevskaja, 1982

Род *Alataspora* Schulman, Kovaljova, Dubina, 1979

Сем. Parvicapsulidae Schulman, 1953

Род *Parvicapsula* Schulman, 1953

Род *Neoparvicapsula* Gajevskaja, Kovaljova, Schulman, 1982

Подотряд Platysporina Kudo, 1919, emend. Schulman, 1959

Сем. Мухоболidae Thelohan, 1892

Род *Myxobolus* Bütschli, 1882

Род *Spirosuturia* Chen, Hsieh, 1984

Род *Unicauda* Davis, 1944

Род *Laterocaudata* Chen, Hsieh, 1984

Род *Dicauda* Hoffman, Waliker, 1978

Род *Henneguya* Thelohan, 1892

Род *Hennegoides* Lom, Tonguthai, Dykova, 1991

Род *Tetrauronema* Wu, Wang, Jang, 1988

Род *Trigonosporous* Hoshina, 1952

Род *Neothelohanellus* Das, Haldar, 1986

Род *Phlogospora* Qadri, 1962

Род *Thelohanellus* Kudo, 1933

Отряд Multivalvulida Schulman, 1959

Сем. Trilosporidae Schulman, 1959

Род *Trilospora* Noble, 1959

Род *Unicapsula* Davis, 1924

Сем. Tetractinomoxidae Poche, 1913

Род *Tetractinomoxon* Ikeda, 1912

Сем. Kudoidae Meglitsch, 1959

Род *Kudoa* Meglitsch, 1947

Сем. Pentacapsulidae Naidenova, Zaika, 1970

Род *Pentacapsula* Naidenova, Zaika, 1970

Сем. Hexacapsulidae Schulman, 1959

Род *Hexacapsula* Arai, Matsumoto, 1953

Сем. Septemcapsulidae Hsieh, Chen, 1984

Род *Septemcapsula* Hsieh, Chen, 1984

Самые последние изменения в системе Мухозоа связаны с открытием факта паразитирования в пресноводных мшанках своеобразных «миксоспоридий» *Tetracapsula* (Korotneff, 1892; Canning et al., 1996; Okamura, 1996), а также установленного родства с ними оригинального червеобразного спороформирующего организма *Buddenbrockia plumatellae* (Dumortier, van Beneden, 1850; Schroder, 1910, 1912; Monteiro et al., 2002; Okamura et al., 2002, и др.). Эти данные, полученные с помощью молекулярно-генетических методов, привели к выделению нового класса Malacosporea (Canning et al., 2000). Однако положение в системе Мухозоа этих своеобразных паразитов мшанок и рыб (см. раздел «Филогения и эволюция») еще недостаточно обосновано. Поэтому в данной сводке эта группа обозначается как Мухозоа incertae sedis.

Так как система протистов подвергается значительным быстрым изменениям, в особенности в связи с развитием молекулярно-генетических методов исследования, и является недостаточно устоявшейся, в данной сводке принимается система миксоспоридий наиболее близкая к традиционной (для сравнения см., например, Кусакин, Дроздов, 1998).

В настоящее время в составе типа Мухозоа Grasse, 1970 выделяются следующие таксоны:

Класс Мухоспореа Bütschli, 1881

Отряд Bivalvulida Schulman, 1959

Подотряд Sphaeromyxina Lom, Noble, 1984

Сем. Sphaeromyxidae Lom, Noble, 1984

Род *Sphaeromyxa* Thelohan, 1882

Род *Auerbachia* Meglitsch, 1986

Сем. Meglitschiidae Kovaljova, 1988

Род *Meglitschia* Kovaljova, 1988

Подотряд Bipolarina Tripathi, 1949

Сем. Мухидиidae Thelohan, 1892

Род *Myxidium* Bütschli, 1882

Род *Coccomyxa* Leger, Hesse, 1907

Род *Zschokkella* Auerbach, 1910

Сем. Neomyxobolidae Schulman, 1962

Род *Neomyxobolus* Chen, Hsieh, 1960

Род *Cardimyxobolus* Ma, Dong, Wang, 1982

Род *Triangula* Chen, Hsieh, 1984

Сем. Sinuolineidae Schulman, 1959

Род *Sinuolinea* Davis, 1917

Род *Davisia* Laird, 1953

Сем. Ortholineidae Lom, Noble, 1984

Род *Ortholinea* Schulman, 1962

Род *Paraortholinea* Kovaljova in Schulman et al., 1997



- Сем. Мухопротеиды Meglitsch, 1960  
 Род *Mухопротеус* Doflein, 1890  
 Род *Schulmania* Kovaljova, Zubtschenko, Krasin, 1983  
 Род *Noblea* Kovaljova, 1988  
 Род *Bipteria* Kovaljova, Zubtschenko, Krasin, 1983  
 Род *Neobipteria* Kovaljova, Krasin, Gajevskaja, 1985  
 Сем. Palliatidae Schulman, Kovaljova in Schulman et al., 1997  
 Род *Palliatius* Schulman, Kovaljova, Dubina, 1979  
 Подотряд Eurysporina Kudo, 1919; emend. Schulman, 1959  
 Сем. Ceratomyxidae Doflein, 1899  
 Род *Leptotheca* Thelohan, 1892  
 Род *Ceratomyxa* Thelohan, 1892  
 Сем. Parvicapsulidae Schulman, 1953  
 Род *Parvicapsula* Schulman, 1953  
 Род *Neoparvicapsula* Gajevskaja, Kovaljova, Schulman, 1982  
 Сем. Sphaerosporidae Davis, 1917  
 Род *Sphaerospora* Thelohan, 1892  
 Род *Globospora* Lom, Noble, Laird, 1975  
 Род *Wardia* Kudo, 1919  
 Род *Chloromyxum* Mingazzini, 1890  
 Род *Caudomyxum* Bauer, 1948  
 Род *Polysporoplasma* Sitja-Bobadilla, Alvarez-Pellitero, 1995  
 Сем. Alatasporidae Schulman, Kovaljova, Dubina, 1979  
 Род *Alataspora* Schulman, Kovaljova, Dubina, 1979  
 Род *Pseudalataspora* Kovaljova, Gajevskaja, 1982  
 Сем. Fabesporidae Lom, Noble, 1984  
 Род *Fabespora* Naidenova, Zaika, 1969  
 Сем. Мухобилатиды Schulman, 1953  
 Род *Podospora* Chen, Hsieh, 1984  
 Род *Мухобилатус* Davis, 1944  
 Подотряд Platysporina Kudo, 1919; emend. Schulman, 1959  
 Сем. Мухоболитиды Thelohan, 1892  
 Род *Hofereillus* Berg, 1898  
 Род *Мухоболус* Butschli, 1882  
 Род *Spirosuturia* Chen, Hsieh, 1984  
 Род *Unicauda* Davis, 1944  
 Род *Dicauda* Hoffman, Waliker, 1978  
 Род *Neohenneguya* Tripathi, 1959  
 Род *Henneguya* Thelohan, 1892  
 Род *Phlogospora* Qadri, 1962  
 Род *Tetrauronema* Wu, Wang, Jang, 1988  
 Род *Trigonosporous* Hoshina, 1952  
 Род *Thelohanellus* Kudo, 1933  
 Род *Neothelohanellus* Das, Haldar, 1986  
 Род *Laterocaudata* Chen, Hsieh, 1984  
 Род *Hennegoides* Lom, Tonguthai, Dykova, 1991  
 Сем. Мухосоматиды Poche, 1913  
 Род *Мухосома* Thelohan, 1882  
 Род *Agarella* Dunkerly, 1915  
 Отряд Multivalvulida Schulman, 1959  
 Сем. Trilosporidae Schulman, 1959  
 Род *Trilospora* Noble, 1959  
 Род *Unicapsula* Davis, 1924  
 Сем. Tetractinomuxidae Poche, 1913  
 Род *Tetractinomuxon* Ikeda, 1912  
 Сем. Spinavaculidae Hsiegh et Xiao, 1993  
 Род *Octospina* Hsiegh et Xiao, 1993  
 Сем. Kudoidae Meglitsch, 1959  
 Род *Kudoa* Meglitsch, 1947  
 Сем. Pentacapsulidae Naidenova, Zaika, 1970  
 Род *Pentacapsula* Naidenova, Zaika, 1970  
 Сем. Hexacapsulidae Schulman, 1959  
 Род *Hexacapsula* Arai, Matsumoto, 1953  
 Сем. Septemcapsulidae Hsieh, Chen, 1984  
 Род *Septemcapsula* Hsieh, Chen, 1984

### Мухозоа incertae sedis

- Malacosporea Canning et al., 2000  
 Отряд Malacovalvulida Canning et al., 2000  
 Сем. Saccosporidae Canning et al., 1996  
 Род *Tetracapsula* Canning et al., 1996

## Морфофункциональная организация

Для этих протистов характерно наличие в их жизненном цикле чередования разнообразных вегетативных стадий и многоклеточных спор разного строения. Для удобства изложения будем называть часть жизненного цикла, протекающего в рыбах — миксоспороидной, а в беспозвоночных — актиноспороидной фазами.

### Вегетативные стадии

Миксоспороидные вегетативные стадии — трофозоиты — представлены в виде самых разнообразных плазмодиев, форма которых в значительной степени зависит от места паразитирования. Их размеры колеблются от 15 мкм до нескольких сантиметров. Наиболее разнообразна форма трофозоитов у миксоспориций, обитающих в различных полостях тела хозяина. Они могут иметь вид мелких амебидов (округлые, овально-треугольные, удлинённые, ветвящиеся) или очень крупных округло-овальных «лепешек». Мелкие формы образуют разнообразные цитоплазматические выросты в виде тупозакругленных, нитевидных, лучевидных, ветвящихся псевдоподий, иногда анастомозирующих между собой (Успенская, 1984; Шульман и др., 1997) (рис. 415).

В наиболее простых случаях плазмодии — округлые овальные или неправильно-овальные амебиды с короткими широкими псевдоподиями типа лобоподий (большинство видов родов *Muxidium*, *Zschokkella* и др.) (рис. 415, 1). Лобоподии обычно с гладкими краями, иногда с многочисленными заостренными выступами по краю (рис. 415, 2). У некоторых видов плазмодии сильно вытянутые, даже разветвленные (рис. 415, 3), они снабжены разнообразными псевдоподиями. Это может быть одна вытянутая в нить псевдоподия, либо несколько в виде филлоподий или ветвящихся, иногда соединённых между собой, ризоподий (рис. 415, 4—415, 6). В большинстве случаев псевдоподии могут формироваться в любом участке тела плазмодия, реже возникают в строго определенной зоне, как у паразита мочевого пузыря щуки *Muxidium lieberkuehni*, крупные плазмодии которого прикрепляются одним концом к стенке этого органа, а другой направлен внутрь полости пузыря (рис. 415, 7). По мере увеличения размеров плазмодиев их подвижность обычно уменьшается, а форма заметно упрощается. Сравнительно крупные (100—200 мкм) шаровидные плазмодии *Muxidium macrocapsulare* сильно растягивают стенки желчного протока, в результате чего возникает образование, напоминающее цисту, окруженную эпителиальной стенкой (рис. 415, 8). У некоторых паразитов желчного и мочевого пузыря (представители родов *Muxidium*, *Sphaeromyxa*, *Auerbachia*, *Zshokkella* и др.) обнаружены гигантские плазмодии, размеры которых заметно превышают 1 мм. Они обычно имеют форму шара, «лепешки» или широкой пластины, выстилающей стенку пузыря (рис. 415, 9). Иногда сравнительно небольшие плазмодии, плотно прилегая друг к другу, об-



разуют скопления, свободно плавающие в полости пузыря (рис. 415, 10). Такие скопления могут достигать 3—7 мм (некоторые представители рода *Palliatius* и др.).

Плазмодии тканевых паразитов менее разнообразны. Лишь у небольшого числа видов это мелкие формы, активно передвигающиеся в просветах разрушенной ими ткани хозяина (например, *Myxosoma cerebralis*). Большинство из них имеют более крупные размеры по сравнению с полостными. Многие из них достигают гигантских размеров и хорошо видны невооруженным глазом. Они менее подвижны, особенно если окружены капсулой, выработанной хозяином, и имеют обычно округлую или овальную форму.

В результате спорогонии (см. раздел «Жизненные циклы») образуется одна, две или много спор.

Более подробно сведения о физиологии вегетативных стадий миксоспориоидной фазы приведены в разделе «Паразито-хозяйинные отношения и патогенное влияние миксоспориоид».

Актиноспориоидные вегетативные стадии гораздо менее разнообразны по форме и размерам. Они представлены мелкими плазмодиями, обитающими преимущественно в эпителии кишечника, а также в полости тела и яичниках морских и пресноводных кольчатых червей, в основном олигохет. Об особенностях взаимоотношений плазмодиев этой фазы цикла и бесполом хозяином известно очень мало. По-видимому, плазмодии питаются при помощи эпителиальных клеток кишечника хозяина. Такой характер отношений подтверждается на ультраструктурном уровне: плазмодии имеют слабо развитый эндоплазматический ретикулум и не имеют аппарата Гольджи (по крайней мере, некоторые *Aurantiactinomyxon* и *Raabeia*), в то время как железистые клетки обладают хорошо развитым эндоплазматическим ретикулумом. Пальцеподобные выросты мембраны плазмодия протягиваются от него к эпителиальным и железистым клеткам кишечника хозяина. Плазмодии располагаются между клетками эпителия и иногда полностью окружаются железистыми клетками (Oumouna et al., 2002). В результате спорогонии (см. раздел «Жизненные циклы») образуется 4 или 8 спор.

Изучение ультраструктурной организации вегетативных стадий не выявило отличий между таковыми на миксоспориоидной и актиноспориоидной фазах жизненного цикла. У плазмодиев обеих фаз обнаружива-

ются одинаковые клеточные структуры: вегетативные ядра; митохондрии иногда с плоскими или трубчатymi кристами и различными включениями; аппарат Гольджи (если имеется) типичной или несколько измененной формы; гладкий и шероховатый эндоплазматический ретикулум; рибосомы, иногда формирующие спирали полирибосом; спороплазмосомы; фагосомы; различные пузырьки; резервуары питательных и запасных питательных веществ, такие как жировые тельца и гранулы  $\beta$ -гликогена; типичные пучки микротрубочек — остатки митотического веретена; межклеточные контакты в виде разнообразных выростов или десмосом, и псевдоподиеподобных выростов. Центриолы отсутствуют. Нет существенных различий по основному для этого типа признаку — полярным капсулам, их структуре и способам формирования. Сходство включает даже наличие волокон размером 11—12 нм на поверхности формирующейся полярной нити или филамента. Очень просто устроенная начальная клетка с небольшим количеством цитоплазмы и фрагментами шероховатого эндоплазматического ретикулума (внутренние клетки до спорообразования на миксоспориоидной фазе и инвазионные клетки спороплазма на актиноспориоидной фазе) дают начало специализированным клеткам, таким как споробласты или плазмодии, которые обладают широким разнообразием составляющих их компонентов. Огромное разнообразие клеточных структур обнаружено у плазмодиев миксоспориоидной фазы, включая разнообразные пузырьки, фибриллярные структуры, различные модификации в строении поверхности. Уникальные модификации мембран эндоплазматического ретикулума обнаружены в клетках обеих фаз (Lom, Dykova, 1997). В состав многоядерного плазмодия миксоспориоидной фазы, кроме вегетативных ядер, входят и генеративные клетки, которые рассматривались как генеративные ядра до электронно-микроскопических исследований. Плазмодий актиноспориоидной фазы (панспорициста) представляет собой многоклеточное образование из вегетативных и генеративных клеток.

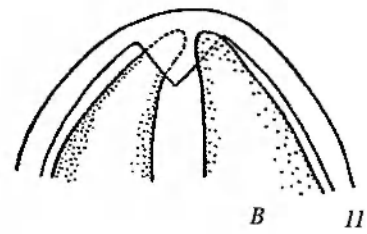
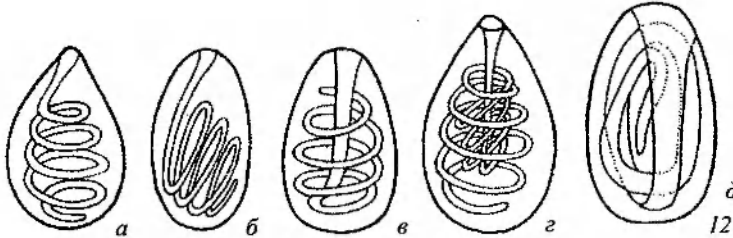
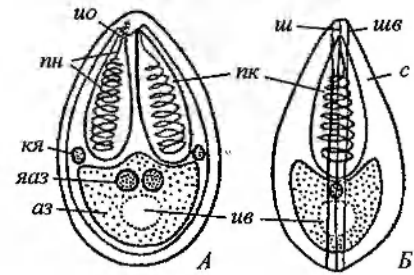
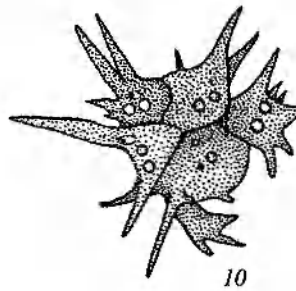
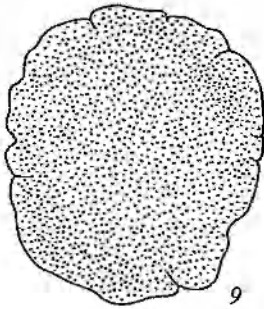
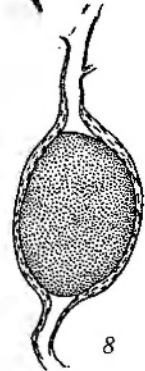
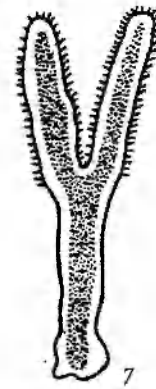
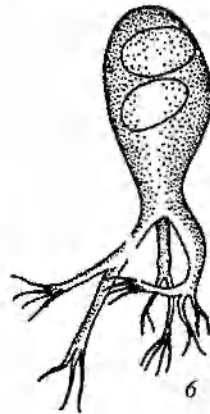
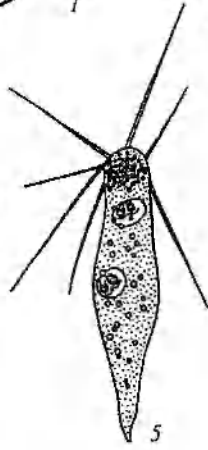
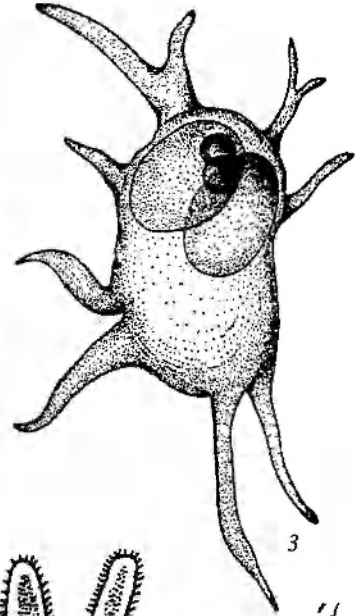
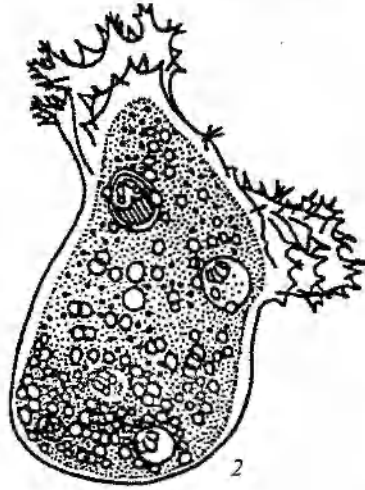
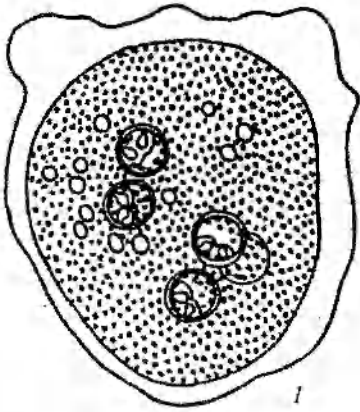
Представители второй ветви Мухозоа — малакоспореи демонстрируют значительные отличия от миксоспореи в морфофункциональной организации вегетативных стадий по крайней мере в мешанках. Они представлены «мешками» округлой или червеобразной формы, свободно плавающими в полости тела хозяина. Стенка таких мешков состоит из одного слоя

Рис. 415. Типы плазмодиев и строение споры миксоспориоидной фазы.

1 — *Ortholinea divergens*; 2 — *Chloromyxon leydigii*; 3 — *Sphaerospora irregularis*; 4 — *Myxoproteus caudatus*; 5 — *Leptotheca agilis*; 6 — *Ceratomyxa ramosa*; 7 — *Myxidium lieberkuehni*, 8 — *Myxidium macrocapsulare*; 9 — *Sphaeromyxa sabrazesi*; 10 — *Ceratomyxa merlangi*; 11 — схема строения споры миксоспориоидной фазы: А — в плоскости шва, Б — в плоскости, перпендикулярной шву, В — передний конец споры, аз — амебодный зародыш, ив — йодофильная вакуоля, ио — интеркапсулярный отросток, кя — капсулогенные ядра, нк — полярная капсула, с — створка, нн — полярная нить, ш — шов, шш — шовный валик, яаз — ядро амебодного зародыша (по: Шульман и др., 1997, с изменениями); 12 — типы полярных капсул: а — витки полярной нити расположены перпендикулярно продольной оси капсулы, б — витки полярной нити расположены наискосок или почти поперек капсулы, в — имеется центральная незакрученная часть нити, г — двойное закручивание нити (наружное и внутреннее), д — нить суживается от своего основания к концу, изгибается, но не закручивается в спираль (по: Lom, Dykova, 1992, с изменениями).

Fig. 415. Types of the myxosporean plasmodia spore structure.

11 — principal structure of the myxosporean spore: А — in frontal view, Б — in side (sutural) view, В — apical spore pole, аз — ameboid infective germ (sporoplasm), ив — iodophilous vacuole, ио — intercapsular projection, кя — nuclei of the capsulogenic cells, нк — polar capsules, с — valve, нн — polar filament, ш — suture line, шш — suture, яаз — ameboid germ nucleus; 12 — types of myxosporean polar capsules: а — coils of the polar filament disposed perpendicularly to the long axis of the polar capsule, б — coils arranged slantwise or nearly across polar capsule, в — a straight central shaft of the filament, г — double filament twisting (inner and outer), д — filament tapering from base to the tip, folded over, not coiled spirally.



уплощенных клеток, полость мешка заполнена зрелыми многоклеточными спорами или спорами в стадии формирования. Пока только для одного представителя этой группы *Tetracapsula renicola* молекулярно-генетическими методами показано наличие двух фаз в жизненном цикле — в рыбах и мшанках. В рыбах вегетативная стадия представлена многоклеточным образованием, состоящим из 7 дочерних клеток и единственной одноядерной первичной клетки. Вызывает тяжелое заболевание почек лососевых рыб (Kent et al., 2000b), что дает основание для сомнений в облигатности рыбной фазы в цикле малакоспорей. Об этой группе в настоящее время известно еще меньше, чем об актиноспороидной фазе цикла микоспорей. Некоторые сведения о группе *Malacospora* можно найти в следующих разделах: «Систематическая часть», «Филогения и эволюция», «Жизненные циклы».

## Споры

Споры Мухозоа, несмотря на большое разнообразие форм, построены по единому плану. Все они состоят из трех основных элементов: створок, полярных капсул и амебoidных зародышей (спороплазм). Каждый из этих элементов — самостоятельная клетка, поэтому споры следует рассматривать как настоящее многоклеточное образование с сильно дифференцированными клетками.

Споры микоспороидной фазы цикла (рис. 428) наиболее разнообразны по форме и размерам, которые могут колебаться от 3.5 мкм (шаровидные споры *Chloromyxum*) до 970 мкм (в плоскости, перпендикулярной шву у *Ceratomyxa*). Наиболее обычны споры размером 7—14 мкм. Число створок, полярных капсул и даже амебoidных зародышей у различных видов также варьирует. Количество створок варьирует от 2 (*Bivalvulida*) до 7 (*Multivalvulida*), количество полярных капсул — от одной до 7.

подавляющее большинство спор имеет один двухядерный или 2 одноядерных амебoidных зародыша. Исключение составляет род *Polysporoplasma*, у которого количество спороплазм варьирует от 4 до 12. В некоторых двухядерных амебoidных зародышах (например, роды *Muxobolus* или *Henneguia*) запасные питательные вещества в виде частиц  $\beta$ -гликогена концентрируются в амебoidном зародыше в виде йодофильной вакуоли. Эта вакуоль может исчезать через несколько дней после выхода споры из организма хозяина во внешнюю среду. Под электронным микроскопом в амебoidном зародыше выявляются характерные электронно-плотные тельца, спороплазмсомы, напоминающие гапласпоросомы гаплоспоридий. Обычно впереди ядра располагается аппарат Гольджи в виде 3—5 волнообразных осмофильных мембран. В цитоплазме также наблюдаются многочисленные митохондрии, рибосомы, хорошо развитый эндоплазматический ретикулум как гладкий, так и шероховатый, большое количество микротрубочек (рис. 416, вкл.).

Створки спор могут быть гладкими или снабженными различными гребнями, иногда образующими сложные структуры (рис. 417, вкл.). Они могут образовывать различные отростки, в том числе секреториру-

емые (рис. 428, 38), или покрываться мукозной оболочкой (рис. 418, вкл.), которая исчезает через несколько дней пребывания спор в воде. По-видимому, большинство этих структур повышает плавучесть спор, обеспечивая, таким образом, их распространение и повышение вероятности заражения новых хозяев. Створки спор состоят из устойчивого некератинизированного протеина.

Полярные капсулы имеют толстые стенки и содержат скрученную вдоль стенок капсулы полярную нить, способную к быстрому выстреливанию, в процессе которого сама нить выворачивается наизнанку. Нить представляет собой спирально закрученную полую трубку, закрытую на свободном конце (рис. 419). Нить прикрепляет спору к поверхности кишечника хозяина. Ее выстреливание может способствовать раскрытию створок споры и выходу из нее амебoidного зародыша. Стенки капсулы двухслойные. Внутренний слой электронно-прозрачный, устойчивый к щелочной среде. Второй слой состоит из белков. Оба этих слоя продолжают и в стенках полярной нити. Способ «упаковки» нити в капсуле имеет важное значение в систематике. Основные варианты «упаковки» представлены на рис. 415, 12. Иногда в одной споре встречаются разные ее варианты, например у *Meglitschia*. Проксимальный конец полярной капсулы плотно охватывается образованием, которое получило название «крышечки». Ее сердцевина на электронограммах окрашена иначе, чем остальная часть крышечки, и называется «пробочкой». Эта структура может служить «затычкой», которая при ее растворении в кишечнике хозяина запускает механизм выстреливания нити. Суженные передние концы полярных капсул всегда имеют выход наружу, обычно в непосредственной близости от шва (рис. 420). Более подробно о механизме выстреливания нити см. у Шульмана с соавт. (1997) и у Лома и Дыковой (Lom, Dykova, 1992).

Споры актиноспороидной фазы характеризуются очень стабильной структурой (рис. 428). Все известные представители имеют три полярные капсулы, три створки, хвостовые отростки могут быть хорошо выражены, но могут и отсутствовать. Типичное строение споры актиноспороидной фазы представлено на рис. 421. Только *Hexactinomyxon* имеет шесть хвостовых отростков, но три створки и три капсулы. Строение полярных капсул аналогично таковому спор микоспороидной фазы. Имеется и «крышечка», которая выступает наружу из створок. Спора содержит многоядерный, окруженный простой мембраной, плазмодий (спороплазм) с многочисленными вторичными клетками, которые и представляют собой стадии, заражающие рыб. Кроме многочисленных ядер в цитоплазме плазмодия находятся митохондрии, цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума, множество различных пузырьков, аппарат Гольджи, микрофилламенты, гранулы гликогена (Lom, Dykova, 1997). Некоторые представители могут образовывать конгломераты спор, которые соединяются вместе хвостовыми отростками (*Synactinomyxon*, *Siedleckiella*, *Antonactinomyxon*).

Споры *Malacospora* в мшанках — сферические с четырьмя полярными капсулами, расположенными на одном полюсе, и четырьмя створками. Клетки створок

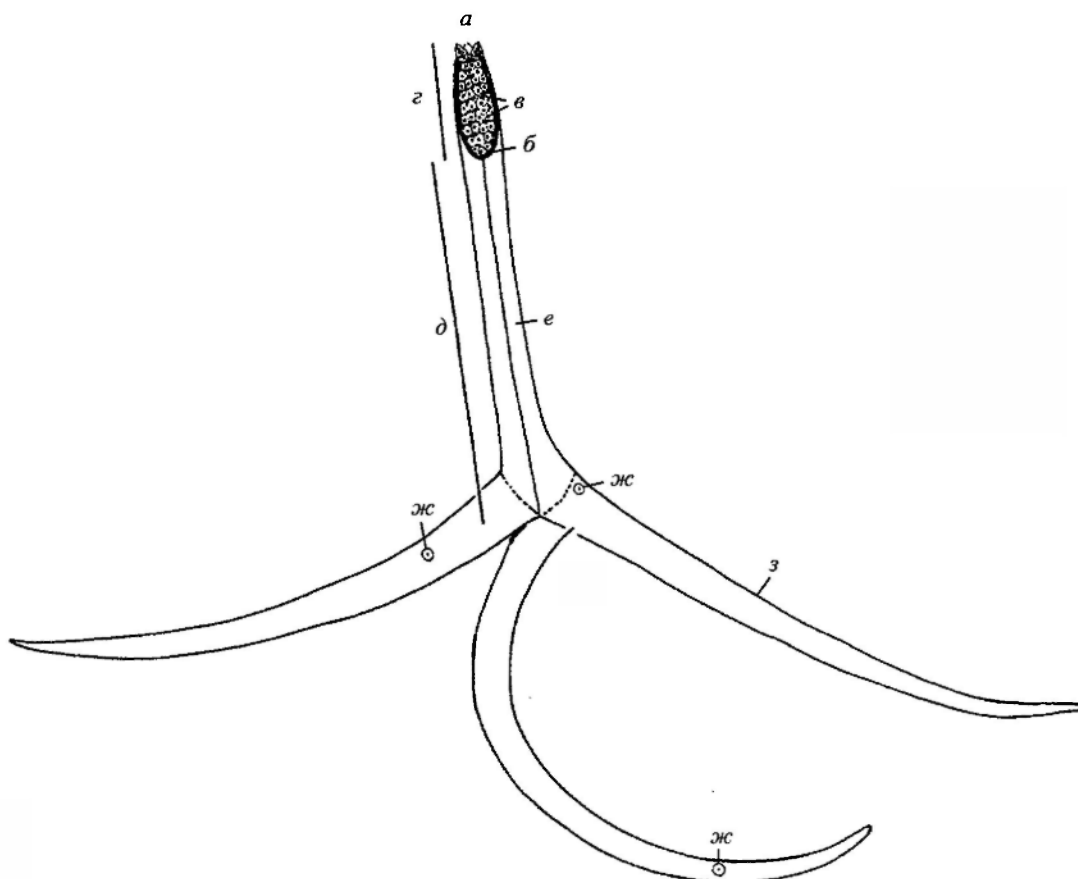


Рис. 421. Строение споры актиноспороидной фазы. (По: El-Mansy et al., 1998, с изменениями).

*a* — полярные капсулы, *б* — спороплазм, *в* — вторичные клетки в спороплазме, *з* — длина тела споры, *д* — длина стилия, *е* — стилий, *жс* — ядра вальвогенных клеток, *з* — хвостовые отростки.

Fig. 421. Principal structure of the actinosporoid spore.

*a* — polar capsules, *б* — sporoplasm, *в* — secondary cells in the sporoplasm, *з* — length of the spore body, *д* — length of the style, *е* — style, *жс* — nuclei of the valvogenic cells, *з* — caudal process.

не теряют своей клеточной организации, в отличие от микспорей, т. е. не превращаются в «твердые» створки. Они не покрывают отверстия полярных капсул, которые не имеют «крышечки». Две спороплазмы включают в себя две вторичные клетки. В рыбах очень редко образуются не до конца сформированные споры с двумя полярными капсулами, строение которых еще плохо изучено (Canning et al., 2000; Kent et al., 2000b).

## Жизненные циклы

Всего лишь двадцать лет тому назад казалось, что наши знания о микспоридиях вообще и об их жизненном цикле, в частности, сформированы и адекватно отражают реальную картину (Шульман, Подлипаев, 1980). В таксономии это нашло отражение в делении типа *Cnidosporea* (Мухозоа) на два самостоятельных класса — *Muxosporaea* и *Actinosporaea*. Оба эти класса характеризовались жизненными циклами без промежуточных хозяев, многоклеточными вегетативными стадиями — плазмодиями, хорошо развитыми у микспоридий и слабо у актиномиксидий; многоклеточными спорами различного строения и паразитировани-

ем в разных группах хозяев: микспоридии — в основном в рыбах, актиномиксидии — в олигохетах (см.: Шульман и др., 1997). Казалось, что основное место в исследованиях микспоридий теперь заняла фаунистика и описание новых видов, в частности из малоисследованных океанических рыб.

Ситуация коренным образом изменилась в 80-х гг., после двух пионерских работ, показавших, что актиномиксидия *Triactinomyxon*, паразитирующая в обычном пресноводном малощетинковом черве, является стадией развития микспоридии *Muxosoma* (*Muxobolus cerebralis*, опасного паразита культивируемой лососевой рыбы *Oncorhynchus mykiss* (Markiw, Wolf, 1983; Wolf, Markiw, 1984a, 1984b)). К настоящему времени двуххозяинный жизненный цикл, включающий разные виды рыб и олигохет, экспериментально показан для 25 видов из 9 родов микспоридий (*Muxobolus*, *Hennequya*, *Sphaerospora*, *Ceratomyxa*, *Myxidium*, *Zschokella*, *Thelohannellus*, *Hoferellus* и *Tetracapsula*) (см.: Kent et al., 2001).

Естественно, что целенаправленное исследование олигохет, предпринятое после первых открытий их роли в жизненном цикле микспоридий, реализовалось в описании актиноспороидных форм из многих

видов червей, принадлежащих к семействам *Naiidae*, *Tubificidae* и *Lumbricidae*. Из морских олигохет в Австралии были описаны различные актиноспоры, в том числе предложены новые роды, а для рода *Tetraspora*, отличающегося необычным способом развития актиноспор, предложено образовать отдельное семейство в классе *Myxosporaea* (Lester et al., 1998). Однако номенклатурные трудности и неизвестность соответствующих миксоспороидных стадий не позволили включить эти роды в последнюю систему *Muxozoa* (Kent et al., 2000a).

В отличие от многочисленных находок в малошестинковых червях только две актиноспореи были описаны из полихет. Для миксоспоридии *Ceratomyxa shasta* было показано, что актиноспоры развиваются в пресноводной полихете *Manaynkia speciosa* (Bartolomew et al., 1997); а в морском многошестинковом черве *Nereis diversicolor* найдены актиноспоры, миксоспороидная же часть цикла пока остается неизвестной (Koie, 2000). Кроме того, из сипункулид *Petalostoma minutum* была давно описана актиномиксидия *Tetractinomyxon intermedium* (Ikeda, 1912).

В дополнение к экспериментальным лабораторным исследованиям сравнение последовательностей нуклеотидов генов рРНК позволило показать идентичность миксоспороидной и актиноспороидной стадий вначале для *Myxosoma cerebralis* (Andree et al., 1997), а затем и для нескольких других паразитов (Longshaw et al., 1999; Lin et al., 1999; Pote et al., 2000). Проведенное сравнение известных к настоящему времени данных о взаимоотношениях тех или иных актиномиксидий с теми или иными миксоспоридиями показало отсутствие каких-либо соответствий между родами миксоспоридий и актиномиксидий (Xiao, Dessler, 2000).

В результате накопления экспериментальных данных было предложено (Kent et al., 1994) упразднить как класс *Actinosporaea*, так и отряд *Actinomyxida* со всеми подчиненными таксономическими категориями, кроме сем. *Tetractinomyxidae* и его единственного рода *Tetractinomyxon*, которые были перенесены в отряд *Multivalvulida* единственного оставшегося класса *Muxozoa* — *Myxosporaea*.

Естественно, что пока лишь для небольшого числа видов известны и миксоспороидная, и актиноспороидная части жизненного цикла. Остается много вопросов, и главный из них — все ли миксоспоридии имеют двуххозяинный жизненный цикл? Этот вопрос в первую очередь касается тех рыб, контакты которых с донными червями проблематичны или невозможны — пресноводных рыб-планктофагов, и в особенности морских и океанических рыб открытых водных пространств, обитающих над большими глубинами (Шульман и др., 1997). Если двуххозяинный жизненный цикл является правилом для миксоспоридий, то не только бентосные черви (хотя многие из них и всплывают в определенные моменты жизненного цикла, например эпиточная форма полихет) должны выполнять роль одного из хозяев, но и какие-то планктонные организмы. Планктонных кольчатых червей немного, и трудно представить их значительное участие в жизненных циклах миксоспоридий. С одной стороны, привлечение гидрологических данных, например поднятие глубинных вод в зонах абвеллинга, может оказать влия-

ние на зараженность рыб актиноспорами, однако такие зоны не являются частым явлением в океане. С другой стороны, было высказано естественное предположение, что в морских червях могут развиваться лишь актиноспоры, и жизненный цикл завершается без участия рыб и миксоспор (Lester et al., 1999). Как нам представляется, в настоящий момент недостаточно данных для решения этих вопросов, и дальнейшее их обсуждение лишь приведет к увеличению количества чисто умозрительных гипотез.

Наиболее детальные исследования (Шульман и др., 1997) датируют время возникновения миксоспоридий поздним мелом (сеноманом), временем одной из величайших в истории Земли трансгрессий моря, когда огромные площади были покрыты мелководными водоемами. Такие условия, бесспорно, способствовали тесным контактам рыб и бентосных червей, что делает предположение об исходном характере двуххозяинного жизненного цикла миксоспоридий, включающего рыб (миксоспоры — миксоспороидная часть цикла) и бентосных кольчатых червей (актиноспоры — актиноспороидная часть цикла) вполне логичным. Естественно, исходя из общих паразитологических закономерностей, мы можем предположить и сокращение жизненного цикла, когда один из хозяев — позвоночный или беспозвоночный — утрачивается в процессе эволюции, особенно в условиях обитания в глубоких водоемах.

Нам представляется наиболее удобным рассмотреть двуххозяинный жизненный цикл *Muxozoa*. Отдельные его части — в рыбах и червях — соответствуют тому, что известно для миксоспоридий и актиномиксидий по отдельности, и что, вероятно, составляет сохранившуюся часть жизненного цикла в гипотетических случаях его редукции. К настоящему времени наиболее исследован жизненный цикл *Myxosoma (Muxobolus) cerebralis*, возбудителя вертежа — опасного заболевания лососевых рыб (рис. 422).

*Развитие миксоспор в рыбах.* Рыбы получают паразита или при контакте со спорами триактиномиксон в воде, или при питании зараженными актиноспорами олигохетами *Tubifex tubifex* (Wolf, Markiw, 1984a, 1984b). Актиноспоры своими отростками прикрепляются к кожному эпителию в основном в месте выхода мукозных клеток, оседают в ротовой полости или на эпидермисе жабр (рис. 423). Полярная нить выстреливается или прямо в отверстия мукозных клеток, или в окружающий эпителий для закрепления спор. Спороплазм выходит из споры и мигрирует по межклеточным пространствам в эпидермис или эпителий жабр, после чего амебоидные зародыши проникают в клетки эпителия (рис. 422, 1—3). В клетках рыбы проходит ряд быстрых синхронных митозов, и паразит заполняет практически всю клетку хозяина (рис. 422, 4—5) (El-Matbouli et al., 1995). Возникшие так называемые «вторичные клетки» делятся, давая клеточные дублеты из покровной и внутренней клеток (рис. 422, 6). В свою очередь эти парные клетки проникают через плазмалемму клетки хозяина и выходят в межклеточное пространство (рис. 422, 7). В дальнейшем эти дублеты или проникают в соседние эпителиальные клетки, или мигрируют вглубь эпителия, где уже и проникают в новые клетки хозяина. В новых клетках цикл



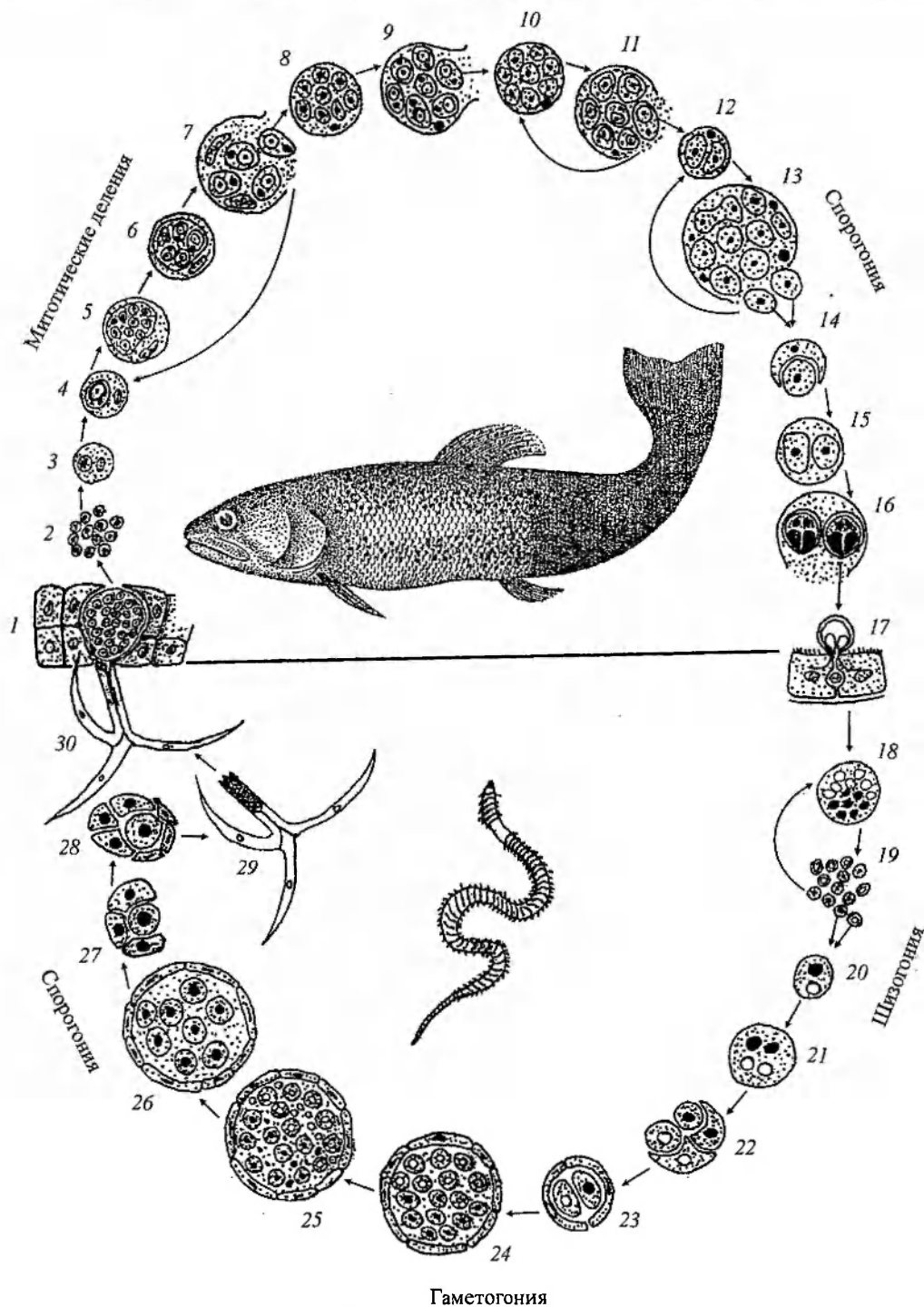


Рис. 422. Жизненный цикл Мухозоа (на примере жизненного цикла *Myxosoma cerebri*). (По: Kent et al., 2001, с изменениями).

Объяснения в тексте.

Fig. 422. Life cycle of the Myxozoa (based on the life cycle of *Myxosoma cerebri*).

Explanation in the text.

размножения паразита повторяется (рис. 422, 7—13). Приблизительно на 4-й день после заражения клетки паразита попадают в нервные волокна, причем деление клеточных дублетов продолжается в течение всей миграции в центральную нервную систему рыбы — в спинной мозг и далее в головной. В хряще развивается стадия плазмодия и начинается процесс образования

спор (рис. 422, 13—16). Одна клетка исходного дублета растет, и ее ядро делится на множество так называемых вегетативных ядер. Другая — делится на генеративные клетки. В результате сложного и до конца не изученного процесса образуется так называемый панспоробласт, содержащий, в случае *M. cerebri*, две споры. В процессе развития споры две клетки об-

разуют створки споры, которые окружают две полярные капсулы и один двухядерный или два одноядерных амебоидных зародыша, являющихся генеративными клетками, которые начинают следующую фазу жизненного цикла. Сформированные споры тем или иным путем попадают в воду и становятся инвазионными для кольчатых червей.

**Развитие актиноспор в олигохетах.** Актиноспоридная часть жизненного цикла *M. cerebralis* начинается с заглатывания спор олигохетами, например *Tubifex tubifex* (El-Matbouli, Hoffman, 1998). В просвете кишки червя полярные капсулы выстреливают полярные нити, которыми спора прикрепляется к кишечному эпителию (рис. 422, 17). Створки споры раскрываются по шву, и амебоидный зародыш (спороплазма) проникает между клетками кишечного эпителия. Оба ядра амебоидного зародыша претерпевают множественные деления, и образуется многоядерная клетка, которая делится с образованием многочисленных одноядерных клеток, мигрирующих через кишечный эпителий червя (рис. 422, 18—19). После нескольких циклов делений формируются двухядерные клетки, с которых начинается стадия гаметогонии (рис. 422, 20). Ядра двухядерной клетки делятся, и образуется четырехядерная клетка, которая вскоре делится на четыре клетки, образующие так называемую панспороцисту из двух покровных вегетативных клеток и двух генеративных (рис. 422, 21—23). Две генеративные клетки проходят три митотических деления, и образовавшиеся 16 диплоидных гаметоцитов претерпевают мейоз с образованием 16 гаплоидных клеток и 16 полярных телец (рис. 422, 24, 25). Гаметогония заканчивается образованием 8 зигот в каждой панспороцисте, окруженных восемью соматическими покровными клетками (рис. 422, 26). Каждая зигота проходит через два митотических деления и образует четырехклеточную стадию (рис. 422, 27). Три периферийные клетки делятся и образуют три капсулогенные и три клетки створок, в то время как четвертая центральная клетка подвергается множественным митотическим делениям и образует спороплазм со многими амебоидными зародышами (рис. 422, 28, 29). Капсулогенные клетки формируют характерные выросты и образуют трехстворчатую актиноспору, инвазионную для рыб (рис. 422, 30).

Таков ход жизненного цикла в наиболее типичном, как теперь считают, случае. Однако не только кольчатые черви могут служить одним из хозяев при развитии миксоспоридий. Другим хозяином, вместо аннелид, могут служить мшанки (Bryozoa). Мы рассмотрим известные случаи паразитирования в мшанках более подробно, так как из них следуют и достаточно неожиданные филогенетические выводы.

Первая находка миксоспоридий в мшанках *Plumatella fungosa* была сделана в позапрошлом веке (Korotneff, 1892), а вторая — более чем через столетие, когда была описана миксоспоридия *Tetracapsula bryozoides* из *Cristatella mucedo* (Canning et al., 1996; Okamura, 1996). Эти миксоспоридии весьма отличаются от остальных тем, что образуют мягкие споры с четырьмя полярными капсулами, которые находятся внутри обширного мешковидного образования (Canning et al., 2000). Сразу же после вторичного открытия миксоспоридий в мшанках было отмечено сходство между *Tet-*

*racapsula bryozoides* и загадочным возбудителем (известным под названием РКХ) заболевания почек (proliferative kidney disease — PKD) лососевых рыб (см.: Hedrick et al., 1993). Были высказаны предположения о принадлежности РКХ к нескольким родам миксоспоридий (*Sphaerospora* и *Parvicapsula*), оказавшиеся ошибочными, после того как анализ последовательностей гена 18S рРНК показал родство РКХ с тетракапсулидами из мшанок, и загадочный возбудитель получил название *Tetracapsula bryosalmonae* (Canning et al., 1999). Следует отметить, что морфологические критерии для сравнения тетракапсулид совершенно не разработаны, и для этого используются практически только молекулярные данные.

Смело можно предположить, что фауна тетракапсулид и в мшанках, и в рыбах еще ждет своего описания. Весьма вероятно, что не только лососи могут служить хозяевами для паразитов мшанок: стадии развития, сходные с РКХ, были обнаружены и у карпа (Voronin, Chernysheva, 1993). Пока накоплено слишком мало данных, чтобы утверждать облигатность двуххозяинного цикла мшанки—рыбы. До сих пор не ясно, может ли РКХ заражать мшанок, или рыбы являются для него тупиковым хозяином (Canning et al., 2000). Совершенно очевидно, что исследование миксоспоридий, связанных с мшанками и рыбами, принесет еще много сюрпризов.

Поскольку двуххозяинный жизненный цикл кольчатые черви—рыбы пока продемонстрирован только для двух с половиной десятков видов (Kent et al., 2001), не следует забывать о вероятности прямой, без участия актиноспор, передачи миксоспоридий между рыбами. Так, было показано (Diamant, 1997), что *Myxidium leei*, паразит кишечного эпителия нескольких морских рыб, может передаваться прямо от рыбы к рыбе. Однако методика эксперимента была безупречна: заражение новых рыб констатировалось после их совместного обитания с зараженными особями. Экспериментального же заражения миксоспорами проведено не было. Таким образом, остается вероятность того, что заражение осуществилось с помощью вегетативных стадий жизненного цикла, а для нормального хода жизненного цикла все же необходимы вторые хозяева. Прямая передача *Kudoa ovivora*, паразита икринок губана *Thalassoma bifasciatum*, была постулирована для рыб, собранных в природе (Sweater, Robertson, 1999), однако лабораторные эксперименты не были проделаны, поэтому выводы не могут быть признаны окончательными. Не следует забывать и результаты экспериментов Ауэрбаха по прямому заражению рыб спорами миксоспоридий.

Заканчивая раздел о жизненных циклах, следует подчеркнуть, что в настоящий момент мы находимся на переломе, в процессе переоценки всего комплекса знаний, добытых за полутора вековую историю изучения миксоспоридий. С одной стороны, базовые представления, казавшиеся незыблемыми еще совсем недавно, не устояли перед экспериментом, но, с другой стороны, многие экспериментальные данные еще требуют проверки. Вполне вероятно, что в следующее издание настоящего Руководства придется вносить существенные поправки — очень бурно развивается эта часть паразитологии, слишком драматичны столк-



новения между классическими представлениями, сформировавшимися только на морфологической основе, с новыми данными, которые получены экспериментальным путем и/или с помощью молекулярных методов.

## Филогения и эволюция

Миксоспоридии, или слизистые споровики — группа парадоксальная. Может быть, самая парадоксальная группа живых организмов, фигурировавшая в зоологических дискуссиях последних десятилетий. Одно время считавшиеся даже растениями (Balbiani, 1863), миксоспоридии были помещены среди простейших (см.: Шульман, 1966), и еще всего лишь несколько лет тому назад в первом томе самой содержательной сводки, когда-либо посвященной этим организмам (Шульман и др., 1997), в первой же строке введения они названы, хотя и своеобразной, но «группой паразитических простейших». И в последней мировой сводке, охватывающей всех Protozoa, миксоспоридии нашли свое место (Kent et al., 2000a).

Хотя первые сведения об этих организмах относятся к началу XIX в., малые размеры наиболее типичной стадии жизненного цикла — споры, распространенность по преимуществу в водных животных — рыбах и оказавшийся совершенно неожиданным жизненный цикл, включающий других водных животных, привели к тому, что истинная природа этих организмов стала выясняться только в последние годы.

Отто Бючли (Bütschli, 1881), давший первое научное название этим организмам, поместил их среди простейших в класс споровиков. Дофлейн (Doflein, 1901) основал отряд Cnidosporidia среди споровиков, куда в качестве подотрядов вошли имеющие полярные капсулы миксоспоридии и микроспоридии. Позднее Гартман (Hartman, 1923) выделил Cnidosporidia из состава Sporozoa, а впоследствии ранг интересующей нас группы был поднят до класса (Jirovec et al., 1953, Хейсин, 1956, и др.). Исси и Шульман (1967) логически завершили этот процесс, отделив имевших многоклеточные споры и плазмодии миксоспоридий и актиномиксидий от одноклеточных микроспоридий, оставив в классе Cnidosporidia два подкласса — Muxosporidia и Actinomyxidia. Многоклеточный характер как спор, так и вегетативных стадий книдоспоридий, естественно, вызывал понятные неудобства при расположении этого таксона среди простейших, и его ранг был поднят до типа с присвоением названия Muxozoa Grasse, 1970, под которым эти организмы чаще всего и упоминаются в настоящее время. Отечественные зоологи обоснованно сомневались в необходимости нового названия и чаще использовали для типа название Cnidospora Doflein, 1901.

История определения таксономического положения, происхождения и места в филеме живого миксоспоридий — это история попыток примирить явно многоклеточное строение организмов и традиционное желание поместить микроскопические организмы среди простейших животных. Разрешению этого во многом субъективного парадокса было посвящено большое количество работ, обсуждавших в основном границы

понятия истинной многоклеточности. Вопрос же получил свое разрешение, как это обычно и бывает, не в терминологических дискуссиях, а с появлением новых методов и накоплением новых экспериментальных данных.

В качестве протозойных предков книдоспоридий указывали каких-то паразитических амёб (амебоидное строение плазмодия миксоспоридий) или жгутиконосцев (наличие экструсом) (см.: Шульман и др., 1997).

Однако еще сто лет тому назад было высказано предположение, что миксоспоридии не относятся к протистам, так как имеют многоклеточные споры (Stolc, 1899). Наличие экструсом — полярных капсул со спирально свернутой стрекательной нитью — естественно должно было привести и привело к предположению о связи миксоспоридий и Cnidaria (Weill, 1938). Более того, было отмечено сходство миксоспоридий с наркомедузами, а именно с *Polypodium hydriforme* (Weill, 1938). Эта точка зрения была подвергнута критике и надолго забыта, однако сходство нематоцист Cnidaria и полярных капсул спор миксоспоридий на ультраструктурном уровне вновь воскресило вопрос о родстве этих групп животных (Lom, 1969, 1990).

Сторонники такой точки зрения в общем представляли книдоспоридий как кишечнополостных, сильно упростившихся под влиянием паразитического образа жизни. Их противники, сторонники протозойной природы книдоспоридий, объявляли сходство в строении экструсом конвергенцией, обусловленной одинаковым принципом действия — выбрасыванием стрекательной нити (Шульман, 1966; Grasse, Lavette, 1978, и др.) и несколько парадоксально считали, что миксоспоридии являются единственным крупным таксоном среди Protozoa, который перешел в многоклеточное состояние (Шульман и др., 1997).

На этом аргументы с обеих сторон были исчерпаны. Дискуссия зашла в тупик, который знаменовал собой в значительной мере то нелегкое положение, в котором оказалась филогенетика, построенная лишь на морфологических данных. Выбор между двумя точками зрения оказался невозможным внутри классических зоологии и паразитологии. Эта патовая ситуация стала разрешаться лишь с появлением и внедрением новой биологической парадигмы — молекулярной биологии вообще и молекулярной филогенетики, в частности. К традиционным светооптическим и ультраструктурным данным прибавились методы, позволяющие быстро и надежно определить наличие тех или иных книдоспоридий у позвоночного или беспозвоночного хозяев, такие как ПЦР-типирование и *in situ* гибридизации, лектиновый и иммунологические тесты, и, наконец, определение последовательностей нуклеотидов тех или иных участков ДНК.

Другим важным обстоятельством, приведшим к резкому увеличению объема наших знаний о Muxozoa, и последовавшему за этим определению их позиции на филогенетическом древе, было экстенсивное развитие аквакультуры, показавшее экономическую важность этих паразитов и практическую необходимость приобретения фундаментальных знаний о миксоспоридиях. Два открытия оказали огромное воздействие на исследования слизистых споровиков и практически сформировали современное представление об этой загадочной

группе паразитов. В первую очередь фундаментальный характер имело выяснение в 80-х гг. того факта (Wolf, Markiw, 1984a, 1984b), что жизненный цикл *Myxosoma cerebralis* является двуххозяиным и включает актиноспороидную стадию в олигохете *Tubifex tubifex*. Подробнее жизненный цикл излагается в соответствующем разделе. Здесь лишь напомним, что наиболее смелая гипотеза, очевидно, и оказалась справедливой: двуххозяиный жизненный цикл, включающий рыб и олигохет, подтвержден, в том числе и молекулярными данными, для 25 видов миксоспоридий, которые относятся к 6 родам из четырех семейств (Kent et al., 1994; Kent et al., 2001; Uspenskaja, 1995). Соответственно *Myxosporidia* и *Actinomyxidia*, считавшиеся представителями разных классов, являются не более чем разными стадиями жизненного цикла.

С развитием методов молекулярной систематики миксоспоридии, естественно, привлекли внимание исследователей, работающих в этой области. Для филогенетических построений был использован самый распространенный в молекулярной филогенетике на сегодня признак — последовательность нуклеотидов гена 18S рРНК. Первая работа, в которой были использованы известные к тому времени сиквенсы 18S рДНК, показала, что миксоспоридии относятся к Metazoa и совершенно неожиданно позиционировала этих паразитов как сестринскую группу Bilateria — нематод (Smothers et al., 1994; Schlegel, Stechmann, 1996). Почти сразу после публикации этой необычной точки зрения, с использованием комбинации молекулярных и морфологических данных и новых 18S рДНК сиквенсов кишечнополостных, было показано, что на филогенетическом древе миксоспоридии помещаются среди Cnidaria (рис. 426), в качестве сестринской группы паразитов рыб — наркомедуз *Polypodium hydriforme* (Siddall et al., 1995), что и было абсолютно точно предсказано Вейлем (Weill, 1938). Как признаки многоклеточных животных были отмечены десмосомы, продукция коллагена и так называемые плотные контакты (tight junctions), в качестве специфических признаков книдарий — ультраструктурные особенности развития полярных капсул миксоспоридий, практически неотличимые от картин развития нематоцист наркомедуз (Siddall et al., 1995; Lom, Dykova, 1997).

В это же время было продемонстрировано, что миксоспоридии могут объединяться с ветвью трехслойных животных (Triploblastica) при использовании для обработки данных алгоритма максимального сходства (maximum likelihood) и при исключении из анализа наркомедуз, которое было сделано для того, чтобы избавиться от артефакта длинных ветвей, который, по мнению авторов, имел место на полученной филогенетической схеме (Hanelt et al., 1996). Вывод о близости миксоспоридий и трехслойных животных был сделан и на основании выявления у первых Нох-гена, похожего на аналогичный ген Triploblastica (Anderson, 1998; Anderson et al., 1998). Однако эти данные еще нуждаются в проверке.

Сюрпризом стали данные о том, что известный уже более полутора веков (Dumortier, van Beneden, 1850) и описанный в начале прошлого века (Schröder, 1910) червеобразный, нематодоподобный паразит мшанок *Plumatella* — *Buddenbrockia plumatellae* — оказался принадлежащим к миксоспоридиям *Tetracapsula*. Не-

давно еще несколько похожих организмов были описаны тоже из разных мшанок (Kent et al., 2001; Okamura et al., 2002; Monteiro et al., 2002). *Buddenbrockia* (рис. 424) является настолько своеобразным организмом, что она была отнесена к числу пяти загадочных таксонов животных (Nielsen, 1995) и, с одной стороны, никогда не была отнесена к какому-либо типу животных, а, с другой стороны, и монотипный таксон для нее также никогда не был основан (Monteiro et al., 2002).

Ультраструктурное исследование *Buddenbrockia* показало наличие у этого организма полярных капсул, что заставило авторов поместить их среди миксоспоридий, а строение этих капсул и некоторые другие особенности позволили отнести этих загадочных червей к классу Malacosporea (Okamura et al., 2002). Но еще более удивительным было обнаружение третьего, внутреннего клеточного слоя и четырех лент продольных мышц, описанных, кстати, еще почти сто лет тому назад (Schröder, 1912), что свидетельствует о принадлежности *Buddenbrockia* не только к миксоспоридиям, но и к трехслойным, билатерально симметричным организмам (Okamura et al., 2002). Это открытие хотя и является совершенно неожиданным и необычным, но естественным образом снимает противоречия молекулярных филогений, на части из которых, в зависимости от способа обработки материала и набора сравниваемых видов, миксоспоридии оказывались то сестринской группой двуслойных Cnidaria (Siddall et al., 1995), то трехслойных нематод (Smothers et al., 1994; Schlegel et al., 1996). Хотя *Buddenbrockia* очевидно связана с Bilateria, она не имеет ни кишечника, ни центральной нервной системы.

Исследование *Buddenbrockia* из разных мшанок и из отдаленных местообитаний показало практическую идентичность последовательностей нуклеотидов 18S рДНК всех исследованных образцов с 18S рДНК миксоспоридии *Tetracapsula bryozoides* из мшанок (рис. 425). Говоря другими словами, *Buddenbrockia* принадлежит к миксоспоридиям из класса Malacosporea, скорее всего к виду *Tetracapsula bryozoides*, и представляет собой новую стадию жизненного цикла последнего (Monteiro et al., 2002). Авторы предлагают следующий сценарий эволюции миксоспоридий. Общий предок всех Мухозоа имел две стадии в своем жизненном цикле: подвижную червеобразную и неподвижную, специализировавшуюся на продукции спор. После дивергенции на Мухоспореа и Malacosporea первые утратили все следы билатеральной симметрии и развились в бесформенные плазмодии, где и произошло формирование спор. От себя добавим, что на этой стадии Мухоспореа, вероятно, сменили прежнего хозяина на кольчатых червей. По меньшей мере некоторые (а может быть и все) Malacosporea сохранили обе анцестральные стадии — и червеобразную подвижную, и мешковидную, продуцирующую споры. Авторы предполагают, что споры, обнаруженные в *Buddenbrockia*, образуются в червеобразной форме лишь факультативно. Как мы уже несколько раз отмечали, очевидно, что эти предположения пока являются весьма и весьма спекулятивными, для более серьезного обсуждения необходимы дополнительные данные. Главное, что тоже требует подтверждения, — это то, что миксоспоридии оказались принадлежащими не только к многоклеточным, но, возможно, и к трехслой-

ным Bilateria. Если это так, то миксоспоридии демонстрируют, пожалуй, крайнюю степень редукции, к которой может привести паразитизм.

Использование большого количества таксонов для анализа вновь вернуло миксоспоридий в одну группу с Cnidaria (Siddall, Whiting, 1999). В этой работе обсуждались достоинства и недостатки основных методов, применяемых в молекулярной филогенетике, — максимальной экономии (парсимоний) и максимального сходства. Было сделано методологически чрезвычайно важное заключение, что общие морфологические признаки, в том числе наличие полярных капсул и сходных стадий развития, не могут быть результатом артефакта длинных ветвей, как это может случиться при сравнении нуклеотидных последовательностей. Мнение о родстве Cnidaria и Мухозоа является в настоящее время наиболее распространенной точкой зрения, хотя еще относительно недавно некоторые исследователи отказывались даже обсуждать возможную принадлежность миксоспоридий к многоклеточным организмам как несерьезную (Cavalier-Smith, 1993).

Сделанные из работ этого периода выводы ни в коем случае не могут быть расценены как последнее слово в определении позиции миксоспоридий на филогенетическом древе. Увеличение количества исследованных организмов и число используемых молекулярных маркеров неизбежно принесет новые, возможно совершенно неожиданные, открытия. Слишком необычна эта группа паразитических организмов, слишком велики изменения, которые наложил на них паразитизм, слишком непредсказуемы изменения наших представлений об этой группе животных.

Крупнейший исследователь миксоспоридий С. С. Шульман (Шульман, 1966; Шульман и др., 1997) считал, что первые их представители паразитировали в желчном пузыре, а потом освоили и мочевой пузырь морских костных рыб в конце мелового периода. Впоследствии паразиты освоили и другие органы хозяев, а некоторые стали паразитировать и в тканях рыб. В качестве исходных форм С. С. Шульман (1966) принимал Bipolarina (*Myxidium*, *Sphaeromyxa*), которые в пресных водах дали начало Platysporina (*Myxobolus*, *Henneguya*), и связывал происхождение морских тканевых многостворчатых миксоспоридий (Multivalvulida) с морскими же полостными паразитами типа *Ceratomyxa*.

Сформулированные исключительно на морфологических и эколого-паразитологических данных, филогенетические представления С. С. Шульмана нашли полное подтверждение и в молекулярно-филогенетических схемах, построенных по сиквенсам 18S рДНК (Kent et al., 2000b; Kent et al., 2001). Так, *Ceratomyxa* объединяется с многостворчатыми *Kudoa*; тканевой паразитизм возникает по меньшей мере дважды: у пресноводных Platysporina (*Myxobolus* и др.) и у морских Multivalvulida (*Kudoa*). Морские и пресноводные виды, за одним исключением, образуют отдельные кластеры на филогенетическом древе миксоспоридий, что прекрасно согласуется с представлениями С. С. Шульмана (рис. 427). Исключением является *Ceratomyxa shasta* — пресноводный паразит лососевых рыб, оказавшийся на древе между морскими родами *Sinuolinea* и *Parvicapsula*. Этот паразит в качестве беспозвоночного хозяина использует пресноводную

полихету — редкого пресноводного представителя типично морской группы организмов. Все это делает возможным предположение, что *C. shasta* вторично перешла в пресные воды.

Паразиты мшанок *Tetracapsula* spp. и РКХ-организм образуют отдельную группу миксоспоридий в базальной части древа, расположенную ближе всего к *Polypodium hydriforme* (рис. 427), что поддерживает образование отдельного класса для миксоспоридий, паразитирующих в мшанках (*Tetracapsula* spp.) — Malacosporea (Canning et al., 2000).

В целом молекулярные данные на уровне родов и семейств хорошо согласуются с классическими представлениями, хотя можно отметить и несколько интересных несоответствий. Систематика миксоспоридий основывается на морфологии спор, другие признаки носят вспомогательный характер (Шульман, 1966; Lom, Noble, 1984; Kent et al., 2001, и др.). Однако исследованные пять видов морских миксоспоридий *Kudoa* объединяются в группы не по строению спор, а по общим хозяевам и географическому распространению (Hervio et al., 1997).

На филогенетическом древе, построенном по известным на сегодняшний день последовательностям нуклеотидов 18S рДНК 59 миксоспоридий (Kent et al., 2001), пожалуй, только *Kudoa* является, несомненно, монофилетическим родом. *Myxidium*, *Myxobolus*, *Henneguya* и *Sphaerospora* — пара- или полифилетичны. Касательно других родов выводы делать пока преждевременно из-за недостатка исследованного материала (рис. 427). Отметим лишь, что молекулярные данные не подтверждают самостоятельность двух больших и хорошо отличающихся морфологически родов — *Myxobolus* и *Henneguya* (Smothers et al., 1994; Andree et al., 1999). Таким образом, вполне вероятно, что такой четкий морфологический признак, как хвостовые отростки, прекрасно диагностировавший два упомянутых рода под микроскопом, мог возникать независимо и не имеет таксономического веса по крайней мере на родовом уровне. Актиноспориодные стадии (*Triactinomyxon* и др.), для которых есть данные по сравниваемому гену, располагаются в разных частях древа, образуя тесные группы с теми или иными миксоспориодными стадиями.

Характеризуя молекулярные филогении миксоспоридий, опубликованные к настоящему времени, следует отметить, что многие ветви на филогенетическом древе пока недостаточно достоверны и требуется изучение большего количества видов как микспор, так и актиноспор, а также Cnidaria, для более определенных выводов. Полученные филогенетические схемы базируются на сравнении генов 18S рРНК. Для создания более объективной картины необходимо исследование и других молекулярных маркеров. Однако уже сейчас некоторые заключения могут быть сделаны с высоким уровнем достоверности: морские миксоспоридии формируют отдельные, рано обособившиеся ветви, которые расположены вблизи основания древа; миксоспоридии формируют группы, объединенные не столько строением спор, сколько локализацией в хозяине и особенностями развития; тетракапсулиды образуют самую раннюю дивергировавшую группу, что, возможно, связано с включением мшанок, а не кольчатых

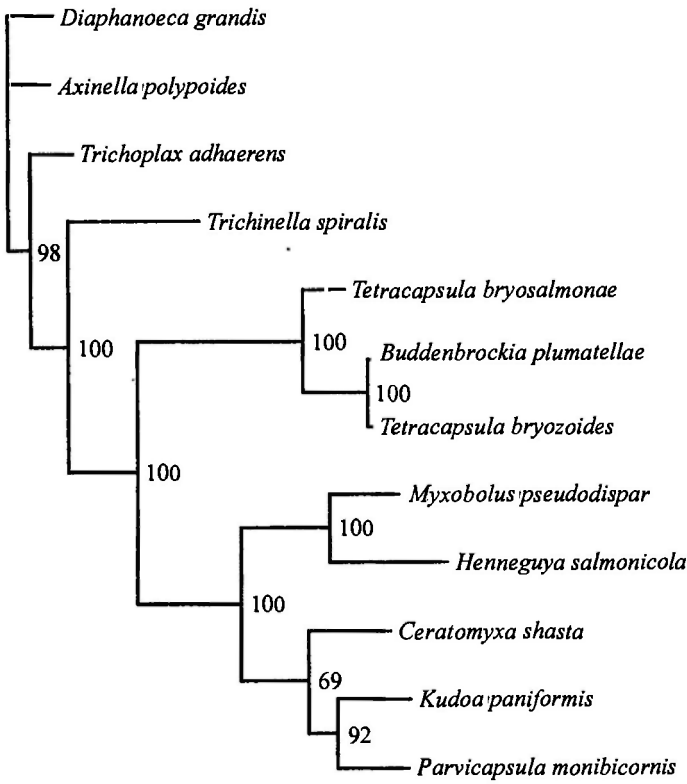


Рис. 425. Молекулярная филогения по данным сиквенса 18S rDNA. (По: Monteiro et al., 2002, с изменениями).

Fig. 425. Molecular phylogeny based on an 18S rDNA sequences.

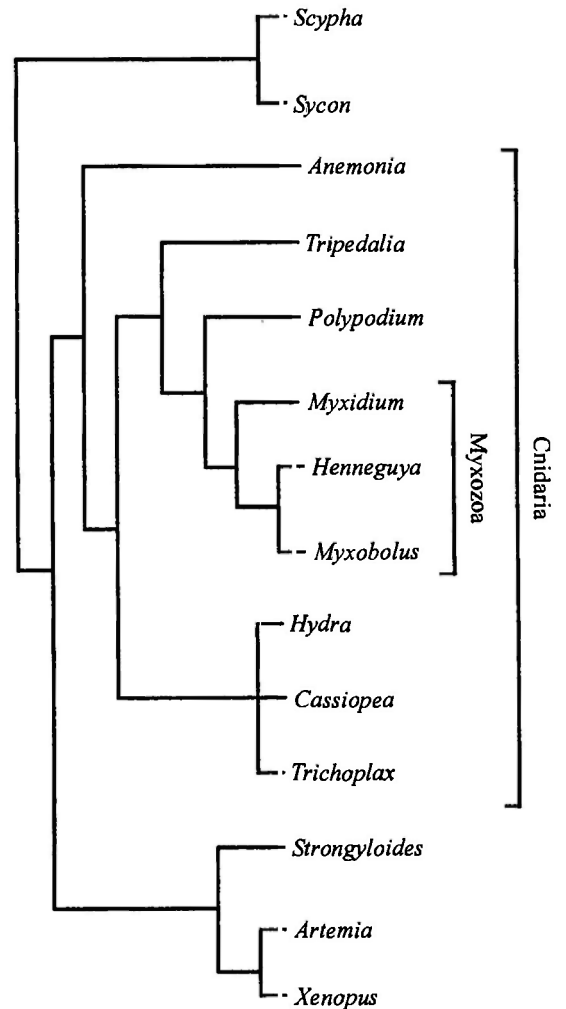


Рис. 426. Молекулярная филогения по данным сиквенса 18S rDNA. (По: Siddall et al., 1995, с изменениями).

Fig. 426. Molecular phylogeny based on an 18S rDNA sequences.

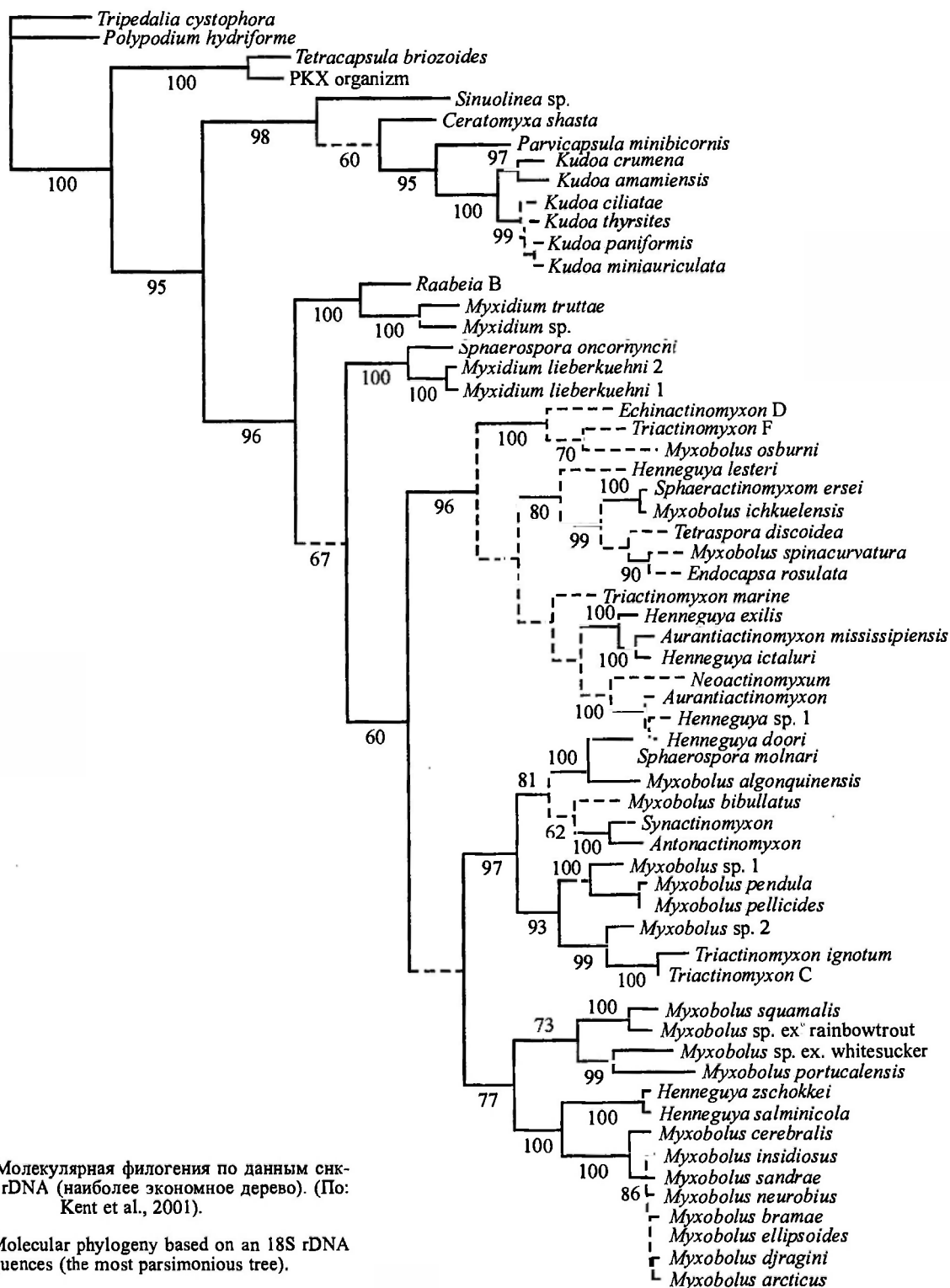


Рис. 427. Молекулярная филогения по данным секвенса 18S rDNA (наиболее экономное дерево). (По: Kent et al., 2001).

Fig. 427. Molecular phylogeny based on an 18S rDNA sequences (the most parsimonious tree).

червей в качестве эволюционно первого беспозвоночного хозяина миксоспоридий.

Половое размножение в жизненном цикле миксоспоридий, очевидно, имеет место один раз — на актиноспоридной стадии в кольчатых червях. Исходя из общих паразитологических представлений о том, что половой процесс проходит в эволюционно первом хозяине, следует, вероятно, предположить, что такими

хозяевами были кольчатые черви (или мшанки для тетракапсулид), а двуххозяинный жизненный цикл с участием рыб сформировался позже. С другой стороны, рыбы являются хозяевами для большинства миксоспоридий из всех трех главных групп на филогенетическом древе (тетракапсулид, пресноводных и морских миксоспоридий), в то время как различные таксоны беспозвоночных (мшанки, олигохеты и полихеты) вы-

полняют роль другого хозяина; и, наконец, ближайший родственник миксоспоридий — *Polypodium* — является паразитом рыб (Kent et al., 2001). Эти факты свидетельствуют, скорее, в пользу того, что эволюционно первыми в жизненном цикле миксоспоридий были рыбы. Нам представляется, что пока не настало время для окончательного решения вопроса о том, кто был исходным хозяином для миксоспоридий — рыбы или беспозвоночные, и какие беспозвоночные были освоены паразитами первыми. Недостаток данных позволит лишь увеличить количество чисто умозрительных, не поддающихся проверке, предположений.

## Паразито-хозяинные отношения и патогенное влияние миксоспоридий

Несмотря на то что к настоящему времени описано около 1500 видов миксоспоридий, лишь немногие из них известны как возбудители серьезных заболеваний. Это связано с тем, что отношения между паразитом и хозяином в природных экосистемах в той или иной степени сбалансированы. Степень этой сбалансированности зависит от самых разнообразных причин и определяет патогенность миксоспоридий. Паразито-хозяинные отношения вообще характеризуются той или иной степенью антогонизма, в случае миксоспоридий — вегетативных стадий паразита с тканями и органами хозяина.

Для вегетативных стадий миксоспоридий показано наличие всех возможных способов питания и типов пищеварения, комбинирующихся в зависимости от места обитания и от пищи, которую они могут получить в данном органе или ткани хозяина: 1) внеклеточное (дистантное) переваривание за счет ферментов, выделяемых паразитом наружу; 2) пиноцитоз и фагоцитоз с последующим внутриклеточным перевариванием; 3) мембранное пищеварение с последующим активным транспортом. В большинстве случаев сочетаются два или все три типа пищеварения: дистантное, пристеночное и внутриклеточное. Чаще всего они дополняют друг друга. Например, у *Myxosoma cerebralis* — дистантное, фагоцитоз, внутриклеточное; у *Kudoa quadratum* — пиноцитоз, фагоцитоз, дистантное, пристеночное. В целом миксоспоридии не являются ни облигатными анаэробами, ни облигатными аэробами (Успенская, 1984).

Тяжесть заболевания даже при заражении патогенными миксоспоридиями не одинакова. Это отражает характер отношений между паразитом и хозяином. В системе паразит—хозяин возможны три основных типа взаимоотношений, между которыми существует большое число переходов (Шульман и др., 1997).

1. Резистентность организма хозяина достаточно сильна, чтобы подавить паразита. При этом или совсем исключается возможность заражения, или имеет место незначительное и недолговременное заражение, или, наконец, интенсивность заражения может быть достаточно велика, но организм хозяина активно сопротивляется, что приводит даже к гибели части паразитов. В последнем случае наблюдается или недоразвитие па-

разитов, о чем свидетельствует наличие вегетативных форм, в которых не происходит развития спор, или цисты гибнут с уже сформировавшимися спорами (например, *Myxidium rhodei*, *Kudoa alliaria*, *K. nova*, *K. rosenbuschi*).

2. Резистентность хозяина недостаточна для того, чтобы преодолеть патогенное влияние паразита. В этом случае возможны сильнейшие эпизоотии (например, *Myxosoma cerebralis*, *Ceratomyxa shasta*).

3. Система паразит—хозяин находится в состоянии динамического равновесия. Резистентность хозяина достаточно велика для того, чтобы изолировать паразита и ограничить его патогенное воздействие, однако не настолько, чтобы полностью уничтожить его (например, *Myxidium lieberkuehni*).

Современные данные свидетельствуют, что имеется очень небольшая, если вообще имеется, гуморальный ответ организма хозяина на заражение миксоспоридиями (Griffin, Davis, 1978). Вероятно, в немалой степени этому способствует и адсорбция миксоспоридиями на своей поверхностной мембране антител хозяина. Такая мимикрия избавляет паразита от выработки собственных антител (Pauley, 1974; McArthur, Sen Gupta, 1982).

При заражении миксоспоридиями можно наблюдать все основные патологические изменения в тканях и органах, все категории регрессивных и прогрессивных изменений и даже обратимые, такие как гиперемии, отеки и геморрагии. Регрессивные изменения наиболее часто проявляются в виде дистрофии, например эпителиальных оболочек желчных и мочевыводящих протоков, а также в виде атрофии, связанной с наличием больших или очень большого числа полостных или тканевых плазмодиев. Часто наблюдается обызвествление некротизирующих тканей. Некроз часто развивается в результате внутриклеточной локализации стадий развития миксоспоридий, в особенности локальный некроз.

Среди наиболее частых прогрессивных изменений наблюдаются гипертрофия или гиперплазия, или одновременно оба эти изменения. Гипертрофией может быть охвачена либо часть органа (почечные клубочки при паразитировании *Myxidium rhodei* и *Sphaerospora renicola*), либо орган в целом (увеличенная головная почка при паразитировании *Sphaerospora tincae*). Гиперплазия характерна для эпителиальных покровов. Наблюдалась регенерация поврежденного эпителия, в то время как явлений регенерации других типов тканей не обнаружено.

Воспалительный процесс при заражении миксоспоридиями обычно пролиферативного типа, являющийся важным защитным механизмом. Он обычно начинает проявляться, когда плазмодии уже содержат зрелые споры. Процесс замещения грануломатозной тканью поврежденных участков — один из способов возмещения вреда после разрушения цист и больших плазмодиев или после некроза. Инкапсуляция плазмодия или скопления спор также является результатом пролиферативного воспалительного процесса, а не только пролиферации соединительно-тканевых элементов.

Фагоцитоз также является важным элементом системы контроля организма хозяина над паразитом. Меланомакрофаги захватывают споры, выходящие в



тканевое пространство, а также мелкие тканевые вегетативные формы и переносят их в меланомакрофагальные центры в почках, селезенке или печени, где они инкапсулируются и постепенно разрушаются (Lom, Dykova, 1992).

Хорошим примером равновесной системы паразит—хозяин служит *Myxidium lieberkuehni*. Воспалительные явления, вызываемые им в мочевом пузыре щуки, с одной стороны, улучшают питание паразита. С другой стороны, болезненные явления почти всегда носят локальный характер, что сохраняет в общем нормальную жизнедеятельность рыбы, и в конечном счете представляет выгоду и для самого паразита. Инкапсуляция тканевых паразитов позволяет хозяину локализовать их патогенное воздействие. В то же время появление вокруг капсул инфильтратов и разрастание капиллярной сети улучшает питание самого паразита. Таким образом, образование цист есть также один из путей выработки состояния равновесия между паразитом и хозяином.

Равновесная система паразит—хозяин — результат исторического преобразования. Раз возникнув, эта система подвергается отбору, в результате которого остаются наиболее устойчивые системы. Если выработка устойчивости идет на организменном уровне, то происходит закономерная смена трех разобранных выше типов взаимоотношений паразита и хозяина. Первый тип взаимоотношений возникает в том случае, когда система паразит—хозяин или еще не сформировалась, или находится в самой начальной стадии становления. Как только паразиту удастся приспособиться к существованию в новом хозяине, возможен переход ко второму типу, так как организм хозяина еще не выработал систему защиты против относительно нового для него паразита. В дальнейшем может произойти постепенное приспосабливание хозяина к паразиту, в результате чего наступает третий тип взаимоотношений с хозяином — состояние динамического равновесия. Эта общая схема не отражает всего разнообразия взаимоотношений паразита и хозяина. Само состояние равновесия относительно и может приближаться или к первому, или ко второму типам, а также весьма неустойчиво и в зависимости от конкретных условий может изменяться или в пользу хозяина, или во вред ему. Соответственно в системе паразит—хозяин встречаются все возможные типы взаимоотношений, от почти безвредного паразитирования до тяжелых заболеваний. В тех случаях, когда имеет место подавление паразита хозяином или полное равновесие между ними, болезненные явления не наблюдаются или слабо выражены. При сдвиге равновесия в сторону паразита проявляются местные реакции, ограничивающиеся данной тканью или органом. Еще более сильный сдвиг сказывается на всем организме хозяина, существенно нарушая ряд важных функций.

Часто болезненные проявления возникают вследствие попадания паразита в нетипичную для него ткань или орган. Это можно проиллюстрировать на примере *Myxidium rhodei* и плотвы. Плазмодии, паразитирующие в типичном для них месте (почечные клубочки) атакуются хозяином только после образования в них зрелых спор. Если же они паразитируют в интерстициальном пространстве почек, то быстро разрушаются.

В целом степень повреждения паразитом ткани или органа зависит от вида паразита, стадии его жизненного цикла, интенсивности заражения и реакций организма хозяина. Она может быть практически незаметна или выражаться в летальных изменениях органов и тканей. Миксоспоридии могут заражать практически любой орган рыбы и наносить самый разнообразный вред хозяину. Типичные примеры:

атрофия окружающих органов путем их сдавливания большими плазмодиями (*Henneguya exilis*, *Myxobolus pavlovskii* и др.);

большие плазмодии (например, *Thelohanellus pyriformis*) вызывают деформацию не только зараженных, но и соседних тканей. Раздражение трофозоидами эпителия желчного пузыря и желчных протоков сопровождается воспалением и в результате приводит к разлитию желчи и обызвествлению (например, *Chloromyxum truttae*, *Myxidium truttae*);

гипертрофия органа, например головной почки линия *Sphaerospora tincae*;

расширение почечных канальцев и мочевых протоков массами развивающихся стадий (например, *Sphaerospora renicola*) или печеночных протоков плазмодиями (*Zschokkella nova*), которое сопровождается атрофией эпителия и другими регрессивными изменениями;

разрушение хрящевой ткани в результате лизирующей и фагоцитарной активности плазмодия (*Myxosoma cerebralis*, *Myxobolus aeglefini*);

деформация позвоночника в результате разрушения нервных волокон спинного мозга (например, *Myxobolus sandrae*);

замещение тканей стадиями развития паразита (например, миоциты, зараженные *Kudoa*);

разрушение ткани массой внедряющихся стадий развития паразита (*Ceratomyxa shasta*);

некроз паренхимы печени при проникновении трофозоитов (*Chloromyxum cristatum*);

целые органы перестают функционировать, например жабры карпа, зараженные *Sphaerospora molnari*, которая вызывает гиперплазию эпителия и слипание жаберных лепестков.

В целом полостные миксоспоридии менее патогенны, чем тканевые (Шульман и др., 1997).

Возникновение заболеваний часто связано с паразитированием на необычном хозяине, что обычно является результатом интродукции или введением в аквакультуру новых объектов рыборазведения, в результате чего возникают «молодые» системы паразит—хозяин. Примерами таких заболеваний являются болезни, вызываемые *Myxosoma cerebralis* и *Ceratomyxa shasta*. Интродукция обычного окуня в Австралию привела к появлению нового заболевания, вызываемого *Triangula percae*. Этот вид впервые и был описан именно от окуня в Австралии. При искусственном содержании рыб в прудах, и особенно в садках и бассейнах, резко нарушается равновесное состояние систем паразит—хозяин. Большая плотность посадки рыб обеспечивает массовое скопление инвазионного начала на сравнительно небольшом пространстве. Это способствует интенсивному заражению рыб, что усиливает патогенное воздействие паразита. Искусственное содержание рыб и связанное с этим нарушение естественных



для них условия приводят к уменьшению сопротивляемости организма хозяина. Это не только усиливает патогенное воздействие паразита, но и способствует освоению последними новых хозяев, а также новых тканей и органов (извращенная локализация) в основных хозяевах. Возникающие при этом новые или функционально новые системы паразит—хозяин характеризуются резким усилением патогенности паразита. Нарушение нормальных условий существования рыбы, не

всегда полноценная пища, стрессовое состояние еще больше усиливают тяжесть заболевания. Этим комплексом причин, по-видимому, объясняется тот факт, что подавляющее большинство заболеваний (микоспоридиозов) и массовая гибель от них наблюдается при искусственном выращивании рыб (Шульман и др., 1997). В табл. 4 представлено большинство известных к настоящему времени возбудителей микоспоридиозов.

Таблица 4

Возбудители микоспоридиозов и их воздействие на организм хозяина

Вид	Тип паразитирования	Хозяин	Орган	Воздействие
<i>Myxidium lieberkuehni</i> <i>Myxidium folium</i>	Полостной »	Щука <i>Fundulus heteroclitus</i>	Мочевой пузырь Печеночные протоки	Патологическое изменение стенок Плазмодии вызывают закупорку протоков и атрофию их эпителия
<i>Myxidium gasterostei</i>	»	Колюшка	Желчный пузырь	Закупорка протоков и увеличение объема печени
<i>Myxidium giardi</i>	Тканевой	Угри	Жабры, кожа, почки, желчный и мочевой пузыри	При сильном заражении почек развивается водянка, и наступает массовая смертность. Повреждения кожи снижают покупательную способность
<i>Myxidium macrocapsulare</i> <i>Myxidium minteri</i>	Полостной »	Карповые Лососевые	Желчный пузырь, печеночные протоки Почечные каналцы и желчный пузырь	Растяжение стенок протоков без соединительно-тканых реакций Дегенерация почечных каналцев
<i>Myxidium rhodei</i>	Тканевой	Карповые	Почки (боуменовы капсулы)	Разрушение боуменовых капсул и мальпигиевых клубочков. Патогенность невысока
<i>Myxidium truttae</i>	Полостной	Лососевые, сиговые	Желчный пузырь	Воспаление печеночных протоков и омертвление печеночных тканей
<i>Myxidium incurvatum</i>	»	Разнообразные морские рыбы	» »	Закупорка печеночных протоков
<i>Myxidium sphaericum</i>	»	Морские рыбы	» »	Гипертрофия пузыря и полное прекращение его функций
<i>Zschokkella nova</i>	»	Карповые	» »	Желчные протоки раздуты, могут атрофироваться
<i>Zschokkella russelli</i>	»	<i>Mustelus mustelus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	Желчный пузырь, печеночные протоки	Разрастание и истончение печеночных протоков
<i>Triangula percae</i>	Тканевой	<i>Perca fluviatilis</i> в Австралии	Мозг	Искривление тела
<i>Leptotheca informe</i> <i>Ceratomyxa shasta</i>	Полостной Тканевой	<i>Mola mola</i> Лососевые	Желчный пузырь Стенки кишечного тракта и другие органы	Дегенерация желчного пузыря Высокая смертность в аквакультуре и в естественных популяциях
<i>Sphaerospora angulata</i> <i>Sphaerospora cyprini</i>	Полостной »	Амурский сазан, караси То же	Мочевые каналцы Мочевые каналцы, мочеточники, мочевой пузырь	Закупорка мочевых каналцев То же
<i>Sphaerospora renicola</i>	»	Карп	Мочевые каналцы	Сильное заражение резко снижает функции почек, смертность
<i>Sphaerospora tincae</i>	Тканевой	Линь	Почки	Замещение паренхимы органа массой стадий развития и спор, гибель
<i>Sphaerospora pectinacea</i>	Полостной	Окунь	Мочевые каналцы	Сильное заражение вызывает гистопатологические изменения в почках и гибель
<i>Sphaerospora truttae</i>	»	Форель	Мочевые каналцы и боуменовы капсулы	Гипертрофия почечных клубочков и атрофия эпителия мочевых каналцев
<i>Sphaerospora ictaluri</i> <i>Sphaerospora molnari</i>	Тканевой »	<i>Ictalurus punctatus</i> Карп	Жабры и другие органы Жабры	Воспаление жабр Воспаление, замещение жаберной ткани, ее разрушение и гибель молоди
<i>Sphaerospora testicularis</i>	Полостной	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Семявыносящие протоки	Значительно снижает плодовитость самцов
<i>Hoferellus cyprini</i>	»	Карп	Мочевые каналцы, мочеточники	Разрушение эпителиальных клеток, атрофия эпителия
<i>Hoferellus carassii</i>	»	Серебряный карась	Мочевые каналцы	Массовая гибель в результате гиперплазии почек

Таблица 4 (продолжение)

Вид	Тип паразитирования	Хозяин	Орган	Воздействие
<i>Chloromyxum coregoni</i>	Полостной	Сиговые	Желчный пузырь	Гипертрофия желчного пузыря
<i>Chloromyxum truttae</i>	»	Форель, радужная форель, лосось	» »	Нарушение функции желчного пузыря, печени и кишечника, гибель
<i>Neomyxobolus ophiocephali</i>	»	Змееголов	Мочевые каналы	Растяжение мочевых канальцев скоплениями плазмодиев
<i>Myxobolus pavlovskii</i>	Тканевой	Толстолобик, пестрый толстолобик	Жабры	Разрушение жаберного эпителия, гибель молоди
<i>Myxobolus ellipsoides</i>	»	Карповые	Практически во всех органах и тканях	У головаля вызывает повреждение скелета
<i>Myxobolus dispar</i>	»	Карп	Жабры и другие органы и ткани	Разрушение жаберных лепестков
<i>Myxobolus exiguus</i> = <i>M. episquamalis</i>	»	Карповые и <i>Mugil</i>	Жабры и другие ткани	То же
<i>Myxobolus carassii</i>	»	Серебряный карась	Почки и мускулатура	Образование горба спереди от спинного плавника, убытки в хозяйствах Китая
<i>Myxobolus lintoni</i>	»	<i>Cyprinodon variegatus</i>	Мускулатура	Формирует язвopodobные образования в подкожной мускулатуре
<i>Myxobolus sandrae</i>	»	Судак, окунь, ерш	Жабры и другие органы и ткани	Деформация скелета, снижает покупательную способность
<i>Myxobolus notemegoni</i>	»	<i>Notemigonus crysoleucas</i>	Подкожная соединительная ткань	Ерошение чешуи, снижение покупательной способности
<i>Myxobolus vanivilasae</i>	»	<i>Cirrhina mrigala</i>	То же	То же
<i>Myxobolus drjagini</i>	»	Толстолобик	Подкожная соединительная ткань, центральная нервная система	Беспорядочное движение, массовая гибель карпа в Китае
<i>Myxobolus cephalis</i>	»	Лобан	Мозг, жабры и другие ткани	Массовая гибель рыб во Флориде
<i>Myxobolus buri</i>	»	<i>Seriola quinqueradiata</i>	Мозг	Сколиоз в аквакультуре в Японии
<i>Myxobolus aeglefini</i>	»	Морские рыбы	Хрящевая ткань, кости головы, глаза	Атрофия и лизис хряща
<i>Myxobolus pfeifferi</i>	»	Усач	Мышцы	Перерождение мышц, опухоли, массовая гибель
<i>Myxobolus talievi</i>	»	Байкальская широколобка	Дно и края глазной впадины	Пучеглазие, полная слепота
<i>Myxosoma cerebralis</i>	»	Лососевые	Хрящевая ткань	Возбудитель вертежа, массовая гибель
<i>Henneguya psorospermica</i>	»	Щука, окунь, судак	Жабры	Деформация и слипание жаберных лепестков, гибель рыб при недостатке кислорода
<i>Henneguya exilis</i>	»	<i>Ictalurus punctatus</i>	»	Повышенная чувствительность к стрессовым факторам, гибель
<i>Henneguya shaharini</i>	»	<i>Oxyelotris marmoratus</i>	»	Слипание лепестков, повышенная чувствительность к стрессовым факторам, гибель
<i>Henneguya cutanea</i>	Тканевой	Карповые	Кожа, мышцы	Сильно зараженные рыбы гибнут
<i>Henneguya zschokkei</i>	»	Сиговые, лососевые	Мышцы	Снижает покупательную способность
<i>Henneguya cerebralis</i>	»	Сибирский и монгольский хариусы	Хрящевая ткань	Повреждение хряща, деформация головы
<i>Henneguya oviperda</i>	»	Щука, окунь	Яичники	Снижает плодовитость
<i>Thelohanellus pyriformis</i>	»	Карповые, сиговые	Жабры, мышцы, другие ткани и органы	Образование больших цист в мышцах, гибель
<i>Thelohanellus fuhrmanni</i>	»	Карповые	Жабры, мышцы	Большие цисты в мышцах
<i>Thelohanellus nikolskii</i>	»	Карп	Плавники	Ампутация плавников
<i>Thelohanellus kitauei</i>	»	»	Стенка кишечника	Закрывают просвет кишечника, атрофия некоторых органов, гибель
<i>Trilospora muscularis</i>	»	<i>Molva dipterigia</i>	Мышцы	Зараженные мышечные волокна дегенерируют
<i>Unicapsula muscularis</i>	»	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	»	Зараженные мышечные волокна белые, напоминают червей, снижает покупательную способность
<i>Unicapsula seriolae</i>	»	<i>Seriola lalandi</i>	»	При нагревании мясо превращается в дурно пахнущую пасту
<i>Kudoa quadratum</i>	»	Морские рыбы	»	Посмертное разжижение мускулатуры
<i>Kudoa thyrssitis</i>	»	» »	»	То же
<i>Kudoa paniformis</i>	»	» »	»	» »

Таблица 4 (продолжение)

Вид	Тип паразитирования	Хозяин	Орган	Воздействие
<i>Kudoa musculoliquefaciens</i>	Тканевой	Морские рыбы	Мышцы	Посмертное разжижение мускулатуры
<i>Kudoa clupeiidae</i>	»	Сельди	»	Смертность
<i>Kudoa amamiensis</i>	»	Морские рыбы	»	Рыба теряет коммерческое значение
<i>Hexacapsula neothunni</i>	»	<i>Neothunnus macropterus</i>	»	Посмертное разжижение мускулатуры

Примечание. При составлении таблицы использованы данные из Шульмана и др. (1997), из Лома и Дыковой (Lom, Dykova, 1992).

Сравнительно недавно появились сообщения об обнаружении спор миксоспоридий в анализах стула человека. Первое сообщение (McClelland et al., 1997) касается обнаружения спор *Hennequya salminicola* у пациента с выраженными признаками диареи. При этом споры этого вида были ошибочно приняты за сперматозоиды. Во втором случае были обнаружены споры

*Myxobolus plectroplites*, который обычно встречается у пресноводной рыбы *Plectroplites ambiguus* в Австралии (Boreham et al., 1998). Наконец, были обнаружены споры рода *Myxobolus* у двух ВИЧ инфицированных пациентов в Колумбии (Moncada et al., 2001). По всей вероятности, споры миксоспоридий попали в организм пациента при питании зараженной рыбой.

## Класс *Myxosporaea* Bütschli, 1881 — Миксоспоридии

### Систематическая часть

Паразиты пойкилотермных позвоночных, для которых характерно образование миксоспороидных спор с жесткими створками. По крайней мере некоторые виды имеют в своем жизненном цикле дополнительного хозяина. На настоящее время он представлен олигохетами и полихетами, развитие в которых заканчивается формированием актиноспороидных спор, обладающих трирадиальной симметрией. Вегетативные стадии — небольшие псевдоплазмодии или многоядерные плазмодии. Мейоз, гаметогония и формирование зиготы приурочены к актиноспороидной части цикла, тогда как все стадии миксоспоридной его части диплоидны. Формирование полярных капсул обычно включает образование выстреливающих полярных нитей.

Характеристика таксонов приводится в основном по Шульману с соавт. (1997), а также Лому и Дыковой (Lom, Dykova, 1992).

### Отряд *Bivalvulida* Schulman, 1959

*Myxosporaea* с двустворчатými спорами, содержащими 1—2 или 4 полярные капсулы и обычно 1—2 амебодных зародыша. Вегетативные формы разнообразные. Преимущественно полостные или тканевые паразиты костистых рыб (морских, пресноводных), реже других рыб и водных позвоночных. Лишь два вида паразитируют в трематодах из морских рыб. Содержит 4 подотряда, из которых 1 (*Sphaeromyxina*) имеет примитивно устроенные споры.

### Подотряд *Sphaeromyxina* Lom, Noble, 1984

Споры с примитивными полярными капсулами, толстые нити которых не образуют правильных витков, перпендикулярных к продольной оси полярных

капсул или находящихся под определенным углом к ней. Они не имеют правильного расположения внутри полярных капсул, лишь в редких случаях уложены спирально в направлении продольной оси споры. Иодофильная вакуоль отсутствует. Вегетативные формы — гигантские (до 11 мм) дисковидные многоспоровые плазмодии. Паразиты желчного пузыря морских рыб. Содержит два семейства.

### Сем. *Sphaeromyxidae* Lom, Noble, 1984

Споры веретеновидной или булавовидной формы, сильно вытянутые в продольном направлении, с одной или двумя полярными капсулами, расположенными вдоль продольной оси спор и открывающимися на ее полюсах. Содержит два рода.

### Род *Sphaeromyxa* Thélohan, 1882 (рис. 428, 1)

Споры веретеновидные, с притупленными концами и двумя полярными капсулами, расположенными на противоположных полюсах. Содержит около 30 видов.

### Род *Auerbachia* Meglitsch, 1986 (рис. 428, 2)

Споры неправильной булавовидной формы с суженным задним полюсом и расширенным передним, на котором располагается единственная крупная полярная капсула. Стенки створок сравнительно тонкие. Шовная линия извилистая, благодаря чему створки неодинаковые. Содержит 2 вида.

Сем. *Meglitschiidae* Kovaljova, 1988

Споры асимметричные, дуговидно изогнутые, сильно вытянутые в направлении, перпендикулярном шву, их толщина превышает длину, в связи с чем она напоминает представителей рода *Ceratomyxa*. Створки неравные и неодинаковой формы. Две неравные полярные капсулы открываются у переднего края споры в специальных выступах каждой створки по разные стороны шва. Шов образует хорошо заметный шовный валик. Выступ большей полярной капсулы образует передний полюс споры. Содержит один род. Паразиты желчного пузыря морских рыб.

Род *Meglitschia* Kovaljova, 1988  
(рис. 428, 3)

Сохраняет признаки семейства. Содержит один вид.

Подотряд *Bipolarina* Tripathi, 1949

Споры более усовершенствованы, с менее грубыми, чем у *Sphaeromyxa*, створками, с относительно тонкими полярными нитями, скрученными вокруг своей оси и поэтому образующими спирально свернутые петли, которые лежат под определенным углом (иногда прямым) к продольной оси полярных капсул. Споры преимущественно радиально-симметричные, или несколько уклоняются в сторону двубоковой или винтовой симметрии, или, наконец, совсем дисимметричны. Обычно веретенovidные или эллипсоидные, или сферические и пирамидальные. Полярные капсулы открываются на противоположных полюсах или сторонах споры, лишь в редких случаях передние полюса полярных капсул сближены. Они располагаются или одновременно в плоскостях шва и перпендикулярной ей, или вне плоскости шва, или у небольшого числа (сем. *Ortholineidae*) только в плоскости шва. У представителей рода *Coccomyxa* имеет место редукция одной полярной капсулы. У представителей исключительно пресноводного сем. *Neomuxobolidae* в амебoidalном зародыше имеется йодофильная вакуоль. Преимущественно паразиты полостей желчного и мочевого пузыря, реже мочеточников и мочевых канальцев морских и пресноводных костистых рыб. У отдельных видов рода *Muxidium* наблюдается переход к тканевому паразитизму, где их вегетативные формы имеют вид цист. Включает 6 семейств.

Сем. *Muxidiidae* Thelohan, 1892

Споры веретенovidной (реже эллипсоидной) формы, иногда сильно изогнутые. Полярные капсулы располагаются на противоположных полюсах споры; открываются на полюсах споры или на некотором расстоянии от них. Имеются формы с одной полярной капсулой (род *Coccomyxa*). Амебoidalный зародыш обычно расположен между полярными капсулами. Лишь у незначительного числа видов, у которых задние расширенные полюса полярных капсул сближены,

амебoidalный зародыш сдвинут в сторону. Йодофильная вакуоль отсутствует. Вегетативные формы — плазмодии — иногда очень крупные. У небольшого числа видов отмечено паразитирование в тканях, в этом случае вегетативные формы имеют вид цист. Паразиты желчного и мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев морских и пресноводных костистых и хрящевых рыб, амфибий и водных рептилий. Содержит 3 рода.

Род *Muxidium* Bütschli, 1882 (рис. 428, 4)

Споры веретенovidной или близкой к ней формы, иногда изогнуты в виде полумесяца или спирально S-образно. Грушевидные (реже сферические) полярные капсулы расположены на разных полюсах споры и открываются на них. Амебoidalный зародыш расположен между полярными капсулами и только в редких случаях, когда полярные капсулы сильно сближены, он находится сбоку от них. Вегетативные формы в подавляющем большинстве — плазмодии, у небольшого числа видов — «цисты». Паразиты желчного и мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев костистых, реже хрящевых морских и пресноводных рыб, а также амфибий и водных рептилий. Небольшое число видов паразитирует в тканях пресноводных рыб. Содержит более 110 видов.

Род *Coccomyxa* Leger, Hesse, 1907  
(рис. 428, 5)

Споры овальной, яйцевидной, булавовидной, возможно веретенovidной формы, содержащие только 1 полярную капсулу, которая открывается на одном из их полюсов. Вегетативные формы — плазмодии. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит 3 вида.

Род *Zschokkella* Auerbach, 1910  
(рис. 428, 6)

Споры эллипсоидной, или овальной, или близкой к ним формы, в большей или меньшей степени вытянутые в продольном направлении, часто более или менее изогнутые. Шовная линия обычно изогнутая. Две полярные капсулы шаровидной или приближающейся к ней формы расположены на противоположных полюсах споры, однако открываются на определенном расстоянии от них вблизи от шовной линии. Вегетативные формы — плазмодии. Паразиты желчного и мочевого пузыря морских и пресноводных костистых рыб и амфибий. Содержит около 50 видов.

Сем. *Neomuxobolidae* Schulman, 1962

Состав семейства по Чену и Ма (Chen, Ma, 1998). Споры, близкие к треугольной или овальной форме, с двумя почти сферическими полярными капсу-

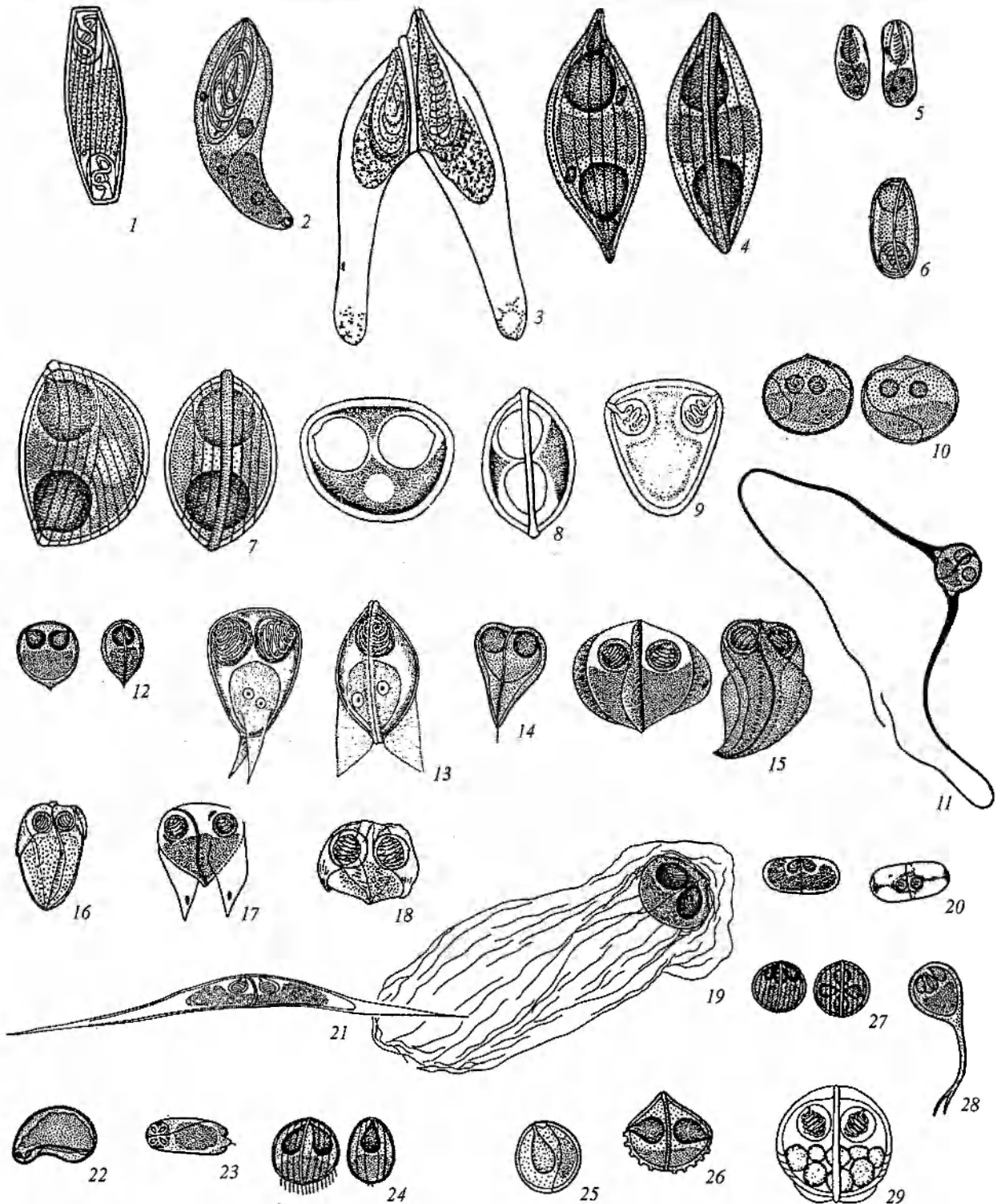


Рис. 428. Споры родов микоспоридий и групп актиномиксидий.

1 — *Sphaeromyxa*, 2 — *Auerbachia*, 3 — *Meglitschia*, 4 — *Myxidium*, 5 — *Coccomyxa*, 6 — *Zschokkella*, 7 — *Neomyxobolus*, 8 — *Cardimyxobolus*, 9 — *Triangula*, 10 — *Sinuolinea*, 11 — *Davisia*, 12 — *Ortholinea*, 13 — *Paraortholinea*, 14 — *Myxoproteus*, 15 — *Schulmania*, 16 — *Noblea*, 17 — *Bipteria*, 18 — *Neobipteria*, 19 — *Palliatius*, 20 — *Leptotheca*, 21 — *Ceratomyxa*, 22 — *Parvicapsula*, 23 — *Neoparvicapsula*, 24 — *Sphaerospora*, 25 — *Globospora*, 26 — *Wardia*, 27 — *Chloromyxum*, 28 — *Caudomyxum*, 29 — *Polysporoplasma*, 30 — *Alataspora*, 31 — *Pseudalataspora*, 32 — *Fabespora*, 33 — *Podospora*, 34 — *Myxobilatus*, 35 — *Hoferellus*, 36 — *Myxobolus*, 37 — *Spirosuturia*, 38 — *Unicauda*, 39 — *Dicauda*, 40 — *Neohenneguya*, 41 — *Henneguya*, 42 — *Phlogospora*, 43 — *Tetrauronea*, 44 — *Trigonosporous*, 45 — *Thelohanellus*, 46 — *Neothelohanellus*, 47 — *Laterocaudata*, 48 — *Hennegoides*, 49 — *Myxosoma*, 50 — *Agarella*, 51 — *Trilospora*, 52 — *Unicapsula*, 53 — *Tetractinomyxon*, 54 — *Octospina*, 55 — *Kudoa*, 56 — *Pentacapsula*, 57 — *Hexacapsula*, 58 — *Septemcapsula*, 59 — *Tetracapsula*. Споры актиномиксидий: 60 — *Sphaeroactinomyxon*, 61 — *Triactinomyxon*, 62 — *Hexactinomyxon*, 63 — *Neoactinomyxon*, 64 — *Aurantiactinomyxon*, 65 — *Raabeia*, 66 — *Echinactinomyxon*, *Ormieractinomyxon*, 67 — *Guyenotia*, 68 — *Synactinomyxon*, 69 — *Siedleckiella*, 70 — *Antonactinomyxon*.

Fig. 428. Spores of the myxosporean genera and actinomixidian groups.

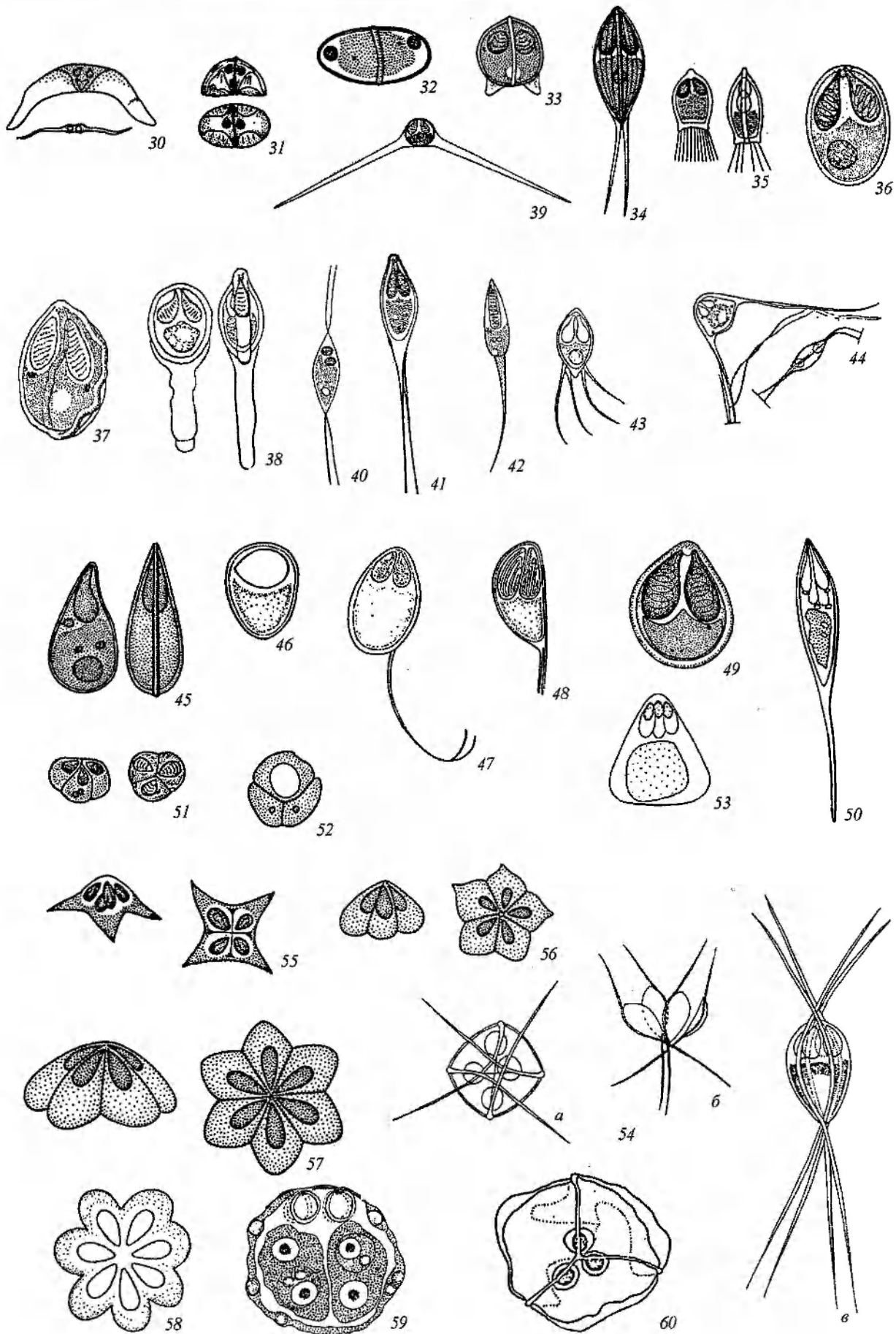


Рис. 428 (продолжение).



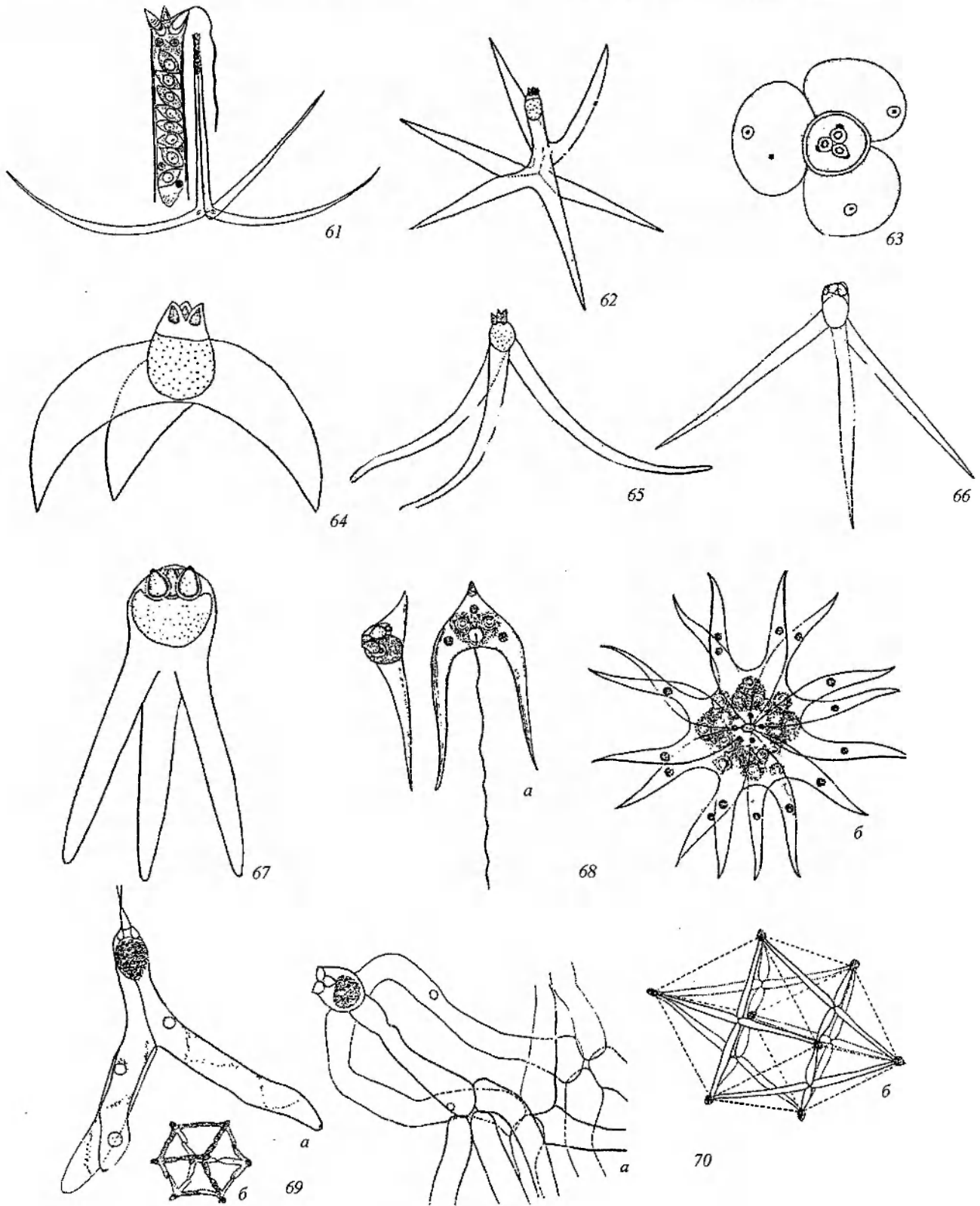


Рис. 428 (продолжение).



лами, расположенными на разных концах споры; открываются на некотором расстоянии от ее полюсов. Шовная линия прямая. Амебодный зародыш с йодофильной вакуолью. Vegetативные формы — плазмодии. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев, жабр и разных тканей пресноводных костистых рыб. Содержит 3 рода.

Род *Neomuxobolus* Chen, Hsieh, 1960  
(рис. 428, 7)

Споры, близкие к треугольной форме в плоскости шва и овальные в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Имеются три ребрышка в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев, пресноводных костистых рыб. Содержит 3 вида.

Род *Cardimuxobolus* Ma, Dong, Wang,  
1982 (рис. 428, 8)

Споры, близкие к треугольной или овальной форме, иногда сердцевидные, в плоскости шва и веретеновидные в плоскости перпендикулярной плоскости шва. Ребрышек нет. Паразиты жабр пресноводных костистых рыб. Содержит 2 вида.

Род *Triangula* Chen, Hsieh, 1984  
(рис. 428, 9)

Споры треугольной с сильно закругленными вершинами формы, с расширенной передней частью и уплощенные в плоскости шва. На переднем полюсе две округлые полярные капсулы, открывающиеся на значительном расстоянии от переднего полюса, иногда в разные стороны. Йодофильная вакуоль имеется. Тканевые паразиты пресноводных рыб. Род содержит 2 вида.

Сем. *Sinuolineidae* Schulman, 1959

Споры сферической или близкой к ней формы с более или менее извилистой шовной линией. Створки могут иметь латеральные отростки. 2 полярные капсулы сферической или близкой к ней формы расположены на противоположных концах споры или несколько сдвинуты в ту или иную сторону и открываются вблизи или в некотором отдалении от шва. Vegetативные формы в виде мелких (реже крупных) плазмодиев. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников, или мочевых канальцев морских костистых рыб, заметно реже — желчного пузыря. Содержит 2 рода.

Род *Sinuolinea* Davis, 1917 (рис. 428, 10)

Сферические или близкой к ним формы споры с извилистой шовной линией лишены латеральных отростков. Сферические или несколько иной формы поляр-

ные капсулы открываются на противоположных полюсах споры в том или ином отдалении от шва или сдвинуты в сторону одного из ее полюсов. Vegetативные формы — мелкие плазмодии. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников, мочевых канальцев, реже желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит более 10 видов.

Род *Davisia* Laird, 1953 (рис. 428, 11)  
(= *Sinuolinea* Davis, 1917 part.)

Споры округлой или близкой к ней формы, снабжены латеральными отростками, идущими от каждой из двух створок. Шовная линия между створками прямая или изогнутая. Полярные капсулы сферические, сдвинутые в одну половину полости споры. Открываются в разные стороны. Vegetативные формы — плазмодии. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев морских костистых рыб. Содержит около 20 видов.

Сем. *Ortholineidae* Lom, Noble,  
1984

Споры шаровидной, грушевидной или близкой к ним формы, слегка сплюснутые в направлении, перпендикулярном плоскости шва, с прямой шовной линией. Створки лишены латеральных отростков или имеют их. Сферические, реже грушевидные полярные капсулы в той или иной степени сдвинуты к переднему полюсу, расположены в плоскости шва и открываются на расстоянии друг от друга, в большинстве случаев в разные стороны. Vegetативные формы — плазмодии. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников или мочевых канальцев почек костистых морских рыб. Включает 2 рода.

Род *Ortholinea* Schulman, 1962  
(рис. 428, 12)

Споры округлой, овальной или близкой к ним формы с гладкими или исчерченными створками, лишены латеральных отростков. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев морских костистых рыб. Содержит около 10 видов.

Род *Paraortholinea* Kovaljova in Schulman  
et al., 1997 (рис. 428, 13)  
(= *Ortholinea* Schulman, 1962 part.)

Споры грушевидной, пирамидальной (возможно, овальной) формы с прямой шовной линией и с латеральными отростками на каждой створке. Сферические полярные капсулы, расположенные в плоскости шва в передней части споры, открываются в разные стороны. Паразиты мочевых канальцев, мочеточников, возможно мочевого пузыря морских костистых рыб. Пока известен лишь 1 представитель рода.

## Сем. Мухопroteidae Meglitsch, 1960

(= Мухопroteidae Kovaljova, Zubtschenko, Krasin, 1983)

Споры пирамидальной или приближающейся к ней формы с расширенным в той или иной степени уплощенным передним и суженным задним полюсами. У зрелых спор стенки створок и полярных капсул утолщены, в них могут сохраняться капсулогенные и вальвогенные ядра или их остатки. Поверхность створок гладкая или на них вдоль шва, или на вершинах имеются килевидные выросты, или крыловидные мембраны, или утолщения. Шовная линия прямая или изогнутая. Относительно крупные сферические полярные капсулы лежат в плоскости, перпендикулярной шву или находящейся под некоторым углом к ней, и часто открываются на противоположные стороны. Вегетативные стадии — плазмодии. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев, реже желчного пузыря морских костистых рыб. В состав семейства входят пять родов.

Род *Мухопroteus* Doflein, 1890  
(рис. 428, 14)

(= *Conispora* Sankurathri, 1977;  
*Paramухопroteus* Wierzbicka, 1986)

Споры характерной для семейства пирамидальной или приближающейся к ней (яйцевидной, грушевидной) формы, с расширенным передним и суженным задним полюсами. Килевидные выросты, крыловидные мембраны или утолщения на переднем полюсе отсутствуют. Вегетативные стадии — плазмодии. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников, мочевых канальцев, реже желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит около 20 видов.

Род *Schulmania* Kovaljova, Zubtschenko, Krasin, 1983 (рис. 428, 15)

Споры пирамидальной или приближающейся к ней формы. Шов прямой или извилистый. Створки снабжены продольно расположенными килевидными образованиями, обычно двух типов: боковыми, идущими через вершины створок, и шовными, которые расположены вдоль шва. В некоторых случаях или шовные (*Sch. simplicifcata*), или боковые (*Sch. cornutus*) кили могут отсутствовать. Шовный киль — двойной: состоит из килей, образуемых каждой створкой. Толстостенные сферические полярные капсулы расположены в передней части споры и открываются в противоположные стороны. Вегетативные формы — плазмодии. Паразиты мочевого пузыря морских костистых рыб. Содержит около 10 видов.

Род *Noblea* Kovaljova, 1988 (рис. 428, 16)

Споры овальные или яйцевидные с расширенным передним и суженным задним полюсами. Створки снабжены продольными килевидными образованиями,

идущими вдоль изогнутого шва, и утолщениями, расположенными на передней части створок в области полярных капсул. Эти утолщения в виде двух уплотненных крышечек своей наиболее широкой и толстой частью прикрывают полярные капсулы и постепенно сужаясь и утончаясь, спускаются дорсально вдоль споры до уровня ее первой трети. Как и у представителей рода *Schulmania* шовный киль образован общими створками. Сферические полярные капсулы лежат в плоскости, перпендикулярной шву, и открываются в разные стороны на значительном расстоянии от шва. Вегетативные формы — плазмодии. Паразиты мочевого пузыря морских рыб. Пока известен только 1 представитель этого рода.

Род *Bipteria* Kovaljova, Zubtschenko, Krasin, 1983 (рис. 428, 17)

Споры широкой пирамидальной формы с закругленными полюсами или уплощенным передним, и в той или иной степени сужающимся задним полюсом. К передней поверхности каждой створки прикреплены широкие и длинные крыловидные мембраны, в той или иной степени прикрывающие споры; в них обычно располагаются вальвогенные ядра или их остатки. Шовная линия обычно изогнутая. Полярные капсулы сферические, размещаются ближе к переднему полюсу и открываются в разные стороны споры. Вегетативные формы — плазмодии. Паразиты мочевого пузыря, мочевых канальцев, почек, реже желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит 5 видов.

Род *Neobipteria* Kovaljova, Krasin, Gajevskaja, 1985 (рис. 428, 18)

Споры широкой пирамидальной формы с расширенным и уплощенным передним и несколько сужающимся задним полюсами. Передняя поверхность каждой створки снабжена широкими крыловидными мембранами, в которых могут сохраняться вальвогенные ядра. Кроме того, каждая створка снабжена медиальным килем, идущим вдоль слабо изогнутого шва. Этот шовный киль — производное обеих створок. Толстостенные сферические полярные капсулы размещены ближе к переднему полюсу споры, открываются в противоположные стороны. Паразиты мочевого пузыря морских костистых рыб. Пока известен только 1 вид.

## Сем. Palliatidae Schulman, Kovaljova in Schulman et al., 1997

*Bipolarina* со спорами сферической или близкой к ней формой, снабженные широкой и тонкой прозрачной мантией. Крупные полярные капсулы сферической или грушевидной формы открываются в разные стороны на некотором расстоянии от шва и друг от друга.<sup>17</sup> Вегетативные формы — длинные нитевидные

<sup>17</sup> При первоописании рода его ошибочно отнесли к сем. Sphaerosporidae.

плазмодии с утолщением на одном конце. Плазмодии часто образуют массовые скопления, переплетаясь друг с другом. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб. Содержат 1 род.

Род *Palliatum* Schulman, Kovaljova,  
Dubina, 1979 (рис. 428, 19)

Сохраняет все признаки семейства. Плазмодии двуспоровые. Содержит 3 вида.

Подотряд *Eurysporina* Kudo, 1919;  
emend. Schulman, 1959

Споры разнообразной формы, с полярными капсулами, лежащими в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, изредка с небольшими отступлениями. Две или четыре (реже 1) полярные капсулы открываются обычно на одном полюсе споры, заметно реже на противоположных полюсах. У 4 капсульных спор одна пара спор может располагаться и в плоскости шва. Vegetативные формы — плазмодии, очень редко крупные, видимые невооруженным глазом. У небольшого числа видов вегетативные стадии имеют форму цист. Паразиты желчного и мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев морских и пресноводных костистых и хрящевых рыб, за исключением небольшого числа видов, паразитирующих в тканях. Несколько видов — паразиты амфибий и водных рептилий, миног и миксин, а два вида паразитируют в трематодах морских костистых рыб. Содержит 6 семейств.

Сем. *Ceratomyxidae* Doflein, 1899

Споры более широкие в плоскости, перпендикулярной шву, чем в плоскости шва. Две округлые или грушевидные полярные капсулы лежат в плоскости, перпендикулярной шву; обычно открываются на одном полюсе споры рядом друг с другом, иногда на некотором расстоянии от переднего полюса и друг от друга, а в отдельных случаях на противоположных сторонах споры. Иодофильная вакуоль в амебoidalном зародыше отсутствует. Vegetативные формы — небольшие плазмодии, обычно с небольшим числом спор. Паразиты желчного и мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев морских и пресноводных костистых и отчасти хрящевых рыб, реже у миксин, амфибий и водных рептилий. Только один вид паразитирует в тканях. Содержит два рода.

Род *Leptotheca* Thelohan, 1892  
(рис. 428, 20)

Споры овальной или бобовидной формы с толщиной, менее чем в два раза превышающей длину и ширину. Створки спор с несколько оттянутыми и закругленными, реже заостренными вершинами, которые иногда снабжены различными придатками. Паразиты желчного и мочевого пузыря, мочеточников и мочевых ка-

нальцев морских, реже пресноводных костистых рыб. Небольшое число видов встречается у миксин, хрящевых рыб и амфибий. Содержит около 40 видов.

Род *Ceratomyxa* Thelohan, 1892  
(рис. 428, 21)

Споры сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном шву, их толщина более чем в два раза превышает длину. Створки имеют вид двух полых конусов, соединенных своими основаниями, или отступают от этой формы. Их суженные вершины закруглены или заострены, а в некоторых случаях заканчиваются отростками или длинными нитями. Створки часто изогнуты назад, реже в сторону, в результате чего споры приобретают форму полумесяца. Паразиты желчного, реже мочевого пузыря и мочеточников морских костистых и хрящевых рыб, единичные виды — у миксин и амфибий, лишь два вида паразитируют у пресноводных рыб, причем один из них — в тканях. Содержит около 130 видов.

Сем. *Parvicapsulidae* Schulman,  
1953

Споры неправильной формы, удлинённые в продольном направлении, с тонкостенными асимметричными створками, одна из которых обычно имеет отросток. Шовная линия обычно извилистая. Две или четыре полярные капсулы очень малых размеров, располагаются на переднем полюсе в плоскости, перпендикулярной шву, или несколько в стороне от нее вследствие изогнутости как самих створок, так и всей споры в целом. Поскольку капсулогенные клетки часто сохраняются, возникает впечатление, что полярные капсулы лежат в пространстве, отделенном от полости споры. Vegetативные формы — небольшие, неправильной формы, иногда ветвистые, дву- или тетраспоровые плазмодии. Паразиты преимущественно мочевого, реже желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит 2 рода.

Род *Parvicapsula* Schulman, 1953  
(рис. 428, 22)

Споры асимметричные, вытянутые в направлении шва. Только один вид имеет ширину больше длины. Две полярные капсулы грушевидной или шаровидной формы расположены на переднем полюсе. Плазмодии двуспоровые. Паразиты мочевого пузыря (реже желчный) морских (реже проходные) костистых рыб. Содержит пять видов.

Род *Neoparvicapsula* Gajevskaja, Kovaljova,  
Schulman, 1982 (рис. 428, 23)

Споры вытянутые в продольном направлении, асимметричные, с изогнутой шовной линией. Четыре полярные капсулы расположены на переднем полюсе в

сохранившихся капсулогенных клетках. Плазмодии дву- или тетрапорные. Паразиты мочевого пузыря морских костистых рыб. Содержит два вида.

### Сем. *Sphaerosporidae* Davis, 1917

Споры сферической или близкой к ней формы. Две или четыре полярные капсулы расположены на одном полюсе споры, в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. При наличии 4 полярных капсул одна пара может располагаться и в плоскости шва. Vegetативные формы большей частью в виде мелких плазмодиев, реже в виде цист. Паразиты желчного и мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев морских и пресноводных костистых рыб, морских хрящевых рыб, миног и амфибий. Несколько видов паразитируют в тканях пресноводных рыб. Содержит 5 родов.

### Род *Sphaerospora* Thélohan, 1892 (рис. 428, 24)

Споры сферической или близкой к ней формы, две полярные капсулы расположены на одном из полюсов в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Шовный валик слабо выражен и выступает в виде кила. На заднем полюсе спор иногда имеются зубчики или нитевидные отростки. Vegetативные формы большей частью в виде небольших плазмодиев с варьирующим числом продуцируемых спор (одно- или двуспорные), реже в виде цист. Споры обычно содержат два одноядерных амебоидных зародыша. Паразиты желчного и мочевого пузыря, мочеточников, мочевых канальцев, реже тканей морских и пресноводных костистых рыб и миног. Содержит около 50 видов.

### Род *Globospora* Lom, Noble, Laird, 1975 (рис. 428, 25)

Споры сферические, с неравными створками, соединенными прямым швом. Единственная грушевидная полярная капсула открывается на некотором расстоянии от шва. Vegetативные стадии — плазмодии. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит один вид.

### Род *Wardia* Kudo, 1919 (рис. 428, 26)

Споры сплюснены в направлении плоскости шва, благодаря чему они приобретают овальную форму при рассмотрении в плоскости шва и трехгранную форму с закругленными углами в плоскости, перпендикулярной шву. Полярные капсулы сферические или грушевидные, расположены в средней части споры в плоскости, перпендикулярной шву, и открываются не вблизи шва, а на вершине створок. На уплощенном заднем полюсе споры часто бывает несколько коротких отростков, похожих на бахрому, которые являются продол-

жением тонких ребрышек на поверхности створок. Vegetативные формы — цисты. Паразиты тканей пресноводных костистых рыб. Содержит 3 вида.

### Род *Chloromyxum* Mingazzini, 1890 (рис. 428, 27)

Споры сферической или близкой к ней формы, с 4 полярными капсулами, расположенными на одном полюсе. Полярные капсулы могут располагаться двояким образом: или одна пара в плоскости шва, а другая в перпендикулярной ей плоскости, или обе пары вне плоскости шва. Иногда одна пара полярных капсул, расположенных по диагонали, больше другой. Поверхность створок гладкая или исчерченная, или с ребрышками. Иногда на заднем полюсе споры имеются нитевидные отростки. Vegetативные формы — различной величины плазмодии с различным количеством спор, реже цисты. Споры содержат один двухъядерный амебоидный зародыш, но встречаются и два одноядерных зародыша в одной споре. Паразиты желчного и мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев, реже тканей пресноводных и морских рыб, а также амфибий. Содержит около 100 видов.

### Род *Caudomyxum* Bauer, 1948 (рис. 428, 28)

Шаровидные споры с 4 полярными капсулами на переднем полюсе и с 1 или 2 хвостовыми отростками на заднем. Vegetативные формы — плазмодии и цисты. Паразиты тканей пресноводных рыб и желчного пузыря амфибий. Содержит два вида.

### Род *Polysporoplasma* Sitja-Bobadilla, Alvarez-Pellitero, 1995 (рис. 428, 29)

Споры сферической или близкой к ней формы. Створки утолщенные, с несколькими тонкими ребрышками на заднем конце, идущими перпендикулярно плоскости шва. Каждая створка на заднем конце имеет дисковидное утолщение. Полярные капсулы сферической или близкой к ней формы. В спорах от 4 до 12 амебоидных зародышей, что является исключением среди всех микоспоридий. Плазмодии содержат 2 споры. Паразиты мочевых канальцев почек морских рыб. Содержит два вида.

### Сем. *Alatasporidae* Schulman, Kovaljova, Dubina, 1979

Споры, сильно уплощенные в плоскости шва, треугольные при рассмотрении в плоскости, перпендикулярной шву. Створки на вершинах снабжены широкими и длинными крыловидными отростками (одинарными или раздвоенными), благодаря чему споры напоминают крылатку клена. Очень маленькие полярные капсулы, лежащие в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, открываются ближе к переднему

полосу, недалеко от шва. Амебoidalный зародыш занимает заднюю часть полости споры и лишен иодофильной вакуоли. Вегетативные формы — различные одно- и двухспоровые плазмодии. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит 2 рода.

**Род *Alataspora* Schulman, Kovaljova, Dubina, 1979 (рис. 428, 30)**

Крыловидные отростки на вершинах створок одинарные. Плазмодии двухспоровые. Содержит около 10 видов.

**Род *Pseudalataspora* Kovaljova, Gajevskaja, 1982 (рис. 428, 31)**

Двойные крыловидные отростки на вершинах створок соединены по переднему краю и раздвоены на заднем конце. Плазмодии одно- и двухспоровые. Содержит 5 видов.

**Сем. Fabesporidae Lom, Noble, 1984**

Эллипсоидные споры вытянуты в направлении, перпендикулярном плоскости шва. Полярные капсулы открываются на вершинах створок. Двухъядерный амебoidalный зародыш лежит между полярными капсулами. Вегетативные формы — мелкие плазмодии. Споры способны к движению при помощи сократительных нитей, прикрепленных к створкам спор. Содержит 1 род.

**Род *Fabespora* Naidenova, Zaika, 1969 (рис. 428, 32)**

Сохраняет все признаки семейства. Содержит 3 вида. Один паразитирует в желчном пузыре морских костистых рыб, 2 вида паразитируют в трематодах.

**Сем. Мухобилатиде Schulman, 1953**

Споры округлой, шлемовидной или овально-удлиненной в переднезаднем направлении формы. Шов прямой, иногда с развитым шовным валиком. Створки снабжены короткими выростами разнообразной формы или длинными хвостовыми нитями. Овальные или грушевидные полярные капсулы, лежащие в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, расположены на переднем полюсе или вблизи от него. В амебoidalном зародыше имеется иодофильная вакуоль. Вегетативные стадии — плазмодии, реже цисты. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников, мочевых канальцев, реже различных тканей пресноводных, солоноватоводных, реже морских костистых рыб. Содержит 2 рода.

**Род *Podospora* Chen, Hsieh, 1984 (рис. 428, 33)**

Споры округлой или шлемовидной формы, с хорошо выраженным прямым шовным валиком. Две овальные полярные капсулы расположены ближе к переднему полюсу и открываются на некотором расстоянии от него. В задней части каждой створки имеется по одному короткому выросту различной формы. Вегетативные стадии — крупные плазмодии или цисты. Паразиты тканей различных органов пресноводных костистых рыб. Содержит 3 вида. Лом и Дыкова (Lom, Dykova, 1992) считают его синонимом рода *Sphaerospora*.

**Род *Мухобилатус* Davis, 1944 (рис. 428, 34)**

Споры овальной или близкой к ней формы, удлиненные в переднезаднем направлении, со створками, снабженными хвостовыми отростками. Шовный валик не выражен. Грушевидные полярные капсулы расположены на переднем полюсе. Амебoidalный зародыш двухъядерный. Вегетативные стадии — плазмодии дву- или многоспоровые. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев (изредка желчного пузыря) пресноводных и солоноватоводных, реже морских костистых рыб. Содержит более 20 видов.

**Подотряд *Platysporina* Kudo, 1919, emend. Schulman, 1959**

Споры линзообразной или близкой к ней формы, часто сильно вытянутые в направлении шва. 2 (реже 1 или 4) грушевидные полярные капсулы располагаются в плоскости шва у переднего полюса. Споры билатерально симметричные. В месте соприкосновения створок последние образуют мощный прямой шовный валик. Лишь у спор рода *Spirosuturia* этот валик извитой. На заднем полюсе споры у ряда родов имеются хвостовые отростки или тонкие хвостовые нити. У представителей одного рода (*Neohenneguya*) отростки имеются и на заднем, и на переднем полюсах. На переднем полюсе спор между выводными концами полярных капсул расположен очень тонкий интеркапсулярный отросток, отделяющий эти концы друга от друга в направлении, перпендикулярном плоскости шва. Вегетативные формы подавляющего большинства видов — цисты, достигающие иногда крупных размеров, в которых формируется огромное число (до нескольких миллионов) спор. Лишь несколько видов полостных и тканевых паразитов имеют вегетативные формы в виде плазмодиев. Преимущественно паразиты разнообразных тканей пресноводных, гораздо реже морских костистых рыб. Лишь представители самого примитивного рода — *Hoferellus* — паразитируют в желчном пузыре и мочевых канальцах. Включает 2 семейства.

Сем. *Myxobolidae* Thélohan, 1892

Споры округлой, овальной, грушевидной или веретеновидной формы, с 2 (иногда неравными по размерам), реже с 1 полярной капсулой. Створки имеют обычные хвостовые отростки или нити, или лишены их, реже встречаются отростки иного типа. Шовный валик прямой или извитой. Амебонидный зародыш имеет иодофильную вакуоль. Vegetативные формы у подавляющего большинства — многоядерные и многоспоровые цисты, реже плазмодии. Преимущественно тканевые паразиты пресноводных костистых рыб. Содержит 14 родов.

Род *Hoferellus* Berg, 1898 (рис. 428, 35)

(=*Mitraspora* Fujita, 1912)

Споры пирамидальной формы, с более или менее уплощенным задним полюсом, на котором могут находиться 2 боковых выроста и блюдцеобразное образование с отходящими от него тонкими хвостовыми нитями. На переднем полюсе споры 2 грушевидные полярные капсулы. Vegetативные формы — многоспоровые плазмодии. Паразиты желчного и мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев пресноводных рыб. Род содержит 12 видов.

Род *Myxobolus* Bütschli, 1882

(рис. 428, 36)

(=*Disparospora* Achmerov, 1954; *Facieplatycauda* Wyatt, 1979; *Rudicapsula* Kalavati, Narasimhamurti, 1984)

Споры округлые, овальные, грушевидные или близкой к ним формы. Почти все виды имеют 2 полярные капсулы, за исключением 2 видов, имеющих только 1 капсулу, не смещенную в медиальном направлении. Створки лишены отростков. Vegetативные формы — цисты, в которых обычно образуется огромное число спор. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб. Лишь очень немногие виды — паразиты морских рыб и амфибий. Род содержит около 450 видов.

Род *Spirosuturia* Chen, Hsieh, 1984

(рис. 428, 37)

Споры овальной или близкой к ней формы, с хорошо выраженным, волнисто извитым шовным валиком. Вследствие этого плоскость шва у споры утрачена. Створки лишены отростков. На переднем полюсе 2 грушевидные полярные капсулы. Vegetативные формы — плазмодии или цисты. Паразиты полости мочевого пузыря или тканей пресноводных костистых рыб. Род содержит 2 вида.

Род *Unicauda* Davis, 1944 (рис. 428, 38)

Споры овальные, с 1 отростком, отходящим от шовного валика и построенным из иного, чем створки, материала. На переднем полюсе 2 грушевидные по-

лярные капсулы. Vegetативные формы — цисты. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб. Род содержит около 10 видов (Cone, Melendy, 2000).

Род *Dicauda* Hoffman, Waliker, 1978

(рис. 428, 39)

Споры овальные, с 2 (реже больше) отростками, отходящими от шовного валика и построенными, по-видимому, из иного, чем створки, материала. На переднем полюсе 2 полярные капсулы. Vegetативные формы — цисты. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб. Монотипический род.

Род *Neohenneguya* Tripathi, 1959

(рис. 428, 40)

Споры веретеновидной формы, с 4 отростками — 2 хвостовыми и 2 на переднем полюсе. 2 сферические полярные капсулы расположены в передней части споры, но несколько сдвинуты от переднего полюса и открываются на некотором расстоянии от него. Vegetативные формы — многоспоровые цисты. Паразиты тканей пресноводных костистых рыб. Единственный вид обнаружен только однажды, описание недостаточно полное.

Род *Henneguya* Thélohan, 1892

(рис. 428, 41)

Споры округлой, овальной или веретеновидной формы, со створками, у которых от заднего полюса отходят хвостовые отростки (двойные или одинарные). 2 полярные капсулы открываются на переднем полюсе. Vegetативные формы — многоспоровые цисты. Паразиты тканей пресноводных костистых рыб. В морских рыбах встречается лишь несколько видов. Род содержит около 150 видов (Eiras, 2002).

Род *Phlogospora* Qadri, 1962

(рис. 428, 42)

Споры веретеновидной формы, с 2 хвостовыми отростками и 1 грушевидной полярной капсулой, открывающейся на переднем полюсе. Vegetативные формы — многоспоровые цисты. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб. Монотипический род.

Род *Tetrauronema* Wu, Wang, Jang, 1988

(рис. 428, 43)

Споры овальной или близкой к ней формы. В задней половине споры, на некотором расстоянии от ее заднего полюса, отходят 4 хвостовых отростка: по 2 от шовного валика каждой створки. На переднем полюсе 2 грушевидные полярные капсулы. Vegetативные формы — цисты. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб. Монотипический род.



Род *Trigonosporous* Hoshina, 1952  
(рис. 428, 44)

Споры шлемообразной формы, с закругленными передним и задним полюсами. От шовного валика каждой створки, на некотором расстоянии как от переднего, так и от заднего полюса, отходят по 2 симметрично направленных назад хвостовых отростка, попарно соединенных между собой тонкими филаментами. Эти филаменты идут в направлении, примерно параллельном задней поверхности споры. На переднем полюсе споры расположены 2 грушевидные полярные капсулы. Vegetативные формы — цисты. Тканевые паразиты солоноватоводных костистых рыб. Монотипический род.

Род *Thelohanellus* Kudo, 1933  
(рис. 428, 45)

Овальные или грушевидные споры с гладкими, лишенными отростков створками, с 1 полярной капсулой, сместившейся к продольной оси споры в медиальном направлении, благодаря чему спора вторично приобрела радиальную симметрию. Vegetативные формы в виде многоспоровых цист. Паразиты тканей пресноводных костистых рыб. Род содержит около 40 видов.

Род *Neothelohanellus* Das, Haldar, 1986  
(рис. 428, 46)  
(= *Lomosporus* Gupta, Khera, 1988)

Споры яйцевидной формы с одной полярной капсулой, открывающейся сбоку от переднего полюса споры. Тканевые паразиты пресноводных рыб. Род содержит 2 вида. Валидность рода вызывает сомнения.

Род *Laterocaudata* Chen, Hsieh, 1984  
(рис. 428, 47)

Споры овальной формы, несколько сужающиеся к переднему концу, с одним длинным тонким изогнутым отростком, отходящим от шовного валика несколько сбоку от заднего полюса. Отросток раздвоен на конце. Две грушевидные полярные капсулы. Паразиты жабр пресноводных рыб. Монотипический род (Kent et al., 2000a).

Род *Hennegoides* Lom, Tonguthai, Dykova, 1991 (рис. 428, 48)

Споры асимметричные с раздвоенным отростком на заднем конце. Две полярные капсулы с полярными нитями, закрученными вдоль оси капсул. Род содержит один вид, описанный из кишечника пресноводной рыбы (Kent et al., 2000a).

Сем. *Myxosomatidae* Poche, 1913

Споры округлой, овальной, грушевидной или веретеновидной формы, с 2 или 4 грушевидными полярными капсулами на переднем полюсе. Створки лишены хвостовых отростков или имеют их. Йодофильная вакуоль в амебоидном зародыше отсутствует. Vegetативные формы — многоспоровые цисты, лишь у единичных видов — плазмодии. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб. Небольшое количество паразитирует в морских рыбах. Включает 2 рода.

Род *Myxosoma* Thélohan, 1882  
(рис. 428, 49)  
(= *Lentospora* Plehn, 1905)

Споры округлой, овальной, яйцевидной или грушевидной формы, лишенные хвостовых отростков. Vegetативные формы — многоспоровые цисты, лишь у единичных видов — плазмодии. Паразиты пресноводных костистых рыб; единичные виды паразитируют в морских рыбах. Род содержит около 100 видов.

Род *Agarella* Dunkerly, 1915 (рис. 428, 50)

Споры веретеновидной формы, с 2 хвостовыми отростками и 4 грушевидными полярными капсулами на переднем полюсе. Vegetативные формы — многоспоровые цисты. Единственный вид — тканевой паразит двоякодышащей рыбы.

Отряд *Multivalvulida* Schulman, 1959

Миксоспоридии с многостворчатыми спорами, состоящими из 3, 4, 5 или 6 створок и содержащими от 1 до 6 полярных капсул и 1, реже 2, амебоидных зародыша. Как исключение у некоторых видов может быть 6—7 капсул и створок (*Septemcapsula yasunagai* Hsieh, Chen, 1984). Все капсулы расположены на переднем полюсе споры. Споры радиально симметричные. Vegetативные формы — плазмодии. Йодофильная вакуоль отсутствует. Паразиты мышечных волокон, реже клеток других тканей и органов морских рыб. Только единичные виды паразитируют в полости желчного и мочевого пузырей. В тех случаях, когда плазмодий лизирует сарколемму зараженного мышечного волокна, он выходит в окружающую ткань и становится тканевым паразитом. В этом случае паразиты или окружаются соединительно-тканной капсулой хозяина, благодаря чему образуется псевдоциста, либо продолжается лизис. Включает 7 семейств.

Сем. *Trilosporidae* Schulman, 1959

Споры 3-створчатые, имеющие 1 или 3 полярные капсулы. Внутриклеточные и тканевые паразиты, реже паразиты желчного и мочевого пузырей. Содержит 2 рода.



Род *Trilospora* Noble, 1959 (рис. 428, 51)

Споры с 3 полярными капсулами. Трофозоиты одно- или двуспоровые. Внутриклеточные или тканевые паразиты, реже паразиты желчного пузыря. Род содержит 3 вида.

Род *Unicapsula* Davis, 1924 (рис. 428, 52)

(=*Pileispora* Naidenova, Zaika, 1970;  
*Parapileispora* Naidenova, Zaika, 1970)

Споры имеют только 1 полярную капсулу. От редуцированных полярных капсул сохранились только капсулогенные ядра или недоразвитые капсулогенные клетки. Одна из створок крупнее других. Внутриклеточные паразиты мышечных волокон или тканей, реже мочевого пузыря. Род содержит 7 видов.

## Сем. Tetractinomyxidae Poche, 1913

Паразиты сипункулид. Монотипическое семейство. Первоначально это семейство относили к классу Actinoporea. По строению спор в настоящее время его относят к отряду Multivalvulida (Kent et al., 1994). Однако положение семейства в системе остается дискуссионным.

Род *Tetractinomyxon* Ikeda, 1912  
(рис. 428, 53)

Споры четырехгранные с тремя створками и тремя овальными полярными капсулами, расположенными на переднем конце. Один двухъядерный амебоидный зародыш. Род содержит два вида (Kent et al., 2000a).

## Сем. Spinavaculidae Hsieh et Xiao, 1993

Чен и Ма (Chen, Ma, 1998) выделяют это семейство вместе с сем. Kudoidea в отдельный отряд Tetra-valvulida, отмечая его промежуточное положение между отрядами Bivalvulida и Multivalvulida. По количеству створок — это несомненно Multivalvulida. Однако овальная форма спор, наличие иодофильной вакуоли, четырех отростков на каждом полюсе споры, а также паразитирование в плавательном и желчном пузырях пресноводной рыбы (белый амур) отличают это монотипическое семейство от остальных представителей отряда Multivalvulida. Положение семейства в системе миксо-споридий остается дискуссионным. Содержит 1 род.

Род *Octospina* Hsieh et Xiao, 1993  
(рис. 428, 54, а, б, в)

Споры с четырьмя створками и четырьмя полярными капсулами на переднем полюсе споры, овальной формы. На каждом полюсе имеются четыре отростка. Отмечена иодофильная вакуоль. Паразиты плавательного и желчного пузыря белого амура. Описан 1 вид.

## Сем. Kudoidea Meglitsch, 1959

Споры 4-створчатые, снабженные 4 полярными капсулами. Вершины створок закруглены или заострены и оттянуты, образуют роговидный выступ. Иногда одни створки и полярные капсулы крупнее других. Два одноядерных амебоидных зародыша, один из которых окружает другой. Трофозоиты одно- и многоспоровые. Вегетативные формы — плазмодии. Паразиты мышечных волокон, реже клеток других тканей рыб, единично желчного и мочевого пузыря. Содержит только 1 род.

Род *Kudoa* Meglitsch, 1947 (рис. 428, 55)

(= *Tetraspina* Xie, Chen, 1988)

Сохраняет все признаки семейства. Споры квадратные или с закругленными углами в фронтальной плоскости с нечеткими шовными валиками. Трофозоиты маленькие, содержащие от одной до семи спор, или большие многоспоровые. Род содержит около 50 видов.

## Сем. Pentacapsulidae Naidenova, Zaika, 1970

Споры 5-створчатые, снабженные 5 полярными капсулами. Вегетативные формы в виде плазмодиев, вначале паразитирующих в мышечных волокнах, а затем располагающихся в соединительно-тканых капсулах хозяина. Паразиты мышц, реже других органов морских рыб.

Род *Pentacapsula* Naidenova, Zaika, 1970  
(рис. 428, 56)

Сохраняет все признаки семейства. Споры звездообразные пятилучевые в фронтальной плоскости. Большие многоспоровые трофозоиты. Род содержит три вида.

## Сем. Hexacapsulidae Schulman, 1959

Споры 6-створчатые, имеют 6 полярных капсул. Вегетативные формы в виде плазмодиев. Вначале паразиты мышечных волокон, вызывающие затем лизис мышечных тканей. Паразиты морских рыб. Монотипическое семейство.

Род *Hexacapsula* Arai, Matsumoto, 1953  
(рис. 428, 57)

Сохраняет все признаки семейства. Споры полуокруглые в латеральной плоскости. Монотипический род.

## Сем. Septemcapsulidae Hsieh, Chen, 1984

Споры 7-створчатые, имеют 7 полярных капсул. Паразиты морских рыб. Валидность этого семейства вызывает сомнения, поскольку у единствен-

ного представителя этого семейства в одной псевдоцисте имелись споры с 6 и 7 створками и капсулами.

**Род *Septemcapsula* Hsieh, Chen, 1984**  
(рис. 428, 58)

Сохраняет все признаки семейства. Споры с закругленной вершиной. Монотипический род. Паразиты головного мозга морских рыб.

**Myxozoa incertae sedis**

***Malacosporea* Canning et al., 2000 — Малакоспореи**

Паразиты пресноводных мшанок и рыб. Споры с «мягкими» створками и 4 полярными капсулами, которые находятся внутри обширного мешковидного образования.

**Отряд Malacovalvulida Canning et al., 2000**

Паразиты мшанок и рыб, в случае *Tetracapsula bryosalmonae*. Вегетативные стадии в виде закрытых мешков, оболочка которых состоит из одного слоя уплощенных клеток. Митохондрии с трубчатыми кристами. Споры формируются внутри мешка либо путем агрегации клеток, либо путем деления спорогенных клеток. Мейоз происходит в спороплазмогенных клетках (*Tetracapsula bryosalmonae*); ядро спороплазмы гаплоидное. Клетки, формирующие створки спор, не дегенерируют, не формируют твердых створок и не покрывают места выхода полярных нитей. Полярные нити не формируются капсулогенными клетками на фазе развития в мшанках. Выходы из полярных капсул не запечатаны пробкоподобными структурами. В спороплазме имеются спороплазмозомы — мембрановидные, электронно-плотные структуры с прозрачными узкими инвагинациями. У одного вида имеются гаплоспорозомы (Canning et al., 2000).

**Сем. Saccosporidae Canning et al., 1996**

Сохраняет все признаки группы. Все одноядерные клетки внутри мешка являются потенциальными спорами или компонентами спор (Canning et al., 1996; Canning et al., 2000). Содержит один род.

**Род *Tetracapsula* Canning et al., 1996**  
(рис. 428, 59)

Разрастание мешка достигается путем деления клеток в его стенке, при этом выделяются клетки внутрь полости мешка, которые впоследствии становятся спорами. Споры формируются путем деления одной спорогенной клетки на 10 клеток (4 капсулогенные, 4 дающие створки и две спороплазматические) или путем агрегации восьми звездобразных клеток вокруг спо-

роплазмогенной клетки. Первые клетки продуцируют створки и капсулогенные клетки, а последняя — делится на две спороплазмы с гаплоидными ядрами. Спороплазмы формируют вторичные клетки. Споры сферические с четырьмя капсулами, расположенными на одном полюсе споры. Клетки, формирующие створки, сохраняют клеточную целостность и не формируют твердых створок (Canning et al., 1996; Canning et al., 2000). Род содержит два вида.

Вследствие упразднения класса Actinosporea, а также всех отрядов и семейств, за исключением Tetractinomyxidae, далее, вслед за Кентом с соавт. (Kent et al., 1994; Kent et al., 2000a), приводим список сборных групп актиномиксидий.

***Sphaeroactinomyxon* (рис. 428, 60)**

Выделение спор происходит поодиночке. Отростки отсутствуют. Споры трехстворчатые с 3 полярными капсулами. К этой группе принадлежит и род *Tetracapsula*, который отличается тем, что в панспороцисте образуются четыре споры, а не восемь (Halett, Lester, 1999).

***Triactinomyxon* (рис. 428, 61)**

Выделение спор происходит поодиночке. Имеются 3 отростка и стиль, сформированный слиянием отростков проксимально от полости споры.

***Hexactinomyxon* (рис. 428, 62)**

Выделение спор происходит поодиночке. Имеются 6 отростков и стиль.

***Neoactinomyxon* (рис. 428, 63)**

Выделение спор происходит поодиночке. Имеются 3 закругленных отростка. Стиль отсутствует.

***Aurantiactinomyxon* (рис. 428, 64)**

Выделение спор происходит поодиночке. Имеются три боковых широких отростка. Стиль отсутствует.

***Raabeia* (рис. 428, 65)**

Выделение спор происходит поодиночке. Имеются три задних изогнутых заостренных отростка. Стиль отсутствует.

***Echinactinomyxon* (рис. 428, 66)**

Выделение спор происходит поодиночке. Имеются три задних прямых заостренных отростка. Стиль отсутствует.

## Guyenotia (рис. 428, 67)

Выделение спор происходит поодиночке. Имеются три задних прямых пальцевидных отростка. Стиль отсутствует.

## Synactinomyxon (рис. 428, 68, а, б)

Выделение спор происходит группами. Отростки неравные: два длинных крыловидных и один короткий конусовидный отросток. Стиль отсутствует. Споры соединяются вершинами конусовидных отростков.

## Siedleckiella (рис. 428, 69, а, б)

Выделение спор происходит группами. Три равных отростка, вершинами которых споры соединяются в группы. Стиль имеется. Споры похожи на таковые *Triactinomyxon*.

## Ormieractinomyxon (рис. 428, 66)

Выделение спор происходит группами. Споры соединяются в группы при помощи крючков на концах отростков. Стиль отсутствует. Споры похожи на *Echinactinomyxon*.

Antonactinomyxon  
(рис. 428, 70, а, б)

Выделение спор происходит группами. Отростки без крючков. Стиль отсутствует. Споры похожи на *Echinactinomyxon*, но концы отростков закруглены.

## THE PHYLUM MYXOZOA GRASSE, 1970

## SUMMARY

Myxozoa are obligatory parasites of several classes of vertebrates. Last finding show that for many of Myxozoa if not for all of them the life cycle include the second invertebrate host. This exiting discovery attract attention to Myxozoa recently. The molecular phylogenies constructed for these parasites placed them into Metazoa. The one hundred years discussion about protozoan or metazoan nature of this organisms finalized in Myxozoa position among Metazoa. The place is not precisely determined between Coelenterata and even possible among Bilateria. Such a big change in our knowledge about Myxozoa need to made a major revision in taxonomy of this enigmatic parasites.

We tried to adapte the systematics of Myxozoa to that exiting discoveries. The cytology and life cycles of Myxozoa are largely discussed and some changing in taxonomy are presented in this work.

Evolution of myxozoans followed from one hand the way of specialization for propagation stages in vertebrate and invertebrate host and for another way of specialization of invasive stages — spores. Spores are produced in both vertebrate and invertebrate parts of life cycle and display rather different morphology. The scale of spores adaptations to infect vertebrate and invertebrate hosts are discussed.

## ЛИТЕРАТУРА

Ахмеров А. Х. Миксоспоридии рыб бассейна реки Амур // Рыбное хозяйство внутренних водоемов Латвийской ССР. 1960. Т. 5. С. 239—308.

(Воронин В. Н., Чернышева Н. Б.) Voronin V. N., Chernysheva N. B. An intracellular gill parasite as the possible causative agent of mortality during swim-bladder inflammation in common carp, *Cyprinus carpio* L. // J. Fish Dis. 1993. Vol. 16. P. 609—611.

Донец З. С. Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР // Тр. ЗИН АН СССР. 1979а. Т. 87. С. 65—90.

Донец З. С. Эволюция миксоспоридий // Тр. ЗИН АН СССР. 1979б. Т. 87. С. 28—41.

(Донец З. С., Подлипаев С. А., Шульман С. С.) Donez Z. S., Podlipaev S. A., Shulman S. S. Iodophilous vacuole and ecology of freshwater Myxosporidia // Acta Protozool. 1978. Vol. 17. P. 125—132.

Исси И. В., Шульман С. С. О систематическом положении миксоспоридий // Паразитология. 1967. Т. 1. С. 151—156.

Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Ч. 2. СПб., 1998.

Определитель паразитов пресноводных рыб СССР / Ред. Б. Е. Быковский. М.; Л., 1962.

Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Паразитические простейшие / Ред. С. С. Шульман. Л., 1984. Т. 1.

Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Паразитические многоклеточные. Ч. 1 / Ред. А. В. Гусев. Л., 1985. Т. 2.

Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Паразитические многоклеточные. Ч. 2 / Ред. О. Н. Бауер. Л., 1987. Т. 3.

Подлипаев С. А. Полисахариды в спорах миксоспоридий семейства Мухоболidae // Паразитология. 1974. Т. 8. С. 535—542.

(Подлипаев С. А., Шульман С. С.) Podlipaev S. A., Shulman S. S. The nature of the iodophilous vacuole in Myxosporidia // Acta Protozool. 1978. Vol. 17. P. 109—124.

Пугачев О. Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Простейшие. СПб., 2001.

Успенская А. В. Цитология миксоспоридий. Л., 1984.

(Успенская А. В.) Uspenskaja A. V. Alternation of actinosporean and myxosporean phases in the life cycle of *Zschokkella nova* (Myxozoa) // J. Euk. Microbiol. 1995. Vol. 42. P. 665—668.

Хейсин Е. М. О системе споривиков (класс Spogozoa, тип Protozoa) // Зоол. журн. 1956. Т. 35. С. 1281—1298.

Шульман С. С. Миксоспоридии фауны СССР. Л., 1966.

Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. Класс миксоспоридий мировой фауны. СПб., 1997.

Шульман С. С., Подлипаев С. А. Положение Cnidosporidia в системе Protozoa // Тр. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 94. С. 85—102.

(Шульман С. С., Донец З. С., Подлипаев С. А.) Shulman S. S., Donez Z. S., Podlipaev S. A. The use of iodophilous vacuole in taxonomy of Myxosporidia // Acta Protozool. 1978. Vol. 17. P. 133—140.

Anderson C. L. Phylogenetic relationships of the Myxozoa // Evolutionary Relationships among Protozoa / Eds G. H. Coombs, K. Vickerman, M. A. Sleight, A. Warren. London, 1998. P. 341—350.

Anderson C. L., Canning E. U., Okamura B. A triploblast origin for Myxozoa? // Nature. 1998. Vol. 392. P. 346.

Andree K. B., Gresoviac S. J., Hedrick R. P. Small subunit ribosomal RNA sequences unite alternate actinosporean and myxosporean stages of *Myxobolus cerebralis*, the causative agent of whirling disease in salmonid fish // J. Euk. Microbiol. 1997. Vol. 44. P. 208—215.

Andree K. B., Szekely C., Molnar K., Gresoviac S. J., Hedrick R. P. Relationships among members of the genus *Myxobolus* (My-

- xozoa: Bivalvulida) based on small subunit ribosomal DNA sequences // *J. Parasitol.* 1999. Vol. 85. P. 68—74.
- Auerbach M.** Die Cnidosporidien (Myxosporidien, Actinomyxidien, Microsporidien): Eine monographische Studie. Leipzig, 1910.
- Auerbach M.** Die Sporenbildung der Myxosporidien // *Zool. Anz.* 1912. Bd 49. S. 145—157.
- Balbani E. G.** Sur organization et la nature des psorospermies // *C. r. Acad. Sci.* 1863. Vol. 57. P. 158—161.
- Bartolomew J. L., Whipple M. J., Stevens D. G., Fryer J. L.** The life cycle of *Ceratomyxa shasta*, a myxosporean parasite of salmonids, requires a freshwater polychaete as an alternate host // *J. Parasitol.* 1997. Vol. 83. P. 859—868.
- Boreham R. E., Hendrick S., O'Donoghue P. J., Stenzel D. J.** Incidental finding of *Myxobolus* spores (Protozoa: Myxozoa) in stool samples from patients with gastrointestinal symptoms // *J. Clin. Microbiol.* 1998. Vol. 36. P. 3728—3730.
- Butschli O.** Myxosporidien // *Zool. Jahrb.* 1881. Bd 1. S. 162—164.
- Canning E. U., Curry A., Feist S. W., Longshaw M., Okamura B.** A new class and order of myxozoans to accommodate parasites of bryozoans with ultrastructural observations on *Tetracapsula bryosalmonae* (PKX organism) // *J. Euk. Microbiol.* 2000. Vol. 47. P. 456—468.
- Canning E. U., Okamura B., Curry A.** Development of a myxozoan parasite *Tetracapsula bryozoides* gen. n. et sp. n. in *Cristatella mucedo* (Bryozoa: Phylactolaemata) // *Folia Parasitol.* 1996. Vol. 43. P. 249—261.
- Canning E. U., Curry A., Feist S. W., Longshaw M., Okamura B.** *Tetracapsula bryosalmonae* n. sp. for PKX organism, the cause of PKD in salmonid fish // *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.* 1999. Vol. 19. P. 203—206.
- Cavalier-Smith T.** Kingdom Protozoa and its 18 phyla // *Microbiol. Rev.* 1993. Vol. 57. P. 953—994.
- Chen C., Ma C.** Myxozoa, Myxosporidia. Beijing, 1998.
- Cohn L.** Über die Myxosporidien von *Esox lucius* und *Perca fluviatilis* // *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog.* 1896. Bd 9. S. 227—272.
- Cone D. E., Melendy J. S.** Infections of *Unicauda clavicauda* (Kudo, 1934) (Myxozoa) in the skin of *Notropis hudsonius* (Cyprinidae) from Montana, with a synopsis of the genus *Unicauda* Davis, 1944 // *Folia Parasitol.* 2000. Vol. 47. P. 273—278.
- Creplin J. C. H.** Beschreibung der Psorospermien des Kaulbarsches nebst sinigen Bemerkungen über die der Plotze und anders // *Arch. Naturg.* 1842. Bd 8. S. 61—66.
- Davis H. S.** Myxosporidia of the Beaufort Region: A systematic and biological study // *Wasch. Bull. U. S. Bur. Fish.* 1917. Vol. 35. P. 203—243.
- Diamant A.** A new pathogenic histozoic Myxidium (Myxosporidia) in cultured gilt-head sea bream *Sparus aurata* L. // *Bull. Eur. Assoc. Fish. Pathol.* 1992. Vol. 12. P. 64—66.
- Diamant A.** Fish-to-fish transmission of a marine myxosporean // *Dis. Aquat. Org.* 1997. Vol. 20. P. 99—105.
- Doflein F.** Das System der Protozoen // *Arch. Protistenk.* 1902. Bd 1. S. 169—192.
- Doflein F.** Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. Jena, 1901.
- Doflein F.** Fortschritte auf dem Gebiete der Myxosporidienkunde. Zusammenfassende Uebersicht // *Zool. Zentrbl.* 1899. Bd 6. S. 361—379.
- Doflein F.** Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien // *Zool. Jahrb., Anat.* 1898. Bd 11. S. 281—350.
- Dujardin M. F.** Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris, 1845.
- Dumortier B. C., van Beneden P. J.** Histoire naturelle des polyèpes composés d'eau douce // *Nouv. Memoir. Acad. Royal. Sci. et Belles-Lettres de Bruxelles.* 1850. Vol. 16. P. 33—96.
- Eiras J. C.** Synopsis of the species of the genus *Henneguya* Thelohan, 1892 (Myxozoa: Myxosporidia: Myxobolidae) // *Syst. Parasitol.* 2002. Vol. 53. P. 43—54.
- El-Mansy A., Molnar K., Szekely C.** Development of *Myxobolus portucalensis* Saraiva & Molnar, 1990 (Myxosporidia: Myxobolidae) in the oligochaete *Tubifex tubifex* (Mueller) // *Syst. Parasitol.* 1998. Vol. 41. P. 95—103.
- El-Matbouli M., Hoffmann R. W.** Light and electron microscopic study on the chronological development of *Myxobolus cerebralis* in *Tubifex tubifex* to the actinosporian stage triactinomyxon // *Int. J. Parasitol.* 1998. Vol. 28. P. 195—217.
- El-Matbouli M., Hoffmann R. W., Mandok C.** Light and electron microscopic observations on the route of the triactinomyxon-sporoplasm of *Myxobolus cerebralis* from epidermis into rainbow trout cartilage // *Fish Biol.* 1995. Vol. 46. P. 919—935.
- Fujita T.** Studies on myxosporidia of Japan // *J. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ.* 1923. Vol. 10. P. 190—253.
- Grasse P.-P., Lavette A.** La Myxosporidie *Sphaeromyxa sabrazei* et le nouvel embranchement de Myxozoaires (Myxozoa). Recherches sur l'état pluricellulaire primitif et considerations phylogenetiques // *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris.* 1978. Vol. 20. P. 193—285.
- Griffin B., Davis E.** *Myxosoma cerebralis*: Detection of circulating antibodies in infected rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 1978. Vol. 35. P. 1186—1190.
- Gurley R. R.** On the classification of the Myxosporidia a group of Protozoan parasites infesting Fishes // *Bull. U. S. Fish. Comm.* 1893. Vol. 11. P. 402—407.
- Hallett S. L., Lester R. J. G.** Actinosporians (Myxozoa) with four developing spores within a pansporocyst: *Tetraspora discoidea* n. g. n. sp. and *Tetraspora rotundum* n. sp. // *Int. J. Parasitol.* 1999. Vol. 29. P. 419—427.
- Hanelt B., Van Schyndel D., Adema C. M., Lewis L., Loker E. S.** The phylogenetic position of *Rhopalura ophiocomae* (Orthonectida) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis // *Mol. Biol. Evol.* 1996. Vol. 13. P. 1187—1191.
- Hartmann M.** Sporozoa // *Handb. d. Zoologie von Kùken-thal-Krumbach.* Bd 1. Berlin, Leipzig, 1923—1925. S. 186—192.
- Hedrick R. P., Mac Connell E., de Kinkelin P.** Proliferative kidney disease of salmonid fish // *Ann. Rev. Fish Dis.* 1993. Vol. 3. P. 277—290.
- Hervio D. M., Kent M. L., Khattra J., Sakanari J., Yokoyama H., Devlin R. H.** Taxonomy of *Kudoa* species (Myxosporidia) using small subunit ribosomal DNA sequence // *Can. J. Zool.* 1997. Vol. 75. P. 2112—2119.
- Hine P. M.** Three new species of Myxidium (Protozoa: Myxosporidia) parasitic in *Anguilla australis* Richardson, 1848 and *A. dieffenbachia* Gray, 1842 in New Zealand // *J. R. Soc. New Zealand.* 1975. Vol. 5. P. 153—161.
- Hofer B.** Die infection der Fische mit Myxosporidien // *Allg. Fisch. Zeits.* 1896. Bd 21. S. 38—39.
- Hofer B.** Handbuch der Fischkrankheiten. Stuttgart, 1904.
- Ikeda I.** Studies on some Sporozoans parasites of Sipunculoids. I. The life history of a new Actinomyxidian. *Tetractinomyxon intermedium* g. and sp. n. // *Arch. Protistenk.* 1912. Vol. 25. P. 240—272.
- Jirovec O., Wenig K., Fott B., Bartos E., Weiser J., Sramek-Husek R.** Protozoology. Praha, 1953.
- Jurine L. L.** Histoire des poissons du lac Lemman // *Soc. Phys. Hist. Nat.* 1825. Vol. 3. P. 42—45.
- Kent M. L., Andree K. B., Bartholomew J. L. et al.** Recent advances in our knowledge of the Myxozoa // *J. Euk. Microbiol.* 2001. Vol. 48. P. 395—413.
- Kent M. L., Moser M., Marques A., Lom J.** Phylum Myxozoa Grasse, 1970 // *The illustrated guide of Protozoa.* Vol. 1 / Eds J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury. Lawrence, 2000a. P. 127—148.
- Kent M. L., Khattra J., Hedrick R. P., Devlin R. H.** *Tetracapsula renicola* n. sp. (Myxozoa: Saccosporidae); The PKX myxozoan — the cause of proliferative kidney disease of salmonid fishes // *J. Parasitol.* 2000b. Vol. 86. P. 103—111.
- Kent M. L., Margolis L., Corliss J. O.** The demise of a class of protists: taxonomic and nomenclatural revisions proposed for protist phylum Myxozoa, Grasse // *Can. J. Zool.* 1994. Vol. 72. P. 932—937.
- Koie M.** First record of an actinosporian (Myxozoa) in a marine polychaete annelid // *J. Parasitol.* 2000. Vol. 86. P. 871—872.
- Korotneff A.** Myxosporidium bryozoides // *Zeitsch. Wiss. Zool.* 1892. Bd 53. S. 591—596.
- Kudo R.** Studies on Myxosporidia. A synopsis on genera and species of Myxosporidia. III. *Biol. Monogr.* 1919. Vol. 5, N 3—4.
- Kudo R.** A taxonomic consideration of the Myxosporidia // *Trans. Amer. Micr. Soc.* 1933. Vol. 52. P. 195—216.
- Labbe A.** Sporozoa. Das Tierreich. Bd 5. 1899.
- Landsberg J. H., Lom J.** Taxonomy of the genera of the *Myxobolus* / *Myxosoma* group (Myxobolidae: Myxosporidia), current listing of species and revision of synonyms // *Syst. Parasitol.* 1991. Vol. 18. P. 165—186.
- Laveran F., Mesnil F.** Sur la multiplication endogene des Myxosporidies // *C. R. Soc. Biol.* 1902. Vol. 54. P. 469—472.
- Lester B., Hallett S., El-Matbouli M., Canning E.** Can a new species of Myxozoa be described based solely on their actinosporian stage. Reply // *Parasitol. Today.* 1999. Vol. 15. P. 508.
- Lester R. J. G., Hallett S. L., El-Matbouli M., Canning E. U.** The case for naming actinosporians using the Zoological Code // *Parasitol. Today.* 1998. Vol. 14. P. 476—477.
- Leuckart R.** Psorospermien // *Gottingische gelehrte Anz.* 1847. Bd 2. S. 1032—1033.

- Leydig F. Einige Bemerkungen über Psorospermien und Gregarinen // *Froriep's. Tagesber. Fortschr. Natur. und Heilkunde, Abb. Zool.* 1852. Bd 305. S. 73—74.
- Leydig F. Über Psorospermien und Gregarinen // *Arch. Anat. Physiol. und Wissensch. Med.* 1851. Bd 18. S. 221—234.
- Lieberkuhn L. Notice sur les psorospermies // *Bull. Acad. Roy. Belg.* 1854. A. D. Vol. 21. P. 21—23.
- Lieberkuhn L. Les psorospermies des poissons // *Mem. Cour. Mem. Sav. Etrang. Acad. Roy. Belg.* 1855. Vol. 26. P. 36—38.
- Lieberkuhn L. Sur les Psorospermies // *Bull. Acad. Roy. Belg.* 1854. B. C. Vol. 21. P. 160—168.
- Lin D., Hanson L. A., Pote L. M. Small subunit ribosomal RNA sequence of *Henneguya exilis* (Class Myxosporea) identifies the actinosporian stage from an oligochaete host // *J. Euk. Microbiol.* 1999. Vol. 46. P. 66—68.
- Lom J. Notes on the ultrastructure and sporoblast development in fish parasiting Myxosporidia of the genus *Sphaeromyxa* // *Z. Zellforsch.* 1969. Vol. 97. P. 416—437.
- Lom J. On a new taxonomic character in Myxosporidia, as demonstrated in descriptions of two new species of *Myxobolus* // *Folia parasitol.* 1969. Vol. 16. P. 97—183.
- Lom J. Phylum Myxozoa // *Handbook of Protoctista / Eds L. Margolis, J. O. Corliss, M. Melkonian, D. J. Chapman.* Boston, 1990. P. 36—52.
- Lom J., Dykova I. Myxosporea (Phylum Myxozoa) // *Fish Diseases and Disorders. Vol. 1 / Eds P. T. K. Woo.* Wallingford, 1995. P. 97—128.
- Lom J., Dykova I. Protozoan parasites of fishes. Amsterdam, 1992.
- Lom J., Dykova I. Ultrastructural features of the actinosporian phase of Myxosporea (phylum Myxozoa): a comparative study // *Acta Protozool.* 1997. Vol. 36. P. 83—103.
- Lom J., Noble E. R. Revised classification of the class Myxosporea Bütschli, 1881 // *Folia Parasitol.* 1984. Vol. 31. P. 193—205.
- Lom J., Vavra J. Mucous envelopes of spores of the subphylum Cnidospora // *Vest. Csl. zool. Spol.* 1963. Vol. 27. P. 4—6.
- Longshaw M., Feist S. W., Canning E. U., Okamura B. First identification of PKX in Bryozoans from the United Kingdom—molecular evidence // *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.* 1999. Vol. 19. P. 146—148.
- Markiw M. E., Wolf K. *Myxosoma cerebrales* (Myxozoa: Myxosporea) etiologic agent of salmonid whirling disease requires tubificid worms (Annelida: Oligochaeta) in its life cycle // *J. Protozool.* 1983. Vol. 30. P. 561—564.
- Mayer A. F. Über Psorospermien // *Arch. Anat. Physiol. Wissensch. Med.* 1864.
- McArthur C. P., Sengupta S. Antigenic mimicry of eel tissues by myxosporidian parasite // *Z. Parasitenkd.* 1982. Vol. 66. P. 249—255.
- McClelland R. S., Murphy D. M., Cone D. K. Report of spores of *Henneguya salminicola* (Myxozoa) in human stool specimens: possible source of confusion with human spermatozoa // *J. Clin. Microbiol.* 1997. Vol. 35. P. 2815—2818.
- Meglitsch P. A. Some coelozoic Myxosporidia from New Zealand fishes. I. General and family Ceratomyxidae // *Trans. Roy. Soc. New Zealand.* 1960. Vol. 88. P. 265—356.
- Müller J. Über Psorospermien // *Arch. Anat. Physiol. Wissensch. Med.* 1841. S. 477—496.
- Mitchell L. G. Myxosporidia // *Parasitic Protozoa. Vol. 4 / Eds J. P. Kreier.* New York, 1977. P. 115—154.
- Moncada L. I., Lopez M. C., Murcia M. I. et al. *Myxobolus* sp., another opportunistic parasite in immunosuppressed patients? // *J. Clin. Microbiol.* 2001. Vol. 39. P. 1938—1940.
- Monteiro A. N., Okamura B., Holland P. W. H. Orphan worms finds a home: *Buddenbrockia* is a myxozoan // *Mol. Biol. Evol.* 2002. Vol. 19. P. 968—971.
- Moser M., Kent M. L. Myxosporea // *Parasitic Protozoa. Vol. 8 / Eds J. P. Kreier.* New York, 1994. P. 265—318.
- Nielsen C. Animal evolution. Interrelationships of the living phyla. Oxford, 1995.
- Okamura B. Occurrence, prevalence, and effects of the myxozoan *Tetracapula bryozoides* parasitic in the freshwater bryozoan *Cristatella mucedo* (Bryozoa: Phylactolaemata) // *Folia Parasitol.* 1996. Vol. 43. P. 262—266.
- Okamura B., Curry A., Wood T. S., Canning E. U. Ultrastructure of *Buddenbrockia* identifies it as a myxozoan and verifies the bilaterian origin of the Myxozoa // *Parasitology.* 2002. Vol. 124. P. 215—223.
- Oumouna M., Hallett S. L., Hoffmann R. W., El-Matbouli M. Early developmental stages of two actinosporians, *Raabeia* and *Aurantiactinomyxon* (Myxozoa), as detected by light and electron microscopy // *J. of Invertebrate Pathology.* 2002. Vol. 79. P. 17—26.
- Pauley G. Fish sporozoa: Extraction of antigens from *Myxosoma cerebrales* which mimic tissue antigens of rainbow trout (*Salmo gairdneri Rafinesque*) // *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 1974. Vol. 31. P. 1481—1484.
- Pfeiffer L. Die Protozoen als Krankheitserreger. Jena, 1895
- Plehn M. Die Drehkrankheit der Salmoniden // *Allg. Fisch.* 1906. Bd 31. S. 465—470.
- Plehn M. Praktikum der Fischkrankheiten // *Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas.* Stuttgart, 1924. Bd 1. S. 301—470.
- Poche F. Das System der Protozoen // *Arch. Protistenk.* 1913. Bd 30. S. 125—321.
- Pote L. M., Hanson L. A., Shivaji R. Small subunit ribosomal RNA sequences link the cause of proliferative gill disease in channel catfish to *Henneguya* n. sp. (Myxozoa: Myxosporea) // *J. Aquat. Animal Health.* 2000. Vol. 12. P. 230—240.
- Schlegel M., Lom J., Stechmann A. Phylogenetic analysis of complete small subunit ribosomal RNA coding region of *Myxidium lieberkuehni*: evidence that Myxozoa are Metazoa and related to Bilateria // *Arch. Protistenkd.* 1996. Vol. 147. P. 1—9.
- Schroder O. *Buddenbrockia plumatellae*, eine neue Mesozoenart aus *Plumatella repens* L. und *Pl. fungosa* Pall. // *Ztschr. Wiss. Zool.* 1910. Bd 1056. S. 525—537.
- Schroder O. Weitere Mitteilungen zur Kenntnis der *Buddenbrockia plumatellae* Ol. Schroder // *Verh. Nat.-med. Ver. Heidelb. N. F.* 1912. Bd 11. S. 230—237.
- Siddall M. E., Martin D. S., Bridge D., Desser S. S., Cone D. K. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic cnidaria // *J. Parasitol.* 1995. Vol. 81. P. 255—304.
- Siddall M. E., Whiting M. F. Long-branch abstractions // *Cladistics.* 1999. Vol. 15. P. 9—24.
- Smothers J. F., van Dohlen C. D., Smith L. H., jr, Spall R. D. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans // *Science.* 1994. Vol. 265. P. 1719—1721.
- Stolč A. Actinomyxidies, nouveau groupe de Mesozoaires parent des Myxosporidies // *Bull. Intl. Acad. Sci. Boheme.* 1899. Vol. 22. P. 1—12.
- Swearer S. E., Robertson D. R. Life history, pathology, and description of *Kudoa ovivora* n. sp. (Myxozoa, Myxosporea): an ovarian parasite of Caribbean labroid fishes // *J. Parasitol.* 1999. Vol. 85. P. 337—353.
- Thélohan P. Observation sur les myxosporidies et essai de classification de ces organismes // *Bull. Soc. Philom.* 1892. Vol. 4. P. 165—178.
- Thélohan P. Recherches sur le developement des spores chez les Myxosporidies // *C. R. Soc. biol.* 1890. Vol. 2. P. 602—604.
- Thélohan P. Recherches sur les Myxosporidies // *Bull. Sci. Fr. Belg.* 1895. Vol. 26. P. 100—394.
- Thélohan P. Sur la constitution des Spores des Myxosporidies // *C. R. Acad. sci.* 1889. Vol. 109. P. 919—922.
- Thélohan P. Sur les affinités reciproques des Myxosporidies // *C. R. Acad. sci.* 1894. Vol. 118. P. 428—430.
- Tripathi Y. R. Some new Myxosporidia from Plymouth with a proposed new classification of the order // *Parasitology.* 1948. Vol. 39. P. 110—118.
- Walliker D. The nature of the iodophilous vacuole of myxosporidian spores, and a proposal to synonymize the genus *Myxosoma* Thélohan, 1892 with the genus *Myxobolus* Bütschli, 1882 // *J. Protozool.* 1968. Vol. 15. P. 571—575.
- Weill R. L'interpretation des Cnidosporidies et la valeur taxonomique de leur cnidomes. Leur cycle compare a la phase larvaire des *Narcomeduses* Culinides // *Trav. Stat. Zool. Wimpereux.* 1938. Vol. 13. P. 727—744.
- Wolf K., Markiw M. E. Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of the invertebrate and vertebrate hosts // *Science.* 1984a. Vol. 225. P. 1449—1452.
- Wolf K., Markiw M. E. Salmonid whirling disease: new findings indicate that infective stage produced in and released by tubificid oligochaete is a *Triactinomyxon* // *Fish Health News.* 1984b. Vol. 10. P. 2—4.
- Xiao C., Desser S. S. Cladistic analysis of myxozoan species with known alternating life-cycles // *Syst. Parasitol.* 2000. Vol. 46. P. 81—91.



Научные интересы: протозоология, паразитология, систематика, эволюция, филогения, фауна, жизненные циклы.

Основные публикации

*Крылов М. В.* Пироплазмиды (фауна, систематика, эволюция). Л., 1981.

*Крылов М. В.* Возбудители протозойных болезней домашних животных и человека // Тр. ЗИН РАН в двух томах. 1994.

*Крылов М. В.* Определитель паразитических простейших // ЗИН РАН. 1996.

**ПОДЛИПАЕВ СЕРГЕЙ АНАТОЛЬЕВИЧ**, Зоологический институт РАН.

199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

Научные интересы: зоология, эволюция, возникновение паразитизма, филогения, микроспоридии, трипаносоматиды.

Основные публикации

*Подлипаев С. А.* Каталог мировой фауны простейших семейства Trypanosomatidae // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 217. Л., 1990.

*Подлипаев С. А., Фролов А. О., Колесников А. А.* *Proteomonas inconstans* nov. gen., nov. sp. (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) — паразит клопа *Calocoris sexguttatus* (Hemiptera, Miridae) // Паразитология. 1990. Т. 24. С. 339—345.

*Podlipaev S.* The more insect trypanosomatids under study — the more diverse Trypanosomatidae appears // Intern. J. Parasitology. 2001. Vol. 31. P. 648—652.

*Merzlyak E., Yurchenko V. V., Kolesnikov A., Alexandrov K., Maslov D., Podlipaev S.* Diversity and Phylogeny of Insect Trypanosomatids Based on Small Subunit rRNA Genes: Polyphyly of Leptomonas and Blastocrithidia // J. of Euk. Microbiol. 2001. Vol. 48. P. 161—169.

*Maslov D. A., Podlipaev S. A., Lukes J.* Phylogeny of the Kinetoplastida: taxonomic problems and insights into the evolution of parasitism // Memorias Instituto Oswaldo Cruz. 2001. Vol. 96. P. 397—402.

**ПУГАЧЕВ ОЛЕГ НИКОЛАЕВИЧ**, Зоологический институт РАН.

199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

E-mail: admin@zin.ru

Научные интересы: зоология, паразитология, экология, зоогеография.

Основные публикации

*Пугачев О. Н.* Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск, 1990. С. 5—15.

*Пугачев О. Н., Хохлов П. П.* Микроспоридии рода *Muxobulius* — паразиты головного и спинного мозга лососевидных рыб // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 1979. С. 137—139.

**СИМДЯНОВ ТИМУР ГЕННАДЬЕВИЧ**, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, биологический факультет.

119899 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет.

E-mail: tim@soil.msu.ru

Научные интересы: протисты, споровики, ультраструктура, систематика, филогения.

Основные публикации

*Симдянов Т. Г.* *Selenidium pennatum* sp. n. — новый вид архигрегариин из *Flabelligera affinis* (Polychaeta: Flabelligeridae) // Паразитология. 1992. Т. 26. С. 344—347.

*Симдянов Т. Г.* Два новых вида грегариин с aberrantным строением эпидита из полихет Белого моря // Паразитология. 1995. Т. 29. С. 305—315.

*Симдянов Т. Г.* Ультраструктура двух видов грегариин рода *Lankesteria* (Eugregarinida: Lecudinidae) // Паразитология. 1995. Т. 29. С. 424—432.

**ФОКИН СЕРГЕЙ ИВАНОВИЧ**, Биологический научно-исследовательский институт Санкт-Петербургского государственного университета.

198504 Санкт-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское ш., 2.

E-mail: fokin@peterlink.ru

Научные интересы: инфузории, систематика, филогения, морфология, симбионты простейших, клеточная биология, история зоологии.

Основные публикации

*Фокин С. И.* Бактериальные эндобионты и их использование в экспериментальной протозоологии // Цитология. 1993. Т. 35. С. 59—91.

*Фокин С. И.* Морфология переходной зоны ресничек инфузорий (Ciliophora). I. Представители класса Oligohymenophora // Цитология. 1994. Т. 36. С. 345—351.

*Fokin S. I.* The rise and development of protistology in St. Petersburg, Russia // Protistology. 2001. Vol. 2. P. 68—72.

*Фокин С. И.* Ревизия рода *Paramecium* O. F. Muller, 1773: сравнительно-биологический анализ, систематика и филогенетические связи: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2002.

**ФРОЛОВ АЛЕКСАНДР ОЛЕГОВИЧ**, Зоологический институт РАН.

199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

E-mail: frolov@online.ru

Научные интересы: фауна, сравнительная морфология, происхождение и эволюция паразитических простейших.

Основные публикации

*Фролов А. О.* Мировая фауна грегариин. Семейство Monocystidae // Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1991.

*Фролов А. О.* Происхождение трипаносоматид // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 2. С. 97—107.

*Frolov A. O., Karpov S. A.* Comparative morphology of kinetoplastids // Cytology (Russia). St. Petersburg, 1995. Т. 37. P. 1072—1096.

*Фролов А. О., Скарлато С. О.* Тонкое строение и механизмы адаптации низших трипаносоматид в полужесткокрылых насекомых // Цитология. 1995. Т. 37. С. 539—560.

*Frolov A., Skarlato S.* Unusual pattern of mitosis in free-living flagellate *Dimastigella mimosa* (Kinetoplastida) // Protoplasma. 1998. Vol. 201. P. 110—114.

**ЯНКОВСКИЙ АНАТОЛИЙ ВИКТОРОВИЧ**, Зоологический институт РАН.

199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

E-mail: protozoa@zin.ru

Научные интересы: гидробиология, протозоология, инфузории, систематика, паразитология.

Основные публикации

*Янковский А. В.* Инфузории. Подкласс Chonotricha // Фауна СССР. 1973. Т. 2 (1). С. 1—355.

*Янковский А. В.* Систематика и филогения отряда Hupotrichida Stein, 1859 (Protozoa, Ciliophora) // Морфология и экология инфузорий, фораминифер и акантарий. 1979. С. 48—85 (Тр. ЗИН АН СССР, Т. 86).

*Янковский А. В.* Жизненные циклы и система родов групп Scyphidia, Heteropolaria, Zoothamnium и Cothurnia (класс Peritricha) // Жизненные циклы простейших. 1985. С. 74—100 (Тр. ЗИН АН СССР, Т. 129).



## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Alveolata</b> Cavalier-Smith, 1991 ( <i>М. В. Крылов, А. О. Фролов</i> ) . . . . .	5
Тип <b>Sporozoa</b> Leuckart, 1879 — Споровики ( <i>М. В. Крылов, А. О. Фролов</i> ) . . . . .	5
Класс Colpodellea (Kussakin, Drozdov, 1998) ( <i>А. О. Фролов</i> ) . . . . .	12
Summary . . . . .	20
Литература . . . . .	20
Класс Gregarinae Dufour, 1828 — Грегарины ( <i>Т. Г. Симдянов</i> ) . . . . .	20
Summary . . . . .	140
Литература . . . . .	141
Класс Coccidea Leuckart, 1879 — Кокцидии ( <i>Т. В. Бейер</i> ) . . . . .	149
Отряд Agamococcidiida Levine, 1979 — Агамококцидии . . . . .	171
Отряд Protococcidiida Cheissin, 1956 — Протококцидии . . . . .	174
Отряд Eimeriida Leger, 1911 . . . . .	196
Summary . . . . .	248
Литература . . . . .	248
Отряд Naemosporida Danilewsky, 1885 ( <i>Г. Валькюнас</i> ) — Гемоспоридии . . . . .	256
Summary . . . . .	329
Литература . . . . .	329
Подкласс Piroplasmia Levine, 1961 ( <i>Л. М. Белова, М. В. Крылов</i> ) — Пироплазмы . . . . .	330
Summary . . . . .	369
Литература . . . . .	369
Тип <b>Ciliophora</b> Doflein, 1901 — Инфузории . . . . .	371
Общая часть ( <i>С. И. Фокин</i> ) . . . . .	371
Summary . . . . .	406
Литература . . . . .	407
Систематический обзор ( <i>А. В. Янковский</i> ) . . . . .	415
Summary . . . . .	977
Литература . . . . .	979
Тип <b>Microsporidia</b> Balbiani, 1882 — Микроспоридии ( <i>И. В. Исси, В. Н. Воронин</i> ) . . . . .	994
Класс Metchnikovellidea Weiser, 1977 . . . . .	1016
Отряд Metchnikovellida Vivier, 1975 . . . . .	1016
Класс Microsporea Corliss et Levine, 1963 . . . . .	1017
Подкласс Naplophasea Sprague, Becnel, Hazard, 1992 . . . . .	1017
Отряд Chytridiopsida Weiser, 1977 . . . . .	1017
Отряд Glugeida Issi, 1986 . . . . .	1019
Подкласс Dihaplophasea Sprague, Becnel et Hazard, 1992 . . . . .	1027
Отряд Meiodihaplophasida Sprague, Becnel et Hazard, 1992 . . . . .	1027
Отряд Dissociodihaplophasea Sprague, Becnel et Hazard, 1992 . . . . .	1038
Summary . . . . .	1043
Литература . . . . .	1043
Тип <b>Mixozoa</b> Grasse, 1970 — Миксозоа ( <i>О. Н. Пугачев, С. А. Подлипаев</i> ) . . . . .	1045
Класс Mixosporea Butschli, 1881 — Миксоспоридии . . . . .	1066
Отряд Bivalvulida Schulman, 1959 . . . . .	1066
Отряд Multivalvulida Schulman, 1959 . . . . .	1077
Отряд Malacovalvulida Canning et al., 2000 . . . . .	1079
Summary . . . . .	1080
Литература . . . . .	1080
Указатель латинских названий . . . . .	1083
Словарь терминов ( <i>М. В. Крылов</i> ) . . . . .	1131
Список сокращений . . . . .	1140
Сведения об авторах . . . . .	1141

## CONTENTS

<b>Alveolata</b> Cavalier-Smith, 1991 ( <i>M. V. Krylov, A. O. Frolov</i> ) . . . . .	5
<b>Phylum Sporozoa</b> Leuckart, 1879 ( <i>M. V. Krylov, A. O. Frolov</i> ) . . . . .	5
Class Colpodellea (Kussakin, Drozdov, 1998) ( <i>A. O. Frolov</i> ) . . . . .	12
Summary . . . . .	20
References . . . . .	20
Class Gregarinae Dufour, 1828 ( <i>T. G. Simdianov</i> ) . . . . .	20
Summary . . . . .	140
References . . . . .	141
Class Coccidea Leuckart, 1879 ( <i>T. V. Beier</i> ) . . . . .	149
Order Agamococcidiida Levine, 1979 . . . . .	171
Order Protococcidiida Cheissin, 1956 . . . . .	174
Order Eimeriida Leger, 1911 . . . . .	196
Summary . . . . .	248
References . . . . .	248
Order Haemosporida Danilewsky, 1885 ( <i>G. Valkiunas</i> ) . . . . .	256
Summary . . . . .	329
References . . . . .	329
Subclass Piroplasmia Levine, 1961 ( <i>L. M. Belova, M. V. Krylov</i> ) . . . . .	330
Summary . . . . .	369
References . . . . .	369
<b>Phylum Ciliophora</b> Doflein, 1901 . . . . .	371
General description ( <i>S. I. Fokin</i> ) . . . . .	371
Summary . . . . .	406
References . . . . .	407
Review of taxa ( <i>A. V. Jankowski</i> ) . . . . .	415
Summary . . . . .	977
References . . . . .	979
<b>Phylum Microsporida</b> Balbiani, 1882 ( <i>I. V. Issi, V. N. Voronin</i> ) . . . . .	994
Class Metchnikovellidea Weiser, 1977 . . . . .	1016
Order Metchnikovellida Vivier, 1975 . . . . .	1016
Class Microsporea Corliss et Levine, 1963 . . . . .	1017
Subclass Haplophasea Sprague, Becnel, Hazard, 1992 . . . . .	1017
Order Chytridiopsida Weiser, 1977 . . . . .	1017
Order Glugeida Issi, 1986 . . . . .	1019
Subclass Dihaplophasea Sprague, Becnel et Hazard, 1992 . . . . .	1027
Order Meiodihaplophasida Sprague, Becnel et Hazard, 1992 . . . . .	1027
Order Dissociodihaplophasea Sprague, Becnel et Hazard, 1992 . . . . .	1038
Summary . . . . .	1043
References . . . . .	1043
<b>Phylum Myxozoa</b> Grassé, 1970 ( <i>O. N. Pugachev, S. A. Podlipaev</i> ) . . . . .	1045
Class Myxosporea Bütschli, 1881 . . . . .	1066
Order Bivalvulida Schulman, 1959 . . . . .	1066
Order Multivalvulida Schulman, 1959 . . . . .	1077
Order Malacovalvulida Canning et al., 2000 . . . . .	1079
Summary . . . . .	1080
References . . . . .	1080
Index of Latin names . . . . .	1083
Glossary ( <i>M. V. Krylov</i> ) . . . . .	1131
List of abbreviations . . . . .	1140
List of authors . . . . .	1141